LES CAMPAGNOLS AQUATIQUES

en France

Histoire / Écologie / Bilan de l'enquête 2009-2014

Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères

LES CAMPAGNOLS AQUATIQUES EN FRANCE

Histoire, écologie, bilan de l'enquête 2009-2014

Rédaction, cartographie : Pierre Rigaux.
Traduction en anglais du résumé : François Moutou.
Traduction en espagnol du résumé : Andrea Fernández de Cosa.
Mise en page de la couverture : Sébastien Garcia.
Photographie en couverture : *Campagnol amphibie* © Cécile Danel.

Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères

c/o Muséum d'Histoire Naturelle, Les Rives d'Auron - 18000 Bourges
Tél : 02 48 70 40 03
www.sfepm.org

Référence bibliographique à utiliser :

Rigaux P. (2015). *Les campagnols aquatiques en France - Histoire, écologie, bilan de l'enquête 2009-2014*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, 164 p.

Les photographies ne peuvent être reproduites sans l'accord de leur auteur.

Résumé

Campagnol amphibie
© Alice Renaud

Les campagnols aquatiques (ou semi-aquatiques) font partie des espèces méconnues de la faune française. Ils sont deux : le Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*) et le « Campagnol terrestre forme aquatique » (*Arvicola amphibius* = *A. terrestris* = *A. terrestris terrestris*). Malgré une quasi-absence d'adaptation morphologique, tous deux nagent remarquablement et ont un mode de vie intimement lié à l'eau. Ils vivent en groupes ou colonies de quelques individus territorialisés sur une portion de berge ou de marais.

La répartition du Campagnol amphibie est ibérico-française. Celle du Campagnol terrestre forme aquatique s'étend dans une grande partie de l'Eurasie, jusque dans le nord et l'est de la France.

Autrefois réputé commun en France, le Campagnol amphibie semble avoir connu un déclin au 20ème siècle qui suscita l'inquiétude et les interrogations des naturalistes dans les années 2000. Les connaissances étaient alors très partielles, et l'état des populations au niveau national était mal connu. Pour produire un état des lieux précis, la SFEPM a mis en place et coordonné une étude, réalisée sous la forme d'une enquête participative de 2009 à 2014. D'abord ciblée sur le Campagnol amphibie, elle a été étendue au Campagnol terrestre forme aquatique dans les zones proches de l'aire de présence du Campagnol amphibie. Les objectifs étaient de préciser leur répartition, leur état de conservation et leur écologie. L'enquête a été mise en œuvre par un réseau d'observateurs et de structures naturalistes dans les différentes régions.

Les prospections ont été faites selon un protocole standardisé par mailles de 10x10 km. Le protocole est basé sur la recherche des indices de présence des campagnols sur des portions de berges (ou transects) de 100 mètres de longs. Ces transects ne sont pas positionnés de façon aléatoire, mais au contraire en privilégiant le choix des milieux paraissant localement les plus propices aux campagnols. Leur biologie est telle qu'il est possible de mettre en évidence leur présence mais aussi leur absence à l'issue de la recherche de leurs crottes sur un transect. De plus, à l'issue de la prospection d'un ensemble de transects, le protocole permet de pouvoir conclure à leur absence dans une maille de 10x10 km, avec une marge d'erreur considérée comme très faible. Les prospections ont été complétées dans le nord et l'est par des analyses génétiques de crottes et des captures, afin de distinguer entre eux les deux campagnols aquatiques. Enfin, les données de présence hors protocole pour la période 2000-2014 ont été recueillies auprès des structures naturalistes locales.

L'enquête a suscité une mobilisation sans précédent pour un petit mammifère en France. Un total de 10035 transects a été réalisé, dans 600 mailles 10x10 km prospectées selon le protocole standard. Ceci représente un effort de prospection tout à fait considérable, d'autant plus que ces transects ont chacun été positionnés de façon minutieuse, après un repérage de terrain très poussé. Au total, avec et sans protocole, 3661 données de présence ont été recueillies.

Les résultats mettent en évidence deux répartitions sans superposition mais en contact. Le Campagnol amphibie est présent au sud-ouest d'une ligne approximative Dieppe / Reims / Auxerre / Chalon-sur-Saône / Lyon / Grenoble / Briançon / Nice. Le Campagnol terrestre forme aquatique est présent au nord-est de cette ligne, au moins de la partie Dieppe / Reims / Auxerre / Chalon-sur-Saône, car sa présence plus au sud-est n'est pas avérée. L'aire de répartition du Campagnol amphibie est nettement inférieure à celle décrite dans les décennies récentes. Ceci suggère, soit une réelle régression, soit plus probablement des confusions passées avec le Campagnol terrestre forme aquatique.

Dans son aire de répartition mise en évidence à l'issue de l'enquête, le Campagnol amphibie est présent sur 13,5 % des transects, et dans 52,4 % des mailles 10x10 km prospectées de façon complète. Le Campagnol terrestre forme aquatique est présent sur 6,4 % des transects et dans 46,7 % des mailles dans son aire de répartition. Les campagnols aquatiques ont une répartition large mais sont très peu communs. Leur distribution apparaît fragmentée, tant à l'échelle nationale que très locale.

L'analyse statistique et la modélisation permettent de préciser l'influence du milieu sur la présence de Campagnol amphibie. Le faciès optimal des berges est celui qui présente un couvert végétal herbacé hygrophile et haut. Les milieux occupés sont très divers, mais la probabilité de présence est la plus élevée dans les marais, les petits cours d'eau et ceux traversant des prairies humides. Les paysages les plus propices sont ceux riches en milieux aquatiques, en prairies ou en petites parcelles agricoles hétérogènes.

Le Campagnol amphibie et très probablement aussi le Campagnol terrestre forme aquatique ont vraisemblablement connu un réel déclin, même si l'absence de données anciennes suffisamment précises ne permet pas de le chiffrer. Les campagnols aquatiques restent communs dans certains secteurs et ne sont pas menacés de disparition, mais ils ne sont pas dans un bon état général de conservation en France. Les principales causes de déclin et/ou menaces identifiées sont la régression et la dégradation des milieux aquatiques, l'artificialisation excessive des cours d'eau, l'expansion du Vison d'Amérique et dans une moindre mesure celle de rongeurs exotiques introduits, et enfin la lutte non sélective contre ces espèces. Le manque d'habitat ne permet pas toujours d'expliquer la rareté voire l'absence locale des campagnols aquatiques, mais leur conservation reste essentiellement dépendante de celle d'un réseau hydrographique en bon état écologique.

Summary

WATER VOLES IN FRANCE
History, ecology, results of the 2009-2014 survey

Southern water vole
Campagnol amphibie
© Denis Avondes

Water or amphibious voles belong to poorly known species of French wildlife. They are represented by two species: the southern water vole (*Arvicola sapidus*) and the « aquatic form of the terrestrial vole » or the northern water vole (*Arvicola amphibius = A. terrestris = A. terrestris terrestris*). Even with nearly no morphological adaptation, both of them are excellent swimmers and they share a life deeply associated with water. They live in groups or colonies of a few individuals associated with their territory along part of a river bank or of a wetland.

The global distribution of the water vole is limited to the Iberian peninsula and France. The global distribution of the aquatic form of the terrestrial vole covers most of Eurasia, up to North and East of France to the West.

The southern water vole was said to be common. It seems to have gone through a real regression during the 20th century so that mammalogists have been questioning and concerned by its status since 2000s. At that time data were very few and the status of its populations at the national level badly known. To be in a position to produce an accurate picture of the situation, the French Mammal Society (SFEPM) organized and lead a study, realized as a participative survey from 2008 to 2014. First targeting the water vole, it was then extended to the aquatic form of the terrestrial vole in areas close to the known distribution of the water vole. The objectives were to gain precision in their distribution, in their conservation status and in their ecology. The survey was realized by a network of mammalogists and of wildlife conservation associations members from different French regions.

Field data collection was made following a standardized protocol applied to 10x10 km grids. The protocol is devoted to the search of vole signs of presence along sections of river banks (or transects) 100 metres long. These transects were not decided at random but on the contrary by looking for habitats with the highest probability to harbour voles. They have a biology such that it is possible to discover their presence as well as their absence at the end of the dropping survey along one transect. In addition, at the end of a survey along different transects, this protocol is able to conclude to their absence within a 10x10 km grid with a confidence interval considered as very accurate. In order to distinguish

between the two aquatic species, genetical analysis were made from droppings and live animals in the North and East of the country to complete the work. Presence data outside of the protocol were also collected for the period 2000 to 2014 by asking to local wildlife associations.

The survey was able to motivate more than ever seen for a small mammal in France. No less than 10035 transects have been realised, within 600 grids of 10x10 km, all prospected following the standardized protocole. This means a prospection effort really impressive, knowing also that these transects were each carefully localized after a first very serious field scouting. At the end, with or without protocol, a total of 3661 presence data were collected.

The results show two distributions without superposition but with a contact line. The southern water vole is present South-West of a « line » Dieppe / Reims / Auxerre / Chalon-sur-Saône / Lyon / Grenoble / Briançon / Nice. The aquatic form of the terrestrial vole is present North-East of the line, at least in the Dieppe / Reims / Auxerre / Chalon-sur-Saône part, as its presence further to the South-East is not proved. The distribution area of the southern water vole is clearly smaller than the one described during the previous recent years. This means either a real regression or rather past confusions with the aquatic form of the terrestrial vole.

In its distribution area as shown at the end of the survey, the southern water vole is present on 13.5 % of the transects and in 52.4 % of the 10x10 km grids entirely prospected. The aquatic form of the terrestrial vole is present on 6.4 % of the transects and in 46.7 % of the grids within its distribution area. Aquatic voles have a large distribution but are not common. This distribution appears to be fragmented, both at the national and at the very local scale.

Statistical analysis and modelisation allow to give details of the influence of the habitat on the presence of the water vole. The best bank profile is the one with a hygrophilous and high vegetation covert. Occupied areas are quite diverse but the presence probability of the species is higher in marshes, along small rivers and those crossing wet pastures. The more favorable landscapes are those rich in wetlands, pastures or small and heterogeneous agricultural mosaic.

The southern water vole and probably too the aquatic form of the terrestrial vole went under a real regression even if the lack of old detailed data prevent any quantification. Aquatic voles are still common in some parts of the country and are not facing extinction. However, they are not in a good conservation state in France. The main reasons of their decline and/or the negative factors identified are the regression and the loss of quality of all wetlands, the still continuing artificialization of rivers, invasion of their habitat by the American mink and in a lower proportion by exotic rodents, as well as a non selective destruction of these species. The lack of suitable habitat does not always explains the rarity or even the local absence of aquatic voles but their conservation is still mainly depending on the conservation of a hydrographic network in a good ecological state.

Resumen

LAS RATAS ACUATICAS EN FRANCIA
Historia, ecología, balance investigación 2009-2014

Rata de agua
Campagnol amphibie
© Denis Avondes

Las ratas acuáticas (o semiacuáticas) forman parte de las especies poco conocidas de la fauna francesa. Son dos: la Rata de agua (*Arvicola sapidus*) y la Rata topera en su morfotipo semiacuático (*Arvicola amphibius = A. terrestris = A. terrestris terrestris*). A pesar de una ausencia casi total de adaptaciones morfológicas, las dos especies nadan notablemente y tienen un modo de vida íntimamente ligado al agua. Viven en grupos o colonias de algunos individuos territorializados en una parte de ribera o de marisma.

La distribución de la Rata de agua es ibérico-francesa. Por su parte, la de la Rata topera en su morfotipo semiacuático se extiende por una gran parte de Euroasia, hasta el norte y el este de Francia.

Anteriormente considerada común en Francia, la Rata de agua parece haber sufrido un declive en el siglo XX que provocó la inquietud de los naturalistas durante los años 2000. Los conocimientos eran muy escasos, y el estado de las poblaciones a nivel nacional poco conocido. Para evaluar la situación, la Sociedad Francesa para el Estudio y la Protección de los Mamíferos (SFEPM) ha desarrollado y coordinado un estudio, para el cual ha llevado a cabo una investigación de ciencia ciudadana entre 2009 y 2014. Centrado inicialmente en la Rata de agua, el estudio se ha extendido a la Rata topera en su morfotipo semiacuático en las zonas cercanas al área de presencia de la Rata de agua. Los objetivos eran precisar la distribución, el estado de conservación y la ecología de ambas especies. La investigación ha sido llevada a cabo por una red de observadores y de estructuras naturalistas en las diferentes regiones.

Las prospecciones se han realizado siguiendo un protocolo estandarizado en mallas de 10X10km. El protocolo está basado en la búsqueda de indicios de presencia de las ratas acuáticas en porciones de ribera (o transectos) de 100 m de largo. Estos transectos no son posicionados de manera aleatoria, sino dando preferencia a los medios que parecen localmente más propicios para las ratas acuáticas. Dado a sus características biológicas, es posible conocer tanto la presencia como la ausencia de estas dos especies tras la búsqueda de excrementos a lo largo de un transecto. Además, tras la prospección de un conjunto de transectos, el protocolo permite concluir la ausencia de ambas en una malla de 10x10 km, con un margen de error considerado como muy reducido. En el norte y en el este, las prospecciones se han completado con análisis genéticos de excrementos y de

capturas (pelos) con la finalidad de distinguir su pertenencia a una u otra especie. Para acabar, los datos de presencia obtenidos fuera del protocolo durante el periodo 2000-2014 han sido recogidos en las estructuras naturalistas locales.

La investigación ha suscitado una movilización sin precedentes para un pequeño mamífero en Francia. Un total de 10035 transectos, de 600 mallas de 10x10 km han sido prospectados según el protocolo estándar. Lo cual representa un esfuerzo de prospección considerable, sobretodo teniendo en cuenta que cada transecto ha sido posicionado minuciosamente, tras un trabajo de campo muy activo. En total, con y sin protocolo, 3661 datos de presencia han sido recabados.

Los resultados evidencian dos distribuciones que, sin superponerse, están en contacto. La Rata de agua está presente al suroeste de una línea aproximativa Dieppe / Reims / Auxerre / Chalon-sur-Saône / Lyon / Grenoble / Briançon / Nice. La Rata topera en su morfotipo semiacuático está presente al noreste de esta línea, al menos en la parte Dieppe / Reims / Auxerre / Chalon-sur-Saône, ya que su presencia más al sureste no es segura. El área de distribución de la Rata de agua es claramente inferior a la descrita los decenios precedentes. Lo cual sugiere o, una verdadera regresión, o, más probablemente, confusiones pasadas con la Rata topera en su morfotipo semiacuático.

En su área de distribución resultante del estudio, la Rata de agua está presente en el 13,5 % de transectos, y en el 52,4 % de las mallas de 10x10 km prospectadas al completo. La rata topera en su morfotipo semiacuático está presente en el 6,4 % de transectos y en el 46,7 % de mallas en su área de distribución. Las ratas acuáticas tienen una distribución amplia pero son muy poco comunes. Presentan áreas de distribución fragmentadas, tanto a nivel nacional como a nivel muy local.

El análisis estadístico y la modelización permiten determinar la influencia del medio en la presencia de la Rata de agua. Las riberas óptimas son aquellas que presentan una cobertura vegetal herbácea hidrófila y alta. Los hábitats ocupados son muy diversos, pero la probabilidad de presencia la más elevada es en las marismas, en los pequeños cursos de agua y los cursos de agua que atraviesan praderas húmedas. Los paisajes los más propicios son los ricos en ecosistemas acuáticos, en praderas o en pequeñas parcelas agrícolas heterogéneas.

La Rata de agua y también muy probablemente la Rata topera en su morfotipo semiacuático han probablemente sufrido un real declive, incluso si la falta de datos precedentes lo suficientemente precisos impide calcularlo. A pesar de que las ratas acuáticas siguen siendo comunes en algunos sectores y no están amenazadas de extinción, no presentan un buen estado general de conservación en Francia. Las principales causas del declive y/o las amenazas identificadas son: la regresión y la degradación de los ecosistemas acuáticos, la artificialización de los cursos de agua, la expansión del Visón americano y, en menor medida, la de los roedores exóticos introducidos, y por último, la lucha no selectiva contra estas especies. La falta de hábitat no permite siempre explicar la rareza incluso la ausencia local de las ratas acuáticas, pero su conservación depende de la de la red hidrográfica en buen estado ecológico.

Sommaire

Sommaire **7**

Introduction **9**

1. Les Campagnols aquatiques **11**

1.1. Origine et systématique **11**

1.1.1. Origine des *Arvicola* 11

1.1.2. Taxonomie des *Arvicola* aquatiques 16

1.2. Description **17**

1.2.1. Les *Arvicola* 17

1.2.2. Le Campagnol amphibie 18

1.2.3. Le Campagnol terrestre forme aquatique 20

1.3. Biologie **22**

1.3.1. Campagnol amphibie 22

1.3.2. Campagnol terrestre forme aquatique 34

1.4. Indices de présence **43**

1.4.1. Différents types d'indices 43

1.4.2. Coulées 43

1.4.3. Restes d'alimentation 44

1.4.4. Empreintes 45

1.4.5. Crottes 46

1.5. Répartition connue avant l'enquête **48**

1.5.1. Campagnol amphibie 48

1.5.2. Campagnol terrestre forme aquatique 50

1.6. Des campagnols aquatiques et des hommes **53**

1.6.1. Du 18ème au début du 20ème siècle 53

1.6.2. Seconde moitié du 20ème siècle 56

1.6.3. Facteurs de menaces 58

1.6.4. Historique de la protection 63

1.6.5 Statuts de conservation et de protection 65

2. Méthode **66**

2.1. Organisation de l'enquête **66**

2.1.1. Coordination 66

2.1.2. Formations 67

2.2. Recueil des données hors protocole **68**

2.2.1. Période et nature des données 68

2.2.2. Vérification des données 68

2.2.3. Représentation cartographique des données 69

2.3. Echantillonnage standardisé **69**

2.3.1. Le protocole en résumé 69

2.3.2. Maillage et choix des carrés-échantillons 71

2.3.3. Choix des transects 71

2.3.4. Réalisation des transects 73

2.3.4. Fiche de relevé 74

2.3.5. Identification 76

2.3.6. Saisie des données 76

2.4. Campagnes de capture **77**

2.4.1. Objectifs 77

2.4.2. Précautions préliminaires ... 77
2.4.3. Mode opératoire ... 78
2.5. Analyses génétiques ... 79
2.5.1. Objectif ... 79
2.5.2. Intérêt ... 79
2.5.3. Mode opératoire ... 80
2.5. Traitement statistique ... 81
2.5.1. Influence des variables environnementales ... 81
2.5.2. Modélisation de la distribution du Campagnol amphibie ... 83
2.5.3. Evaluation du protocole ... 83

3. Résultats ... 86
3.1. Effort de prospection ... 86
3.2. Répartition ... 88
3.2.1. Campagnol amphibie ... 88
3.2.2. Campagnol terrestre forme aquatique ... 89
3.2.3. Allopatrie et sympatrie ... 91
3.3. Abondance et fragmentation ... 95
3.3.1. Campagnol amphibie ... 95
3.3.2. Campagnol terrestre forme aquatique ... 96
3.4. Variables environnementales et modélisation ... 97
3.4.1. Influence des variables environnementales ... 97
3.4.2. Modélisation de la distribution ... 100
3.4.3. Principaux enseignements de l'analyse statistique ... 102
3.4.4. Campagnol terrestre forme aquatique & variables environnementales ... 104

4. Discussion : les campagnols aquatiques en France ... 105
4.1. Etat des lieux ... 105
4.1.1. Répartition et abondance ... 105
4.1.2. Les campagnols à l'échelle du site ... 109
4.1.3. Les campagnols à l'échelle du paysage ... 117
4.2. Conserver les campagnols aquatiques ... 123

5. Evaluation de la méthode ... 130
5.1. Pertinence des moyens mis en œuvre ... 130
5.1.1. Organisation et mobilisation des participants ... 130
5.1.2. Qualité des données obtenues ... 132
5.2. Evaluation statistique du protocole ... 134
5.2.1. Détection de l'effet des variables environnementales ... 134
5.2.2. Mise en évidence d'une éventuelle baisse d'occurrence ... 135
5.2.2. Probabilité de détecter l'espèce dans une maille ... 135
5.1.3. Recommandations pour un suivi à long terme ... 136
5.3. Limites de l'étude ... 137
5.3.1. Limites de l'enquête participative ... 137
5.3.2. Limites de la méthode ... 138

Conclusion ... 140

Bibliographie ... 141

Remerciements ... 155

Annexes ... 157
Annexe n° 1 : Protocole de l'enquête ... 158
Annexe n° 2 : Exemple d'autorisation départementale de capture ... 163
Annexe n° 3 : Communiqué de presse SFEPM du 8 octobre 2012 ... 164

Introduction

Le Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*) et le Campagnol terrestre forme aquatique (*Arvicola amphibius*) sont deux campagnols au mode de vie intimement lié à l'eau. Malgré la quasi-absence d'adaptations morphologiques, ils nagent remarquablement et construisent des terriers à entrée subaquatique.

Le Campagnol amphibie est une espèce clairement identifiée, présente dans la péninsule Ibérique et en France à l'exception du nord-est. Le Campagnol terrestre forme aquatique est présent dans une grande partie de l'Eurasie, jusque dans le nord et l'est de la France. Il est défini depuis peu comme une espèce à part entière, après avoir été considéré comme une forme appartenant à la même espèce que le Campagnol fouisseur (*Arvicola scherman*), qui lui n'est pas lié à l'eau.

Campagnol amphibie
© Pierre Rigaux

L'écologie des deux campagnols aquatiques est semblable, et leur répartition différente, ce qui semble en faire deux espèces dites allopatriques. La limite commune entre leurs répartitions respectives traverse la France, et n'est connue que de façon très imprécise.

Ils ont longtemps été méconnus et confondus en France. Dans les années 2000, des naturalistes se sont inquiétés de constater ce qui semblait être un déclin du Campagnol amphibie. Des observations ponctuelles et des constats locaux allaient dans ce sens. Aucune étude cependant ne permettait d'apporter des données précises sur l'état de conservation de l'espèce au niveau national. Quant au Campagnol terrestre forme aquatique, sa situation a toujours été très mal connue en France, à l'inverse du Campagnol fouisseur qui lui a fait l'objet de nombreuses études en lien avec des enjeux agricoles.

En fait, les campagnols aquatiques n'ont que très peu été étudiés en France, alors que le Campagnol amphibie l'a été largement dans la péninsule Ibérique, et que le Campagnol terrestre forme aquatique l'a beaucoup été au Royaume-Uni et ailleurs en Eurasie.

Ce manque de connaissances en France se retrouve dans les classements du Campagnol amphibie sur les différentes listes rouges des espèces menacées établies par l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) : classé « vulnérable » sur les listes rouges espagnole et mondiale, il est classé dans la catégorie moins forte « quasi-menacé » sur la liste rouge française, par manque de données permettant de montrer de façon suffisamment précise une faiblesse ou un déclin des populations correspondant aux critères définis par l'UICN. Quant au Campagnol terrestre forme aquatique, il a fait l'objet de suivis et

d'un programme restauration des populations au Royaume-Uni dès les années 1990, à une époque où personne ou presque ne se souciait de cet animal en France.

Pour répondre à ce besoin de connaissances sur la situation des campagnols aquatiques, la SFEPM a mis en œuvre en 2009 une étude, sous la forme d'une enquête nationale. D'abord ciblée sur le Campagnol amphibie, elle a été étendue au Campagnol terrestre forme aquatique dans les zones proches de l'aire de répartition du Campagnol amphibie. Les objectifs sont de préciser la répartition de ces campagnols, d'estimer l'état de leurs populations et de préciser leur écologie.

Le présent document donne les résultats de cette étude, propose une revue des connaissances naturalistes et bibliographiques disponibles, retrace une brève histoire des campagnols aquatiques et de leur prise en compte en France, et apporte enfin quelques éléments en faveur de leur conservation.

Ce document a vocation à être diffusé librement, et peut être repris avec la citation recommandée. Il s'agit pour la SFEPM de mettre à disposition de tous un état des lieux des connaissances, dans l'intérêt d'une meilleure prise en compte des campagnols aquatiques.

Campagnol amphibie © Denis Avondes

1. Les Campagnols aquatiques

1.1. Origine et systématique

Les campagnols aquatiques, ou campagnols au mode de vie semi-aquatique, font partie du genre *Arvicola*.

1.1.1. Origine des *Arvicola*

Origine des *Arvicola*

Les premiers *Arvicola*

Le genre *Arvicola* est apparu il y a plusieurs centaines de milliers d'années, pendant la période du Pléistocène. Il est issu du genre *Mimomys*. Plusieurs espèces ou formes primitives d'*Arvicola*, différentes des *Arvicola* actuels, sont trouvées dans les fossiles datant du Pléistocène moyen, il y a environ 600 000 ans (Chaline, 1972 ; Sutcliffe & Kowalski, 1976, *in* Abbassi *et al.*, 1998 ; Heinrich, 1978 ; Koenigswald & Kolfschoten, 1996 ; Maul *et al.*, 2000 ; Maul, 2001).

La divergence *terrestris* / *sapidus*

Entre la fin du Pléistocène moyen et le Pléistocène supérieur, deux formes notamment sont trouvées dans les fossiles, et sont les ancêtres directs des campagnols aquatiques actuels : une forme primitive d'« *Arvicola sapidus* » (dite *Arvicola* cf. *sapidus*) et une forme primitive d'« *Arvicola terrestris* » (dite *Arvicola* cf. *terrestris*) (Kolfschoten, 1990, 1993 ; Sesé Benito, 1994 ; Abbassi & Desclaux, 1996). Ces deux *Arvicola* primitifs auraient pour ancêtre commun une espèce fossile appelée *Mimomys savini* (Cuenca-Bescós *et al.*, 2010). L'analyse génétique des séquences des cytochromes *b* montre que la séparation entre *A. sapidus* et *A. terrestris* s'est faite pendant le Pléistocène moyen (Centeno-Cuadros, 2009 ; Centeno-Cuadros *et al.*, 2009).

Les plus anciens fossiles d'*Arvicola sapidus* sont trouvés en Espagne. Ils sont un peu antérieurs à ceux trouvés en France au Pléistocène supérieur, il y a plusieurs dizaines de milliers d'années (Sesé Benito, 1994 ; Abbassi & Desclaux, 1996 ; Abbassi, 1999). Par les moyens génétiques, il est montré qu'*Arvicola sapidus* aurait colonisé la France à partir de la péninsule Ibérique au Pléistocène supérieur, il y a environ 62 000 ans (Centeno-Cuadros, 2009 ; Centeno-Cuadros *et al.*, 2009).

Les modalités d'apparition d'*A. sapidus* et *A. terrestris* sont encore discutées, ainsi que leurs liens de parenté avec les autres *Arvicola* ayant existé au Pléistocène (voir à ce sujet : Maul *et al.*, 2000 ; Megías-Nogales *et al.*, 2003 ; Kalthoff *et al.*, 2007 ; Cuenca-Bescós *et al.*, 2010).

Le Campagnol amphibie comme espèce

La première description officielle

Dans sa description historique des *Arvicola*, Selys-Longchamps (1847) présente 16 à 25 espèces, dont le « Campagnol amphibie *Arvicola amphibius* » et le « Campagnol de Musignan *Arvicola musignanii* » : ils englobent manifestement les deux campagnols aquatiques, mais dans des limites très différentes de celles décrites par la suite. L'imbroglio des *Arvicola* n'est pas démêlé au 19ème siècle. Fatio (1869) nomme « Campagnol amphibie *Arvicola amphibius* » le campagnol aquatique présent en Suisse, qui n'est manifestement pas l'actuel « Campagnol amphibie *Arvicola sapidus* ».

Le « Campagnol amphibie *Arvicola sapidus* » est décrit pour la première fois en tant qu'espèce en 1908 par Miller, à partir d'individus capturés dans le nord de l'Espagne, aux environs de Burgos. Sur la seule base de la couleur du pelage, l'auteur décrit également ce qu'il estime être une autre espèce, présente aussi dans le nord de l'Espagne et en France : *Arvicola tenebricus* (Miller, 1908). Quelques années après, Miller (1910, 1912) révise cette taxonomie et considère ces campagnols comme étant deux sous-espèces du Campagnol amphibie. Ceci sera repris et discuté jusque récemment (voir 1.1.2.).

Arvicola sapidus et les autres

Miller (1910, 1912) décrit six espèces du genre *Arvicola* : *A. sapidus* en Espagne et dans le sud de la France, *A. amphibius* en Grande-Bretagne, *A. terrestris* en Scandinavie, *A. scherman* en Europe centrale, *A. musagrani* et *A. italicus* en Italie.

La taxonomie au sein du genre *Arvicola* est ensuite beaucoup modifiée. Ellerman & Morrisson-Scott (1951) opèrent des regroupements dans les *Arvicola*, tandis que Heim de Balsac & Guislain (1955) considèrent que trois espèces peuvent être retenues comme présentes en France : d'une part, le Campagnol amphibie *A. sapidus* tel qu'on le décrit aujourd'hui, d'autre part un campagnol aux mœurs semi-aquatiques appelé *A. terrestris* (incluant *A. amphibius*), et enfin un campagnol aux mœurs fouisseuses appelé *A. scherman*. Heim de Balsac & Guislain se basent sur des critères morphologiques, anatomiques, écologiques et chromosomiques. Ce dernier critère ne leur permet de séparer qu'*A. sapidus* (2n=40 chromosomes) des deux autres (2n=36 chromosomes).

Une espèce à part entière

La description d'*A. sapidus* en tant qu'espèce, tel que l'envisagent Heim de Balsac & Guislain en 1955, est confirmée par la suite : *A. sapidus* est une espèce à part entière, sur la base de son caryotype (Diaz de la Guarda & Pretel, 1979). Ceci est certifié plus récemment, en considérant qu'*A. sapidus* est suffisamment homogène sur le plan morphologique, écologique et génétique (Gromov & Pilyakov, 1992 ; Centeno-Cuadros *et al.*, 2009 ; Kryštufek *et al.*, 2014).

Le Campagnol terrestre au sens large

Un campagnol multiforme ?

La systématique du Campagnol terrestre au sens large a été très discutée. Après avoir été considéré comme pouvant être divisé en deux espèces *A. terrestris* et *A. scherman*, l'une au mode de vie semi-aquatique et l'autre au mode de vie fouisseur (Heim de Balsac & Guislain, 1955), le Campagnol terrestre au sens large fut considéré comme étant une seule espèce, présentant plusieurs formes ou écotypes.

L'étude des crânes permet de séparer plusieurs formes d'*A. terrestris*, différentes d'*A. sapidus* (Spitz & Morel, 1972 ; Ventura & Sans-Fuentes, 1997). Jusqu'à 35 sous-espèces d'*A. terrestris* ont pu être décrites (Wust Saucy, 1998).

Un campagnol à deux formes ?

Après avoir été divisé en de nombreuses formes ou sous-espèces, *A. terrestris* au sens large a été considéré plus récemment comme ne présentant que deux formes ou écotypes. Ces deux écotypes ont été considérés comme deux sous-espèces d'un même *Arvicola terrestris* : la sous-espèce au mode de vie fouisseur *Arvicola terrestris scherman*, et la sous-espèce au mode de vie semi-aquatique *Arvicola terrestris terrestris*.

Ils pourraient être distingués par la longueur de la queue, proportionnellement moins longue chez l'écotype fouisseur où elle serait inférieure à 54% de la longueur « tête + corps », mais ceci ne serait pas valable pour certaines populations (Wust Saucy, 1998 ; Wust Saucy *et al.*, 1998).

Campagnol terrestre (capturé). Forme aquatique ou forme fouisseuse ? Une simple observation d'un individu hors contexte est souvent insuffisante pour conclure avec certitude
© Aymeric Mionnet

Les deux formes diffèrent sur le plan morphologique et ostéologique : la forme fouisseuse est plus petite, et possède un crâne adapté au creusement par les dents, avec des incisives orientées vers l'avant. Ces différences entre les deux formes sont statistiquement présentes dès les stades juvéniles (Cubo *et al.*, 2006).

Les critères de distinction des deux formes par simple examen du crâne sont proposés dans certaines clés d'identification des mammifères (Marchesi *et al.*, 2008), mais la différenciation est en réalité souvent impossible sur un seul individu (obs. pers.), tant les critères observés peuvent paraître intermédiaires et sont probablement variables selon l'origine géographique.

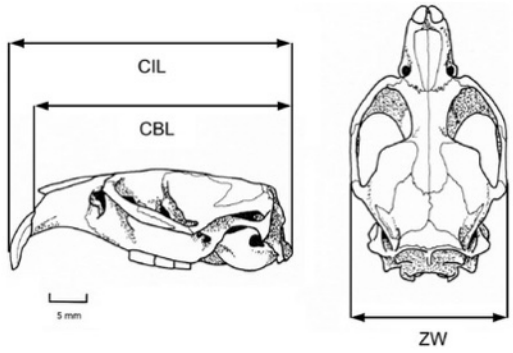


Figure n°1 :

Mesures crâniennes utilisées pour séparer différentes formes d'Arvicola : longueur du condylo-incisive (CIL), du condylo-basal (CBL) et largeur (ZW) (tiré de Cubo *et al.*, 2006). Une forme fouisseuse a tendance à présenter un crâne petit avec des incisives plus orientées vers l'avant qu'une forme non fouisseuse.

Campagnol fouisseur © Michel Quiot

Le Campagnol terrestre forme aquatique comme espèce

La nature de cette séparation entre les deux formes de Campagnol terrestre au sens large est très discutée. Par croisement provoqué entre les deux en captivité, Kleist (1996) obtient une descendance de première génération fertile, tandis que Kryštufek *et al.* (2014) en obtiennent une partiellement stérile. S'agit-il de deux espèces distinctes, comme l'envisageaient Heim de Balsac & Guislain en 1955 ?

Une espèce officielle

Dans la taxonomie de référence coordonnée par Wilson & Reeder (reprise par Resch *et al.*, 2014), Musser & Carleton (2005) décrivent les deux formes comme deux espèces distinctes : le « Campagnol fouisseur » *Arvicola scherman*, et le « Campagnol terrestre » *Arvicola terrestris* ou *Arvicola amphibius* au mode de vie semi-aquatique.

Par ailleurs, une autre forme semi-aquatique présente en Italie et appelée auparavant *A. italicus* a été renommée *A. amphibius* (Gippoliti, 2012).

Une espèce discutée

Cette élévation des formes fouisseuses et semi-aquatique au rang d'espèce est parfois considérée comme abusive ou incertaine (Quéré, *in* Delattre & Giraudoux, 2009 ; Quéré & Le Louarn, 2011) sur la base notamment d'étude génétique (Kryštufek *et al.*, 2014).

Il est certain que les populations d'*Arvicola* autres qu'*A. sapidus* présentent un important polymorphisme morphologique et génétique (Giraudel *et al.*, 2009). Même en ne considérant que la forme semi-aquatique dite *A. amphibius*, des sous-populations peuvent être distinguées par analyse morphologique du crâne selon l'origine géographique (Markov *et al.*, 2012).

Un Campagnol terrestre « aquatique »

Campagnol terrestre forme aquatique
© Jean-François Noblet

Quoi qu'il en soit de la nature de cette distinction entre ces deux campagnols (écotype, sous-espèce ou espèce), il existe bien des populations de campagnol du genre *Arvicola* présentant un mode de vie semi-aquatique, qui n'appartiennent pas à l'espèce *Arvicola sapidus*, et qu'on peut appeler Campagnol terrestre forme aquatique.

1.1.2. Taxonomie des *Arvicola* aquatiques

Le Genre *Arvicola*

Selon Musser & Carleton (2005), le genre *Arvicola* est classé ainsi :

- Classe des Mammifères
  - Ordre des Rongeurs
    - Sous-ordre des Myomorphes
      - Super-famille des Muroïdes
        - Famille des Cricétidés
          - Sous-famille des Arvicolinés
            - Genre *Arvicola*

Le genre *Arvicola* est parfois encore classé dans la famille des Arvicolidés (Aulagnier, 2009).

Les campagnols aquatiques

En l'état actuel des connaissances, les campagnols aquatiques présents en France sont les deux campagnols suivants :

Le Campagnol amphibie

Campagnol amphibie, *Arvicola sapidus* (Miller, 1908)

Ce campagnol est habituellement désigné en anglais par le terme « Southern water vole ». Dans la suite du présent document, le terme de « Campagnol amphibie » est utilisé pour désigner sans équivoque cette espèce.

Deux sous-espèces de Campagnol amphibie sont parfois reconnues sur la base du pelage (Ventura, 2002 ; Quéré & Le Louarn, 2011) : *Arvicola sapidus sapidus*, plus clair, dans la péninsule Ibérique à l'exception du nord, et *Arvicola sapidus tenebricus*, plus sombre, dans le nord de la péninsule Ibérique et en France. Il semble que cette distinction en sous-espèces ne soit génétiquement pas valable (Centeno-Cuadros *et al.*, 2009).

Le Campagnol terrestre forme aquatique

Campagnol terrestre ou Campagnol terrestre forme aquatique, *Arvicola amphibius*, *ou Arvicola terrestris*, ou encore *Arvicola terrestris terrestris* (Linnaeus, 1758)

Ce campagnol est habituellement désigné en anglais par les termes « Water vole », « European water vole », « Eurasian water vole » ou encore « Northern water vole ». Dans la suite de ce document et afin d'éviter toute confusion avec le Campagnol fouisseur *Arvicola scherman* (Shaw, 1801) (ou *Arvicola terrestris scherman* (Linnaeus, 1758)), on utilisera le terme de « Campagnol terrestre forme aquatique ».

Notons enfin que dans la terminologie courante, de façon abusive par rapport à la systématique récente, le terme de « Campagnol terrestre » désigne souvent la forme fouisseuse, appelée aussi « Rat taupier » : les documents administratifs tels que les arrêtés encadrant la lutte contre le Campagnol fouisseur *Arvicola scherman* (ou *Arvicola terrestris scherman*) parlent couramment de « Campagnol terrestre *Arvicola terrestris* », sans évoquer le Campagnol terrestre forme aquatique, par erreur ou manque de précision.

1.2. Description

1.2.1. Les *Arvicola*

Les *Arvicola* par rapport aux autres campagnols

Comme l'ensemble des campagnols, les *Arvicola* présentent des oreilles et un museau courts. Les campagnols du genre *Arvicola* sont les plus grands campagnols au sens restreint, c'est-à-dire en excluant le Rat musqué *Ondatra zibethicus* (qui fait aussi partie de la sous-famille des Arvicolinés donc des campagnols au sens large).

Les trois *Arvicola* présents en France peuvent généralement être distingués des autres campagnols au sens restreint (c'est-à-dire en excluant le Rat musqué), par les critères suivants à l'état adulte : une grande taille (longueur tête + corps : 125-240 mm), un pied postérieur moyen à grand (22-38 mm), une queue moyenne à très longue pour des campagnols (45-140 mm). Leur pelage est globalement brun, plus clair dessous.

Campagnol roussâtre, Campagnol de Fatio, jeune Rat musqué © Pierre Rigaux

Les campagnols aquatiques par rapport aux autres *Arvicola*

Le Campagnol amphibie et le Campagnol terrestre forme aquatique sont en moyenne plus grands que le Campagnol fouisseur. La distinction entre le Campagnol amphibie et le Campagnol fouisseur peut être faite assez aisément à l'état adulte : le Campagnol fouisseur est bien plus petit, sa queue est nettement plus courte en proportion, son pied postérieur est bien plus petit.

La distinction entre le Campagnol amphibie et le Campagnol terrestre forme aquatique est plus délicate, ainsi que celle entre le Campagnol terrestre forme aquatique et le Campagnol fouisseur.

1.2.2. Le Campagnol amphibie

Campagnol amphibie (Var, France) *© Jean-Michel Bompar*

Mesures

Les mesures relevées en France sont les suivantes.

Longueur de « tête + corps » : 165-240 mm
Longueur de la queue : 100-140 mm.
Longueur du pied postérieur : 32-39 mm (5 pelotes plantaires).
Longueur de l'oreille : 14-20 mm.
Poids : 140-300 g.

Morphologie

Un grand campagnol sans particularité visible

Le Campagnol amphibie est le plus grand des campagnols au sens restreint (sans le Rat musqué). Ses oreilles courtes sont très peu visibles dans la fourrure. Les Campagnols amphibies trouvés en France présentent un pelage uniformément brun foncé sur le dessus, plus clair dessous. La queue est très longue pour un campagnol, dépassant la moitié de la longueur « tête + corps ». Elle est couverte d'une fine couche de poils noirs. Les pieds postérieurs sont proportionnellement grands. Il y a 8 mamelles.

Le Campagnol amphibie possède un pelage d'hiver et un pelage d'été, avec deux mues annuelles. Le pelage d'hiver est plus long et plus épais (Ventura & Gosalbez, 1990). En Espagne, le premier pelage des juvéniles est décrit comme étant plus sombre, plus court et moins dense. La première mue vers un pelage subadulte est sublatérale. Le pelage des subadultes est moins sombre, plus long et plus dense que le premier pelage. Après une deuxième mue de type sublatérale, un pelage plus long et plus clair est acquis par les individus ayant alors atteint la maturité sexuelle pour 70 à 80% d'entre eux (Garde & Escala, 1999). En France, les plus jeunes individus trouvés hors du terrier présentent un pelage de couleur similaire aux adultes (obs. pers.).

Le Campagnol amphibie ne parait pas présenter d'adaptation morphologique à la vie aquatique, si ce n'est un pelage paraissant plus dense que celui d'autres campagnols, et peut-être la longueur relativement importante de son pied postérieur dont on pourrait supposer qu'elle facilite la nage.

Une identification délicate

Par rapport aux Campagnols terrestres forme aquatique trouvés en France et aux Campagnols fouisseurs, le Campagnol amphibie peut être distingué par les critères suivants : la taille supérieure, la queue et le pied postérieur relativement plus longs, et dans une moindre mesure, le pelage toujours uniformément brun sur le dessus.

Le critère de la longueur du pied postérieur, habituellement donné pour distinguer de façon certaine le Campagnol amphibie des autres *Arvicola* (Quéré & Le Louarn, 2011), parait fiable et le plus souvent suffisant, mais les mesures doivent être considérées avec précaution, car une très faible marge de recouvrement semble exister (obs. pers.) : le pied postérieur est long d'au moins 32 mm (voire 31 mm, obs. pers.) chez le Campagnol amphibie, souvent beaucoup plus, tandis qu'il

n'excède pas 31 mm (voire 32 mm, obs. pers.) chez les autres *Arvicola*, souvent beaucoup moins.

Mesure d'un pied postérieur de Campagnol amphibie
© Pierre Rigaux

1.2.3. Le Campagnol terrestre forme aquatique

Campagnol terrestre forme aquatique (Angleterre) *© Jean-François Noblet*

Mesures

Les mesures relevées en France sont les suivantes, et mériteraient d'être précisées.

Longueur de « tête + corps » : 125-200 mm.
Longueur de la queue : 60-120 mm.
Longueur du pied postérieur : 26-32 mm (5 pelotes plantaires).
Longueur des oreilles : 14-20 mm.
Poids : 70-200 g.

Morphologie

Un grand campagnol sans particularité visible

Le Campagnol terrestre forme aquatique est d'aspect globalement semblable au Campagnol amphibie, quoique en moyenne plus petit. Le poids de 300 voire 385 grammes atteint en Angleterre (Corbet & Harris, 1991 ; Strachan & Jefferies, 1993 ; Strachan & Moorhouse, 2006) est très loin d'être constaté à ce jour en France où les individus pesés atteignent rarement les 200 grammes, et sont donc nettement plus petits que les Campagnols amphibies (obs. pers.). Les mâles sont en moyenne plus grands que les femelles (Strachan & Moorhouse, 2006). Il y a 8 mamelles.

En France, le pelage est d'un brun variable, parfois plus clair que chez le Campagnol amphibie. La coloration est souvent d'un brun hétérogène avec des zones plus claires voire jaunâtres sur les parties inférieures de la tête et/ou sur les flancs (obs. pers.). Les modalités de la mue seraient semblables à celle du Campagnol amphibie (Quéré & Le Louarn, 2011).

Une identification très délicate

La distinction avec le Campagnol amphibie nécessite un examen minutieux. La queue du Campagnol terrestre forme aquatique est en moyenne plus courte que chez le Campagnol amphibie. Le pied postérieur est plus petit. La mesure de sa longueur, inférieure à 33 mm, semble généralement suffisante pour permettre une distinction certaine à l'état adulte avec le Campagnol amphibie (*cf.* 1.2.2.).

Par rapport au Campagnol fouisseur, les Campagnols terrestres forme aquatique présents en France paraissent en moyenne plus grands, avec la queue proportionnellement plus longue. Il ne semble néanmoins pas possible de les distinguer avec certitude par le seul examen d'éléments morphologiques, hors contexte. Leur aspect général serait en quelque sorte intermédiaire entre celui du Campagnol amphibie et celui du Campagnol fouisseur, mais ceci reste à être étudié plus précisément.

1.3. Biologie

1.3.1. Campagnol amphibie

Habitat

Des exigences marquées

Le Campagnol amphibie est inféodé aux milieux aquatiques. Ceux qu'il occupe en France peuvent être d'apparences très diverses, d'aspect naturel ou anthropisé, du niveau de la mer à plus de 2000 mètres d'altitude : ruisseaux, rivières, fleuves, canaux, étangs, mares, zones humides, marais salés littoraux, tourbières.

Malgré cette diversité de milieux, l'installation du Campagnol amphibie sur un site nécessite la présence de certains éléments précis. Cette exigence est manifestement plus forte que celle des rongeurs semi-aquatiques exogènes présents en Europe et qui fréquentent des milieux aquatiques beaucoup plus variés : Rat musqué, Ragondin (*Myocastor coypus*) et Rat surmulot ou Rat gris (*Rattus norvegicus*) (obs. pers.).

Par contre, la qualité de l'eau n'est pas clairement identifiée comme ayant une influence directe sur la présence du Campagnol amphibie, bien que ceci resterait à préciser.

