



HAL
open science

Les cycles de campagnols des champs dans l'Ouest de la France : une vieille question revisitée à l'aide d'outils modernes.

Adrien Pinot

► To cite this version:

Adrien Pinot. Les cycles de campagnols des champs dans l'Ouest de la France : une vieille question revisitée à l'aide d'outils modernes.. Sciences de l'environnement. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2012. Français. NNT : . tel-00858957

HAL Id: tel-00858957

<https://theses.hal.science/tel-00858957>

Submitted on 10 Sep 2013

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

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

**THESE DE DOCTORAT DE
L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE**

Spécialité

Diversité du Vivant

Présentée par

M. Adrien Pinot

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

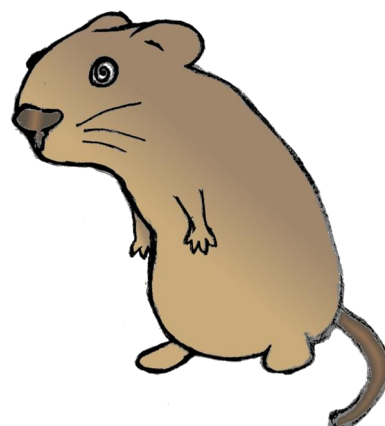
Sujet de la thèse :

Les cycles de campagnols des champs dans l'Ouest de la France :
une vieille question revisitée à l'aide d'outils modernes.

soutenue le 19/10/2012

devant le jury composé de :

M. Vincent Bretagnolle, Directeur de thèse
M. Bertrand Gauffre, Co-directeur de thèse
M. Jean-François Cosson, Rapporteur
M. Mark Hewison, Rapporteur
M. Jean-François Le Galliard, Examineur
M. Nicolas Loeuille, Examineur



REMERCIEMENTS

La thèse est une longue expérience, au cours de laquelle j'ai beaucoup échangé avec de nombreuses personnes. Les remerciements sont souvent une partie que l'on rédige à la hâte, afin de soumettre le manuscrit, et j'espère n'y oublier personne. Toutefois, je suis persuadé que je regretterai un jour d'avoir oublié quelqu'un et je m'en excuse par avance.

La science est une expérience qui a commencé tôt pour moi et je tiens à commencer ces remerciements avec les personnes qui m'ont donné cette passion, Serge Beigné, mon professeur de SVT au lycée Audiberti, France Nasica, ma professeur d'écologie au DUT génie biologique de Corte ainsi que Laetitia Hugot, mon premier maître de stage dans cette discipline.

Dans le cadre du laboratoire, j'aimerais remercier Vincent Breton, en sa qualité de directeur du laboratoire mais également en sa qualité de directeur de cette thèse. Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir aidé à me préparer pour le concours. Merci également de m'avoir donné ton avis sur mon travail et de m'avoir aidé à guider cette thèse. Enfin, merci d'avoir travaillé pour cette thèse certains de tes week-ends. Je souhaite également remercier Bertrand Gauffre, pour avoir accepté au pied levé de co-encadrer cette thèse et de m'avoir aidé à concevoir et à écrire certains articles. Avec le recul, j'apprécie également beaucoup que tu m'aies incité à me plonger au coeur du programme Ecocycle, forcé la main pour visiter les laboratoires appartenant à ce programme (même si tu as regretté que je sois encore en Ecosse durant la manip labour) et soutenu pour la manipulation de terrain que j'ai faite durant cette thèse. Alexandre Villers a probablement, au même titre que mes professeurs, beaucoup contribué à former ma pensée scientifique. Je n'oublierais notamment jamais cette phase sur la lecture des articles scientifiques : "le plus important, c'est que cela te convainc personnellement". Je l'ai cogitée, je l'ai retournée, j'en ai usé et abusé même peut être... Bref, je suis extrêmement heureux d'avoir fait mon Master 1 et mon Master 2 sous ton encadrement. J'en garderais un souvenir remarquable.

Je souhaite également remercier Frédéric Barraquand, incontestablement la personne avec qui j'ai le plus parlé de cycles durant cette thèse, de plus, mon prof en modélisation. Un peu têtu, difficile à convaincre mais adorable; c'est comme ça qu'on avance. En plus d'être la personne avec laquelle j'ai mis les mains dans le cambouis lors de cette



thèse, c'est grâce à toi que j'ai vu des lemmings ! J'ai eu beaucoup de chance qu'en partant de Chizé après ta thèse, tu sois recruté en post-doctorant dans un laboratoire appartenant au même programme que moi, nous permettant de continuer nos collaborations dans l'intérêt respectif de nos deux équipes. Merci Fred.

Je remercie également Thomas Cornulier et Xavier Lambin, pour m'avoir accueilli en Ecosse, pour avoir pris part aux comités de thèse et également pour les nombreuses discussions que l'on a eu sur les cycles et les campagnols. Merci de m'avoir offert l'opportunité de découvrir votre site d'étude à Kielder et merci à l'équipe sur place de m'y avoir accueilli avec beaucoup de sympathie. Merci à Rolf Ims et Nigel Yoccoz pour m'avoir accueilli en Norvège ainsi qu'aux

chercheurs espagnols d'Ecocycle : Beatriz Arroyo, François Mougeot et Juan José Luque Larena. Pour les financements, merci à l'Agence Nationale de la Recherche, au ministère de la recherche pour ma bourse de thèse ainsi qu'au programme Ecocycle.

