

Remarques sur les fluctuations d'abondance de certains animaux. Part 1

Autor(en): **Saucy, Francis / Gabriel, Jean-Pierre**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **84 (1996-1997)**

Heft 2

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-287995>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Remarques sur les fluctuations d'abondance de certains animaux. Première partie

par

Francis SAUCY¹ et Jean-Pierre GABRIEL²

Abstract.—SAUCY F., GABRIEL J.-P., 1996. Some remarks on the fluctuations in numbers of animals. First part. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 84.2: 157-189.

In this paper, we review the main facts and the theories that have been proposed during the last 70 years to explain the periodic fluctuations in numbers of small rodents, hares and their predators. Our studies on the water vole have lead us to investigate the hypothesis that the climate could play a major role on these phenomena. In this vole species, periods range between 5 to 8 years and fluctuations occur in synchrony over large areas. We have found in the climate of Switzerland evidence for cycles in temperature with periods corresponding to those observed in populations of this rodent. Temperature fluctuations with variable periodicities (ranging between 3 to 10 years) have been discovered in many regions (e.g. Great Britain, Scandinavia, Siberia, etc). As an example, we show that the populations of lemmings fluctuate in phase with temperature at Barrow, Alaska. We have also found that in North America, the temperature fluctuates with an approximatively 10-year periodicity and that inversions in these temperature cycles have been reported on both sides of the Rocky Mountains. They provide a convincing explanation for the remarkable out of phase fluctuations that have been observed for populations of the snowshoe hare from Yukon and Alaska as compared to populations in more eastern regions. From the facts reported here we conclude that the fluctuations in numbers of these mammals are probably driven by climatic factors, the importance of which has been largely underestimated in the past.

Key words: population fluctuations, climatic factors, voles, lemmings, hares, *Arvicola terrestris*

Résumé.—SAUCY F., GABRIEL J.-P., 1996. Remarques sur les fluctuations d'abondance de certains animaux. Première partie. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 84.2: 157-189.

Dans cet article, nous passons en revue les principaux faits et théories observés, démontrés ou postulés depuis plus de 70 ans dans le but d'expliquer les fluctuations de population à caractère périodique que l'on observe chez de nombreuses espèces de rongeurs et de lagomorphes, ainsi que chez leurs prédateurs. Nous montrons en particulier par quels

¹Institut de Zoologie, Université de Fribourg, Suisse

²Institut de Mathématiques, Université de Fribourg, Suisse

détours nous sommes parvenus, à la suite de nos travaux sur le campagnol terrestre, à la conviction que le climat devait jouer un rôle prépondérant dans le déterminisme de ces phénomènes périodiques. Les fluctuations d'abondance de ce rongeur présentent un rythme de 5 à 8 ans et se développent en synchronie sur de vastes étendues. Nous apportons ici la démonstration qu'il existe des fluctuations du climat (de la température en particulier) de périodicité correspondante dans notre pays. De telles fluctuations du climat ont également été observées dans la plupart des régions du globe (Grande-Bretagne, Scandinavie, Sibérie, etc) avec des périodicités comprises entre 3 et 10 ans suivant les endroits. Nous montrons aussi que les fluctuations de la température en Alaska correspondent étroitement aux fluctuations d'abondance des lemmings dans cette région. De plus, en Amérique du Nord, une périodicité d'approximativement 10 ans a été mise en évidence pour la température avec des phénomènes d'inversion de part et d'autre des Montagnes Rocheuses. Ces inversions permettent d'expliquer pourquoi les populations de lièvres évoluent en contre-phase à l'est et à l'ouest de cette chaîne de montagnes. De ces faits, nous concluons que les fluctuations d'abondance de ces animaux sont probablement causées par des cycles climatiques dont l'influence a largement été sous-estimée par le passé.

Mots-clés: fluctuations d'abondance, facteurs climatiques, campagnols, lemmings, lagomorphes, *Arvicola terrestris*

INTRODUCTION

Le but du présent article est d'attirer l'attention sur un fait climatique susceptible d'expliquer les fluctuations périodiques (cycles) de certains animaux, en particulier dans l'hémisphère nord. En effet, les populations de ces animaux (rongeurs et lièvres) et celles de leurs prédateurs, (renards, lynx, oiseaux de proie) présentent des fluctuations périodiques qui se développent de manière synchrone à une échelle continentale. Ce phénomène suggère que celles-ci doivent trouver leur origine dans un facteur commun. Bien qu'on admette généralement que le climat pourrait jouer un tel rôle (KREBS and MYERS 1974, CHITTY 1996), cette explication a été rejetée jusqu'à présent en l'absence de preuve satisfaisante.

Nous apportons ici la confirmation que des fluctuations de périodes identiques à celles observées chez les rongeurs et leurs prédateurs existent dans les données climatiques récoltées depuis plusieurs siècles par les météorologues. Nous proposerons ultérieurement un mécanisme spécifique pour expliquer ce qui est encore considéré comme une énigme de la biologie des populations.

HISTORIQUE

Il y a plus de septante ans déjà, ELTON (1924), dans un article de 45 pages publié en 1924 et intitulé «Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects» attirait l'attention des biologistes sur le caractère périodique des fluctuations d'abondance des lemmings, petits rongeurs Arvicolidés vivant dans les régions septentrionales de l'hémisphère nord. L'histoire mentionne (STENSETH 1995) qu'au retour d'un voyage scientifique au Spitzberg, Elton fit escale à Trondheim (Norvège) où il découvrit un ouvrage du biologiste norvégien COLLETT (1911-12) relatant les principales périodes de forte abondance des lemmings au XIX^e siècle.

Stenseth rapporte encore qu'Elton, alors âgé de 23 ans, acquit cet ouvrage contre les trois shilling qui lui restaient en poche. Dès son retour en Angleterre, Elton fit traduire le livre en anglais. Il publiait ensuite l'article mentionné ci-dessus, puis un livre (*Voles, Mice and Lemmings* 1942) faisant la synthèse des faits connus sur les fluctuations de ces animaux pour l'ensemble de l'hémisphère nord. Il réunit ensuite, avec ses collaborateurs, un ensemble de données sur les fluctuations des populations de lynx, de rats musqués, ainsi que d'autres espèces gibier du continent nord-américain (ELTON and NICHOLSON 1942a, 1942b). Mentionnons encore le travail de MACLULICH (1937) qui rapporte des variations de densités similaires à celles des lynx chez les lièvres d'Amérique du Nord.

Si l'origine et la qualité de ces données sont fort variées, toutes cependant relatent le même phénomène: les populations de ces mammifères fluctuent fortement et de manière récurrente selon un rythme périodique auquel on donne le nom de cycle. Ce cycle s'étend généralement sur 3 à 5 ans chez les lemmings et les campagnols; il dure approximativement 10 ans chez les espèces de taille supérieure du continent nord-américain.

Ces fluctuations sont d'une telle amplitude que les populations peuvent atteindre, selon les années, des abondances si élevées qu'on les qualifie de pullulations (plus de 1000 ind/ha chez le campagnol terrestre en Suisse; MOREL et MEYLAN 1970). Ces périodes de forte densité sont suivies d'un déclin rapide et massif, puis d'une période de faible abondance durant laquelle l'espèce passe inaperçue et peut même subir des extinctions locales.

Si Elton fut l'un des premiers à attirer l'attention des biologistes sur ces questions et à leur donner une dimension scientifique, il serait faux de croire que le phénomène était passé inaperçu auparavant. En effet, on trouve de multiples mentions de pullulations de rongeurs dans les écrits les plus anciens (y compris la Bible). ELTON (1942) en donne une revue historique très complète. Cependant, c'est à ARISTOTE (IV^e siècle avant notre ère) que l'on doit l'une des descriptions les plus saisissantes du phénomène. Elle a été évoquée à de multiples reprises jusqu'à l'époque moderne; nous en reproduisons des extraits ci-dessous. En dépit de certains aspects exagérés et inexacts, elle contient déjà les éléments principaux qui sont encore mentionnés de nos jours:

«La génération des «souris» est tout à fait étonnante par sa multiplicité et sa rapidité, comparée à celle des autres animaux. (...) Et la génération des souris qui vivent à la surface dans les campagnes ainsi que les ravages qu'elles font sont un sujet d'embarras; car en beaucoup d'endroits, il y a habituellement une quantité de souris des champs incalculable au point qu'il ne reste qu'une petite partie de la récolte. Et le développement est si rapide que certains de ceux qui travaillent dans des champs qui ne sont pas grands, voyant la veille que le moment de la moisson est venu, trouvent le lendemain en amenant les moissonneurs toute la récolte dévorée.

Leur disparition survient sans raison: en peu de jours, elles deviennent tout à fait invisibles, et pourtant les jours qui la précèdent les hommes ne s'en rendent pas maîtres, même en les enfumant, en les faisant sortir de leurs trous, ou encore en leur faisant la chasse (...); les renards leur font aussi la chasse et les furets en détruisent beaucoup, mais ils ne viennent à bout ni de l'abondance ni de la vitesse de leur génération; il n'y a peut-être rien d'autre que les pluies, car lorsqu'elles surviennent, alors les souris disparaissent rapidement». (Aristote, Histoire des Animaux, trad. J. Bertier, p. 378).

En Suisse également les micromammifères semblent avoir été de tous temps présents dans les préoccupations des populations rurales. Qui ne se souvient du taupier du village? Nombreuses sont aussi les personnes qui ont une anecdote vécue à conter sur leur expérience de piégeage de taupes ou de rongeurs. Enfin, l'extraordinaire série chronologique (données ininterrompues durant plus d'un siècle) publiée par l'historien bernois KÖRNER (1993) est là pour en témoigner. Ce travail relate les piégeages de rongeurs réalisés aux XVI^e et XVII^e siècles (1538-1643) dans les alentours de la ville de Soleure. Elle constitue l'une des plus longues et des plus anciennes séries chronologiques pour des mammifères.

Des informations similaires ont été recueillies en Suisse dans plus de 50 localités (SAUCY 1988b, 1994, HEITSCH 1996). Elles nous fournissent une représentation de ce que furent les fluctuations du campagnol terrestre de la Vallée de Joux à la vallée du Rhin durant le XX^e siècle. Ces informations complètent celles dont nous disposons déjà dans d'autres régions, comme en Scandinavie (FALCK *et al.* 1995, BJØRNSTAD *et al.* 1995) et au Japon pour diverses espèces de rongeurs (BJØRNSTAD *et al.* 1996) ou en Amérique du Nord pour les lièvres, lynx, et autres espèces (ELTON and NICHOLSON 1942a, 1942b). C'est sur la base de ce matériel, ainsi que des travaux sur la biologie du campagnol terrestre réalisés à la Station de Recherches Agronomique de Changins (Nyon) par MOREL (1981), AIROLDI (1976a, 1976b, 1978, 1979), SAUCY (1988a) et KOPP (1993) sous la direction de A. Meylan, que nous avons développé notre réflexion.

REVUE DES PRINCIPAUX MODELES

Depuis leur description par Elton, les cycles d'abondance de ces animaux n'ont cessé de fasciner les biologistes qui les qualifient parfois de «mystère» ou d'«énigme». Le seul fait que le phénomène demeure aujourd'hui encore inexplicable justifie que l'on s'y intéresse toujours. On ne compte plus les publications et travaux qui ont été écrits sur le sujet (ils se chiffrent sans doute par milliers). De multiples théories ou «hypothèses» ont été émises –BATZLI (1992) en recensait au moins 22–, sans qu'une explication convaincante n'ait été proposée jusqu'à ce jour. On en trouvera une synthèse dans le récent livre de CHITTY (1996): «Do lemmings commit suicide? Beautiful hypotheses and ugly facts».

Nous présentons ci-dessous les principales théories ou hypothèses qui ont été émises pour expliquer ce phénomène. Nous évoquerons d'abord les modèles explicatifs les plus simples. Ils reflètent le sens commun et sont fréquemment mentionnés par les praticiens. Nous évoquerons ensuite des hypothèses plus complexes proposées plus récemment. Comme il est impossible de résumer ici exhaustivement l'ensemble des nombreux travaux réalisés dans ce domaine, nous tenterons de mettre en évidence les faits les plus importants qui corroborent ou infirment chacun de ces modèles. Dans la plupart des cas, il serait abusif et naïf d'affirmer ou de croire que tel auteur privilégiant telle hypothèse, ne considère pas que d'autres facteurs puissent également avoir un rôle important à jouer dans telles circonstances particulières.

On peut juger de la pertinence d'un facteur en adoptant l'approche réductionniste prônée par Elton, Chitty, Krebs et leurs étudiants. Selon ce point de

vue, un facteur est considéré comme *nécessaire* si le phénomène ne se produit jamais en son absence. Au contraire, il est jugé *suffisant* s'il peut à lui seul induire le phénomène et peut être remplacé par une autre cause (CHITTY 1996).

Facteurs extrinsèques abiotiques: le climat et les autres facteurs de l'environnement

On entend par système d'explication extrinsèque tout modèle ayant un facteur causal dont l'origine est à rechercher dans l'environnement des populations dont on étudie les fluctuations. En d'autres termes, ces facteurs sont d'une origine extérieure aux populations étudiées et ne trouvent pas leur source dans les organismes eux-mêmes. On fait habituellement la distinction entre facteurs abiotiques et biotiques, les premiers constituant l'environnement physique d'une population, les seconds regroupant toutes les espèces végétales et animales susceptibles d'entrer en interaction avec les populations étudiées.

Parmi les facteurs de l'environnement physique, le climat est celui qui présente les plus grandes fluctuations. Par conséquent, c'est souvent ce facteur qui est invoqué pour tenter d'expliquer par une cause commune les fluctuations de diverses populations. Bien que l'on trouve peu d'auteurs pour soutenir l'idée que le climat est, dans bien des cas, la cause première des phénomènes observés, il est également vrai que rares sont ceux qui en dénie l'impact. Si l'importance des variations du climat est généralement considérée comme minime ou assimilée à un «bruit de fond», ce sont souvent en dernière analyse des causes climatiques qui sont invoquées lorsqu'une expérience a échoué et que l'on ne sait comment intégrer les résultats observés dans un modèle particulier.

