



HAL
open science

Campagnols cycliques : Un demi-siècle de recherches

Alain Butet, Francois Spitz

► **To cite this version:**

Alain Butet, Francois Spitz. Campagnols cycliques : Un demi-siècle de recherches. *Revue d'Écologie*, 2001, 56 (4), pp.353-372. hal-03530069

HAL Id: hal-03530069

<https://hal.science/hal-03530069>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

CAMPAGNOLS CYCLIQUES : UN DEMI-SIÈCLE DE RECHERCHES

Alain BUTET¹ & François SPITZ²

SUMMARY

Numerous microtine populations show important cyclic fluctuations of density which have aroused many scientific works, mostly since the fifties. Intrinsic mechanisms (density-dependence, genetic selection) and extrinsic mechanisms (predation, interaction with trophic resources) were both involved for building hypotheses. The present paper gives a survey of the different investigations developed in this field and a review of the mechanisms supposedly involved in population fluctuations. As a conclusion we try to build a synthetic diagram showing the place and the role of the various regulating factors, and their interactions.

RÉSUMÉ

Les populations de nombreuses espèces de campagnols montrent des fluctuations importantes à caractère cyclique qui ont suscité de nombreux travaux de recherche, surtout depuis les années 1950. Les hypothèses de recherche ont porté aussi bien sur des facteurs de régulation tant intrinsèques (mécanismes dépendant de la densité, sélection génétique) qu'extrinsèques (action des ressources ou des prédateurs). Nous nous proposons dans cette synthèse de faire un récapitulatif des démarches de recherche qui ont gravité autour de ce thème en passant en revue les mécanismes supposés être la cause des fluctuations des populations. Nous tentons *in fine*, dans un schéma synthétique, de réévaluer le rôle des principaux facteurs de régulation selon les phases du cycle d'abondance et de montrer la complexité de leurs interactions.

INTRODUCTION

Parmi les phénomènes biologiques complexes dont la science n'a pas encore achevé la résolution, les fluctuations d'abondance des animaux, et singulièrement des rongeurs, ont été les plus anciennement citées dans les traditions orales ou écrites. Elton (1942) a été le premier à tenter une synthèse de cette histoire des relations entre l'homme et les pullulations. Quoique de nombreuses espèces de rongeurs puissent pulluler et que les oscillations de leurs populations puissent toutes revêtir, selon le temps ou le lieu, une importance dramatique pour

¹ UMR CNRS 6553 « Écobia », Université de Rennes 1, av. Gal. Leclerc, F 35042 Rennes cedex, France. e-mail : alain.butet@univ-rennes1.fr

² INRA, BP 27, F31326 Castanet Tolosan Cedex, France. e-mail : spitz@toulouse.inra.fr

l'économie ou la santé publique, l'attention dans les pays de l'hémisphère Nord, ainsi que les efforts des chercheurs, ont surtout porté sur les campagnols et apparentés, et ce depuis moins de 100 ans. En France par exemple, en mettant à part les observations remarquables de Gérard (1871) qui ont un intérêt historique indéniable (relevés des pullulations en Alsace depuis 1271 !), les observations biologiques approfondies sur les campagnols et les enquêtes en temps réel sur leurs pullulations ont commencé dans les deuxième et troisième décennies du XX^e siècle. Les scientifiques ont été particulièrement intrigués par les fluctuations de population, et par l'éventuelle régularité de celles-ci. On peut d'ailleurs se demander pourquoi les fluctuations de population étonnent, car c'est plutôt si les populations étaient constamment stables que l'on devrait s'étonner ! En 1863 déjà, Spencer (qui est connu par ailleurs pour être l'un des fondateurs du « darwinisme social », mais ce n'est par sur cet aspect controversé qu'il est cité par Elton, 1942) énonçait dans ses « Principes » qu'il y a toujours conflit entre « la tendance des espèces à s'accroître et les tendances antagonistes », qu'il n'y a jamais équilibre dans ce conflit et qu'en conséquence les populations fluctuent. Cette simple remarque est parfois oubliée ! Un examen attentif de la littérature montre toutefois (et c'est à l'honneur du bon sens de la majorité des chercheurs) que les tentatives d'explication ont porté, le plus souvent, non pas sur le simple phénomène des fluctuations, mais sur la causalité de leurs aspects extrêmes.

Les discussions entre spécialistes se sont développées d'abord entre 1950 (article cité en référence de J.J. Christian) et le début des années 70, au moment où le groupe « petits mammifères » du Programme Biologique International a terminé ses travaux sous la forme d'un colloque de synthèse et d'un ouvrage (Golley *et al.*, 1975). Cet ouvrage mettait en lumière une certaine lassitude à l'égard des éternelles discussions autour de « cyclic or not cyclic », au point que la cyclicité n'était même plus un critère de comparaison entre groupes d'espèces. Pourtant, dès l'année suivante deux réunions marquantes relançaient l'affaire des cycles : au mois de mars 1976, en Finlande, se tenait le « symposium on the biology of populations of the field vole *Microtus agrestis* » d'où est issu un numéro dédié d'*Oikos* (Stenseth, 1977a) ; au mois de juin, c'était, à Genève, la « Conférence conjointe FAO/OMS/OEPP (Organisation Européenne pour la Protection des Plantes) sur les rongeurs importants en agriculture et pour la santé publique » qui aboutissait elle aussi à un volume collectif (Mathys, 1977). Ces deux ouvrages (le premier plus spécialisé et plus fondamental, le second généraliste et plus appliqué) ont fait une part importante aux problèmes démographiques. On pouvait y noter en particulier la place accordée aux possibilités de la modélisation prédictive, même si des applications n'étaient présentées que pour *Microtus agrestis* (Stenseth 1977b et c) et *Microtus arvalis* (Spitz, 1977). Les fondements théoriques de la modélisation spatiale étaient également présentés (Stenseth, 1977d), ainsi que le problème des interactions multisécifiques chez les Campagnols (Myllymäki, 1977 ; Henttonen *et al.*, 1977).

Les petits mammifères herbivores cycliques montrent un certain nombre de caractéristiques communes : synchronisme des fluctuations pour une espèce donnée à l'échelle micro-régionale, variation géographique des modalités de fluctuations (par exemple gradient latitudinal tel qu'il est observé en Scandinavie), déclin spectaculaires suivant les pics de densité. Une abondante littérature a été consacrée à la description des invasions de lemmings (relatées depuis au moins le XVI^e siècle) à partir du premier papier de Collett (1878), pratiquement contemporain de l'ouvrage de Gérard, déjà cité (qui, lui, relatait les pullulations de *Microtus*

arvalis en Alsace), ou de la description par Elliott (1878) de pullulations de *Microtus agrestis* en Ecosse. On peut considérer qu'il s'agissait bien des premières descriptions sérieuses des pullulations. Tout en restant dans une optique naturaliste, elles posaient déjà (surtout celle de Collett) des questions toujours d'actualité, telles que la cyclicité, les variations régionales de l'occurrence du phénomène, et les causes des accroissements et des déclin.

L'émergence des théories sur les campagnols cycliques n'a pas eu lieu selon une progression logique. L'une des premières théories proposées (Christian, 1950) visait à expliquer l'effondrement de la population par un mécanisme physiologique à déterminisme social dérivé de l'« adaptation syndrome » (Selye, 1946). D'autres auteurs ont essayé de comprendre le cycle annuel, d'autres les rythmes pluriannuels, et ainsi de suite. Essayons, quoique cela ne soit pas facile, de comprendre le développement de ces travaux en évoquant d'une part les fondements théoriques proposés et d'autre part les mécanismes invoqués.

QU'ENTEND-ON PAR POPULATIONS CYCLIQUES ?

Une première discussion s'impose sur la notion même de cycle. En effet, si les pullulations ou invasions d'animaux étaient des phénomènes connus dès l'antiquité, l'idée que, dans certains cas au moins, il y ait retour quasi-périodique de ces phénomènes n'est pas apparue très tôt. Ainsi les observations historiques sur les invasions de campagnols en zone tempérée n'impliquaient pas de régularité (Gérard, 1871). Cependant Elton (1942), collationnant lui-même les données de nombreux auteurs pour la France, et pour 145 années où ces données sont relativement exhaustives, arrivait à la conclusion qu'il y avait eu récurrence à des intervalles le plus souvent de 5 à 7 ans. Il émettait quand même des doutes sur la validité de cette observation et énonçait déjà, à ce propos, les remarques qui sont apparues fondamentales par la suite : (1) de nombreuses pullulations passent inaperçues dans les annales car personne ne s'en est plaint ; (2) à chaque année de pullulation enregistrée, ce ne sont pas forcément les mêmes régions (donc les mêmes populations) qui sont concernées ; (3) les pullulations les mieux étudiées dans le passé (parce que les plus dommageables) se sont en réalité étalées sur deux ou trois ans. La difficulté et l'intérêt de distinguer entre des fluctuations périodiques et aperiodiques ont été bien soulignées dans l'abondante littérature concernant, par exemple, *Clethrionomys rufocanus* à Hokkaido (résumée par Krebs, 1997) et qui montrent, entre autres, l'intérêt de rechercher toutes les données, même très élémentaires, recueillies sur le long terme. Les microtinés de petite taille de la zone holarctique présentent un cycle biologique de base dont le pas de temps est annuel, calqué sur la reproduction dont l'intensité croît très fortement au printemps pour décroître progressivement de l'été à l'automne (nombre de populations montrent un arrêt hivernal de la reproduction). Les temps de gestation sont de l'ordre de la vingtaine de jours, la taille des portées est en moyenne de 6 jeunes et la vie reproductive des femelles de quelques mois seulement, tout ceci conduisant à des successions rapides de génération et à des variations numériques très brutales. L'ensemble de ces traits biologiques suggère de s'intéresser en priorité au cycle annuel quand on aborde la dynamique de population de ces espèces. Une autre piste, analysée par Knell (1998) pour les invertébrés, consisterait à analyser la démographie génération par génération, mais seule une minorité de travaux représentent cet angle de vue. Un schéma saisonnier