Au sein de cette thèse, j'ai également travaillé avec Timothée Bonnet, stagiaire exemplaire et audacieux qui a épousé le temps de quelques mois ma passion du campagnol des champs et a commencé à construire une partie de cette thèse. Merci à Laurent Crespín, pour avoir également pris part aux comités de thèse et pour avoir participé à un des articles présentés dans cette thèse. Merci également à Edoardo Tedesco et Laurent Bruneteau pour avoir

réalisé de nombreuses captures de campagnols des champs qui ont servi à monter deux études qui sont présentées ici. Merci à Nadine Guillon pour avoir pris soin de mes campagnols captifs. Merci également aussi aux autres piègeurs volontaires. Ils sont si nombreux que je ne pourrais pas tous les nommer ici mais ils se reconnaîtront. Je tenais aussi à remercier Hélène Lisse, pour avoir utilisé beaucoup de son temps pour cette thèse, tant sur le terrain que sur les relectures du manuscrit et des articles. Merci pour la mise en page que tu as pris le temps de faire.

Au sein du laboratoire, il m'est important également de remercier Delphine Bonnet et Evelyse Rouby, ainsi que les gars de l'atelier pour leurs services pour la science. J'aimerais également spécifier un remerciement particulier à Christophe Coiffet et à Arnaud Viollet pour nous avoir si bien nourris, nous et notre cochon.

Forcément, la phrase d'après est pour les Chuks : Hélène, Vincent, Florian et Thomas avec qui j'aurais élevé puis dégusté mon premier cochon ! Souvenir immuable et remarquable avantage que de vivre à la campagne !

Pour les autres, et il y en a beaucoup, les amis Chizéens, les amis de la Côte d'Azur, la famille, je vous dis merci, cette thèse avant tout vous appartient !

SOMMAIRE

1.	INTRODUCTION	8
1.1.	LES DYNAMIQUES ÉRUPTIVES ET LES CYCLES	8
1.1.1.	<i>Définition d'une dynamique cyclique.....</i>	8
1.1.2.	<i>Définition des cycles.....</i>	10
1.2.	CARACTÉRISTIQUES DES DYNAMIQUES CYCLIQUES	12
1.2.1.	<i>Un grand nombre de taxons.....</i>	13
1.2.2.	<i>Des hautes latitudes</i>	15
1.2.3.	<i>La densité dépendance</i>	16
1.3.	CAUSES DES CYCLES : LE PASSÉ, LE PRÉSENT, LE FUTUR.....	24
1.3.1.	<i>L'avènement de l'hypothèse du prédateur spécialiste.....</i>	25
1.3.2.	<i>L'avenir de la recherche sur les cycles.....</i>	27
1.3.3.	<i>Les outils disponibles</i>	27
2.	SYSTEME ETUDIE.....	34
2.1.	LE CAMPAGNOL DES CHAMPS.....	34
2.1.1.	<i>Biologie générale.....</i>	34
2.1.2.	<i>L'effet de l'agriculture sur le campagnol... et inversement</i>	36
2.1.3.	<i>Les cycles chez arvalis</i>	38
2.2.	LA DYNAMIQUE DE POPULATION SUR LA ZONE D'ÉTUDE	40
2.3.	CARACTÉRISTIQUES ET INDICES DU CYCLE	46
2.3.1.	<i>L'amplitude des cycles.....</i>	46
2.3.2.	<i>La période et le synchronisme des cycles</i>	47
2.3.3.	<i>Les taux de croissance.....</i>	48
3.	OBJECTIFS.....	52
4.	DENSITE DEPENDANCE DANS LE SYSTEME CYCLIQUE.....	56
5.	REPRODUCTION ET SURVIE SELON LES PHASES DU CYCLE.....	76
5.1.	LA REPRODUCTION TOUT AU LONG DU CYCLE	78
5.2.	LA PHASE DE DÉCLIN.....	102
5.3.	COMPLEMENTS D'ÉTUDE.....	126
6.	INFLUENCE DU TYPE DE MILIEU	136
7.	DISCUSSION.....	158
7.1.	LE CYCLE DU CAMPAGNOL DES CHAMPS DANS L'OUEST DE LA FRANCE	159
7.2.	COMMENT SE PRODUISENT LES CYCLES DANS LES MATRICES AGRICOLES ?.....	168
7.3.	LA FIN DES CYCLES SUR NOTRE SÉRIE TEMPORELLE : UNE QUESTION DE TYPE DE CULTURE ?	170
7.4.	L'INFLUENCE DU PAYSAGE SUR LA DYNAMIQUE DE POPULATION.....	176

Introduction



Préambule

La vie, qu'elle soit animale, végétale, bactérienne, virale ou mycorhizienne s'organise sous forme de populations. La définition que nous utilisons dans cette thèse pour définir une population est celle d'Odum (1983) : un ensemble d'individus de la même espèce, pouvant se reproduire entre eux et ayant la même fonction dans l'écosystème. La population peut être conceptualisée comme un organisme dont les variations de taille et de structure sont en réalité l'addition d'effets agissant à une échelle individuelle.