Ainsi, et à l'exception de quelques chercheurs qualifiés de «schismatiques» (CHITTY 1996), tels ANDREWARTHA and BIRCH (1954), ou FULLER (1967), la plupart semble admettre que c'est en dehors des facteurs de l'environnement physique (et par conséquent du climat) qu'il faut rechercher les causes profondes qui déterminent les fluctuations d'abondance d'une population. Dans cette optique, on peut faire abstraction des variations du climat et imaginer un environnement stable dans lequel tester des modèles de nature intrinsèque.

Il convient encore de mentionner les travaux statistiques de MORAN (1949, 1953) et d'ARDITI (1979a, 1979b). Ces auteurs ont tenté de déterminer dans quelle mesure le climat permettait d'expliquer les cycles des lynx d'Amérique du Nord. Tous deux rapportent avoir détecté des corrélations avec certaines variables climatiques, sans pouvoir cependant proposer un modèle.

Facteurs extrinsèques biotiques: pathogènes, nourriture, prédation

La seconde catégorie regroupe tous les modèles explicatifs faisant appel à des facteurs biotiques de nature extrinsèque. On postule qu'un ou plusieurs des organismes constituant l'environnement biotique de l'espèce focale sont susceptibles d'en affecter les fluctuations d'abondance. Parmi ces derniers, les pathogènes, la nourriture et les prédateurs constituent les facteurs le plus souvent invoqués.

Les *pathogènes* (virus, bactéries, parasites) susceptibles de causer des maladies, voire des épidémies mortelles furent l'un des premiers facteurs envisagés par Elton pour expliquer le déclin massif et rapide observé dans de nombreuses populations de rongeurs. C'est une idée encore répandue chez les

agriculteurs qui disent souvent que les campagnols «prennent la maladie» avant que les populations ne déclinent.

Il convient de rappeler que, dès la fin du siècle dernier, on a utilisé à grande échelle et avec un succès sans doute inégalé depuis, divers microorganismes pathogènes pour lutter contre les rongeurs. ELTON (1942) décrit de manière saisissante les campagnes de lutte réalisées en France contre le campagnol des champs (*Microtus arvalis*). On mobilisait toute la population des villages pour préparer des appâts constitués de morceaux de pain enduits de pathogène. Le «virus» (comme on appelait alors le bacille responsable du typhus des souris, *Salmonella typhimurium*) arrivait de Paris par dizaines de litres. On imbibait ensuite de «virus» (sur le sol des salles de classe de préférence) des tonnes de morceaux de pain préparés à l'avance que l'on distribuait ensuite de manière systématique dans les terriers des rongeurs. Toutes ces opérations étaient réalisées à mains nues.

L'efficacité de la lutte, contrôlée par piégeage, par excavation des terriers et par observation des signes d'activité des campagnols, était apparemment extraordinaire. Il y eut étonnamment peu d'accidents, mais les quelques cas fatals d'infection humaine eurent finalement raison de cette méthode de lutte. Elle a toutefois été utilisée en France jusqu'après la seconde guerre mondiale (A. Meylan, comm. pers.).

Cependant, Elton et ses collègues avaient abandonné cette théorie depuis longtemps. De nombreuses autopsies avaient montré que les campagnols étudiés (*Microtus agrestis* principalement) pouvaient être porteurs des germes de multiples maladies (tularémie, tuberculose des rongeurs, etc). Toutefois, on ne trouvait pas de relations simples entre la présence de pathogènes et l'évolution des populations de rongeurs (CHITTY 1996).

Les études concernant le rôle de la *nourriture* conduisent aux mêmes conclusions. Il peut arriver que les rongeurs exploitent à tel point leur milieu qu'il ne reste presque plus de végétation sur le sol. Dans de tels cas, on peut raisonnablement admettre que le déclin a été provoqué par une famine. Cependant, ces situations ont un caractère singulier, car en général le déclin n'est pas associé à une destruction de la végétation (KREBS and MYERS 1974, CHITTY 1996).

L'impact de la *prédation* est un sujet plus controversé. Il est aussi plus difficile à appréhender. Bien que les chercheurs d'Oxford n'aient jamais tenté d'estimer l'influence des prédateurs, leurs observations non quantifiées ont conduit Chitty et ses collègues à la conclusion que ce facteur n'était pas nécessaire au déclin des populations (CHITTY 1996). Ce n'est cependant pas l'opinion prédominante dans les pays fenno-scandinaves, comme en témoignent les multiples articles récemment consacrés au rôle des prédateurs dans les cycles des micromammifères de ces régions d'Europe septentrionale (ERLINGE *et al.* 1983, 1984, HANSSON and HENNTONEN 1985a, 1985b, HENNTONEN *et al.* 1985, KORPIMÄKI *et al.* 1991, KORPIMÄKI 1993).

Facteurs intrinsèques et modèles d'auto-régulation

On entend par système d'explication intrinsèque, tout modèle dont le facteur causal trouve son origine au sein des populations étudiées (et non dans leur environnement comme pour les facteurs extrinsèques). Cette approche postule que toute population est capable d'autorégulation (ou d'autolimitation de son effectif), ce qui signifie qu'elle peut se développer en utilisant au mieux les

ressources de son environnement physique, sans en dépasser les limites. L'hypothèse d'autorégulation trouve son origine dans le concept déjà ancien d'équilibre de la nature. On en trouve une expression moderne dans le modèle «logistique» et dans le concept de «capacité de soutien» qui en découle.

On trouve chez les oiseaux de nombreux exemples corroborant l'hypothèse d'autorégulation (WATSON and MOSS 1970). En effet, on observe fréquemment qu'une fraction seulement des individus matures participe à la reproduction. Les autres peuvent former des groupes marginaux ou s'intégrer à des unités reproductrices et contribuer à l'élevage de jeunes dont ils ne sont généralement pas les géniteurs. Dans le cas des oiseaux, il paraît bien établi que la territorialité est un facteur d'autolimitation déterminant. Il est remarquable de ne trouver que peu d'exemples de fluctuations à caractère cyclique chez les oiseaux. Dans les cas où de telles fluctuations ont été observées (chez les tétraonidés p. ex.), l'amplitude de ces fluctuations est bien souvent inférieure à celles que l'on enregistre chez les rongeurs (WATSON and MOSS 1970).

Nous n'évoquerons ici que deux des nombreux modèles fondés sur des mécanismes intrinsèques. Ce sont ceux qui ont le plus marqué les travaux sur les fluctuations de populations des mammifères. Il nous paraît justifié d'affirmer qu'ils reposent sur l'hypothèse implicite d'une perturbation des mécanismes d'autorégulation.

Le modèle physiologique du *stress social* de CHRISTIAN (1950) repose sur la théorie plus générale du stress (ou syndrome général d'adaptation) mise en place par Hans SELYE (1946). Celle-ci postule que, confronté à une agression ou à une perturbation de son environnement, un organisme est capable de réagir de manière adaptée aux circonstances. Une telle réaction implique des mécanismes physiologiques relativement complexes, mais bien compris de nos jours. Cependant, des expositions trop fréquentes ou prolongées à de telles perturbations (stress) sont susceptibles de provoquer des dérèglements physiologiques sérieux pouvant engendrer des pathologies graves, voire causer la mort de l'organisme.

Dans son extension de la théorie du syndrome général d'adaptation aux micromammifères, CHRISTIAN (1950) postule que, dans une population en croissance rapide, les interactions sociales augmentent d'autant et produisent les mêmes effets que ceux décrits par SELYE (1946). Une exposition prolongée durant une période de haute densité (surpopulation) serait responsable du déclin ou rendrait tout au moins les animaux plus sensibles à divers facteurs de mortalité.

Des faits corroborant cette théorie n'ont pu être mis en évidence que dans un cas très particulier, celui des souris marsupiales d'Australie (genre *Antechinus* et genres apparentés de la famille des Dasyuridés) (BRADLEY *et al.* 1980, LEE and McDONALD 1985). Le très intéressant mode de vie de ces petits mammifères mérite d'être brièvement résumé ici. Le rut est bref et intense. Il a lieu au début de l'hiver austral (fin de la saison sèche) et se déroule durant une période d'une quinzaine de jours environ pendant laquelle toutes les femelles sont fécondées. Les mâles cessent de s'alimenter et consacrent toute leur énergie à la recherche de partenaires. Au terme de cette brève période des amours, ils meurent tous, suite à divers dérèglements de leur physiologie et à un délabrement général de leur système immunitaire. La cause de cette subite mortalité a été attribuée de manière convainquante au stress par les chercheurs australiens (BRADLEY *et al.* 1980). Après la disparition des mâles, la population n'est

plus alors constituée que de femelles gestantes. Les jeunes naissent un mois plus tard, mais ne deviendront indépendants de leur mère que vers l'âge de 4 à 5 mois.

En dépit du fascinant cycle annuel qui en résulte chez ces espèces, ce type de régulation à court terme ne semble pas impliqué dans la régulation de la taille des populations à long terme et toutes les tentatives pour trouver un mécanisme similaire chez les rongeurs cycliques se sont soldées par des échecs (McDONALD and TAITT 1982, BOONSTRA et BOAG 1992).

L'hypothèse de Chitty est le second modèle intrinsèque que nous considérons ici. Cette hypothèse est difficile à décrire, car elle a évolué au cours du temps. Cependant, elle a eu un impact considérable et a suscité de nombreux travaux (KREBS 1978, STENSETH 1981, BOAG and BOONSTRA 1988). En voici les principaux éléments.

L'hypothèse de Chitty trouve son origine dans l'observation que les campagnols sont plus lourds et plus gros en période de forte densité qu'en période de faible abondance. Elle repose sur deux postulats. Le premier est le postulat d'autorégulation et le second repose sur les différences de poids qui, selon Chitty, reflètent des différences de nature génétique. Ainsi, dans une population présentant des fluctuations périodiques, on trouverait des morphes distincts (correspondant à des génotypes) dont les fréquences respectives dépendraient de la densité. Dans ce contexte, Chitty fait appel à la territorialité comme mécanisme d'autolimitation. Il invoque une alternance de phénotypes agressifs ou dociles à différentes phases du cycle. Selon Chitty, dont la réflexion est ancrée dans le schéma darwinien, la capacité des populations à l'autorégulation, tout comme l'alternance des morphes, résultent de l'action de la sélection naturelle.

C'est à la vérification du second postulat et de ses composantes génétiques que se sont adressés la plupart des auteurs qui ont testé l'hypothèse de Chitty. Les travaux les plus récents, aussi bien théoriques (STENSETH 1981) qu'expérimentaux (BOONSTRA and BOAG 1987, BOAG and BOONSTRA 1988), ne corroborent pas cette hypothèse. Nous reviendrons sur les idées de Chitty dans la deuxième partie de cet article où nous proposerons une interprétation différente de certains faits.

Approche multifactorielle ou holiste

LIDICKER (1978) s'oppose à l'approche réductionniste adoptée par les partisans des modèles présentés plus haut et propose d'aborder le problème d'un point de vue holiste. Il affirme que l'on ne saurait comprendre un phénomène aussi complexe que celui des cycles sans prendre en compte tous les facteurs qui entrent en jeu. LIDICKER (1988, 1991) a récemment réaffirmé sa position sur le sujet ce qui a donné l'occasion aux partisans de l'approche réductionniste (GAINES *et al.* 1991) de justifier leur point de vue. Nous partageons en partie l'opinion de ces derniers, qui sont d'ailleurs convaincus que la solution est probablement multifactorielle. Mais, si plusieurs facteurs sont importants, seuls les facteurs relevant devraient être pris en considération.

Un diagramme de BATZLI *et al.* (1980) illustre bien les problèmes que la théorie multifactorielle engendre. Selon CHITTY (1996), Batzli et ses collègues n'envisagent pas moins de 58 interactions directes entre les divers facteurs inclus dans leur figure. On voit mal comment la liste des variables à tester ne devrait pas s'allonger à l'infini. De plus, ces facteurs sont souvent formulés de

manière vague. Le problème se complique encore si l'on doit également prendre en compte et quantifier les effets indirects et les interactions entre facteurs.

Modèles mathématiques

La question des cycles n'a pas manqué d'attirer l'attention des partisans des modèles mathématiques. A notre avis, aucune contribution significative n'a été apportée par cette approche, car la plupart des modèles proposés manquent de bases phénoménologiques.

Cette tradition a débuté par les travaux de LOTKA (1925) et de VOLTERRA (1931) à l'époque de la découverte des cycles par Elton. Ces études ont été abondamment discutées dans la littérature et, bien que ces modèles soient considérés comme des classiques, il est clairement établi que les oscillations qu'ils produisent ont peu de rapport avec des phénomènes de nature biologique.

Dans le cas des rongeurs, citons le travail de MAY (1976) qui propose un modèle fondé sur l'introduction d'un délai dans l'équation logistique. May a confronté son modèle aux données de SHELFORD (1943) qui rapporte les fluctuations d'abondance d'une population de lemmings du genre *Dicrostonyx* dans la région de Churchill (Manitoba) de 1929 à 1941. May montre que son modèle permet de reproduire les données de Shelford et suggère l'existence d'un délai de 9 mois dont la signification biologique demeure obscure. Plus récemment, les travaux de HANSKI *et al.* (1991), élaborés sur la base d'un modèle antérieur de May, tentent d'expliquer les fluctuations de rongeurs en Scandinavie en fonction de la prédation.

Si fondamentalement nous ne contestons pas l'intérêt de ce type d'approche, car tout modèle invite à la réflexion, nous doutons cependant que des modèles mathématiques généraux, souvent fondés sur des prémisses floues, puissent aider à trouver des solutions convaincantes à des problèmes particuliers.

Evaluation de ces hypothèses et modèles

On peut conclure de l'exposé des modèles ou hypothèses examinés ci-dessus qu'aucun d'entre eux ne propose un cadre théorique permettant de rendre compte de manière satisfaisante des fluctuations d'abondance à caractère périodique des rongeurs, des lièvres et de leurs prédateurs. De plus, les nombreux travaux réalisés dans le domaine n'ont pas permis d'établir de hiérarchie claire entre facteurs nécessaires et suffisants. Il n'est donc pas possible de proposer un modèle général (ni même un modèle particulier) auquel se référer.