L'importance de la végétation riveraine

Les éléments habituellement nécessaires à l'installation du Campagnol amphibie sont les suivants : de l'eau libre d'une profondeur généralement supérieure à une dizaine de centimètres, un courant peu élevé à nul, et des berges meubles présentant un couvert végétal herbacé fourni aux abords immédiats de l'eau (obs. pers). Ceci se retrouve dans le reste de son aire de répartition (Fedriani *et al.*, 2002 ; Román, 2007b ; Pita *et al.*, 2010).

Il semble que le couvert optimal doive être présent sur une largeur d'au moins une trentaine voire une cinquantaine de centimètres à partir de la limite de l'eau, et présenter une hauteur d'au moins une trentaine de centimètres. Le Campagnol amphibie doit pouvoir circuler à l'abri de ce couvert (obs. pers.).

Site de présence de Campagnol amphibie (Aisne)
© Pierre Rigaux

Un abri au sec

Le Campagnol amphibie creuse des terriers dans la berge. L'entrée est le plus souvent immergée. Le diamètre avoisine 6 centimètres. La berge doit nécessairement être plus haute que la lame d'eau, de façon à permettre l'installation au sec des campagnols. Le terrier est l'abri le plus souvent utilisé.

Beaucoup plus rarement, lorsque l'établissement d'un terrier est impossible et que la végétation le permet, le campagnol établi un nid constitué de fragments de végétaux herbacés. Ce nid prend la forme d'une boule d'une trentaine de centimètres de diamètre, placée dans un substrat végétal suffisamment solide et au-dessus du niveau de l'eau, par exemple des amas de tiges de Roseaux (*Phragmites australis*) (obs. pers.).

A gauche : entrée de terrier découverte par une baisse du niveau d'eau
A droite : nid dégagé dans une roselière
© Pierre Rigaux

Des individus erratiques hors habitat

Les critères de milieu indispensables à la présence du Campagnol amphibie concernent l'habitat occupé au moins en période de reproduction, par des individus territorialisés (obs. pers.).

En dehors de cette situation, les Campagnols amphibies peuvent être contactés temporairement dans tous types de milieux aquatiques, lors de déplacements hors de ces sites pour diverses raisons : bouleversement de l'habitat des sites de reproduction, dispersion supposée ou recherche de territoire (obs. pers.).

Campagnol amphibie traversant un milieu non propice *© Sylvain Richier*

Il n'est pas rare que des Campagnols amphibies soient observés dans ces circonstances, alors que paradoxalement, ils ne sont que relativement peu visibles dans leur habitat. Ceci s'explique par le fait qu'en dehors de leur milieu de prédilection, ils peuvent être contraints à se montrer plus souvent à découvert que lorsqu'ils sont cachés sous la végétation d'un milieu propice.

Un habitat discontinu

A l'échelle d'un paysage, l'habitat propice à la présence du Campagnol amphibie est rarement présent de manière continue sur l'ensemble du réseau hydrographique. Dans la plupart des paysages en France, l'habitat propice n'est même présent que sur une proportion très faible de l'ensemble du réseau hydrographique local.

Ceci est parfois très net et facile à identifier dans des paysages où le réseau hydrographique présente des tronçons très différenciés, et aisés à caractériser en termes d'habitat. C'est le cas dans des milieux naturels et dans milieux plus antrhopisés, par exemple lorsqu'un ruisseau longe une multitude de parcelles agricoles d'usage différent. Un tel ruisseau peut présenter un faciès très variable au long de son parcours, selon des facteurs naturels et/ou selon les différentes pratiques d'intervention sur les berges, anciennes ou contemporaines : fauche de la rive ou non, fréquence de la fauche, installation ou non d'un fil électrique empêchant l'accès du bétail au ruisseau et donc le piétinement (obs. pers.).

Site de présence de Campagnol amphibie (Puy-de-Dôme)
© Pierre Rigaux

Régime alimentaire

Un herbivore généraliste

Le Campagnol amphibie est essentiellement herbivore. Il consomme toutes sortes de plantes herbacées non ligneuses, trouvées sur la berge ou dans l'eau.

Ceci est visible par l'observation des tiges coupées et des « réfectoires », les placettes d'alimentations où le campagnol dépose les fragments de végétaux qu'il découpe (obs. pers.). Des études de régime alimentaire effectuées à partir d'analyses de crottes et de contenus stomacaux le confirment (Ventura *et al.*, 1989 ; Fabien, 2000 ; Garde & Escala, 2000 ; Román, 2007b) : toutes les espèces herbacées disponibles sur les rives au cours de l'année peuvent semble-t-il être consommées, de même que les autres espèces végétales présentant des parties aériennes suffisamment tendres et accessibles près du sol.

Tiges de Prêles coupées par un Campagnol amphibie
© Pierre Rigaux

Toutes sortes d'herbes consommées

Les Campagnols amphibies s'adaptent à une très large palette de plantes herbacées possibles. Lorsque la végétation riveraine est uniquement constituée de joncs (*Juncus sp.*), les restes de repas ne présentent que des débris de joncs (obs. pers.). Dans le sud de l'Espagne à Doñana, l'alimentation est majoritairement constituée de Poacées, prédominants dans la composition botanique accessible, complétées principalement avec des joncacées et des cypéracées lorsqu'ils sont présents (Román, 2007b).

Dans certains marais saumâtres de la côte méditerranéenne où la végétation est essentiellement composée de Salicornes à caractère ligneux (*Arthrocnemum sp., Sarcocornia sp.*), la strate de végétation près du sol forme au bord de l'eau un couvert buissonnant et dense, qui offre aux campagnols un abri, mais qui est peu appétent en tant que tel. En revanche, les extrémités des rameaux de ces Salicornes sont herbacées et manifestement appétentes. Les parties charnues de ces rameaux accessibles très près du sol sont abondamment consommées par les campagnols, au point de constituer l'essentiel de leur régime alimentaire visible sur les réfectoires (obs. pers.).

En hiver, la consommation d'écorce de Saule (*Salix sp.)* a été observée sur un marais partiellement gelé, mais il semble que la consommation de ligneux soit très peu commune (obs. pers.).

Un carnivore à la marge ?

La consommation d'animaux est très rarement notée. Certains cas sont rapportés au Portugal concernant des prédations de Campagnol amphibie sur des écrevisses américaines (Anastácio, 1993, *in* Mate & Barrull, 2012), et en Espagne sur des corbicules (mollusques bivalves) (Flechoso & Alarcos, 2009) et sur des passereaux paludicoles (López *et al.*, 2002, *in* Mate & Barrull, 2012).

L'attaque d'un Campagnol amphibie femelle sur une couleuvre vipérine est même documentée, la couleuvre étant elle-même en train d'ingurgiter un poisson. Les observateurs ne sont toutefois pas certains qu'il s'agisse pour le campagnol de consommer la couleuvre ou simplement d'écarter un danger potentiel (Mate & Barrull, 2012).

Dans l'ensemble, la relative rareté d'observations suffisamment documentées d'un régime carnivore ou insectivore, les analyses de régime alimentaire disponibles (principalement en Espagne) et enfin l'examen visuel de milliers de crottes dans l'ensemble de la France au contenu manifestement végétal (obs. pers.) confirment que la consommation d'animaux chez le Campagnol amphibie est marginale. On peut émettre l'hypothèse que la prédation permettrait un apport supplémentaire de protéines chez les femelles gestantes ou allaitantes, comme ceci est parfois mentionné chez le Campagnol terrestre forme aquatique (Stratchan, 1997).

Périodes d'activité

Une activité très variable

Le Campagnol amphibie est actif toute l'année, de jour et de nuit. Les phases d'activité parfois décrites comme assez nettement délimitées en fin de matinée, en début d'après-midi et la nuit (Quéré & Le Louarn, 2011) semblent loin d'être généralisables (obs. pers.).

Les captures effectuées dans diverses régions de France montrent que l'activité des Campagnols amphibies à l'extérieur de leurs terriers est bien plus importante à différents moments de la nuit qu'en journée, au moins en période estivale. La fréquence et l'importance de l'activité extérieure diurne apparaissent toutefois très variables. Certains Campagnols amphibies peuvent même être observés en journée sans qu'ils manifestent de crainte à faible distance des observateurs (obs. pers.).

Campagnol amphibie © Emmanuel Ruchon

Reproduction et espérance de vie

Une reproduction aux beaux jours

En France, la reproduction a principalement lieu entre avril et septembre. Elle est constatée beaucoup plus rarement jusqu'en hiver (obs. pers.). Il est probable que la période de reproduction puisse varier selon les conditions du milieu, dans les différentes régions de sa répartition. La reproduction hivernale existe dans les régions au climat clément.

En Espagne à Doñana, les Campagnols amphibies se reproduisent d'octobre à juin, mais pas en période estivale qui est une période de sécheresse (Román, 2007b). Cette phénologie se traduit dans l'évolution intra-annuelle du poids moyen des individus mâles : le poids moyen augmente du printemps à l'été (traduisant la prédominance des adultes parmi la population), puis diminue de l'automne à l'hiver (traduisant la prédominance des jeunes) (Garde & Escala, 1993). On peut supposer que cet arrêt de la reproduction en période estivale se retrouve localement en France dans certains milieux provençaux subissant des sécheresses estivales importantes et où les températures sont très clémentes en hiver, mais ceci reste à prouver.

Un nombre de portées annuelles à préciser

En Espagne encore, les femelles pourraient se reproduire à l'âge de 4 mois, et mettre bas une fois par mois durant la saison de reproduction (Román, 2007b). Le nombre de portées annuelles par femelle n'est pas connu en France. Les informations chiffrées, données dans les différents ouvrages mammalogiques régionaux ou nationaux, se rapportent manifestement à la littérature Ibérique de façon directe ou indirecte, au moins pour la plupart, et le plus souvent sans la citer.

Le nombre de portées est vraisemblablement très différent selon les conditions climatiques et hydriques. On peut supposer prudemment qu'il varierait de 2 à 8 selon les régions et les conditions climatiques. La saison favorable est par exemple bien plus courte à 2000 mètres d'altitude qu'en plaine.

Une taille des portées à préciser

Il n'y a pas d'information précise et disponible sur la taille des portées dans les différentes conditions géographiques en France. De même que pour le nombre de portées annuelles, les informations mentionnées dans les ouvrages français se rapportent souvent aux connaissances obtenues dans la péninsule Ibérique, même si elles sont peu citées en tant que telles.

La taille des portées est de 2 à 5 jeunes dans le delta de l'Ebre (Ventura & Gosalbez, 1987), et de 3,3 en moyenne à Doñana où le ratio des juvéniles est équilibré (Román, 2007b).

La durée de gestation est estimée autour de 21 jours (Román, 2007b).

Une courte espérance de vie

Les Campagnols amphibies sont subadultes à 65-115 jours en moyenne à Doñana. La croissance peut être ralentie par des conditions défavorables.

L'espérance de vie serait autour de 4 mois pour les mâles et 5 mois pour les femelles. Seuls 7% des mâles et 15% des femelles dépasseraient l'âge d'un an (Román, 2007b). Ceci n'a pas été étudié en France.

Jeune Campagnol amphibie © Pierre Rigaux

Utilisation de l'espace

Une vie en petit groupe

Le Campagnol amphibie vit généralement en groupe ou colonie de quelques individus, cantonnés sur un site dont la taille ne semble habituellement pas dépasser 50 à 200 mètres de long en milieu linéaire (cours d'eau, berge de grand étang…) et 5000 m^2 en milieu surfacique (marais, complexe de pièces d'eau) (obs. pers. ; Pita *et al.*, 2010 ; Rigaux *et al.*, 2009a).

La taille constatée des groupes sur une centaine de mètres de rive est de 2 à 5-6 adultes ou subadultes, et autant de jeunes. Il ne parait pas impossible que des densités plus élevées existent très localement, mais il semble qu'elles ne dépassent pas souvent 3 à 4 adultes (obs. pers. ; Rigaux *et al.*, 2009a).

Des colonies plus ou moins éloignées

Le plus souvent, le réseau hydrographique est occupé de manière très discontinue par des petits groupes ou colonies de Campagnols amphibies, généralement séparés les uns des autres par plusieurs centaines de mètres, voire plusieurs kilomètres de linéaire de réseau hydrographique.

Beaucoup plus rarement, l'occupation de l'espèce est continue sur plusieurs centaines de mètres, voire sur plusieurs kilomètres le long du réseau hydrographique local. Une condition minimale pour ceci est l'existence d'un habitat propice en continu, ce qui est plutôt rare dans les paysages français. La distribution des colonies est fortement liée à celle de l'habitat (obs. pers.).

Des colonies parfois temporaires

Un site peut rester occupé continuellement par l'espèce pendant des années si l'habitat ne subit pas de perturbation trop forte et reste propice. Le maintien de l'habitat est une condition nécessaire mais non suffisante pour le maintien d'une colonie. Si le site subit un bouleversement rendant non-propice le milieu pour le Campagnol amphibie, la colonie disparait (obs. pers.).

Même en l'absence de perturbation visible de l'habitat, des colonies peuvent n'être que temporaires. Des apparitions et des disparitions de colonies sont parfois constatées sans qu'on puisse identifier la cause de cette instabilité.

Les disparitions de colonies en l'absence de perturbation de l'habitat semblent toutefois être un phénomène moins fréquent que l'instabilité provoquée par la modification de l'habitat (obs. pers.).

Des colonies perturbées par la perte d'habitat

Les perturbations de l'habitat peuvent provoquer l'abandon d'un site par une colonie. Une certaine instabilité de l'occupation des sites d'une année sur l'autre est souvent constatée, liée à celle du milieu, elle-même causée par des facteurs anthropiques ou naturels.

Les causes anthropiques peuvent être des interventions pratiquées sur les cours d'eau, toute gestion des milieux humides, étangs, canaux. Ces perturbations peuvent être visibles ou non à postériori. La perte d'habitat provoquée par un curage, un broyage de la végétation ou un brûlis des berges est immédiatement identifiable. Mais de telles interventions peuvent ne pas laisser de trace visible après la reconstitution de la végétation, quelques mois ou années plus tard (obs. pers ; Rigaux & Charruau, 2007 ; Rigaux *et al.*, 2009b).

Les causes non liées à l'homme peuvent être le régime hydrique entraînant un remaniement du faciès des rives par les crues, ou l'assèchement estival de certaines portions du réseau hydrographique (obs. pers ; Rigaux & Charruau, 2007 ; Rigaux *et al.*, 2009b).

Portions de ruisseaux désertés par les Campagnols amphibies suite à un curage (en haut : Creuse) ou suite à un brûlis (en bas : Hautes-Alpes)

© Pierre Rigaux

Une sensibilité aux variations de niveau d'eau

Les variations de niveau d'eau peuvent affecter la présence de l'espèce sur un site, lorsque le faciès du milieu est suffisamment modifié. Ceci est sensible dès lors que les terriers sont inondés par une montée de l'eau, ou au contraire que leur entrée est trop découverte par une baisse du niveau.

De faibles variations n'empêchent pas toujours une colonie de se maintenir à moyen terme : de nouveaux terriers peuvent être établis en adéquation avec la nouvelle hauteur de la lame d'eau. En revanche, si la hauteur d'eau dépasse celle de la rive en bouleversant le faciès du milieu, la colonie ne peut pas se maintenir à court terme. De même, si la baisse du niveau d'eau fait apparaître un sol nu, et que le couvert végétal terrestre se trouve trop éloigné de l'eau pour garantir une circulation abritée des campagnols à l'interface entre l'eau et la rive, la colonie peut disparaître à moyen terme (obs. pers.).

Une dispersion ordinaire des individus

En dehors des phénomènes de bouleversements d'habitat qui entraînent des déplacements d'individus, il existe une dispersion ordinaire, liée à la reproduction et à la colonisation de territoires.

En Espagne à Doñana, Román (2007b) constate par capture-recapture que la dispersion concerne 14% des mâles et 3,5% des femelles. Il s'agirait surtout des jeunes adultes, particulièrement les mâles pesant entre 120 et 150 g. La formation de nouvelles colonies se ferait surtout par l'installation de mâles qui attendraient sur de nouveaux sites celle de femelles. La reproduction commençant généralement au début du printemps, Román (2007b) n'observe pas de dispersion en été, saison sèche et défavorable à l'espèce dans la région, mais constate qu'elle a principalement lieu en automne. A cette saison, les individus qui se dispersent seraient ceux nés au printemps et qui n'auraient pas atteint l'âge de se reproduire avant l'été. D'autres individus se dispersent au printemps, il s'agirait de ceux nés durant l'automne voire l'hiver précédent.

La distance de dispersion constatée dans les marais de Doñana atteint 4,7 km au maximum, mais elle est inférieure à 2,3 km pour 95% des individus, et serait en moyenne de 700 mètres pour les femelles et de 840 mètres pour les mâles (Román, 2007b).

Campagnol amphibie © Etienne Braure

Une vie près de l'eau

En milieu linéaire tel que des cours d'eau traversant des milieux non aquatiques, on n'observe pas de Campagnol amphibie hors du réseau hydrographique.

Campagnol amphibie
© Sylvain Richier

Des milieux paraissant tout à fait propices mais non connectés à ce réseau ne sont pas occupés. Il en est ainsi de mares ou d'étangs présentant un habitat très propice mais situés à quelques dizaines de mètres d'un ruisseau fréquenté par l'espèce, et séparés de celui-ci par un champ cultivé ou autre milieu sans lien avec le réseau hydrographique.

En revanche, on observe parfois des individus ou leurs traces de passage dans des portions de cours d'eau sans habitat pour l'espèce et situés à quelques centaines de mètres voire quelques kilomètres de colonies (obs. pers.).

Tout porte donc à penser que la dispersion se fait essentiellement si ce n'est exclusivement le long du réseau hydrographique, dans les cours d'eau et sur leurs rives. L'examen de sites colonisés, au regard des colonies les plus proches et du faciès des milieux, semble indiquer que les capacités de dispersion atteignent voire dépassent une dizaine de kilomètres le long du réseau hydrographique, même si les distances plus habituelles de dispersion semblent inférieures (obs. pers.).

Une capacité à traverser des milieux hostiles

Au cours de leur dispersion, les Campagnols amphibies sont capables de franchir des milieux aquatiques paraissant très hostiles pour eux. Ils peuvent par exemple transiter dans des buses souterraines en béton sur plusieurs dizaines de mètres, ou circuler totalement à découvert le long de ruisselets asséchés. Malgré son incapacité apparente à s'émanciper du réseau hydrographique pour ses déplacements à grande distance, cette espèce possède manifestement une grande habilité à traverser des milieux hostiles, pour fuir les milieux perturbés ou pour coloniser les milieux propices moins abondants, s'adaptant ainsi à une mosaïque de milieux instable et hétérogène (obs. pers.).

Ceci se retrouve sur le plan génétique à Doñana où est constaté, par l'étude de l'ADN mitochondrial et de microsatellites, une instabilité locale des colonies et une plus grande stabilité de l'ensemble des colonies, séparées entre elles par un milieu non occupé mais possiblement traversé (Centeno-Cuadros *et al.*, 2011).

Dans un paysage agricole du sud-ouest du Portugal, la proportion de sites occupés est d'autant plus grande que les sites propices sont nombreux et de grande taille au sein d'une matrice non propice (Pita *et al.*, 2013).

Prédateurs

A l'abri des prédateurs ?

On peut supposer que la prédation du Campagnol amphibie est grandement limitée par ses habitudes de circulation à l'abri du couvert végétal, et par l'entrée le plus souvent subaquatique de son terrier.

Son besoin constaté de circulation abritée est parfois expliqué comme un besoin de protection contre les prédateurs (Graells, 1897 ; Román, 2003). Il est certain que la circulation sous le couvert végétal est au moins efficace contre les rapaces capturant plus de micromammifères évoluant à découvert.

Campagnol amphibie se nourrissant caché sous des carex
© Pierre Rigaux

Román (2007b) constate cependant en Espagne un taux relativement élevé de prédation des jeunes. On peut supposer que l'impact de la prédation est loin d'être négligeable chez cette espèce, étant donné la courte espérance de vie des individus (Román, 2007b) et la relative faiblesse des densités malgré une productivité assez élevée.

Une proie très partagée

Le Campagnol amphibie n'a pas de prédateur spécialisé. Il ne constitue la proie principale d'aucune espèce, mais il est capturé par beaucoup de petits carnivores et certains rapaces.

Les carnivores fréquentant les milieux aquatiques s'en nourrissent de façon certaine. Dans le Marais Poitevin, le Campagnol amphibie constitue une part non négligeable du régime alimentaire de la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*) (Rosoux, 1988). Dans l'ouest de la France aussi, le Campagnol amphibie est cité comme pouvant être une proie importante pour le Vison d'Europe (*Mustela lutreola*), une espèce en voie de disparition dans le pays (Bellefroid & Rosoux, 2005). L'importance de la prédation par d'autres carnivores indigènes n'est pas étudiée, mais elle semble faible.

La fréquence du Campagnol amphibie dans les pelotes de rapaces nocturnes, même dans les secteurs avérés de présence de l'espèce, est habituellement faible (obs. pers.). Le Grand-duc d'Europe (*Bubo bubo*) pourrait très localement constituer une exception (Poitevin, com. pers.).

Un impact variable des prédateurs

D'après une revue bibliographique qui concerne essentiellement la péninsule Ibérique (Mate *et al.*, 2015), les prédateurs sauvages cités comme ayant le plus d' « impact potentiel » local sur le Campagnol amphibie seraient la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*) et le Héron cendré (*Ardea cinerea*), et dans une moindre mesure le Chat forestier (*Felis sylvestris*), la Genette commune (*Genetta genetta*), le Vison d'Amérique (*Neovison vison*), le Renard roux (*Vulpes vulpes*), la Fouine (*Martes*

foina), la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*), l'Aigle de Bonelli (*Aquila fasciatus*) et l'Aigle botté (*Hieraaetus pennatus*). Notons qu'une grande partie de ces espèces sont absentes de la plupart des régions françaises.

La prédation par le Rat surmulot (*Rattus norvegicus*) n'est pas mise en évidence mais elle parait possible, au moins sur les jeunes au terrier. Ceci est vraisemblable, au vu des capacités comportementales de cette espèce, de ses facultés de déplacement en milieu subaquatique (accès possible au terrier du Campagnol amphibie), et de la réticence constatée des Campagnols amphibies à s'installer sur des sites où sont présents des Rats surmulots (obs. pers.).

L'ampleur de la prédation par le Chat domestique (*Felis catus*) n'est pas connue. Un cas au moins est documenté (Bouvin, com. pers.). La prédation par cette espèce domestique n'est peut-être pas négligeable dans les espaces ruraux où les chats sont nombreux, capturent toutes sortes de campagnols y compris des Campagnols fouisseurs *Arvicola scherman*, et peuvent fréquenter les bords de cours d'eau (obs. pers.).

Le cas du Vison d'Amérique

On suppose que le Vison d'Amérique (*Neovison vison*) exerce une forte prédation sur le Campagnol amphibie en France, bien que ceci ne soit pas précisément documenté.

Originaire d'Amérique du Nord, le Vison d'Amérique a été élevé en captivité en France dès le début du 20ème siècle, et des individus échappés ont engendré le développement de populations sauvages à partir des années 1970 (Maizeret, 1990). Signalé de façon éparse en France dans les années 1980, désormais largement distribué dans le pays, il est surtout présent dans l'ouest : en Normandie, Bretagne, Aquitaine, Poitou-Charentes et Midi-Pyrénées (Léger & Ruette, 2005). Ce développement des populations est similaire dans une partie de l'Eurasie, en Scandinavie et ailleurs dans le monde où il a été introduit (Jaksic *et al.*, 2002 ; Larivière & Jennings, 2009).

La prédation par le Vison d'Amérique est constatée en Espagne (Román, 2007a). Elle est beaucoup plus documentée ailleurs en Eurasie chez le Campagnol terrestre forme aquatique (voir 1.3.2.), laissant suggérer un impact très fort du Vison d'Amérique sur le Campagnol amphibie dans les secteurs où les populations de ce carnivore se développent.

Vison d'Amérique © Maël Lelièvre

1.3.2. Campagnol terrestre forme aquatique

Habitat

Des exigences marquées

L'habitat du Campagnol terrestre forme aquatique en France parait similaire à celui du Campagnol amphibie. Il occupe des milieux aquatiques divers : rivières, ruisseaux, canaux, étangs, marais, zones humides. Malgré cette diversité, les milieux occupés présentent habituellement les caractéristiques suivantes : la présence d'eau libre d'une profondeur le plus souvent supérieure à une dizaine de centimètres, un courant nul à modéré, la possibilité d'établir un terrier dans la berge, et enfin des rives présentant une végétation herbacée fournie aux abords immédiats de l'eau (obs. pers.).

L'importance de la végétation des berges

Il semble que le faciès optimal de la végétation des berges soit le même que pour le Campagnol amphibie : un couvert présent sur une largeur d'au moins une trentaine voire une cinquantaine de centimètres à partir de la limite de l'eau, et sur une hauteur d'au moins une trentaine de centimètres, permettant la circulation abritée au bord de l'eau (obs. pers.).

Ces caractéristiques se retrouvent au Royaume-Uni : les portions de cours d'eau recherchées par le Campagnol terrestre forme aquatique sont ceux présentant un courant lent et où la végétation riveraine est la plus herbacée, dense et haute (Strachan & Jefferies, 1993 ; Strachan, 1998 ; Jones, 1999 ; Aars *et al.*, 2001 ; Telfer *et al.*,2001 ; CWC, 2005). Le couvert végétal des rives, la végétation aquatique et la turbidité de l'eau, favorisée par la faiblesse du courant, pourraient favoriser la dissimulation des Campagnols terrestres forme aquatique contre les prédateurs (Barreto *et al.*, 1998).

La densité d'individus est plus faible dans un habitat décrit comme sub-optimal que dans un habitat optimal (Bonesi *et al.*, 2002). Les milieux considérés comme non propices ne sont pas occupés. Le Campagnol terrestre forme aquatique évite les sites où la végétation est fortement pâturée, piétinée ou à forte couverture en buissons (Strachan & Moorhouse, 2006).

Un abri au sec

Le Campagnol terrestre forme aquatique creuse dans la berge des terriers qui paraissent extérieurement similaires à ceux du Campagnol amphibie. L'entrée est le plus souvent subaquatique. Son diamètre pour les individus trouvés en France avoisine les 5 centimètres (obs. pers.). Ces dimensions varient vraisemblablement quelque peu selon la taille des individus, sensiblement plus élevée au Royaume-Uni.

De même que chez le Campagnol amphibie, l'établissement d'un nid de végétation est parfois observé, surtout en marais : il s'agit d'une large sphère de végétation placée dans les cariçaies ou les roselières (Strachan & Moorhouse, 2006).

Un habitat discontinu

Comme pour le Campagnol amphibie, l'habitat propice n'est que rarement présent de façon continue sur le réseau hydrographique. Le plus souvent, les cours d'eau ne sont propices à l'installation de ces campagnols que sur certaines portions minoritaires (obs. pers.).

Cet habitat décrit comme propice concerne les individus territorialisés. Lors de la dispersion des individus et des déplacements à grande distance, les Campagnols terrestres forme aquatique peuvent être trouvés de passage dans n'importe quel milieu aquatique (obs. pers.).

Site de présence de Campagnol terrestre forme aquatique (Somme)
© Simon Barbier

L'influence du Vison d'Amérique

Dans les régions d'Europe où est présent le Vison d'Amérique (*Neovison vison*), espèce d'origine exogène et prédatrice du Campagnol terrestre forme aquatique, une certain modification de la sélection de l'habitat par le campagnol est constatée.

Ceci est observé en Biélorussie, où les Campagnols terrestres forme aquatique ont tendance à sélectionner des cours d'eau moins larges, car ceux-ci sont moins visités par le Vison, et à s'installer dans des zones humides plus éloignées des berges, pour la même raison (Macdonald *et al.*, 2002).

En Grande-Bretagne, les marais peuvent constituer des refuges pour les Campagnols terrestres forme aquatique, face au Vison d'Amérique. Sa prédation sur le campagnol est d'autant plus forte que les berges sont riches en buissons (MacPherson & Bright, 2010), vraisemblablement parce que ces buissons constitueraient pour le Vison autant d'abris facilitant son installation.

Régime alimentaire

Un herbivore généraliste

Le Campagnol terrestre forme aquatique est essentiellement herbivore. Il se nourrit de plantes herbacées. L'observation des tiges coupées et des réfectoires indique un régime paraissant similaire à celui du Campagnol amphibie, comprenant une large palette de parties aériennes de végétaux herbacés suffisamment tendres, disponibles sur la berge ou dans l'eau (obs. pers.).

Feuilles de poacée rongées par un Campagnol terrestre forme aquatique
© Pierre Rigaux

Ce régime herbivore est largement constaté en Europe (Zejda & Zapletal, 1969 ; Wooddall P.F., 1993 ; Strachan & Moorhouse, 2006). Au total, 227 espèces végétales ont été identifiées dans la consommation des Campagnols terrestres forme aquatique à travers l'ensemble du Royaume-Uni (Stratchan & Jefferies, 1993). Le Campagnol terrestre forme aquatique consommerait chaque jour l'équivalent de 50 à 75% de son poids lorsqu'il s'agit de parties aériennes de végétaux tendres et de racines (Alekseeva *et al.*, 1959, *in* Potapov *et al.*, 2004), voire 80% (Drozd *et al.*, 1971) à 85% (Mesch, 1984, *in* Potapov *et al.*, 2004) de son poids lorsqu'il ne s'agit que de parties aériennes.

Des femelles gestantes ont été observées consommant des fleurs, ce qui permettrait l'ingestion de protéines dont le pollen est riche (Strachan & Moorhouse, 2006).

Un carnivore à la marge ?

Les femelles gestantes peuvent aussi compléter leur régime avec des mollusques d'eau douce et des écrevisses, vraisemblablement pour augmenter leur apport de protéines lors de la gestation ou de l'allaitement (Stratchan, 1997 ; Strachan & Moorhouse, 2006).

Périodes d'activité

Une activité très variable

Les Campagnols terrestres forme aquatique sont actifs toute l'année, de jour et de nuit. Les captures effectuées en France montrent que l'activité nocturne à l'extérieur des terriers est bien plus importante que celle diurne, au moins en période estivale (obs. pers.).

En hiver, les Campagnols terrestres forme aquatique passent beaucoup plus de temps dans leur terrier que le reste de l'année (Macdonald & Strachan, 1999).

Reproduction et espérance de vie

Une reproduction aux beaux jours

Le Campagnol terrestre forme aquatique est décrit comme ayant de fortes capacités de reproduction (Strachan & Moorhouse, 2006).

La période de reproduction en France s'étend probablement du printemps à l'automne, mais ceci n'est pas suffisamment connu. En Grande-Bretagne, elle dure de mars à septembre (Boyce, 1991) ou octobre (Strachan & Moorhouse, 2006).

Des cas de femelles gestantes en février sont rapportés au Royaume-Uni (Perry, 1943). La reproduction hivernale n'est pas documentée en France, mais il ne parait pas impossible qu'elle puisse exister, comme c'est observé chez le Campagnol amphibie (obs. pers.).

Un nombre de portées à préciser

Le nombre de portées annuelles n'est pas connu pour les populations présentes en France. Au Royaume-Uni, il est de 2 à 5 (Strachan & Moorhouse, 2006), en moyenne 3,4 (Boyce, 1991).

Une taille des portées à préciser

La taille des portées n'est pas non plus documentée en France. Elle est de 5 à 8 jeunes au Royaume-Uni (Strachan & Moorhouse, 2006), en moyenne 6,1 (Boyce, 1991).

La durée de gestation est de 20 à 22 jours (Blake 1982 ; Corbet & Harris, 1991). Elle peut être fortement perturbée sur le plan hormonal par un manque ponctuel de ressources alimentaires (Yakovleva *et al.*, 1997).

Une courte espérance de vie

Au Royaume-Uni, la maturité sexuelle est acquise lorsque les individus atteignent un poids de 115 g (Moorhouse *et al.*, 2008). Ce poids des individus atteignant la maturité sexuelle est vraisemblablement inférieur en France où le Campagnol terrestre forme aquatique est plus petit (obs. pers.).

Au Royaume-Uni encore, les jeunes nés avant juillet peuvent se reproduire dans l'automne, mais la plupart des individus se reproduisent après leur premier hiver (Strachan & Moorhouse, 2006). La croissance peut être ralentie par le manque de végétation disponible pour l'alimentation (Moorhouse *et al.*, 2008).

En Sibérie occidentale, le manque de ressource alimentaire durant l'hiver conditionne fortement la survie des individus, leur poids au printemps, et donc la structuration de la population et son potentiel de reproduction (Potapov, 2004). En Angleterre dans le Yorkshire du Nord, la mortalité peut atteindre 30% des individus lors d'hivers rigoureux (Woodroffe, 1988), et dépasser 70% plus largement au Royaume-Uni. Elle touche particulièrement les jeunes en phase de dispersion (Strachan & Moorhouse, 2006).

Au Royaume-Uni, les jeunes nés des premières reproductions de l'année survivraient mieux que ceux nés plus tardivement (Stoddart, 1970). Il leur faudrait atteindre un poids de 170 g pour pouvoir survivre à l'hiver (Strachan & Moorhouse, 2006). Cette valeur est à relativiser pour la France, au regard de la moindre taille du Campagnol terrestre forme aquatique. La majorité des individus dans les populations suivies au Royaume-Uni ne vivent que deux hivers, rarement trois (Strachan & Moorhouse, 2006).

Des fluctuations de population ?

Des cycles interannuels de population sont connus en Sibérie occidentale (Evsikov, 1997). Ils peuvent être de 5 à 9 ans, avec une très grande fluctuation des effectifs (Rogov, 1999).

Un facteur invoqué pour expliquer ces cycles serait l'abondance des précipitations qui conditionne l'étendue des surfaces en marais et donc de l'habitat pour le Campagnol terrestre forme aquatique (Maksimov, 1982, *in* Potapov, 2004), mais le facteur principal semble être la disponibilité de la ressource alimentaire (Evsikov & Ovchinnikova, 1999 ; Potapov, 2004).

En France, le phénomène de fluctuation des populations est bien connu chez le Campagnol fouisseur (Delattre & Giraudoux, 2009), mais n'est pas documenté chez le Campagnol terrestre forme aquatique.

Utilisation de l'espace

Une vie en groupe

On constate en France que le Campagnol terrestre forme aquatique vit de façon territorialisée en groupes ou colonies de quelques individus, le plus souvent limités semble-t-il à 4-5 adultes au maximum, souvent moins. En milieux linéaires, tel qu'une portion de cours d'eau, les sites occupés par une colonie sont généralement longs de quelques dizaines de mètres à 150 mètres environ (obs. pers.).

Au Royaume-Uni, les groupes peuvent n'être constitués au minimum que d'une femelle et d'un mâle, mais certains secteurs peuvent accueillir des populations de plusieurs centaines d'individus (Strachan & Moorhouse, 2006).

Site de présence de Campagnol terrestre forme aquatique en Pologne © Pierre Rigaux

Les densités paraissent extrêmement variables selon les régions d'Eurasie. Elles peuvent atteindre 15 individus pour cent mètres linéaires, et jusqu'à plusieurs centaines d'individus par hectare (Saucy, 1999). De telles abondances ne sont pas constatées dans les régions françaises (obs. pers.).

Stoddart (1970) estime qu'un individu visite au moins une fois par jour ses crottiers le long de son territoire, moins fréquemment ceux situés aux extrémités.

Des colonies plus ou moins éloignées

Les colonies sont reliées entre elles par le réseau hydrographique. La distance maximale à la colonie la plus proche est habituellement de l'ordre de quelques centaines de mètres à quelques kilomètres. La distribution des colonies est liée à celle de l'habitat (obs. pers.).

Site de présence de Campagnol terrestre forme aquatique (Haute-Marne). La présence des colonies sur ce site est directement liée à celle de la végétation du marais, tandis que les ruisseaux forestiers voisins ne sont pas occupés

© Pierre Rigaux

Cette organisation en métapopulation, regroupant plusieurs colonies séparées spatialement mais liées entre elles par des transferts d'individus, semblable à celle du Campagnol amphibie, se retrouve au Royaume-Uni (Telfer, 2000 ; Aars *et al.*, 2001 ; CWC, 2005). Telfer *et al.* (2001) considèrent que deux groupes peuvent être considérés distincts s'ils sont séparés par plus de 200 mètres de milieu non occupé.

Des cours d'eaux sont parfois occupés de façon plus continue (Lawton & Woodroffe, 1991), particulièrement en l'absence de Vison d'Amérique, prédateur d'origine exogène dont l'introduction en Grande-Bretagne a considérablement augmenté le niveau de fragmentation des populations de Campagnols terrestres forme aquatique (Bonesi *et al.*, 2002).

Des colonies parfois temporaires

Chaque colonie a une espérance de vie limitée. La métapopulation se maintient lorsque de nouvelles colonies se créent (Lawton & Woodroffe, 1991). Pour Stoddart (1968, *in* Stoddart, 1970), l'organisation spatiale des groupes, une fois établie, peut être constante pendant des mois.

L'installation et le maintien des Campagnols terrestres forme aquatique sur un site sont tributaires de l'existence d'un habitat propice. Comme pour le Campagnol amphibie, la disparition de l'habitat suite à un bouleversement du milieu entraîne la disparition de la colonie (obs. pers.).

La dispersion ordinaire

Stewart *et al.* (1999) constatent en Ecosse une différenciation génétique des colonies entre elles, mais aussi un niveau élevé de diversité génétique au sein de chaque colonie, et des transferts d'individus entre colonies. Ceci intervient même en l'absence de perturbation de l'habitat.

Une dispersion existe spontanément, liée à la reproduction. Le taux de cette dispersion est élevé (Aars *et al.*, 2001). Telfer *et al.* (2003) constatent au printemps que 35% des mâles et 19% des femelles dans les colonies sont nés dans une autre colonie. La dispersion concerne surtout les jeunes.

Ces déplacements à longue distance sont constatés jusqu'à 2,6 km par Stoddart (1970). Pour Telfer *et al.*, la distance de dispersion est en moyenne de 1,8 km, et atteint 5,2 km.

Près des côtes de la Norvège, où des colonies de Campagnols terrestres forme aquatique vivent sur un ensemble de petits îlots distants entre eux de quelques centaines de mètres au maximum, la différence génétique entre les colonies est d'autant plus grande que les îlots sont éloignés. Il peut y avoir des extinctions certaines années sur des îlots recolonisés les années suivantes (Melis *et al.*, 2013).

L'influence de critères sociaux

Les individus en phase de dispersion peuvent s'installer sur un site dès lors que l'habitat y est propice, mais le choix du site dépend aussi de facteurs sociaux.

Dans des populations peu fragmentées au Royaume-Uni, les individus erratiques ont une plus grande tendance à s'installer sur des sites proches de sites déjà occupés, même si l'habitat y est certes propice mais non optimal, que sur des sites plus isolés alors que l'habitat y encore plus propice (Bonesi *et al.*, 2002).

De plus, les jeunes en dispersion recherchent préférentiellement des sites déjà occupés, mais ont tendance à rester dans les colonies où la densité est faible, et à ne pas rester dans celle où la densité est plus élevée (Fisher *et al.*, 2009).

Une vie près de l'eau ?

La distribution des colonies le long du réseau hydrographique suggère que la dispersion ne se fait pas en dehors de ce réseau (obs. pers.). Il semble qu'il en soit ainsi dans les populations étudiées au Royaume-Uni.

Une circulation est-elle possible cependant hors des milieux aquatiques ? Telfer *et al.* (2001) suggèrent que ça pourrait être le cas. D'après Sasov (1965, *in* Potapov, 2004) et Panteleyev (1968, *in* Potapov, 2004), en Sibérie, les jeunes Campagnols terrestres forme aquatique quitteraient même les milieux aquatiques durant l'automne suivant leur naissance, pour vivre dans des milieux prairiaux en adoptant un mode de vie fouisseur. La bibliographie ne semble pas mentionner de tels comportements dans d'autres zones géographiques.

Ce passage au mode de vie terrestre n'est pas connu chez les populations de Campagnol terrestre forme aquatique trouvées en France. Ceci mériterait peut-être d'être confirmé par des études appropriées. Une difficulté d'approche réside dans le fait que, dans une grande partie de l'aire de présence du Campagnol terrestre forme aquatique, le Campagnol fouisseur (*Arvicola scherman*) est aussi présent.

Quoi qu'il en soit, on n'observe pas de signe d'un éventuel mode de vie semi-aquatique chez le Campagnol fouisseur : ceci est aisément observable hors de l'aire de répartition connue du Campagnol terrestre forme aquatique, où le seul campagnol du genre *Arvicola* trouvé en milieu aquatique est le Campagnol amphibie. Par exemple dans les zones de grande abondance de Campagnol fouisseur du Massif Central, celui-ci n'est jamais trouvé de façon installée dans les ruisseaux en mode de vie semi-aquatique, même lorsque les prairies adjacentes accueillent des effectifs très élevés en phase dite de pullulation (obs. pers.).

Tumuli de Campagnol fouisseur en prairie, près d'un ruisseau (Puy-de-Dôme) : dans cette situation, on ne trouve pas de Campagnols fouisseurs vivant en milieu aquatique

© Pierre Rigaux

Prédateurs

A l'abri des prédateurs ?

Le Campagnol terrestre forme aquatique échappe à beaucoup de prédateurs par sa retraite dans son terrier, sa fuite subaquatique et sa dissimulation dans l'eau par soulèvement des sédiments (Stratchan & Jefferies, 1993).

Une proie très partagée

Le Campagnol terrestre forme aquatique n'a pas de prédateur spécialisé parmi la faune indigène, mais il peut être capturé par de nombreuses espèces. Sont notamment cités : le Héron cendré (*Ardea cinerea*) (Macdonald & Strachan, 1999), la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*), l'Hermine (*Mustela erminea*) et la Belette (*Mustela nivalis*) (Carter & Bright, 2003).

L'occurrence du Campagnol terrestre forme aquatique dans les pelotes de réjection de l'Effraie des clochers est relativement peu élevée, même dans les secteurs de présence averée (Riols, com. pers.).

Il peut toutefois constituer une proie importante pour certaines espèces localement. Dans un secteur du nord de la Norvège, il représente 92% des proies du Grand-duc d'Europe (Melis *et al.*, *données non publiées*, *in* Melis *et al.*, 2013). Dans le sud de la Biélorussie, il est, à égalité avec deux autres campagnols, le mammifère le plus capturé par l'Aigle criard (*Aquila Clanga*) (Dombrovski, 2010).

Le Rat surmulot est évoqué comme prédateur (Knight, 1975). Il serait perçu comme tel par le Campagnol terrestre forme aquatique (Barreto & Macdonald, 1999). Le Rat surmulot serait non seulement un concurrent du campagnol, mais capable aussi de capturer des jeunes (Strachan & Moorhouse, 2006).

La prédation par le Chat forestier (*Felis sylvestris*) ne semble pas documentée précisément, mais elle existe de toute évidence, tant cette espèce consomme de Campagnols fouisseurs et de Campagnols terrestres au sens large, non identifiés précisément, notamment dans le nord-est de la France (Riols, com. pers.) où est présent le Campagnol terrestre forme aquatique.

Enfin, l'impact du Chat domestique ne semble pas documenté non plus, mais n'est probablement pas nul dans les milieux agricoles où les chats sont abondants.

L'impact du Vison d'Amérique

Le Vison d'Amérique (*Neovison vison*), espèce d'origine exogène, exerce une prédation extrêmement forte sur le Campagnol terrestre forme aquatique.

Ceci est constaté dans diverses régions d'Europe où ce mustélidé a été introduit (Macdonald *et al.*, 2002 ; Batsaikhan *et al.*, 2008). Cette prédation a mis en péril la conservation du Campagnol terrestre forme aquatique au Royaume-Uni (Strachan & Moorhouse, 2006). Le Vison d'Amérique est capable de passer outre la stratégie de fuite du campagnol, en le poursuivant sous l'eau et possiblement jusque dans son terrier (Woodroffe *et al.*, 1990 ; Strachan & Jefferies, 1993).

1.4. Indices de présence

1.4.1. Différents types d'indices

Des indices variés et inégaux

Les principaux indices de présence des campagnols aquatiques sont les crottes, les coulées dans la végétation, les restes d'alimentation, les empreintes, et les terriers ou les nids. Hormis les terriers et les nids qui sont habituellement peu visibles, les autres indices de présence peuvent être facilement observés.

Pris un par un, la plupart d'entre eux ne sont pas discriminants par rapport à d'autres espèces que les campagnols aquatiques. Mais l'identification des campagnols aquatiques en tant que tels est possible par l'examen d'un faisceau d'indices ou par la découverte de crottes. Celles-ci sont à la fois aisées à déceler et suffisamment caractéristiques des campagnols aquatiques, en tenant compte du contexte.

Les indices de présence les plus visibles des campagnols aquatiques peuvent être décrits de la façon suivante (obs. pers.) (et voir à ce sujet : Noblet, 2005 ; Rigaux, 2006 ; SFEPM, 2012 ; Román, 2014).

1.4.2. Coulées

Un indice assez facile à trouver

Les coulées sont des voies dégagées à la surface du sol, formées suite à des passages répétés des campagnols, à découvert ou dissimulées sous la végétation des berges. Une partie de ces coulées atteignent l'eau, indiquant nettement le caractère semi-aquatique des animaux. Elles sont habituellement larges de 4 à 8 centimètres environ, parfois plus à force de circulation. Les coulées peuvent être aussi des voies de passage dans la végétation aquatique.

Coulée de Campagnol amphibie (dégagée), plus visible qu'elles ne le sont en moyenne

© Pierre Rigaux

Les coulées sont nombreuses sur les berges lorsqu'une colonie de campagnols aquatiques est présente, même constituée de peu d'individus.

Un indice peu discriminant

L'observation de telles coulées donne une bonne indication, mais ne peut suffire à identifier de façon certaine la présence de campagnols aquatiques.