primordial découle naturellement de ces traits d'histoire de vie : croissance estivale des populations puis déclin hivernal. Les successions pluriannuelles de ce schéma de base se présentent cependant sous des formes multiples comme on le voit par exemple dans Golley *et al.* (1975) où est présenté un tableau synoptique des typologies démographiques connues chez les petits mammifères. Certaines populations présentent des fortes fluctuations du minimum annuel, les maximums annuels étant toujours relativement hauts, mais à des dates très différentes (Spitz, 1974) : on parle alors de pullulations chroniques (Delattre *et al.*, 1992, 1998). D'autres populations sont surtout marquées par d'énormes fluctuations du maximum annuel : ce sont les systèmes à pullulations épisodiques. D'autres ne présentent que des oscillations de faible amplitude et Delattre *et al.* (1992, 1998) les appellent systèmes stables (sous-entendu : à bas niveau). Finalement les systèmes à pullulations cycliques (ou quasi-périodiques) montrent à la fois des fluctuations fortes du minimum et du maximum annuel (Fig. 1). Dans ce dernier cas, l'intensité et la fréquence des pics d'abondance sont variables, mais leur période est souvent caractéristique d'une population donnée. On parle alors de cycles à 2, 3, 4 ou 5 ans par exemple. Le problème crucial dans ce genre d'approche est de pouvoir disposer de séries temporelles suffisamment longues pour valider la cyclicité. Par exemple Steen *et al.* (1990), travaillant sur l'exceptionnelle série chronologique (79 ans) de Wildhagen (1952) pour les pullulations de rongeurs en Norvège, ont montré qu'il avait existé des phases de cycles géographiquement synchrones et des phases sans aucune cyclicité. Se basant sur d'autres séries de plusieurs décennies, Hanski *et al.* (1993) et Turchin & Ellner (2000) ont montré que les fluctuations observées se rapprochaient, au moins dans certaines phases, d'un fonctionnement chaotique. Malheureusement, la plupart des banques de données ne dépassent pas la dizaine d'années et ne permettent pas de telles investigations.

À ce stade nous pouvons conclure que la notion de population cyclique n'est peut-être pas la plus importante pour les chercheurs (même si « fluctuations périodiques » semble central dans les termes mêmes de synthèses récentes telles que Stenseth *et al.*, 1998). La question de fond serait plutôt : « comment la fluctuation saisonnière d'une population locale, calquée sur son histoire de vie, peut-elle aboutir, régulièrement ou non, à des variations massives, locales ou généralisées ? ». On peut aussi retourner la question en se demandant : « nous intéresserions-nous aux cycles s'ils ne se traduisaient pas par des variations massives ? »

THÉORIES ET MÉCANISMES

Nous avons dit que les populations de campagnols se caractérisent par un patron saisonnier simple. Il suffit d'introduire un tout petit peu de densité-dépendance dans ce schéma (par exemple, dire que la reproduction s'arrête d'autant plus tôt que la densité est plus élevée) pour produire des fluctuations pluriannuelles. C'est une première théorie de densité-dépendance directe. Diverses variantes (qui ont trait aux mécanismes) concernent le délai d'action de la densité-dépendance. Une théorie plus complexe, mais popularisée très tôt (celle connue sous le nom de théorie de Chitty) implique que la densité-dépendance passe par la sélection de génotypes particuliers.

Un second groupe de théories postule que la population fluctuante est affectée par des causes externes de façon indépendante du niveau de densité de cette

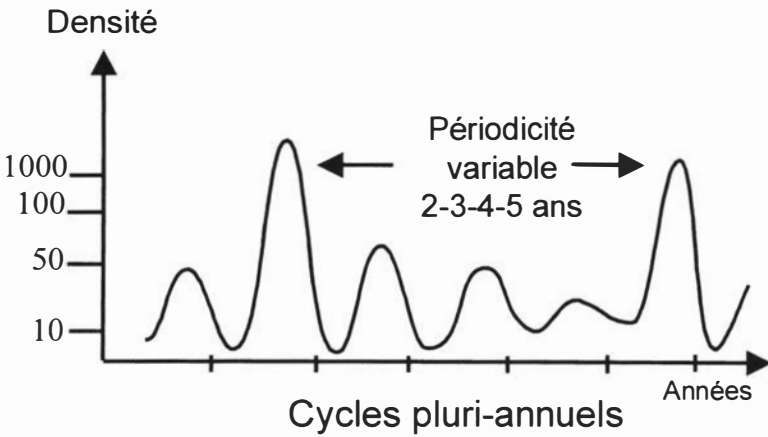
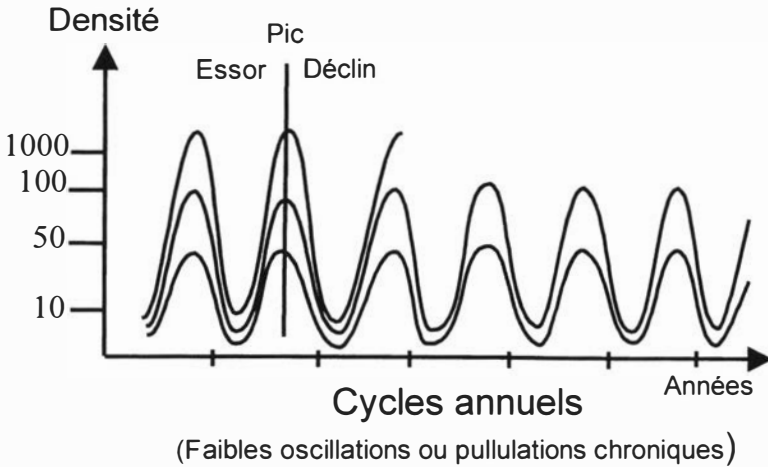


Figure 1. — Description schématique des modalités de fluctuation dans les populations de campagnols.

population. Cela peut concerner en fait deux ensembles d'hypothèses : d'une part celles qui posent que, face à un facteur externe quelconque (en général la ressource trophique) la population réagit indépendamment de sa densité actuelle ou passée, d'autre part celles qui posent que le facteur externe n'est pas (ou n'est que partiellement ou temporairement) affecté par la densité actuelle ou passée de la population (qu'il s'agisse de la ressource trophique ou de la prédation). Enfin, parallèlement à ces théories, il faut souligner le développement de la notion que la dynamique d'une population n'est pas un événement local, mais se produit dans un espace étendu, hétérogène dans lequel cette dynamique a sa propre configuration spatiale.

Les mécanismes mis en avant dans ces divers cadres théoriques sont multiples. En effet le résultat final (la densité de population en un lieu) peut être

affecté par la survie, la dispersion, la natalité, chacun de ces paramètres étant sous la dépendance de multiples facteurs internes et externes dont beaucoup ont été impliqués dans les hypothèses proposées.

Les deux grands ensembles théoriques que nous avons cités (causalité intrinsèque, causalité extrinsèque) ne se sont pas toujours côtoyés de façon paisible. Il y eut les controverses sur le rôle de la prédation dans les années 60 et 70 (Krebs, 1964 ; Pearson, 1966 ; Fuller, 1967 ; Pitelka, 1973). Puis, alors que Stenseth (1985) avait déjà souligné que les modèles de densité-dépendance directe sont « the most simple hypothesis for explaining the microtine cycles », le paradigme de la densité-dépendance a été fortement discuté, et parfois rejeté parce que non testable et donc inefficace (Krebs, 1991). Malgré tout cela, les chercheurs ont multiplié les hypothèses, et en premier celles dérivées de Chitty (1960) ou celles mettant en cause un facteur externe prépondérant (soit les ressources alimentaires, soit la prédation), avec une préoccupation fréquente, sinon constante : s'agit-il d'un facteur agissant en temps réel, ou avec délai ? Une revue relativement récente (Batzli, 1992) énumérait 22 hypothèses différentes. Des tentatives de consensus ont été faites encore récemment, par exemple au cours des Symposium Theriologicum successifs ou à d'autres occasions, mais, malgré l'optimisme de certains, il faut bien reconnaître que ces tentatives ont produit « plus de chaleur que de lumière » (Batzli, 1996). Chaque auteur a campé et campe encore sur ses positions comme en témoignent Hanski *et al.* (1993) qui concluent (dans un article sur la génération des cycles par un effet-retard de la prédation) : « our results add a critical piece to the growing evidence that the 3-5 year small mammal cycle in Fennoscandia and probably elsewhere is generated by delayed density-dependence as a result of specialist predators. No other hypothesis about the rodent dynamics has been formulated as a quantitative model and been successfully tested with field data ». Difficile d'être plus sûr de soi !

Nous nous attacherons à faire une synthèse de l'évolution des démarches autour de ces courants d'idées, artificiellement cloisonnés pour la clarté de l'exposé. Nous tenterons, sans prétendre à l'exhaustivité, de rendre compte de la diversité des démarches et de l'absence encore patente d'un modèle universel prédictif de ces phénomènes cycliques.