CARACTÉRISTIQUES DES FLUCTUATIONS À CARACTÈRE PÉRIODIQUE

Nous nous proposons de présenter une vue d'ensemble des éléments qui nous paraissent déterminants et nécessaires à une compréhension synthétique des fluctuations de populations à caractère périodique.

Considérons tout d'abord le *cycle annuel*. Il correspond aux fluctuations découlant de l'accroissement de la population dû à la reproduction ou à

l'immigration et des pertes par mortalité ou émigration dans l'intervalle d'une année. Une population est dite «stationnaire» si le bilan de ces quatre composantes est nul. Ainsi, dans une population stationnaire se reproduisant en permanence, on devrait observer un effectif constant, comme dans les cultures continues (MONOD 1950). Une telle situation n'est envisageable que dans un environnement constant et, à notre connaissance, n'existe pas en conditions naturelles.

En revanche, dans un environnement saisonnier, la reproduction est généralement limitée à certaines périodes précises. Dans ce cas, nous entendons par population stationnaire, une population dont le bilan établi à des époques correspondantes (p. ex. au début ou à la fin de la période de reproduction) est nul. Si ces deux phases se déroulent dans l'intervalle d'une année, la population subit des fluctuations annuelles durant lesquelles phases d'accroissement et de déclin se succèdent et l'on parle alors de cycle annuel.

Dans un cycle *pluriannuel*, il faut plusieurs années pour que la population retourne à un état donné. On peut alors également considérer comme stationnaire une population qui retourne à un état donné à intervalles de temps réguliers. On appelle *période* cet intervalle et on donne le nom de cycle pluriannuel aux fluctuations d'abondance qui se déroulent durant ce laps de temps. Dans un environnement saisonnier, on peut considérer qu'un cycle pluriannuel est composé d'une succession de cycles annuels de bilans différents.

Ainsi, on distingue généralement quatre phases durant un cycle pluriannuel: la *période de croissance* durant laquelle la population augmente (bilan positif), le *pic ou période de haute densité* durant laquelle la population demeure approximativement constante à un haut niveau (bilan nul), le *déclin* durant lequel la population retourne au niveau qui était le sien avant la phase de croissance (bilan négatif) et une *période de faible abondance* (bilan nul).

L'amplitude

Chez les petits rongeurs, les fluctuations sont généralement d'une amplitude importante durant un cycle pluriannuel et le facteur de multiplication entre pic et phase de faible abondance atteint souvent 100 ou plus (p. ex. chez le campagnol terrestre en Suisse les populations peuvent passer de moins 10 ind/ha à plus de 1000 ind/ha (MOREL et MEYLAN 1970).

La périodicité

La durée du cycle est variable suivant les espèces et suivant les régions. Le cycle pluriannuel, tel qu'il a été classiquement établi chez les lemmings et les campagnols en Europe (ELTON 1942), se développe le plus souvent sur 3 ou 4 ans, avec des extrêmes de 2 et 5 ans. On observe des valeurs similaires pour les régions septentrionales d'Amérique du Nord (KREBS and MYERS 1974). On trouve cependant, une exception majeure chez les petits rongeurs. Il s'agit du cas du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris*, dont les cycles s'étalent sur 5 à 8 ans dans les régions montagneuses d'Europe centrale (SAUCY 1988a, 1994) et entre 8 et 10 ans dans les plaines de Sibérie (PANTELEYEV 1968).

En Amérique du Nord, on observe un cycle d'une durée typique de 10 ans (extrêmes entre 8 et 11 ans) chez certains mammifères de la forêt boréale, dont le lièvre (*Lepus americanus*) et son principal prédateur le lynx (*Lynx canadensis*). Il en va de même du rat musqué (*Ondatra zibethicus*) et du vison

(*Mustela vison*) (ELTON 1942). Le cycle de 4 ans réapparaît dans la toundra qui s'étale au nord de la forêt boréale. Ainsi, dans ces régions, les rongeurs et les renards arctiques (*Alopex lagopus*) montrent un cycle de 4 ans (ELTON 1942), de même que les rats musqués et les visons dont le cycle de 10 ans en forêt boréale est remplacé par un cycle plus court, typique de celui de la toundra (J. Erb, comm. pers.).

Les données que l'on utilise pour décrire les fluctuations de ces populations portent le nom de *séries chronologiques* ou *séries temporelles*. Elles sont constituées d'observations récoltées à intervalles réguliers (1 an p. ex.) sur des durées suffisamment longues pour mettre en évidence plusieurs fluctuations. Il existe des techniques mathématiques spécifiques à l'étude de telles séries. Celles qui relèvent de l'analyse spectrale sont particulièrement utiles, car elles permettent d'extraire les périodes dominantes d'une série temporelle. Le *périodogramme* est une représentation condensée et synthétique de la contribution des différentes composantes périodiques (GOTTMAN 1981, BURROUGHS 1992). Cette technique est issue des travaux réalisés au XIX^e siècle par le mathématicien français Joseph Fourier qui a montré que l'on peut représenter un phénomène périodique par une superposition de courbes de fréquences et d'amplitudes différentes, que l'on appelle harmoniques.

L'application de ces principes aux séries temporelles permet de les décomposer en leurs principales harmoniques et de détecter la présence des signaux dominants. Le périodogramme ou «spectre de puissance» permet d'estimer, en terme de variance, quelle est la contribution des différentes harmoniques à la variance totale de la série (BURROUGHS 1992). Ainsi, le périodogramme permet de se faire une première idée de la nature périodique d'un phénomène. Mentionnons qu'il est relativement instable et que sa stabilité dépend en grande partie de la longueur des séries temporelles considérées. Les périodes extraites par cette technique sont toujours des sous-multiples du nombre d'observations. L'intervalle de confiance de la valeur estimée en dépend également.

Relevons enfin que, dans les données d'observation, la période et l'amplitude des cycles ne sont pas strictement déterminées et peuvent varier d'une fluctuation à l'autre. On peut toutefois quantifier ces grandeurs de manière statistique en estimant leur moyenne et leur variance.

La figure 1 donne un exemple d'une telle analyse. Elle représente les fluctuations des populations du campagnol terrestre à Ste-Croix entre 1938 et 1991 sur la base des captures réalisées par les piégeurs de la commune. On observe une récurrence périodique des phases de faible et de haute abondance (fig. 1a). On remarque que la périodicité n'est pas absolue et que les maxima de populations surviennent à intervalles irréguliers compris entre 5 et 8 ans. L'amplitude de ces maxima est également variable avec un record de 101'033 captures en 1948 (le record absolu est de 276'771 en 1953 à Château d'Œx), les autres maxima étant généralement compris entre 10'000 et 40'000 captures. Le périodogramme (fig. 1b) démontre que les fréquences correspondant à des périodes voisines de 6 ans (comprises entre 5,4 et 6,8 ans) dominent largement et qu'elles sont susceptibles d'expliquer la majeure partie de ces fluctuations.

La synchronie

La synchronie sur de très grandes surfaces est l'une des caractéristiques des cycles pluriannuels qu'ELTON (1924, 1942) avait détectée d'emblée. La réalité

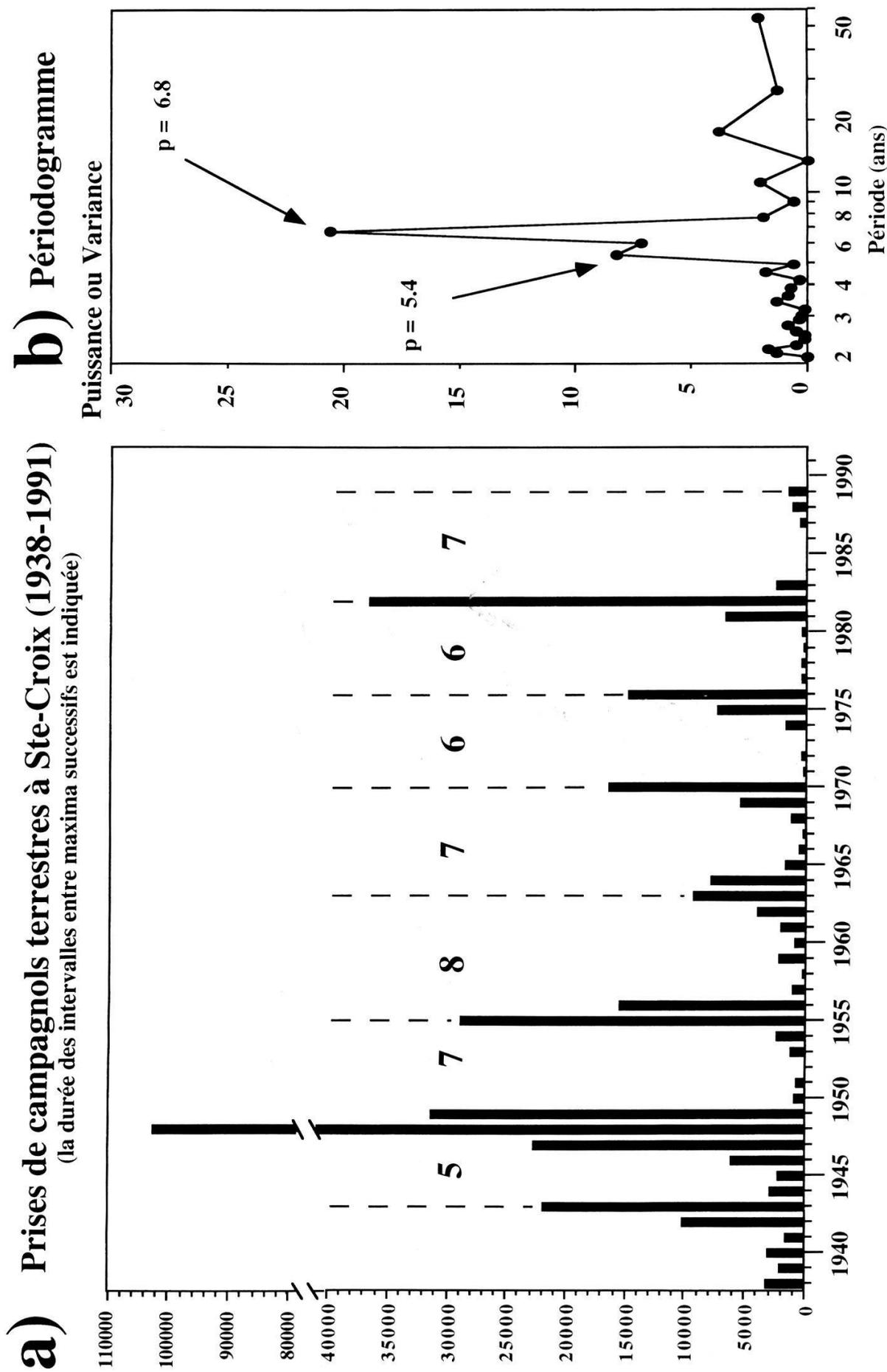


Figure 1.—Fluctuations des populations de campagnols terrestres à Ste-Croix.

de ce phénomène a été largement confirmée par la suite. Ainsi, par exemple, les cycles des lièvres et des lynx, de même que ceux de la plupart des espèces de micromammifères se déroulent de manière synchrone sur de grandes surfaces en Amérique du Nord et en Fennoscandie (ELTON 1924, 1942, KREBS and MYERS 1974, CHITTY 1996).

La synchronie n'est toutefois pas absolue. Elle s'accompagne d'exceptions et d'une certaine variabilité locale. Ainsi, dans une région donnée, autour d'un mode dominant, on observe régulièrement des populations en décalage de phase dans lesquelles le pic ou le déclin surviennent un ou deux ans plus tôt ou plus tard que dans la majorité des cas. Cette variabilité a été observée dans tous les systèmes dont nous avons connaissance. On considère généralement que l'explication la plus plausible de la synchronie est à rechercher dans les facteurs climatiques (ELTON 1924, 1942, KREBS and MYERS 1974, CHITTY 1996).

Le *gradient fenno-scandinave* constitue l'une des découvertes récentes dans le domaine des fluctuations des populations de micromammifères. Sa mise en évidence par HANSSON and HENTTONEN (1985a, 1985b) et HENTTONEN *et al.* (1985) remonte à une dizaine d'années seulement. Ces auteurs rapportent l'existence d'un *gradient de cyclité* qui traverse le sous-continent fenno-scandinave du sud au nord. Au sud, les populations de rongeurs seraient caractérisées par des fluctuations annuelles et les cycles pluriannuels seraient absents. Des cycles bien marqués de 3-4 ans apparaîtraient au centre et, enfin, des cycles encore plus longs (3-5 ans) et de plus forte amplitude seraient caractéristiques des régions les plus septentrionales.

La théorie la plus répandue pour expliquer le gradient fait appel à la prédation. Bien qu'aucun modèle ne recueille l'adhésion unanime de tous les auteurs, on peut schématiquement résumer cette théorie de la manière suivante. On fait d'une part une distinction entre les *prédateurs spécialistes* dont le régime alimentaire est essentiellement constitué de micromammifères (souvent d'une espèce prédominante) et les *généralistes* qui ont un régime alimentaire plus varié et sont capables de s'adapter à une diversité de proies. On trouve des spécialistes et des généralistes aussi bien chez les mammifères que chez les rapaces. On fait d'autre part une distinction, sur la base de la *mobilité*, entre les prédateurs terrestres peu mobiles que sont les mammifères et les oiseaux de proie, capables de grands déplacements. IMS and STEEN (1990) ont suggéré que les rapaces pourraient avoir un rôle de synchronisation du cycle sur de grandes étendues.

Relevons enfin l'avis discordant de certains auteurs nord-américains qui doutent de l'existence d'un tel gradient, soit pour des raisons d'ordre méthodologique (XIA and BOONSTRA 1992), soit parce que l'on n'observe rien de similaire en Amérique du Nord (KREBS 1996). De toute évidence, des données supplémentaires sont nécessaires, et quelle que soit l'issue de cette controverse, le gradient fenno-scandinave est l'une des particularités qu'il conviendra d'expliquer dans une théorie générale.

CYCLES CLIMATIQUES: FAITS ANCIENS

Comme on l'a vu plus haut, le climat semble avoir été au centre des préoccupations de nombreux auteurs. C'est bien souvent suite à l'incapacité de trouver une correspondance entre climat et fluctuations d'abondance, que d'autres mécanismes ont été invoqués.