L'étude de ces ensembles, par l'analyse de leur structure, de leur dynamique ou de leur évolution est le travail des biologistes des populations. La biologie des populations est une science fondamentale pour une espèce exploitatrice comme l'Homme car elle permet de comprendre le fonctionnement des populations et de prédire leur taille. Elle nous donne donc des outils permettant une meilleure gestion des stocks liés à l'exploitation de nos ressources animales et végétales (chasse, contrôle des « nuisibles », agriculture, élevage). Il s'agit d'un outil essentiel pour adapter nos choix de société. Il s'agit aussi de l'échelle pertinente pour observer et comprendre la biodiversité. En effet, l'échelle des individus, à cause de leur temps de vie limité, ne permet pas d'appréhender la pérennité d'une espèce en un endroit donné. Par contre, la santé d'une population nous renseigne localement sur la viabilité d'une espèce. C'est donc également une science d'actualité dans le contexte de transition écologique que nous connaissons aujourd'hui, ayant pour objectif de mieux respecter la nature et de préserver notre environnement.

Le travail présenté ici s'intègre parfaitement dans cette discipline et peut être décrit comme une thèse en dynamique des populations, visant à comprendre comment et pourquoi les tailles de population varient. Nous nous intéressons ici particulièrement aux dynamiques cycliques.

1. Introduction

1.1. Les dynamiques éruptives et les cycles

La définition que j'utilise pour qualifier une dynamique de population comme éruptive, est celle d'une dynamique présentant des fluctuations non régulières de densité avec des phases de pullulations. Les raisons de ces pics d'abondance peuvent être multiples mais sont, en général liés à la variabilité naturelle du climat, engendrant certaines années des conditions plus clémentes permettant, pour une espèce donnée, de se reproduire ou de survivre mieux que de coutume. C'est typiquement le cas des méduses qui terrorisent les plagistes de Perpignan à Menton lors de ces fameuses "années à méduses" (Purcell 2005 ; Figure 1). L'amplitude et l'impact sur nos sociétés de ces manifestations peuvent être si importants qu'elles marquent les hommes et leur histoire. Par exemple, 4 des 10 plaies qui touchèrent l'Égypte selon l'ancien testament concernent des pullulations d'animaux (grenouilles, moustiques, taons et sauterelles) !

La principale frontière entre les dynamiques éruptives et les dynamiques cycliques réside dans la régularité temporelle des périodes de pullulations.

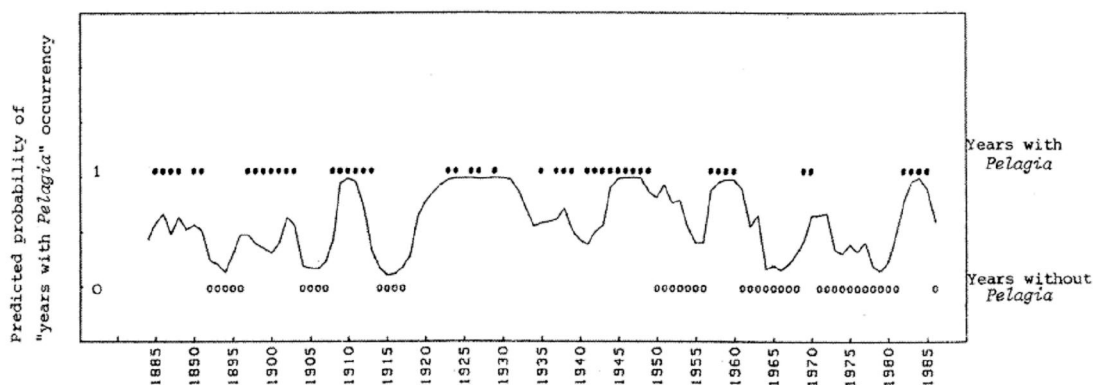


Figure 1 : Exemple de dynamique de population éruptive. Les points noirs représentent les "années à méduses", les points blancs les "années sans méduses" en Méditerranée. La ligne représente la probabilité d'avoir une "année à méduses" estimée par un modèle statistique à partir de données environnementales (source : Purcell 2005).

1.1.1. Définition d'une dynamique cyclique

Selon Alan Berryman (2002) il existe au moins deux définitions d'une dynamique cyclique. La première est purement statistique et définit un cycle comme toute oscillation ayant une périodicité statistiquement significative (Finerty 1980). Dans cette définition, les populations montrant des



fluctuations journalières régulières (e.g. liées à la température, à la luminosité), saisonnières (e.g. liées aux précipitations) ou des fluctuations pluriannuelles avec une période de deux ans sont considérées comme des cycles.

Nous utilisons dans la suite du manuscrit une définition plus restrictive généralement acceptée par les écologues (Berryman 2002). Elle considère les cycles comme des oscillations ayant une périodicité statistiquement significative avec une période d'au moins 3 ans (e.g. figure 2). Selon Berryman (2002), cette discrimination est basée sur les processus écologiques qui sont à l'origine des oscillations ; les cycles avec une période d'un an sont en général dus à la saisonnalité de l'environnement, alors que les cycles avec une période d'au moins trois ans sont majoritairement régulés par des processus agissant entre populations de niveaux trophiques différents, tels que des interactions avec la nourriture ou avec des prédateurs. Les cycles avec une période de 2 ans ne sont pas des cycles selon cette définition car ils seraient majoritairement régulés par des processus de compétition intra-populationnels (Berryman 2002).