En effet, un site déserté par les campagnols aquatiques peut garder la trace de ces coulées. De plus, des indices ressemblants peuvent être produits par d'autres campagnols, tels le Campagnol agreste (*Microtus agrestis*), voire par le Rat surmulot et dans une moindre mesure le Rat musqué, bien plus grand toutefois.

Enfin, il n'est pas possible de différencier avec certitude le Campagnol amphibie du Campagnol terrestre forme aquatique par l'examen des coulées.

1.4.3. Restes d'alimentation

Un indice assez facile à trouver

Les campagnols aquatiques laissent des tiges de plantes herbacées coupées sur pied. Ces coupes sont faites en biseau, sauf pour les tiges les plus minces. On peut les trouver disséminées le long des berges.

Fréquemment aussi, on trouve des tiges coupées ou autres fragments végétaux rassemblés sur des « réfectoires » par les campagnols aquatiques. Ces restes alimentaires sont déposés sur des placettes dégagées près du sol, parfois à découvert mais le plus souvent dissimulés sous le couvert végétal.

Réfectoire de Campagnol amphibie
© Pierre Rigaux

Un indice peu discriminant

La découverte des tiges coupées peut donner une indication sur la présence de campagnols aquatiques, mais ne suffit généralement pas à exclure une consommation par d'autres rongeurs, en particulier d'autres campagnols tels que le Campagnol agreste.

De même, les réfectoires de campagnols aquatiques ne sont en général pas des indices d'identification discriminants par rapport à d'autres campagnols fréquentant la végétation des berges, particulièrement les Campagnols agrestes.

Un examen très attentif des restes alimentaires et beaucoup d'habitude peuvent toutefois permettre dans certains cas l'identification des campagnols aquatiques par rapport aux autres espèces. En revanche, il n'est pas possible de distinguer entre eux les deux campagnols aquatiques par le seul examen des restes d'alimentation.

1.4.4. Empreintes

Un indice assez peu fréquent

Les empreintes de campagnols aquatiques sont parfois trouvées près de l'eau et dans les coulées, quand le substrat est propice à leur impression.

Les longueurs des empreintes qu'on trouve habituellement pour des individus adultes à immatures en France sont approximativement les suivantes : 10 à 23 mm pour le pied antérieur, 15 à 35 mm pour le pied postérieur. Ces empreintes sont d'aspect similaire à celles d'autres petits rongeurs, avec 4 doigts au pied antérieur et 5 au pied postérieur.

Empreintes de Campagnol amphibie
© Pierre Rigaux

Un indice peu discriminant

De par leur taille, les empreintes peuvent le plus souvent être distinguées de celles des rongeurs nettement plus petits, tels les campagnols du genre *Microtus*, et des rongeurs plus grands, tel le Rat musqué. De par leur emplacement le long des milieux aquatiques, si elles sont suffisamment nombreuses et disposées de telle sorte qu'elles indiquent clairement un mode de vie semi-aquatique, elles peuvent être distinguées de celles du Campagnol fouisseur (*Arvicola scherman*). Ceci est à considérer avec précaution.

En revanche, les empreintes de campagnols aquatiques sont souvent difficiles voire impossible à distinguer de celles des rats, dont le Rat surmulot qui fréquente les milieux aquatiques. Le critère de distinction parfois évoqué, se rapportant au placement des doigts des pieds antérieurs, n'est pas valable sur le terrain. Dans une moindre mesure, le critère se rapportant à la trace ou non de la queue n'est pas valable non plus. Le critère le plus fiable théoriquement est le nombre de soles plantaires sous le pied postérieur : 5 chez les campagnols du genre *Arvicola*, 6 chez les rats du genre *Rattus*. Mais ceci reste théorique, et l'identification est en réalité le plus souvent impossible, car les empreintes de pied de ces rongeurs ne présentent que très rarement l'impression de la totalité des soles plantaires.

Enfin, il n'est pas possible de différencier entre eux les deux campagnols aquatiques par leurs empreintes. Ceci est valable sauf élément de contexte particulier, très grande habitude, et possible appréciation de la différence de taille entre les deux, car le pied du Campagnol amphibie est en moyenne un peu plus grand que celui du Campagnol terrestre forme aquatique en France.

1.4.5. Crottes

Un indice assez facile à trouver

Les campagnols aquatiques déposent des crottes tout au long de leur territoire, de façon plus ou moins isolée, et sur des crottiers regroupant quelques unités à plusieurs dizaines de fèces. Les crottes et crottiers sont parfois visibles à découvert sur tout support près de l'eau, mais sont plus abondants sous le couvert végétal, dans les coulées ou sur des placettes dégagées par le passage répété des animaux sous la végétation.

Les crottes sont longues de 7 à 15 mm, larges de 2 à 6 mm. Elles sont d'aspect ferme, le plus souvent arrondies aux deux extrémités. La couleur est variable, souvent verte à l'état frais, puis vert foncé à brune en séchant. Elles sont parfois brunes, grisâtres, noires ou rougeâtres à l'état frais. La surface parait homogène et assez lisse. Elles sont constituées de matériau végétal de consistance très homogène, habituellement sans fibre ou autre élément grossier visible à l'œil nu. En groupe, elles paraissent « calibrées », de couleurs pouvant être différentes, mais de forme et de taille peu variables.

A gauche : crottes de Campagnol amphibie
A droite : crottes de Campagnol terrestre forme aquatique (France)
Les différentes couleurs se retrouvent chez les deux campagnols : vert, marron, rougeâtre, gris, noir...
© Pierre Rigaux

Un indice typique des campagnols aquatiques

Les crottes de campagnols aquatiques sont caractéristiques, par leur physionomie associée à leur emplacement. Pour un observateur habitué, les crottes dans leur contexte sont des indices de présence permettant l'identification certaine des campagnols aquatiques par rapport aux autres espèces.

Lorsqu'une colonie de campagnols aquatiques est installée sur une portion de berge, leur présence peut être mise en évidence de façon efficace à cette échelle par la découverte des crottes. A contrario, l'absence de découverte d'indice, après une recherche exhaustive par un observateur habitué, peut permettre de conclure à l'absence de campagnols aquatiques installés sur cette portion de berge.

Certains auteurs (Woodroffe *et al.*, 1990) indiquent une moyenne de 6 crottiers déposés par une femelle de Campagnol terrestre forme aquatique, mais ceci ne parait pas généralisable et varie probablement selon le contexte et la densité d'individus. De plus, un crottier peut être fréquenté par plusieurs individus. Il n'est pas possible de connaître l'effectif d'une colonie de campagnols aquatiques à partir du nombre de crottiers.

Pas de différenciation des deux campagnols aquatiques

La distinction entre le Campagnol amphibie et le Campagnol terrestre forme aquatique n'est en général pas possible par le seul examen des indices de présence, sans connaissance du contexte local et/ou très grande expérience de l'observateur. Les crottes de Campagnol terrestre forme aquatique sont en moyenne plus petites que celles du Campagnol amphibie en France, étant donné la différence de taille des animaux.

Crottes de Campagnol amphibie © Pierre Rigaux

1.5. Répartition connue avant l'enquête

1.5.1. Campagnol amphibie

Dans le monde

Une espèce peu étendue

La répartition du Campagnol amphibie est limitée à l'Europe de l'ouest. Il est présent au Portugal, en Espagne et en France. L'atlas des mammifères d'Europe en 1999 (Saucy, *in* Mitchell-Jones eds) indique que sa répartition concerne une grande partie de la péninsule Ibérique jusqu'à sa pointe sud, et une grande partie de la France à l'exception de sa partie nord et nord-est.

La répartition du Campagnol amphibie décrite en 1999 est représentée sur la figure n°2.

La partie française de cette carte est manifestement basée sur la dernière répartition décrite en France, celle de 1984 dans l'atlas des mammifères de la SFEPM (Fayard coord.).

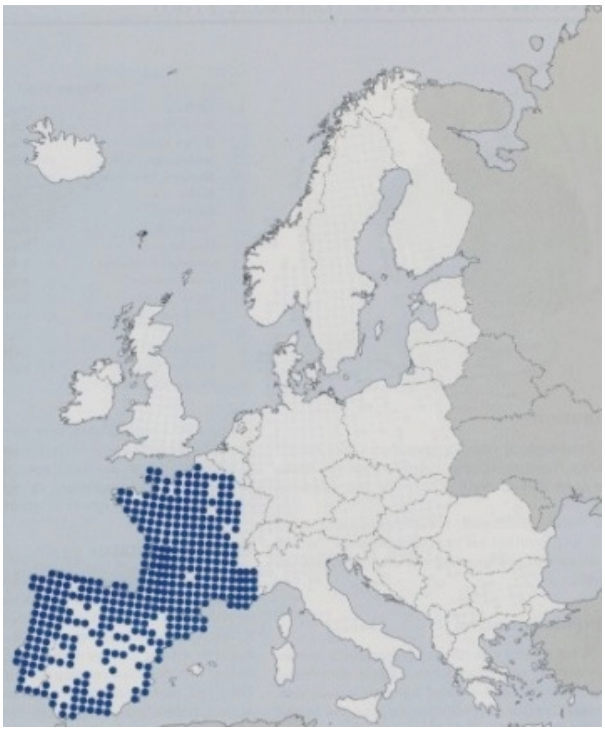


Figure n°2 :

Carte de répartition européenne (= mondiale) du Campagnol amphibie dans l'atlas des mammifères d'Europe (Saucy, in Mitchell-Jones eds, 1999)

En France

Des limites à préciser

Heim de Balsac & Guislain (1955) proposent une carte de répartition de l'espèce. Ils n'indiquent pas de données précises permettant d'expliquer les contours de cette répartition.

La répartition du Campagnol amphibie décrite en 1955 est représentée sur la figure n°3.

Le Louarn & Saint-Girons (1977) localisent des données de présence et proposent une carte assez proche de celle de 1955, avec toutefois une distribution plus large dans le nord-est de l'aire.

La répartition du Campagnol amphibie décrite en 1977 est représentée sur la figure n°4.

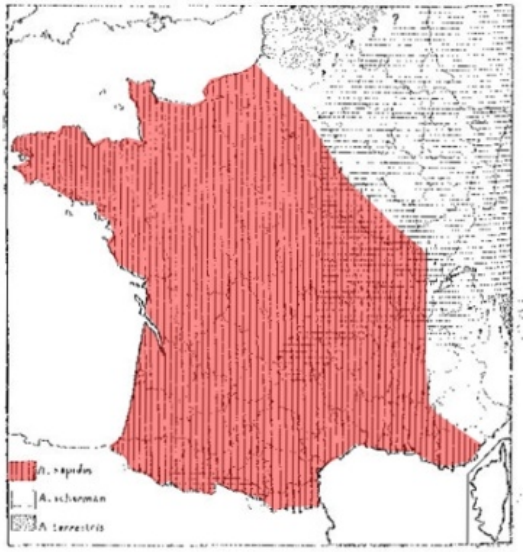


Figure n°3 :

Carte de répartition française des trois *Arvicola* (Heim de Balsac & Guislain, 1955), colorisée pour visualiser en rouge la répartition du Campagnol amphibie selon les auteurs.

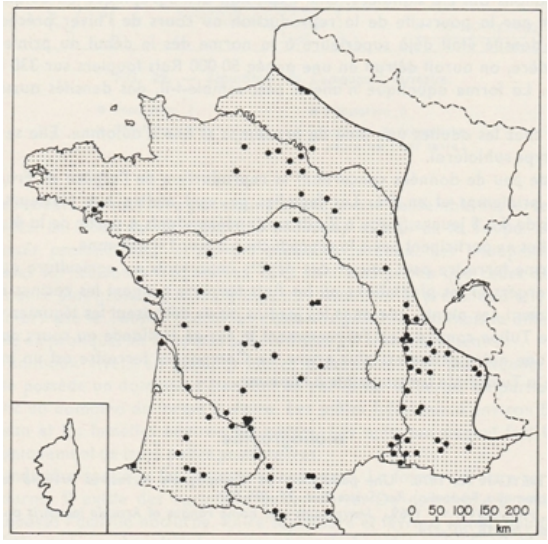


Figure n°4 :

Carte de répartition française du Campagnol amphibie, dans « Les rongeurs de France » (Le Louarn & Saint-Girons, 1977).

Dans l'atlas des mammifères de France édité en 1984 par la SFEPM (Baudoin, *in* Fayard coord.), Les données de présence indiquent une répartition plus large dans le nord-est que celle décrite en 1955 et en 1977. Le Campagnol amphibie y est décrit comme étant distribué dans une large partie du pays, au sud et à l'ouest d'une ligne approximative Abbeville / Charleville-Mézières / Saint-Dizier / Bourbonne-les-Bains / Dole / Nantua / Grenoble / Briançon.

La carte de répartition française du Campagnol amphibie décrite en 1984 est représentée sur la figure n°5.

La carte proposée en 2011 dans « Les rongeurs de France » (Quéré & Le Louarn, 2011) reprend cette répartition décrite dans l'atlas de 1984.

Figure n°5 :
Carte de répartition du Campagnol amphibie en France, dans l'atlas des mammifères de France SFEPM (Fayard coord., 1984)

1.5.2. Campagnol terrestre forme aquatique

Dans le monde

Une vaste répartition

Le Campagnol terrestre forme aquatique est présent dans une grande partie de l'Eurasie, du centre de la Russie à la France et au Royaume-Uni, de la Turquie au nord de la Scandinavie (Schenbrot & Krasnov, 2005 ; Batsaikhan *et al.*, 2008). Cette répartition est connue de façon imprécise, en raison notamment des confusions manifestes avec le Campagnol fouisseur.

La répartition du Campagnol terrestre forme aquatique décrite en 2008 est représentée sur la figure n°6.

Figure n°6 :
Carte de répartition mondiale du Campagnol terrestre forme aquatique *Arvicola amphibius* selon l'UICN (Batsaikhan *et al.*, 2008)

Cette carte est manifestement erronée en partie, dans la mesure où elle inclut visiblement la répartition du Campagnol fouisseur (*Arvicola scherman*).

En Europe

Une répartition à préciser

Dans l'atlas des mammifères d'Europe en 1999 (Saucy, *in* Mitchell-Jones eds), seule est cartographiée la répartition du Campagnol terrestre au sens large, incluant le Campagnol terrestre forme aquatique et le Campagnol fouisseur.

La carte de répartition du Campagnol terrestre au sens large, décrite en 1999, est représentée sur la figure n°7.

Figure n°7 :
Carte de répartition européenne du Campagnol terrestre *Arvicola terrestris* (au sens large incluant la forme semi-aquatique et la forme fouisseuse) (Saucy, *in* Mitchell-Jones eds, 1999)

En France

Une répartition mal connue

La répartition française du Campagnol terrestre forme aquatique n'a pas été décrite de façon précise dans les décennies récentes. La seule carte de répartition du Campagnol terrestre forme aquatique en France disponible historiquement est celle de Heim de Balsac & Guislain en 1955. Les auteurs considéraient que ce campagnol était présent dans l'extrême nord du pays, avec pour limite sud la vallée de la Somme.

La carte de répartition française du Campagnol terrestre forme aquatique, décrite en 1955, est présentée sur la figure n°8.

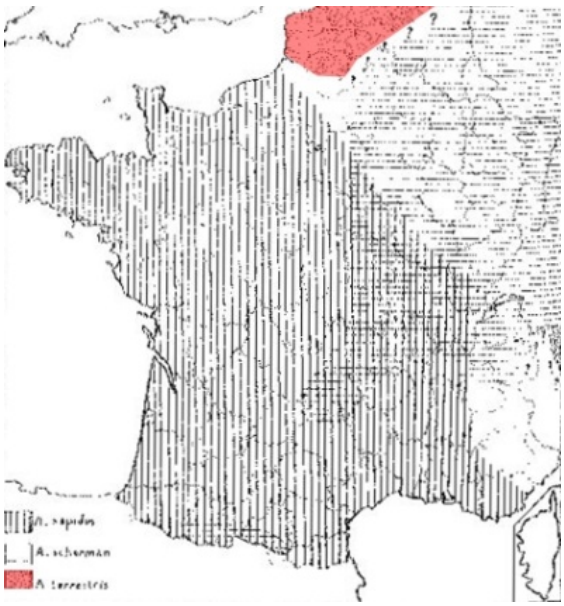


Figure n°8 :

Carte de répartition française des trois *Arvicola* (Heim de Balsac & Guislain, 1955), colorisée pour visualiser en rouge la répartition du Campagnol terrestre forme aquatique selon les auteurs

Le Louarn & Saint-Girons (1977) distinguent plusieurs populations différentes de Campagnol terrestre, mais ne proposent pas de carte de répartition de la forme aquatique.

Dans l'atlas des mammifères de France de la SFEPM en 1984 (Baudoin, *in* Fayard coord.), les répartitions respectives du Campagnol terrestre forme aquatique et du Campagnol fouisseur ne sont pas non plus distinguées sur la cartographie. Seule est cartographiée la répartition du Campagnol terrestre au sens large, incluant les deux formes, réparti dans un large secteur nord-est, centre et sud-ouest du pays. L'auteur signale néanmoins que la forme aquatique n'est présente que dans « *le nord de la France y compris la Somme* ».

La répartition du Campagnol terrestre au sens large, décrite en 1984, est représentée sur la figure n°9.

Figure n°9 :

Carte de répartition française du Campagnol terrestre *Arvicola terrestris* (au sens large incluant la forme semi-aquatique et la forme fouisseuse) dans l'atlas des mammifères de France SFEPM (Fayard coord., 1984)

1.6. Des campagnols aquatiques et des hommes

1.6.1. Du 18ème au début du 20ème siècle

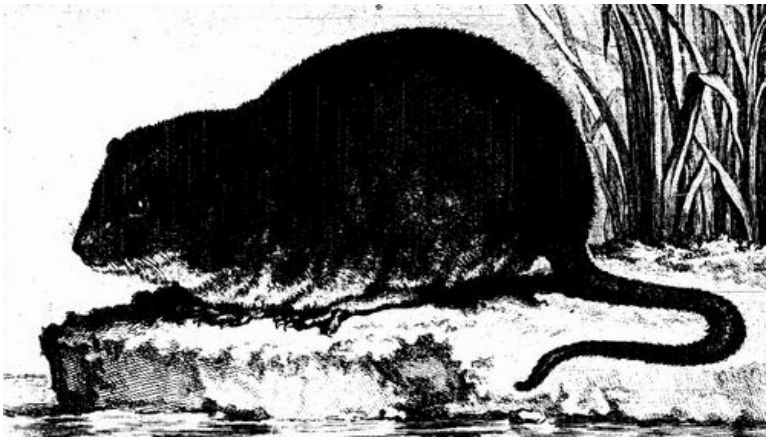
Le Rat d'eau alias campagnol aquatique

La littérature naturaliste française du 18ème à la première moitié du 20ème siècle mentionne indifféremment le « Campagnol amphibie », le « Campagnol aquatique » ou encore le « Rat d'eau ».

C'est vraisemblablement du Campagnol amphibie qu'il s'agit le plus souvent sous ces différentes appellations, étant donnée sa distribution bien plus vaste que celle du Campagnol terrestre forme aquatique à l'échelle nationale. Toutefois, ce dernier a vraisemblablement été inclus sans distinction dans les considérations historiques concernant le « Rat d'eau ».

Communs jusqu'à la moitié du 20ème siècle

Pour Buffon (1788), « *on trouve communément* [le Rat d'eau] *sur les bords des rivières, des ruisseaux, des étangs* », ils sont « *très nombreux dans tous les vallons humides et marécageux* », « *on les trouve partout en Europe, excepté dans le climat trop rigoureux du Pole* ».



« Le Rat d'eau », illustré dans l'Histoire Naturelle de Buffon (1788)

Au début du 19ème siècle, Millet mentionne le Campagnol amphibie comme étant commun dans le Maine-et-Loire (Pailley *et al.*, 1991). Pour Trutat (1878), il est très commun dans les Pyrénées. En 1888, Gadeau de Grandville le considère commun dans toute la Normandie (GMN, 2004).

Au début du 20ème siècle, Etoc l'estime très commun dans le Loir-et-Cher (Dhuicque *et al.*, 1988). Pour Guénaux (1919), le Campagnol amphibie « *existe dans toute la France* », « *est très fécond* », et les Rats d'eau ont été « *extrêmement nombreux dans le Marais poitevin* ». Rode & Didier (1946) le considèrent « *commun dans toute la France* », et Cantuel (1949) commun dans le Massif Central.

Heim de Balsac & Guislain (1955) distinguent précisément le Campagnol amphibie et le Campagnol terrestre forme aquatique, mentionnent leurs répartitions respectives (*cf.* 1.5.), mais ne décrivent pas leur abondance.

Aimés seulement sous la fourchette

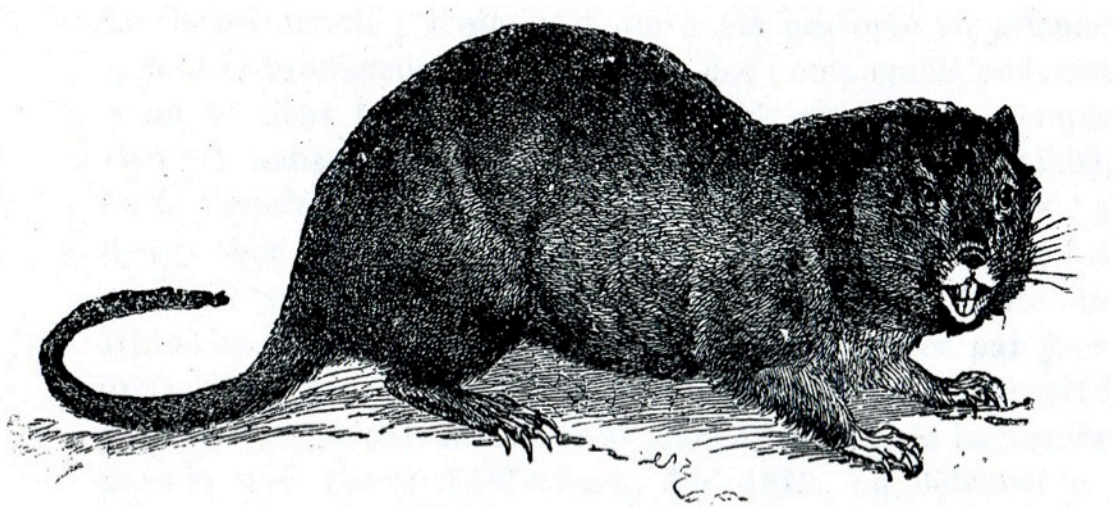
Quelques éléments bibliographiques disponibles depuis le 18ème siècle indiquent que les campagnols aquatiques ont été considérés en France de façon négative jusque dans la première moitié du 20ème siècle. La raison invoquée était les dégâts dont on les accusait. Ils ont été détruits plus ou moins abondamment, avec en parallèle un certain attrait pour la consommation de leur chair (qui se retrouve dans l'étymologie de « *sapidus* », bon à manger). On trouve les éléments suivants.

Buffon (1788) ne mentionne pas explicitement de dégâts, mais il écrit que le Rat d'eau, « *comme* [la loutre], *ne vit guère que de poissons : les goujons, les mouteilles, les verrons, les ablettes, le frai de la carpe, du brochet, du barbeau, sont sa nourriture ordinaire ; il mange aussi des grenouilles, des insectes d'eau, et quelquefois des racines et des herbes*. […] *les pêcheurs l'y surprennent quelquefois en cherchant des écrevisses, il leur mord les doigts, et cherche à se sauver en se jetant dans l'eau*. […] *Les chiens le chassent avec une espèce de fureur* ». *Enfin, « leur chair n'est pas absolument mauvaise, les paysans la mangent les jours maigres comme celle de la loutre* ».

Bouvier (1891) : « *Dans les étangs, il fait des dégâts considérables et en annule en partie les pêches par la destruction d'une grande quantité de frais ou d'alevins, sans parler des œufs et des jeunes oiseaux aquatiques. Sa* chair*, que l'Eglise considère comme* maigre*, est très recherchée dans quelques localités du midi de la France où les paysans lui font une chasse active*. »

Le « Campagnol amphibie ou rat d'eau » présenté dans « Les mammifères de la France » de Bouvier (1891)

Guénaux (1919) : « *Les nombreuses galeries qu'il perce avec une très grande rapidité font que souvent les digues, les chaussées et les bords de rivières sont complètement minés et finissent par s'affaisser, ou s'éboulent après des pluies abondantes.* […] *Malgré des mœurs paisibles, le campagnol amphibie peut commettre, quand il est en nombre, des dégâts sérieux : d'abord, ceux qui résultent des dégradations commises dans les digues des cours d'eau et qui consistent en éboulements plus ou moins importants ; ensuite, quand les eaux sont hautes et les prairies inondées, les campagnols, chassés de leur séjour favori, s'établissent plus loin et se nourrissent alors principalement des jeunes pousses de peupliers et de frênes ; dans le marais poitevin, où les Rats d'eau étaient extrêmement nombreux, il y a une vingtaine d'année, les dégâts causés aux jeunes arbres furent si considérables que de véritables battues durent être organisées, notamment dans les communes d'Arçay et de Saint-Hilaire-le-Nolin, et l'on tua plusieurs milliers de ces rongeurs. Les Rats d'eau peuvent même s'installer dans les jardins ou les champs et s'y rendre nuisibles en mangeant des légumes, des tubercules, des racines, des grains ou des fruits. On affirme généralement, bien que la chose ne soit pas prouvée, que les Campagnols amphibies se nourrissent de proies animales : Insectes aquatiques, Grenouilles, Crustacées, frai de Poisson, petits Poissons même ; il s'attaquerait aux couvées d'oiseaux aquatiques ; c'est chose possible, mais il convient de faire remarquer à ce sujet que la confusion qui existe entre le Rat d'eau et les Rats proprement dits fait souvent attribuer au premier les méfaits de ceux-ci. Comme compensation aux dégâts qu'il peut commettre, le Rat d'eau offre une chair délicate et agréable au goût, paraît-il ; dans le Midi, on le chasserait comme gibier. On le détruit au piège ou au fusil* ».



« Le Campagnol amphibie ou Rat d'eau », illustré dans les « Animaux nuisibles et animaux utiles à l'agriculture » de Guénaux (1919)

Hugues (1938) : « *Fin mai et début de juin, ces campagnols* [aquatiques] *coupent les épis et tiges de paumelles (orge à deux rangs) à l'époque où le grain non mûr contient une matière blanchâtre et douceâtre dont ils paraissent très gourmands. Leurs dégâts seraient importants certaines années. Mais ils délaissent, semble-t-il, le grain dur* ».

Rode & Didier (1946) : « [Le Campagnol amphibie] *détruit l'écorce des arbres et s'attaque aux grenouilles et au frais du poisson* ».

Des dégâts exagérés ?

Même en supposant que les campagnols aquatiques puissent avoir été très abondants à l'époque, l'impact sur la végétation et les berges parait très exagéré à postériori. De plus, ces écrits montrent que leur régime alimentaire était mal connu, et les confusions courantes avec d'autres espèces. Encore aujourd'hui, les campagnols aquatiques sont souvent confondus avec les Rats surmulots. Il devait en être de même à l'époque de ces écrits au 18ème, 19ème et au début du 20ème siècle.

La consommation d'invertébrés, d'amphibiens et de poissons rapportée dans la littérature ancienne concernant les campagnols aquatiques n'est que rarement constatée de nos jours. Il est peut vraisemblable que cette consommation, absente à marginale dans le régime alimentaire de ces campagnols, ait pu provoquer d'importants dégâts aux activités humaines. Certaines mentions rapportées dans la littérature, même récente, sont vraisemblablement une survivance d'erreurs trouvées dans la littérature ancienne.

1.6.2. Seconde moitié du 20ème siècle

Le Campagnol amphibie enfin considéré

Depuis Heim de Balsac & Guislain (1955), la littérature naturaliste mentionne de façon plus explicite le Campagnol amphibie en tant qu'espèce. L'évolution apparente de l'état de ses populations est décrite autant que possible, c'est-à-dire souvent de façon très imprécise, par manque de connaissance.

Quant au Campagnol terrestre forme aquatique, l'état de ses populations n'est presque pas mentionné, tant la distinction avec le Campagnol fouisseur est difficile depuis plusieurs décennies.

La fin de l'abondance du Campagnol amphibie ?

Depuis la fin des années 1970, plus personne ne parle de grande abondance du Campagnol amphibie. Des années 1970 à 1990, certains auteurs ne font pas mention d'évolution des populations à l'échelle nationale (Baudoin, 1984 ; Duquet *et al.*, 1995), tandis que d'autres évoquent une possible raréfaction en France depuis l'expansion du Rat musqué (Le Louarn & Saint-Girons, 1977 ; Saint-Girons, 1994 ; Saint-Girons *et al.*, 1994). L'espèce est considérée comme rare dans les pelotes de réjection en Rhône-Alpes (Grillo coord., 1997).

© Alexis Nouailhat
L' « état des populations » des campagnols aquatiques selon l'auteur !

Saint-Girons (1994) attribue au Campagnol amphibie le statut « Indéterminé » dans la Liste Rouge de la faune menacée en France.

Un déclin constaté

Plus localement, des années 1980 à 2000, un déclin des populations est mentionné dans plusieurs régions : en Auvergne et en Aveyron (COA, 1986), en Loire-Atlantique (Saint-Girons *et al.*, 1988), en Charente-Maritime (Saint-Girons *et al.*, 1991), en Normandie (Grandpierre & Alard, 1988 ; GMN, 2004), en Seine-et-Marne (Lustrat coord., 2000), dans les Deux-Sèvres (Coué & Verheyden 2000). L'espèce est notée peu commune à rare dans le Perche (Orne) (Dhuicque *et al.,* 1998).

Noblet (2005) rapporte le constat de naturalistes qui observent un déclin en Sologne, Val d'Allier, Marais poitevin, Charente-Maritime, Sarthe, Mayenne, Ile-et-Vilaine, Isère.

Un déclin discuté ?

Certains auteurs ne mentionnent pas de déclin dans la même période, ou ne sont pas en mesure de le mettre en évidence. C'est le cas localement en Ardèche (Faugier *et al.*, 1989), dans le Tarn (Cugnasse *et al.*, 1993), le Luberon (Alpes-de-Haute-Provence, Vaucluse) (Gallardo, 1993), le Morvan (Sirugue, 1995) ou l'Indre (Grillon *et al.*, 1998). C'est aussi le cas par l'étude de l'occurrence du Campagnol amphibie dans les pelotes de réjection du sud-est de la France (Poitevin & Bayle, 2007) ou à plus large échelle (Spitz, 2007).

Le Muséum National d'Histoire Naturelle produit une synthèse bibliographique (Haffner, 2007) faisant état de ce qui est rapporté dans les différentes régions de France concernant la situation de l'espèce. Il indique une difficulté à disposer d'éléments précis et à voir se dessiner des tendances nettes et cohérentes, et une certaine divergence des avis selon les secteurs et les auteurs, et conclut en notant que « *les témoignages des naturalistes locaux évoquent plus souvent la régression du Campagnol amphibie que sa stabilité ou son expansion* ».

Un déclin difficile à préciser

En conclusion, malgré le manque d'éléments historiques très précis, la comparaison entre, d'une part l'abondance mentionnée dans la période s'étendant de la fin du 19ème siècle (voire du 18ème siècle) aux dernières décennies du 20ème siècle, et d'autre part les observations rapportées dans la période plus récente, indique une raréfaction apparente du Campagnol amphibie en France, au moins dans une grande partie de son aire de répartition. Ceci ne peut être précisé quantitativement.

La situation inconnue du Campagnol terrestre forme aquatique

On ne connait pas d'évolution historique du Campagnol terrestre forme aquatique en France. Ce campagnol n'est mentionné de façon explicite que depuis peu, et on peut estimer qu'une partie des considérations anciennes sur le Campagnol amphibie le concerne.

1.6.3. Facteurs de menaces

Des facteurs multiples

Les causes avancées pour expliquer le déclin du Campagnol amphibie sont diverses : développement de certaines espèces d'origine exogène, lutte non spécifique contre ces espèces, et perte d'habitat.

Les facteurs de déclin possibles du Campagnol terrestre forme aquatique en France ne sont guère mentionnés dans la littérature naturaliste, mais ils sont vraisemblablement assez similaires.

Les espèces non autochtones et la lutte contre elles

Parmi les principales causes citées pour expliquer le déclin du Campagnol amphibie, on trouve l'expansion du Rat musqué (Le Louarn & Saint-Girons, 1977 ; Saint-Girons, 1994 ; Saint-Girons *et al.*, 1994), celle du Ragondin, et les campagnes de lutte contre ces espèces par l'utilisation d'appâts empoisonnés (anticoagulants : bromadiolone, chlorophacinone) ou par le piégeage (Noblet, 2005).

En l'absence d'études spécifiques, il est souvent difficile de faire la part entre les constats réels et les suppositions, voire les idées reçues sur le rôle des différentes espèces exogènes.

L'impact du Rat musqué

Le Rat musqué, originaire d'Amérique du Nord, fut introduit en Europe au tout début du 20ème siècle. Il colonisa une partie de l'Eurasie dans le courant du 20ème siècle (Skyriene & Paulauskas, 2012). La moitié nord de la France était déjà colonisée dans les années 1960, et il est aujourd'hui répandu dans presque tout le pays (Bobillier-Monnot, 1984 ; Quéré & Le Louarn, 2011). Il n'est encore qu'à peine présent en Espagne (Elosegi, 2007).

Aucune étude n'existe, relative à l'impact de l'expansion du Rat musqué sur les populations de Campagnols amphibies en France. Néanmoins, les observations de terrains tendraient à montrer que l'impact du Rat musqué sur le Campagnol amphibie est bien réel, tant la cohabitation entre les deux espèces est peu commune à une échelle spatiale fine (obs. pers.).

Rat musqué © Pierre Rigaux

L'impact possible du Ragondin

Le Ragondin, originaire d'Amérique du Sud et centrale, a été introduit en Europe à la fin du 19ème siècle, et a colonisé une grande partie de la France au cours du 20ème siècle (Rosoux, 1984), ainsi qu'une grande partie de l'Eurasie (Carter & Leonard, 2002). Il est actuellement présent dans presque tout le pays (Quéré & Le Louarn, 2011), atteignant 1200 mètres d'altitude environ (obs. pers.). Sa présence en Espagne est encore très marginale (Herrero & Couto, 2007).

Pas plus que pour le Rat musqué, il n'existe d'étude relative à l'impact éventuelle du Ragondin sur le Campagnol amphibie en France. Les observations de terrain ne montrent pas d'impact net du Ragondin sur le Campagnol amphibie. S'il existe, possiblement par concurrence, cet impact semble faible, sauf peut-être en cas de très grande densité et/ou de modification de la végétation par consommation (obs. pers.).

Ragondins © Pierre Rigaux

L'impact ancien du Rat surmulot

Le Rat surmulot est répandu dans toute la France (Cheylan, 1984 ; Quéré & Le Louarn, 2011). Il est commensal de l'Homme, mais on le trouve aussi dans les milieux aquatiques, loin de toute activité humaine, avec toutefois des densités habituellement beaucoup plus faibles et des absences locales dans des cours d'eau parmi les moins anthropisés (obs. pers.).

Originaire de Chine septentrionale ou de Mongolie, le Rat surmulot a pu étendre considérablement sa répartition et son habitat en suivant les déplacements humains au cours des siècles récents. Vraisemblablement, c'est au cours du 18ème siècle qu'il a massivement colonisé l'Europe centrale et occidentale. Sa présence ponctuelle y serait toutefois plus ancienne (Pascal & Vigne, 2003).

Rat surmulot © Pierre Chabot

Le Rat surmulot est mentionné en Europe de l'ouest au 16ème siècle (Cheylan, 1984) et au 14ème siècle (Clark *et al.*, 1989, *in* Pascal & Vigne, 2003). Les données archéozoologiques disponibles pour la France font état des mentions suivantes antérieures au 18ème siècle, à considérer avec précaution dans la mesure où ces données n'ont pas toujours été vérifiées (Callou, eds) : au 16ème-18ème siècle dans le Centre, en Île-de-France et en Corse ; au 14ème-15ème siècle dans le Centre ; au 13ème siècle dans le Limousin ; au 12ème-13ème siècle en Picardie ; au 5ème-10ème siècle en Poitou-Charentes ; au 8ème-10ème siècle et au 2ème-5ème siècle en Île-de-France ; et même au Magdalénien (il y a 17 000 à 12 000 ans) en Auvergne. Il ne parait pas impossible que certaines confusions aient pu avoir lieu avec des ossements de Rat noir (*Rattus rattus*).

Quoi qu'il en soit de la fiabilité de toutes les mentions anciennes, la présence commune du Rat surmulot dans l'aire de répartition du Campagnol amphibie remonte donc au moins à deux ou trois siècles, peut-être beaucoup plus. Il est impossible d'évaluer l'importance de l'influence qu'a pu avoir la présence du Rat surmulot sur les populations de campagnols aquatiques dans les siècles passés, d'autant plus que les écrits disponibles (*cf.* 1.6.1.) montrent que les deux espèces ont pu être confondues historiquement.

Bien qu'on ne puisse guère évaluer l'impact historique du Rat surmulot sur le Campagnol amphibie, un impact contemporain et négatif par concurrence est mentionné en Espagne (Román, 2007a). Les observations de terrain réalisées en France tendraient à indiquer que cet impact existe (obs. pers.) : le Campagnol amphibie a tendance à ne pas s'installer sur des sites occupés par le Rat surmulot. On peut supposer que celui-ci est capable de concurrence directe voire de prédation (*cf.* 1.3.3.).

L'impact de la destruction des espèces exotiques

Il est certain que l'utilisation d'appâts empoisonnés destinés aux rongeurs semi-aquatiques classés « nuisibles » touche aussi le Campagnol amphibie, de par sa propension à consommer les mêmes appâts végétaux disposés en milieu aquatique (obs. pers.).

L'utilisation des appâts empoisonnés dans le cadre de la lutte contre le Ragondin et le Rat musqué, massive dans les années 1980-1990, a été restreinte réglementairement à partir de 2003 jusqu'à être interdite en 2009 (MAAPAR *et al.* 2003 ; MAAPR *et al.*, 2005 ; MAP *et al.*, 2007). L'impact sur le Campagnol amphibie de ces années d'usage d'anticoagulant n'est pas mesurable, mais il a du être important.

Campagnol amphibie capturé accidentellement dans un piège à ragondins
© Alain Bourraseau

Il est certain aussi que les Campagnols amphibies se font souvent capturer dans les pièges destinés aux Rats musqués et aux Ragondins. Même lorsqu'il s'agit de cages-pièges attrapant les animaux vivants, l'identification des Campagnols amphibies et leur relâcher, en tant qu'espèce qui n'est pas classée nuisible, ne sont pas systématiques (obs. pers.).

Enfin, une confusion extrêmement répandue chez les piégeurs de mammifères semi-aquatiques est celle entre le Campagnol amphibie et le Rat surmulot. On ne dispose pas d'éléments chiffrés, mais il est certain que le Campagnol amphibie est souvent identifié comme un « rat », et détruit lorsqu'il est capturé dans un piège-cage destiné à d'autres espèces (obs. pers.).

L'impact à venir du Vison d'Amérique

En Espagne où il est largement présent dans la moitié nord du pays (Bravo, 2007), le Vison d'Amérique est décrit comme une des principales causes de déclin du Campagnol amphibie (Román, 2007a). L'importance de l'impact de cette espèce exogène sur le Campagnol amphibie n'est pas étudiée en France, mais il est vraisemblablement notable au regard de la situation espagnole et de l'impact du Vison d'Amérique sur le Campagnol terrestre forme aquatique en Eurasie (*cf.* 1.3.2.). L'expansion croissante du Vison d'Amérique en France fait craindre un impact grandissant sur les populations de Campagnols amphibies, surtout celles déjà fragilisées.

Secondairement, il parait probable que les campagnes de luttes insuffisamment contrôlées contre le Vison d'Amérique en France aient pu entraîner la destruction de Campagnols amphibies, tant la méconnaissance de certains piégeurs est parfois grande.

Vison d'Amérique
© Maël Lelièvre

La perte d'habitat

Un facteur évident

La destruction et l'altération de l'habitat du Campagnol amphibie font manifestement partie des principales causes pouvant expliquer un déclin de ses populations.

L'impact de la disparition d'habitat semble évident pour une espèce inféodée aux milieux aquatiques et dont les exigences en termes de caractéristiques des milieux sont beaucoup plus marquées que chez d'autres rongeurs semi-aquatiques (voir 1.3.2.). Cette dépendance à un certain faciès de milieu aquatique et de ses berges entraîne une vulnérabilité importante face aux pratiques humaines d'intervention ou de « gestion ».

Ceci est constaté en milieu agricole : l'influence de la nature des pratiques en bord de cours d'eau et de leur intensité détermine grandement la présence voire l'abondance du Campagnol amphibie (Rigaux & Charruau, 2007 ; Rigaux *et al.*, 2009). L'évolution historique des pratiques de gestion des cours d'eau et autres milieux aquatiques a donc pu être un facteur très influent sur l'évolution des populations.

L'impact de la destruction et de la dégradation des milieux sur le déclin des populations de Campagnol amphibie est constaté au Portugal (Cabral *et al.*, 2005). Il en est de même en Espagne, où c'est l'une des principales causes mentionnées de régression de l'espèce (Román, 2007a).

A gauche : prairie humide drainée (Puy-de-Dôme)
A droite : berges de ruisseau curées (Haute-Loire)
en zones de présence de Campagnol amphibie
© Pierre Rigaux

Le cas du Campagnol terrestre forme aquatique

Les mêmes menaces que pour le Campagnol amphibie ?

Il parait évident que le Campagnol terrestre forme aquatique est lui aussi concerné par les facteurs de menace décrits pour le Campagnol amphibie : expansion d'espèces exogènes, lutte non spécifique et perte d'habitat.

Ceci n'est nullement documenté ni évoqué dans l'histoire récente en France, tant le Campagnol terrestre forme aquatique lui-même ne fait pas l'objet de considération. Mais c'est avéré ou mentionné ailleurs en Europe.

Des facteurs identifiés

Le Rat musqué est mentionné comme ayant un impact sur le Campagnol terrestre forme aquatique en Russie (Danilov, 2009, *in* Skyriene & Paulauskas, 2012).

Le Rat surmulot est cité comme un des facteurs de menace en Anatolie et en Iran (Batsaikhan *et al.*, 2008).

La prédation par le Vison d'Amérique est considérée comme facteur de déclin du Campagnol terrestre aquatique dans divers pays d'Europe, allant jusqu'à mettre en péril sa conservation (Jaksic *et al.*, 2002 ; Macdonald *et al.*, 2002 ; Jefferies, 2003 ; Bonesi & Palazon, 2006 ; Strachan & Moorhouse, 2006 ; Batsaikhan *et al.*, 2008) (voir 1.3.4).

En Allemagne, les facteurs identifiés comme pouvant impacter les populations de Campagnol terrestre forme aquatique sont liés à l'agriculture, aux espèces exogènes introduites, et à la destruction directe (Meinig & Boye, 2009).

Enfin, la perte d'habitat est citée comme un facteur de déclin en Europe de l'ouest (Strachan & Moorhouse, 2006 ; Batsaikhan *et al.*, 2008).

1.6.4. Historique de la protection

Bref historique 2004-2012

L'action associative

Brochure éditée par l'association Nature & Humanisme

Face aux inquiétudes quant à l'état de conservation du Campagnol amphibie, Jean-François Noblet et l'association Nature & Humanisme qu'il préside lancent au début des années 2000 une campagne d'alerte dans les réseaux naturalistes en France. Ils éditent en 2005 une brochure intitulée « Sauvons le Campagnol amphibie ».

Parallèlement, la situation préoccupante de l'espèce pousse la SFEPM à s'engager. Le 6 mai 2004, la SFEPM écrit au Conseil National de Protection de la Nature pour lui faire part de la nécessité d'ajouter le Campagnol amphibie sur la liste des mammifères protégés de France, alors en passe d'être révisée. C'est le début de démarches de plusieurs années pour obtenir la protection du Campagnol amphibie.

De très longues démarches

La demande auprès des instances publiques est portée par la SFEPM et Nature & Humanisme. Quelques dates peuvent être évoquées. Le 30 mars 2007, la SFEPM écrit à la Ministre de l'écologie pour lui demander « l'inscription du Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*) dans la liste des espèces des mammifères protégés en France, justement en cours de révision ».

La même année, dans l'évaluation qu'il produit, le Muséum National d'Histoire Naturelle encourage la réalisation d'une étude visant à préciser l'état des populations en France, et note que « *l'inscription du Campagnol amphibie à la liste des espèces protégées en France* […] *pourrait d'ores et déjà être envisagée en faisant jouer le principe de précaution* » (Haffner, 2007).

Le 27 octobre 2007 au 30ème colloque francophone de mammalogie de la SFEPM à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées Orientales), les 150 participants signent à l'unanimité une motion demandant le classement du Campagnol amphibie sur la liste des espèces protégées. Sur demande du ministère de l'écologie en 2010, un argumentaire technique lui est soumis (SFEPM-Rigaux).

Protection réglementaire

Le Campagnol amphibie enfin protégé

Le 15/09/12, le MEDDE (Ministre de l'Ecologie, du Développement Durable et de l'Energie) et le MAAF (Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt) cosignent un arrêté incluant le Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*) sur la liste des espèces protégées en France, publié au Journal Officiel le 07/10/12 (JORF n°0233, 2012).

Le Campagnol terrestre forme aquatique pas encore protégé

Le Campagnol terrestre forme aquatique n'a pas de statut de protection en France. Quant au Campagnol fouisseur, il n'est pas classé « nuisible » mais fait l'objet de campagnes de destructions au motif de la lutte contre les dommages aux cultures et aux prairies (MAAF *et al.*, 2014), sous l'appellation erronée ou abusive de « Campagnol terrestre *Arvicola terrestris* ».