Le soleil est de toute évidence, sinon le premier, du moins l'un des principaux facteurs susceptibles de déterminer le climat sur terre. Dans son article de 1924 déjà, Elton postulait une corrélation entre fluctuations de populations animales et le cycle d'approximativement 11 ans mis en évidence dès la fin du siècle dernier dans l'activité solaire (taches solaires ou «sunspots») par les astronomes zurichois Wolf et Wolfer. Elton était également conscient du fait que, si l'activité solaire était globalement susceptible de déterminer les variations de température sur terre, son effet était probablement indirect et devait être modulé par des phénomènes atmosphériques divers et encore mal connus. Il mentionne les éruptions volcanique qui, en obscurcissant l'atmosphère, peuvent affecter la température de l'air au niveau du sol.

Si forte était la conviction d'Elton que dans ce premier article de 1924, l'auteur énonce sa thèse dès la première page (p. 119): «2. *Climatic cycles. It will be shown in the body of this paper that the periodic fluctuations in the numbers of certain animals there dealt with, must be due to climatic variations*». Plus loin (p. 120): «*Recent work has shown that there are certain pulsations of climate going on, which are definitely periodic*». Ensuite, après avoir analysé le rôle de l'activité solaire, il rapporte avoir eu l'occasion d'examiner les analyses non-publiées de données climatiques de M. D. Brunt (p. 124): «*Among these is one of 31/2 years which occur in the temperatures of six stations in Europe*». Elton procède ensuite à l'analyse des données sur les maxima d'abondance dont il dispose pour les lemmings en Fennoscandie et calcule une période de 3,6 ans entre ces maxima (p. 124). Il mentionne encore une observation d'Elliot publiée en 1884 pour les îles Pribiloff qui sont situées dans le Pacifique au large du Canada: «*there is a very marked variation in the severity of the climate with a period of about four or five years*» (p. 130).

Elton procède ensuite à l'analyse des cycles du lièvre nord-américain tels qu'ils ont été reconstitués par divers auteurs. Leurs données proviennent des registres de la Hudson Bay Company qui récoltait les peaux des animaux tués par les trappeurs et commercialisait la fourrure en Europe. Elton démontre, de manière très convaincante (1924, p. 138, sa figure 6), que les maxima des populations de lièvres se produisent à intervalles réguliers correspondants aux fluctuations de l'activité solaire. Ces maxima apparaissent toujours durant une phase de faible activité solaire, à l'exception de celui de 1905 qui survient lors d'un pic. Elton calcule qu'en faisant abstraction de ce cas particulier «*the average period for rabbits between 1845 and 1914 is 11.5*». Il modifie ensuite légèrement son calcul et postule que le pic de 1914 aurait dû se produire en 1912 si l'exception de 1905 ne s'était produite et aboutit ainsi à une période de 11,1 ans, proche de la période de 11,2 calculée pour l'activité solaire.

La démonstration d'Elton est à la fois convaincante et fragile. En effet, pour emporter la conviction, une théorie doit être en mesure d'expliquer tout à la fois l'ensemble d'un phénomène, ainsi que ses exceptions. Il fut donc relative-

ment facile à MACLULICH (1937) de réfuter cette thèse. Cet auteur a démontré graphiquement, de manière tout aussi convaincante pour ses contemporains, l'absence d'une telle relation.

MacLulich fonde l'essentiel de son argumentation sur l'absence de correspondance entre l'activité solaire et les fluctuations d'abondance des lynx et non des lièvres. Il y a deux raisons principales à cela. D'une part, les données sont plus longues et plus complètes pour les lynx que pour les lièvres, soit approximativement de 1750 à 1935 sans interruption pour les premiers, contre des séries interrompues à plusieurs reprises pour les seconds (1766-1826, 1847-1917, 1920-1929, 1931-1936). D'autre part, MacLulich justifie son choix de la série des lynx par la forte relation trophique établie dans la littérature entre les lièvres et les lynx. Il relate, entre autres, les observations de différents auteurs qui rapportent avoir trouvé des lynx affamés, mourants ou morts d'inanition à la suite de l'effondrement des populations de lièvres. Toujours pour justifier sa démarche, MacLulich (p. 102) tente ensuite d'estimer la corrélation entre les populations des deux espèces sur la base d'estimations non quantitatives (rare, intermédiaire, abondant) entre 1847 et 1934. Il trouve de cette manière une corrélation de +0,55 (erreur probable de $\pm 0,05$).

MacLulich rapporte ensuite que la durée moyenne du cycle des lynx pour la période 1751-1925 est de 9,7 ans, alors qu'elle est de 11,1 pour l'activité solaire (p. 108). De cela il conclut que les deux phénomènes sont indépendants. Puis, il considère les fluctuations des populations de lièvres et clôt d'emblée le débat: «*The fact that lynx abundance is not correlated with sunspot numbers is strong evidence, amounting to proof, that rabbit numbers are not related to sunspots*» (p. 112, souligné par nous). En décrivant les faits, il donne deux arguments. D'une part, de 1856 à 1934, il y a eu 8 cycles de lièvres pour 7 cycles d'activité solaire (durées moyennes respectives de 9,7 et 11 ans). D'autre part, il n'y a pas de corrélation entre les deux séries pour la période 1847-1934 ($r = -0,08 \pm 0,07$).

A notre avis, cette réfutation est mal fondée. En effet, dans son analyse, MacLulich utilise pour sa démonstration les données des prédateurs pour celles des herbivores, comme si elles étaient équivalentes. On a vu que pour justifier cette démarche MacLulich montre que les données des lynx et des lièvres sont corrélées. Mais comme on le sait, corrélation n'implique pas relation causale et réciproquement. Par exemple, dans le modèle de Lotka-Volterra (qui est fondé sur une interaction proie-prédateur), les populations de la proie et du prédateur évoluent en contre-phase; la corrélation entre leurs abondances est nulle, comme cela a été relevé par KOSTITZIN (1937, p. 29).

Nous ne cherchons pas, par ces remarques, à remettre en cause la relation trophique entre le lièvre et le lynx (qui est un fait d'histoire naturelle et non de statistique), mais à comprendre dans quelle mesure les conclusions de MacLulich infirment celles d'Elton. Ainsi, il apparaît que le premier argument évoqué par MacLulich se réfère au cas inexplicé de 1905 déjà relevé par Elton en 1924. Quant au second argument fondé sur une absence de corrélation, il ne peut constituer une preuve. Par conséquent, contrairement à ce qu'affirme CHITTY (199, p. 165), la démonstration de MacLulich ne réfute pas la thèse d'Elton, car elle n'apporte en fait aucun élément nouveau.

Il était probablement illusoire de chercher une relation simple entre les cycles solaires et des cycles d'abondance de durées aussi différentes que ceux des rongeurs et des lynx, ou encore d'espérer expliquer, sur une base unique,

des phénomènes qui présentent des particularités locales. Si l'activité solaire influence l'abondance des lynx, c'est probablement de manière très indirecte, car elle agit d'abord sur le climat, lequel détermine le développement de la végétation dont les lièvres se nourrissent.

Mentionnons encore, en rapport avec la thèse de l'activité solaire, la récente étude de SINCLAIR *et al.* (1993). Ces auteurs suggèrent, sur la base d'analyses statistiques, que l'activité solaire ne serait pas le facteur causal, mais pourrait jouer un rôle dans la synchronisation des populations de lièvres.

Elton semble avoir par la suite modifié son attitude. Dans «*Voles, mice and lemmings*» (1942) on ne trouve plus que de rares et éparses allusions aux cycles climatiques. Relevons toutefois la mention suivante (p 190-191): «*A.H. Goldie, of the Scottish Meteorological office (...) found that pressure-gradients, calculated in a certain way, showed a very well-marked recurrent change since 1903, with a periodicity of three or four years. (...) There are strong correlations also with sunshine, temperature, and rainfall, and Goldie has adumbrated a wide hypothesis of recurrent changes over quite a large area to account for all these aspects of the cycle. Here is a rhythm in weather, of the same length as in voles. Our earlier records of vole fluctuations in Scotland are too thin to use in correlation, and we hope that Goldie's discovery may lead to the elucidation of the climatic factors involved in the northern cycle as a whole (...)*». Par la suite, Elton n'aurait plus fait ouvertement allusion à la thèse climatique, bien qu'il n'ait eu de cesse d'accumuler et de compiler des documents météorologiques et qu'il n'ait en fait probablement jamais complètement abandonné cette hypothèse comme CROWCROFT (1991) et CHITTY (1996, p. 166) le suggèrent.

Si CHITTY (1996) mentionne encore la référence de 1942 à Goldie, la thèse principale et les arguments en faveur du climat proposés par Elton en 1924 sont absents des revues modernes de la question. Ainsi, KREBS and MYERS (1974) dans leur revue des cycles développée sur 133 pages (cet article est l'un des travaux les plus fréquemment cités et fait figure d'ouvrage de référence) écrivent (p. 351), dans un chapitre intitulé «*Weather and synchrony*»: «*Regular fluctuations in populations presumably require a regular stimulus, and few would claim that weather variables change in a regular three-to-four year pattern*». Cela reflète, à notre avis, la position la plus courante à propos du rôle du climat et l'article de Krebs et Myers n'est peut-être pas étranger à cette situation.

Il convient, à ce point, de mentionner une objection sérieuse à la théorie climatique. Il s'agit peut-être de l'argument le plus fort et le plus décisif que l'on puisse opposer au déterminisme des fluctuations des populations animales par le climat. Il peut s'énoncer comme suit: si des cycles climatiques (de température, p. ex.) existent et s'ils déterminent des cycles analogues dans les populations des organismes vivants, alors on devrait retrouver cette périodicité chez toutes les espèces et dans tous les écosystèmes, par exemple chez les plantes et les bactéries. De plus, ces oscillations devraient être synchrones et de période correspondante sur de vastes étendues.

Or, il n'est pas de notoriété publique que les écosystèmes oscillent de la sorte. De plus, on peut imaginer qu'il existe de multiples périodicités dans les variables climatiques. Il n'y aurait alors aucune raison a priori pour que l'une d'entre elles, plutôt qu'une autre, détermine les fluctuations d'un écosystème.

Cette réflexion peut conduire à deux conclusions opposées. On peut d'une part renoncer à invoquer le climat comme cause des fluctuations observées. On peut d'autre part postuler l'existence de relations plus complexes entre le climat et les populations étudiées. Il conviendrait, sous une telle hypothèse, de déterminer comment le climat peut avoir un rôle de facteur déclenchant dans certaines circonstances particulières. On serait alors en mesure de proposer un mécanisme qui serait spécifique à ces populations et qui s'exprimerait indépendamment du reste de l'écosystème.

CYCLES CLIMATIQUES: FAITS NOUVEAUX

Nous pensons être en mesure d'apporter ici certains faits nouveaux. En effet, des études climatiques récentes, réalisées dans le cadre de recherches sur le réchauffement du climat, ont montré, dans plusieurs cas, des cycles de température correspondant aux cycles des rongeurs et des lièvres.

Bien que l'attitude la plus fréquente dans la pratique scientifique soit de présenter une démarche apparemment de pure logique, mais souvent reconstruite a posteriori, nous nous proposons d'adopter ici une approche alternative. Elle consiste à relater par quels hasards et quelles errances passe le chercheur dans sa quête d'une solution. Nous retracerons quels furent les méandres de notre cheminement (plus de 15 ans pour l'un d'entre nous) pour aboutir à la conviction qu'Elton s'était forgée en moins de trois ans, il y a plus de 70 ans déjà.

A la différence d'Elton, notre travail a été facilité par des moyens techniques dont il ne disposait pas à l'époque. Nous pensons en particulier au développement d'outils informatiques qui permettent la création de bases de données et la manipulation rapide de ces dernières, ce qui n'était guère possible il y a 15 ans. En revanche, notre recherche a été rendue plus difficile par le grand nombre d'articles et de théories publiés dans l'intervalle. Une maîtrise complète de cette littérature excède probablement les capacités d'un seul chercheur. Il est par conséquent difficile de faire le tri entre le vrai et le faux, l'essentiel et le négligeable, un problème auquel Elton, en tant que précurseur, n'a pas été confronté.

Voici les principaux éléments qui nous ont conduits à reconsidérer les faits climatiques. Pris séparément, ils n'ont sans doute qu'une valeur anecdotique, mais envisagés dans leur ensemble, ils constituent un faisceau d'indices probants.

Climat et campagnols aux XVI^e et XVII^e siècles

Notre attention a d'abord été attirée, il y a quelques années, par l'analyse proposée par KÖRNER (1993) pour la longue série temporelle déjà mentionnée plus haut (1538-1643) et dans laquelle l'auteur relate les captures de campagnols dans la région de Soleure. Körner note la présence de cycles longs (de l'ordre de 80 ans), ainsi qu'une forte réduction de l'abondance des rongeurs durant le petit âge glaciaire à la fin du XVI^e siècle. Körner montre qu'il existe une forte relation entre l'évolution du climat et l'abondance moyenne des rongeurs au cours de cette période. En revanche, il ne se prononce pas sur les causes et l'origine des fluctuations de plus courte durée. Par ailleurs, les données de Körner suggèrent que les tendances à long terme trouvées dans nos données (SAUCY 1994) pourraient avoir une origine d'ordre climatique.

Fluctuations de température sur les côtes atlantiques françaises

Un autre élément fut la rencontre, lors d'un voyage à Oslo (juin 1996), de J.-M. Fromentin, biologiste français spécialisé dans l'étude du climat, qui nous a affirmé avoir trouvé un cycle de 8 ans environ dans les températures de diverses stations de la côte atlantique française (FROMENTIN and IBANEZ 1994). Ce cycle de température serait lié à un phénomène périodique des pressions atmosphériques dans l'Atlantique Nord connu sous le nom de NAO (North Atlantic Oscillation, HURRELL 1995). La correspondance entre le cycle climatique et celui du campagnol terrestre nous a frappés. Il était dès lors plausible d'envisager un lien entre les fluctuations de la température et celles des populations de ce rongeur, car, en Suisse, le climat est en grande partie déterminé par les vents d'ouest.