LES HYPOTHÈSES FONDÉES SUR LA CAUSALITÉ INTRINSÈQUE ET LA DENSITÉ-DÉPENDANCE

Comme nous l'avons vu, la relative régularité des phénomènes observés a conduit beaucoup d'auteurs à se tourner vers la recherche de mécanismes à dominante intrinsèque essentiellement densité-dépendants (Tamarin, 1985 ; Stenseth & Antonsen, 1988a et b ; Ostfeld *et al.*, 1993 ; Hornfeldt, 1994...). On a ainsi envisagé le couplage direct entre densité et régulations endocrines qui peut jouer sur la natalité *a priori* (retard de maturation) ou *a posteriori* (diminution de fertilité), ou bien sur la survie (par des voies pathologiques diverses ou par le biais de relations agonistiques), ou bien sur la dispersion (quand celle-ci est provoquée par l'incapacité à supporter le stress social). Christian (1950) a proposé la première hypothèse explicite en ce domaine, en suggérant que les interactions sociales, croissant avec la densité, conduisaient aux troubles que Selye (1946) avait regroupés sous le terme de « syndrome d'adaptation », et provoquaient suffisamment de mortalité pour que la population redescende à son niveau initial. Mais ce

schéma n'explorait qu'un seul mécanisme de densité-dépendance, démontré seulement en élevage avec des densités très élevées. Il n'expliquait pas pourquoi les niveaux de densité étaient si variables d'une population à une autre. En outre, il n'était nullement explicite pour comprendre les variations pluriannuelles des populations cycliques. Chitty (1952) est parti de données de terrain pour proposer une hypothèse qui, dans sa première présentation, était simplement une tentative d'explication d'une situation présente (l'effondrement hivernal) par l'effet de conditions adverses (la forte densité) sur les individus présents pendant une situation passée (le maximum précédent, quelques mois plus tôt). En somme une hypothèse de Christian « avec retard ». Chitty proposait explicitement que les relations agonistiques détérioraient la physiologie des femelles reproductrices, entraînant une mortalité accrue et une fertilité réduite de leurs descendants. Une proposition nouvelle a été faite par Chitty (1957). Partant de la publication de Dawson (1956) qui suggérait que l'hypertrophie de la rate (associée à une anémie) était génétiquement contrôlée, il a essayé de comprendre comment cette « condition délétère » n'avait pas été éliminée par la sélection naturelle. Sa proposition était que les homozygotes normaux étaient avantagés dans des conditions environnementales favorables, tandis que les hétérozygotes auraient eu un avantage sélectif lors des fortes densités. Cette première formulation a connu un franc succès, de nombreux développements, des tentatives de mise à l'épreuve expérimentales, mais aussi de nombreuses contestations. Le Duc & Krebs (1975) ont par exemple manipulé expérimentalement la fréquence allélique de la Leucine-aminopeptidase dans des populations sauvages de *Microtus townsendii* sans pouvoir montrer d'effet mesurable sur le comportement social et la densité de population. D'autres tentatives ont été menées pour déterminer si les disperseurs différaient des résidents sur le plan du polymorphisme enzymatique. Hilborn (1975), entre autres, avait ainsi défendu l'hypothèse d'une forte héritabilité du comportement de dispersion chez 4 espèces de campagnols mais Gaines & McClenaghan (1980) dans une synthèse critique de ces divers travaux concluent qu'il pourrait s'agir d'un simple « effet maternel », transmission comportementale sans support génétique. Au cœur de ses hypothèses, Chitty (1960, 1977) avait aussi émis l'idée qu'une sélection génétique favorisait les gros individus homozygotes en phase d'accroissement rapide dans les populations fortement cycliques. Cette manifestation connue sous l'appellation « d'effet Chitty » a d'ailleurs été relatée par la suite dans diverses études indépendantes et pour des espèces différentes de campagnols (Krebs *et al.*, 1969 ; Abramsky & Tracy, 1979 ; Cole & Batzli, 1979). Cependant l'effet Chitty fait défaut dans certaines études de populations cycliques comme celles sur *Microtus ochrogaster* (Gaines & Rose, 1976) ou sur *Microtus duodecimcostatus* (Paradis *et al.*, 1998). L'occurrence de gros individus a pu aussi être observée dans des populations non cycliques du Campagnol agreste (Agrell *et al.*, 1992). Enfin Lidicker & Ostfeld (1991) signalent l'apparition de ces individus à la fois dans des populations stables et cycliques de *Microtus californicus* ou indépendamment du niveau de densité. Des expérimentations (Gaines & Whittam, 1980) ont montré que les variations dans les fréquences alléliques se faisaient plutôt sous l'effet de forces non sélectives. Ceci ne doit pas faire sous-estimer le rôle important que la variabilité phénotypique individuelle peut jouer dans la dynamique des populations. Bjornstad & Hansen (1994) ont montré l'intérêt théorique de modèles basés sur des individus polymorphes. Avant et après eux, plusieurs travaux ont justifié ce point de vue : Boyce & Boyce (1988a, b et c) observent, chez *Microtus arvalis*, que les femelles solitaires produisent plus de

jeunes que les femelles groupées, mais celles-ci peuvent avoir globalement un avantage sélectif à cause d'une moindre dispersion des descendants en hiver ; le fait que les femelles solitaires sont majoritaires à forte densité peut donc contribuer au déclin de la population (cette étude est également une mise à l'épreuve de l'hypothèse de sélection de parentèle proposée par Charnov & Finerty, 1960). Heske & Bondrup-Nielsen (1990), par simulation, montrent qu'une population à forte densité-dépendance est stable, qu'une population à faible densité-dépendance est cyclique, et que les individus faiblement réactifs à la densité sont en mesure d'envahir une population stable et de la rendre cyclique. Batzli (1999) expose que l'existence de populations cycliques et non cycliques de *Clethrionomys rufocanus* à Hokkaido peut reposer sur des variations locales de la densité-dépendance liées au climat. Ostfeld *et al.* (1993) démontrent expérimentalement qu'il y a une réponse directe et immédiate de la reproduction à la densité, et que ce mécanisme est stabilisateur. Boonstra (1994) et Tkadlec & Zejda (1998) associent des changements de longévité et d'âge à la maturité sexuelle avec la phase de déclin. Inchausti & Ginzburg (1998) proposent un modèle fondé sur un effet maternel, c'est-à-dire la qualité individuelle transmise par la mère à ses descendants, en fonction des ressources dont elle a disposé.

Les mécanismes d'action de la densité-dépendance directe ne sont toujours pas exactement connus. Ostfeld *et al.* (1993) confirment expérimentalement l'observation faite sur de multiples espèces de campagnols que la reproduction faiblit ou s'arrête aux fortes densités, sans que la ressource végétale semble être en cause. En revanche, ces fortes densités expérimentales diminuent effectivement la ressource un ou deux mois plus tard, mais sans effet significatif sur la croissance et la maturation des jeunes. Parmi les mécanismes de la densité-dépendance indirecte, nous avons vu précédemment que ni le polymorphisme physiologique ou comportemental, ni l'effet maternel, n'ont pu être mis à l'épreuve de façon convaincante.

UN PROBLÈME D'INTERACTIONS TROPHIQUES

Très tôt (Lack, 1954) on voit se dégager des voies de recherches privilégiant les problèmes d'interactions trophiques comme mécanismes régulateurs : les fluctuations cycliques seraient déterminées par les prédateurs ou pilotées par les ressources alimentaires.

Considérant la place des petits mammifères dans les chaînes alimentaires, il était tout naturel de donner de l'importance à la prédation dans le déterminisme des cycles. Il est évident que la prédation est un facteur de régulation important et de nombreux auteurs se sont attachés à quantifier les taux de prédation supportés par les populations de petits rongeurs. Cependant, peu au départ se sont interrogés sur le rôle des prédateurs dans l'émergence des modalités cycliques. Ce constat trouve sa logique dans le fait que, conformément à leur place respective dans les écosystèmes, ce sont les proies, toujours dominantes en biomasse, qui induisent en premier les réponses des prédateurs (Butet & Leroux, 1993). Ce n'est que secondairement que l'action de ces derniers peut déterminer un pattern de fluctuation. Le caractère énigmatique des cycles chez les petits mammifères va pourtant susciter de nombreux travaux dans ce sens à partir des années 60.

Les premières hypothèses sur le rôle de la prédation dans les cycles de rongeurs ont donné lieu à une controverse rappelée dans la synthèse d'Andersson & Erlinge (1977). Pour certains, les prédateurs joueraient un rôle minimal dans les

cycles (Chitty, 1960 ; Krebs, 1964 ; Krebs & Myers, 1974 ; Lomnicki, 1995), alors que pour d'autres ils auraient un rôle prépondérant, thèse soutenue dès le départ par Pearson (1966). En fait deux tendances se sont fait jour au sein des « pro-prédateurs », les uns leur accordant un effet stabilisateur (Erlinge *et al.*, 1984 ; Korpimäki & Norrdahl, 1991) alors que d'autres au contraire leur reconnaissent un effet déstabilisateur en prolongeant les phases de déclin (Elton, 1942 ; Pearson, 1971 ; MacLean *et al.*, 1974 ; Fitzgerald, 1977).

Les travaux sur la prédation depuis les années 60 font ressortir deux types d'approche : l'une, expérimentale, intervenant directement sur la manipulation de la communauté prédatrice en place (Korpimäki & Krebs, 1996), l'autre, comparative, examinant les phénomènes de synchronisme cyclique entre espèces de petits mammifères (Ims & Steen, 1990) ou comparant les modalités de cycle d'une même espèce sous l'influence de communautés prédatrices variables selon la latitude (Hansson & Henttonen, 1985 ; Erlinge, 1987 ; Hanski *et al.*, 1994 ; Turchin & Hanski, 1997) ou les périodes historiques (Steen *et al.*, 1990).

Nous ne ferons pas état de toute la diversité de la littérature tant elle est fournie, notamment dans deux domaines : les études du comportement des campagnols face au risque de prédation, et les approches expérimentales. Ces dernières sont apparues indéniablement utiles pour comprendre en profondeur les subtilités des interactions proies-prédateurs, mais ne se révèlent pas toujours transposables à l'échelle paysagère ou régionale.