« Le Campagnol amphibie, un rongeur entre deux eaux », brochure éditée par la SFEPM en 2012 à l'issue de la protection réglementaire de l'espèce

1.6.5. Statuts de conservation et de protection

Les statuts de conservation et de protection des campagnols aquatiques au niveau national, européen et mondial sont les suivants (CMS, 1979 ; Council of Europe, 1979 ; CEE, 1992 ; Cabral *et al.*, 2005 ; Román, 2007a ; Batsaikhan *et al.*, 2008 ; Rigaux *et al.*, 2008 ; Haupt *et al.*, 2009 ; UICN France *et al.*, 2009 ; Thissen *et al.*, 2009 ; Kestemont, 2011 ; Rondinini *et al.*, 2013 ; MEDD & MAP, 2015).

Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*)

Statut national en France : protégé.
Directive Habitats Faune Flore : sans statut.
Convention de Berne : sans statut.
Convention de Bonn : sans statut.
Liste Rouge UICN Monde : vulnérable 2008
Liste Rouge UICN France : quasi-menacé 2009
Liste Rouge UICN Espagne : vulnérable 2006
Liste Rouge UICN Portugal : préoccupation mineure 2001

Le statut « Vulnérable » proposé par la SFEPM lors de la révision de la liste rouge française en 2009 n'a pas pu être retenu par le comité de l'UICN, par manque de données chiffrées nécessaires pour satisfaire aux critères.

Campagnol terrestre forme aquatique (*Arvicola amphibius* ou *A. terrestris* ou *A. terrestris terrestris*)

Statut national en France : sans statut.
Directive Habitats Faune Flore : sans statut.
Convention de Berne : sans statut.
Convention de Bonn : sans statut.
Liste Rouge UICN Monde : préoccupation mineure 2008
Liste Rouge UICN France : données insuffisantes 2009
Liste Rouge UICN Italie : quasi-menacé 2013
Liste Rouge Allemagne : quasi-menacé 2009
Liste Rouge UICN Belgique (Campagnol terrestre au sens large) : préccupation mineure 2010
Liste Rouge UICN Pays-Bas (Campagnol terrestre au sens large) : données insuffisantes 2009

L'état de conservation du Campagnol terrestre forme aquatique semble être extrêmement variable selon les localités. Il est considéré comme ravageur dans certains pays d'Europe du nord (Batsaikhan *et al.*, 2008), tandis qu'il est passé proche de l'extinction au Royaume-Uni (Strachan & Moorhouse, 2006) et qu'il parait régresser aux Pays-Bas (Thissen & Hollander, 1996) et en Italie (Manganelli, 2006).

2. Méthode

Deux sources complémentaires

L'enquête nationale 2009-2014, qui concernait d'abord seulement le Campagnol amphibie, a été étendue au Campagnol terrestre forme aquatique.

Elle comporte deux volets, complémentaires l'un de l'autre : d'une part, le recueil de toutes les données de présence, sans protocole de recherche ; d'autre part, la réalisation de prospections standardisées, selon un protocole reproductible.

2.1. Organisation de l'enquête

2.1.1. Coordination

Une coordination d'acteurs multiples

La coordination générale de l'enquête est assurée par la SFEPM. La réalisation des prospections de terrain est assurée par des observateurs individuels ou dans le cadre de structures naturalistes locales. L'enquête n'aurait pas pu être réalisée sans la contribution essentielle des associations naturalistes partenaires de la SFEPM.

La liste de toutes les structures ayant relayé l'enquête ou transmis des données figure dans les remerciements. Les structures ayant mis en place ou coordonné des prospections standardisées sont les suivantes : Groupe Mammalogique d'Auvergne, Groupe Mammalogique Breton, Groupe Mammalogique Normand, Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin, Groupe d'Etude des Mammifères de Lorraine, CPIE Gers, LPO Aquitaine, LPO Champagne-Ardenne, LPO Provence-Alpes-Côte d'Azur, Mille Traces, NaturEssonne, Nature Midi-Pyrénées, Picardie Nature, Eure-et-Loir Nature, GREGE, Cistude Nature, Centre ornithologique d'Île-de-France, CORA Faune Sauvage, FRAPNA, Gère Vivante.

Un complément de prospections par la SFEPM

La SFEPM a aussi réalisé des prospections dans les secteurs manquant d'observateurs. Des campagnes de captures complémentaires ont été organisées par la SFEPM, parfois avec des structures régionales.

2.1.2. Formations

Des formations de terrain

La mise en œuvre de l'enquête a nécessité la mobilisation de nombreux observateurs, ceux-ci ayant dû acquérir une connaissance suffisante des campagnols aquatiques. Ceci est passé par la création d'un réseau d'observateurs, le relais par des structures locales et la réalisation de formations de terrain.

Des formations ont été organisées par la SEFPM auprès d'observateurs et de structures relayant l'opération. Il s'agissait de présenter les campagnols aquatiques, leur habitat, leurs indices de présence et le mode de prospection. Ces formations ont été réalisées par la SFEPM en Aquitaine, Auvergne, Bourgogne, Champagne-Ardenne, Picardie, Rhône-Alpes.

Formations SFEPM à la prospection des campagnols aquatiques :
à gauche : session en salle (Rhône) © FRAPNA
à droite : session de terrain (Haute-Marne) © Aymeric Mionnet

Outil pédagogique utilisé pour les formations :
boitier présentant des crottes artificielles sculptées grandeur nature.
Réalisation pour la SFEPM : Solenne Müller

2.2. Recueil des données hors protocole

Des données de présence hétérogènes

Les données hors protocole ou « non protocolées » sont les données de présence obtenues par la découverte de campagnol aquatique sur un site, sans conditions particulières dans le mode de recherche.

2.2.1. Période et nature des données

Des données de toutes origines

Les données de présence recueillies concernent la période 2000-2014.

Ces données sont de tous types à priori : capture, traces & indices, observation visuelle, restes issus de pelotes de réjection ou de fécès, cadavres, analyses génétiques de crotte ou de tissu.

Chaque donnée de présence est composée des éléments suivants : auteur, date, lieu précis (avec coordonnées géographiques), type de donnée (voir ci-dessus), nombre d'individus, remarques éventuelles.

2.2.2. Vérification des données

Des données vérifiées

La fiabilité de toutes les données est vérifiée pour validation ou non, au cas par cas. Cette vérification est faite auprès de l'observateur, soit par la SFEPM si la donnée lui est transmise directement, soit par la structure naturaliste qui met ses données à disposition de la SFEPM.

La vérification auprès de l'observateur est basée sur le type de donnée, la possibilité d'identification selon le type de donnée (par exemple, selon la nature des indices de présence), la localisation géographique, l'existence éventuelle d'éléments particuliers apportés par l'observateur (photo, échantillon, description), et enfin le degré de connaissance qu'a l'observateur des campagnols aquatiques et des espèces sujettes à confusion. Cette vérification nécessite parfois l'instauration d'un dialogue avec l'observateur et l'apport de précisions de sa part.

Une partie des données sont invalidées et ne sont pas retenues. On considère que les données retenues sont fiables.

2.2.3. Représentation cartographique des données

Une cartographie synthétique nationale

La répartition des données de présence au niveau national est synthétisée sous la forme d'une carte par mailles 10x10 km. Une maille fait état de présence de campagnol aquatique dès lors qu'elle comporte au moins une donnée de présence. Les cartographies plus détaillées relèvent habituellement des structures naturalistes locales.

2.3. Echantillonnage standardisé

Des données standardisées

La mise en place d'un protocole de prospection défini et reproductible permet le recueil de données de présence mais aussi d'absence des campagnols aquatiques.

Un protocole longuement muri

Le protocole de prospection a été mis au point après une étude préalable ayant permis de tester une première méthodologie (Rigaux & Charruau, 2009), suivie de réflexions avec le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (Unité de recherche dépendant du Centre National de Recherche Scientifique et de l'Université de Montpellier 2).

L'enjeu était de produire un jeu de données exploitables scientifiquement, tout en garantissant la faisabilité des prospections de terrain et la pertinence du mode de recherche des campagnols, d'après les connaissances déjà acquises sur leur mode de vie et leurs indices de présence. La méthodologie d'une enquête mise en place en Espagne (Román, 2010) a aussi été examinée.

2.3.1. Le protocole en résumé

Le protocole (Rigaux & Poitevin, 2008, voir annexe n°1) peut être résumé ainsi. Il est détaillé ensuite dans les parties 2.3.2. à 2.3.6..

Une recherche par mailles

Il s'agit de prospecter les indices de présence de campagnols aquatiques, par maille ou carré-échantillon de 10x10 km. Dans chaque maille 10x10 km, 20 transects (ou tronçons) de 100 mètres linéaires sont placés, chacun dans une maille 2x2 km différente. Ces transects sont positionnés de façon non aléatoire, mais au contraire dans les milieux paraissant à priori les plus propices, de sorte à privilégier la découverte des campagnols aquatiques.

Une présence / absence par transects

Sur chacun de ces transects, les crottes de campagnols aquatiques sont recherchées de façon systématique le long des 100 mètres. A l'issue de la prospection de chaque transect, selon la découverte ou non de crottes, on note la présence ou l'absence d'une colonie de campagnols aquatiques, de façon certaine à l'échelle des 100 mètres. Pour chaque transect, des éléments de description du milieu sont relevés sur une fiche standard.

Une présence / absence par maille

A l'issue de la prospection des 20 transects, la maille 10x10 km est notée positive si les campagnols aquatiques sont présents sur au moins un transect. Si les campagnols aquatiques sont absents des 20 transects, la maille est notée négative, signifiant l'absence de campagnols aquatiques dans la maille 10x10 km avec une marge d'erreur considérée comme très faible.

Un exemple de maille 10x10 est présenté sur la figure n°10.

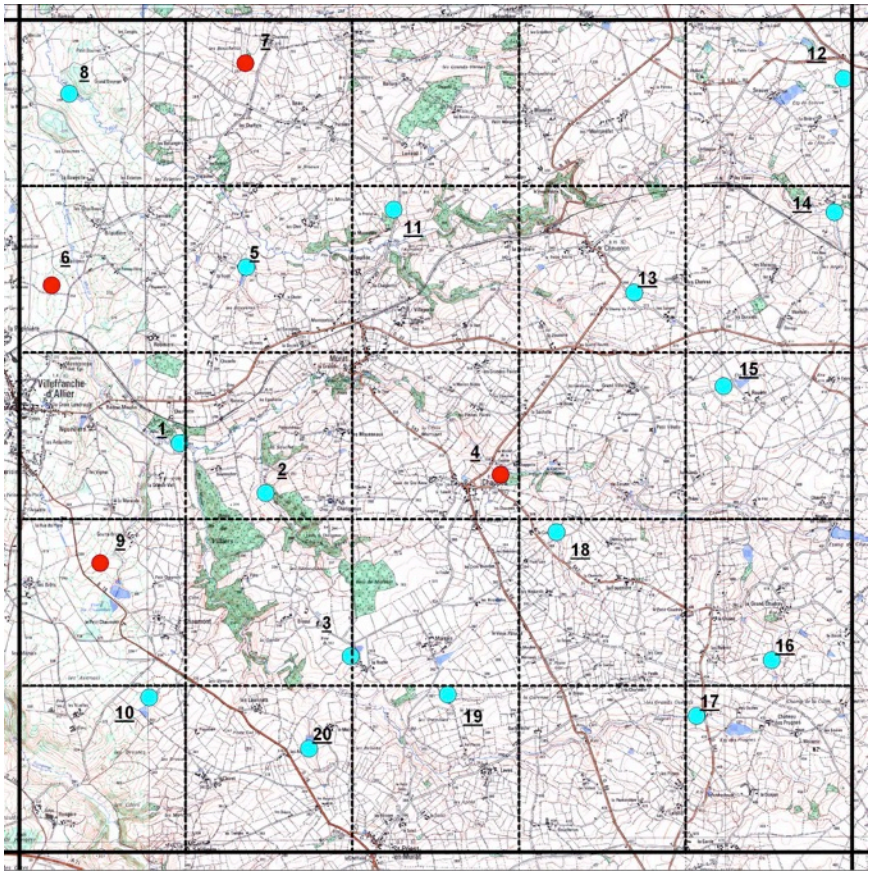


Figure n°10 : Exemple de cartographie d'une maille 10x10 km

Sur fond de carte 1/25000ème, avec représentation du maillage 2x2 km et des 20 points localisant 20 transects (en rouge : présence de campagnol aquatique : en bleu : absence de campagnol aquatique sur le transect).

2.3.2. Maillage et choix des carrés-échantillons

Un maillage pour toute la France

Le système de coordonnées utilisé pour le positionnement du maillage 10x10 km est le « Lambert 2 étendu ».

Un échantillonnage au mieux

Pour la plupart, les carrés choisis sont placés dans les régions où l'enquête est relayée par des structures naturalises. Localement, les carrés sont placés dans des secteurs suffisamment proches des observateurs identifiés. Cet échantillonnage ne peut donc pas être considéré comme étant aléatoire au niveau national. La SFEPM complète l'échantillonnage, en prospectant des carrés dans des secteurs délaissés.

En dehors de ces critères, le positionnement des carrés est en général aléatoire au niveau local, sans connaissance préalable de l'éventuelle présence de campagnols aquatiques.

2.3.3. Choix des transects

Les transects les plus favorables possibles

Chaque maille 10x10 km est subdivisée en 25 carrés de 2x2 km. Dans chaque maille 10x10 km, 20 transects sont positionnés, chacun dans un carré de 2x2 km différent. Les 20 carrés de 2x2 km retenus pour contenir un transect sont choisis de façon à privilégier les secteurs présentant les milieux paraissant les plus propices à la présence de campagnols aquatiques : secteurs habituellement peu ou pas boisés, riches en cours d'eau lents, en pièces d'eau, en zones humides permanentes. Dans chaque carré 2x2 km retenu, le transect est également choisi de façon à privilégier les milieux paraissant les plus propices, dans le but de favoriser au maximum la découverte de campagnols aquatiques.

La sélection des habitats propices

L'ensemble de cette recherche du positionnement des transects s'effectue d'abord sur carte 1/25 000ème, puis surtout par un repérage de terrain. Les faciès de milieu recherchés en priorité présentent dans la mesure du possible des critères connus comme étant propices à la présence de campagnols aquatiques (*cf.* 1.3.), c'est-à-dire des cours d'eau lents, plans d'eau et marais en eau présentant principalement les deux caractères suivants : des berges riches en végétation herbacée hygrophile plutôt haute (> 30 cm), et la possibilité de creuser des terriers au dessus du niveau de l'eau avec une entrée subaquatique (berges suffisamment meubles) voire d'installer des nids (végétation suffisamment dense).

Une standardisation de l'échantillonnage

Lorsque l'absence de milieu aquatique ne permet pas de positionner 20 transects dans 20 mailles 2x2 km différentes au sein d'une maille 10x10 km, le plus grand nombre possible de transects est prospecté, à raison d'un seul transect maximum par maille 2x2 km. Il se peut donc que, dans certaines mailles 10x10 km pas assez riches en milieux aquatiques, le nombre de transects pouvant être réalisés soit inférieur à 20.

On considère que la maille 10x10 km est prospectée de façon complète lorsque le plus grand nombre possible de transects est réalisé selon le protocole et la disponibilité en milieux aquatiques, avec un maximum de 20 transects par maille 10x10 km. Au contraire, on considère que la maille 10x10 km est prospectée de façon incomplète si le nombre de transects réalisés est inférieur à 20 alors que cette maille 10x10 km comporte au moins une maille 2x2 km dans laquelle aucun transect n'a été réalisé malgré la présence de milieux aquatiques.

Site de présence de Campagnol amphibie (Hautes-Alpes). Les principaux critères propices, visibles lors de la prospection de terrain, sont les berges meubles à végétation herbacée haute, et le courant faible à nul

© Pierre Rigaux

2.3.4. Réalisation des transects

La recherche d'indices de présence

Sur chaque transect, la prospection consiste en la recherche des traces et indices de présence des campagnols aquatiques sur un linéaire de 100 mètres, le long d'un cours d'eau, d'une berge de plan d'eau, ou à travers une zone humide.

La prospection se fait en parcourant à pieds la berge immédiate ou le lit du cours d'eau (ou la zone humide), et en cherchant de manière systématique les indices de présence et d'activité des campagnols aquatiques tout le long du transect, sur une largeur compris entre 0 et 1 mètre de l'eau (ou sur 1 mètre de large dans une zone humide sans cours d'eau délimité).

Les crottes comme seul indice certain

En raison des confusions possibles avec d'autres espèces (*cf.* 1.4.), seule la présence de crottes ou de crottiers est retenue comme indice certain de la présence de campagnols aquatiques. Ces crottes sont en effet caractéristiques, facilement détectables lorsque ces campagnols sont présents, et visibles en toute saison (sauf en cas de recouvrement par la neige ou après une crue récente).

La recherche s'effectue en écartant systématiquement la végétation herbacée, de manière à découvrir les crottes et les crottiers sur toute la longueur du transect.

Présence/absence sur le transect

On considère que l'absence de découverte de crottes à l'issue d'une recherche assidue renseigne sur l'absence d'une colonie de campagnols aquatiques installés le long du transect considéré. A l'issue de la prospection de chaque transect, les campagnols sont donc notés « présents » ou « absents ».

Recherche des indices de présence de campagnols aquatiques
© Pierre Rigaux

2.3.4. Fiche de relevé

Une fiche pour chaque transect

A l'issue de la prospection de chaque transect, une fiche descriptive est remplie par l'observateur. Elle décrit une série de variables relevées sur le terrain.

Plusieurs valeurs possibles par variable

Différentes variables sont prises en compte. Par exemple : type de milieu aquatique, profondeur du cours d'eau, etc. Ces variables peuvent prendre plusieurs valeurs définies. Par exemple, pour la profondeur du cours d'eau, deux valeurs sont possibles : < 50 cm, > 50 cm.

Elles sont renseignées par l'observateur suite à la prospection, et correspondent à la situation au moment du relevé.

Les variables relevées sur le terrain

Sur cette fiche (présentée en annexe n°1), sont relevés :

➤ La localisation précise du transect.

Les coordonnées géographiques sont renseignées par l'observateur, ou obtenues à postériori à partir d'un pointage sur carte effectué par l'observateur.

➤ La date de prospection.

➤ Le nom de l'observateur.

➤ La présence/absence de campagnols aquatiques (2 valeurs possibles) :
- *Présent*
- *Absent*

Le mode de recherche prévoit de conclure à la présence/absence de campagnols aquatiques sur le transect, selon la présence/absence de leurs indices.

➤ La présence éventuelle d'autres espèces en cas de découverte d'indices : campagnol « type agreste », Rat surmulot, Rat musqué, Ragondin, Castor d'Europe, Loutre d'Europe.

Le mode de recherche ne prévoit pas de pouvoir conclure sur l'absence de ces espèces en cas d'absence de découverte de leurs indices : pour ces espèces, seule la présence est éventuellement relevée.

Le campagnol « type agreste » est noté ainsi, et non « Campagnol agreste », pour la raison suivante. Le Campagnol agreste (*Microtus agrestis*) est une espèce habituellement rencontrée dans les milieux herbacés à végétation haute, notamment ceux recherchés par les campagnols aquatiques lorsque cette végétation herbacée haute occupe les rives. Les indices de présence du Campagnol agreste, particulièrement les crottes, sont aisément décelables pour un observateur recherchant ceux des campagnols aquatiques, et sont différenciables avec certitude des indices de campagnols aquatiques (*cf.* 1.4.). Pour autant, l'identification certaine du Campagnol agreste par les seuls indices de présence n'est généralement pas possible, en raison des confusions possibles avec d'autres petits campagnols (principalement d'autres *Microtus sp.*, particulièrement le

Campagnol des champs *Microtus arvalis*). Ce type d'indices est donc relevé sous la dénomination « type agreste » en considérant qu'il s'agit le plus souvent du Campagnol agreste, qu'il ne s'agit pas de campagnol aquatique, et qu'il peut s'agir éventuellement d'autres espèces.

➤ Le type de milieu aquatique (4 valeurs possibles) :
- *Rivière, ruisseau (cours d'eau considéré d'origine naturelle)*
- *Canal, chenal, fossé, drain (cours d'eau créé par l'Homme)*
- *Etang, lac, mare (plan d'eau)*
- *Zone humide sans cours d'eau défini*

➤ La profondeur, en cas de cours d'eau (2 valeurs possibles) :
- *< 50 cm*
- *> 50 cm*

➤ La largeur, en cas de cours d'eau (5 valeurs possibles) :
- *0-0,5 m*
- *0,5-1 m*
- *1-2 m*
- *2-5 m*
- *> 5 m*

➤ Le recouvrement de la végétation aquatique (immergée ou émergée), en pourcentage de recouvrement du lit du cours d'eau (4 valeurs possibles) :
- *0*
- *0-25%*
- *25-50%*
- *50-100%*

➤ Pour chaque berge (rive droite, rive gauche), de 0 à 50 cm de l'eau : le type de faciès de végétation dominant dans la strate inférieure (entre 0 et 50 cm de haut) (5 valeurs possibles) :
- *Végétation herbacée hygrophile > 30 cm de haut*
- *Végétation herbacée non hygrophile > 30 cm de haut*
- *Végétation herbacée inférieure à 30 cm de haut, ou éparse, ou sol nu*
- *Végétation buissonnante*
- *Autre (préciser)*

➤ Pour chaque berge (rive droite, rive gauche), de 0,5 à 5 m de l'eau : le type de faciès dominant (5 valeurs possibles)
- *Prairie non humide, ou autre végétation herbacée non hygrophile*
- *Prairie humide, zone humide diverse*
- *Végétation ligneuse (buisson, bois…)*
- *Culture (préciser)*
- *Zone urbanisée (chemin, bâtiment)*

➤ Pour chaque berge (rive droite, rive gauche), de 2 à 100 m de l'eau : le type de faciès dominant (6 valeurs possibles) :
- *Prairie à végétation non hygrophile*
- *Prairie humide, zone humide*
- *Grande culture*
- *Lande buissonnante, bois*
- *Zone urbanisée*
- *Autre (préciser)*

2.3.5. Identification

Une identité vérifiée

Le Campagnol terrestre forme aquatique n'étant à priori présent que dans une partie nord & est de la France (*cf.* 1.5.2), les indices de présence de campagnols aquatiques trouvés dans le reste du pays sont attribués au Campagnol amphibie. Toutefois, des captures et/ou des analyses génétiques sont effectuées ponctuellement dans le cœur de l'aire de répartition historique du Campagnol amphibie, afin de vérifier cette identification.

Une recherche spécifique en limite de répartition

Dans le nord et l'est du pays, ces captures et/ou analyses génétiques sont effectuées systématiquement pour obtenir l'identification des campagnols sur les sites de découverte des indices de présence de campagnols aquatiques (voir 2.4. et 2.5.).

Réfectoire et crottes de campagnols aquatiques. Hors contexte et/ou grande habitude, la distinction entre le Campagnol amphibie et le Campagnol terrestre forme aquatique par l'observation de ces indices est le plus souvent impossible
© Pierre Rigaux

2.3.6. Saisie des données

Du relevé de terrain à la standardisation informatique

Les fiches papier (ci-contre), renseignées par les observateurs à l'issue des prospections de chaque transect, sont saisies ultérieurement sous format informatique dans un logiciel de Système d'Information Géographique (SIG). Ces informations sont enregistrées sous forme de code chiffré, afin de faciliter leur traitement.

2.4. Campagnes de capture

Des campagnes de captures sont organisées sur certains sites où la présence de campagnols aquatiques a été mise en évidence par la découverte d'indices.

Prise de mesures sur un Campagnol amphibie
© Pierre Rigaux

2.4.1. Objectifs

Identifier et prendre des mesures

Les deux objectifs de la capture sont les suivants : identifier ou confirmer l'identification des campagnols aquatiques (Campagnol amphibie / Campagnol terrestre forme aquatique) et prendre des mesures pour améliorer la connaissance sur la biométrie de ces deux campagnols.

2.4.2. Précautions préliminaires

Un moyen risqué à éviter au maximum

Dans l'immense majorité des cas, la capture n'est pas utile pour l'étude de la distribution des campagnols aquatiques, dans la mesure où l'identification certaine de l'espèce peut être obtenue à partir des crottes, si besoin en effectuant une analyse génétique (voir 2.5.).

La capture est une opération lourde et délicate, comprenant toujours un risque de mortalité pour les animaux visés et/ou pour ceux pouvant être capturés accidentellement. C'est pourquoi elle ne doit être envisagée qu'en cas de stricte nécessité scientifique, et en prenant toutes les précautions d'usage pour garantir au mieux l'absence de mortalité et limiter au maximum l'impact sur les animaux.

L'autorisation obligatoire

Le Campagnol amphibie étant une espèce protégée en France depuis 2012, sa capture nécessite une dérogation délivrée par les services de l'État. Toutes les captures effectuées par la SFEPM depuis 2012 sont réalisées dans ce cadre. Un exemple de dérogation départementale est présenté en annexe n°2.

2.4.3. Mode opératoire

Sur un site où la présence certaine de campagnols aquatiques est avérée par la découverte de crottes caractéristiques, les animaux sont capturés dans des pièges, manipulés puis relâchés sur place.

Des pièges surveillés de près

Les pièges utilisés sont habituellement des cages permettant de capturer les animaux vivants, attirés par un appât. Les cages sont disposées au bord de l'eau, sur la rive, de telle façon qu'il n'y ait pas de risque d'inondation du piège. Les appâts utilisés sont des végétaux appétents pour les campagnols.

Les pièges sont posés en journée, et relevés plusieurs fois par 24 heures, y compris et surtout la nuit, afin de prévenir tout risque de mortalité consécutive à une durée de captivité trop longue des animaux dans les cages.

Contrôle d'un piège dissimulé dans la végétation au bord de l'eau
© Pierre Rigaux

Quelques minutes de mesures

Sur chaque campagnol capturé, les prises de mesures suivantes sont effectuées : longueur du pied postérieur, longueur de la queue, poids de l'animal. La longueur de la « tête + corps » n'est pas mesurée, car elle ne peut pas l'être correctement de façon non invasive sur l'animal vivant non endormi.

Le campagnol est identifié par ses critères morphologiques. Quelques poils de jarre sont prélevés sur les flancs et conservés pour analyse génétique ultérieure. Après les quelques minutes nécessaires à l'ensemble de ces manipulations, l'animal est relâché sur place.

Campagnol amphibie capturé, de nuit
© Emilie Génelot

Campagnol amphibie qui présente opportunément sa queue et un pied postérieur pour prise de mesures
© Pierre Rigaux

2.5. Analyses génétiques

Sur certains sites de présence de campagnols aquatiques, des échantillons sont prélevés pour analyse génétique.

2.5.1. Objectif

Différencier les deux campagnols aquatiques

L'objectif des analyses génétiques est de différencier les deux campagnols aquatiques (Campagnol amphibie / Campagnol terrestre forme aquatique), à partir de crottes ou de poils.

2.5.2. Intérêt

Là où les indices de présence ne suffisent pas

Hors de la frange géographique où la présence de ces deux campagnols est supposée possible, aux confins de leurs aires de répartition respectives, il n'est pas indispensable d'utiliser une analyse génétique pour obtenir l'identification des campagnols aquatiques. En effet, la découverte de crottes typiques des campagnols aquatiques suffit pour identifier le Campagnol amphibie en l'absence de Campagnol terrestre forme aquatique, et réciproquement. Néanmoins, l'analyse génétique est utilisée ponctuellement dans l'aire de présence du Campagnol amphibie pour vérifier l'identification de l'espèce.

Dans les secteurs où la présence des deux campagnols parait possible, l'analyse génétique est systématiquement mise en œuvre. Ce moyen est utilisé dans la partie nord et nord-est de la France.

Crottes de Campagnol terrestre forme aquatique, identification confirmée par analyse génétique

© Pierre Rigaux

2.5.3. Mode opératoire

Un prélèvement de crottes ou des poils

Les échantillons utilisés sont de deux types : des crottes et du tissu (poils).

Les crottes sont récoltées sur le terrain. Seules les crottes caractéristiques des campagnols aquatiques sont prises en compte. Elles sont conservées dans des boites prévues à cet effet, avec un gel favorisant la dessiccation. Ce sont les cellules épithéliales présentes à la surface des crottes qui permettent l'identification génétique.

Les tissus sont obtenus en prélevant quelques poils sur un campagnol capturé (*cf.* 2.4.). Les poils sont conservés dans l'alcool ou non. Ce sont les racines des poils qui permettent l'identification génétique.

Boite avec grains de gel desséchant, utilisée pour la conservation des crottes avant analyse
© Guénaël Hallart

Campagnol aquatique, capturé pour prise de mesures et prélèvement de poils pour analyse génétique
© Manon Batista

Une comparaison avec des séquences ADN de référence

L'analyse génétique est faite par le laboratoire Spygen®, basé au Bourget-du-Lac (Savoie). La méthode décrite par le laboratoire est la suivante.

L'ensemble de l'ADN présent dans l'échantillon (crotte ou poil) est extrait. Puis, l'ADN des *Arvicola* est amplifié par Polymerase Chain Reaction (PCR), avec un couple d'amorces universelles amplifiant une région cible de l'ADN mitochondrial pour le genre *Arvicola*. L'ADN ainsi amplifié est ensuite séquencé. Les séquences obtenues sont comparées avec celles disponibles dans la base de référence internationale Genbank® et avec celles d'*Arvicola* issus de régions françaises et pris comme références.

2.5. Traitement statistique

Le traitement statistique des données a été confié au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (Centre National de Recherche Scientifique - Université de Montpellier 2).

La très grande majorité des données de Campagnol amphibie a pu être traitée ainsi. Celles de Campagnol terrestre forme aquatique n'ont pas pu l'être.

Caractériser l'influence du milieu

Le traitement statistique des données a trois principaux objectifs :

- Evaluer l'influence de différentes variables environnementales sur la probabilité de présence de Campagnol amphibie à l'échelle des transects, et sur la probabilité de son occurrence à l'échelle des mailles 10x10 km.

- Modéliser la probabilité d'occurrence du Campagnol amphibie selon différentes variables environnementales.

- Evaluer la pertinence du protocole et dégager certaines recommandations méthodologiques pour un futur suivi.

La méthode, évoquée dans les grandes lignes ci-après, est détaillée dans le rapport interne suivant :

> ▶ Couturier T. & Besnard A. (2014). *Analyse de la répartition et caractérisation de l'habitat du Campagnol amphibie Arvicola sapidus sur la base de l'enquête nationale 2009-2013*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, rapport interne, 55 p.

2.5.1. Influence des variables environnementales

La méthode est la suivante (Couturier & Besnard, 2014).

Probabilité de présence à l'échelle des transects

Expliquer la présence des campagnols par l'influence de variables

Il s'agit d'expliquer les variations d'une variable (« à expliquer ») par plusieurs autres variables (« explicatives »).

La variable à expliquer est ici la présence ou l'absence de Campagnol amphibie. Les variables explicatives sont les variables environnementales relevées par les

observateurs sur chaque transect. Toutes sont des variables dites « catégorielles », avec plusieurs modalités (entre 2 et 6 selon les variables). Certaines d'entre elles (largeur, recouvrement en végétation aquatique), représentent un gradient (valeurs faibles à fortes), elles peuvent donc également être testées en effet linéaire, en plus de l'effet catégoriel (variables dites « ordinales »).

Générer des modèles explicatifs et identifier le plus juste

Pour faire ces analyses, des Modèles Linéaires Généralisés (MLG) sont réalisés sous le logiciel R®. Plusieurs modèles sont testés. Ils consistent en différentes combinaisons des variables explicatives. Lorsque plusieurs variables sont incluses dans le même modèle, il faut préalablement s'assurer qu'elles sont assez indépendantes (c'est-à-dire faiblement corrélées entre elles). L'étude préalable des corrélations entre les variables environnementales est faite par Analyse des Correspondances Multiples (ACM). L'ACM est une analyse multivariée dans laquelle les variables étudiées sont qualitatives (catégorielles).

Les différents modèles sont ensuite triés selon leur degré d'ajustement aux données obtenues sur le terrain. La comparaison des modèles permet : 1/ de déterminer la part, plus ou moins importante, de la variance observée dans le jeu de données expliquée par les variables explicatives, et 2/ d'évaluer les contributions respectives de ces variables à la variation des présences/absences de Campagnol amphibie. Pour cela, on examine le ou les meilleur(s) modèle(s) qui fournissent alors les estimations des probabilités de présence de Campagnol amphibie en fonction des variables explicatives retenues.

Abondance relative à l'échelle des mailles 10x10 km

Expliquer l'abondance des campagnols par l'influence de variables

De même que pour le point précédent, il s'agit d'expliquer les variations d'une variable (« à expliquer ») par plusieurs autres variables (« explicatives »). La variable à expliquer est ici la densité relative de sites de présence de Campagnols amphibies, exprimée comme étant la proportion de transects où l'espèce est présente par rapport au nombre de transects où l'espèce est absente au sein de chaque maille 10x10 km. Les variables explicatives sont des variables environnementales recueillies à l'échelle de la maille 10x10 km : surface en milieu et linéaire de cours d'eau, issues de la base européenne Corine Land Cover 2006 et de la base de données Carthage (Institut Géographique National).

Identifier le meilleur modèle explicatif

Comme pour le point précédent, les données sont analysées avec des Modèles Linéaires Généralisés (GLM), construits et ajustés sous le logiciel R®. Plusieurs modèles sont testés, certains avec chaque variable prise individuellement, d'autres en combinant plusieurs variables (en veillant à ne pas mettre des variables hautement corrélées dans le même modèle). Les estimations de probabilité de présence de Campagnol amphibie sont obtenues à partir du meilleur modèle.

2.5.2. Modélisation de la distribution du Campagnol amphibie

La méthode est la suivante (Couturier & Besnard, 2014).

Expliquer la probabilité de présence en fonction de variables

Cette analyse se base sur l'ensemble des données de présence de Campagnol amphibie disponibles pour l'étude statistique : les données de présence obtenues sur les transects dans le cadre du protocole standard, et les données ponctuelles de présence 2000-2013 recueillies hors protocole (données issues d'observation de terrain seulement, les données issues de pelotes de réjection étant exclues).

Le principe est d'expliquer la probabilité d'occurrence de Campagnol amphibie en fonction de variables environnementales, en ayant recours au logiciel Maxent® basé sur le principe d'entropie maximale (Phillips *et al.*, 2006). Plusieurs modèles sont générés. Pour les moins performants, les points de présence de l'espèce sont répartis de manière aléatoire, tandis que les plus performants permettent d'obtenir une parfaite prédiction de présence de l'espèce selon les variables environnementales considérées.

Des variables environnementales à différentes échelles

Les variables environnementales utilisées sont les surfaces en différents milieux, et/ou le linéaire de cours d'eau, dans un rayon défini autour des points correspondant à la localisation des données de présence de Campagnol amphibie. Deux rayons sont définis : 2 km (soit une surface d'environ 13 km^2) et 5 km (soit environ 79 km^2). Les données de surfaces des différents milieux et des linéaires de cours d'eau sont celles de la base Corine Land Cover 2006 et de la base Carthage. Le calcul de ces surfaces et de ces linéaires autour de chaque point de présence de Campagnol amphibie est effectué au moyen d'un logiciel de Système d'Information Géographique (SIG).

2.5.3. Evaluation du protocole

Objectif : estimer le nombre utile de transects

L'objectif de l'évaluation du protocole est d'estimer quels sont les efforts de prospection de terrain nécessaires, c'est-à-dire le nombre de transects à réaliser, pour pouvoir mettre en évidence l'effet des variables environnementales, détecter les campagnols dans une maille 10x10 km, et enfin détecter un éventuel déclin des populations. La méthode est la suivante (Couturier & Besnard, 2014).

Mise en évidence de l'effet des variables environnementales

Estimer l'effort nécessaire pour détecter l'influence des variables

L'objectif est d'estimer le nombre minimal de transects dont la réalisation est nécessaire pour pouvoir expliquer l'effet des variables relevées lors des prospections.

Cette estimation est faite à partir des données obtenues sur l'ensemble des transects étudiés pour le traitement statistique, en utilisant les variables identifiées comme significativement importantes lors de l'analyse à l'échelle des transects (*cf.* 2.5.1.).

La démarche consiste à évaluer la significativité de ces différentes variables en réduisant peu à peu le nombre de transects de façon aléatoire, par un tirage des transects répliqué 1000 fois. On comptabilise ensuite le nombre de tirages pour lesquels l'effet de la variable reste significatif. Ceci permet d'évaluer le seuil à partir duquel la réduction du nombre de transects a de fortes chances d'entraîner une non-significativité des variables.

Evaluation de la probabilité de détecter l'espèce dans une maille

Estimer l'effort nécessaire pour détecter les campagnols

L'objectif est d'évaluer la probabilité d'obtenir un transect de présence de Campagnol amphibie, sachant que l'espèce est présente dans la maille 10x10 km.

L'analyse fait appel à la méthode de « site occupancy » (Mackenzie *et al.*, 2002) qui se base sur la collecte répétée spatialement et temporellement de données de présence-absence. Elle permet l'estimation conjointe de la probabilité d'occupation d'un « site » par l'espèce et de la probabilité de détecter l'espèce sachant que celle-ci est présente sur le « site ». Ici, les mailles 10x10 km sont considérées comme les « sites », et les transects sont considérés comme les réplicats au sein de ces « sites ».

L'analyse a été faite à l'échelle de l'ensemble des mailles disponibles pour l'étude statistique, mais aussi à l'échelle des zones géographiques où l'occurrence de l'espèce est la plus élevée.

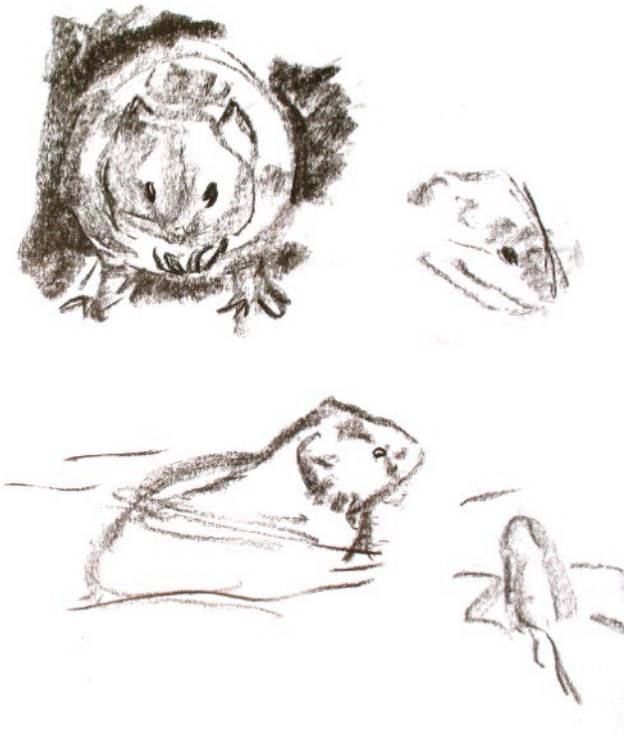
Deux modèles ont été testés : un modèle constant, qui fournit une probabilité de détection globale, et un modèle régional, qui propose des variations selon les régions administratives.

Mise en évidence d'une baisse éventuelle d'occurrence

Estimer l'effort nécessaire pour détecter un déclin des populations

L'objectif est d'estimer le nombre de transects dont la réalisation serait nécessaire à l'avenir pour pouvoir détecter et évaluer une éventuelle baisse d'occurrence de l'espèce.

L'ensemble des données récoltées sur les transects est utilisée. Il s'agit de simuler des disparitions aléatoires de l'espèce sur certains transects, selon différents taux de déclin (1%, 5%, 10%, 20%), tout en en réduisant peu à peu le nombre de transects échantillonnés de manière aléatoire. Ces simulations sont effectuées sous le logiciel R®.



© Jean Chevallier

Une autre forme de « modélisation » des Campagnols amphibies !

3. Résultats

3.1. Effort de prospection

3 661 données de présence recueillies

L'enquête a permis de recueillir un total de 3 661 données de présence de campagnols aquatiques, comprenant les données hors protocole et celles obtenues par les prospections standardisées.

Le total de données de présence de Campagnol amphibie recueillies est de 3 524, dont 3 285 issues de terrain (indices de présence, observation directe) et 239 issues de pelotes de réjection de rapaces.

Le total de données de présence de Campagnol terrestre forme aquatique recueillies est de 137, dont 132 issues de terrain et 5 issues de pelotes de rejection.

145 campagnols identifiés génétiquement

Les analyses génétiques ont permis ou confirmé la distinction Campagnol amphibie / Campagnol terrestre forme aquatique pour au moins 145 individus sur 119 sites. Ces sites analysés sont répartis principalement aux confins des répartitions respectives des deux campagnols.

600 mailles et 10 035 transects prospectés

Un total de 10 035 transects a été réalisé, dans 600 mailles 10x10 km prospectées selon le protocole standard.

Parmi ces 600 mailles, 511 mailles ont été prospectées de façon complète selon le protocole, c'est-à-dire en réalisant autant de transects que le permet la présence de milieux aquatiques dans la maille 10x10 km, les transects étant positionnés chacun dans une maille 2x2 km différente et avec un maximum de 20 transects par maille 10x10 km. Ces mailles prospectées de façon complète totalisent 9 239 transects.

Parmi les 600 mailles prospectées, 89 l'ont été de façon incomplète (le plus souvent par manque de disponibilité des observateurs), c'est-à-dire avec un nombre de transects inférieur à 20 et sans qu'aucun transect n'ait été réalisé dans certaines mailles 2x2 km présentant pourtant des milieux aquatiques disponibles. Ces mailles prospectées de façon incomplète totalisent 796 transects.

La carte des mailles prospectées

Le résultat des prospections par mailles 10x10 km est représenté sur la figure n°11. Ces résultats sont détaillés dans les parties 3.2. et 3.3..

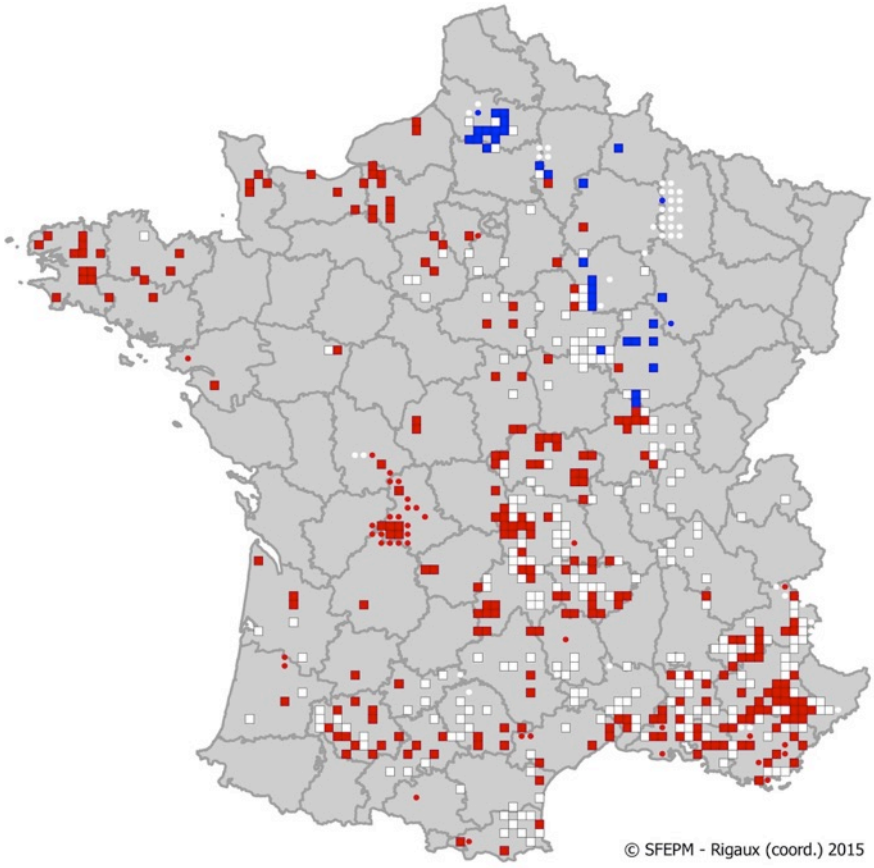


Figure n° 11 :

Carte des résultats des prospections standardisées de campagnols aquatiques par mailles 10x10 km (maillage « Lambert 2 étendu ») réalisées entre 2009 et 2014

© SFEPM - Rigaux (coord.) 2015

- Rouge : présence de Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*).
- Bleu : présence de Campagnol terrestre forme aquatique (*A. amphibius* = *A. terrestris* = *A. terrestris terrestris*).
- Blanc : pas de campagnol aquatique détecté.
- Carré : maille entièrement prospectée selon le protocole ;
- Rond : maille incomplètement prospectée.

3.2. Répartition

3.2.1. Campagnol amphibie

La répartition

La répartition du Campagnol amphibie mise en évidence à l'issue de l'enquête est présentée sur la figure n°12.