Synchronie des fluctuations des populations du campagnol terrestre en Suisse

C'est après ce voyage que s'est forgée notre conviction. Nous pensions avoir montré, avec nos collègues scandinaves, que les cycles du campagnol terrestre se développent de manière asynchrone et que le pic se déplace comme une onde à l'échelle du pays. Comme nous l'avons vu, une telle hypothèse est contraire à la majorité des observations. En effet, quelles que soient les régions ou les espèces considérées, c'est en général la synchronie qui prévaut à grande échelle (ELTON 1924, 1942, KREBS and MYERS 1974, CHITTY 1996).

Dans ce cas également, une forte impression de synchronie devait s'imposer à nous par la suite. Que l'on puisse changer d'opinion si rapidement sur un phénomène aussi capital montre à quel point il est difficile de se forger une conviction dans ce domaine. Par conséquent, il nous paraît utile de relater pour quelles raisons nous avons envisagé cette hypothèse de l'onde et pourquoi nous l'avons ensuite écartée.

Comme nous l'avons déjà expliqué, la synchronie est rarement absolue. Aussi, lorsque l'on étudie un cycle de 3-4 ans et que l'on observe un décalage d'un an ou deux, il est difficile d'en déterminer la cause. S'agit-il de variations locales ou de populations évoluant en contre-phase pour des raisons particulières mais inconnues? De même, un décalage plus important sur un cycle de 10 ans n'est pas aisé à expliquer.

Dans le cas du campagnol terrestre, nous disposions jusqu'alors d'un faisceau d'indices généralement concordants, quoique parfois contradictoires. L'hypothèse d'un cycle se déplaçant comme une onde à travers le pays résulte en partie d'observations sur le terrain montrant que, dans certains cas, le pic d'abondance semble se produire successivement à une année d'intervalle dans des localités voisines. Ainsi, lors de la dernière grande fluctuation sur la chaîne jurassienne, le pic nous a semblé s'être d'abord manifesté en France voisine en 1993-1994 (observations de P. Giraudoux, P. Delattre et collègues), puis à l'Auberson en 1994-95 (observations d'A. Meylan), pour n'atteindre Ste-Croix et Bulet qu'en 1995-96. Le déclin survenait en 1995 et 1996 respectivement dans les deux premières localités et devrait normalement se produire en 1997 dans les deux dernières.

Nous avons trouvé un autre indice en faveur de l'hypothèse de l'onde dans les travaux de nos collègues français. Ces derniers ont étudié l'évolution des populations de campagnols terrestres dans le Département du Doubs en Franche-Comté au cours d'un cycle pluriannuel entre 1989 et 1994 (DUHAMEL 1994, GIRAUDOUX *et al.* 1996). Ils ont établi, sur la base de questionnaires

regroupant 537 communes, des cartes qui montrent l'existence d'une composante spatiale dans le développement des populations à l'échelle régionale. Ils classent les communes en fonction de la précocité d'apparition du pic d'abondance en «communes de démarrage» (au centre de leur dispositif d'observation) et en communes de diffusion (en périphérie). L'évolution du cycle au niveau de ce département suggère que le pic pourrait se déplacer comme une onde, ou comme par contagion. La durée des observations est cependant trop courte pour exclure d'autres hypothèses comme, par exemple, des différences de périodicité entre les communes de démarrage et les autres.

Lors d'une étude précédente (SAUCY 1988a, 1988b), la question de la synchronie dans les populations du campagnol terrestre avait été abordée sur la base de l'analyse des séries temporelles établies à partir des données de captures des piègeurs locaux. Ce travail, fondé sur le nombre restreint de séries dont nous disposons à l'époque (neuf au total seulement), montre que dans l'ensemble les grandes fluctuations sont relativement synchrones, avec cependant en moyenne un an de décalage entre les stations de la chaîne du Jura et celles des Préalpes. On observe également dans ces données des décalages d'un an ou deux entre stations voisines, mais comme la périodicité varie de 5 à 7,5 ans dans ces séries, il est délicat d'en déterminer la cause.

Comme nous l'avons déjà mentionné, nous avons depuis étendu notre base de données et disposons actuellement d'une cinquantaine de ces séries réparties sur l'ensemble de l'aire de distribution du campagnol terrestre dans notre pays. D'une durée de 18 ans au moins, ces séries sont cependant de longueurs différentes (entre 18 et 75 ans) et se répartissent sur des périodes variables entre 1903 et 1994.

Nous pensions, durant ce séjour à Oslo, avoir démontré avec nos collègues norvégiens l'existence de telles ondes dans ce jeu de données pour certaines régions de Suisse (chaîne du Jura, Simmental, vallées de la Sarine et du Rhin). Ces conclusions n'ont pas résisté à un examen approfondi. Nous avons par la suite réalisé qu'il s'agissait d'un artefact dont la cause est à rechercher dans le fait que les séries utilisées sont de longueur variable. Lorsque l'on ne retient que les séries pour lesquelles les données coïncident dans le temps, c'est une conclusion opposée qui émerge. Les fluctuations sont globalement synchrones et présentent, toutefois, la variabilité déjà évoquée plus haut. L'ensemble de ces données sera publié dans un travail séparé (SAUCY *et al.* en prép.).

Nous avons ensuite combiné (par addition après standardisation) l'ensemble de ces cinquante séries chronologiques en une série cumulée représentative des fluctuations des campagnols à l'échelle nationale. Contrairement à notre attente, nous avons retrouvé la même périodicité dans les données cumulées. Le périodogramme est similaire à celui de la figure 1 et présente un pic dominant pour la période 6,9 ans. Ce résultat confirme l'hypothèse de fluctuations synchrones pour l'ensemble de la Suisse.

Une telle synchronie n'ayant à notre connaissance jamais été mise en évidence pour cette espèce, ceci constitue un fait nouveau illustré à la figure 2. Pour cette analyse, nous avons retenu la période 1970-1990, durant laquelle nous disposons de séries chronologiques simultanées provenant de 37 stations. Ces sites sont situés sur l'essentiel de l'aire de distribution du campagnol terrestre dans notre pays, soit le long de la chaîne du Jura (de la Vallée de Joux à Schaffhouse), sur le plateau suisse (BE, BL, AG, ZH, SG) et dans les Préalpes (Pays d'en Haut, Simmental, Vallée du Rhin). Ce diagramme présente une sta-

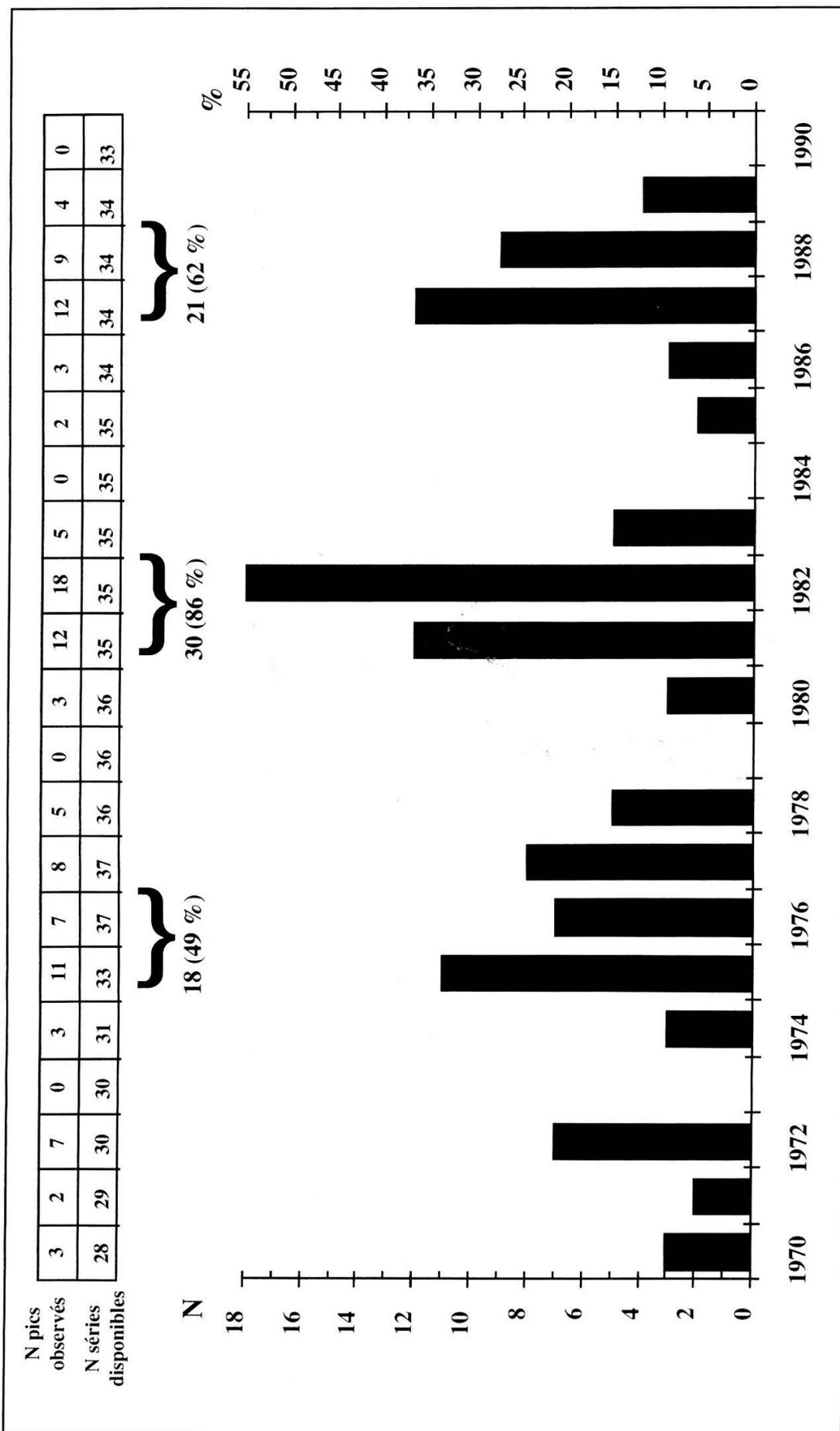


Figure 2.-Synchronie des populations de campagnols terrestres en Suisse de 1970 à 1990. L'histogramme représente le nombre de pics observés durant une année particulière.

tistique du nombre de maxima qui se sont produits au cours d'une année particulière. Sur cette figure qui retrace trois fluctuations majeures, on constate que les deux tiers des pics ou maxima sont concentrés dans un intervalle de 2 à 3 ans. La synchronie est également illustrée par le fait qu'aucune population n'a atteint son maximum durant les périodes de faible abondance générale de 1973, 1979, 1984 et 1990.

On pourrait objecter que nos résultats sur la synchronie contredisent les observations faites en Franche-Comté par DUHAMEL (1994) et GIRAUDOUX *et al.* (1996). La contradiction n'est toutefois qu'apparente, car le phénomène a été abordé à des échelles différentes dans les deux cas: régionale dans leur étude, nationale dans la nôtre. Comme le montre la figure 2, la synchronie n'est d'ailleurs pas absolue dans nos données et les pics peuvent s'étaler sur 4 à 5 ans. A notre avis, une telle distribution est compatible avec les observations faites en France. Elle exclut néanmoins la possibilité de fluctuations asynchrones ou se déplaçant comme des ondes à travers le pays. En effet, sous une telle hypothèse, les pics devraient être distribués approximativement uniformément au cours du temps, ce qui à l'évidence n'est pas le cas.

Cycles climatiques: température en Suisse

Dès lors, nous avons eu la conviction que l'on devait trouver un cycle correspondant dans les données climatiques de notre pays. Nous avons alors ressorti de nos archives les données climatiques inédites recueillies dès la fin du siècle dernier par deux anciens professeurs au Collège du Sentier (Vallée de Joux), MM. Samuel Aubert (de 1896 à 1930) et Pierre Baud (de 1930 à 1995). En 1980 déjà, M. Baud nous avait aimablement confié une copie de ses données. Malheureusement, l'analyse qui avait été réalisée à cette époque (SAUCY 1981), entre autres à l'aide de la méthode du diagramme ombro-thermique, ne nous avait pas permis de mettre en évidence ce que nous rapportons ici. Grâce à la persévérance de M. Baud, qui poursuit encore ses observations à l'âge de 92 ans, nous avons été en mesure de compléter ces données météorologiques pour la période 1981-1995.

La nouvelle analyse que nous en avons faite est présentée à la figure 3. Ce diagramme présente deux courbes qui retracent les fluctuations de la température au village du Sentier de 1903 à 1995. La première montre l'évolution de la température annuelle. Nous l'avons calculée comme la moyenne des températures mensuelles qui figurent dans le registre de M. Baud. Il a lui-même établi ces valeurs comme la moyenne des extréma journaliers de chaque mois. La seconde courbe présente la moyenne mobile sur 3 ans de la température annuelle (moyenne de l'année considérée, de la précédente et de la suivante). Cette procédure de lissage permet d'accentuer la périodicité présente dans ces fluctuations de température. On constate en effet une autocorrélation des températures annuelles, une année froide étant en moyenne précédée et suivie plus fréquemment d'une année froide que d'une année chaude et réciproquement. Ceci est confirmé par le périodogramme des températures annuelles moyennes qui montre un maximum pour les périodes voisines de 6 ans (fig. 6b).

Ces fluctuations ont un caractère général, comme J.-P. Baeriswyl (Institut de Géographie, Université de Fribourg) nous l'a confirmé. Ce chercheur a lui-même observé un cycle de 6 à 7 ans dans les données des températures minimales et maximales du Plateau suisse (stations de Neuchâtel, Bâle, Berne et Zürich pour la période 1900-1990).