Pour cette définition d'une dynamique cyclique, l'accent est donc mis sur l'existence de processus de régulation inter-populationnels (i.e. agissant entre populations de niveaux trophiques différents). Dans ce cadre, une population à dynamique cyclique typique est celle présentée en figure 2, illustrant la dynamique de population des lièvres et des lynx au Canada. Cependant, l'existence de processus de régulation inter-populationnels ne semble pas être une condition exclusive pour pouvoir parler de dynamique cyclique car les mêmes auteurs (e.g. Berryman 2002) admettent que des processus de régulation intra-populationnels peuvent être la cause des cycles (e.g. effets maternels, effet chitty ...), à condition que leur période fasse plus de trois ans.

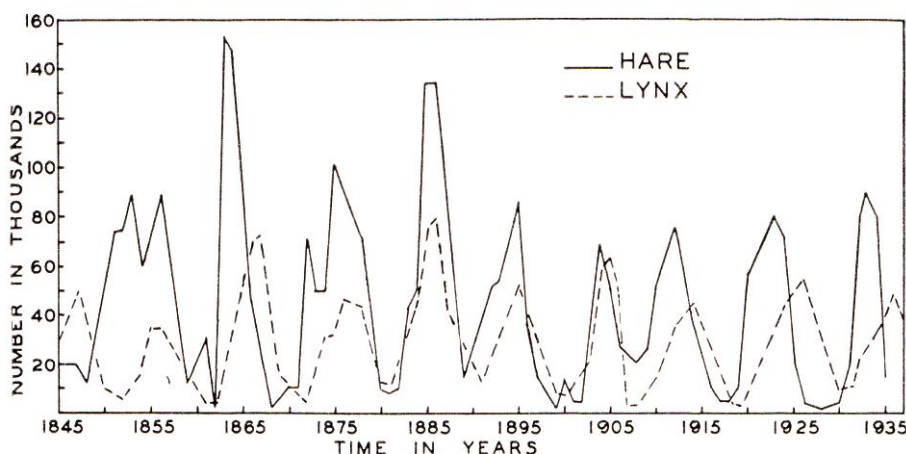


Figure 2 : Dynamique cyclique de population des lièvres (hare - trait plein) et des lynx (lynx - trait pointillé) illustrée ici par le changement du nombre de milliers de fourrures vendues par les trappeurs à la Hudson Bay Compagny (source : Odum 1953).

1.1.2. Définition des cycles

Les cycles de population présentent une structure particulière due à la régularité des oscillations. Cette structure comporte quatre principales caractéristiques explicitées ci-dessous :

1) La période du cycle : la période est caractérisée par le temps nécessaire entre l'obtention de deux événements de pullulation. Globalement, on retiendra de la bibliographie que les cycles ont une période de 3 à 10 ans et que l'espacement de deux pullulations successives peut varier légèrement autour de la période moyenne. La période du cycle a été estimée comme étant proportionnelle à la racine carrée de la masse chez les oiseaux et les mammifères (Pederson *et al.* 1984). Dès lors, on s'attend à ce que plus la masse moyenne des individus d'une espèce soit grande, plus la période de leur cycle soit longue (figure 3). Cette relation n'est pas clairement expliquée (Pederson *et al.* 1984) mais semble due à une corrélation entre la masse et la physiologie des animaux ou entre leur masse et leurs traits d'histoire de vie (Brown *et al.* 2004). La période dépend donc fortement des taxons ; 3 à 5 ans chez les campagnols et lemmings (Korpimaki *et al.* 2004, Lambin *et al.* 2000, Norrdahl et Korpimaki 2002, Lambin *et al.* 2006) et en moyenne des périodes plus longues chez les tétraonidés (Moss et Watson 2001, Thiergood *et al.* 2000, Ludwig *et al.* 2006) et les lièvres (Korpimaki *et al.* 2004, Sheriff *et al.* 2010, Scott *et al.* 2007).