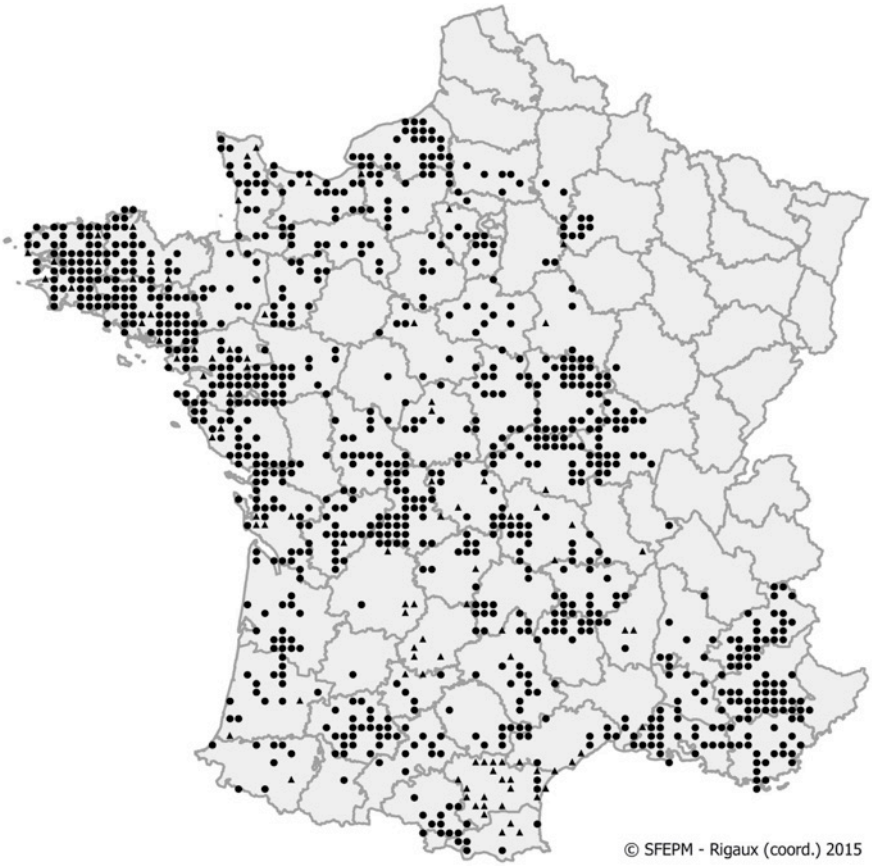


Figure n°12 :

Carte de répartition des données de présence 2000-2014 de Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*) en France (mailles 10x10 km comprenant au moins une donnée de présence, maillage « Lambert 2 étendu ») © SFEPM - Rigaux (coord.) 2015

- Rond : données de terrain (indice de présence, observation).
- Triangle : données issues de pelotes de réjection de rapace.

Présent dans les deux tiers sud-ouest

Le Campagnol amphibie est largement réparti en France. Il est présent au sud-ouest

d'une ligne très approximative Dieppe / Reims / Auxerre / Chalon-sur-Saône / Lyon / Grenoble / Briançon / Nice. Il est trouvé du niveau de la mer à plus de 1800 mètres d'altitude dans les Alpes et près de 2200 mètres dans les Pyrénées.

3.2.2. Campagnol terrestre forme aquatique

La répartition

La répartition des données de Campagnol terrestre forme aquatique mise en évidence à l'issue de l'enquête est présentée sur la figure n°13.

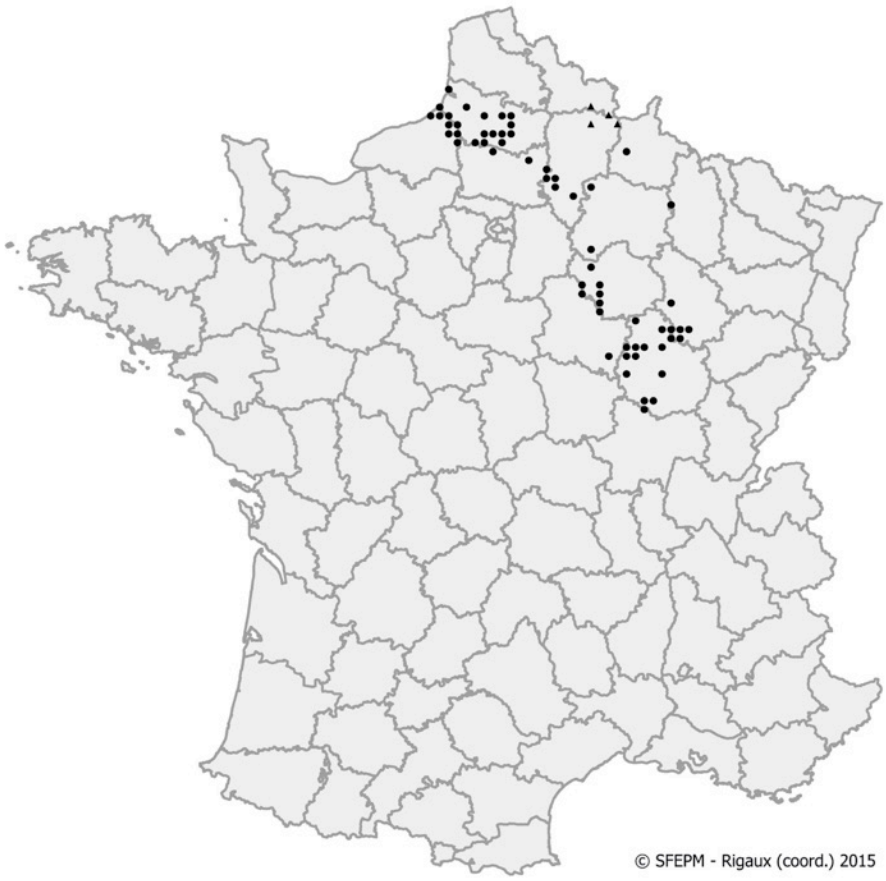


Figure n°13 :

Carte de répartition des données de présence 2000-2014 de Campagnol terrestre forme aquatique (*Arvicola amphibius = A. terrestris = A. terrestris terrestris*) en France (mailles 10x10 km comprenant au moins une donnée de présence, maillage « Lambert 2 étendu ») © SFEPM - Rigaux (coord.) 2015

- Rond : données de terrain (indice de présence, observation).
- Triangle : données issues de pelotes de réjection de rapace.

Des données de pelotes de réjection situées au nord-est de la répartition indiquée par cette carte n'ont pas été intégrées, en raison des risques de confusion avec le Campagnol fouisseur. D'autre part, les objectifs premiers de l'enquête étant concentrés sur la précision de la limite d'aire entre le Campagnol amphibie et le Campagnol terrestre forme aquatique, la distribution mise en évidence ici ne concerne que les secteurs proches de l'aire de répartition du Campagnol amphibie, car c'est là qu'ont été menées les prospections.

Présent dans un quart nord-est

Le Campagnol terrestre forme aquatique est présent au nord-est d'une ligne très approximative Dieppe / Reims / Auxerre / Chalon-sur-Saône.

Il n'a pas été recherché au-delà d'une large zone périphérique à l'aire de présence du Campagnol amphibie dans le nord et l'est du pays, mais on peut présumer qu'il est distribué au-delà de cette zone, en continuité avec sa répartition décrite en Europe.

Au sud-est des secteurs de présence les plus méridionaux identifiés, on ne peut affirmer qu'il est absent, tant la confusion historique est possible avec le Campagnol fouisseur présent dans l'est du pays.

Prospection des campagnols aquatiques en Picardie (Aisne). Les répartitions respectives des deux campagnols à une échelle spatiale fine ne peuvent être mises en évidence que par des prospections de terrain

© Pierre Rigaux

3.2.3. Allopatrie et sympatrie

Les répartitions

Les répartitions respectives du Campagnol amphibie et du Campagnol terrestre forme aquatique par mailles 10x10 km, mises en évidence à l'issue de l'enquête, sont présentées sur la figure n°14.

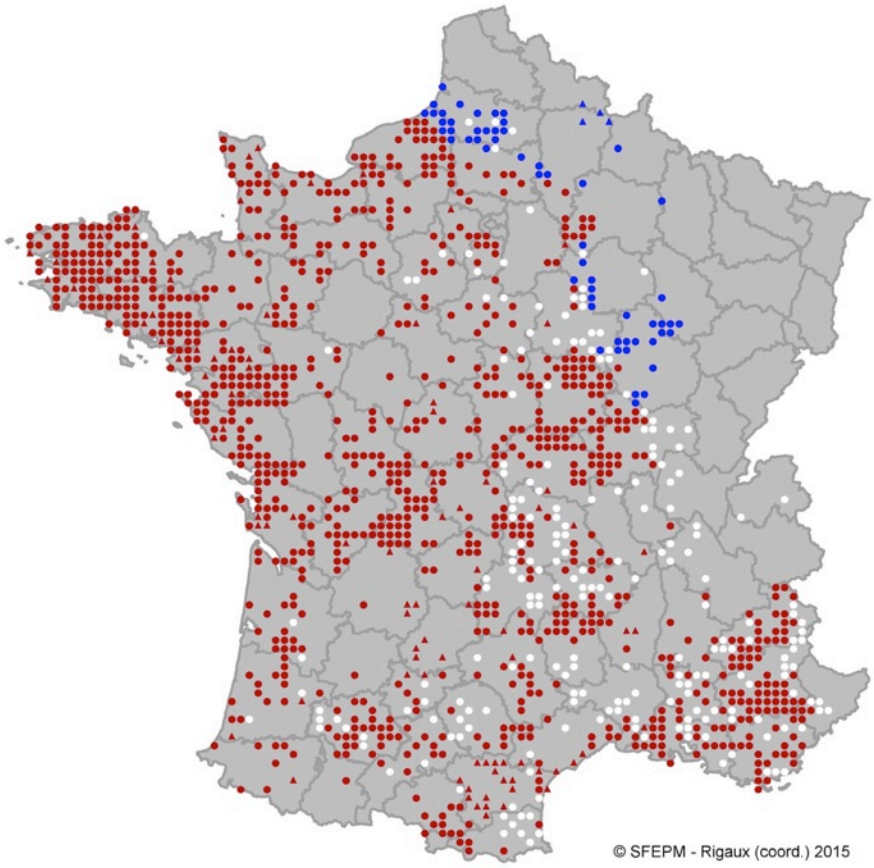


Figure n°14 :

Carte de répartition des données de présence 2000-2014 de Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*) (en rouge) et de Campagnol terrestre forme aquatique (*Arvicola amphibius = A. terrestris = A. terrestris terrestris*) (en bleu) en France (mailles 10x10 km comprenant au moins une donnée de présence, maillage « Lambert 2 étendu »)

© SFEPM - Rigaux (coord.) 2015

- Rond : données de terrain (indice de présence, observation).
- Triangle : données issues de pelotes de réjection de rapace.
- Rond blanc : absence de détection de campagnol aquatique dans une maille 10x10 km entièrement prospectée entre 2009 et 2014 selon le protocole standardisé.

La distribution du Campagnol terrestre forme aquatique indiquée ici est réduite à la frange située près de la limite de répartition du Campagnol amphibie, car les campagnols n'ont pas été recherchés au-delà.

Au vu des connaissances antérieures et des données acquises par l'enquête, le contour approximatif et supposé des aires de répartition respectives du Campagnol amphibie et du Campagnol terrestre forme aquatique peut être tracé, de façon beaucoup plus précise pour la limite commune des deux campagnols que pour le Campagnol terrestre forme aquatique dans l'est du pays. Ce contour est présenté sur la figure n°15.

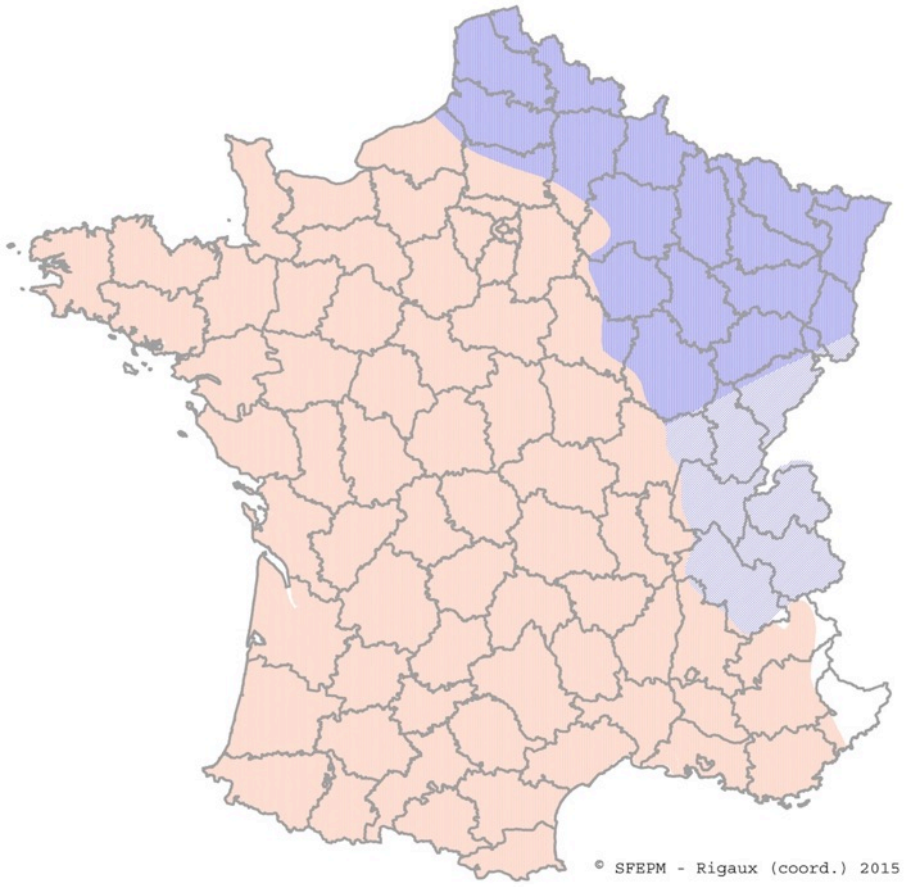


Figure n°15 :

Contour approximatif et supposé des aires de répartition respectives du Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*) (en rouge) et du Campagnol terrestre forme aquatique (*Arvicola amphibius = A. terrestris = A. terrestris terrestris*) (en bleu) en France.

© SFEPM - Rigaux (coord.) 2015

Bleu pâle : présence considérée peu probable mais possible de Campagnol terrestre forme aquatique, limite d'aire à préciser.

Deux aires de répartition distinctes

Les aires de répartition respectives du Campagnol amphibie et du Campagnol terrestre forme aquatique apparaissent distinctes (ou allopatriques). Aucun Campagnol amphibie n'a été trouvé dans le cœur de l'aire de répartition du Campagnol terrestre forme aquatique, et réciproquement.

Deux aires de répartition en contact

Les distributions respectives des deux campagnols aquatiques se rejoignent dans une limite commune en Normandie, Picardie, Champagne-Ardenne et Bourgogne.

Le long de cette limite, il n'a pas été constaté de zones d'absence de campagnols aquatiques plus vastes que celles constatées au sein de leurs aires de répartition respectives. Autrement dit, les répartitions respectives du Campagnol amphibie et du Campagnol terrestre forme aquatique peuvent être considérées comme étant en contact.

Une ségrégation parfois nette

Dans un cas identifié, la limite de distribution entre les deux campagnols aquatiques parait clairement marquée par le réseau hydrographique.

Ceci concerne le nord du département de la Seine-Maritime, entre Dieppe et le Tréport : les bassins versants parallèles de deux fleuves côtiers, l'Yères et l'Eaulne, constituent chacun la limite de répartition connue d'un des deux campagnols. Au nord-est, l'Yères constitue la limite sud de répartition du Campagnol terrestre forme aquatique, tandis qu'une dizaine de kilomètres plus au sud-ouest, l'Eaulne constitue la limite nord de répartition du Campagnol amphibie (données du Groupe Mammalogique Normand).

Une étroite zone de coexistence

Ailleurs, il existe une zone large d'environ 5 km dans laquelle les populations des deux campagnols aquatiques sont en contact plus ou moins rapproché sur le même réseau hydrographique local.

Dans la plupart des situations identifiées, on trouve des sites de présence respectifs de Campagnols amphibies et de Campagnols terrestres forme aquatique de part et d'autre d'une ligne virtuelle, sans séparation par le réseau hydrographique, à une distance minimale entre eux de 2 à 5 km par le réseau hydrographique. Ceci est observé dans l'Oise, la Marne, l'Aube, l'Yonne, la Côte d'Or et la Saône-et-Loire (données de Picardie Nature, la LPO Champagne-Ardenne et la SFEPM).

Dans certaines situations, il existe une zone de recouvrement (ou zone de sympatrie) dans laquelle ont été identifiées à la fois des colonies de Campagnols amphibies et des colonies de Campagnols terrestres forme aquatique. Ceci est constaté dans le sud de l'Aisne et dans le sud-ouest de l'Aube (données de Picardie Nature, la LPO Champagne-Ardenne et la SFEPM).

Dans ces deux secteurs, deux cas sont avérés de présence simultanée des deux campagnols sur un même site. Pour autant, aucune colonie mixte n'a été clairement mise en évidence. En effet, dans un de ce cas, un Campagnol terrestre forme aquatique a été capturé dans une colonie manifeste de Campagnols amphibies, et dans l'autre cas, un Campagnol terrestre forme aquatique et un Campagnol amphibie ont été capturés dans une colonie qui n'a pas été identifiée, simple ou mixte.

Deux sites de présence, à une dizaine de kilomètres l'un de l'autre, aux confins des limites de répartition respective des deux campagnols aquatiques (Côte d'Or). En haut : Campagnol amphibie, dans le paysage du Morvan En bas : Campagnol terrestre forme aquatique, dans le paysage de l'Auxois. La ségrégation spatiale entre la répartition des deux campagnols est assez nette, tandis que le faciès de l'habitat est similaire

© Pierre Rigaux

3.3. Abondance et fragmentation

Les résultats sont les suivants, en termes de présence par mailles 10x10 km et de présence par tronçons prospectés.

3.3.1. Campagnol amphibie

Présent dans 1 maille sur 2

Le Campagnol amphibie est présent dans 48,0 % (n=245) et absent dans 52,0 % (n=266) du total des 511 mailles 10x10 km prospectées de façon complète en France.

Dans son aire de répartition mise en évidence à l'issue de l'enquête, il est présent dans 52,4 % (n=245) et absent dans 47,6 % (n=266) du total des 468 mailles 10x10 km prospectées de façon complète.

Présent dans 1 transect sur 7

Le Campagnol amphibie est présent sur 12,2 % (n=1 221) et absent sur 87,8 % (n=8 814) du total des 10 035 transects prospectés en France.

Dans son aire de répartition française mise en évidence à l'issue de l'enquête, il est présent sur 13,5 % (n=1 221) et absent sur 86,5 % (n=7 802) des 9 023 transects prospectés.

Très peu commun

La proportion relativement faible de mailles 10x10 km et la très faible proportion de sites (transects) dans lesquels le Campagnol amphibie est présent montrent qu'il est globalement très peu commun. Même dans les mailles 10x10 km où le Campagnol amphibie est présent, le nombre de transects occupés reste souvent peu élevé.

Ces résultats sont d'autant plus parlants que le protocole de prospection prévoit de rechercher prioritairement les milieux paraissant les plus propices.

Une répartition fragmentée

Cette proportion relativement élevée de mailles 10x10 km dans lesquelles l'espèce est absente, et leur distribution spatiale, montrent le morcellement de la répartition du Campagnol amphibie à l'échelle du maillage 10x10 km. Cette absence dans une maille sur deux est parfois explicable par l'absence d'habitat dans de vastes secteurs, mais de nombreuses mailles 10x10 km offrent pourtant des milieux paraissant propices.

A une échelle plus fine, la fragmentation de la répartition est montrée par la proportion très élevée de transects sur lesquels l'espèce est absente. Sachant que le protocole de prospection prévoit de placer chaque transect, non pas au hasard, mais en privilégiant le choix d'un milieu paraissant le plus propice localement, il est certain que la proportion réelle de linéaire de réseau hydrographique occupé est très largement inférieure à la proportion de transects de présence. La répartition des Campagnols amphibies dans le paysage apparaît très discontinue.

3.3.2. Campagnol terrestre forme aquatique

Présent dans moins d'1 maille sur 2

Le Campagnol terrestre forme aquatique est présent dans 46,7 % (n=30) et absent dans 53,3 % (n=34) du total des 64 mailles 10x10 km prospectées de façon complète dans son aire de répartition supposée à l'issue de l'enquête.

Présent dans 1 transect sur 15

Le Campagnol terrestre forme aquatique est présent sur 6,4 % (n=65) et absent sur 93,6 % (n=947) du total des 1 012 transects prospectés dans son aire de répartition supposée à l'issue de l'enquête.

Très peu commun

De même que pour le Campagnol amphibie et bien que l'échantillonnage soit beaucoup plus réduit, la faible proportion de mailles 10x10 km de présence et la très faible proportion de transects occupés montrent que le Campagnol terrestre forme aquatique est très peu commun dans la zone étudiée.

Une répartition fragmentée

La répartition du Campagnol terrestre forme aquatique apparaît morcelée, de même que pour le Campagnol amphibie, tant à l'échelle du maillage 10x10 km qu'à une échelle plus locale.

Transect négatif dans un milieu paraissant pourtant propice aux campagnols aquatiques (Aisne)
© Pierre Rigaux

3.4. Variables environnementales et modélisation

L'analyse statistique de l'influence des variables environnementales et la modélisation de la distribution portent sur les données de Campagnol amphibie disponibles lors de l'étude statistique (et non sur les données de Campagnol terrestre forme aquatique). Cette analyse a été effectuée sur 9 787 transects et 588 mailles 10x10 km, dont 377 comportent 20 transects prospectés, et 211 comportent moins de 20 transects prospectés.

Les résultats présentés dans les parties 3.4.1. et 3.4.2. sont issus du rapport interne suivant (*cf.* 2.5.) :

> ▶ Couturier T. & Besnard A. (2014). *Analyse de la répartition et caractérisation de l'habitat du Campagnol amphibie Arvicola sapidus sur la base de l'enquête nationale 2009-2013*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, rapport interne, 55 p.

3.4.1. Influence des variables environnementales

Probabilité de présence à l'échelle des transects

L'utilisation de Modèles Linéaires Généralisés (GLM) nécessite de s'assurer préalablement de l'indépendance des variables entre elles. Le résultat de l'Analyse des Correspondances Multiples (ACM) effectuée suggère que les variables environnementales relevées sur les transects présentent une assez bonne indépendance entre elles, ce qui permet de les analyser conjointement dans un même modèle.

Parmi les modèles réalisés prenant en compte ces variables, l'utilisation du meilleur modèle identifié permet d'obtenir les prédictions suivantes.

L'influence positive des zones humides

- Type de milieu

Par rapport au cours d'eau ayant une origine naturelle (rivières, ruisseaux), la probabilité de présence de Campagnol amphibie apparaît : 1/ identique dans ceux d'origine humaine (canaux), 2/ plus faible dans les étangs, lacs, mares, et 3/ fortement plus élevée dans les zones humides.

L'influence mitigée de la végétation aquatique

- Recouvrement en végétation aquatique

Par rapport à la situation d'absence de végétation aquatique, la probabilité de présence de Campagnol amphibie apparait plus basse en présence d'un recouvrement de végétation aquatique inférieur à 25 % ou supérieur à 50 % (on ne détecte pas d'effet d'un recouvrement de végétation aquatique compris entre 25 à 50 %).

L'influence positive du couvert végétal herbacé

- Faciès des berges entre 0 et 0,5 mètre de l'eau

La probabilité de présence de Campagnol amphibie apparait la plus forte sur les transects à végétation herbacée hygrophile supérieure à 30 cm de haut.

Dans ce type de végétation, la probabilité de présence de Campagnol amphibie apparait plus élevée sans présence détectée de campagnol « type agreste ».

La probabilité de présence de Campagnol amphibie est la plus faible sur les transects à végétation herbacée inférieure à 30 cm de haut ou éparse, ou à sol nu. La probabilité de présence est intermédiaire sur les transects à végétation herbacée non hygrophile supérieure à 30 cm de haut, ou buissonnante.

Dans les transects à végétation herbacée inférieure à 30 cm de haut ou éparse ou à sol nu, et dans les transects à végétation buissonnante, la présence de Campagnol amphibie est plus élevée en présence détectée de campagnol « type agreste ».

L'influence positive des prairies humides

- Faciès des berges entre 0,5 et 2 mètres de l'eau et entre 2 et 100 mètres de l'eau

La probabilité de présence de Campagnol amphibie est la plus forte en présence de prairie humide entre 2 et 100 mètres des berges, quel que soit le milieu compris entre 0,5 et 2 mètres des berges. Elle est particulièrement élevée lorsque la zone entre 0,5 et 2 mètres des berges est constituée de prairies non humides et de zone urbanisée. Notons que les chemins et routes longeant les cours d'eau peuvent être inclus dans les « zones urbanisées ». La probabilité de présence est généralement faible lorsque la zone entre 0,5 et 2 mètres des berges est constituée de bois.

L'influence positive des petits cours d'eau ?

- Largeur du cours d'eau

Cette analyse ne porte que sur les transects de type « cours d'eau », soit 8 068 transects.

La probabilité de présence de Campagnol amphibie apparait significativement plus forte pour les cours d'eau d'une largeur comprise entre 0,5 et 1 mètre. L'effet de la largeur semble toutefois peu marqué, aucune tendance significative n'étant détectée pour les autres valeurs de largeur.

L'influence positive de la profondeur d'eau

- Profondeur du cours d'eau

Cette analyse ne porte aussi que sur les transects de type « cours d'eau », soit 8 068 transects.

La probabilité de présence de Campagnol amphibie apparait bien plus élevée sur les cours d'eau de profondeur supérieure à 50 cm et en présence détectée de Loutre d'Europe, en comparaison avec les cours d'eau de profondeur inférieure à 50 cm et sans présence détectée de Loutre d'Europe. Cette différence est hautement significative. En revanche, on ne détecte pas d'effet de la profondeur seule.

L'influence positive de la Loutre et du Ragondin ?

- Présence de Loutre d'Europe et de Ragondin

La probabilité de présence de Campagnol amphibie apparait beaucoup plus forte sur les transects où est notée la présence de Loutre d'Europe que sur ceux où elle n'est pas détectée, et plus forte sur les transects où est notée la présence de Ragondin que sur ceux où il n'est pas détecté. Ces différences sont hautement significatives.

Aucun effet significatif de la présence des autres espèces (Rat musqué, Rat surmulot, Castor d'Eurasie) n'a pu être décelé. Notons que le Rat musqué et le Rat surmulot peuvent être beaucoup plus difficiles à repérer par leurs traces et indices que la Loutre et le Ragondin, et passer inaperçus lorsqu'ils sont présents en faible densité dans les cours d'eau.

Abondance relative à l'échelle des mailles 10x10 km

Cette analyse porte sur 496 mailles 10x10 km situées dans l'aire de répartition mise en évidence du Campagnol amphibie.

L'influence positive de l'eau permanente et des zones agricoles hétérogènes

- Linéaire de cours d'eau

Le meilleur modèle établi montre que la proportion de transects occupés par le Campagnol amphibie au sein des mailles augmente avec l'augmentation du linéaire de cours d'eau « à régime permanent » (selon la description de la base de données Carthage utilisée). A l'inverse, la proportion de transects occupés par le Campagnol amphibie au sein des mailles diminue avec l'augmentation de linéaire de cours d'eau « à régime intermittent ».

- Occupation du sol

La proportion de transects occupés par le Campagnol amphibie au sein des mailles 10x10 km augmente avec la surface en « zones humides intérieures » et en « zones agricoles hétérogènes » (selon la description de la base de données Corine Land Cover utilisée). A l'inverse, la proportion de transects occupés diminue avec l'augmentation de la surface en « terres arables » et en « cultures permanentes ».

3.4.2. Modélisation de la distribution

Pour cette modélisation de la distribution du Campagnol amphibie, le nombre de données utilisées est n=1 995, regroupant les données de présence obtenues dans le cadre des prospections standardisées durant la période 2009-2013 et celles obtenues hors protocole pendant la période 2000-2013 (en excluant les données issues de pelotes de réjection).

Influence du linéaire de cours d'eau et de l'occupation du sol

Parmi les deux rayons testés (2 et 5 km) autour des points de présence de Campagnol amphibie, aucun ne se dégage globalement comme contribuant plus que l'autre à expliquer la présence de l'espèce par les variables environnementales. Chacun des deux rayons contribue mieux que l'autre pour certaines variables, et moins pour d'autres.

L'influence positive des milieux aquatiques et des zones agricoles hétérogènes

- Linéaire de cours d'eau

Parmi les variables utilisées (surfaces de différents milieux et linéaires de cours d'eau), celle qui contribue le plus à expliquer l'occurrence de Campagnol amphibie est le linéaire de cours d'eau. L'augmentation du linéaire de cours d'eau entraîne une nette augmentation de la probabilité d'occurrence de l'espèce. Ceci peut toutefois être en partie dû au biais d'échantillonnage, dans la mesure où les prospections ont été orientées vers des secteurs riches en cours d'eau.

- Occupation du sol

Les variables suivantes contribuent à prédire fortement l'occurrence de l'espèce.

La probabilité de présence de Campagnol amphibie augmente avec l'augmentation de la surface en « zones agricoles hétérogènes » dans un rayon de 2 km. A l'inverse, la probabilité de présence diminue avec l'augmentation en « terres arables » dans un rayon de 2 km, et avec l'augmentation en « cultures permanentes » dans un rayon de 5 km (avec toutefois un fort écart-type associé). La probabilité de présence diminue aussi avec l'augmentation de la surface en « végétation arbustive et/ou herbacée » dans un rayon de 5 km (avec toutefois un fort écart-type associé), et avec l'augmentation de la surface en « forêt » dans un rayon de 5 km.

Les variables suivantes contribuent partiellement à prédire l'occurrence de l'espèce.

La probabilité d'occurrence augmente avec la quantité de « zones humides intérieures » dans un rayon de 5 km, et avec la surface en « prairies » dans un rayon de 2 km. Enfin, elle augmente avec le nombre de polygones surfaciques dans un rayon de 2 km (mesure de la « patchiness » selon la base Corine Land Cover, c'est-à-dire de l'effet « mosaïque » : hétérogénéité-fragmentation de l'usage des sols).

Carte de probabilité d'occurrence

Une carte des zones les plus propices

A partir des données issues du modèle Maxent®, deux cartes de probabilité d'occurrence du Campagnol amphibie dans son aire de répartition sont établies. L'une de ces cartes prend en compte la variable « cours d'eau », l'autre non. Ceci a pour but d'explorer les effets de cette variable, possiblement biaisés par l'échantillonnage ayant privilégié des secteurs riches en cours d'eau. Ces cartes sont présentées sur la figure n°16.

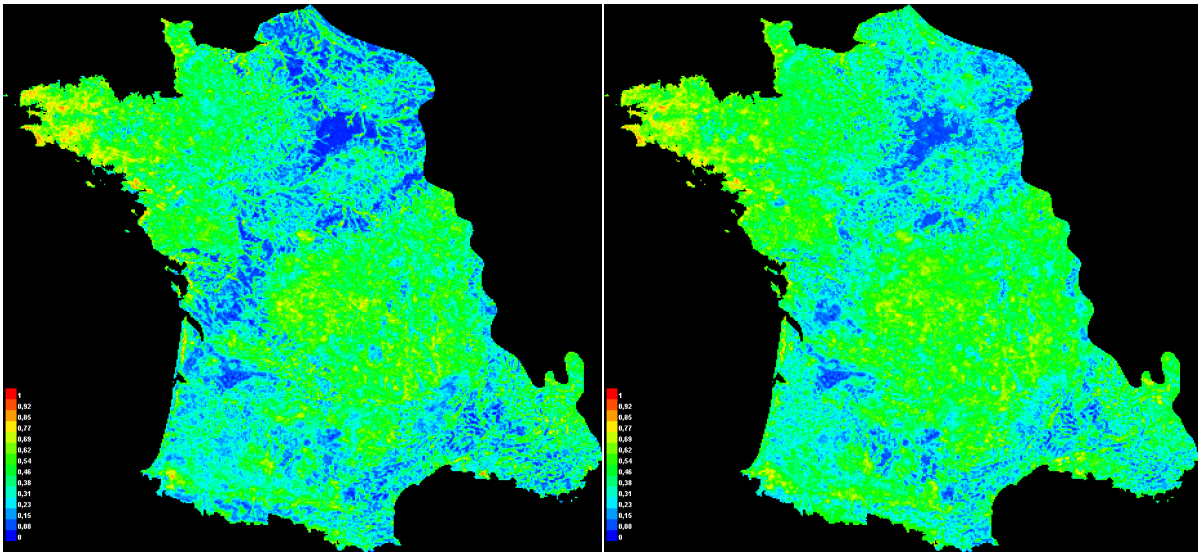


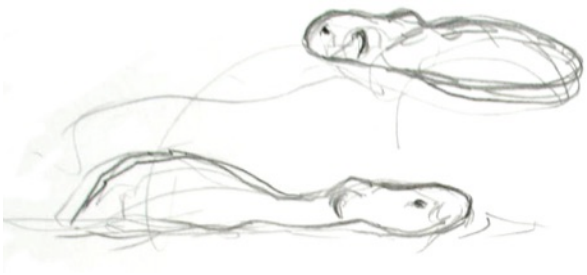
Figure n°16 :

Cartes de probabilité d'occurrence du Campagnol amphibie dans son aire de répartition française connue en 2013, sur la base des prédictions du modèle Maxent® à partir des données de présence de l'espèce (2000-2013) et des variables environnementales issues de la base Corine Land Cover.

© SFEPM - Couturier, Besnard et Rigaux (coord.) 2014.

- Le gradient varie du bleu (faible probabilité d'occurrence) au rouge (forte probabilité d'occurrence).
- A gauche : prédictions en tenant compte de la variable « linéaire de cours d'eau ».
- A droite : prédictions en excluant la variable « cours d'eau ».

Les résultats semblent assez similaires, que la variable « linéaire de cours d'eau » soit prise en compte ou non.



© Jean Chevallier

3.4.3. Principaux enseignements de l'analyse statistique

Les conclusions suivantes peuvent être tirées de l'ensemble des analyses statistiques effectuées sur les données de Campagnol amphibie (3.4.1. et 3.4.2.).

Principaux facteurs positifs

Les principaux éléments dont l'influence positive sur la présence et/ou la fréquence du Campagnol amphibie a pu être mise en évidence sont les suivants.

Le couvert végétal herbacé haut dans les milieux aquatiques

A l'échelle du site (transect), la probabilité de présence du Campagnol amphibie est la plus élevée dans les zones humides, dans des cours d'eau traversant des prairies humides, dans des cours d'eau larges de 0,5 à 1 mètre, et enfin dans des milieux aquatiques dont les berges immédiates présentent un couvert végétal herbacé hygrophile supérieur à 30 cm de haut.

Un couvert végétal de structure similaire mais non hygrophile apparaît beaucoup moins favorable, et un couvert plus bas ou absent apparaît défavorable.

Les milieux aquatiques permanents et les paysages hétérogènes

A l'échelle du paysage (rayon de 2-5 km et/ou maille de 10x10 km), la fréquence du Campagnol amphibie augmente avec le linéaire de cours d'eau, en particulier les cours d'eau à régime permanent, avec la surface en zones humides, en prairies, en zones agricoles hétérogènes et enfin avec l'hétérogénéité des milieux.

La fréquence diminue avec l'augmentation de la surface forestière, et avec l'augmentation de la surface en terres arables et en cultures permanentes.

Variables à effet peu clair

L'effet des variables suivantes n'a pas été mis en évidence de façon claire et/ou aisément explicable.

Les cas de la Loutre et du Ragondin

L'influence positive de la présence de la Loutre et du Ragondin sur la probabilité de présence du Campagnol amphibie, semble-t-il très marquée, est difficile à expliquer.

Elle doit être considérée en tenant compte des différences d'échelle spatiale caractérisant les modes de vie respectifs de ces différentes espèces. La Loutre d'Europe (Kuhn, 2011) et le Ragondin (Quéré & Le Louarn, 2011) vivent sur des domaines vitaux beaucoup plus grands que celui du Campagnol amphibie. Lorsqu'ils sont présents dans un secteur, leurs indices peuvent être trouvés sur

plusieurs kilomètres le long du réseau hydrographique, tandis que les indices de présence d'une colonie de Campagnols amphibies ne sont le plus souvent présents que sur une portion de linéaire beaucoup plus petite.

En haut : Loutre d'Europe *© Jean-Michel Bompar*
En bas : Ragondin *© Pierre Rigaux*

La prospection privilégie la recherche des sites (transects) paraissant les plus propices à la présence de campagnols aquatiques, dans le contexte du réseau hydrographique local (maille 2x2 km). L'influence positive de la détection de la Loutre ou du Ragondin sur une portion de berge longue d'une centaine de mètres n'indique pas l'influence directe du passage ou de la présence de ces espèces sur celle du Campagnol amphibie. Par contre à une échelle moins fine, la présence de Loutre ou de Ragondin est peut-être un indicateur qualitatif et/ou quantitatif de la nature et/ou du développement du réseau hydrographique local, sans qu'on puisse préciser ceci.

Le cas du Campagnol agreste

La présence de campagnol de type agreste entraîne une baisse de probabilité de présence de Campagnol amphibie lorsque le couvert végétal est optimal, tandis qu'elle augmente cette probabilité lorsque le couvert est moins ou sub-optimal. Ceci est difficile à expliquer, mais pourrait éventuellement l'être par les raisons suivantes.

Le Campagnol agreste est une espèce très commune qui n'est pas inféodée aux berges ou aux milieux aquatiques, mais qui fréquente des prairies et autres milieux à couvert végétal herbacé haut, notamment sur les berges où un couvert végétal optimal pour le Campagnol amphibie lui est aussi très propice. Même dans les milieux optimaux pour le Campagnol amphibie, la fréquence de celui-ci reste très faible, tandis que le Campagnol agreste est habituellement commun.

On peut supposer que le Campagnol agreste, nettement plus petit que le Campagnol amphibie, pourrait subir une compétition défavorable et avoir tendance à être écarté de certains milieux optimaux pour le Campagnol amphibie lorsque celui-ci est installé. La présence du Campagnol agreste pourrait alors avoir tendance à être un indicateur de l'absence de Campagnol amphibie.

D'autre part, cette éventuelle compétition en faveur du Campagnol amphibie pourrait avoir tendance à moins s'exercer lorsque le couvert végétal est moins optimal pour celui-ci. Mais ceci n'explique pas pourquoi la présence de Campagnol agreste augmente la probabilité de présence du Campagnol amphibie.

Campagnol agreste © Pierre Rigaux

Tout ceci est à considérer avec énormément de prudence, sachant qu'on trouve tout de même de façon très commune les deux campagnols sur les mêmes sites optimaux pour le Campagnol amphibie.

3.4.4. Campagnol terrestre forme aquatique & variables environnementales

Le même faciès optimal que pour le Campagnol amphibie

Il n'y a pas eu de traitement statistique des données de Campagnol terrestre forme aquatique, mais les résultats des prospections semblent fortement aller dans le même sens que pour le Campagnol amphibie en ce qui concerne l'influence du faciès des milieux. De façon assez nette, la présence de Campagnol terrestre forme aquatique est favorisée par un couvert herbacé hygrophile supérieur à 30 cm de haut, tandis qu'un couvert plus bas ou absent apparaît défavorable.

Site de présence de Campagnol terrestre forme aquatique (Aisne)
© Simon Barbier

4. Discussion : les campagnols aquatiques en France

4.1. Etat des lieux

4.1.1. Répartition et abondance

Un recul du Campagnol amphibie ?

Par rapport à la répartition du Campagnol amphibie décrite en 1984 (Baudoin), la limite actuelle de l'aire de présence montre un très net recul dans le nord et l'est de la France, d'environ 50 à 150 km selon les secteurs. Ceci correspondrait à une régression spatiale d'environ 15% de l'aire de répartition au niveau national.

Il semblerait que la répartition actuelle du Campagnol amphibie soit plus proche de celles décrites en 1955 (Heim de Balsac & Guislain) et en 1977 (Le Louarn & Saint-Girons), avec toutefois une amélioration notable en termes de précision par rapport à ces descriptions passées.

Une avancée du Campagnol terrestre forme aquatique ?

L'aire de répartition du Campagnol terrestre forme aquatique mise en évidence parait plus étendue que celle décrite en 1955 (Heim de Balsac & Guislain) et que celle évoquée en 2011 (Quéré & Le Louarn). La répartition identifiée à l'issue de l'enquête dans les secteurs limitrophes de l'aire de répartition du Campagnol amphibie ne trouve pas d'antécédent dans les descriptions passées.

Des confusions de répartition corrigées

Il est difficile de préciser dans quelle mesure la régression apparente de l'aire de répartition Campagnol amphibie pourrait mettre en évidence un réel recul de l'espèce et/ou des confusions ayant eu lieu dans les dernières décennies entre le Campagnol amphibie et le Campagnol terrestre forme aquatique.

L'hypothèse d'une confusion passée parait néanmoins la plus probable. Il est certain que le Campagnol terrestre forme aquatique, au moins localement, a pu être englobé par erreur dans l'aire de distribution du Campagnol amphibie telle qu'elle fut décrite à la fin du 20ème siècle. Néanmoins, l'hypothèse d'une régression au moins locale de la répartition du Campagnol amphibie ne peut être exclue.

Les liens entre les deux formes du Campagnol terrestre (fouisseuse/semi-aquatique) mériteraient aussi d'être précisés. Leur ségrégation en deux espèces distinctes étant encore discutée, il serait utile de clarifier la situation dans le nord et l'est de la France.

Deux campagnols peu communs

Le Campagnol amphibie et le Campagnol terrestre forme aquatique sont peu communs, voire très peu communs en France malgré l'étendue de leurs aires de répartition respectives.

Au sein de leur aire de répartition, il existe de vastes zones desquelles ils sont absents, malgré l'existence de milieux paraissant propices. Et dans les secteurs où ils sont présents, les campagnols aquatiques n'occupent qu'une proportion extrêmement minoritaire du réseau hydrographique.

Il ne semble pas y avoir de différence notable entre le Campagnol amphibie et le Campagnol terrestre forme aquatique en termes d'abondance et d'occupation de l'espace. Ceci resterait à préciser pour le Campagnol terrestre forme aquatique dans les zones du nord-est où il n'a pas été prospecté. Néanmoins, l'ensemble des connaissances acquises jusqu'alors indiquent que les campagnols aquatiques ne sont manifestement jamais abondants en France, sauf exceptions très locales.

Marais présentant un faciès tout à fait propice au Campagnol amphibie mais non occupé par l'espèce, dans un secteur où sa présence est sporadique (Alpes-de-Haute-Provence)

© Pierre Rigaux

Hormis ce point commun aux différents secteurs du pays, l'état des connaissances et l'état de conservation des campagnols aquatiques dans les différentes régions sont assez disparates. L'ensemble des connaissances acquises par les prospections standardisées, par la modélisation (*cf.* 3.4.2.) et/ou par les observations naturalistes locales, permet de décrire dans les grandes lignes les situations régionales suivantes, de façon très succincte.

La situation contrastée du Campagnol amphibie

C'est dans certains secteurs du Massif Central et dans une partie nord-ouest du pays que le Campagnol amphibie semble être le plus fréquent. Il parait relativement commun dans certains secteurs de Bretagne (voir aussi : Simonnet, à paraître), de Loire-Atlantique, de Vendée, du Limousin (voir aussi : GMHL, 2000 ; Legrand, 2009) et de Lozère. La situation parait plus mitigée en Normandie (voir aussi : Hervieu, 2011) et beaucoup plus mitigée en Auvergne (voir aussi : Roubinet & Rigaux, 2015).

Sites de présence de Campagnol amphibie :
En haut : Basse-Bretagne (Finistère) © Franck Simonnet
En bas : Massif Central (Puy-de-Dôme) © Pierre Rigaux

Le Campagnol amphibie est rare dans la Marne (voir aussi : LPO Champagne-Ardenne, 2012), dans l'Aisne, l'Oise et en Île-de-France. Il parait peu commun en Bourgogne. Il est très rare dans les départements du Rhône et de la Loire. Il n'a pas été retrouvé dans l'Ain, ni en Isère où il est considéré disparu. Il semble peu commun dans la Drôme et l'Ardèche, rare dans le Gard.

En Provence-Alpes-Côte d'Azur, il est à la fois répandu mais peu commun (voir aussi : Noblet, 2008 ; Rigaux, 2013b). Il est rare en Camargue (voir aussi : Bonnet, 2006 ; Scher, 2010). Il est peu commun dans le Languedoc, en Midi-Pyrénées (voir aussi : LPO Aveyron, 2008 ; Rivière, 2010 ; Catil, 2012), en Aquitaine (voir aussi : Sorrel, 2011 ; Ruys, à paraître). La situation parait mitigée en Poitou-Charentes. Elle est mal connue dans l'est des Pays de la Loire (voir aussi : Barré, 2009), ainsi que dans la région Centre où le Campagnol amphibie semble peu commun (voir aussi : Bouit, 2012).

Sites de présence de Campagnol amphibie, de gauche à droite : Landes, Essonne, Alpes-Maritimes © Pierre Rigaux

40% de l'aire mondiale du Campagnol amphibie en France

L'aire de répartition française du Campagnol amphibie représente environ 40% de son aire de répartition mondiale. Cette estimation est obtenue en se basant sur les contours de l'aire de répartition, sans tenir compte de la fragmentation de la distribution au sein de cette aire. Il est très difficile d'affiner cette proportion, mais on peut estimer que l'estimation est du même ordre de grandeur si on prend en compte de façon plus fine à la fois la distribution Ibérique (Ventura, 2002) et la distribution française de l'espèce, tenant compte de la fragmentation de la répartition.

Un manque de connaissance du Campagnol terrestre forme aquatique

Partout où le Campagnol terrestre forme aquatique a été cherché et trouvé aux confins de l'aire de présence du Campagnol amphibie, il s'est avéré peu commun. C'est le cas dans la Somme et l'extrême nord de la Seine-Maritime, dans le nord de l'Oise et le sud de l'Aisne, dans la Marne, l'Aube, dans l'est de l'Yonne et en Côte d'Or. Il n'a pas été trouvé dans l'est de la Saône-et-Loire, ni dans l'Ain, secteurs où sa présence est suspectée.

La distribution du Campagnol terrestre forme aquatique reste à préciser grandement, non seulement au nord mais aussi et surtout à l'est des données de présence obtenues, voire au sud-est des secteurs les plus méridionaux

1% de l'aire mondiale du Campagnol terrestre forme aquatique en France

L'aire de répartition française du Campagnol terrestre forme aquatique représenterait moins de 1% de son aire de répartition mondiale. Ceci est obtenu en se basant sur les contours de l'aire de répartition du Campagnol terrestre forme aquatique décrite au niveau mondial (Batsaikhan *et al.*, 2008), et reste très approximatif. L'estimation ne peut être précisée, tant la situation de ce campagnol est insuffisamment connue en Eurasie.