C'est probablement à la suite d'une publication de Hansson & Henttonen (1985), démontrant l'existence d'un gradient biogéographique de la cyclicité des campagnols (*Clethrionomys rufocanus* notamment) du nord au sud de la Scandinavie, que s'est développée la dialectique sur le rôle des prédateurs dans l'émergence des cycles. Une grande attention a été portée dès le départ au rôle des prédateurs spécialistes, débouchant sur l'hypothèse qu'un effet retard de la réponse numérique des petits mustélidés serait responsable des cycles sous les latitudes nordiques alors qu'en allant vers le sud, la réponse fonctionnelle (taux de prédation) d'autres prédateurs, plutôt généralistes, aurait un effet stabilisateur. En effet, la densité des spécialistes suit celle des proies avec un certain temps de latence alors que celle des généralistes n'est pas affectée par celle des campagnols (Hanski *et al.*, 1991). La réponse numérique différée des spécialistes serait la cause des oscillations. Le rôle des généralistes est plus complexe. Leur réponse numérique est généralement insignifiante mais leur réponse fonctionnelle (taux de prédation) en forme de « S » montre qu'ils ne se focalisent sur ces proies que lorsque leur densité devient profitable, montrant alors un effet stabilisateur important. Mais la communauté prédatrice est généralement plus complexe que la simple dichotomie spécialiste-généraliste. Andersson & Erlinge (1977) proposent trois groupes de prédateurs : les spécialistes sédentaires, comme la Belette, très liés de manière densité-dépendante aux campagnols et montrant une réponse numérique différée. Un second groupe rassemble les spécialistes mobiles tels les rapaces comme le Faucon crécerelle dont la réponse à la densité de campagnols est beaucoup plus rapide que celle de la Belette en raison de sa grande mobilité. Enfin le troisième groupe concerne les généralistes comme le Renard, le Blaireau ou la Buse dont la densité n'est pas directement liée à celle des campagnols. Néanmoins, la réponse de ces espèces généralistes, lorsqu'elles ne disposent pas de proies alternatives où décident de se focaliser sur cette proie subitement profitable, peut être rapide comme celle des prédateurs aviens. Il faudrait encore, parmi eux, distinguer les migrants des résidents (Korpimäki, 1994). De même, la nature

d'un prédateur peut changer selon les localités : ainsi l'Herminette est considérée comme spécialiste dans les régions du nord de la Scandinavie alors qu'elle devient plus généraliste dans le sud où elle dispose de nombreuses proies alternatives (Korpimäki *et al.*, 1991). Turchin & Hanski (1997) insistent sur la nécessité de toujours bien distinguer dans la communauté de prédateurs ceux répondant instantanément à l'élévation de la densité des campagnols (spécialistes mobiles, généralistes sédentaires ou mobiles) de ceux montrant une réponse différée (spécialistes sédentaires). Afin d'éviter de compliquer la terminologie, on conserve le plus souvent la dénomination spécialiste/généraliste pour ces deux catégories de prédateurs.

Turchin & Hanski (1997) ont développé un modèle théorique montrant bien que ce rapport prédateurs spécialistes / prédateurs généralistes pourrait expliquer les changements dans l'intensité des pics d'abondance et la périodicité des cycles. Les prédateurs spécialistes comme les petits mustélidés contribuent à générer les cycles pluriannuels caractéristiques des régions du nord de l'Europe alors que les prédateurs généralistes comme le Renard, les rapaces diurnes, etc., stabilisent les populations dans les localités plus méridionales. Ces prédictions théoriques ont pu être confirmées par des données empiriques montrant que la diversité et l'abondance des prédateurs généralistes augmentent significativement quand on passe du nord au sud de l'Europe alors que parallèlement, les phénomènes cycliques s'atténuent et deviennent pratiquement inexistantes en dessous du 60° parallèle. Des populations cycliques bien que de moindre amplitude sont pourtant observables en France (Spitz, 1974, 1977 ; Butet & Leroux, 1994 ; Salamolard *et al.*, 2000).

Ce modèle attribue ainsi un rôle fondamental au rapport prédateurs généralistes / prédateurs spécialistes dans le passage d'une modalité de type « annuel » tamponnée à une modalité de type « cyclique » à amplitude de densité généralement plus élevée. Cette hypothèse suscite encore de nombreux travaux et de nombreuses controverses (voir par exemple le dialogue entre Xia & Boonstra, 1992 et Hanski *et al.*, 1994).

Très récemment, Korpimäki & Norrdahl (1998) ont montré que les prédateurs spécialistes sont à l'évidence responsables des déclins estivaux des populations de rongeurs dans le nord de l'Europe. Il apparaît aujourd'hui assez évident que ce facteur est important, au moins dans les périodes de déclin intense post-pullulation. Comme cela a déjà été signalé par Korpimäki & Krebs (1996), c'est peut-être principalement par des manipulations expérimentales de la communauté prédatrice en place que nous pourrions le plus progresser sur le rôle de la prédation dans les cycles de rongeurs. La perspective de développer ces expérimentations à grande échelle reste néanmoins une utopie.

L'autre démarche, toujours en terme d'interactions trophiques, concerne un ensemble de travaux autour des hypothèses « nutritionnelles ». Deux aspects sont à envisager quand on invoque le facteur trophique dans la dynamique des populations : la quantité et la qualité des ressources. Si la quantité des ressources est un facteur limitant pour les grands vertébrés, elle ne l'est que très rarement pour les petites espèces. De ce fait, peu d'auteurs se sont penchés sur ce facteur. En revanche, la qualité des ressources a mobilisé beaucoup plus de travaux. La notion de qualité des ressources recouvre deux paramètres : la valeur nutritionnelle caractérisée par la teneur en éléments assimilables et en nutriments essentiels (glucides, lipides, protéines) ; la toxicité émanant de la teneur en phytoconstituants secondaires.

On trouve quelques travaux concernant l'influence des teneurs en nutriments des plantes sur le caractère cyclique des populations de campagnols. Ils révèlent

l'existence de variations inter-annuelles dans la production de certains macro- et micro-nutriments essentiels sur lesquelles étaient supposés se calquer les cycles pluriannuels des campagnols évoluant dans ces habitats (Kalela, 1962 ; Pitelka & Schultz, 1964 ; Tast & Kalela, 1971 ; Hansson, 1979 ; Laine & Henttonen, 1983 ; Batzli, 1983, 1985...). Ces travaux n'ont eu que peu de retentissement sur les tentatives de modélisation des cycles dans la mesure où le caractère aléatoire de ces variations de la qualité nutritionnelle de la végétation s'accordait mal avec les cycles quasi-réguliers des populations étudiées. Cela étant, la qualité nutritionnelle des ressources a certainement une influence sur les taux de croissance et la fertilité des campagnols herbivores. Ceci fut signalé pour plusieurs espèces (Martinet & Spitz, 1971 ; Cole & Batzli, 1979), en particulier la démonstration expérimentale que la qualité nutritive du fourrage pouvait influencer significativement la croissance et la fertilité. Plus récemment Batzli (1985, 1986) a montré des relations entre la densité et les teneurs minérales de la végétation. Il y a eu aussi plusieurs vérifications expérimentales de l'effet direct, non densité-dépendant, de la réduction de la biomasse consommable (Ostfeld *et al.*, 1993) ainsi que de l'interaction entre production végétale, consommation et démographie des campagnols (Van Wijngaarden, 1957 ; Spitz, 1968). Nous avons constaté, chez le Campagnol des champs, dans les marais de l'ouest de la France, qu'une explosion démographique annuelle pouvait être associée avec une plus grande teneur azotée et une meilleure digestibilité de la nourriture ingérée alors qu'aucune détérioration de la qualité de l'ingéré n'était décelable lors de la phase de déclin rapide (Butet, 1996). La dépendance du succès reproducteur des populations de campagnols à l'égard de la valeur nutritionnelle des ressources ne fait plus de doute aujourd'hui tant par les démonstrations expérimentales en captivité, que par des expérimentations de complément alimentaire *in natura*. Il est en revanche beaucoup plus difficile, comme nous l'avons déjà évoqué, de rendre compte du rôle de la qualité des ressources dans le déterminisme des phénomènes cycliques.

Les auteurs se sont aussi penchés plus spécifiquement sur le rôle des phytoconstituants secondaires qui, pendant longtemps, n'avaient été considérés que comme des ornements végétales dont le rôle écologique était négligeable. La progression des connaissances sur la biochimie de ces composés et leur action pharmacologique les a fait reconsidérer par les écologistes dans les interactions phytophages-végétation. Leur rôle dans la dynamique des populations a été fortement réévalué chez de nombreuses espèces de grands mammifères mais aussi chez les insectes prédateurs foliaires. Le caractère souvent cyclique de ces insectes prédateurs a d'ailleurs motivé le développement des mêmes recherches chez les petits mammifères. Apparues vers les années 1970, elles se sont formalisées autour des théories dites « protoxines ». On y reconnaît plusieurs voies selon que l'on fait jouer ou non un rôle au phytophage dans cette relation.

Les variations de fertilité de certaines espèces domestiques avaient très tôt fait suspecter l'existence de facteurs modérateurs dans la végétation consommée par ces phytophages. C'est dans cette optique que Berger *et al.* (1977) montraient l'existence dans la végétation de composés phénoliques d'une part, et mimétiques d'œstrogènes d'autre part, pouvant inhiber ou stimuler la reproduction du campagnol américain *Microtus montanus*. Ces auteurs sont parvenus à extraire et définir la structure chimique des composés en cause (Berger *et al.*, 1977 ; Negus & Berger, 1977 ; Sanders *et al.*, 1981...). Suite à ces découvertes, ils ont formulé l'hypothèse que les campagnols pouvaient ajuster leur effort de reproduction à ces indicateurs de la qualité de la végétation. Ces ajustements, déterminant des

variations importantes des taux de reproduction d'une année à l'autre, pouvaient être à la base des cycles observés dans certaines populations.