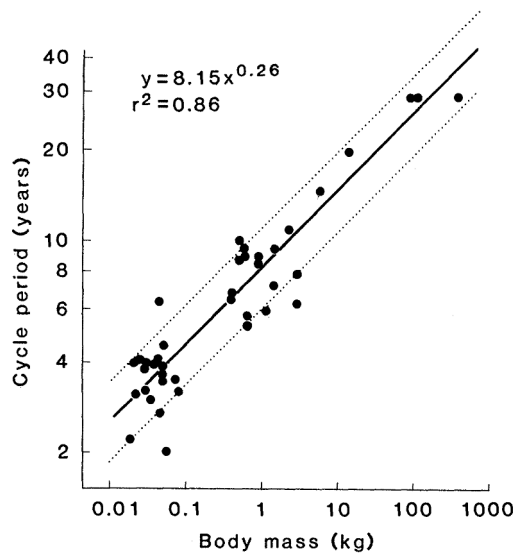
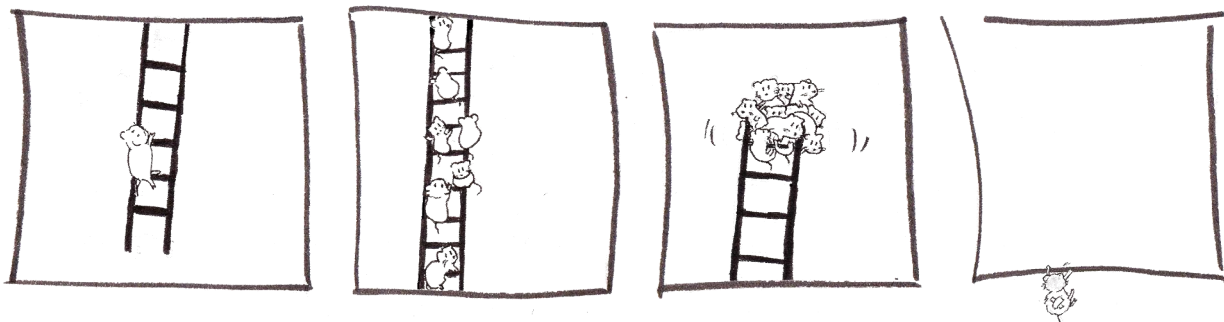


Figure 3: Relation entre la période des cycles (ordonnée) et la masse moyenne des individus (oiseaux et mammifère ; abscisse). La droite pleine représente un modèle linéaire corrélant la période du cycle à la racine carrée du poids moyen, les lignes pointillées représentent l'intervalle de confiance à 95% (source : Peterson *et al.* 1984).

2) Le synchronisme du cycle : le synchronisme intra-spécifique est le fait que des populations spatialement espacées suivent des cycles en phase les uns avec les autres. Le synchronisme interspécifique est le fait que deux populations de rongeurs d'espèces différentes réalisent la même phase de leur cycle en même temps. Il a été montré dans la péninsule Fenno-scandinave, mais également en Europe de l'Est, que le synchronisme était plus fort chez les populations nordiques que chez les populations du Sud (Hanski & Henttonen 2002, Mackin-Rosalka et Nabaglo 1990).

3) Les phases du cycle : on considère dans les dynamiques cycliques 4 grandes phases (figure 4) se succédant chronologiquement : phase de croissance, phase de pic (stagnation à haute densité), phase de déclin puis phase de creux (stagnation à basse densité - Krebs et Myers 1974). Cependant, Krebs et Myers avaient pris soin de signaler que la phase de creux (« low phase » en anglais, abréviation de « phase of low number ») n'était pas nécessairement présente dans tous les cycles. Cette phase de stagnation à basse densité pose particulièrement problème aux biologistes (Boonstra *et al.* 1998) car elle peut être réelle (la taille de la population ne varie pas) ou résulter d'un artéfact dû à une non-détection des animaux à faible densité (e.g. protocole de piégeage non adapté à de faibles densités). L'artéfact de la phase de creux est particulièrement présent dans les systèmes où l'on ne capture pas d'animaux après la phase de déclin, et où l'on considère l'espèce comme absente alors qu'elle pourrait être présente avec des effectifs fluctuants, mais dans des densités inférieures au seuil de détection (e.g. Boonstra *et al.* 1998). Chez les micromammifères, la phase de pic est interprétable comme le maintien des effectifs autour de la capacité de charge du milieu (e.g. Hanski *et al.* 1991) et doit, selon le schéma de C.J. Krebs and J.H. Myers (1974 – fig. 4), montrer une stabilisation des effectifs. Dans de nombreuses séries temporelles, les effectifs ne se stabilisent pas durablement à haute densité et la phase de pic est donc absente et (e.g. Turchin *et al.* 2000 and Framstadt *et al.* 1997, Korpimaki *et al.* 2002 and Norrdhal et Korpimaki 2002). Certains auteurs caractérisent alors la phase de pic comme l'année précédant la phase de déclin, en dépit de la non-stabilisation des effectifs (e.g. Norrdhal et Korpimaki 2002, Janova *et al.* 2003). En l'absence de pallier, les pics ont alors une forme « pointue ». Cette forme peut être due soit à la méthode de mesure qui ne permet pas la détection de la stagnation des effectifs à haute densité en raison d'un trop grand espacement temporel entre les sessions de piégeage, soit à une réelle absence de cette phase. Nous appliquerons ici strictement la définition donnée par C.J. Krebs et J.H. Myers (1974) pour caractériser la phase de pic, et nous considérerons qu'elle est absente s'il n'y a pas de stabilisation des effectifs à haute densité (pics pointus). Les deux autres phases, de déclin et de croissance, ne posent pas de problème pour leur caractérisation et représentent les périodes durant lesquelles le taux de croissance est durablement négatif pour la première et durablement positif pour la seconde.