4.1.2. Les campagnols à l'échelle du site

Cette partie tente de décrire les principales caractéristiques de ce qu'on appelle ici un site de présence d'une colonie de campagnols aquatiques, représentant en milieu linéaire une portion de berge longue d'une centaine de mètres environ.

Des milieux très divers mais très typiques

Le Campagnol amphibie est trouvé en France dans des ruisselets, ruisseaux, rivières, fleuves, canaux, fossés, lacs, étangs, mares, marais et tourbières en eau, zones humides diverses, du niveau de la mer à 2200 mètres d'altitude dans les Pyrénées.

Le Campagnol terrestre est trouvé dans une diversité de milieu similaire quoique moins grande, dans la mesure où sa répartition en France est limitée aux zones de plaine et moins étendue.

Zone de présence de Campagnol amphibie parmi les plus hautes de France, Pyrénées (Ariège), alt. 1900 m

© Norbert Delmas

Bien que pouvant être trouvés dans des milieux aquatiques d'apparences extrêmement variées, les campagnols aquatiques sont tributaires de certaines caractéristiques qu'on retrouve dans tous les types d'habitats qu'ils occupent. Cette exigence concerne principalement des éléments de structure des rives et de leur végétation, ainsi que certaines caractéristiques du régime hydrique.

Deux campagnols au même habitat ?

L'habitat du Campagnol terrestre forme aquatique en France est connu de façon moins précise et moins complète que celui du Campagnol amphibie. Néanmoins, les caractéristiques constatées de l'habitat du Campagnol terrestre forme aquatique dans le nord et le nord-est de la France sont en adéquation avec celles connues ailleurs dans son aire de répartition, et tout indique une très forte similarité entre les exigences du Campagnol terrestre forme aquatique et celles du Campagnol amphibie en termes d'habitat. Si des différences existent, elles restent à identifier.

L'ensemble des connaissances acquises, tant par l'observation de terrain que suite à l'enquête, permet de définir de la façon suivante les principales caractéristiques identifiées de l'habitat des campagnols aquatiques en France. Cette description se rapporte d'abord au Campagnol amphibie, mieux connu (voir aussi : Rigaux, 2014), et semble pouvoir être étendue en grande partie au Campagnol terrestre forme aquatique.

De l'eau permanente, assez profonde et pas trop rapide

Le Campagnol amphibie a besoin d'une présence permanente d'eau libre. Certaines exceptions à ceci ayant pu être constatées dans la péninsule Ibérique (Alis *et al.*, 2009 ; Fedriani *et al.*, 2002 ; Román, 2003) n'ont pas été trouvées en France. Lorsque l'eau disparaît d'un site (vidange artificielle d'un étang, assèchement spontané d'une portion de cours d'eau), les indices frais d'activité des Campagnols amphibies peuvent parfois être encore trouvés sur place pendant une courte période. Mais le maintien de l'espèce dans ces conditions n'a jamais été constaté au-delà de quelques jours voire quelques semaines.

L'enquête n'a pas permis de montrer clairement l'influence de la profondeur par une catégorisation en deux classes (inférieure/supérieure à 50 cm), mais il est certain que les milieux occupés présentent une profondeur d'eau à la fois très diverse et rarement inférieure à une dizaine de centimètres. La profondeur est généralement suffisante pour permettre aux campagnols aquatiques de plonger et d'établir un terrier à entrée subaquatique. Dans certains cas très minoritaires, la profondeur n'est que de quelques centimètres en conditions hydriques ordinaires du site, et l'entrée des terriers est émergée. Ce type d'habitat, qu'on peut considérer comme non optimal, est probablement occupé par défaut d'habitat plus propice.

Le courant peut être nul à peu élevé. Ceci n'est pas précisé par des mesures quantitatives, mais on peut constater que les campagnols aquatiques ne s'installent pas sur un site lorsque le courant est trop puissant pour leur permettre la nage. Leur aisance dans l'eau, aussi grande soit-elle, n'est pas illimitée. Dans le cas de portions de cours d'eau relativement rapides, les campagnols aquatiques peuvent s'installer lorsqu'il existe très ponctuellement des micro-zones de quelques mètres ou dizaines de mètres de long où le courant est moint fort. Les individus présents sur ce type de sites fréquentent alors essentiellement ces micro-zones. On suppose qu'ils peuvent se déplacer entre celles-ci par voie terrestre, en utilisant la rive le long des parties où le courant est plus élevé.

Sites de présence de campagnols aquatiques, au courant localement élevé :
à gauche : Campagnol amphibie (Puy-de-Dôme) © Pierre Rigaux
à droite : Campagnol terrestre forme aquatique (Somme) © Simon Barbier
L'existence de zones plus calmes contre la rive permet leur installation.

Un couvert végétal épais et herbacé

L'analyse des relevés de prospection à l'issue de l'enquête confirme l'influence du faciès de la végétation riveraine sur la présence/absence des campagnols aquatiques. Le faciès optimal aux abords immédiats de l'eau est un couvert végétal herbacé, hygrophile et haut.

L'observation de terrain permet de préciser ceci. Un des critères les plus déterminants pour l'installation des campagnols aquatiques sur un site est la densité, la hauteur et la largeur du couvert végétal riverain. Un couvert est optimal quand il permet une circulation pédestre abritée au bord de l'eau, tout en offrant la ressource alimentaire. Une hauteur d'au moins trente centimètres et une largeur de quelques dizaines de centimètres sont propices, et ce d'autant plus que la couverture végétale est présente au contact immédiat de l'eau.

Portion de ruisseau occupée par une colonie de Campagnols amphibies, bordée de Laîches (Carex sp.) et de Reine-des-Prés (Filipendula ulmaria) entre deux parcelles agricoles (Puy-de-Dôme)

© Pierre Rigaux

Au contraire, la prédominance d'un sol nu ou dégagé sur plusieurs dizaines de centimètres de large entre l'eau et la végétation est défavorable. Toutefois, il peut arriver que les campagnols aquatiques se maintiennent temporairement sur un site dont la rive évolue vers l'apparition d'un tel faciès, par exemple lorsque le niveau d'eau baisse sur un étang et laisse apparaître une zone nue entre l'eau libre et la végétation riveraine. On ne constate pas de cas où ce maintien serait pérenne.

Enfin, notons que cette importance de la végétation n'est pas ou moins constatée dans des cas très inhabituels, qui sont certains parcs zoologiques en France où des Campagnols amphibies fréquentent de façon libre des bassins destinés à d'autres animaux, en présence du public (Pellegry, 2011). Le faciès de l'habitat des Campagnols amphibies dans ce contexte très particulier, de même semble-t-il que leur comportement, paraît un peu différent des caractéristiques habituelles de l'espèce.

Une végétation pour le gîte et le couvert

Les rôles primordiaux de la végétation riveraine pour les campagnols aquatiques sont avant tout structurels et alimentaires. En termes structurels, les espèces végétales sont d'autant plus propices aux campagnols aquatiques qu'elles produisent un couvert stable tout au long de l'année. En termes alimentaires, les plantes doivent être suffisamment tendres, et non ligneuses.

La diversité botanique du couvert herbacé riverain n'a pas pu être étudiée lors de l'enquête, mais elle ne semble pas avoir d'influence en tant que telle. Une richesse spécifique nulle de la végétation peut ne pas être un facteur limitant. C'est le cas de certaines jonçaies monospécifiques (*Juncus sp.*), dans lesquelles les densités de Campagnols amphibies peuvent être relativement élevées. Ces jonçaies forment un couvert structurellement stable toute l'année, tout en offrant une ressource alimentaire abondante.

Ruisseau occupé par des Campagnols amphibies, aux rives peuplées de jonçaie épaisse, offrant toute l'année une protection physique et une ressource alimentaire (Puy-de-Dôme)
© Pierre Rigaux

Au contraire, une végétation herbacée offrant un couvert attractif en période estivale, mais dont la structure se trouve modifiée de manière défavorable en période automnale ou hivernale, est manifestement moins propice au maintien des campagnols aquatiques. Ça peut être le cas d'une végétation composée de certains Carex (*Carex sp.*), dont le port est élevé en période de végétation, mais qui s'affaissent complètement à l'automne, ne permettant plus une circulation aisée des campagnols sous leur couvert. De même, une végétation devenant suffisamment haute à l'issue de la croissance printanière, mais qui devient rase en période hivernale, est moins propice à moyen terme qu'une végétation offrant un couvert stable tout au long de l'année.

Beaucoup moins fréquemment, on peut trouver les campagnols aquatiques sur des sites dont le couvert végétal sur la rive immédiate est partiellement ligneux. Ceci est possible dès lors que cette végétation est suffisamment dense dans la strate inférieure pour permettre aux campagnols de se déplacer en étant cachés sous la végétation. Il peut s'agir de ronces (*Rubus sp.*) ou autre plantes buissonnantes près du sol. Toutefois, ce type de végétation n'est en soi pas suffisant pour l'installation des campagnols aquatiques, car les ligneux ne sont pas consommés, ou très peu. De façon générale, pour que le site soit viable si la végétation riveraine est en partie ligneuse, il doit absolument présenter aussi une végétation herbacée suffisamment abondante pour garantir la ressource alimentaire.

Une berge assez meuble et assez solide

Le besoin pour les campagnols aquatiques de creuser un terrier au sec, avec une entrée le plus souvent immergée, nécessite certaines caractéristiques de la berge ou du substrat riverain. Celui-ci doit être à la fois suffisamment meuble, ferme et dépassant la hauteur d'eau. Une berge qui serait à la fois trop haute et trop abrupte ne serait pas propice si elle ne permettait pas aux campagnols de circuler à pieds au bord immédiat de l'eau. Ce critère est à rapprocher de l'importance de la présence du couvert végétal garantissant une circulation pédestre abritée à l'interface eau/terre.

Néanmoins dans certaines conditions, les campagnols aquatiques peuvent occuper des sites présentant une berge haute et sans végétation au contact immédiat de l'eau. C'est le cas lorsque la berge présente un fort « sous-cavage », c'est-à-dire lorsque le bas de la berge présente un renfoncement formant une niche sur un grand linéaire, qui créé un couloir abrité au bord de l'eau. Ce type très particulier de structure de berge peut permettre aux campagnols de circuler à pieds le long de l'eau, tout en étant dissimulés par le rebord de la berge en dévers, et ce malgré l'absence de couvert végétal à l'interface eau/terre. Dans ce cas, la végétation disponible pour l'alimentation se trouve au-dessus du rebord de la berge. Si cette végétation n'est pas accessible et s'il n'y a pas ou peu de végétation aquatique, le site ne peut pas constituer un habitat pour l'espèce.

Campagnol amphibie abrité sous le rebord de la berge
© Denis Avondes

En zone marécageuse, l'absence de berge n'interdit pas forcément l'établissement d'un nid, dès lors qu'il existe une végétation suffisamment épaisse, dense et solide ou tout autre un substrat permettant son installation. C'est le cas des faciès à « touradons », structures formées par certains *Carex* croissant en mottes très denses (*Carex paniculata*…), ou de certaines roselières. Un marais ne présentant aucun substrat permettant l'installation d'un nid abrité et hors d'eau ne peut pas constituer un habitat pour les campagnols aquatiques.

Marais accueillant les campagnols aquatiques :
En haut : Campagnol amphibie (Puy-de-Dôme)
En bas : Campagnol terrestre forme aquatique (Marne)
© Pierre Rigaux

Conclusion : les quatre besoins des campagnols aquatiques

Les conditions structurelles nécessaires à l'installation des campagnols aquatiques sur un site peuvent être en quelque sorte résumées par les quatre éléments suivants :

- De l'eau libre, permettant la nage subaquatique sauf exception.

- Un substrat permettant l'établissement du nid aux abords immédiats de l'eau.

- Un couvert physique à l'interface eau-terre, permettant la circulation pédestre abritée.

- Une végétation herbacée accessible pour l'alimentation.

Il est évident que cette description non exhaustive doit être appréhendée à l'échelle du domaine vital des campagnols sur le site. Pour constituer un habitat propice, ces éléments de faciès des berges peuvent ne pas être présents de manière continue sur tout le linéaire ou sur toute la surface minimale habituellement occupé par un groupe d'individus, mais ils doivent être prédominants sur le site.

Site de présence de Campagnol amphibie (Hautes-Alpes, alt. 1800 m)
© Pierre Rigaux

Peu d'influence des mammifères semi-aquatiques indigènes

L'influence de la présence de la Loutre d'Europe sur celle du Campagnol amphibie à l'échelle du site de présence n'a pas été clairement définie par l'analyse des résultats de l'enquête, et celle du Castor d'Eurasie n'apparait pas. Plus généralement, les observations de terrain indiquent que la présence de la Loutre et/ou du Castor n'empêchent pas l'installation et le maintien de campagnols aquatiques sur un site.

La Loutre, prédateur naturel pouvant capturer des campagnols aquatiques, vit sur un territoire beaucoup plus grand que celui d'une colonie de campagnols aquatiques. Il est certes possible que la Loutre soit un bon indicateur du caractère propice des paysages pour le Campagnol amphibie, à une échelle qui resterait à définir (*cf.* 3.4.3.). Pour autant, sauf exception toujours possible, la présence de Loutres sur le réseau hydrographique ne parait pas influer directement sur la distribution locale des Campagnols amphibies : ceux-ci s'installent toujours préférentiellement dans un habitat leur offrant l'abri nécessaire et la possibilité de se réfugier dans des terriers, que la Loutre soit présente ou non sur le réseau hydrographique.

Le Castor vit aussi sur un territoire plus grand que celui d'une colonie de campagnols aquatiques. Il consomme surtout des feuilles et des écorces de ligneux, et relativement peu de plantes herbacées prélevées sur la berge. Aucun signe de compétition ou d'interaction particulière n'est observé entre le Castor et les campagnols aquatiques, si ce n'est très ponctuellement lorsque le faciès des rives peut être modifié par l'activité du Castor (construction de barrage, coupe de ligneux sur les berges). Ceci reste marginal. L'influence du Castor sur la présence des campagnols amphibies est généralement très faible, quand elle n'est pas nulle.

Castor d'Europe
© Pierre Rigaux

Site de présence de Campagnol amphibie et de Castor d'Europe, sur un bras de la Durance (Alpes-de-Haute-Provence)
© Pierre Rigaux

4.1.3. Les campagnols à l'échelle du paysage

Cette partie propose quelques éléments de réflexion concernant les liens entre les campagnols aquatiques et le paysage au-delà de leurs sites de présence, à l'échelle de chaque colonie et à celle d'un ensemble de colonies.

Des paysages de toutes sortes

Les milieux aquatiques occupés par le Campagnol amphibie et par le Campagnol terrestre forme aquatique, très divers, sont situés dans des environnements très divers eux aussi : zones humides, prairies, campagne cultivée, forêt, jusqu'en zone urbanisée. Tout type d'environnement est observable, dans la mesure où les campagnols aquatiques vivent à proximité immédiate de l'eau : les possibilités d'installation et de maintien des campagnols sont directement conditionnées par le faciès des rives immédiates, dans les premières dizaines de centimètres voire le premier mètre au-delà de l'eau. Leur mode de vie est tel que le faciès des rives au-delà d'un mètre de l'eau n'influe pas de manière directe et complètement déterminante sur leur présence.

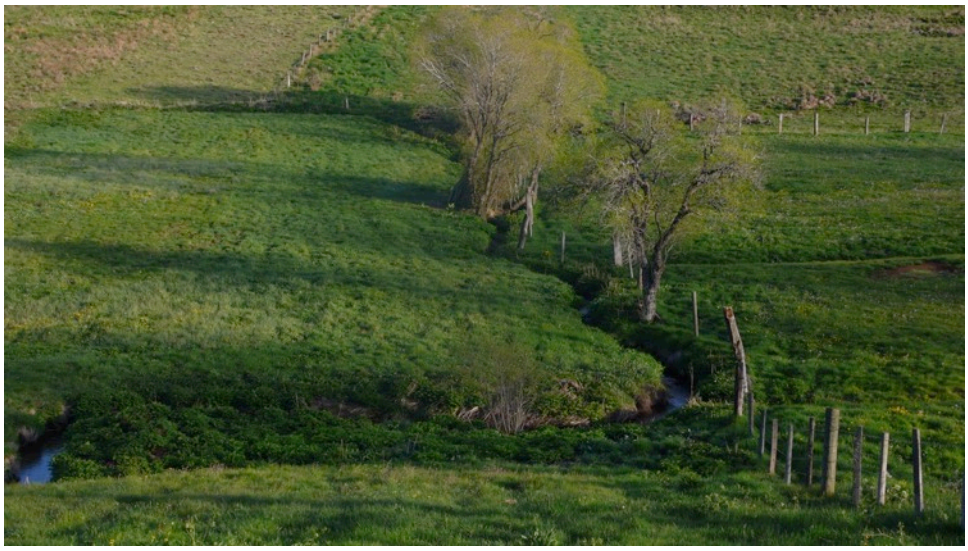
Ceci se constate dans beaucoup de paysages ruraux, lorsqu'un même cours d'eau traverse des parcelles agricoles d'usages très variés, voire des boisements et même des zones urbanisées : les campagnols aquatiques peuvent s'installer sur les tronçons aux berges propices, quel que soit l'environnement général au-delà des berges. L'usage de chaque parcelle agricole riveraine peut conditionner les interventions humaines sur les berges concernées, mais cette influence de l'environnement aux delà des berges n'est pas directe et immédiate.

On peut même trouver très localement le Campagnol amphibie et le Campagnol terrestre forme aquatique dans des zones de grande culture céréalière intensive, si les cours d'eau eux-mêmes et leurs berges présentent un faciès propice. Ceci existe par exemple très localement dans le Bassin Parisien, dans le Pays d'Othe (Yonne, Haute-Marne) ou encore dans des plaines cultivées d'Auvergne, avec toutefois une très faible abondance des campagnols dans ce type de paysage où ils sont en fait le plus souvent absents. Les raisons de cette absence peuvent être à examiner à une échelle plus large que celle des parcelles adjacentes aux cours d'eau.

Ruisseau où est présent le Campagnol amphibie en plaine céréalière (Aisne)
© Pierre Rigaux

Certains paysages plus propices que d'autres

Malgré la présence avérée de campagnols aquatiques dans des habitats propices en tant que tel mais situés dans des environnements de toutes sortes, y compris extrêmement artificialisés, les résultats de l'enquête ont montré l'influence de l'environnement général sur la probabilité de présence du Campagnol amphibie. Cette probabilité augmente dans les paysages plus riches en milieux aquatiques, en prairies, en parcelles agricoles hétérogènes, tandis qu'elle diminue dans les zones de grandes cultures homogènes et dans les paysages plus forestiers.



Ruisseau où est présent le Campagnol amphibie en prairie dans le Massif Central (Haute-Loire)
© Pierre Rigaux

Parmi les exemples de paysages dans lesquels les Campagnols amphibies sont relativement fréquents par rapport à d'autres endroits, on peut citer certains secteurs des Combrailles dans le Massif Central (Creuse, Puy-de-Dôme), ou du Morvan (Côte d'Or, Saône-et-Loire) : les milieux fréquentés sont les nombreux petits ruisseaux traversant des prairies plutôt humides et pâturées ou fauchées, aux berges riches en jonçaies et autre végétation herbacée hygrophile développée.

Parmi les nombreux exemples de paysages où les campagnols aquatiques sont absents à rares, on peut citer beaucoup de zones de grande culture, en Île-de-France, en Champagne ou ailleurs. L'influence négative des paysages de grande culture peut s'expliquer par une dégradation générale du réseau hydrographique, le recalibrage des cours d'eau, l'assèchement, le drainage, la canalisation souterraine des ruisseaux entraînant une rupture de la continuité des corridors aquatiques. L'impact possible de la pollution des sols et de l'eau reste à étudier.

Les paysages très forestiers ont tendance à être moins propices que des paysages plus hétérogènes, mais la forêt en tant que telle n'est pas un facteur négatif pour les campagnols aquatiques. Dans le Var par exemple, les forêts des Maures abritent une des populations de Campagnols amphibies les plus importantes du département, dans des ruisseaux suffisamment éclairés pour qu'une végétation herbacée propice s'y développe localement sur les rives. Dans les Hautes-Alpes sur la haute Durance, comme sur d'autres rivières des Préalpes du sud, les Campagnols amphibies sont essentiellement présents dans des petites annexes hydrauliques forestières, le reste de la rivière comptant peu de ripisylves.

Ces annexes offrent des berges immédiates riches en cariçaies et autre couvert végétal propice, dont le développement est consécutif au dépôt de sédiments rendu possible par la lenteur du courant. Sur le reste de la rivière, l'installation des campagnols n'est pas possible car le cours d'eau présente de façon naturelle un faciès de grèves de galets remaniées par les crues (voir : Rigaux, 2013a).

Site de présence de Campagnol amphibie dans une annexe de la Durance (Hautes-Alpes) *© Pierre Rigaux*

En résumé, autant la typologie du faciès des milieux aquatiques détermine directement la possibilité de présence des campagnols aquatiques, autant la typologie de l'environnement plus large, dans le paysage ou dans l'entité géographique, doit être seulement considérée comme pouvant donner une tendance, et/ou comme une indication sur la probabilité d'occurrence des campagnols aquatiques, mais non comme un déterminant direct et prévisible sur la possibilité de leur présence.

Continuité et discontinuité de l'habitat

Le caractère habituellement discontinu de l'habitat des campagnols aquatiques le long du réseau hydrographique explique en partie la discontinuité de la distribution des colonies.

L'exemple des rivières des Préalpes est édifiant : les colonies de Campagnols amphibies sont installées dans les seules portions du cours d'eau qui présentent un habitat propice, et la dissémination des colonies correspond directement à celle de ces portions minoritaires, longues de quelques dizaines à quelques centaines de mètres, dont le faciès est très différent du reste de la rivière. En termes de longueur de linéaire, ces milieux représentent une proportion infime de l'ensemble du réseau hydrographique local, et la totalité ou presque de ces quelques sites est occupée. La disponibilité de l'habitat semble être ici un facteur limitant, sans lien avec les activités humaines. Ceci se retrouve aussi dans certaines rivières de Provence.

Dans d'autres paysages, il peut arriver que le faciès propice aux campagnols aquatiques soit présent de façon beaucoup plus continue le long du réseau hydrographique, sur une grande longueur. C'est le cas par exemple d'anciens fossés artificiels sur l'île de Noirmoutiers, en Vendée : ces fossés sont bordés d'un épais couvert de joncs, homogène et continu sur plusieurs kilomètres de linéaire. Le Campagnol amphibie y est présent de façon à peu près aussi continue que la jonçaie (voir aussi : Grasset, 2011).

Mais la continuité de l'habitat est loin d'être toujours synonyme d'une continuité de l'occupation par les campagnols. Par exemple dans des marais littoraux de la côte varoise, du Languedoc, en Camargue, ou encore sur les ruisseaux d'Aubrac et beaucoup d'autres plateaux du Massif Central, le milieu parait propice de façon relativement continue sur de vastes surfaces ou de grands linéaires, sans pour autant que la répartition du Campagnol amphibie y soit aussi continue.

Marais littoral où le Campagnol amphibie est présent de façon éparse et peu abondante malgré un faciès paraissant propice sur une vaste superficie (Var)
© Pierre Rigaux

Souvent, dans ces secteurs, le Campagnol amphibie n'est même présent que de façon plus ou moins éparse, irrégulière voire rare, quand il n'est pas absent. Dans ces situations, la disponibilité de l'habitat n'est manifestement pas un facteur limitant et n'explique pas la rareté de l'espèce.

En résumé, la fréquence du Campagnol amphibie (ou le nombre de colonies) dans une entité géographique donnée est parfois limitée par la disponibilité de l'habitat, mais elle est souvent très inférieure à celle des milieux paraissant propices.

Certes, en supposant que les exigences du Campagnol amphibie en termes d'habitat ne soient pas encore complètement cernées, il reste possible que des milieux estimés propices à l'espèce ne le soient en réalité pas tant que ça. Mais l'hypothèse d'une méconnaissance notable sur ce point semble peu probable. Dans bon nombre de zones géographiques en France, il parait certain que la faible abondance des Campagnols amphibies, et probablement aussi des Campagnols terrestres forme aquatique, sont très loin d'être imputables au seul facteur de manque d'habitat.

Un réseau mouvant de sites interconnectés

Le maintien d'une population de campagnols aquatiques est dépendant de la connexion des colonies entre elles par le réseau hydrographique. Chaque site de présence d'une colonie peut être plus ou moins pérenne. Ceci est souvent lié à la pérennité de l'habitat, elle-même dépendant de facteurs liés ou non à l'activité humaine. La population ne peut se maintenir que si la disparition de colonies s'accompagne d'apparitions en d'autres points du réseau hydrographique.

Cette organisation en réseau de sites instables mais connectés entre eux existe dans des milieux qui ne sont pas ou peu concernés par une influence anthropique. Une rivière connaissant une importante dynamique fluviale est un cas typique d'instabilité naturelle de l'habitat du Campagnol amphibie. Dans ce type de rivières dont le cours et le faciès sont sans cesse remaniés par les crues, des portions d'habitat propices apparaissent, tandis que d'autres disparaissent dans le temps. Par exemple, une crue peut entraîner l'apparition d'un bras secondaire au courant lent, dans lequel les sédiments se déposent, et dont les rives sont peu à peu colonisées par une végétation herbacée. A l'inverse, des tronçons d'habitat propice sont régulièrement éliminés par le passage des crues qui décapent la végétation. Ceci est visible notamment dans des rivières des Préalpes déjà citées, ou ponctuellement sur la Loire, dans le centre de la France.

Cette instabilité des sites se retrouve aussi dans certains réseaux hydrographiques subissant un assèchement partiel pendant une partie de l'année.

Ceci existe en zone méditerranéenne, dans le massif des Maures. Ici, le régime hydrique naturel est tel que des ruisseaux sont presque entièrement asséchés pendant plusieurs mois par an. Dans ces conditions, en période estivale, les Campagnols amphibies se réfugient et ne se maintiennent que très ponctuellement, dans de toutes petites portions du réseau hydrographique, où subsiste encore de l'eau libre. Ces endroits sont des vasques naturelles retenant l'eau, parfois bordées de végétation. Le reste de l'année, lorsque l'eau est répandue sur le réseau hydrographique, la répartition locale des Campagnols amphibies peut être très différente. Il parait clair qu'à l'échelle de ce paysage très particulier, le maintien de la population est dépendant de l'existence des refuges d'eau libre.

Ruisseau où est présent le Campagnol amphibie, dans les Maures (Var). Les touffes épaisses de végétation herbacée entre les rochers permettent l'installation de l'espèce. En période de sécheresse estivale, quand le ruisseau est presque entièrement à sec et le débit nul, les cuvettes minérales qui retiennent l'eau de façon très ponctuelle permettent le maintien des campagnols

© Pierre Rigaux

Dans la majorité des paysages ruraux en France, le faciès des rives immédiates des cours d'eau est en grande partie lié aux activités humaines : fauche, broyage, pâturage, débroussaillage, curage, piétinement du bétail... L'ensemble de ces pratiques anthropiques, ainsi que l'historique de l'aménagement des espaces ruraux, ont vraisemblablement influencé et influencent encore la répartition locale des campagnols aquatiques.

Lorsqu'un tronçon de berges est déserté par une colonie de Campagnols amphibies suite à un bouleversement ayant provoqué la disparition de l'habitat (fauche, curage…), ce tronçon de berge peut être recolonisé après une ou plusieurs années. Ceci ne peut se produire que s'il existe, à proximité, d'autres sites présentant un habitat propice qui peuvent accueillir l'espèce. Ces sites proches constituent bien sûr des refuges.

Campagnol amphibie
© Stanislas Wroza

On ne connaît pas les modalités de réorganisation sociale des colonies suite à la dispersion des individus, quand toutefois ces individus n'ont pas été détruits par les interventions sur le cours d'eau. En plus de la destruction directe, ces interventions entrainent vraisemblablement une forte augmentation du risque de mortalité, liée à la dispersion à travers des portions de cours d'eau plus hostiles pour les campagnols que leur territoire d'origine.

Cette dynamique locale de la distribution du Campagnol amphibie est constatée par exemple dans les paysages agricoles d'Auvergne et du Limousin. Très probablement similaire chez le Campagnol terrestre forme aquatique, elle est importante à considérer pour tenter d'évaluer les possibilités de maintien des populations à l'échelle de réseaux hydrographiques, de bassins versants ou autres entités géographiques plus ou moins vastes. De trop fortes interventions sur les cours d'eau, la rupture de continuité des corridors aquatiques, une trop forte modification du réseau hydrographique, ont probablement contribué au déclin des campagnols aquatiques et font encore partie des facteurs de menaces importants.

Les campagnols aquatiques comme indicateurs

A l'échelle du site, les campagnols aquatiques sont de très bons indicateurs de la structure et du type de végétation riveraine. Par contre, ils ne sont pas de bons indicateurs de la composition floristique de cette végétation, ni semble-t-il de la qualité de l'eau, ceci restant à préciser. Enfin à l'échelle du paysage, le Campagnol amphibie est un bon indicateur de la continuité des corridors aquatiques. Cela semble être aussi le cas du Campagnol terrestre forme aquatique.

Site de présence de Campagnol amphibie (Hautes-Alpes). L'installation d'une colonie est rendue possible par le faciès des rives, mais aussi par la connexion du ruisseau au reste du réseau hydrographie, via une buse en béton qu'empruntent les campagnols sous la route
© Pierre Rigaux

4.2. Conserver les campagnols aquatiques

Au vu des connaissances acquises dans la dernière décennie sur les campagnols aquatiques en France, notamment par la présente enquête, au vu également des connaissances importantes obtenues dans la péninsule Ibérique sur le Campagnol amphibie, et de celles relativement nombreuses obtenues sur le Campagnol terrestre forme aquatique dans plusieurs localités d'Europe, en particulier le retour d'expérience sur les programmes de restauration des populations décrit au Royaume-Uni (Strachan & Moorhouse, 2006), les recommandations générales suivantes peuvent être proposées pour la conservation des campagnols aquatiques en France (voir aussi : Rigaux, 2014).

Conserver leur habitat

Le Campagnol amphibie, et probablement tout autant le Campagnol terrestre forme aquatique, sont naturellement absents de zones plus ou moins vastes dans lesquelles le réseau hydrographique n'offre pas d'habitat propice pour des raisons naturelles (berges rocheuses, boisements, régime hydrique défavorable…). Ailleurs, la dégradation et la régression historique des zones humides, les interventions anthropiques néfastes sur les cours d'eau, sont très probablement un facteur notable de leur déclin, voire de leur disparition locale. La conservation des milieux aquatiques et de leur bon fonctionnement écologique est une priorité essentielle pour la conservation des campagnols aquatiques.

Dans les milieux naturels où l'habitat des campagnols aquatiques est présent de manière pérenne, sans lien avec les activités humaines, il va de soi que la non-intervention est recommandée. Ces milieux peuvent être des portions de cours d'eau, des marais, des tourbières en eau, diverses zones humides. Si néanmoins ces milieux font l'objet d'interventions humaines, il est évidemment indispensable de faire en sorte que soient conservés des secteurs présentant un habitat propice.

L'impact des perturbations anthropiques sur l'habitat des campagnols aquatiques peut concerner la structure physique des berges (destruction, modification, enrochement, bétonnage), la structure du fond (curage), les variations artificielles du niveau d'eau (vidange, lâcher de barrage, *cf.* 1.3.1.), et les interventions sur la végétation riveraine. Dans beaucoup de paysages français, ce dernier facteur semble être un des plus déterminants dans la distribution locale des colonies de campagnols aquatiques, et dans la conservation ou la disparition de leurs populations.

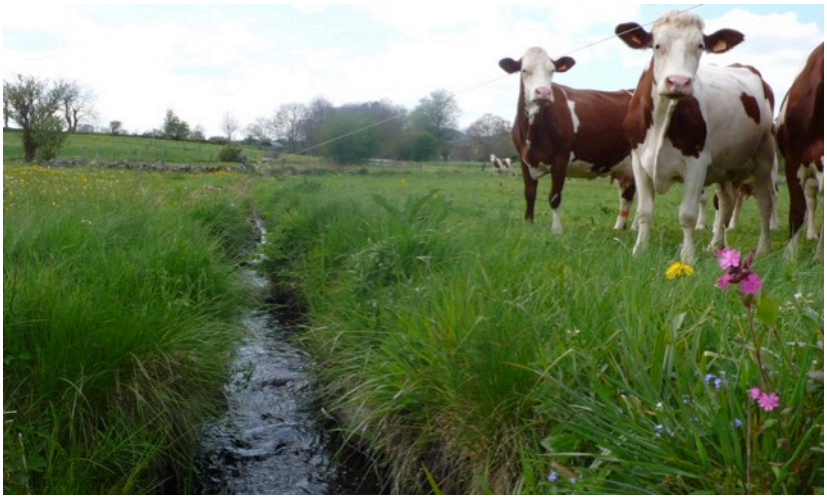
Site de présence de Campagnol terrestre forme aquatique (Somme). La proximité des habitations et des activités agricoles n'empêche pas le maintien des campagnols, dès lors que le faciès propice des rives est conservé
© Simon Barbier

Conserver les sites et les réseaux de sites

L'impact des perturbations anthropiques sur l'habitat des campagnols aquatiques doit être appréhendé à deux niveaux : à l'échelle du site et à l'échelle du paysage ou du réseau de sites.

A l'échelle du site, il est important de favoriser la stabilité de l'habitat, en particulier la pérennité d'un couvert végétal herbacé au bord l'eau, d'une hauteur supérieure à une trentaine de centimètres.

En zone de pâture par exemple, la conservation de l'habitat peut être favorisée par le maintien du bétail à plus d'un mètre de l'eau, afin d'éviter un piétinement et/ou un prélèvement de la végétation trop important(s).



Site de présence de Campagnol amphibie (Haute-Loire). Un fil de clôture empêche le piétinement bovin du ruisseau

© Pierre Rigaux

La végétation herbacée riveraine ne doit être coupée qu'en cas de nécessité de maintien à moyen terme des herbacées, lorsque existe un phénomène d'embuissonnement spontané. Cet entretien doit être effectué de préférence en dehors de la période principale de reproduction des campagnols aquatiques, soit plutôt d'octobre à février sous la plupart des climats en France.

Certains réseaux de petits cours d'eau, historiquement créés ou transformés, présentent des habitats pour les campagnols aquatiques à l'issue d'interventions de longue date qui sont à l'origine des faciès actuellement observables. Il en est ainsi de petits canaux destinés à l'irrigation agricole traditionnelle des petites parcelles de montagne dans les Préalpes, ou encore des tous petits canaux destinés au drainage des prairies dans le Massif Central. Dans ce type de canaux ou autre petit ruisseau faisant ou ayant fait l'objet de gestion, il est important de privilégier des interventions douces, préservant la végétation herbacée riveraine.

A l'échelle du paysage, il s'agit de faire en sorte qu'existe en permanence un réseau de sites propices. Ainsi, lorsque l'habitat des campagnols aquatiques est détruit sur un tronçon de berge, il est indispensable que d'autres tronçons propices soient conservés à proximité, sans intervention. Si des interventions sont pratiquées à l'échelle de l'ensemble d'un réseau hydrographique ou de ses berges (fauche, broyage…), il est important qu'elles soient réalisées par tronçons, en laissant chaque année des tronçons intouchés qui seront autant de refuges.

Les gestes positifs sans le savoir

On peut constater que cette gestion différenciée des rives selon les portions de réseau hydrographique est pratiquée spontanément dans certains paysages agricoles. Elle se fait de manière non coordonnée, bien évidemment sans intention de conservation des campagnols aquatiques, mais avec une influence qui peut être positive sur leur maintien.

Ceci concerne en particulier les petits ruisseaux et canaux en zone d'élevage ou de culture, dans beaucoup de régions. Les exploitants des parcelles riveraines n'ont généralement pas connaissance de l'existence des campagnols aquatiques, mais peuvent pratiquer plus ou moins régulièrement une coupe de la végétation des berges pour en limiter l'embroussaillement, permettant ainsi à moyen terme le maintien d'une végétation herbacée plus propice aux campagnols aquatiques. Si ces interventions n'ont pas lieu sur tout le réseau hydrographique local la même année, un ensemble de sites propices subsiste en permanence, permettant le maintien des populations de campagnols.

Site de présence de Campagnol amphibie (Morbihan). L'espèce est favorisée par le fil de clôture qui préserve le ruisseau du piétinement, et par le maintien d'une végétation herbacée aux dépends des ligneux.
© Franck Simonnet

Une gestion parfois négative

Au contraire, certaines pratiques sont néfastes à court terme : brûlis simultané de la végétation des rives sur des vastes zones, curages généralisés, fauches ou broyages intensifs des rives, usage d'herbicides, etc (*cf.* 1.3.1.).

A l'échelle de l'ensemble du réseau hydrographique, on constate qu'une population de campagnols aquatiques peut disparaître au-delà d'un certain niveau d'intensité des perturbations de l'habitat, même s'il reste ponctuellement des portions de berges propices mais présentes en trop faible nombre et/ou trop isolées.

Ce niveau d'intensité au-delà duquel une population ne peut se maintenir est difficile à évaluer dans des secteurs où les perturbations anthropiques sur les abords des cours d'eau restent relativement modérées. En revanche, une trop forte intensité de perturbations de l'habitat est manifeste dans des zones où la pression anthropique sur les cours d'eau et leurs berges est forte. Dans beaucoup de paysages, il est évident que cette pression anthropique est telle que l'habitat du Campagnol amphibie n'existe plus : transformation radicale des cours d'eau, bétonnage des berges, curages permanents, destruction des zones humides…

Jardiner les cours d'eaux ?

Faut-il mettre systématiquement en œuvre des mesures précises de conservation de l'habitat des campagnols aquatiques ? Cela signifierait une gestion fine et spécifique des cours d'eau et de leurs berges, dans le but de maintenir ou de créer des milieux propices.

De telles mesures semblent avoir fait leurs preuves pour assurer la conservation du Campagnol terrestre forme aquatique au Royaume-Uni, alliées à des réintroductions d'individus à partir d'élevages, dans une situation où les effectifs étaient devenus extrêmement faibles au point que la survie de la population était menacée (Stratchan & Moorhouse, 2006).

Campagnol terrestre forme aquatique dans un milieu recréé (Angleterre)
© Jean-François Noblet

Pour autant, actuellement en France, il ne parait pas nécessaire de mettre en place de façon systématique une gestion spécifiquement destinée à répondre aux exigences écologiques des campagnols aquatiques, ni à mettre en œuvre un programme de réintroduction, en tout cas à court terme et sauf nécessité locale à examiner au cas par cas.

De façon plus générale, il semblerait plus approprié d'assurer une protection plus forte des campagnols aquatiques et de leur habitat, à travers une prise en compte globale et beaucoup plus importante de la conservation des milieux aquatiques. A titre d'exemple, les résultats de l'enquête tendent à montrer que la présence de la Loutre d'Europe augmente nettement la probabilité de présence du Campagnol amphibie en France, alors que ces deux espèces ont pourtant des exigences écologiques assez différentes et que l'une est prédatrice de l'autre. D'ailleurs, les recommandations générales avancées pour améliorer la conservation de la Loutre (Kuhn, 2009) sont dans l'ensemble tout à fait favorables aussi à celle des campagnols aquatiques.

Vison d'Europe
© Mylène Sannier

Un autre exemple concerne le Vison d'Europe (*Mustela lutreola*), espèce en voie de disparition en France et dont la répartition résiduelle est limitée au sud-ouest du pays : malgré des particularités écologiques assez différentes de celles du Campagnol amphibie, les préconisations faites pour la conservation des habitats du Vison d'Europe (Collectif, 2003) sont tout à fait compatibles dans les grandes lignes avec la conservation du Campagnol amphibie.

Sauf nécessité locale, il ne s'agit donc pas de gérer les cours d'eau pour et seulement pour les campagnols aquatiques, mais de conserver un réseau hydrographique en bon état écologique et présentant des habitats diversifiés. Ceci comprend d'abord le maintien des zones humides, le maintien du fonctionnement naturel des cours d'eau, le maintien de la continuité des corridors aquatiques, la lutte contre une artificialisation excessive des cours d'eau et de leurs berges, la modération des interventions quand elles doivent être pratiquées pour d'autres raisons, la lutte contre l'introduction d'espèces exotiques, et enfin la lutte contre la destruction non sélective de la faune.

Lutter contre l'expansion d'espèces exotiques

Les espèces exotiques introduites en Europe et qui ont un impact sur les campagnols aquatiques peuvent être considérées au cas par cas : Rat musqué, Rat surmulot, Vison d'Amérique.

Le Rat musqué est présent en France depuis environ un siècle, et commun dans la plus grande partie du pays depuis une cinquantaine d'années (*cf.* 1.6.3.). Cette espèce ayant vraisemblablement un impact négatif sur les campagnols aquatiques, la lutte pour limiter le développement de ses populations peut être profitable à leur conservation. Ceci doit toutefois être mis en balance avec les risques de destructions accidentelles des campagnols aquatiques par confusion ou non-sélectivité du piégeage. Tel qu'il est encore pratiqué, le piégeage des Rats musqués n'est probablement pas toujours bénéfique aux campagnols aquatiques.

Le Rat surmulot est commun en France depuis deux à trois siècles, et probablement présent de façon ponctuelle depuis beaucoup plus longtemps (*cf.* 1.6.3.). Son élimination n'est pas envisageable, mais les populations pourraient être limitées dans certains milieux aquatiques de plaine où il est abondant, surtout ceux situés dans des secteurs anthropisés. Les densités de ses populations dans les cours d'eau les moins anthropisés sont généralement faibles et ne semblent pas impacter significativement celles du Campagnol amphibie. En revanche, dans les secteurs où le Rat surmulot est abondant, son impact négatif sur la présence du Campagnol amphibie parait significatif. De même que pour le Rat musqué, il s'agit avant tout de ne pas mettre en œuvre de destructions insuffisamment sélectives qui impactent les campagnols aquatiques.

Le Vison d'Amérique fait partie de la faune française depuis une quarantaine d'année (*cf.* 1.3.1., 1.6.3.). Son élimination, en tant qu'espèce exotique dont l'introduction engendre un impact écologique négatif sur la faune indigène, paraît maintenant difficile voire impossible. Néanmoins, il semble utile de limiter au maximum les populations et leur expansion qui constituent une menace très importante pour les campagnols aquatiques, beaucoup plus forte que celle des rongeurs exotiques. En plus de la lutte sur le terrain, la fermeture définitive des fermes d'élevage encore existantes permettrait de garantir l'absence de risque d'implantation de nouvelles populations férales à partir d'individus échappés.

De façon générale, dans la lutte contre l'expansion d'espèces exotiques introduites dans les milieux aquatiques, il est primordial que les méthodes utilisées puissent garantir la parfaite sélectivité des espèces ciblées, préservant les campagnols aquatiques. Dans ce sens, il va de soi que l'utilisation de poison dans les milieux aquatiques, qui fût autorisée et abondamment mise en œuvre dans un passé récent, doit absolument rester proscrite.

Interdire les pièges tuants et former les piégeurs

Il est nécessaire d'interdire l'usage des pièges tuants au bord des cours d'eau et dans les milieux aquatiques. Cette interdiction existe déjà depuis 2012 en France dans les secteurs de présence de Loutre d'Europe, de Vison d'Europe et de Castor d'Eurasie (MEDDTL, 2012 ; MEDDE, 2014), trois espèces protégées, mais pas dans les secteurs de présence de Campagnol amphibie, pourtant lui aussi protégé. Les pièges en question sont essentiellement des pièges dits « en X ». Ils ne sont pas sélectifs. Destinés aux espèces classées « nuisibles » (Ragondin, Rat musqué), ils tuent aussi toute autre espèce, et sont une menace pour les campagnols aquatiques. Il est indispensable de modifier la réglementation actuelle sur l'usage de ces pièges.

Campagnol amphibie
© Pierre Rigaux

D'autre part, il serait très utile de former les piégeurs à l'identification des campagnols aquatiques, tant la méconnaissance est grande et les confusions courantes sur ce point. Les pièges non tuants sont beaucoup utilisés dans les milieux aquatiques pour la destruction des Ragondins, des Rats musqués et des Visons d'Amérique. Il s'agit de cages-pièges, dans lesquelles les animaux capturés vivants doivent être identifiés par le piégeur, avant de pouvoir être détruits s'il s'agit d'espèces classées « nuisibles », et relâchées dans le cas contraire. Les quelques exemples de formations déjà organisées se sont avérés positifs. Ces formations devraient être généralisées.

Enfin, la question de la lutte contre les rongeurs semi-aquatiques exotiques doit être appréhendée à la lumière des résultats de plusieurs décennies de campagnes intensives de destruction du Ragondin et Rat musqué : ces campagnes n'ont pas empêché le développement de leurs populations à l'échelle nationale, et ont probablement causé en parallèle des pertes notables dans celles de campagnols aquatiques. Le Rat musqué, le Ragondin et le Rat surmulot sont si bien implantés en France et en Europe qu'il parait illusoire de vouloir les éliminer à long terme, même localement.

Malgré leur impact négatif plus ou moins fort sur le Campagnol amphibie et sur le Campagnol terrestre forme aquatique, il semble plus pertinent, pour la conservation des campagnols aquatiques, de concentrer les efforts sur la protection générale des milieux, voire sur leur restauration par le génie écologique lorsque ceci s'avère nécessaire en dernier recours (voir à ce sujet : Jacquot, 2009). L'objectif doit alors être la recréation de milieux favorables, non pas seulement aux campagnols aquatiques, mais à l'ensemble de la flore et de la faune indigènes.

Vers une protection du Campagnol terrestre forme aquatique ?