Dans la foulée on voit se développer des recherches ayant toujours pour cadre les théories protoxines mais, mettant beaucoup plus en jeu l'interaction consommateur-consommé que dans le cas précédent. Ces recherches plaident alors pour une action inductrice des défenses chimiques de la plante sous l'action des herbivores. On peut citer dans ce domaine les travaux de Haukioja (1980) et de Lindroth & Batzli (1986). Ces derniers ont bien montré que l'augmentation de densité favorisait la production de composés phénoliques altérant ainsi la qualité de la végétation et inhibant partiellement la reproduction des campagnols. Ils sont toutefois plus circonspects quand il s'agit d'interpréter ce phénomène comme un déclencheur des fluctuations cycliques des campagnols, dans la mesure où ils constatent que ces défenses chimiques varient davantage selon la saison que suivant la densité des campagnols.

Klemola *et al.* (2000) ont testé l'hypothèse d'un effet-retard du surpâturage sur la dynamique des campagnols. Des individus de *Microtus agrestis* étaient placés dans des enclos soustraits aux prédateurs et ayant subi un surpâturage au cours de l'automne et de l'hiver précédent l'expérience. Des enclos non pâturés servaient de témoins. Aucune différence n'était constatée concernant la croissance, la reproduction ou les conditions corporelles des campagnols dans les deux types d'enclos. De même aucune différence n'était constatée dans la composition chimique des plantes des deux types d'enclos. Ils concluaient ainsi que les cycles de campagnols en milieu prairial n'étaient pas sous la dépendance d'un effet retard lié à une interaction plante-herbivore. De même Ostfeld *et al.* (1993) ont montré expérimentalement que l'effet différé de l'interaction production végétale-campagnols était très faible.

Klemola *et al.* (1997) se sont également intéressés aux conséquences physiologiques de la qualité des ressources au travers de la taille du foie et du pancréas des campagnols selon les phases du cycle. Les campagnols prélevés lors des phases de déclin ne montraient pas d'hypertrophie pancréatique qui révélerait la présence d'inhibiteurs des protéinases induites par le pâturage des campagnols dans leur phase d'essor démographique. Les auteurs remettent ainsi en cause l'importance des interactions rongeurs-végétation comme responsables du caractère cyclique de ces populations.

Certains auteurs ont enfin mis en avant les changements de comportement alimentaire des campagnols selon la densité. On peut citer, dans ce cadre, les travaux de Freeland (1974), Bergeron (1980). Ces auteurs considèrent que, selon la densité, les campagnols changent de comportement alimentaire ou subissent la déplétion des ressources de bonne qualité. Cet aspect a été conforté par la mise en évidence de changements du régime alimentaire chez *Microtus pennsylvanicus* selon la densité et notamment une augmentation de la part des espèces riches en composés réduisant la digestibilité ou ayant des actions toxicologiques directes sur les individus lors des phases d'expansion intense des populations. On peut comprendre aisément le rôle de ce mécanisme dans l'induction des « crashes », mais, une fois de plus, il est difficile de le rendre responsable de fluctuations cycliques régulières.

Tout autant que la prédation, les hypothèses nutritionnelles restent d'actualité dans le domaine des phénomènes cycliques. Les recherches liées à l'action de ces mécanismes de régulation extrinsèques ont donc encore de beaux jours devant elles.

PROIES OU PRÉDATEURS ?

C'est dans une note récente au titre quelque peu provocateur : « Are lemmings prey or predators ? » que Turchin *et al.* (2000) reprennent le débat sur les cycles. En effet comme pour les campagnols, les chercheurs considèrent depuis longtemps que les fluctuations de ces rongeurs fort célèbres sont le reflet d'un processus d'interaction trophique avec les ressources alimentaires ou les prédateurs. Mais dans ce contexte, doit-on considérer les lemmings comme des prédateurs (consommateurs de plantes) ou comme des proies (ressources des prédateurs) ? Les modèles théoriques traitant des interactions trophiques prédateurs-proies ou herbivores-plantes prédisent que les pics de densité des espèces ressources présentent une forme obtuse arrondie alors que les pics de densité des espèces prédatrices présentent une forme pointue. Les auteurs de l'article cité ont appliqué divers tests statistiques sur 3 banques de données concernant les lemmings et les ont confrontées à des données similaires sur des populations de campagnols cycliques. Ils ont remarqué que les campagnols présentent des courbes cycliques reflétant typiquement une régulation par leurs prédateurs. Inversement la forme des pics chez les lemmings valide l'hypothèse d'une réponse fonctionnelle de « prédateur », c'est à dire que leurs pullulations seraient principalement régulées par des interactions avec la végétation. Ainsi les lemmings seraient des prédateurs alors que les campagnols seraient bien des proies. Ces observations montrent qu'un facteur unique (prédation ou ressources) n'est pas en mesure de fournir une explication universelle satisfaisante de tous les phénomènes cycliques chez les rongeurs.

CONCLUSION

Ce tour d'horizon faisant état de l'essentiel des recherches sur le thème des populations cycliques de campagnols nous permet de constater que très souvent les démarches sont trop réductionnistes ; on tente de révéler l'action d'un facteur précis. Quelles que soient les causes invoquées, elles ne suffisent généralement pas à elles seules. Très tôt s'est fait sentir la nécessité d'approches plus globalisantes évaluant le rôle respectif de chacun des facteurs selon les phases du cycle ou de leur synergie dans le déterminisme de telle ou telle modalité (Lidicker, 1978 ; Gaines *et al.*, 1991). En outre, ces auteurs signalent fort justement la nécessité de suivis sur le très long terme pour aborder objectivement ces phénomènes écologiques. La notion même de populations cycliques a souvent été remise en cause (Oksanen & Oksanen, 1992 ; Turchin, 1993), ou encore par Sandell *et al.* (1991) qui considèrent que la dichotomie « cyclique non-cyclique » est purement artificielle. Et l'on retrouve dans la plupart des cas étudiés le défaut déjà souligné : une durée de suivi trop courte (généralement moins de 10 ans) pour analyser valablement une séquence chronologique.

Nous disposons par exemple de suivis sur plus de 20 ans en provenance des services de protection des cultures pour l'ouest de la France (Toussaint, 1990) là où par le passé le Campagnol des champs causait de sérieux dégâts à certaines cultures. On remarque un changement radical des modalités cycliques au cours de cette séquence se traduisant par une baisse progressive et continue de l'intensité des épisodes d'abondance et un allongement progressif du pas de temps séparant ces pics (Fig. 2). Le facteur le plus susceptible d'expliquer cette tendance est

certainement l'évolution des pratiques agricoles qui a marqué les deux dernières décennies. Ainsi les surfaces toujours en herbe qui occupaient environ 60 % du secteur dans les années 70 représentent aujourd'hui moins de 30 % (Delattre *et al.*, 1992).

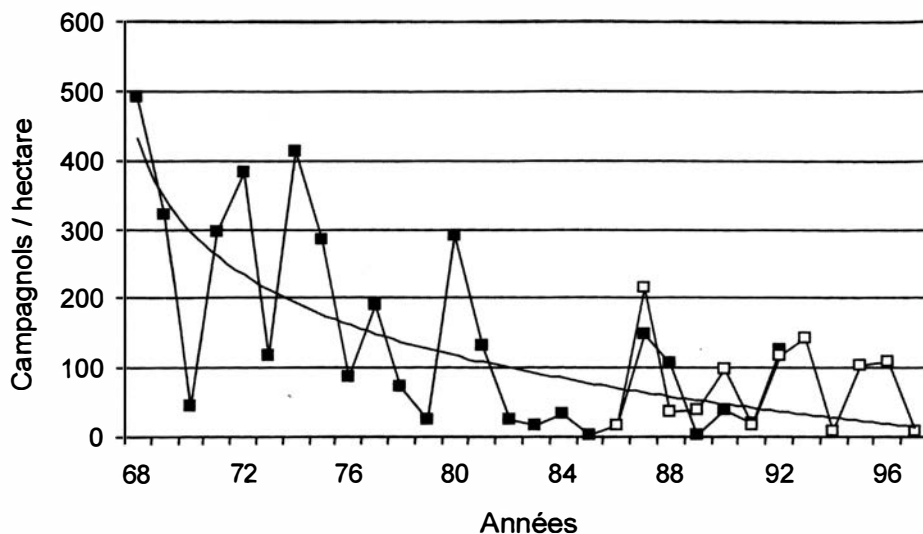


Figure 2. — Exemple d'évolution de la modalité cyclique du Campagnol des champs dans l'ouest de la France. 1968-1992 : Beauvoir, Deux-Sèvres (Toussaint, 1990) – 1986-1997 : Rochefort, Charente-Maritime (Salamolard *et al.*, 2000). Courbe ajustée en surimpression.

On voit, grâce à ces données, l'extrême difficulté de valider l'existence d'une modalité cyclique sur du court terme. L'influence de l'évolution des structures paysagères que nous venons d'évoquer apparaît comme un nouveau facteur de régulation et un champ de recherche prometteur que certains auteurs comme Rosenzweig & Abramsky (1980) ou Hansson (1989) ont déjà soulevé. Cette voie de recherche a été particulièrement investie en France par Delattre *et al.* (1992, 1996) qui, au travers d'approches comparatives, proposent une explication des changements de modalités observés dans différentes régions françaises en fonction du type d'occupation des sols au sein du paysage. Ils y voient une évolution du facteur prédation (densité de belettes) rejoignant en cela les hypothèses mettant en jeu le rapport prédateurs spécialistes/prédateurs généralistes.