4) L'amplitude du cycle : l'amplitude des cycles est également un facteur important. Elle définit l'écart maximal moyen entre les effectifs minimaux (fin de la phase de déclin ou phase de creux) et les effectifs maximaux (fin de la phase de croissance ou phase de pic). L'amplitude des cycles de rongeurs est souvent grande, allant de la quasi-absence à plusieurs centaines (voir milliers) d'individus à l'hectare (e.g. Lambin *et al.* 2006). En général, on utilise l'indice s de variabilité des abondances qui se calcule $s = SD(\log(n))$ (déviation standard du \log_{10} de l'abondance) pour pouvoir comparer l'amplitude du signal cyclique entre différents systèmes. Les valeurs de l'indice s sont généralement comprises entre 0.25 et 4 (Kendall *et al.* 1998) mais cet indice est quelque peu difficile à interpréter en dehors de la comparaison entre systèmes car son unité est difficilement appréhendable. Bien que certains auteurs aient fait un temps la part belle à cet indice en le considérant comme un indice de cyclicité (Hansson et Henttonen 1985, Stenseth et Framstad 1980, Mackin-Rosalka et Nabaglo 1990), tous s'accordent aujourd'hui sur le fait que le s -index est à interpréter uniquement comme un indice de variabilité des abondances (Krebs 1996, Stenseth 1999).

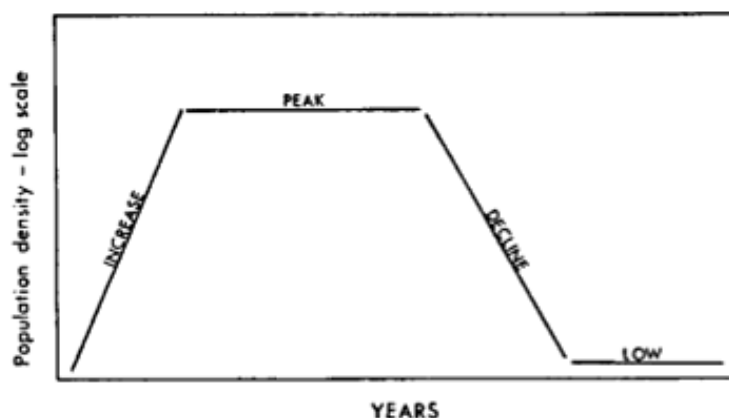
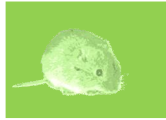


Figure 4 : Représentation schématique des quatre phases différentes des cycles de micromammifères. J'ai traduit les noms des différentes phases comme suit: increase – croissance ; peak – pic ; decline – déclin ; low - creux. Les auteurs ont pris soin de noter que la phase de creux n'était pas systématiquement présente dans tous les cycles (source : Krebs et Myers 1974)

1.2. Caractéristiques des dynamiques cycliques

Les cycles représentent un domaine complexe de l'écologie et malgré le grand nombre d'études menées sur le sujet depuis les années 70, il s'agit toujours d'un champ thématique dans lequel les théories sont débattues chaudement (e.g. Krebs 1996, Graham et Lambin 2002, Lambin *et al.* 2006, Goswami *et al.* 2011). Toutefois, il est possible de dégager des grands traits communs aux « cycles », malgré la grande diversité d'espèces montrant localement des populations à dynamique cyclique et l'importante variété de milieux dans lesquels elles se situent.



1.2.1. Un grand nombre de taxons

Peu de revues proposent des synthèses sur l'occurrence des cycles dans le monde animal excepté celle de Kendall *et al.* (1998), qui compare les cycles chez les oiseaux, mammifères, poissons, insectes, crustacés, gastéropodes et bivalves à partir des données de la Global Population Dynamics Database (GPDD - site de mise à disposition volontaire de séries temporelles d'abondance¹). La GPDD a pour avantage de regrouper de nombreuses séries temporelles mais pour inconvénient de ne pas les avoir échantillonnées aléatoirement dans le monde animal. Les indices de pourcentage d'espèces cycliques sont dès lors biaisés. Cependant, cet article fait un bon état de l'art (tableau 1) des dynamiques cycliques au sein du règne animal et a apporté beaucoup de matière dans les paragraphes suivants.

Tableau 1 : Distribution des dynamiques cycliques et non cycliques au travers des classes taxonomiques (Kendall *et al.* 1998).

Taxon	Number	Fraction periodic (95% CI)
Birds	89	0.16 (0.10, 0.25)
Mammals	27	0.48 (0.31, 0.66)
Fish	27	0.63 (0.44, 0.78)
Insects	68	0.16 (0.09, 0.27)
Crustaceans	3	0.33 (0.07, 0.81)
Gastropods	3	0.33 (0.07, 0.81)
Bivalves	3	0.33 (0.07, 0.81)
All populations	220	0.26 (0.21, 0.33)

Dans le taxon des **insectes**, Kendall et ses collaborateurs ont estimé la proportion de populations cycliques à 16% (e.g. tabl. 1). Chez les insectes herbivores, quelques espèces de coléoptères, de lépidoptères ou de pucerons sont particulièrement connues pour faire des cycles (Baltensweiler 1993, Faeth 1987, Mason 1987, Hanski 1990, Price *et al.* 1992 ; voir exemple figure 5). Des caractéristiques communes ont été découvertes chez les espèces cycliques (morphologie, type d'alimentation, reproduction ou encore hibernation ; Hunter 1991). Les insectes à dynamique cyclique sévissent dans de nombreuses forêts de conifères du monde comme dans les Alpes, la péninsule fénno-scandinave ou le Sud des Etats-Unis, où ils causent des dégâts qui peuvent être importants, allant jusqu'à impacter la densité du bois (Price *et al.* 1992, Esper *et al.* 2007). La fréquence des pullulations chez les insectes semble être de l'ordre d'une dizaine d'années ou un peu moins et l'amplitude des cycles est assez importante, avec des densités allant de la quasi-absence à des valeurs colossales (Berryman 2002).