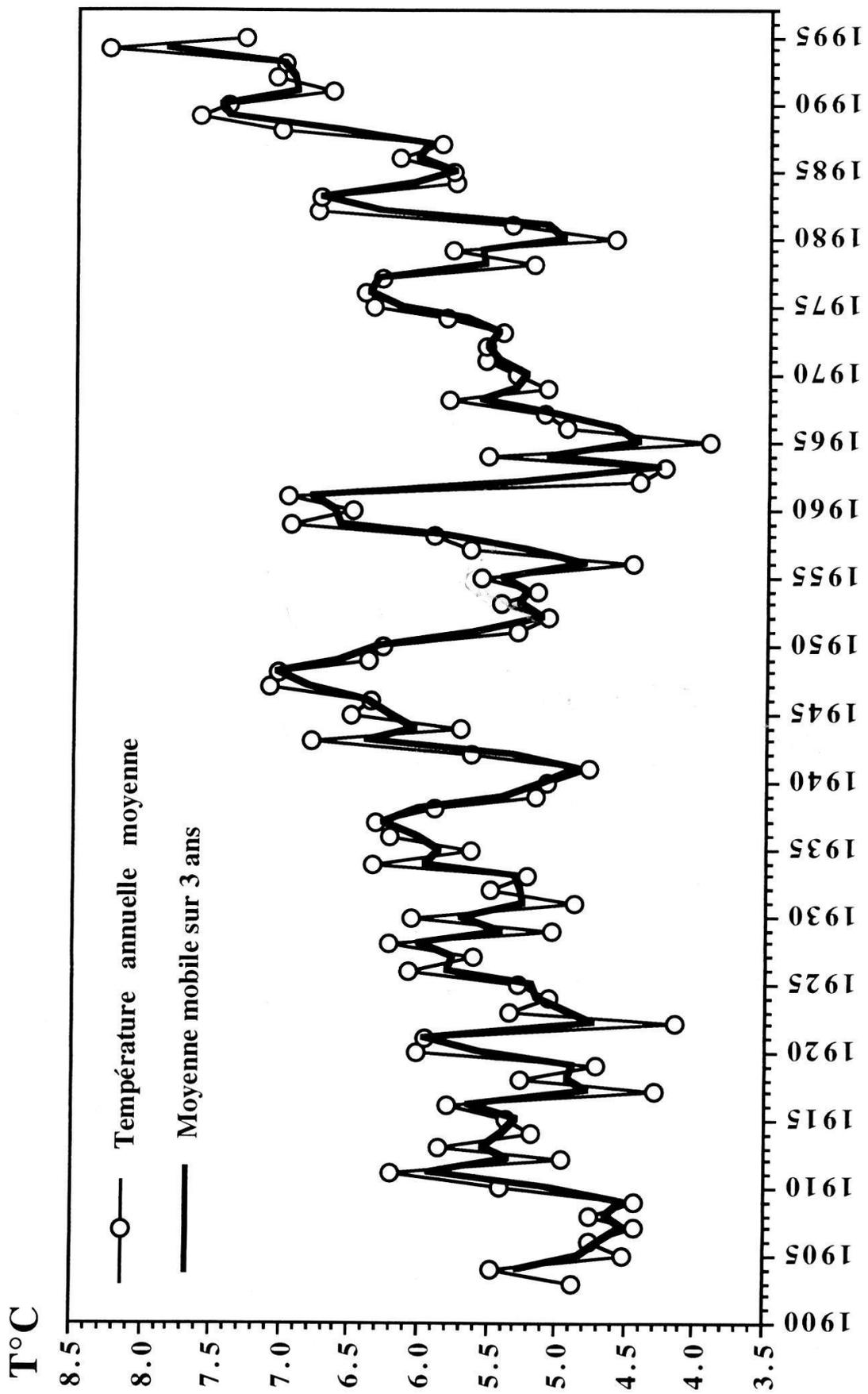


Figure 3.—Fluctuations de la température de 1903 à 1995 à la Vallée de Joux (données de M. Pierre Baud, Le Sentier).

Cycles climatiques dans le monde

Nous avons alors cherché et rapidement trouvé la confirmation que de telles fluctuations du climat n'étaient pas limitées à nos régions, mais qu'elles s'étendent au reste du monde également. On en trouve de multiples exemples dans les ouvrages récents consacrés au climat. Ainsi, dans un livre intitulé *Weather Cycles: Real or Imaginary?*, BURROUGHS (1992) retrace l'historique de la recherche de tels phénomènes. Il rapporte que ce thème fut dès le début du XX^e siècle un sujet de controverse parmi les météorologistes, mais que la périodicité de ces phénomènes est maintenant bien établie. Ainsi, dans la série de données de températures la plus longue que l'on connaisse actuellement (rapportée par G. Manley pour le centre de l'Angleterre entre 1700 et 1950), on trouve des périodicités autour de 2,1; 2,2; 3,1; 5,2; 7,6; 14,5; 23 et 76 ans (BURROUGHS 1992, p. 36). De tels cycles existent dans la plupart des séries du monde entier, de même que dans les données de pluviométrie. On en trouve de multiples exemples, par exemple, dans les livres de RAMPINO *et al.* (1987) ou de BRADLEY and JONES (1992).

Température et lemmings à Barrow

Il nous est alors revenu en mémoire un détail qui nous avait frappés à l'époque, mais que nous avons considéré comme anecdotique, du fait qu'il apparaissait comme un cas isolé. Il s'agit de la publication par Oechel et ses

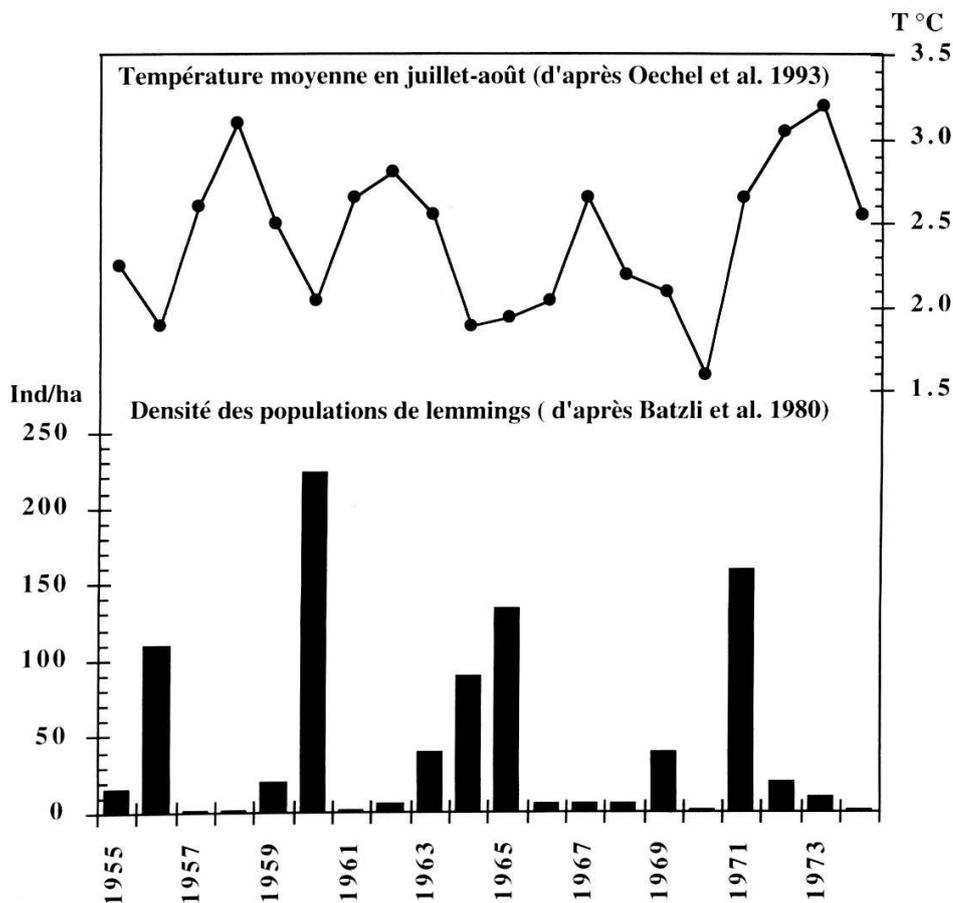


Figure 4.—Evolution comparée de la température et des populations de lemmings à Barrow, Alaska.

collègues (ÆCHEL *et al.* 1993, ÆCHEL and VOURLITIS 1994) de données de température pour la région de Barrow qui montrent une évidente périodicité de l'ordre de 3 à 4 ans pour la température durant les mois d'été. Barrow est l'un des endroits les plus septentrionaux d'Alaska et une étude classique sur les fluctuations cycliques de lemmings y a été réalisée par Pitelka et ses collaborateurs (*cf* BATZLI *et al.* 1980 pour une synthèse).

Notre attention avait été attirée par l'étroite correspondance entre les données de température et la courbe d'abondance des lemmings entre 1955 et 1974. Les pics des rongeurs se produisent lors de périodes froides et sont en contre-phase avec les données de température. Nous avons alors pensé que cette relation n'était qu'un fait du hasard, car le cycle de température de 3 à 4 ans ne semblait pas se maintenir en dehors des périodes pour lesquelles les rongeurs avaient été étudiés. De plus, on pouvait s'attendre à une augmentation des populations lors des périodes chaudes et non à l'inverse, surtout dans ces contrées septentrionales. Nous présentons une illustration combinée de ces données de température et de celles de l'abondance des lemmings à la figure 4.

Le cas des lièvres d'Amérique du Nord

Nous avons évoqué à plusieurs reprises le cas des lièvres d'Amérique du Nord dont les populations présentent un cycle d'environ 10 ans (ELTON 1924). Nous avons également mentionné que les fluctuations de populations de cet animal étaient globalement en phase avec l'activité solaire durant le XIX^e siècle et le début du XX^e siècle, à l'exception du pic de 1905 qui est en contre-phase (ELTON 1924, MACLULICH 1937). Enfin, les populations de ce lagomorphe se développent de manière synchrone sur de vastes surfaces du continent nord-américain, avec des exceptions notables comme celles de l'Alaska et du Yukon (CHITTY 1996).

CHITTY (1996) présente un résumé des études réalisées sur cet animal. Il se fonde, pour le XX^e siècle, sur les enquêtes qu'il a lui-même entreprises avec divers collègues de 1931 à 1948. Ces données, synthétisées par SMITH (1983) sous formes de cartes annuelles, montrent très nettement le déphasage entre les populations de l'Est et celles de l'Ouest des Montagnes Rocheuses. L'analyse de Chitty s'appuie aussi sur les travaux de KEITH (1990) qui, dans sa synthèse la plus récente, oppose les données de l'Alaska et du Yukon à celles des autres provinces canadiennes (Alberta, Saskatchewan et Manitoba). Ce regroupement en deux régions distinctes est en soi une indication que des phénomènes différents se produisent de part et d'autre des Montagnes Rocheuses. La conclusion de Chitty est sans équivoque (p. 169): «*As a result, cycles at the extreme of the continent, (...) had been out of phase since the 1920s or before*» et plus loin (p. 170) «*if reports of Alaska are included, populations have been as much out of phase as is possible for a 10-year cycle*».

Nous avons trouvé, dans l'article de CURRIE (1987), des informations qui allaient rapidement confirmer que la correspondance entre les données climatiques et les fluctuations des lemmings n'étaient pas un cas isolé. On trouve dans cette publication des représentations des fluctuations de la température dans diverses régions du globe qui montrent l'ubiquité des cycles de température. Ces courbes sont fondées sur les données des *World Weather Records*, un ouvrage classique publié par The Smithsonian Institution et qui relate l'évolution du climat dans le monde depuis le début de l'enregistrement des données

météorologiques sous forme de tableaux de moyennes mensuelles de pression, de température et de précipitations.

On trouve, dans la figure 22-5 de CURRIE (1987, p. 382), deux courbes retraçant l'évolution de la température de part et d'autre des Montagnes Rocheuses entre 1860 et 1980. Currie attire l'attention du lecteur sur un intéressant phénomène d'inversion qui s'est produit entre 1900 et 1910. Avant 1900, les températures évoluaient presque en phase de part et d'autre de ces montagnes: les pics à l'ouest précèdent ceux de l'est de 3-4 ans. En revanche, après 1910, les fluctuations de température évoluent en contre-phase des deux côtés de la chaîne montagneuse. L'inversion pourrait se résumer par le fait qu'entre 1895 et 1917 on peut dénombrer trois pics à l'ouest contre deux seulement à l'est.

Dès lors, un lien s'imposait entre ce phénomène et l'exception de 1905 relevée par Elton. La comparaison entre les données de température et celles des lièvres montre une correspondance précise avec le changement de régime climatique qui s'est produit dans cette région au tournant du XX^e siècle. A la figure 5, nous présentons un diagramme de synthèse combinant les données de KEITH (1990, sa figure 7) et les analyses de CURRIE (1987, sa figure 22-5). Les données de Keith sont fondées sur des rapports faisant état, soit d'un accroissement, soit d'un déclin des populations au niveau local ou régional. Elles ont été synthétisées de la manière suivante: nous avons attribué un signe positif à chaque observation faisant état d'un accroissement et un signe négatif à celles faisant état d'un déclin. Nous avons ensuite calculé un score pour chaque année en additionnant ces valeurs. Nous avons alors considéré comme années de croissance des populations de lièvres, celles faisant état de scores positifs et comme années de déclin ou de faible abondance, celles faisant état de scores négatifs. Nous avons ainsi considéré que les populations atteignaient un maximum durant les années de transition entre une série de scores successivement positifs, puis négatifs. Ces années de transition sont indiquées par un carré noir à la figure 5.

En dépit de données incomplètes pour les lièvres aux alentours de 1895, la figure 5 montre que les populations de lièvres de l'ouest précédaient celles de l'est avant l'inversion de température qui s'est produite vers 1905, qu'elles étaient en phase aux alentours de 1915 et qu'elles se sont progressivement décalées par la suite, pour être définitivement en contre-phase à partir de 1925. Cette correspondance avec la température et son inversion, est à notre connaissance la première explication plausible du déphasage des populations de lièvres entre l'est et l'ouest des Montagnes Rocheuses.

Le cas des campagnols terrestres en Sibérie

Currie relate avoir découvert d'autres cas d'inversion des cycles de températures. L'un se situe dans l'Atlantique, quelque part entre les Açores et le continent Européen et on en trouve un troisième en Asie occidentale. Il serait responsable d'une inversion de température au centre de l'ex-URSS produisant une situation similaire à celle que l'on observe à l'Est des Montagnes Rocheuses. On pourrait ainsi distinguer quatre zones aux régimes de températures distincts dans l'hémisphère nord, soit une région atlantico-américaine (des Açores aux Montagnes Rocheuses), une région pacifique (de l'Est des Rocheuses à l'Est de la Sibérie), une région intermédiaire située en Asie centrale et une quatrième zone englobant l'Europe et la Russie occidentale.