Au terme de cette revue nous prenons conscience de la complexité des phénomènes en jeu. Le long terme fait défaut dans la majorité des cas étudiés, comme le rappelait déjà Lidicker (1978). Si les approches réductionnistes ont été privilégiées au départ de ces recherches on se tourne aujourd'hui vers des approches plus synthétiques mettant en jeu divers facteurs et montrant l'importance du temps dans la mise en place des modalités de fluctuation. Il est intéressant à ce sujet de relater l'étude norvégienne de Steen *et al.* (1990) qui fait état d'une série temporelle de 79 années. Les auteurs montrent que les petits mammifères dans ce pays ont perdu leur caractère cyclique pendant les 20 premières années du

XX^e siècle. Pendant les périodes à caractère cyclique prononcé, les régions nord de la Norvège ont toujours été asynchrones avec le centre et le sud. Les auteurs avancent l'idée que les législations sur la faune qui ont déterminé la réduction importante de nombreux petits prédateurs depuis 1900 sont probablement à l'origine de cette évolution plutôt que les changements paysagers. Mais ceci ne permet pas de rejeter l'hypothèse selon laquelle des changements de structure paysagère peuvent modifier considérablement la communauté de prédateurs. Enfin la notion de cycle est elle-même de plus en plus sujette à de sérieuses controverses. Turchin (1993) a montré sur la base d'une trentaine de cinétiques de populations de zones tempérées et plus septentrionales que si les populations du sud étaient bien de nature stable avec des fluctuations épisodiques tamponnées acycliques, les populations nordiques fortement fluctuantes manifestaient des variations à caractère chaotique plutôt que réellement cyclique. Des exemples de vérification soigneuse de l'existence de modalités chaotiques et du basculement chaotique-cyclique peuvent être trouvés dans Oksanen & Oksanen (1992) et Hanski *et al.* (1993) (Voir aussi Lloyd & May, 1999 pour une réflexion sur ce thème). Les nouvelles approches possibles ne s'arrêtent pas là. Très prometteurs apparaissent les modèles où le développement et la propagation des fluctuations de populations sont des propriétés émergentes de l'espace où elles ont lieu (Bascompte & Solé, 1998 ; Koenig, 1999 ; Bjørnstad *et al.*, 1999). Encore plus fondamentales sont les études théoriques montrant que les propriétés des populations peuvent résulter de la combinaison des échelles de temps très différentes auxquelles se produisent divers phénomènes biologiques : échelle rapide des déplacements individuels, échelle lente de la croissance et de la reproduction, pour en rester à une dichotomie simple (voir un développement pour un système prédateur-proie dans Auger & Poggiale, 1996). Les chercheurs devraient aussi réfléchir autour de l'analyse de perturbations (élasticité et sensibilité) qui, en quelque sorte, paramètre l'intensité de réaction du taux d'accroissement de la population à une variation d'un paramètre démographique donné, et permet donc de comparer entre eux les effets des divers paramètres démographiques (Benton & Grant, 1999). Ce type d'analyse a des implications évidentes en gestion des populations. Enfin, les modèles classiques de type « source-puits » ou « métapopulation » peuvent avantageusement être testés dans les cas où l'on dispose de données d'une qualité suffisante (voir Dias, 1996 pour une revue).

Nous avons choisi pour conclure cette synthèse d'élaborer un schéma synthétique (Fig. 3) qui ne prétend pas à l'exhaustivité et ne demande qu'à être affiné. Nous y avons placé les principaux facteurs en mesure d'agir sur les diverses phases du cycle au niveau annuel et pluriannuel. Ainsi les variations importantes des taux d'expansion numérique pendant une saison de reproduction seraient principalement sous la dépendance de facteurs trophiques ou de la qualité des individus sélectionnés à la suite des périodes de crash. Les phases de déclin seraient plutôt liées à des mécanismes sociaux ou à l'action des prédateurs. Le type et l'évolution des cycles en terme d'intensité des pullulations et de périodicité des pics d'abondance seraient quant à eux sous la dépendance de mécanismes génétiques ou de la structure de la communauté de prédateurs si l'on privilégie les approches réductionnistes. Des approches plus globalisantes mettent en perspective des relations avec l'évolution des paysages et des modes de gestion de la faune sauvage. Ces dernières ne sont d'ailleurs pas antagonistes des précédentes dans la mesure où elles ont aussi pour devoir de mettre en perspective les facteurs de régulation qui évoluent en relation avec ces transformations de l'environnement.

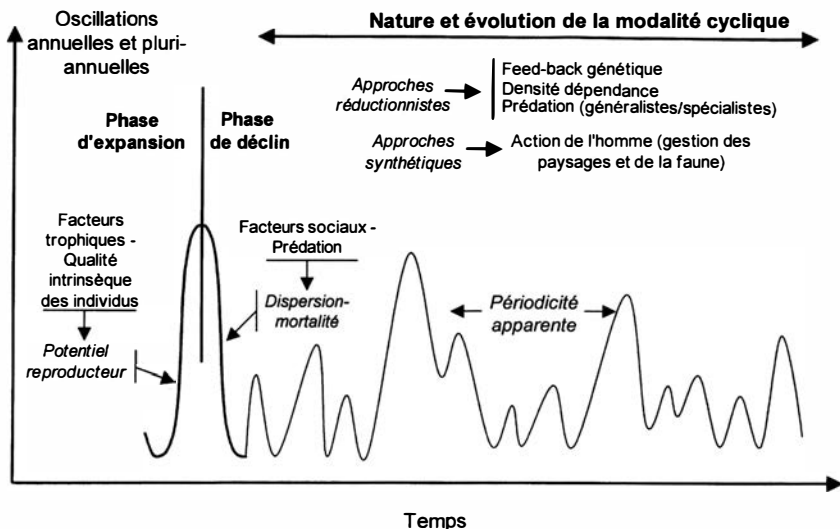


Figure 3. — Récapitulatif des principaux facteurs agissant sur la dynamique saisonnière et pluri-annuelle des populations de campagnols.

RÉFÉRENCES

- ABRAMSKY, Z. & TRACY, R. (1979). — Population biology of a « noncycling » population of prairie voles and a hypothesis on the role of migration in regulating microtine cycles. *Ecology*, 60 : 349-361.
- AGRELL, J., ERLINGE, S., NELSON, J. & SANDELL, M. (1992). — Body weight and population dynamics : cyclic demography in a noncyclic population of the field vole (*Microtus agrestis*). *Can. J. Zool.*, 70 : 494-501.
- ANDERSON, M. & ERLINGE, S. (1977). — Influence of predation on rodent populations. *Oikos*, 29 : 591-597.
- AUGER, P. & POGGIALE, J.C. (1996). — Emerging properties in population dynamics with different time scales. *J. Biol. Systems*, 3 : 591-602.
- BASCOMPTE, J. & SOLÉ, R.V. (1998). — Spatiotemporal patterns in nature. *TREE*, 13 : 173-174.
- BATZLI, G.O. (1983). — Responses of arctic rodent populations to nutritional factors. *Oikos*, 40 : 396-406.
- BATZLI, G.O. (1985). — The role of nutrition in population cycles of microtine rodents. *Acta Zool. Fennica*, 173 : 13-17.
- BATZLI, G.O. (1986). — Nutritional ecology of the California vole : effects of food quality on reproduction. *Ecology*, 67 : 406-412.
- BATZLI, G.O. (1992). — Dynamics of small mammal populations : a review. Pp. 831-850, in : D.R. Mc Cullough & R.H. Barrett (Eds). *Wildlife 2001 : Populations*, first edition. Elsevier, London, UK.
- BATZLI, G.O. (1996). — Population cycles revisited. *TREE*, 11 : 488-489.
- BATZLI, G.O. (1999). — Can seasonal changes in density dependence drive population cycles ? *TREE*, 14 : 129-131.
- BENTON, T.G. & Grant, A. (1999). — Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *TREE*, 14 : 467-471.
- BERGER, P.J., SANDERS, E.H., GARDNER, P.D. & NEGUS, N.C. (1977). — Phenolic plant compounds functioning as reproductive inhibitors in *Microtus montanus*. *Science*, 195 : 575-577.
- BERGERON, J.M. (1980). — Importance des plantes toxiques dans le régime alimentaire de *Microtus pennsylvanicus* à deux étapes opposées de leur cycle. *Can. J. Zool.*, 58 : 2230-2238.