Kendall (1998) et ses collaborateurs ont montré que les **oiseaux** effectuant des dynamiques cycliques représentent une part non négligeable des espèces (18%). Cependant, nos connaissances

¹ Site internet: <https://www.imperial.ac.uk/cpb/gpdd/secure/register.aspx>

1.

portent majoritairement sur des espèces chassées, classées dans la famille des tétraonidés (tétraras, lagopèdes, gélinottes...). Dans cette famille, les périodes des cycles les plus fréquemment reportées sont de 3-4 ans, 6-7 ans ou 8-11 ans et leurs amplitudes sont de 3 à 10 fois l'effectif le plus faible (Moss et Watson 2001). Il est intéressant de noter que la période du cycle n'est pas spécifique chez certaines espèces de lagopèdes, dès lors, l'environnement local joue un rôle important dans la dynamique observée (Moss et Watson 2001).

Les dynamiques cycliques chez les **poissons** sont courantes (63% ; Kendall *et al.* 1998), cependant peu de populations de poissons sont suivies en dehors des espèces pêchées de façon industrielle et, de même que pour les oiseaux, les résultats présentés ne sont probablement pas représentatifs de l'ensemble du phylum. Toutefois, l'ordre des gadiformes montre une plus grande proportion d'espèces cycliques que les autres (Kendall *et al.* 1998).

Chez les grands **mammifères** herbivores, des espèces circumpolaires telles que des bœufs musqués, des cerfs, des rennes, des ovins et des élans montrent localement des fluctuations de densité reliées à la variabilité interannuelle de la disponibilité en nourriture l'hiver (Moen *et al.* 2006). Chez certaines espèces, ces fluctuations sont décrites comme cycliques (Clutton-Brock et Pemberton 2004). Cependant, ce sont chez les espèces plus petites, parmi les **lagomorphes** et les **rongeurs**, que la dénomination de système cyclique fait consensus dans la communauté scientifique (Odum 1953, Elton 1942). Les lièvres cyclent en de nombreux endroits dans les hautes latitudes de l'hémisphère Nord (Keith 1963, Krebs *et al.* 1986, Scott *et al.* 2007), avec des périodes longues (8 à 10 ans ; Sheriff *et al.* 2011, 3 à 11 ; Scott *et al.* 2007) et des amplitudes variables, allant de faibles amplitudes (1 à 3), à des écarts plus importants (1 à 100 ; Scott *et al.* 2007, Hanski *et al.* 1991). Les cycles de lièvres ont été très étudiés en Amérique du Nord où ils sont principalement expliqués par des interactions directes et indirectes avec leurs prédateurs (Odum 1953, Hodges *et al.* 2001, Sherrif *et al.* 2011, Krebs 2011). Chez les **rongeurs**, c'est dans la sous famille des *Arvicolinae* (campagnols et lemmings) que l'on note le plus grand nombre d'espèces cycliques. Le genre *Microtus*, comporte 59% des espèces (sur 63 au total) qui montrent des fluctuations d'effectifs et 19% des espèces qui présentent localement des dynamiques cycliques (pourcentages calculés à partir des fiches IUCN, en Mars 2011). La période des cycles de campagnols est en moyenne de 3 à 5 ans et peut être légèrement plus longue chez les lemmings (Korpimaki *et al.* 2004). L'amplitude est importante dans les deux cas, d'un facteur 10 à un facteur 200 (Korpimaki *et al.* 2004, Lambin *et al.* 2006). Ils ont été étudiés tantôt pour leur capacité de nuisance (champs cultivés, foresterie), tantôt pour leur écologie particulière et pour leur influence sur le milieu, en tant que maillon indispensable de nombreuses chaînes trophiques.

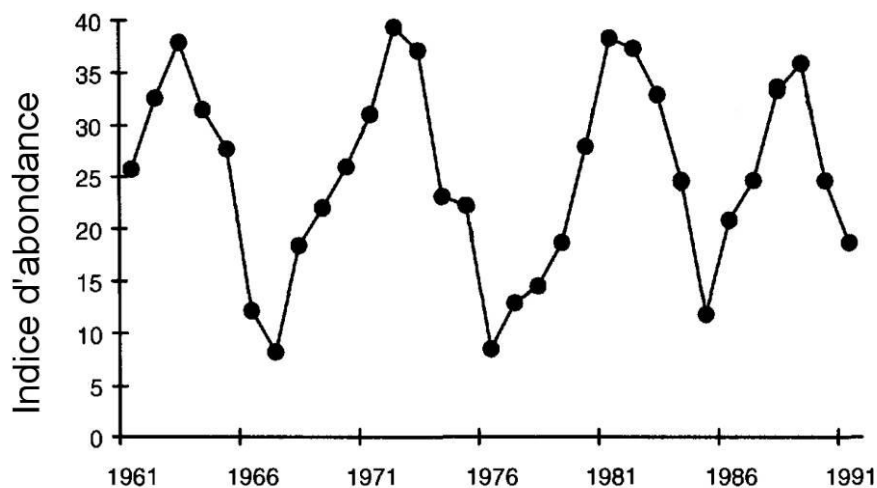


Figure 5: Exemple de dynamique cyclique chez un insecte (mite du Mélèze *Zeiraphera diniana*, source: Baltensweiler 1993)