Le Campagnol amphibie est inscrit depuis 2012 sur la liste française des mammifères protégés. Avant lui, tous les mammifères semi-aquatiques indigènes en France l'ont peu à peu été : le Castor d'Eurasie, la Loutre d'Europe, le Vison d'Europe, le Desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*), la Crossope aquatique (*Neomys fodiens*) et la Crossope de Miller (*Neomys anomalus*). Seul le Campagnol terrestre forme aquatique ne l'est pas encore. Cette lacune s'explique surtout par le fait qu'il n'est considéré comme une espèce à part entière que depuis 2005 (*cf.* 1.1.1.). Il est néanmoins déjà partiellement protégé en Grande-Bretagne depuis 1998 (Strachan & Moorhouse, 2006).

L'ajout du Campagnol terrestre forme aquatique sur la liste des espèces protégées en France serait en cohérence avec son état de conservation, avec les menaces dont il fait l'objet, et avec le classement protégé des autres mammifères semi-aquatiques indigènes, en particulier bien sûr le Campagnol amphibie. Le Campagnol terrestre forme aquatique n'est pas plus commun, fréquente le même type de milieu, est soumis aux mêmes facteurs de menaces que le Campagnol amphibie.

De plus, tous deux sont très difficiles voire impossible à distinguer pour un non-spécialiste, ce qui complique considérablement toute gestion différenciée des deux campagnols et des milieux aquatiques selon deux statuts réglementaires différents. Quant au problème de distinction avec le Campagnol fouisseur, il parait moins problématique, dans la mesure où l'écologie et l'habitat de celui-ci sont différents. La protection des campagnols aquatiques ne concerne que les milieux aquatiques. Enfin, la protection réglementaire du Campagnol terrestre forme aquatique ne devrait pas poser de problème d'acceptation sociale, tout comme n'en a pas posé celle du Campagnol amphibie.

Campagnol terrestre forme aquatique © Pierre Rigaux

5. Evaluation de la méthode

Identifier les atouts et les manques

L'évaluation de la méthode a pour but d'identifier la pertinence et les limites éventuelles des moyens et du protocole qui ont été mis en œuvre pour répondre aux objectifs de l'enquête. Il s'agit, dans la mesure du possible, de tirer les enseignements utiles à la poursuite des recherches sur les campagnols aquatiques en France, et de tirer plus généralement des enseignements utiles à la mise en place d'autres enquêtes participatives de ce type.

5.1. Pertinence des moyens mis en œuvre

5.1.1. Organisation et mobilisation des participants

Une enquête participative à succès

L'enquête a mobilisé un nombre de personnes et de structures sans précédent pour une enquête de terrain sur des micromammifères.

Il s'agit de la première enquête participative nationale sur un mammifère à la fois basée sur la recherche d'indices de présence et avec un protocole défini. Le caractère novateur de cette démarche, le récent intérêt pour le Campagnol amphibie en tant qu'espèce menacée, l'identification claire des objectifs de l'enquête et l'organisation préalable d'une exploitation scientifique des données ont manifestement participé du succès de l'enquête en termes de mobilisation.

L'intérêt pour l'amélioration des connaissances

Au niveau individuel pour les naturalistes dans les différentes régions, l'envie de préciser la situation locale souvent mal connue voire inconnue des campagnols aquatiques fut un facteur de motivation important.

D'autre part, l'engagement des structures naturalistes a été fortement déterminé par le besoin d'amélioration des connaissances au niveau régional, départemental ou plus local. Les connaissances acquises par les groupes mammalogiques ou autres structures naturalistes ont été utilisées à deux niveaux : national et local pour la réalisation d'atlas ou autres inventaires.

Avantages et inconvénients de la rareté

Le caractère peu commun des campagnols aquatiques participe de l'intérêt des naturalistes pour leur recherche.

Pour certains observateurs, la motivation de trouver l'animal est augmentée par sa rareté. Le revers de cette rareté est qu'elle peut engendrer une baisse de motivation pour certains observateurs, à l'issue de longues prospections sans découverte des campagnols. Cette possible lassitude est toutefois contrebalancée facilement par la prise en compte de l'évidente utilité des « données négatives » (absence de campagnols). Les observateurs ont en effet pleinement conscience du fait que l'enquête est précisément basée sur une recherche par présence/absence, permettant de préciser l'état des populations.

Campagnol amphibie. Beaucoup cherché, peu trouvé !
© Michel Quiot

Avantage et inconvénient des indices de présence

La prospection des traces et indices est un moyen d'étude bien connu des mammalogistes depuis longtemps. L'enquête par recherche d'indices de présence a été rendue possible par le fait que, par rapport à d'autres micromammifères, les campagnols aquatiques laissent des indices suffisamment visibles et discriminants.

Pour autant, on pouvait craindre à priori une possible difficulté à mobiliser des observateurs pour une prospection d'indices relativement discrets, et auxquels la plupart des naturalistes n'étaient pas ou peu habitués, à chercher dans des milieux aquatiques parfois difficiles d'accès. Il s'avère pourtant qu'un grand nombre de naturalistes qui ne connaissaient pas les traces et indices de campagnols aquatiques au préalable ont montré une réelle motivation pour l'apprentissage de leur recherche et la réalisation des prospections. La pédagogie mise en œuvre, par la coordination nationale et par les associations naturalistes locales, s'est avérée essentielle pour la bonne réalisation de ces prospections.

La motivation de groupe

L'information sur l'avancement des prospections a régulièrement été donnée tout au long du déroulement de l'enquête au travers des bulletins, colloques et sites internet, favorisant la mobilisation des observateurs et la prise de conscience du manque de connaissance sur les campagnols aquatiques, dans certaines régions en particulier. La réalisation de week-ends ou de semaines de prospections en groupe lors de sessions organisées par les associations naturalistes a permis d'augmenter la mobilisation des observateurs, notamment dans des secteurs auparavant délaissés.

Week-end de prospection organisé en Haute-Marne
© Candice Huet

5.1.2. Qualité des données obtenues

Des données fiables et exploitables

L'enquête a permis d'obtenir des données fiables sur le plan naturaliste, et exploitables sur le plan scientifique. Le protocole de prospection a été appliqué de façon efficace.

Ceci ne va pas forcément de soi pour une enquête participative. La fiabilité des données a pu être assurée par effort élevé concernant leur vérification et l'encadrement des prospections, et par le relais de l'enquête via des structures naturalistes compétentes. Le protocole de prospection mis en œuvre par les observateurs a nécessité une attention soutenue de la part des coordinateurs régionaux et nationaux tout au long de l'enquête.

Des formations nécessaires

Les formations de terrain effectuées par la SFEPM et par les associations naturalistes locales se sont avérées très utiles pour permettre aux observateurs de s'engager dans les prospections, et pour en garantir la qualité.

Formation en Auvergne
© François Léger

Une montée en compétence

Certains jeux de données régionales ont du être révisés ou remis en question durant l'enquête, après avoir constaté qu'ils comportaient des imprécisions ne permettant pas d'en garantir la fiabilité. Ceci était principalement dû aux confusions possibles entre le Campagnol amphibie et d'autres espèces. Par la suite, en connaissance de cause, les structures naturalistes concernées ont pu se consacrer à un inventaire plus précis des campagnols aquatiques.

A l'issue de l'enquête, on peut constater que la connaissance de terrain sur les campagnols aquatiques est bien mieux distribuée dans le monde naturaliste et associatif qu'elle ne l'était jusqu'alors. La spécialisation dans l'étude de ces campagnols reste certes marginale, mais plusieurs associations naturalistes régionales ont développé des programmes d'étude spécifique des campagnols aquatiques au cours de l'enquête, et pourront poursuivre les recherches à plus long terme. C'est le cas notamment des associations naturalistes de régions situées en limite de répartition du Campagnol amphibie et du Campagnol terrestre forme aquatique (Normandie, Picardie, Champagne-Ardenne).

Prise de mesure sur un campagnol aquatique. Le partage des connaissances et des compétences pendant la durée de l'enquête favorise la poursuite ultérieures des travaux dans les différentes régions
© Pierre Rigaux

5.2. Evaluation statistique du protocole

Estimer les efforts de prospections nécessaires

L'évaluation du protocole, réalisée par Couturier & Besnard (2014), a pour but d'estimer à postériori le nombre de transects qui auront été nécessaires pour répondre aux objectifs de l'enquête, et d'estimer le nombre de transects nécessaires pour un suivi futur.

Cette évaluation est issue des analyses statistiques effectuées sur les données de Campagnol amphibie, comprenant 9 787 transects réalisés dans 588 mailles 10x10 km en 2009-2013 et 1 995 données de présence couvrant la période 2000-2013.

La méthode d'évaluation est donnée en 2.5.3., et les conclusions sont les suivantes (Couturier & Besnard, 2014).

5.2.1. Détection de l'effet des variables environnementales

1 000 à 5 000 transects nécessaires pour montrer l'effet des variables

Pour l'ensemble des variables environnementales préalablement sélectionnées comme ayant un effet significatif sur la présence et/ou l'occurrence du Campagnol amphibie, les résultats de l'analyse par tirages aléatoires de transects sont les suivants.

Dès lors qu'on dépasse le seuil minimal de 2 000 transects, l'effet significatif des variables est décelable dans plus de 80% des tirages aléatoires de transects. Autrement dit, en utilisant au moins 2 000 transects pris au hasard, on a plus de 80% de chances de détecter un effet significatif de ces variables environnementales sur la présence et/ou l'occurrence du Campagnol amphibie.

Parmi ces variables, l'effet significatif du faciès des berges (0-0,5 m ; 0,5-2 m ; 2-100 m) est détectable, avec une probabilité supérieure à 80% de probabilité, à partir de 1 000 transects. Quant à l'effet de la profondeur et à celui de la largeur des cours d'eau (renseignées seulement sur les transects de type « cours d'eau »), il est détectable, avec une probabilité de 80%, à partir de 4 500 transects.

Il semble donc raisonnable de considérer qu'un seuil minimal de 4 000 à 5 000 transects est nécessaire pour étudier l'effet de l'ensemble des variables environnementales prises en compte.

5.2.2. Mise en évidence d'une éventuelle baisse d'occurrence

1 000 à 7 000 transects nécessaires pour montrer un déclin

Les résultats des simulations font apparaître que la mise en évidence d'un déclin significatif de 20% de l'occurrence du Campagnol amphibie sur les transects nécessite la sélection aléatoire de 1 000 à 2 000 transects dans le jeu de l'ensemble des transects. La mise en évidence d'un déclin significatif de 10% nécessite la sélection aléatoire de 3 000 à 5 000 transects. Celle d'un déclin significatif de 5% nécessite la sélection aléatoire de 6 000 à 7 000 transects.

Cette analyse a été refaite en se limitant aux zones de plus forte probabilité de présence de l'espèce (voir partie suivante). Dans ces zones, il apparait que la mise en évidence d'un déclin significatif de l'occurrence de l'espèce nécessite de conserver une plus grande proportion de transects que dans le cas de l'analyse à l'échelle nationale. Cette proportion à conserver est de 59% des transects (contre 31% à l'échelle nationale) pour mettre en évidence un déclin significatif de 10%, et de 79% des transects (contre 61% à l'échelle nationale) pour mettre en évidence un déclin significatif de 5%. Au-delà de ces proportions obtenues, ceci indique que, pour mettre en évidence un déclin de l'espèce, il est important de prospecter un nombre de transects d'autant plus élevé que l'espèce est fréquente dans la zone en question.

5.2.2. Probabilité de détecter l'espèce dans une maille

Une probabilité de détection difficile à estimer

Les modèles testés permettent d'obtenir les résultats suivants. A l'échelle de l'aire de répartition française du Campagnol amphibie, la probabilité d'obtenir « aléatoirement » un transect de présence au sein d'une maille 10x10 km où l'espèce est présente serait en moyenne de 23,9 %. A l'échelle des différentes régions présentant des occurrences différentes de l'espèce, cette probabilité varie : elle serait de 50% en Aquitaine, 33% en Auvergne, 31% en Bretagne.

Toutefois, l'ensemble de cette analyse ne peut être considéré que dans le cadre du protocole de prospection qui vise à optimiser la découverte de l'espèce par l'avis expert de l'observateur de terrain. Ces probabilités de détection sont à considérer avec beaucoup de prudence.

5.1.3. Recommandations pour un suivi à long terme

Répliquer le protocole en l'adaptant

Les principales recommandations faites en conclusion de l'analyse statistique des données sont les suivantes (Couturier & Besnard, 2014).

Afin de prendre en compte les effets de la plupart des variables environnementales et de mettre en évidence un éventuel déclin de l'espèce entre 5 et 10%, il est suggéré de reconduire le protocole à l'identique en conservant toutes les mailles 10x10 km et en répliquant environ un transect sur deux, sélectionnés aléatoirement au sein des mailles.

Dans le but de préciser la répartition de l'espèce à l'échelle nationale, l'effort de prospection (nombre de transect par maille 10x10 km) pourra être adapté en fonction des régions : il peut être envisagé de réaliser moins de transects dans les zones où la probabilité de détection de l'espèce est plus forte. En revanche, la mise en évidence d'un éventuel déclin dans ces zones nécessite de maintenir un effort de prospection élevé.

Dans le but d'améliorer les prédictions d'occurrence de l'espèce, il est suggéré de prospecter de nouvelles mailles 10x10 km dans les zones évaluées à priori propices.

Enfin, d'un point de vue statistique, il serait possible de s'affranchir du niveau d'échantillonnage par mailles 10x10 km pour mettre en évidence des tendances d'évolution des populations de l'espèce et les effets des variables environnementales recueillies sur les transects. Néanmoins, les mailles permettent d'obtenir des informations complémentaires à partir de la proportion de transects de présence.

Prospection des campagnols aquatiques. Un suivi à long terme avec un protocole similaire permettrait de montrer une éventuelle évolution des populations
© Pierre Rigaux

5.3. Limites de l'étude

5.3.1. Limites de l'enquête participative

Une participation hétérogène

Bien que la très grande majorité des associations naturalistes a contribué au recueil de données de présence, certaines structures naturalistes extrêmement minoritaires n'ont pas souhaité transmettre les données de présence dont elles disposaient, ou pour certaines, n'ont souhaité transmettre que des données incomplètes en termes de localisation. Ceci reste toutefois très marginal. D'autre part, sauf exceptions notables, les bureaux d'études non associatifs n'ont pas transmis de données (plus nombreux ont été les bureaux d'étude faisant des demandes de données).

La carte de distribution des campagnols aquatiques pouvant être mise à disposition de chacun pour la connaissance commune à l'issue de l'enquête est donc incomplète par rapport à la somme des connaissances réelles, mais ce manque de données mises à disposition reste extrêmement faible par rapport à la masse de celles transmises, si bien qu'on peut estimer que les cartes produites à l'échelle nationale sont extrêmement proches de celles qui pourraient l'être en disposant de l'intégralité des données.

Des prospections inégalement réparties

La distribution des prospections standardisées a été très inégale à l'échelle nationale. Certaines régions n'ont pas ou très peu été prospectées, ce qui limite la pertinence de la connaissance acquise. Cette absence ou faiblesse des recherches dans certaines régions est principalement due à l'absence de relais de l'enquête par des structures naturalistes. Ce défaut de participation dans certaines régions s'explique souvent par deux facteurs : l'absence de naturalistes volontaires pour mettre en place et coordonner des prospections, et/ou l'absence de financement spécifique des structures naturalistes concernées.

Dans les régions où les prospections ont été les plus nombreuses, les structures naturalistes ont choisi de mettre en place un programme de prospection, et ont parfois pu en financer la coordination tout ou partie. Dans ce cas, les prospections de terrain ont été majoritairement effectuées par des bénévoles ou des étudiants stagiaires, et parfois par des naturalistes salariés.

La répartition des prospections reste toutefois satisfaisante à l'échelle nationale, au regard des possibilités des différentes associations naturalistes. A l'avenir, il serait intéressant de préciser la situation des campagnols aquatiques dans certaines régions jusqu'alors sous-prospectées : principalement le Centre-Ouest, le Sud-Ouest, l'Est et l'extrême Nord.

Une participation limitée à des naturalistes

Le mode de prospection et la connaissance nécessaire pour l'identification des indices de présence, même à l'issue d'une formation de terrain, ne facilitent que modérément l'accès des prospections à un large public. La plupart des observateurs ayant participé à l'enquête, même sans être spécialistes des mammifères, disposaient déjà de certaines connaissances naturalistes et/ou d'une certaine habitude aux recherches de terrain.

Une enquête plus facile d'accès, en termes de participation pour un public plus large, permettrait vraisemblablement l'acquisition d'un plus grand nombre de données. Toutefois, dans le cas de l'étude des campagnols aquatiques, il parait difficile d'envisager une simplification notable de l'enquête sans en diminuer les objectifs qualitatifs en termes d'acquisition de connaissance.

5.3.2. Limites de la méthode

Des prospections parfois complexes

Certains observateurs potentiels ont pu être rebutés par la pénibilité estimée de la mise en œuvre du protocole de prospection. Le protocole a été conçu comme étant le moins lourd possible par rapport aux objectifs attendus et aux particularités des espèces recherchées, mais il est très probable qu'un protocole plus léger serait mieux accepté par un plus grand nombre d'observateurs.

Une difficulté souvent constatée sur le terrain a été la recherche et l'accès aux milieux aquatiques propices. Ceci nécessite souvent la traversée de parcelles agricoles et autres propriétés privées, hors des sentiers. Les prospections se sont déroulées sans encombre et aucun incident majeur n'a été rapporté, mais il est certain que cette difficulté d'accès peut être une contrainte non négligeable. La prospection a parfois dû être abandonnée dans certains lieux non accessibles, comme des marais impénétrables ou des étangs privés interdits d'accès. Ceci reste néanmoins très minoritaire.

Un biais de détection limité au mieux

La difficulté principale de découverte des campagnols aquatiques ne réside pas tant dans la découverte des crottes à l'échelle d'un transect prospecté, que dans le choix de positionnement du transect à l'échelle de quelques kilomètres de réseau hydrographique.

Ce choix repose essentiellement sur l'appréciation du caractère plus ou moins propice du milieu, appréciation à la charge de l'observateur et donc en partie dépendante de ses connaissances des campagnols aquatiques et de leur habitat. L'existence d'un biais humain lié aux différences d'appréciation par les différents observateurs est bien entendu inévitable, mais elle a été limitée au maximum, en prenant bien soin de former les observateurs, et en insistant auprès d'eux sur l'importance du repérage des milieux et du positionnement des transects.

Un relevé limité de variables environnementales

Seules des variables environnementales très simples à relever par les observateurs de terrain, dans une catégorisation standardisée et sans appareil de mesure, ont pu faire l'objet de relevés. Des informations utiles pourraient être apportées par la description d'autres variables, concernant par exemple le régime hydrique, la composition chimique de l'eau, ou encore la composition botanique des rives.

D'autre part, la description du faciès d'un transect n'a pu concerner que la situation visible lors du passage de l'observateur. Il serait intéressant de prendre en compte des variables liées à l'historique du site, comme les interventions passées sur le cours d'eau et l'usage des parcelles agricoles adjacentes.

Enfin, l'influence possible de la présence d'autres espèces semi-aquatiques mériterait d'être étudiée précisément, en particulier celle du Rat surmulot.

Des problèmes d'identification génétique

L'analyse génétique a souvent permis l'identification des crottes de Campagnol terrestre forme aquatiques avec une fiabilité estimée à 100% et en excluant à la fois le Campagnol amphibie et le Campagnol fouisseur, selon le laboratoire d'analyse.

Mais pour une partie importante des crottes d'*Arvicola* dont l'analyse génétique indique avec certitude qu'il ne s'agit pas de Campagnol amphibie, l'analyse ne permet pas de trancher avec certitude entre le Campagnol terrestre forme aquatique et le Campagnol fouisseur. La plupart de ces crottes autres que celles de Campagnol amphibie sont attribuées génétiquement au Campagnol terrestre forme aquatique, mais de façon seulement probable.

Certes, dès lors que le Campagnol amphibie est exclu par l'analyse génétique, que le milieu de récolte et les différents indices d'activité observés sur le site indiquent de façon évidente un mode de vie semi-aquatique, et enfin que l'analyse génétique indique qu'il s'agit de Campagnol terrestre forme aquatique avec une très forte probabilité ne permettant toutefois pas d'exclure totalement la très faible probabilité du Campagnol fouisseur, on peut supposer qu'il ne s'agit pas de Campagnol fouisseur mais bien de Campagnol terrestre forme aquatique. Il n'en reste pas moins que la distinction génétique entre le Campagnol terrestre forme aquatique et le Campagnol fouisseur mériterait d'être précisée, en lien avec leur écologie.

***Relâcher d'un Campagnol amphibie sur son lieu de capture, après prise de mesures et prélèvement de poils pour analyse génétique. La combinaison de critères morphologiques, écologiques et génétiques devrait permettre à l'avenir de préciser encore la situation des* Arvicola.**
© Alice Renaud

Conclusion

Campagnol amphibie
© Manon Batista

Cette enquête participative et inédite sur les campagnols aquatiques a suscité un engouement sans précédent en France, en terme de mobilisation pour l'étude des petits mammifères. La contribution des observateurs et des structures naturalistes locales a permis une très nette amélioration des connaissances sur la répartition, l'état de conservation et l'écologie du Campagnol amphibie et du Campagnol terrestre forme aquatique, jusqu'alors méconnus.

Tous deux sont peu communs dans la partie française de leur aire de répartition. L'évolution ancienne ou récente des effectifs ne peut pas être chiffrée précisément, dans la mesure où il n'existe pas d'état de référence antérieur suffisamment détaillé. Néanmoins, la comparaison des résultats de l'enquête avec les descriptions anciennes de l'état des populations indiquent très clairement l'existence d'un déclin, probablement important au 20ème siècle, voire avant.

Dans un passé plus ancien, il ne parait pas impossible que les campagnols aquatiques aient pu bénéficier indirectement de certaines formes d'anthropisation du paysage qui ont pu engendrer la création de milieux propices dans les campagnes, au moins localement. En effet, une forme de gestion douce des berges de cours d'eau, liée aux activités humaines dans les parcelles agricoles voisines, peut favoriser la création et le maintien d'un habitat pour le Campagnol amphibie comme pour le Campagnol terrestre forme aquatique.

Les causes du déclin « moderne » des campagnols aquatiques sont multiples et restent incomplètement expliquées, mais les facteurs essentiels semblent identifiés et liés à l'homme : la régression et la dégradation des milieux aquatiques, l'expansion d'espèces exotiques introduites, et la destruction directe. Sans paraître en péril à moyen terme en France, les populations de campagnols aquatiques sont néanmoins fragiles, et leur état de conservation au niveau national n'est pas bon.

L'étude du Campagnol terrestre forme aquatique doit être poursuivie, en particulier concernant sa distinction spécifique avec le Campagnol fouisseur et sa distinction écologique avec le Campagnol amphibie. La distribution du Campagnol terrestre forme aquatique dans l'est de la France est aussi à préciser. Enfin, ce campagnol doit être protégé comme l'est le Campagnol amphibie, et tous deux doivent nécessairement être mieux pris en compte dans la gestion des milieux aquatiques.

La France accueille 40% de la distribution mondiale du Campagnol amphibie, espèce vulnérable et en déclin global. Ceci confère au pays une grande responsabilité dans sa conservation qui passe par une politique beaucoup plus forte de protection des milieux aquatiques.

Bibliographie

Aars J., Lambin X., Denny R., Griffin Cy A. (2001). Water vole in the Scottish Uplands: distribution patterns of disturbed and pristine populations ahead and behind the American mink invasion front. *Animal Conservation* 4: 187-194.

Abbassi M. (1999). *Les rongeurs du sud-est de la France et de Ligurie : Implications systematiques, biostratigraphiques et paleoenvironnementales*. Thèse du Muséum national d'histoire naturelle, Institut de paléontologie humaine, Paris, 230 p.

Abbassi M. & Desclaux E. (1996). *Arvicola Lacepede*, 1799 (*Rodentia*, *Mammalia*) de quatre séquences du Sud-Est de la France et de Ligurie datant de la fin du Pléistocène Moyen et du début du Pléistocène Supérieur. *Quaternaire* 8 (1): 29-37.

Abbassi M., Desclaux E., Marquet J.C., Chaline J. (1998). Répartition et évolution des *Arvicola* Lacépède 1799 (*Rodentia*, *Mammalia*) au cours du Pléistocène moyen et supérieur en France et en Ligurie. *Quaternaire* 9 (2): 105-116.

Alís S., Narváez M., Rivilla J.-C., Román J. (2009). *Distribución y abundancia de la rata de agua (Arvicola sapidus) en las provincias de Sevilla, Cádiz y Huelva*. IX Jornadas Españolas de Conservación y Estudio de Mamíferos. Bilbao (Póster).

Aulagnier S. (2009). Liste des mammifères de France métropolitaine. *Arvicola* 19 (1): 4-5.

Barreto G. R. & Macdonald D. W. (1999). The response of water voles *Arvicola terrestris* to the odours of predators, *Animal Behaviour* 57: 1107-1112.

Barreto G.R., Rushton S.P., Stratchan R., Macdonald D.W. (1998). The role of habitat and mink predation in determining the status and distribution of water voles in England. *Animal Conservation* 1: 129-137.

Barré K. (2009). *Evaluation des potentialités d'accueil du campagnol amphibie sur la partie amont du bassin versant du Couasnon : état des lieux, diagnostic et propositions de gestions*. Syndicat Intercommunal pour l'Aménagement du Couasnon, rapport de stage de BTS GPN, 42 p.

Batsaikhan N., Henttonen H., Meinig H., Shenbrot G., Bukhnikashvili A., Amori G., Hutterer R., Kryštufek B., Yigit N., Mitsain G., Palomo L.J. (2008). *Arvicola amphibius*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Téléchargé le 19 janvier 2015.

Baudoin C. (1984). Le Campagnol amphibie *Arvicola sapidus*. Le Campagnol terrestre *Arvicola terrestris*. *In*: Fayard A. coord., *Atlas des Mammifères sauvages de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris : 162-165.

Bellefroid M.N. de & Rosoux R. (2005). *Le Vison d'Europe*. Belin Eveil nature, Saint-Just-la-Pendue, 96 p.

Blake B.H. (1982). Reproduction in captive Water Voles, *Arvicola terrestris*. *J. Zool. (Lond.)* 198 (4): 524-529.

Bobillier-Monnot B. (1984). Le Rat musqué. *In*: Fayard A. coord., *Atlas des mammifères sauvages de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris: 178-179.

Bonnet X. (2006). *Répartition et sélection de l'habitat du Campagnol amphibie, Arvicola sapidus, sur le domaine de la Tour du Valat*. Tour du Valat, rapport de stage, 23 p.

Bonesi L. & Palazon S. (2006). The American mink in Europe: Status, impacts, and control. *Biological Conservation* 134: 470-483.

Bonesi L., Rushton S., Macdonald D. (2002). The combined effect of environmental factors and neighbouring populations on the distribution and abundance of *Arvicola terrestris*. An approach using rule-based models. *Oikos* 99: 220-230.

Bouit C. (2012). Préciser l'état de conservation du Campagnol amphibie en région Centre et préserver ses habitats. Rapport de stage de BTS GPN/SFEPM, Nogent-sur-Vernisson, 30 p + annexes.

Bouvier A. (1891). *Les mammifères de la France : enseignement populaire et pratiques : étude générale de toutes nos espèces considérées du point de vue utilitaire*. Carré, Paris: 132-139.

Bravo C. (2007). *Neovison vison* (Schreber, 1777). *In*: Palomo L.J., Gisbert J., Blanco J.C. (eds). *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad -SECEM-SECEMU, Madrid: 299-301.

Boyce C.C.K. (1991). Water Vole *Arvicola terrestris*. *In* Corbet, G.B., Harris, S. (eds) *The Handbook of British Mammals* (3rd Edition), Blackwell, Oxford: 212-218.

Buffon (1788, posth 1789). *Histoire Naturelle, générale et particulière, avec la description du cabinet du Roy, Tome 7*. Paris: 348-371.

Cabral M.J., Almeida J., Almeida P.R., Dellinger T., Ferrand de Almeida N., Oliveira M. E., Palmeirim J. M., Queiroz A. I., Rogado L., Santos-Reis M. (eds) (2005). *Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza, Lisboa.

Cantuel P. (1949). Faune des vertébrés du Massif Central de la France. Lechevalier, Paris, 400 p.

Callou C. [Ed]. Inventaire archéozoologique et archéobotanique de France (Inventaire national du Patrimoine naturel), Muséum national d'Histoire naturelle. Données communiquées le mardi 3 mars 2015.

Carter S.P. & Bright P.W. (2003). Reedsbeds as a refuge for water voles (*Arvicola terrestris*) from predation by introduced mink (*Mustela vison*). *Biological conservation* 111: 371-376.

Carter J. & Leonard B.-P. (2002). A Review of the Literature on the Worldwide distribution, spread of, and efforts to eradicate the Coypu (*Myocastor coypus*). *Wildlife Society Bulletin* 30 (1): 162-175.

Catil J.-M. (2012). Campagnol amphibie. *In*: Jacquot E. (coord.). *Atlas des mammifères sauvages de Midi-Pyrénées - Livret 4 - Erinacéomorphes, Soricomorphes et Rongeurs*. Coll. Atlas naturalistes de Midi-Pyrénées: 86-89.

Centeno-Cuadros A. (2009). *Del individuo a la especies : filogeographia y genetica del paisaje de la rata de la agua (Arvicola sapidus)*. Tesis doctorale, Universidad de Granada, 194 p.

Centeno-Cuadros A., Delibes M., Godoy J.A. (2009). Phylogeography of Southern Water Vole (*Arvicola sapidus*): evidence for refugia within the Iberian glacial refugium ? *Molecular Ecology* 18: 3652-3667.

Centeno-Cuadros A., Román J., Delibes M., Godoy J.A. (2011). *Prisoners in their habitat ? Generalist dispersal by habitat specialists : a case study in southern water vole (Arvicola sapidus)*. PLoS ONE 6(9): e24613. doi:10.1371/journal.pone.0024613

CEE (1992). *Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora*.

Chaline J. (1972). Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de la France (systématique, biostratigraphie, paléoclimatologie). Cahiers de Paléontologie. Ed CNRS, Paris, 410 p.

Cheylan G. (1984). Le Rat surmulot *Rattus norvegicus*. *In*: Fayard A. coord*., Atlas des Mammifères sauvages de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris: 188-189.

COA (Centre Ornithologique d'Auvergne) (1986). *Atlas de répartition des mammifères dans l'Allier, l'Aveyron, la Cantal, la Haute-Loire, la Lozère et le Puy-de-Dôme*: 122-123.

CMS (1979). *Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals*. Bonn, 23/06/79.

Council of Europe (1979*). Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural* Habitats. Berne, 19/07/79.

Corbet G.B. & Harris S. eds (1991). *The Handbook of British Mammals*. *3rd Edition*. Blackwell, Oxford.

Coué B. & Verheyden C. (2000). Campagnol amphibie. *In* : Corbin J. (coord.) *Mammifères sauvages des Deux-Sèvres. Atlas 1995-2000*: 70.

Couturier T. & Besnard A. (2014). *Analyse de la répartition et caractérisation de l'habitat du Campagnol amphibie Arvicola sapidus sur la base de l'enquête nationale 2009-2013*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, rapport interne, 55 p.

Cubo J., Ventura J., Casinons A. (2006). A heterochronic interpretation of the origin of digging adaptations in the northern water vole, *Arvicola terrestris* (Rodentia: Arvicolidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 87: 381–391.

Cuenca-Bescós G., Agustí J., Lira J., Melero−Rubio M., Rofes J. (2010). A new species of water vole from the early Pleistocene of Southern Europe. *Acta Palaeontologica Polonica* 55 (4): 565-580.

Cugnasse J.M., Maurel T., Maurel C., Neri F., Salvan J. réd. (1993). *Les Vertébrés terrestres du département du Tarn*. *Liste commentée*. Groupe Ornithologique du Tarn, Montredon-Labessonnié, 96 p.

CWC (Capreolus Wildlife Consultancy) (2005). *The ecology and conservation of water voles in upland habitats*. Scottish Natural Heritage Commissioned Report No. 099 (ROAME No. F99AC320).

Delattre P. & Giraudoux P. (2009). *Le campagnol terrestre: Prévention et contrôle des populations*. Quae, Versailles, 304 p.

Dhuicque V., Rideau C., Vittier J. (1998). *Les Mammifères sauvages du Perche et de la Vallée du Loir*. Perche Nature, Mondoubleau, 140 p.

Diaz de la Guarda R. & Pretel A. (1979). Comparative study of the caryotypes of two species of water vole : *Arvicola sapidus* and *Arvicola terrestris* (Rodentia, Microtinae). *Caryologica*, 32 (2): 183-189.

Dombrovski V. (2010). The diet of the greater spotted eagle (*Aquila clanga*) in Belarusian Polesi. *Slovak Raptor Journal* 4: 23-36.

Drozd A., Gorecki A., Grodzinski W., Pelikán J. (1971). Bioenergetics of water voles from southern Moravia. *Ann. Zool. Fennici* 8: 97-103.

Duquet M. réd., Maurin H. & Haffner P. dir. (1995) *Inventaire de la Faune de France. Vertébrés et principaux Invertébrés. 2e édition revue et corrigée*. Nathan & Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 416 p.

Ellerman J.R. & Morrisson-Scott T.C.S. (1951). *Checklist of Palearctic and Indian Mammals, 1758 to 1946*. London, British Museum (Natural history): 677.

Elosegi M.M. (2007). *Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1766). *In*: Palomo L.J., Gisbert J., Blanco J.C. (eds). *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad -SECEM-SECEMU, Madrid: 437-439.

Evsikok V.I., Nazarova G.G., Potapov M.A. (1997). Genetic-ecological monitoring of a cyclic population of water voles *Arvicola terrestris* L. in the south of Western Siberia. *Russian Journal of Genetics* 33: 963-972.

Evsikov V.I. & Ovchinnikova L.E. (1999). Population ecology of the water vole (*Arvicola terrestris* L.) in West Siberia. IV. Intra-population variability in food digestibility. *Sibirsky Ekologichesky Zhurnal* 6 (1): 89-98.

Fabien L. (2000). *Impact du Campagnol aquatique Arvicola sapidus sur la végétation à la source de Cressenval (76430)*. Université du Havre, faculté des Sciences et Techniques, rapport de stage, 40 p.

Fatio V. (1869). *Faune des vertébrés de la Suisse. Volume 1 - Histoire naturelle des mammifères, avec 8 planches dont 5 coloriées*. Genève, 410 p.

Faugier C., Issartel G., Jacob L. (1989). *Animaux sauvages de l'Ardèche*. GVERV, Privas, 150 p.

Fedriani J. M., Delibes M., Ferreras P., Román J. (2002). Local and landscape habitat determinants of water vole distribution in a patchy Mediterranean environment. *Écoscience* 9: 12-19.

Fisher D., Lambin X., Yletyinen S. (2009). Experimental translocation of juvenile water voles in a Scottish lowland metapopulation. *Population Ecology* 51: 289-295.

Flechoso M.F. & Alarcos F. (2009). *Corbicula flumminea*, un bivalvo en la dieta de *Arvicola sapidus*. *Galemys* 21 (1): 82-84.

Gallardo M. (1993). *Faune du Luberon*. Edisud, Aix-en-Provence, 143 p.

Garde J.M. & Escala M.C. (1993). Fluctuacion estacional del peso corporal de los machos adultos de *Arvicola sapidus* Miller 1908 (Rodentia, Arvicolidae). *Doñana, Acta Vertebrata* 20 (2): 251-255.

Garde J. M. & Escala C. (1999). Coats and moults of the water vole *Arvicola sapidus*, Miller 1908 (Rodentia, Arvicolinae) in southern Navarra (Spain). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 64: 332-343.

Garde J. M. & Escala C. (2000). The diet of the southern water vole, *Arvicola sapidus* in southern Navarra (Spain). *Folia zool.* 49 (4): 287-293.

Gippoliti S. (2012). The name of the Italian water vole *Arvicola* cf. *amphibius* (Linnaeus, 1758). *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 23 (2): 87-89.

Giraudel J.L., Quéré J.P., Spitz F. (2009). Artificial neural networks enable discrimination of taxa using morphological characters : an example with problematic small mammal, the water vole (genus *Arvicola*) (Rodentia, Cricetidae). *Mammalia*, 73 (1): 38-46.

Graells M.P. (1897). *Fauna Mastodológica Ibérica*. Memorias de la Real Academia de Ciencias Exactas, *Físicas y Naturales*. Madrid: 504-506.

Grandpierre J.L. & Alard D. (1988). Rongeurs. *In* : Anonyme *Les Mammifères sauvages de Normandie. Statut et répartition.* Groupe Mammalogique Normand, Épaigne: 141-181.

Grasset V. (2011). *Répartition et exigences écologiques du Campagnol amphibie au coeur de la RNR du polder de Sébastopol*. Réserve naturelle régionale du polder de Sébastopol, rapport de stage de BTS GPN, 60 p.

Collectif (2003). *La gestion des habitats du Vison d'Europe - Recommandations techniques*. CG Landes, GREGE, CETE Sud-ouest, SETRA, SFEPM, 65 p.

Grillo X. coord. (1997). *Atlas des Mammifères de Rhône-Alpes*. FRAPNA, Lyon, 303 p.

Grillon B., Eldin J., Vandromme D., Luneau P, Dézécot G. (1998). *Les Mammifères sauvages de l'Indre*. Indre Nature, Châteauroux, 124 p.

Gromov I. M. & Pilyakov I. Y. (1992). Voles (Microtinae). *In* Brill E. J. (Ed.), *Fauna of the USSR*, *Mammals*, III, 8. Leiden, Nederlands, Publishing Compagny, 725 p.

Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (GMHL) (2000). *Mammifères, reptiles, amphibiens du Limousin*. Limoges, 215 p.

Groupe Mammalogique Normand (GMN) (2004). *Les mammifères sauvages de Normandie : statuts et répartition. Nouv. ed. revue et augmentée*. GMN: 176-177.

Guéneaux G. (1919). *Animaux nuisibles et animaux utiles à l'agriculture*. Encyclopédie Agricole. J.B. Baillère et fils, Paris: 74-76.

Haffner P. (2007). *Evaluation du statut du Campagnol amphibie (Arvicola sapidus) en France métropolitaine. Propositions de mesures pour sa conservation*. Rapport SPN, Muséum National d'Histoire naturelle, Paris, 13 p.

Haupt H. *et al.* (Red.) (2009). Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands. Band 1: Wirbeltiere. *Naturschutz und Biologische Vielfalt* 70 (1), 386 p.

Heim de Balsac H. & Guislain R. (1955). Evolution et spéciation des campagnols du genre *Arvicola* en territoire français. *Mammalia* 19: 367-390.

Heinrich W.-D. (1978). Zur biometrischen Erfassung eines Evolutiontrends bei *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) aus dem Pleistozän Thüringens. *Säugetierkundliche Informationen* 2: 3-21.

Hervieu F. (2011). *Le Campagnol amphibie et la Crossope aquatique sur un secteur de marais confronté aux espèces invasives - ENS des Ponts d'Ouve - Manche*. Espace Naturel Sensible des Ponts d'Ouve, rapport de stage de BTS GPN, 50 p.

Jacquot E. (2009). Evolution des pratiques de régulation du ragondin et du rat musqué. *Zones humides Infos* 64-65: 16-17.

Jaksic F., Iriarte A., Jiménez J., Martínez D. (2002). Invaders without frontiers: cross-border invasions of exotic mammals. *Biol. Invasions* 4:157-173

Jefferies D.J. (2003). *The water vole and mink survey of Britain 1996-1998 with a history of the long term changes in the status of both species and their causes*. The Vincent Wildlife Trust, ledbury, UK.

Kalthoff D.C., Mörs T., Tesakov A. (2007). Late Pleistocene small mammals from the Wannenköpfe volcanoes (Neuwied Basin, western Germany) with remarks on the stratigraphic range of *Arvicola terrestris*. *Geobios* 40: 609-623.

Kestemont B. (2011). *A red list of Belgian threatened species*. Statistics Belgium, Brussels [http://statbel.fgov.be]. Téléchargé le 8/3/15.

Kleist D. (1996). Stellung der oberen Incisivi und Proodontie bei terrestrischen und aquatischen Scherm ä usen *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758). *Bonn. zool. Beit*. 46: 275-282.

Koenigswald W. von & Kolfschoten T. van. (1996). The *Mimomys-Arvicola* boundary and the enamel thickness quotient (SDQ) of *Arvicola* as stratigraphic markers in the Middle Pleistocene. *In*: C. Turner (ed.), *Proceedings of the SEQS Cromer Symposium. Norwich/United Kingdom, The Early-Middle Pleistocene in Europe*. SEQS, Norwich: 211-226.

Kolfschoten T. van (1990). The evolution of the mammal fauna in the Netherlands and the Middle Rhine area (Western Germany) during the late Middle Pleistocene. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst* 43: 1-69.

Kolfschoten T. van (1993). On the origin of the Middle Pleistocene larger voles. *Quaternary International* 19: 47-50.

Knight D. A. (1975). Some aspects of activity of the water vole *Arvicola terrestris* and the brown rat *Rattus norvegicus*. M.Sc. thesis, University of Durham, 111 p.

Kuhn R. (2009). Plan national d'actions pour la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*), 2010-2015. SFEPM/MEEDDM, 110 p.

Kuhn R. (2011). La Loutre d'Europe *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758). *In* : Artois M. & Delattre (eds). *Encyclopédie des Carnivores de France n° 8*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Nort-sur-Erdre, 72 p.

Hugues A. (1938). Les campagnols aquatiques rongeurs d'écorce. *La Terre et la vie* 4, Société Nationale d'Acclimatation de France : 120.

JORF (Journal Officiel de la République Française) n°0233 (2012). MEDDE (Ministre de l'Ecologie, du Développement Durable et de l'Energie) et MAAF (Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt). *Arrêté du 15 septembre 2012 modifiant l'arrêté du 23 avril 2007 fixant la liste des mammifères terrestres protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection. NOR: DEVL1232328A*.

Herrero J. & Couto S. (2007). *Myocastor coypus* (Molina, 1782). *In*: Palomo L.J., Gisbert J., Blanco J.C. (eds). *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad -SECEM-SECEMU, Madrid: 470-472.

Kolfschoten T.J. Van (1990). The evolution of the mammal fauna in the Nederland and in the middle Rhine area (Western Germany) during the late middle Pleistocene. *Mededelingen Riijks geologische Dienst* 43 (3): 1-69.

Kryštufek B., Koren T., Engelberger S., Horváth G.F., Jen ő J. Purger J.J., Arslan A., Chişamera G., Murariu D. (2014). Fossorial morphotype does not make a species in water voles. *Mammalia* 59.

Larivière S. & Jennings A.P., 2009. Family *Mustelidae* (American Mink). *In*: Wilson D.E. & Witerrmeier R.A. eds. *Handbook of the mammals of the world*. Vol 1. Carnivores. Lynx Edicions, Barcelona: 655.

Lawton J.H. & Woodroffe G.L. (1991). Habitat and the distribution of water voles: why are there gaps in a species' range ? *Journal of Animal Ecology* 60: 79-91.

Léger F. & Ruette S. (2005). Le Vison d'Amérique. *Gibier Faune Sauvage* 266 : 29-39.

Legrand N. (2009). *Etude sur les exigences du Campagnol amphibie Arvicola sapidus en termes d'habitats sur la partie limousine du PNR Périgord-Limousin*. Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin, rapport de stage de Master 1, 27 p.

Le Louarn H. & Saint-Girons M.C. (1977). *Les Rongeurs de France. Faunistique et biologie*. INRA, Paris, 161 p.

LPO Aveyron (2008). *Faune sauvage en Aveyron - atlas des vertébrés*. Ed. du Rouergue, 375 p.

LPO Champagne-Ardenne (2012). *Atlas des Mammifères sauvages de Champagne-Ardenne*. LPO Champagne-Ardenne: 156-157.

Lustrat P. coord. (2000). *Atlas des Mammifères de Seine-et-Marne.* Nature Recherche, Villiers-sous-Grez, 76 p.

MAAF, MEDDE, MERPN, MASS (Ministre de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt, Ministre de l'écologie, du développement durable et de l'énergie, Ministre de l'économie, du redressement productif et du numérique, Ministre des affaires sociales et de la santé) (2014). *Arrêté du 14 mai 2014 relatif au contrôle des populations de campagnols nuisibles aux cultures ainsi qu'aux conditions d'emploi des produits phytopharmaceutiques contenant de la bromadiolone. Version consolidée au 25 janvier 2015. NOR: AGRG1300885A*.

MAAPAR, MEDD, MSFPH (Ministre de l'agriculture, de l'alimentation, de la pêche et des affaires rurales, Ministre de l'écologie et du développement durable, Ministre de la santé, de la famille et des personnes handicapées) (2003). *Arrêté du 8 juillet 2003 relatif à la lutte contre le ragondin et le rat musqué en particulier aux conditions de délivrance et d'emploi d'appâts empoisonnés. NOR: AGRG0301079A*.

MAAPR, MSSF, MEDD, MPMECAPLC (Ministre de l'agriculture, de l'alimentation, de la pêche et de la ruralité, Ministre des solidarités, de la santé et de la famille, Ministre de l'écologie et du développement durable, Ministre des petites et moyennes entreprises, du commerce, de l'artisanat, des professions libérales et de la consommation) (2005). *Arrêté du 4 janvier 2005 relatif à la lutte contre le campagnol terrestre, en particulier aux conditions d'emploi de la bromadiolone. NOR: AGRG0500072A*.

Macdonald D. & Strachan R. (1999). *The Mink and the Water Vole: Analyses for Conservation*. Wildlife Conservation ResearchUnit/ Environment Agency, Oxford/Reading.

Macdonald D.W., Sidorovich V.E., Anisomova E.I., Sidorovich N.V., Johnson P.J. (2002). The impact of American mink *Mustela vison* and European mink *Mustela lutreola* on water voles *Arvicola terrestris* un Belarus. *Ecography* 25: 295-302.

Mackenzie D.I., Nichols J.D., Lachman G.B., Droege S., Royle J.A., Langtimm C.A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83 (8): 2248-2255.