- BJØRNSTAD, O.N. & HANSEN, T.F. (1994). — Individual variation and population dynamics. *Oikos*, 69 : 167-171.
- BJØRNSTAD, O.N., IMS, R.A. & LAMBIN, X. (1999). — Spatial population dynamics : analyzing patterns and processes of population synchrony. *TREE*, 14 : 427-432.
- BOONSTRA, R. (1994). — Population cycles in microtines - the senescence hypothesis. *Evol. Ecol.*, 8 : 196-219.
- BOYCE, C.C. & BOYCE, J.L. (1988a). — Population biology of *Microtus arvalis*. I. Lifetime reproductive success of solitary and grouped breeding females. *J. Anim. Ecol.*, 57 : 711-722.
- BOYCE, C.C. & BOYCE, J.L. (1988b). — Population biology of *Microtus arvalis*. II. Natal and breeding dispersal of females. *J. Anim. Ecol.*, 57 : 723-736.
- BOYCE, C.C. & BOYCE, J.L. (1988c). — Population biology of *Microtus arvalis*. III. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. *J. Anim. Ecol.*, 57 : 737-754.
- BUTET, A. & LEROUX, A.B.A. (1993). — Effect of prey on a predator's breeding success. A 7-year study on common vole (*Microtus arvalis*) and Montagu's harrier (*Circus pygargus*) in a west France marsh. *Acta oecologica*, 14 : 857-865.
- BUTET, A. & LEROUX, A.B.A. (1994). — Spatial and temporal density fluctuations in common vole populations in a marsh in western France. *Pol. Ecol. Stud.*, 20 : 137-146.
- BUTET, A. (1996). — Does food quality drive cycle in *Microtus arvalis* ? Study on a french Atlantic marsh population. « *European Mammals* » : *Proceedings of the I European Congress of Mammalogy*. Museu Bocage, Lisboa, pp. 177-188.
- CHARNOV, E.L. & FINERTY, J.P. (1960). — Vole population cycles : a case for kin-selection ? *Oecologia*, 45 : 1-2.
- CHITTY, D. (1952). — Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at Lake Vyrnwy, Montgomeryshire in 1936-39. *Phil. Trans. R. Soc.*, 236 : 505-552.
- CHITTY, D. (1957). — Self-regulation of numbers through changes in viability. *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology*, 12 : 277-280.
- CHITTY, D. (1960). — Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Can. J. Zool.*, 38 : 99-113.
- CHITTY, D. (1977). — Natural selection and the regulation of density in cyclic and non-cyclic populations. Pp. 27-32, in : B. Tonehouse & C. Perrins (Eds). *Evolutionary Ecology*. Mac Millan Press. London.
- CHRISTIAN, J.J. (1950). — The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *J. Mammal.*, 31 : 247-259.
- COLE, F.R. & BATZLI, O. (1979). — Nutrition and population dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, in central Illinois. *J. Anim. Ecol.*, 48 : 455-470.
- COLLETT, R. (1878). — On *Myodes lemmus* in Norway. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 13 : 327-334.
- DAWSON, J. (1956). — Splenic hypertrophy in voles. *Nature*, 178 : 1183-1184.
- DELATTRE, P., GIRAUDOUX, P., BAUDRY, J., MUSARD, P., TOUSSAINT, M., TRUCHETET, D., STAHL, P., POULE, M.L., ARTOIS, M., DAMANGE, J.P. & QUÉRÉ, J.P. (1992). — Land use patterns and types of common vole (*Microtus arvalis*) population kinetics. *Agric. Ecosystems Environ.*, 39 : 153-169.
- DELATTRE, P., GIRAUDOUX, P., BAUDRY, J., QUÉRÉ, J.P. & FICHET, E. (1996). — Effect of landscape structure on common vole (*Microtus arvalis*) distribution and abundance at several space scales. *Landscape Ecology*, 11 : 279-288.
- DELATTRE, P., DUPLANTIER, J.M., FICHET-CALVET, E. & GIRAUDOUX, P. (1998). — Pullulation de rongeurs, agriculture et santé publique. *Cahiers Agriculture*, 7 : 285-298.
- DIAS, P.C. (1996). — Sources and sinks in population biology. *TREE*, 11 : 326-330.
- ELLIOTT, W. (1878). — Some account of the plague of the field mice in the Border farms, in 1876-7, with observations on the genus *Arvicola* in general. *History [Proc.] of the Berwickshire Naturalists' Club*, 8 : 447-472.
- ELTON, C. (1942). — *Voles, mice and lemmings*. Clarendon Press, Oxford.
- ERLINGE, S. (1987). — Predation and noncyclicly in a microtine population in southern Sweden. *Oikos*, 50 : 347-352.
- ERLINGE, S., GÖRANSSON, G., HÖGSTEDT, G., JANSSON, G., LIBERG, O., LOMAN, J., NILSSON, I.N., VON SCHANTZ, T. & SYLVEN, M. (1984). — Can vertebrate predators regulate their prey ? *Am. Nat.*, 123 : 125-133.
- FITZGERALD, B.M. (1977). — Weasel predation on a cyclic population of the montane vole (*Microtus montanus*) in California. *J. Anim. Ecol.*, 46 : 367-397.
- FREELAND, W.J. (1974). — Vole cycles : another hypothesis. *Am. Nat.*, 108 : 238-245.
- FULLER, W.A. (1967). — Écologie hivernale des lemmings et fluctuations de leurs populations. *Rev. Écol. (Terre et Vie)*, 21 : 97-115.

- GAINES, M.S. & MC CLENAGHAN, L.R. (1980). — Dispersal in small mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11 : 163-196.
- GAINES, M.S. & ROSE, R.K. (1976). — Population dynamics of *Microtus ochrogaster* in eastern Kansas. *Ecology*, 57 : 1145-1161.
- GAINES, M.S. & WHITTAM, T.S. (1980). — Genetic changes in fluctuating vole populations : selective vs. non selective forces. *Genetics*, 96 : 767-778.
- GAINES, M.S., STENSETH, N.C., JOHNSON, M.L., IMS, R.A. & BONDRUP-NIELSEN, S. (1991). — A response to solving the enigma of population cycles with a multifactorial perspective. *J. Mammal.*, 72 : 627-631.
- GÉRARD, C. (1871). — *Essai d'une faune historique des mammifères sauvages de l'Alsace*. Paris.
- GOLLEY, F.B., PETRUSEWICZ, K. & RYSZKOWSKI, L. (1975). — *Small mammals, their productivity and population dynamics*. International Biological Programme, 5. Cambridge University Press.
- HANSKI, I., HANSSON, L. & HENTTONEN, H. (1991). — Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *J. Anim. Ecol.*, 60 : 353-367.
- HANSKI, I., HENTTONEN, H. & HANSSON, L. (1994). — Temporal variability and geographical patterns in the population density of microtine rodents : a reply to Xia and Boonstra. *Amer. Nat.*, 144 : 329-342.
- HANSKI, I., TURCHIN, P., KORPIMÄKI, E. & HENTTONEN, H. (1993). — Population oscillations of boreal rodents : regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature*, 364 : 232-235.
- HANSSON, L. (1979). — Food as a limiting factor for small rodent numbers. Tests of two hypotheses. *Oecologia*, 37 : 297-314.
- HANSSON, L. (1988). — Empiricism and modelling in small rodent research : how to partition efforts. *Oikos*, 52 : 150-155.
- HANSSON, L. (1989). — Landscape and habitat dependence in cyclic and semi-cyclic small rodents. *Holarctic Ecology*, 12 : 345-350.
- HANSSON, L. & HENTTONEN, H. (1985). — Gradients in density variations of small rodents : the importance of latitude and snow cover. *Oecologia* (Berlin), 67 : 394-402.
- HAUKIOJA, E. (1980). — On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore populations. *Oikos*, 35 : 202-213.
- HENTTONEN, H., KAIKUSALO, A., TAST, J. & VIITALA, J. (1977). — Interspecific competition between small rodents in subarctic and boreal ecosystems. *Oikos*, 29 : 581-590.
- HESKE, E.J. & BONDRUP-NIELSEN, S. (1990). — Why spacing behavior does not stabilize density in cyclic populations of microtine rodents. *Oecologia*, 83 : 91-98.
- HILBORN, R. (1975). — Similarities in dispersal tendency among siblings in four species of voles (*Microtus*). *Ecology*, 56 : 1221-1225.
- HORNFIELDT, B. (1994). — Delayed density dependence as a determinant of vole cycles. *Ecology*, 75 : 791-806.
- IMS, R.A. & STEEN, H. (1990). — Geographical synchrony in microtine population cycles : a theoretical evaluation of the role of nomadic avian predators. *Oikos*, 57 : 381-387.
- INCHAUSTI, P. & GINZBURG, L.R. (1998). — Small mammal cycles in northern Europe : patterns and evidence for a maternal effect hypothesis. *J. Anim. Ecol.*, 67 : 180-194.
- KALELA, O. (1962). — On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology. *Ann. Acad. Scient. Fennicae*, 4 : 1-38.
- KLEMOLA, T., KOIVULA, M., KORPIMÄKI, E. & NORRDAHL, K. (1997). — Size of internal organs and forage quality of herbivores : are there differences between cycle phases in *Microtus* voles ? *Oikos*, 80 : 61-66.
- KLEMOLA, T., NORRDAHL, K. & KORPIMÄKI, E., (2000). — Do delayed effects of overgrazing explain population cycles in voles ? *Oikos*, 90 : 509-516.
- KNELL, R.J. (1998). — Generation cycles. *TREE*, 13 : 186-190.
- KOENIG, W.D. (1999). — Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *TREE*, 14 : 22-26.
- KORPIMÄKI, E. & KREBS, C.J. (1996). — Predation and population cycles of small mammals - a reassessment of the predation hypothesis. *Bioscience*, 46 : 754-764.
- KORPIMÄKI, E. (1994). — Rapid or delayed tracking of multi-annual vole cycles by avian predators ? *J. Anim. Ecol.*, 63 : 619-628.
- KORPIMÄKI, E. & NORRDAHL, K. (1991). — Do breeding nomadic avian predators dampen population fluctuations of small mammals ? *Oikos*, 62 : 195-208.
- KORPIMÄKI, E. & NORRDAHL, K. (1998). — Experimental reduction of predators reverses the crash phase of small-rodent cycles. *Ecology*, 79 : 2448-2455.
- KORPIMÄKI, E., NORRDAHL, K. & RINTA-JASKARI, T. (1991). — Responses of stoats and least weasels to fluctuating food abundances : is the low phase of the vole cycle due to mustelid predation ? *Oecologia* (Berlin), 88 : 552-561.