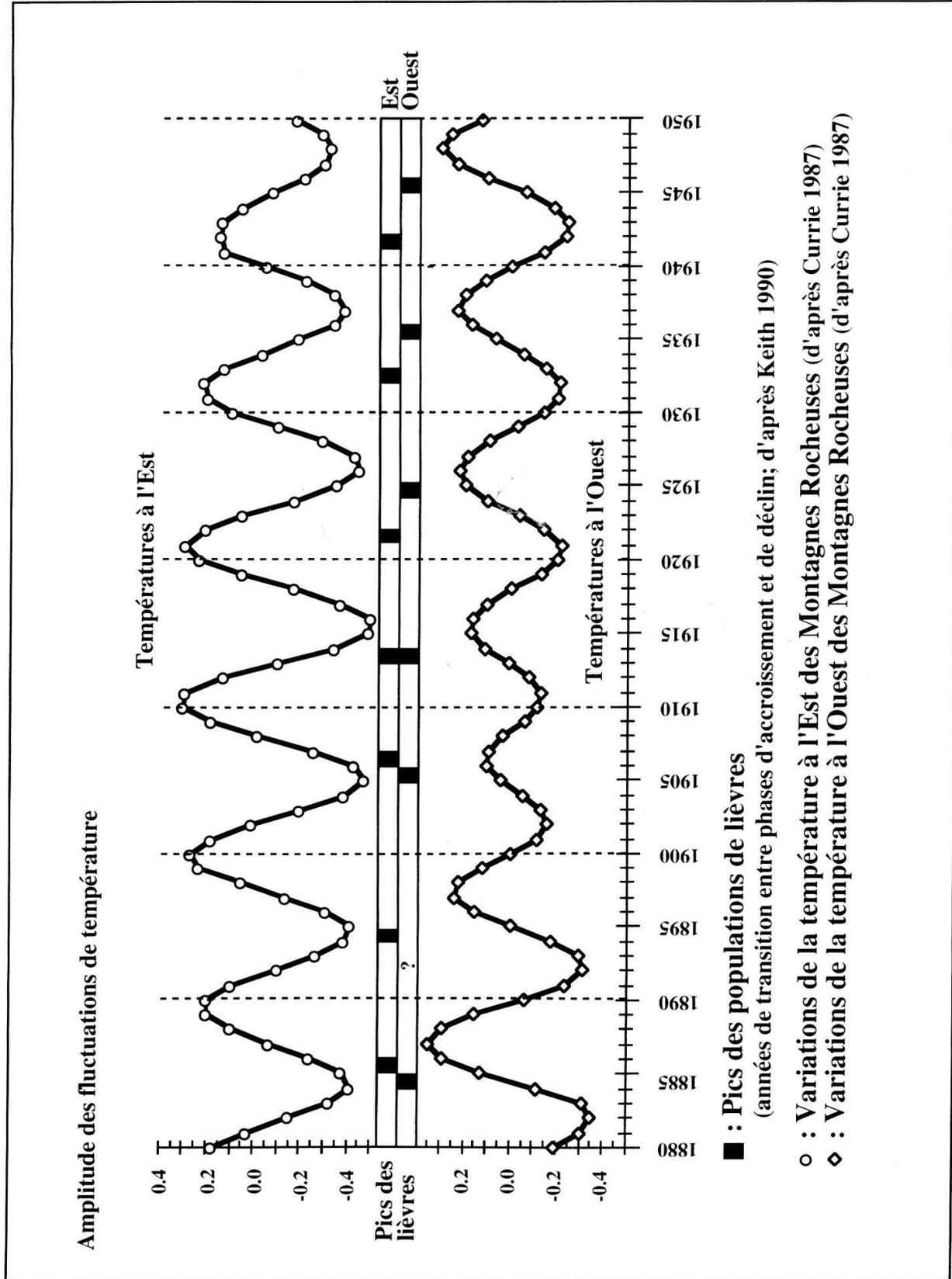


Figure 5.- Evolution comparée de la température et des populations de lièvres (*Lepus americanus*) de part et d'autre des Montagnes Rocheuses.

Il est intéressant de constater que les fluctuations de populations du campagnol terrestre décrites par PANTELEYEV (1968) en Sibérie, où se situe le troisième nœud d'inversion, sont globalement en contre-phase avec le régime des températures, comme les lemmings le sont à Barrow, de même qu'il sont globalement en décalage avec les populations d'Europe centrale qui subissent un régime de température distinct.

LA TEMPÉRATURE: FACTEUR EXPLICATIF DIRECT ?

C'est à dessein que nous ne produisons pas de représentation graphique des exemples ci-dessus, car contrairement au cas de Barrow, les fluctuations de populations de campagnols ne correspondent que grossièrement à celles de la température. Pour être en mesure de faire des comparaisons raisonnables, il faudrait disposer de données quantifiées provenant des mêmes localités.

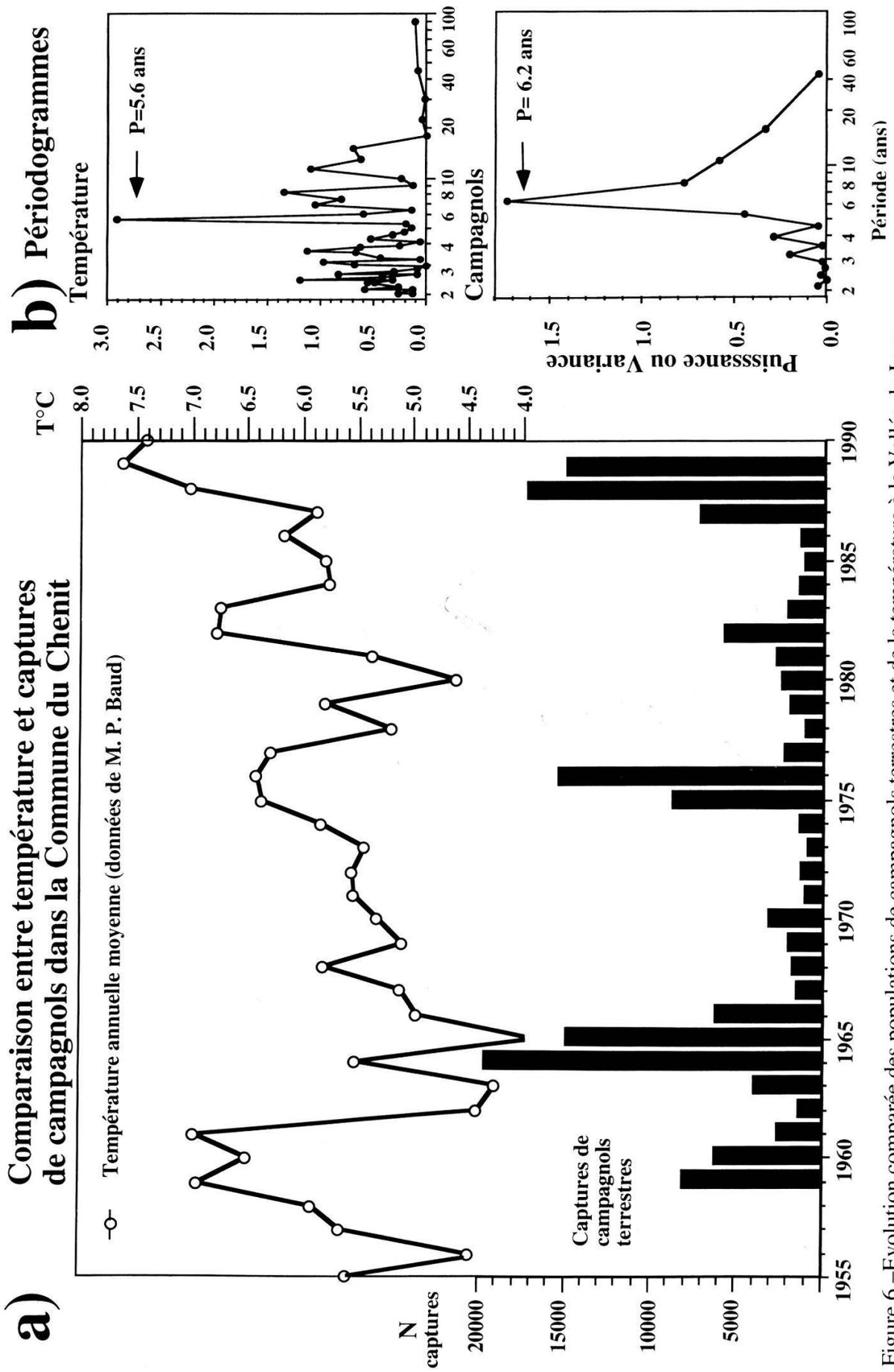
Le seul cas pour lequel nous disposons actuellement de telles données est celui de la commune du Chenit à la Vallée de Joux, qui regroupe les localités du Sentier et du Brassus. Les données de température collectées au Sentier par M. P. Baud ont déjà été présentées à la figure 3 et les fluctuations de campagnols terrestres y sont connues grâce aux statistiques de captures réalisées par les piégeurs locaux entre 1959 et 1989, date à laquelle cette pratique a cessé d'être rétribuée (SAUCY et MEYLAN 1987, SAUCY 1994).

Ces données de température et de captures de campagnols terrestres sont présentées à la figure 6a pour cette localité. On note trois pics majeurs des campagnols entre lesquels s'intercalent deux fluctuations de moindre amplitude. La comparaison avec la température illustre la tendance des deux séries à évoluer de concert, les fluctuations de rongeurs survenant lors d'une fluctuation importante de la température. Mais ici la relation est moins claire que dans le cas de Barrow, car les rongeurs semblent être parfois en phase, parfois en contre-phase partielle ou complète avec la température. Cette évolution en parallèle est cependant confirmée par les périodogrammes des deux séries (fig. 6b) qui montrent tous les deux un pic majeur pour les périodes voisines de 6 ans.

Si notre hypothèse que le climat détermine la périodicité des populations de rongeurs est correcte, les relations de causalité semblent être dans ce cas plus compliquées. Il y a probablement des situations où il existe une liaison simple et directe entre température et fluctuations d'abondance et d'autres cas dans lesquels celle-ci est indirecte. Nous avons, quant à nous, la conviction que d'autres éléments doivent être pris en compte à ce stade de l'explication et qu'il convient de rechercher des relations plus complexes entre le climat et les fluctuations des populations animales.

CONCLUSIONS

Les faits que nous avons évoqués ici ne nous autorisent plus à rejeter la thèse climatique. Ces nouvelles données, s'ajoutant aux faits déjà collectés par Elton, nous conduisent à la conclusion que seul le climat est en mesure d'expliquer l'évolution synchrone des populations de certains animaux à une échelle régionale, voire continentale. Comme nous venons de le voir, ces faits



climatiques sont liés à la température. Dans les cas les plus simples, on observe une correspondance directe entre la température et les fluctuations d'abondance de ces animaux, comme c'est le cas pour les lemmings en Alaska et pour le lièvre nord-américain de part et d'autre des Montagnes Rocheuses.

En revanche, dans d'autres situations, il n'y a pas de correspondance simple et directe avec la température, bien que l'on observe toujours une liaison avec le climat. Pour cette raison, nous concluons que, dans ces cas également, les fluctuations d'abondance ont vraisemblablement pour origine un facteur climatique. Il en découle que l'action du climat est de nature complexe et que, proposer une explication commune à l'ensemble de ces phénomènes, revient à leur trouver un mécanisme spécifique qui ne s'applique qu'à ces situations particulières.

C'est ce à quoi nous nous attacherons dans la suite de cet article. Nous nous proposons d'établir de quelle manière et par quelles variables le climat affecte les populations de ces mammifères. Par ailleurs, nous tenterons de démontrer l'existence et le fonctionnement d'un mécanisme précis et spécifique pour le campagnol terrestre. Nous chercherons à vérifier s'il s'applique aux autres espèces de rongeurs, s'il permet d'expliquer un phénomène tel que le gradient fénno-scandinave, s'il rend compte des variations de périodicité et d'amplitude et s'il peut aussi s'appliquer aux fluctuations d'autres organismes.

REMERCIEMENTS

Nous sommes infiniment reconnaissants à M. Pierre Baud, qui, aidé de M. Maurice Meylan, a gracieusement mis ses données météorologiques inédites à notre disposition. Nous tenons également à remercier J.-P. Baerlyswil, P. Delattre, P. Giraudoux, C. Messer, A. Meylan et A.-G. Wust Saucy dont l'aide nous a été précieuse à divers stades de nos recherches, ainsi qu'à D. Chitty, J. Erb, J.-M. Fromentin et N.C. Stenseth avec qui nous avons eu d'intéressantes discussions. Notre gratitude s'adresse également à MM. M. Chapuisat et Pierre Gex pour leur soutien éditorial. Ce travail a été réalisé dans le cadre du subside N° 3100.42498.94 du Fonds national suisse de la recherche scientifique.

BIBLIOGRAPHIE

- AIROLDI J.-P., 1976a. Le terrier de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw (Mammalia, Rodentia). *Z. f. Säugetierk.* 41: 23-42.
- AIROLDI J.-P., 1976b. Expériences de capture et recapture chez le Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw (Mammalia, Rodentia). *Terre Vie* 30: 31-51.
- AIROLDI J.-P., 1978. Etude par capture et recapture d'une population de Campagnols terrestres, *Arvicola terrestris scherman* Shaw. *Terre Vie* 32: 3-45.
- AIROLDI J.-P., 1979. Etude du rythme d'activité du Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw (Mammalia, Rodentia). *Mammalia* 43: 25-52.
- ANDREWARTHA H.G. and BIRCH L.C., 1954. The distribution and abundance of animals. Chicago University Press, Chicago. 782 p.
- ARDITI R., 1979a. Les composants de la prédation, les modèles proie-prédateur, et les cycles de populations naturelles. Thèse de doctorat d'Etat, Paris 7.
- ARDITI R., 1979b. Relation of the canadian lynx cycle to a combination of weather variables: a stepwise multiple regression analysis. *Öcologia* 41: 219-233.
- ARISTOTE, IV^e s. av. J.-C. Histoire des animaux (trad. française J. Bertier, 1994). Gallimard, Coll. Folio Essais, Paris. 587 p.