MacPherson J.L. & Bright P.W. (2010). A preliminary investigation into whether grazing marsh is an effective refuge for water voles from predation. *Lutra* 53 (1): 21-27.

Maizeret C. (1990). Le Vison d'Amérique *Mustela vison* (Schreber, 1777). *In* : Artois M. & Delattre (eds). *Encyclopédie des Carnivores de France n° 14*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Nort-sur-Erdre, 44 p.

Manganelli G., Benocci A., Favilli L. (2006). La distribuzione storica di *Arvicola* cfr. *amphibius* (Mammalia, Rodentia, Cricetidae) in Toscana meridionale. *Atti Soc. toscana Sci. Nat. Mem. B* 113: 57-61.

MAP, MEFI, MSS, MEDD (Ministre de l'agriculture et de la pêche, Ministre de l'économie, des finances et de l'industrie, Ministre de la santé et des solidarités, Ministre de l'écologie et du développement durable) (2007). *Arrêté du 6 avril 2007 relatif au contrôle des populations de ragondins et de rats musqués. Version consolidée au 23 janvier 2015. NOR: AGRG0753551A*.

Marchesi P., Blant M., Capt S., éds. (2008). Mammifères de Suisse - Clé de détermination. *Fauna-Helvetica* 21, CSCF & SSBF, Neuchâtel, 294 p.

Markov G., Csorba G., Kocheva M., Gospodinova M. (2012). Skull Non-Metrical Characters of European Water Vole (*Arvicola amphibius*, L.) from Hungary: Cranial Evidence for its Geographic Detachment. *Acta zool. bulg.*, Suppl. 4: 61-66.

Mate I. & Barrull J. (2012). First documented attack of southern water vole *Arvicola sapidus* Miller, 1908 on a viperine snake *Natrix maura* (Linnaeus, 1758), on the Montsant river (NE Iberian Peninsula). *Galemys* 25: 91-92.

Mate I., Barrull J., Gosálbez J., Ruiz-Olmo J., Salicru M. (2015). The role of the southern water vole *Arvicola sapidus* in the diet of predators: a review. *Mammal Review* 45, The Mammal Society and John Wiley & Sons Ltd: 30-40.

Maul L., Rekovets L., Heinrich W.-D., Keller T., Storch G. (2000). *Arvicola mosbachensis* (Schmidtgen 1911) of Mosbach 2: a basic sample for the early evolution of the genus and a reference for further biostratigraphical studies. *Senckenbergiana Lethaea* 80: 129-147.

Maul L. (2001). The transition from hypsodonty to hypselodonty in the *Mimomys savini–Arvicola* lineage. *Lynx* 32: 247-253.

MEDD & MAP (Ministre de l'écologie et du développement durable, et Ministre de l'agriculture et de la pêche) (2015). *Arrêté du 23 avril 2007 (dernière modification : 7 octobre 2012), version consolidée au 20 janvier 2015, fixant la liste des mammifères terrestres protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection. NOR: DEVN0752752A*.

MEDDE (Ministre de l'écologie, du développement durable et de l'énergie) (2014). *Arrêté du 24 mars 2014 pris pour l'application de l'article R. 427-6 du code de l'environnement et fixant la liste, les périodes et les modalités de destruction des espèces non indigènes d'animaux classés nuisibles sur l'ensemble du territoire métropolitain. Version consolidée au 02 mai 2015. NOR: DEVL1406588A*.

MEDDTL (Ministre de l'écologie, du développement durable, des transports et du logement) (2012). *Arrêté du 3 avril 2012 pris pour l'application de l'article R. 427-6 du code de l'environnement et fixant la liste, les périodes et les modalités de destruction des espèces non indigènes d'animaux classés nuisibles sur l'ensemble du territoire métropolitain. NOR: DEVL1107115A*.

Megías-Nogales B., Marchal J.A., Acosta M.J., Bullejos M., Díaz De La Guardia R., Sánchez A. (2003). Sex chromosomes pairing in two Arvicolidae species: *Microtus nivalis* and *Arvicola sapidus*. *Hereditas* 138: 114-121.

Meinig H. & Boye P. (2009). A review of negative impact factors threatening mammal populations in Germany. *Folia Zool.* 58 (3): 279-290.

Melis C., Borg A.A., Jensen H., Bjørkvoll E., Ringsby T., Sæther B.E. (2013). Genetic variability and structure of the water vole *Arvicola amphibius* across four metapopulations in northern Norway. *Ecology and Evolution* 3 (4): 770-778.

Miller G.S. (1908). Eighteen new European Voles. *Annals and Magazine of Natural History* 1: 194-208.

Miller G.S. (1910). Brief synopsis of the water rats of Europe. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 23: 19-22.

Miller G.S. (1912). *Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia)*. British Museum (Natural History). London, 1019 p.

Moorhouse T.P., Gelling M., Macdonald D.W. (2008). Effects of forage availability on growth and maturation rates in water voles. *Journal of Animal Ecology* 77: 1288-1295.

Musser G. G. & Carleton M. D. (2005). Superfamily Muroidea. *In* : Wilson D.E. & Reeder D.M. *eds*. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. Third edition. Volume 2. The Johns Hopkins University Press, Baltimore: 894-1531.

Noblet J.F. (2005). *Sauvons le Campagnol amphibie*. Nature et Humanisme. 24 p.

Noblet J. F. (2008). *La situation du Campagnol amphibie (Arvicola sapidus) dans les Alpes-de-Haute-Provence - France*. Nature & Humanisme, rapport d'étude, 20 p.

Pailley M., Pailley P., Martin H. (1991). *Atlas des Mammifères sauvages du Maine-et-Loire.* Mauges Nature, Cholet, 112 p.

Pascal M. & Vigne J.-D. (2003). Le Rat surmulot : *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769). *In* : *Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et disparitions* (Pascal M., Lorvelec O., Vigne J.-D., Keith P., Clergeau P., coordonnateurs), Institut National de la Recherche Agronomique, Centre National de la Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle. Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris, France. Version définitive du 10 juillet 2003: 318-320.

Pellegry T. (2011). *Le campagnol amphibie Arvicola sapidus au Bioparc Zoo de Doué - Analyse des effectifs, de la répartition de la population et conséquences sur la gestion du site*. Bioparc zoo de Doué la Fontaine/Université Bordeaux 1, rapport de stage de Master 1, 41 p.

Perry J. S. (1943). Reproduction in the water-vole, *Arvicola amphibius* Linn. *Proc. zool. Soc. Lond.* A 112 : 118-30.

Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190 (3-4): 231-259.

Pita R., Mira A., Beja P. (2010). Spatial segregation of two vole species (*Arvicola sapidus* and *Microtus cabrerae*) within habitat patches in a highly fragmented farmland landscape. *Eur J Wildl Res* 56: 651-662.

Pita R., Mira A., Beja P. (2013). Influence of Land Mosaic Composition and Structure on Patchy Populations: The Case of the Water Vole (*Arvicola sapidus*) in Mediterranean Farmland.*PLoS ONE* 8(7):
e69976. doi:10.1371/journal.pone.0069976.

Poitevin F. & Bayle P. (2007). *Répartition du Campagnol amphibie Arvicola sapidus dans le sud-est de la France - Etat du référentiel*. 30ème Congrès francophone de Mammalogie de la SFEPM, 27-28 octobre 2007, Banyuls-sur-Mer, poster.

Potapov M., Rogov V., Ovchinnikova L.E., Muzyka V.Y., Potapov F., Braguin A.V., Evsikov V. (2004). The effect of winter food stores on body mass and winter survival of water voles, *Arvicola terrestris*, in Western Siberia: the implications for population dynamics. *Folia Zool.* 53 (1): 37-46.

Quéré J. P. & Le Louarn H. (2011). *Les rongeurs de France*. Quae, Versailles, 312 p.

Resch S., Edelman A., Wong Y. (2014). "*Arvicola amphibius*". Encyclopedia of Life, available from http://eol.org/pages/1179597. Accessed 15 Jan 2014.

Rigaux P. (2006). *Traces et indices de présence du Campagnol amphibie : confusion à éviter*. Groupe Mammalogique d'Auvergne, 4 p.

Rigaux P. (2013) (a). *Inventaire du Campagnol amphibie (Arvicola sapidus) et éléments de préconisations de gestion en faveur de la conservation de l'espèce dans le cadre de travaux de restauration sur quatre adoux de la haute Durance (Hautes-Alpes)*. Ligue pour la Protection des Oiseaux Provence-Alpes-Côte d'Azur, rapport d'étude, 15 p.

Rigaux P. (2013) (b). *Répartition de la Loutre d'Europe (Lutra lutra), du Campagnol amphibie (Arvicola sapidus) et du Castor d'Eurasie (Castor fiber) en Provence-Alpes-Côte d'Azur*. LPO PACA, Faune-PACA Publication n°35, 39 p + annexes.

Rigaux P. (2014). The habitat of the water vole *Arvicola sapidus* Miller, 1908 in France: description and conservation. *Munibe Monographs*, *Nature Series* 3: 93-100. Donostia-San Sebastián.

Rigaux P., Chalbos M., Auvity F., Braure E., Trouillet S. (2009) (a). *Eléments sur la densité locale et l'utilisation de l'espace du campagnol amphibie (Arvicola sapidus) : exemple de trois sites en Auvergne*. Groupe Mammalogique d'Auvergne, rapport d'étude, 22 p.

Rigaux P., Chalbos M., Auvity F., Trouillet S., Christianne L., Bartalucci A.-L., Braure E. (2009) (b). *Trois années de suivi du Campagnol amphibie (Arvicola sapidus) dans le bassin versant de la Sioule (Allier, Puy-de-Dôme, Creuse)*. Groupe Mammalogique d'Auvergne, rapport d'étude, 15 p.

Rigaux P. & Charruau P. (2007). *Le Campagnol amphibie Arvicola sapidus dans le bassin versant de la Sioule (Allier, Puy de Dôme et Creuse). Etat de la population, influence de facteurs naturels et anthropiques et apport général à l'étude des populations*. Groupe Mammalogique d'Auvergne, rapport d'étude, 55 p.

Rigaux P. & Charruau P. (2009). Eléments pour l'étude du campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*) et des facteurs de sa répartition. Exemple du bassin versant de la Sioule (Allier, Puy-de-Dôme, Creuse), *Arvicola* 19 (1).

Rigaux P. & Dupasquier C. (2012). *Clé d'identification « en main » des micromammifères de France métropolitaine*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, 57 p.

Rigaux P. & Poitevin F. (2008). *Enquête nationale Campagnol amphibie (Arvicola sapidus) - protocole*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, 8 p.

Roubinet C. & Rigaux P. (2015). Le Campagnol amphibie. *In:* Chauve-Souris Auvergne, Groupe Mammalogique d'Auvergne. Atlas des mammifères d'Auvergne. Répartition, biologie et écologie. Catiche Productions : 272-274.

Rigaux P., Vaslin M., Noblet J.F., Amori G., Palomo L.J. (2008). *Arvicola sapidus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. Téléchargé le 04 Novembre 2014.

Rivière S. (2010). *Arvicola sapidus dans le département du Gers*. Mém. Stage, CPIE Pays Gersois/CFPPA du Gers, 41 p.

Rode P. & Didier R. (1946). *Atlas des mammifères de France*. Boubée, Paris: 111-113.

Román J. (2003). Hábitat y hábitos de la rata de agua (*Arvicola sapidus*) durante el periodo de sequía estival en Doñana. *VI Jornadas de la Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos, Ciudad Real*: 150.

Román J. (2007a). *Arvicola sapidus* Miller, 1908. *In* Palomo L. J., Gisbert J., Blanco J. C.. *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid: 504-505.

Román J. (2007b). *Historia Natural de la Rata de Agua (Arvicola sapidus) en Doñana*. Tesis Doctoral. Universidad autonoma de Madrid, 191 p.

Román J. (2010). *Manual de campo para un sundeo de rata de agua (Arvicola sapidus)*. Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos. Málaga, 34 p.

Román J. (2014). Rata de agua *Arvicola sapidus* Miller, 1908. *In*: Calzada J., Clavero M., Fernández A. (eds). *Guía virtual de los indicios de los mamíferos de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos (SECEM). http://www.secem.es/guiadeindiciosmamiferos/ Téléchargé le 30/01/2015.

Rogov V.G., Potapov M.A., Evsikov V.I. (1999). Polovaya struktura populyatsii vodyanoi polevki *Arvicola terrestris* L. (Rodentia, Cricetidae) v Zapadnoi Sibiri (Sexual structure of the water vole, *Arvicola terrestris* L. (*Rodentia*, *Cricetidae*), population in Western Siberia). *Zool. Zh*. 78: 979-986.

Rondinini C., Battistoni A., Peronace V., Teofili C. (compilatori) (2013). *Lista Rossa IUCN dei Vertebrati Italiani*. Comitato Italiano IUCN e Ministero dell'Ambiente e della Tutela del Territorio e del Mare, Roma.

Rosoux R. (1984). Le Ragondin ou Myopotame. *In*: Fayard A. coord., *Atlas des mammifères sauvages de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris: 194-195.

Rosoux R. (1988). *Etude des modalités d'occupation de l'espace et d'utilisation des ressources trophiques chez la loutre d'Europe (Lutra lutra) dans le marais poitevin*. Thèse de Doctorat de l'Université de Rennes I, Rennes: 58-71.

Ruys T. (à paraître). *Atlas des mammifères d'Aquitaine – Tome 6 – Les Rongeurs, les Erinaceomorphes et les Soricomorphes*. Cistude Nature & LPO Aquitaine. Editions C. Nature.

Saint-Girons M.C. (1994). Les Mammifères. *In* : Maurin H. édit. & Keith P. col. *Inventaire de la faune menacée en France*. WWF, MNHN & Nathan, Paris: 18-43.

Saint-Girons M.C., Bertrand A., Duguy R. (1991). *Atlas des Mammifères de Charente-Maritime*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 101 p.

Saint-Girons M.C., Maurin H., Rosoux R., Keith P. (1993). *Les Mammifères d'eau douce ; leur vie, leurs relations avec l'homme*. Ministère de l'Environnement, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche & SFEPM, Paris, 48 p.

Saint-Girons M.C., Lodé T., Nicolau-Guillaumet P. (1988). Atlas des Mammifères terrestres de Loire-Atlantique. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 105 p.

Saucy, F. (1999). *Arvicola terrestris*. *Arvicola sapidus*. *In*: Mitchell-Jones A. J. *et al. The atlas of European mammals*. T & AD Poyser Natural History, London, UK.

Schenbrot G. & Krasnov B. (2005). *An atlas of the geographic distribution of the Arvicoline rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae)*. Sofia-Moscow, Pensoft Publishers, 336 p.

Scher O. (2010). Le Campagnol amphibie, *in* Poitevin F., Olivier A., Bayle P., Scher O. *Mammifères de Camargue*. Regard du Vivant et Parc naturel régional de Camargue: 144-146.

Selys Longchamps E. de (1847). Distribution géographique des Campagnols (*Arvicola*) en Europe. *Revue zoologique* : 305-312.

Sesé Benito C. (1994). Paleoclimatical interpretation of the Quaternary small mammals of Spain. *Geobios*, 27: 753-767.

SFEPM (Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères) (2012). *Le Campagnol amphibie, un rongeur entre deux eaux*. Bourges, 16 p.

Simonnet F. (à paraître). Le Campagnol amphibie. *I*n : *Atlas des mammifères de Bretagne*. Groupe Mammalogique Breton.

Sirugue D. (1995). *Les mammifères sauvages du Morvan*. Parc naturel régional du Morvan, Saulieu: 142-143.

Skyriene G. & Paulauskas A. (2012). Distribution of invasive muskrats (*Ondatra zibethicus*) and impact on ecosystem. *Ekologija* 58 (3): 357-367.

Sorrel D. L. (2011). *Les espèces de Campagnols du genre Arvicola en Aquitaine : Éléments de connaissance sur leur répartition et leurs habitats*. Cistude Nature/Université de Montpellier 2, rapport de stage de Master 1, 20 p.

Spitz F. (2007). A propos du Campagnol amphibie. *Mammifères Sauvages* 53, Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères: 25-26.

Spitz F. & Morel J. (1972). Etude de la morphologie crânienne des grands campagnols (*Arvicola* Lacépède) par l'analyse factorielle des correspondances. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 275 (D): 771-774.

Stoddart M. (1970). Individual Range, Dispersion and Dispersal in a Population of Water Voles (*Arvicola terrestris* (L.)). *Journal of Animal Ecology*, British Ecological Society, Vol. 39, No. 2: 403-425.

Stoddart D. M. (1977). Water vole. In: *The Handbook of British Mammals* (Ed. by G. Corbet & H. N. Southern), Oxford: 196-204.

Stratchan R. (1997). *Water vole*. Whittet Books. London.

Strachan R. & Jefferies D.J. (1993). *The Water Vole Arvicola terrestris in Britain 1989-1990 : Its Distribution and Changing Status*. Vincent Wildlife Trust. Ledbury. U.K.

Strachan R. & Moorhouse T. (2006). *Water vole conservation handbook*. Environnement agency, second edition, Wildlife conservation Research Unit, 131 p.

Telfer S. (2000). *Dispersal and Metapopulation Dynamics in Water Voles*. PhD thesis, University of Aberdeen.

Telfer S., Holt A., Donaldson R., Lambin X. (2001). Metapopulation processes and persistence in remnant water vole populations. *Oikos* 95: 31-42.

Telfer S., Piertney S.B., Dallas F.J., Stewart W.A., Marshall F. (2003). Parentage assignment detects frequent and large-scale dispersal in water voles. *Molecular Ecology* 12: 1939-1949.

Thissen J., Bal D., Longh H. de, van Strien A. (2009). The 2006 national Red list of mammals of the Netherlands and a UICN Regional Red List. *Lutra* 52 (1): 23-35.

Thissen J. & Hollander H. (1996). Status and distribution of Mammals in the Netherlands since 1800. *Hystrix* 8 (1-2): 97-105.

Trutat E. (1878). Catalogue des mammifères des Pyrénées. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 12: 95-102.

UICN France, MNHN, SFEPM, ONCFS (2009). *La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Mammifères de France métropolitaine*. Paris, France, 12 p.

Ventura J. (2002). *Arvicola sapidus* Miller, 1908. Rata de agua. *In*: *Atlas de los mamıferos terrestres de España (eds Palomo LJ, Gisbert J)*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU, Madrid: 362-365.

Ventura J. & Gosalbez J. (1987). Reproductive biology of *Arvicola sapidus* (Rodentia, Arvicolidae) in Ebro delta (Spain). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 52: 364-371.

Ventura J. & Gosalbez J. (1990). Caraceristicas de los pelajes y las mudas en *Arvicola sapidus* (Rodentia, Arvicolinae). *Doñana Acta Vertebr*. 17 (1): 3-15.

Ventura J., Gosàlbez J., López-Fuster M.J. (1989). Trophic ecology of *Arvicola sapidus* Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae) in the Ebro Delta (Spain). *Zoologischer Anzeiger*, 223 (5/6): 283-290.

Ventura J. & Sans-Fuentes M. (1997). Geographic variation and divergence in nonmetric cranial traits of *Arvicola* (Mammalia, Rodentia) in Southwestern Europe. Zeitschrift für Säugetierkunde, 62: 99-107.

Wooddall P.F. (1993). Disperson and habitat preference of the water vole (*Arvicola terrestris*) on the River Thames. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 58: 160-171.

Woodroffe G. (1988). *Ecology of Riverside Mammals in the North York Moors National Park*. M. Phil. Thesis University of York.

Woodroffe G., Lawton J., Davidson W. (1990). Patterns in the production of latrines by water voles (*Arvicola terrestris*) and their use as indices of abundance in population surveys. *Journal of Zoology*, 220: 439-445.

Wust Saucy A.G. (1998). *Polymorphisme génetique et phylogéographie du campagnol terrestre Arvicola terrestris*. PhD Thesis, Université de Lausanne.

Wust Saucy A.G., Hausser J., Taberlet P., Saucy F. (1998). Phylogeography of the vole *Arvicola terrestris* as revealed by mtDNA: the role of historical factors. *In*: *Euro - American Mammal Congress, Santiago de Compostela*: 273.

Yakovleva T., Bazhan N., Makarova E. (1997). Effects of food deprivation in early pregnancy on the development of ovaries and adrenals in female progeny of the water Vole (*Arvicola terrestris*). *Comp. Biochem. Physiol.* 116c (1): 103-109.

Zejda J. & Zapletal M. (1969). Habitat requirements of the water vole (*Arvicola terrestris* Linn.) along water streams. *Zoologické Listy* 18: 225-238.

Remerciements

Ce travail pour la connaissance commune n'aurait pas pu être réalisé sans la contribution essentielle d'un grand nombre de personnes, sur le terrain et dans les bureaux. Que toutes ces personnes soient ici remerciées chaleureusement.

Merci à toutes les structures ayant relayé l'enquête :

Groupe Mammalogique d'Auvergne, Groupe Mammalogique Breton, Groupe Mammalogique Normand, Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin, Groupe d'Etude des Mammifères de Lorraine, CPIE Gers, CPIE Oise, CPIE Collines normandes, CPIE Brenne, PNR Marais Poitevin, PN Ecrins, PNR Landes de Gascogne, PNR Anjou-Touraine, PNR Monts d'Ardèche, CREN Aquitaine, LPO Aquitaine, LPO Champagne-Ardenne, LPO Aveyron, LPO Anjou, LPO Franche-Comté, LPO Provence-Alpes-Côte d'Azur, LPO Charente-Maritime, LPO Drôme, LPO Vendée, Mayenne Nature Environnement, Mille Traces, Sarthe Nature Environnement, Nature Environnement 17, NaturEssonne, Nature Midi-Pyrénées, Picardie Nature, Vienne Nature, Perche Nature, Nature 18, Deux-Sèvres Nature Environnement, Les Naturalistes Vendéens, Charente Nature, Sologne Nature Environnement, Loiret Nature Environnement, Eure-et-Loir Nature, Loir-et-Cher Nature, Naturalistes de Champagne-Ardenne, Haute-Saône Nature Environnement, GREGE, SEPANT, SEPANSO, Lot Nature, Gard Nature, Cistude Nature, Centre ornithologique d'Île-de-France, Association lozérienne pour l'étude et la protection de l'environnement, Société d'histoire naturelle d'Autun, RNN Courant d'Huchet, RNN Marais de Bruges, RNN Etang noir, RNN la Mazière, RNN Grand-Pierre-et-Vitain, RNR Polder de Sébastopol, Maisons de la Loire du Loir-et-Cher et d'Indre-et-Loire, CORA Faune Sauvage, FRAPNA, Réseau Mammifères ONF, AAPO Pont de Gau, Gère Vivante.

Merci à toutes les personnes ayant réalisé des prospections :

1100 transects prospectés : Pierre Rigaux. **200 à 600 transects prospectés :** Blandine Collet, Cassandra Marinosci, Céline Roubinet, Charlène Dupasquier, Charlotte Randon, Coline Bouit, Emmanuelle Mirouze, Florine Auvity, Marion Chalbos, Miléna Georgeault, Nicolas Mangez. **50 à 200 transects prospectés :** Amélie Fauvel, Anne-Lise Bartalucci, Aurélie Pautas, Aymeric Mionnet, Bastien Thomas, Clément Buffel, Charley Chancelier, Elsa Faugère, Etienne Braure, François Léger, François Thommes, Jacques Maguin, Jean-Marin Desprez, Kévin Curtil, Laetita Halliez, Léa Christianne, Léonard Vèque, M. Roger, Nicolas Legrand, Pascal De Tourris, Pauline Lahaye, Quentin Delorme, Romain Barbance, S. Rivière, Sabrina Leroye, Séveine Trouillet, Simon Barbier, Thomas Ruys, Xavier Grémillet. **10 à 50 transects prospectés :** Adrien Rey, Anne-Laure Triolet, Anne-Sophie Gadot, Aude Raiffe, Aurélie Guy, Bruno Manilla, Diane-Laure Sorrel, Edouard Lhomer, Elodie Crance, Emilie Andrieu, Emmannuelle Hembert-Jacquot, Erna Fontein, Etienne Dupoux, Fabier Branger, Fabrice Landré, Franck Simonnet, François Fève, François Hervieu, Kévin Barré, Julien Penvern, Laurent Mercier, Louise Migdley, Ladislas Biegala, Lucile Béguin, Magali Trille, Michelle Rémond, Nicolas Loncle, Nicolas Cheneval, Nicolas Souvignet, Norbert Delmas, Pascal

Brouet, Paul Monin, Rawdon O'Connor, Samuel Talhoet, Sophie Hermeline, Stéphane Blin, T. Dubos, Tanguy Dufresne, Thomas Hermant, Thomas Jazeix, Vanessa Lefebvre, Vincent Poirier, Yann Lebecel, Yohan Charbonnier. **1 à 10 transects prospectés :** A. Lansard, Aleix Rommens, Arsène Morin, Benoît Le Flao, Boris Prouf, Boris Varry, Baudoin Gallego, Bruno Cargneluti, Caroine Beyssey, Charlène Vielet, Catherine Bout, Charles Lemarchand, Cédric Ballagny, Claire Paquereau, David Taunay, E. Courtois, Fabien Huble, François Feve, François Marchalot, G. Bailleul, Gilles Garima, Grezes, Gwenn Bailleuil, Jean-François Noblet, Jean-Michel Catil, Joachim Caradot, Laurent Malthieux, Laurent Piquet, Ludovic Fleury, Lambert, Lydie Maguin, Marc Marsonnaud, Marie-Odile Durand, Maxime Moliina, Mélanie Galaup, Mélanie Giraud, Muriel Hochard, Nathalie Rebeyrol, Nicolas Duffau, Olivier Matton, Olivier Mieulet, Olivier Lanuque, Philippe Maillet, Philippe Tinat, Raphaël Deprez, Romain Riols, Romary Courtois, S. Michel, Stéphan Oleszczinski, T. Blanc, Thomas Le Campion, Thibaut Mendoza, Thomas Lheureux, Yannick Bellanger, Yvan Martin.

Merci à toutes les personnes ayant participé aux campagnes de capture SFEPM :

Alice Renaud, Anne-Claire Vuillame, Aymeric Mionnet, Blandine Collet, Céline Roubinet, Emilie Génelot, Florence Pontier, Guénaël Hallart, Jacques Maguin, Jean Chevallier, Manon Batista, Marion Chalbos, Pierre Bonneau, Pauline Lahaye, Simon Barbier, Simon-Pierre Babski, Thomas Hermant, Yann Lebecel, Yvan Bonneau, et toutes les personnes des équipes du Groupe Mammalogique Normand, de la LPO Champagne-Ardenne et de Picardie Nature.

Merci aux centaines de personnes ayant transmis des données de présence de campagnols aquatiques et qui ne peuvent être nommées ici.

Pour le traitement statistique des données, merci à Thibaut Couturier et Aurélien Besnard. Pour la réflexion à la conception du protocole, merci à François Poitevin. Pour leur aide à la saisie des données, merci à Céline Favier, Damien Pagès et Sabine Boursange. Pour son aide dans la recherche bibliographique, merci à Patrick Brunet-Lecomte. Merci à tous les photographes ayant mis à disposition leurs photos utilisées dans ce document. Merci à Sébastien Garcia pour la mise en page de la couverture, et à Rémi Collange pour celle du résumé. Merci à François Moutou et à Andrea Fernández de Cosa pour la traduction du résumé, et à Maria Bertilson pour sa relecture. Pour la relecture générale du document, merci à Etienne Ouvrard et à Madline Reynaud. Merci à Jean-François Noblet pour son soutien, et à toutes les personnes ayant contribué d'une manière ou d'une autre à l'enquête et à la protection des campagnols aquatiques. Merci à Solenne Müller pour la réalisation de la boite pédagogique sur les crottes de rongeurs semi-aquatiques.

Pour leur soutien financier, merci au Ministère de l'écologie, à la DREAL Languedoc-Rousillon et aux financeurs des structures naturalistes locales ayant contribué à l'enquête.

Pour le soutien de la SFEPM, merci à son président Stéphane Aulagnier. Pour le suivi financier à la SFEPM, merci à son trésorier Christian Arthur. Pour l'animation par la SFEPM, merci à ses chargées de communication Dominique Pain-Solomas et Jihane Hafa.

Annexes

- Annexe n° 1 : Protocole de l'enquête et fiche de relevés
- Annexe n° 2 : Exemple d'autorisation départementale de capture
- Annexe n° 3 : Communiqué de presse SFEPM du 8 octobre 2012

© Jean Chevallier

Annexe n° 1 :
Protocole de l'enquête

S
F
E
P
M

Enquête nationale
Campagnol amphibie *(Arvicola sapidus)*

Le campagnol amphibie *Arvicola sapidus* est un rongeur inféodé aux zones humides, aux berges des cours d'eau, des mares, des étangs et des lacs. Sa répartition mondiale est limité à la Péninsule Ibérique et à la France métropolitaine où il est présent au sud-ouest d'une ligne reliant la Somme à l'Isère puis aux Alpes-Maritimes. De nombreux mammalogistes, dont le témoignage a été recueilli en particulier par une enquête lancée par Jean-François Noblet, font état d'un déclin voire d'une disparition du campagnol amphibie d'un certain nombre de sites ou de cours d'eaux dans plusieurs régions en France. Les mêmes phénomènes de régression seraient constatés en Espagne et au Portugal. Les causes de ce déclin annoncé ne sont pas nettement identifiées. On cite principalement les campagnes d'empoisonnement des rats, ragondins, rats musqués, la concurrence avec le rat musqué et le ragondin, la concurrence et la prédation par le rat gris *Rattus norvegicus* et dans certaines régions le vison d'Amérique *Mustela vison*, et enfin la dégradation voire la disparition de son habitat (drainage, assèchement des zones humides, rectification des cours d'eau, entretien drastique des végétaux des berges...). L'European Mammal Assessment avance une estimation d'un déclin de 10 à 20 % ces dix dernières années (http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/ema/species/arvicola_sapidus.htm).

La situation de l'espèce apparaît cependant très variable d'une région à l'autre ; elle semble encore relativement commune dans certains secteurs. Néanmoins la répartition précise, l'état des populations et leur niveau de fragmentation restent extrêmement mal connus. Le campagnol amphibie n'est doté d'aucun statut de protection. Le Muséum National d'Histoire Naturelle classait en 1994 le campagnol amphibie comme étant une espèce « pouvant être considérée comme en danger, vulnérable ou rare, mais à propos de laquelle le manque d'information ne permet pas de confirmer ou d'infirmer le statut ». Ce statut pourait néanmoins être révisé prochainement. Le campagnol amphibie est classé depuis 2007 par l'UICN européenne (Union pour la Conservation de la Nature) dans la catégorie « quasi-menacé (NT)» sur la liste rouge européenne des espèces menacées. Cette évaluation devrait remplacer prochainement celle indiquée dans la liste rouge mondiale qui classe encore l'espèce dans la catégorie "faible risque - proche de la catégorie vulnérable". Le classement des espèces sur la liste rouge de l'UICN s'appuie sur des critères précis relatifs à l'aire de répartition et/ou au risque d'extinction. Le reclassement éventuel du campagnol amphibie dans la catégorie « espèce vulnérable » nécessite l'apport d'une argumentation chiffrée sur son

éventuel taux de déclin, taux qui doit être supérieur ou égal à 30% pour l'UICN. Peut-on actuellement chiffrer ce déclin ?

L'ensemble de ces constatations nous a amené à réfléchir sur la mise en place d'un protocole d'enquête permettant d'estimer la distribution précise du campagnol amphibie en France. A partir de ce référentiel, il devrait être possible d'évaluer à court ou moyen terme l'évolution de la population française. Les objectifs de cette enquête sont donc multiples :

- Estimer l'aire réellement occupée par l'espèce en France, et son niveau de fragmentation.
- Mettre en évidence et estimer précisément l'évolution des populations (déclin, augmentation, stabilité) à court et moyen terme.
- Améliorer la connaissance sur les exigences écologiques de l'espèce dans différents écosystèmes et dans différentes régions géographiques, afin d'être en mesure de proposer des actions de conservation.

L'enquête est basée sur la participation bénévole des naturalistes dans l'ensemble de l'aire de répartition française de l'espèce et sur la coordination locale par les différentes associations naturalistes et de protection de l'environnement, ou autres organismes. Outre les résultats du traitement à l'échelle nationale des informations apportées par l'enquête, celle-ci doit évidemment permettre l'amélioration des connaissances régionales et locales sur l'espèce ; à ce titre, la mise en place et le suivi de l'enquête à l'échelle locale sont effectués par les différentes associations locales à qui les participants sur le terrain retournent toutes leurs données et leurs résultats.

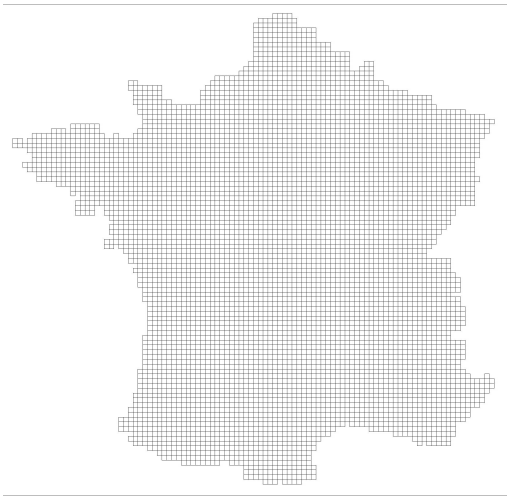
Les modalités et le protocole présentés ici sont en premier lieu à destination des naturalistes susceptibles d'organiser la mise en place de l'enquête et la "formation" éventuelle des participants ; l'ensemble des précisions "techniques" apportées ici ne sont pas à maîtriser systématiquement par tous les participants sur le terrain !

PROTOCOLE

● Période de réalisation de la 1ère campagne : printemps-été 2008.

● Méthode générale :
- Mise en place de carrés-échantillons de 10x10 km répartis dans l'ensemble de la zone de présence française de l'espèce.
- Dans chacun de ces carrés, réalisation au printemps-été 2008 d'une campagne de prospection de 20 tronçons de 100 mètres de cours d'eau, et recueil de renseignements sur le faciès de ces sites.
- A court et moyen terme (5-10 ans) et en fonction des résultats de la première campagne, réalisation d'une deuxième campagne sur les mêmes carrés.

● Choix du maillage :
Les carrés-échantillons sont placés sur un maillage 10x10 km préalablement défini en coordonnées Lambert II étendu-Méridien de Paris pour l'ensemble de la France.



Ce maillage est défini de la manière suivante : les intersections des mailles sont positionnées par les coordinateurs tous les 10 000 m à partir de l'origine, en système Lambert II étendu. Ainsi les intersections des mailles ont des coordonnées « rondes » au mètre près, tous les 10 000 m (exemple X : 430 000 m / Y : 5 170 000 m).

Le système Lambert II étendu présente l'avantage de couvrir l'ensemble de la France sans transition de fuseau (contrairement à d'autres systèmes tels que UTM). Ce

crue très récente). *cf. le petit guide joint : « Traces et indices du campagnol amphibie ».* Il est très fortement recommandé aux prospecteurs n'étant pas familiarisés avec le campagnol amphibie de se rapprocher préalablement de personnes habitués à l'espèce (stages de découvertes, sorties en groupes etc...Contacter les associations locales) ; la détermination des traces et indices de présence du campagnol amphibie est à la portée de tout un chacun dès lors qu'on a déjà eu quelques contacts avec l'espèce.

! En Picardie et peut-être ailleurs dans le nord de la France, attention à la confusion possible avec la forme aquatique du campagnol terrestre (*Arvicola terrestis terrestris*), forme à l'écologie très proche d'*A. sapidus* et dont les limites de la répartition française sont mal connues.

La recherche s'effectue en écartant systématiquement la végétation herbacée de manière à découvrir les crottes et les crottiers sur toute la longueur du tronçon. On considère que l'absence de découverte de crottes à l'issue d'une recherche assidue nous renseigne sur l'absence de campagnol amphibie le long du tronçon considéré. A l'issue de la prospection d'un tronçon, le campagnol amphibie est donc noté "présent" ou "absent" sur le tronçon.

- A l'issue de la prospection de chaque tronçon, remplir une fiche de renseignement (*cf.* fiche jointe).

● Temps de réalisation d'un carré-échantillon :
Temps estimé : 5-12h de terrain (1 à 4 demi-journées).
Un carré peut-être partagé entre plusieurs prospecteurs.

● Restitution des résultats :

- Les 20 fiches de renseignements et la carte du carré avec la localisation des tronçons numérotés sont à retourner au coordinateur local. Ainsi pour chaque carré-échantillon, on aura le nombre de tronçons positifs et de tronçons négatifs. L'absence de tronçon positif dans le carré-échantillon ne peut permettre de conclure de manière certaine que l'espèce est absente du carré, mais que la probabilité de sa présence est très faible. Dans le cadre de l'enquête, un carré 10x10 sera considéré comme « positif » s'il y a au moins un tronçon positif, et « négatif » dans le cas contraire.

- Les coordinateurs locaux conservent une copie des fiches de renseignements et des cartes, et en retournent un exemplaire au coordinateur national (Pierre Rigaux, coordonnées ci-dessous).

A partir de ces données, une probabilité de présence pourra être calculée dès la première année, et l'aire occupée par l'espèce pourra ainsi être précisée avec des intervalles de confiance. De plus on pourra calculer si le nombre de carrés 10x10 prospectés est suffisant pour permettre d'estimer un pourcentage d'évolution de la population (déclin, augmentation ou stabilité) à court terme. Ces analyses seront réalisées avec l'aide du laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés du CNRS de Montpellier (Aurélien Besnard et Françoise Poitevin, coordonnées ci-dessous).

S F E P M

ENQUÊTE NATIONALE CAMPAGNOL AMPHIBIE *(Arvicola sapidus)*

Fiche de prospection (une seule fiche par tronçon)

A retourner au coordinateur régional

Contact national : Pierre Rigaux 06 84 49 58 10 prl.rigaux@laposte.net

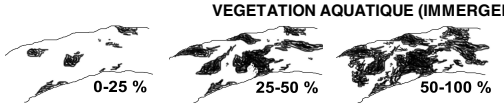
Nom de l'observateur :	
Bassin hydrographique :	
Sous-bassin hydrographique :	
Coordonnées du carré 10x10 (centre en Lambert II étendu) :	
Numéro du tronçon (n°1 à 20) :	
Coordonnées géographiques du tronçon (facultatif) :	
Département :	
Commune :	
Lieu-dit :	
Date :	

1 seule croix par case grise

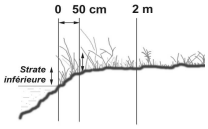
TYPE DE TRONÇON

Rivière, ruisseau	→	Profondeur	< 50 cm		0-50 cm
Canal, chenal, fossé, drain	→		> 50 cm		50 cm - 1 m
Etang, lac, mare				Largeur	1-2 m
ZH sans cours d'eau défini	→	*Préciser :*			2-5 m
					> 5 m

VEGETATION AQUATIQUE (IMMERGEE OU EMERGE)

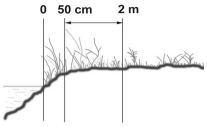


Absente	
0-25 % de la surface du lit	
25-50 % de la surface du lit	
50-100% de la surface du lit	



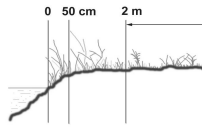
BERGES DE 0 A 50 cm DE L'EAU : végétation dominante dans la strate inférieure (entre 0 et 50 cm de haut)

	RIVE GAUCHE	RIVE DROITE
Végétation herbacée hygrophile* > 30 cm de haut		
Végétation herbacée non hygrophile > 30 cm de haut		
Végétation herbacée < 30 cm de haut, ou éparse, ou sol nu		
Végétation buissonnante		
Autre (préciser) :		



BERGES DE 50 cm A 2 m DE L'EAU : milieu dominant

	RIVE GAUCHE	RIVE DROITE
Prairie non humide, ou autre végétation herbacée non hygrophile*		
Prairie humide, zone humide diverse		
Végétation ligneuse (buisson, bois...)		
Culture (préciser)		
Zone urbanisée (chemin, bâtiment...)		



ENVIRONNEMENT DE 2 m A 100 m DE L'EAU : milieu dominant

	RIVE GAUCHE	RIVE DROITE
Prairie à végétation non hygrophile*		
Prairie humide, zone humide		
Grande culture		
Lande buissonnante, bois		
Zone urbanisée		
Autre (préciser) :		

Campagnol amphibie		**Traces et indices d'autres espèces** *(plusieurs réponses possibles)*					
Présent		Campagnol "type agreste"		Rat musqué		Castor	
Absent		Rat gris = Surmulot		Ragondin		Loutre	
		Autre *(préciser)* :					

Remarques (facultatif) :

** végétation herbacée = sans bois (au contraire des buissons même bas). * hygrophile = des milieux humides*

Annexe n° 2 :
Exemple d'autorisation départementale de capture

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

PRÉFET
DE L'AUBE

Copie certifiée conforme à l'original

Autorisation préfectorale relative à des espèces
soumises au titre 1er du livre IV du code de l'environnement
relatif à la protection de la faune et de la flore.

Nom ou dénomination et forme juridique du bénéficiaire de l'autorisation	Pierre RIGAUX (SFEPM)
Nom des mandataires	Les bénévoles de la SFEPM sous la responsabilité du bénéficiaire
Adresse	Les rives d'Auron 18000 BOURGES

EST AUTORISÉ À
CAPTURER-MARQUER- RELÂCHER-PRELEVER-TRANSPORTER-DETENIR-UTILISER-DETRUIRE
(échantillons de matériel biologiques : poils,....)
dans le département de l'Aube

SPÉCIMENS VIVANTS de Mammifères

DE L'ESPÈCE (NOM SCIENTIFIQUE)	NOM COMMUN ET QUANTITÉ	DESCRIPTION
Arvicola sapidus	Campagnol amphibie 5 à 30 individus (mâles ou femelles)	Inventaire de population, étude génétique, étude biométrique.

CONDITIONS PARTICULIÈRES :
- Un rapport détaillé sera adressé à la DREAL Champagne-Ardenne, au plus tard 2 mois après la fin des opérations,
- les protections sanitaires nécessaires seront prises afin d'éviter certains problèmes pathologiques (dont chytridiomycoses - voir protocole sanitaire joint à mettre en œuvre),
- les mandataires seront formés aux captures et aux protocoles sanitaires,
- la présente autorisation ne dispense pas M. Pierre RIGAUX d'autres accords ou autorisations nécessaires à la réalisation des opérations.

Original conservé : Direction Régionale de l'environnement, de l'Aménagement et du Logement. Copie à : -M. le Préfet de l'Aube, -M. le directeur départemental des territoires de l'Aube, -M. le Commandant du Groupement de la gendarmerie de l'Aube, -M. le chef du Service départemental de l'O.N.C.F.S. de l'Aube, -M. le Directeur de l'agence de l'ONF Aube-Marne, -M. le chef de la brigade départementale de l'ONEMA de l'Aube, -Copie conforme au bénéficiaire de l'autorisation.	**Autorisation valable en 2014 et 2015.**	Fait à CHALONS-EN-CHAMPAGNE, le 22 avril 2014 Pour le préfet et par délégation, Pour le directeur régional de l'environnement, de l'aménagement et du logement, par subdélégation le chef du service des milieux naturels, Nicolas SORMIN-PETIT

Annexe n° 3 :
Communiqué de presse SFEPM du 8 octobre 2012

Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères
& l'association Nature & Humanisme

Communiqué de presse
08/10/2012

Le Campagnol amphibie enfin protégé en France

© Pierre Rigaux

Plus d'informations :

*« **Le Campagnol amphibie : un rongeur entre deux eaux** », une nouvelle brochure de 16 pages éditée par la SFEPM*

*Toujours disponible : « **Sauvons le Campagnol amphibie** », une brochure de 24 pages éditée par Nature&Humanisme*

CONTACTS PRESSE

Pierre Rigaux
Jean-François Noblet

SFEPM (Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères)

c/o MHN
Les Rives d'Auron
18 000 Bourges
Site : www.sfepm.org
Mail : sfepm@wanadoo.fr
Tél. : 02 48 70 40 03

Le Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*) vient d'être classé dans la catégorie des espèces protégées par la loi en France.

Cette décision publiée le 06/10/12 au Journal Officiel a été prise par l'arrêté du 15/09/12 cosigné par le MEDDE (Ministre de l'Ecologie, du Développement Durable et de l'Energie) et le MAAF (Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt), modifiant l'arrêté du 23/07/07 relatif aux mammifères terrestres protégés.

Le classement du Campagnol amphibie est une nouvelle importante qui intervient après plusieurs années d'études menées par la SFEPM et l'association Nature & Humanisme avec les spécialistes de cette espèce, constatant sa vulnérabilité. Autrefois cité comme étant très commun, le Campagnol amphibie parait avoir connu un déclin préoccupant dans les dernières décennies. Il est dorénavant interdit de détruire cet animal et son habitat.

Le Campagnol amphibie est un petit rongeur vivant sur les berges de certains étangs et cours d'eau. Mesurant une vingtaine de cm de long et doté d'un pelage brun très dense, il nage et plonge parfaitement. Sa discrétion, sa faible abondance et son absence d'impact sur les activités humaines font qu'il passe généralement inaperçu. Sa répartition mondiale est limitée à une partie de la péninsule ibérique et de la France, au sud-ouest d'une ligne reliant les Hautes-Alpes à la Somme.

Les principales menaces pesant sur le Campagnol amphibie sont la dégradation de son habitat (« entretien » trop intensif et artificialisation des bords de cours d'eau), la prolifération de certaines espèces introduites (Rat musqué, Rat surmulot, Vison d'Amérique), et enfin la destruction directe et involontaire lors de la lutte non sélective contre les espèces introduites.

Afin que la protection du Campagnol amphibie devienne effective, il est désormais indispensable que l'espèce soit prise en considération par les acteurs de la gestion des milieux naturels et agricoles, ainsi que par les piégeurs. Dorénavant le Campagnol amphibie devra être pris en compte dans tout projet d'aménagement concernant les milieux aquatiques continentaux et les zones humides.