- KREBS, C.J. (1964). — The lemming cycle at Baker lake, Northwest Territories, during 1959-1962. *Arctic Institute of North America, Technical Paper*, 15. Montréal.
- KREBS, C.J. (1991). — The experimental paradigm and long-term populations studies. *Ibis*, 133 (Suppl.) : 3-8.
- KREBS, C.J. (1997). — Vole cycles on Hokkaido : a time-series goldmine. *TREE*, 12 : 340-341.
- KREBS, C.J. & MYERS, J.H. (1974). — Populations cycles in small mammals. *Advances in Ecological Research*, 8 : 267-399.
- KREBS, C.J., KELLER, B.L. & TAMARIN, R.H. (1969). — *Microtus* population biology : demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology*, 50 : 587-607.
- LACK, D. (1954). — *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- LAINÉ, K. & HENTTONEN, H. (1983). — The role of plant production in microtine cycles in northern Fennoscandia. *Oikos*, 40 : 407-418.
- LE DUC, J. & KREBS, J. (1975). — Demographic consequences of artificial selection of the LAP locus in voles (*Microtus townsendii*). *Can. J. Zool.*, 53 : 1825-1840.
- LIDICKER, W.Z. (1978). — Regulation of numbers in small mammal populations, historical reflections and a synthesis. Pp. 122-141, in : D.P. Snyder (ed.). *Populations of small mammals under natural conditions*. Spec. Publ. Ser., Pymatuning. Lab. Ecol. Univ. Pittsburgh, 5 : 1-237.
- LIDICKER, W.Z. & OSTFELD, R.S. (1991). — Extra-large body size in California voles : causes and fitness consequences. *Oikos*, 61 : 108-121.
- LINDROTH, R.L. & BATZLI, G.O. (1986). — Inducible plant chemical defenses : a cause of vole population cycles ? *Journal of Animal Ecology*, 55 : 431-449.
- LLOYD, A.L. & MAY, R.M. (1999). — Synchronicity, chaos and population cycles : spatial coherence in an uncertain world. *TREE*, 14 : 417-418.
- LOMNICKI, A. (1995). — Why do populations of small rodents cycle ? a new hypothesis with numerical model. *Evol. Ecol.*, 9 : 64-81.
- MACLEAN, S.F. Jr., FITZGERALD, E.M. & PITELKA, F.A. (1974). — Population cycles in arctic lemmings : winter reproduction and predation by weasels. *Arct. Alp. Res.* 6 : 1-12.
- MARTINET, L. & SPITZ, F. (1971). — Variations saisonnières de la croissance et de la mortalité du campagnol des champs, *Microtus arvalis*. Rôle du photopériodisme et de la végétation sur ces variations. *Mammalia*, 35 : 38-84.
- MATHYS, G. (1977). — *Report of the joint FAO/WHO/EPPO Conference on Rodents of Agricultural and Public Health Concern*. Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la Protection des Plantes (OEPP-EPPO), Paris.
- MYLLYMÄKI, A. (1977). — Interactions between the field vole *Microtus agrestis* and its microtine competitors in Central-Scandinavian populations. *Oikos*, 29 : 570-580.
- NEGUS, N.C. & BERGER, P.J. (1977). — Experimental triggering of reproduction in a natural population of *Microtus montanus*. *Science*, 196 : 1230-1231.
- OKSANEN, L. & OKSANEN, T. (1992). — Long-term microtine dynamics in north fennoscandian tundra - the vole cycle and the lemming chaos. *Ecography*, 15 : 226-236.
- OSTFELD, R.S., CANHAM, C.D. & PUGH, S.R. (1993). — Intrinsic density-dependent regulation of vole populations. *Nature*, 366 : 259-261.
- PARADIS, E., WANG, X., GUÉDON, G. & CROSET, H. (1998). — Body mass dynamics in the mediterranean pine vole *Microtus duodecimcostatus*. *J. Zool. Lond.*, 245 : 299-305.
- PEARSON, O.P. (1966). — The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance. *J. Anim. Ecol.*, 35 : 217-233.
- PEARSON, O.P. (1971). — Additional measurements of the impact of carnivores on California voles (*Microtus californicus*). *J. Mamm.*, 52 : 41-49.
- PITELKA, F.A. (1973). — Cyclic pattern in lemming populations near Barrow, Alaska. In : M.E. Britton (Ed.) *Alaskan Arctic Tundra. Arctic Inst. N. Am. Techn. Paper*, 25 : 199-215.
- PITELKA, F.A. & SCHULTZ, A.M. (1964). — The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles. Pp. 55-68, in : D.J. Crisp (ed.), *Grazing in terrestrial and marine environments*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- ROSENZWEIG, M.L. & ABRAMSKY, Z. (1980). — Microtine cycles : the role of habitat heterogeneity. *Oikos*, 34 : 141-146.
- SALAMOLARD, M., BUTET, A., LEROUX, A. & BRETAGNOLLE, V. (2000). — Responses of an avian predator to variations in prey density at a temperate latitude. *Ecology*, 81 : 2428-2441.
- SANDELL, M., ASTROM, M., ATLEGRIM, O., DANELL, K., EDENIUS, L., HJALTEN, J., LUNDBERG, P., PALO, T., PETTERSSON, R. & SJOBERG, G. (1991). — « Cyclic » and « non-cyclic » small mammal populations : an artificial dichotomy. *Oikos*, 61 : 281-284.

- SANDERS, E.H., GARDNER, P.D., BERGER, P.J. & NEGUS, N.C. (1981). — 6-methoxy-benzoxazolinone : A plant derivative that stimulates reproduction in *Microtus montanus*. *Science*, 214 : 67-69.
- SELYE, H. (1946). — The general adaptation syndrome and the diseases of adaptation. *J. Clin. Endocrinol.*, 6 : 117-230.
- SPITZ, F. (1968). — Interactions entre la végétation épigée d'une luzernière et des populations enclose et non enclose de *Microtus arvalis* Pallas. *Rev. Écol. (Terre et Vie)*, 22 : 274-306.
- SPITZ, F. (1974). — Démographie du campagnol des champs *Microtus arvalis* en Vendée. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 6 : 259-312.
- SPITZ, F. (1977). — Développement d'un modèle de prévision des pullulations du campagnol des champs. *Bull. OEPP*, 7 : 341-347.
- STEEN, H., YOCCOZ, N.G. & IMS, R.A. (1990). — Predators and small rodent cycles : an analysis of a 79-year time series of small rodent population fluctuations. *Oikos*, 59 : 115-120.
- STENSETH, N.C. (1977a). — *Population dynamics of the field vole* *Microtus agrestis* : a modelling study. Proceedings of a symposium at Tvärminne. *Oikos*, 29 : 445-642.
- STENSETH, N.C. (1977b). — Evolutionary aspects of demographic cycles : the relevance of some models of cycles for microtine fluctuations. *Oikos*, 29 : 525-538.
- STENSETH, N.C. (1977c). — Forecasting of rodent outbreaks : models and the real world. *Bull. OEPP*, 7 : 303-315.
- STENSETH, N.C. (1981). — On Chitty's theory for fluctuating populations : the importance of genetic polymorphism in the generation of regular density cycles. *J. Theor. Biol.*, 90 : 9-36.
- STENSETH, N.C. (1985). — Mathematical models of microtine cycles : models and the real world. *Acta Zool. Fennica*, 173 : 7-12.
- STENSETH, N.C. (1997d). — On the importance of spatio-temporal heterogeneity for the population dynamics of rodents : towards a theoretical foundation of rodent control. *Oikos*, 29 : 545-552.
- STENSETH, N.C. & ANTONSEN, B.J. (1988a). — Density dependence and the microtine cycle I. A continuous time model with delay due to development. *Oikos*, 52 : 197-206.
- STENSETH, N.C. & ANTONSEN, B.J. (1988b). — Density dependence and the microtine cycle II. A discrete time model for a synchronously reproducing population. *Oikos*, 52 : 207-211.
- STENSETH, N.C., SAITOH, T. & YOCCOZ, N.G. (1998). — Frontiers in population ecology of microtine rodents : a pluralistic approach to the study of population ecology. *Res. Popul. Ecol.*, 40 : 5-20.
- TAMARIN, R.H. (1985). — Intrinsic mechanisms of population regulation in microtine rodents. *Acta Zool. Fennica*, 173 : 19-21.
- TAST, J. & KALELA, O. (1971). — Comparisons between rodent cycles and plant production in Finnish Lapland. *Ann. Acad. Sci. Fenn.*, 186 : 1-14.
- TKADLEC, E. & ZEJDA, J. (1998). — Small rodent population fluctuations : the effects of age structure and seasonality. *Evol. Ecol.*, 12 : 191-210.
- TOUSSAINT, M. (1990). — Le campagnol des champs, *Microtus arvalis*. *La Défense des végétaux*, 260 : 22-31.
- TURCHIN, P. (1993). — Chaos and stability in rodent population dynamics - evidence from non-linear time-series analysis. *Oikos*, 68 : 167-172.
- TURCHIN, P. & ELLNER, S.P. (2000). — Living on the edge of chaos : population dynamics of fennoscandian voles. *Ecology*, 81 : 3099-3116.
- TURCHIN, P. & HANSKI, I. (1997). — An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. *Amer. Naturalist.*, 149 : 842-874.
- TURCHIN, P., OKSANEN, L., EKERHOLM, P., OKSANEN, T. & HENTTONEN, H. (2000). — Are lemmings prey or predators ? *Nature*, 405 : 562-565.
- VAN WIJNGAARDEN, A. (1957). — The rise and disappearance of continental vole plague zones in the Netherlands. *Verlagen van Landbouwkundige Onderzoekingen*, 63.15 : 1-21.
- WILDHAGEN, Å. (1952). — *Om vekslingene i bestanden av smågnagere i Norge 1871-1949*. Drammen.
- XIA, X.H. & BOONSTRA, R. (1992). — Measuring temporal variability of population density - a critique. *Amer. Naturalist*, 140 : 883-892.