- BATZLI G.O. 1992. Dynamics of small mammal populations: a review. In McCULLOUGH D.R. and BARRETT R.H., (Eds). *Wildlife 2001: Populations*. Elsevier applied Science, p. 831-850. London et New York.
- BATZLI G.O., WHITE R.G., MACLEAN S.F.Jr, PITELKA F.A. and COLLIER B.D., 1980. The herbivore-based trophic system. In BROWN J., MILLER P.C., TIESZEN L.L. and BUNNELL F.L. (Eds). *An arctic ecosystem. The coastal tundra at Barrow, Alaska*. US/IBP Synthesis series 12. Dowden, Hutchinson et Ross, Inc., p. 335-410. Stroudsburg, Pennsylvania.
- BJØRNSTAD O.N., FALCK W. and STENSETH N.C., 1995. A geographic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modelling approach. *Proc. Roy. Soc. London Ser. B*. 262: 127-133.
- BJØRNSTAD O.N., CHAMPELYS S., STENSETH N.C. and SAITOH T., 1996. Cyclicity and stability of grey-sided voles, *Clethrionomys rufocanus*, of Hokkaido: spectral and principal component analyses. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B*. 351: 867-875.
- BOAG P.T. and BOONSTRA R., 1988. Quantitative genetics of life history traits in Meadow Voles (*Microtus pennsylvanicus*). In BOYCE M. S., (Ed.) *Evolution of life histories of mammals*, Yale Univ Press New Haven, London, p. 149-168.
- BOONSTRA R. and BOAG P.T., 1987. A test of the Chitty hypothesis: inheritance of life-history traits in meadow voles *Microtus pennsylvanicus*. *Evolution* 41: 929-947.
- BOONSTRA R. and BOAG P.T., 1992. Spring declines in *Microtus pennsylvanicus* and the role of steroid hormones. *J. Anim. Ecology* 61: 339-352.
- BRADLEY A.J., MCDONALD E.R. and LEE K., 1980. Stress and mortality in a small marsupial (*Antechinus stuartii*, McLeay). *Gen. Comp. Endocrinol.* 40: 188-200.
- BRADLEY R.S. and JONES P.D., 1992. *Climate since A.D. 1500*. Routledge, London, New York. 706 p.
- BURROUGHS W.J., 1992. *Weather cycles. Real or Imaginary*. Cambridge University Press, Cambridge. 201 p.
- CHITTY D., 1996. *Do lemmings commit suicide? Beautiful hypotheses and ugly facts*. Oxford University Press, New York, Oxford. 268 p.
- CHRISTIAN J.J., 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *J. Mammal.* 31: 247-259.
- COLLETT R., 1911-1912. *Norges pattedyr*. Oslo.
- CROWCROFT P., 1991. *Elton's ecologists. A History of the Bureau of Animal Population*. The University of Chicago Press, Chicago. 177 p.
- CURRIE R.G. 1987. Examples and implications of 18.6 and 11-yr terms in World Weather Records. In RAMPINO M.R., SANDERS J.E., NEWMAN W.S. and KÖNIGSSON L.K., (Eds), *Climate. History, Periodicity and Predictability*. Van Nostrand Rheinhold, p. 378-403. New York.
- DUHAMEL R., 1994. Influence des caractéristiques paysagères sur la distribution spatiale et la cinétique des populations du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*). Travail de DEA, Montpellier. 23 p.
- ELTON C.S., 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *Britt. J. Exp. Biol.* 2: 119-163.
- ELTON C.S., 1942. *Voles, Mice, and Lemmings*. Oxford, Clarendon Press. 496 p.
- ELTON C. and NICHOLSON M., 1942a. Fluctuation in numbers of the muskrat (*Ondatra zibethica*) in Canada. *J. Anim. Ecol.* 11: 96-126.
- ELTON C. and NICHOLSON M., 1942b. The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *J. Anim. Ecol.* 11: 215-244.
- ERLINGE S., GÖRANSSON G., HANSSON L., HÖGSTEDT G., LIBERG O., NILSSON I.N., NILSSON T., VON SHANTZ T.U. and SYLVEN M., 1983. Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden. *Oikos* 40: 36-52.
- ERLINGE S., GÖRANSSON G., HÖGSTEDT G., JANSSON G., LIBERG O., LOMAN J., NILSSON I.N., VON SHANTZ T. and SYLVEN M., 1984. Can vertebrate predators regulate their prey? *Am. Nat.* 123: 125-133.

- FALCK W., BJØRNSTAD O.N. and STENSETH N.C., 1995. Voles and lemmings: chaos and uncertainty in fluctuating populations. *Proc. Roy. Soc. London Ser. B.* 262: 363-370.
- FROMENTIN J.-M. and IBANEZ F., 1994. Year-to-year changes in meteorological features of the French coast area during the last half-century. Examples of two biological responses. *Oceanologica Acta* 17: 285-296.
- FULLER W.A., 1967. Ecologie hivernale des lemmings et fluctuations de leurs populations. *Terre Vie* 114: 97-115.
- GAINES M.S., STENSETH N.C., JOHNSON M.L., IMS R.A. and BONDRUP-NIELSEN S., 1991. A response to solving the enigma of population cycles with a multifactorial perspective. *J. Mamm.* 72: 627-631.
- GIRAUDOUX P., DELATTRE P., HABERT M., QUÉRÉ J.-P., DEBLAY S., DEFAUT R., DUHAMEL R., MOISSENET M.-F., SALVI D. and TRUCHETET D., 1996. Population dynamics of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris scherman*): a land usage and landscape perspective. (En prép.)
- GOTTMAN J.M., 1981. Time series analysis. A comprehensive introduction for social scientists. Cambridge University Press, Cambridge. 400 p.
- HANSKI I., HANSSON L. and HENTTONEN H., 1991. Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *J. Anim. Ecol.* 60: 353-367.
- HANSSON L. and HENTTONEN H., 1985a. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Öcologia (Berl.)* 67: 394-402.
- HANSSON L. and HENTTONEN H., 1985b. Regional differences in cyclicity and reproduction in *Clethrionomys* species: Are they related? *Ann. Zool. Fenn.* 22: 277-288.
- HEITSCH S., 1996. Studie von Populationszyklen der Wühlmaus *Arvicola terrestris scherman* auf der Basis von Zeitfolgen in der Deutschschweiz. Travail de diplôme, Fribourg, Suisse. 47 p. et annexes.
- HENTTONEN H., MC GUIRE A.D. and HANSSON L., 1985. Comparisons of amplitudes and frequencies (spectral analysis) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species. *Ann. Zool. Fenn.* 22: 221-227.
- HURREL J.W., 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science* 269: 676-679.
- IMS R.A. and STEEN H., 1990. Geographical synchrony in microtine population cycles: a theoretical evaluation of the role of nomadic avian predators. *Oikos* 57: 381-387.
- KEITH L.B., 1990. Dynamics of snowshoe hare populations. In GENOWAYS H.H. (Ed.). Current mammalogy, Vol. 2. Plenum, p. 119-195, New York.
- KOPP R., 1993. Etude de l'impact de la forme fouisseuse du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* (Shaw), sur la végétation d'une prairie. Thèse de doctorat, Lausanne. 120 p.
- KÖRNER M., 1993. Geschichte und Zoologie interdisziplinär: Feld- und Schermäuse in Solothurn 1538-1643. Ein Beitrag zur historischen Demographie wild lebender Tierarten. *Jahrb. f. Solothurn. Gesch.* 66: 441-454.
- KORPIMÄKI E., 1993. Regulation of multiannual vole cycles by density-dependent avian and mammalian predation? *Oikos* 66: 359-363.
- KORPIMÄKI E., NORRDAHL K. and RINTA-JASKARI T., 1991. Response of stoats and least weasels to fluctuating food abundances: is the low phase of the vole cycle due to mustelid predation? *Öcologia* 88: 552-561.
- KOSTITZIN V.A., 1937. Biologie mathématique. Armand Colin, Paris. 223 p.
- KREBS C.J., 1978. A review of the Chitty hypothesis of population regulation. *Can. J. Zool.* 56: 2463-2480.
- KREBS C.J., 1996. Population cycles revisited. *J. Mamm.* 77: 8-24.
- KREBS C.J. and MYERS J.H., 1974. Population cycles in small mammals. *Adv. Ecol. Res.* 8: 267-399.
- LEE A.K. and McDONALD I.R., 1985. Stress and population regulation in small mammals. *Oxford Rev. Reprod. Biol.* 7: 261-304.

- LIDICKER W.Z. Jr, 1978. Regulation of numbers in small mammal populations - historical reflections and a synthesis. In SNYDER D. P., (Ed.) Populations of small mammals under natural conditions. *Pymatuning Lab. Ecol. Spec. Publ.* 5: 122-141.
- LIDICKER W.Z. Jr, 1988. Solving the enigma of microtine «cycles». *J. Mammal.* 69: 225-235.
- LIDICKER W.Z. Jr, 1991. In defense of a multifactorial perspective in population ecology. *J. Mamm.* 72: 631-635.
- LOTKA A.J., 1925. Elements of physical biology. William et Wilkins, Baltimore. 460 p.
- MACLULICH D.A., 1937. Fluctuations in the numbers of the varying hare (*Lepus americanus*). *Uni. Toronto Studies, Biol. Ser.* 43: 1-136.
- MAY, R.M. 1976. Models for single populations. In MAY R.M., (Ed.), Theoretical ecology. Principles and applications. Blackwell Scientific Publications, p. 5-29. Oxford.
- MCDONALD I.R. and TAITT M.J., 1982. Steroid hormones in the blood plasma of Townsend's vole (*Microtus townsendii*). *Can. J. Zool.* 60: 2264-2269.
- MONOD J., 1950. La technique de culture continue. Théorie et applications. *Ann. Inst. Pasteur* 79: 390-410.
- MORAN P.A.P., 1949. The statistical analysis of the sunspot and lynx cycles. *J. Anim. Ecology* 18: 115-116.
- MORAN P.A.P., 1953. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology. *Aust. J. Zool.* 1: 291-298.
- MOREL J., 1981. Le Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.), en Suisse: biologie et systématique (Mammalia, Rodentia). Thèse de doctorat, Lausanne. 85 p.
- MOREL J. et MEYLAN A., 1970. Une pullulation de Campagnols terrestres (*Arvicola terrestris* L.) (Mammalia, Rodentia). *Rev. Suisse Zool.* 77: 705-712.
- ECHEL W.C., HASTINGS S.J., VOURLITIS G., JENKINS M., RIECHERS G. and GRULKE N., 1993. Recent change of arctic tundra ecosystems from a net carbon dioxide sink to a source. *Nature* 361: 520-523.
- ECHEL W.C. and VOURLITIS G.L., 1994. The effect of climate change on land-atmosphere feedbacks in arctic tundra regions. *TREE* 9: 324-329.
- PANTELEYEV P.A., 1968. Population ecology of the water vole. *Moscow*. (Trad. anglaise, STODDART D. M. (Ed.) National Lending Library, Boston, 1971). 357 p.
- RAMPINO M.R., SANDERS J.E., NEWMAN W.S. and KÖNIGSSON L.K., 1987. Climate. History, Periodicity and Predictability. Van Nostrand Rheinhold, New York. 588 p.
- SAUCY F., 1981. Etude de la dispersion post-juvénile et des déplacements hivernaux chez le Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman* (SHAW)). Travail de diplôme, Genève. 68 p.
- SAUCY F., 1988a. Dynamique de population, dispersion et organisation sociale de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman* (SHAW), Mammalia, Rodentia). Thèse de doctorat, Neuchâtel. 366 p.
- SAUCY F., 1988b. Description des cycles pluriannuels d'*Arvicola terrestris scherman* (SHAW) en Suisse occidentale par la méthode de l'analyse des séries temporelles. *EPPO Bull.* 18: 401-413.
- SAUCY F., 1994. Density dependence in time series of the fossorial form of the water vole, *Arvicola terrestris*. *Oikos* 71: 381-392.
- SAUCY F. et MEYLAN A., 1987. Quelques aspects de la biologie d'*Arvicola terrestris scherman* Shaw (Mammalia, Rodentia), révélés par les piégeages et les signes d'activité sous la neige. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 78: 381-417.
- SELYE H., 1946. The general adaptation syndrome and the diseases of adaptation. *J. Clin. Endocrin.* 6: 117-230.
- SHELFORD V.E., 1943. The abundance of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus* (Tr.) var. *richardsoni* Mer.) in the Churchill area, 1929 to 1940. *Ecology* 24: 472-484.

-
- SINCLAIR A.R.E., GOSLINE J.M., KREBS C.J., BOUTIN S., SMITH J.N.M., BOONSTRA R. and DALE M., 1993. Can the solar cycle and climate synchronize the snowshoe hare cycle in Canada? Evidence from tree rings and ice cores. *Am. Nat.* 141: 173-198.
- SMITH C.H., 1983. Spatial trends in Canadian snowshoe hare, *Lepus americanus*, population cycles. *Can. Field. Nat.* 97: 151-160.
- STENSETH N.C., 1981. On Chitty's theory for fluctuating populations: the importance of genetic polymorphism in the generation of regular density cycles. *J. theoret. Biol.* 90: 9-36.
- STENSETH N.C., 1995. The long-term study of voles, mice and lemmings: homage to Robert Collet. *TREE* 10: 512.
- VOLTERRA V., 1931. Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Gauthier-Villars et Cie. Réimpression par J. Gabay, 1990, Sceaux. Paris, 214 p.
- WATSON A. and MOSS R. 1970. Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. In WATSON A., (Ed.), Animal Population limitation in relation to their food resources. Blackwell, p. 167-149. Oxford.
- XIA X. and BOONSTRA R., 1992. Measuring temporal variability of population density: a critique. *Am. Nat.* 140: 883-892.

Manuscrit reçu le 21 novembre 1996