1.2.2. Des hautes latitudes

Les populations à dynamiques cycliques ne sont pas réparties de manière homogène à la surface du globe et chez les mammifères la proportion de populations effectuant des dynamiques cycliques semble plus importante dans les hautes latitudes (Kendall *et al.* 1998 ; figure 6). L'exemple le plus frappant est celui des dynamiques de rongeurs de la péninsule fénno-scandinave, cycliques aux latitudes les plus polaires, stables aux latitudes les plus méridionales (Bjornstad *et al.* 1995, Turchin & Hanski 1998). Cependant, on trouve des études montrant le même phénomène chez des insectes (Klemola *et al.* 2002) ou des oiseaux (Cattadori et Hudson 1999). Il a également été plusieurs fois publié que les populations cycliques du Nord étaient plus synchrones (inter et intra-spécifiquement) que les populations plus au Sud (Mackin-Rosalka et Nabaglo 1990, Hansson 1985, Hansson et Henttonen 1985). Deux grandes hypothèses ont été énoncées pour expliquer ces variations (Kendall *et al.* 1998) :

1) La force de la saisonnalité de l'environnement : par saisonnalité, il faut comprendre ici variation annuelle des conditions climatiques, qui engendrent pour les herbivores une variation de la ressource nutritive et des conditions de vie. Les campagnols et lemmings sont des espèces à stratégies R par excellence ; ils ont les taux de croissance de population les plus élevés parmi les mammifères (Tkadlec et Zedja 1995) et les durées de vie les plus courtes (Tkadlec et Zedja 1998). La saisonnalité de l'environnement (i.e. les conditions fluctuantes) a été décrite comme un facteur important pour comprendre les dynamiques de populations des rongeurs. Chez les espèces à courte durée de vie, la saisonnalité de l'environnement a une influence potentiellement forte sur les traits d'histoire de vie. Par exemple, chez les campagnols et les lemmings, il existe deux cohortes

(printemps et automne ; Martinet *et al.* 1967, Boonstra 1989) montrant une reproduction et des âges moyens à la première reproduction différents. Ces différences entre cohortes sont plus marquées avec la latitude (Tkadlec 2000), la saison de reproduction étant plus courte. Pour Tkadlec and Zedja (1995), modèles mathématiques à l'appui, cela suffit à créer des cycles. De même, Hansen et al. (1999) considèrent que plus la saisonnalité est forte, plus il est facile d'avoir un signal cyclique.

2) La complexité de la chaîne trophique : cette hypothèse provient de l'observation des dynamiques des rongeurs dans la péninsule fénno-scandinave, pour lesquelles on observe des cycles dans les parties les plus nordiques et des dynamiques moins régulières dans les parties les plus septentrionales (Hensson et Henttonen 1985). Or, les communautés de prédateurs passent graduellement d'une communauté de prédateurs généralistes au Sud à une communauté de prédateurs spécialistes au Nord (voir encadré II ; Hanski *et al.* 1991). Des modèles mathématiques ont par la suite montré que la structure de la communauté de prédateurs (et donc la complexité de la chaîne trophique) était un paramètre essentiel pour expliquer le gradient de cyclicité observé (Hanski *et al.* 1991) ; les oscillations au Nord sont dues à des relations étroites entre les proies et leurs prédateurs spécialistes alors qu'au Sud, la présence de prédateurs généralistes stabilise la dynamique de population des campagnols. Ce sont donc les chaînes trophiques simples du Nord, dues aux conditions contraignantes de l'environnement, qui faciliteraient la présence d'oscillations d'effectifs.

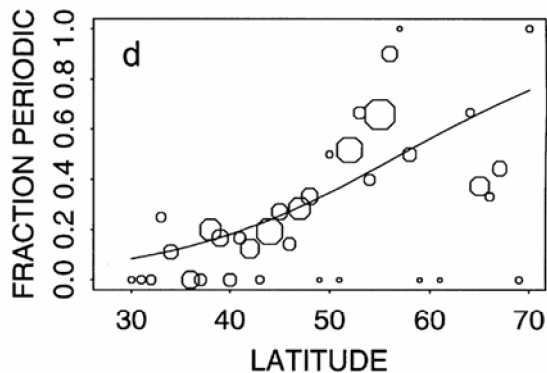


Figure 6: Fraction de populations à dynamique cyclique chez les mammifères en fonction de la latitude et régression logistique montrant une augmentation significative de cette fraction en fonction de la latitude (source : Kendall *et al.* 1998)

1.2.3. La densité dépendance

Les dynamiques cycliques nécessitent une dépendance du taux de croissance de la population à la densité, c'est-à-dire que la population croisse différemment en fonction de la valeur de la densité. Il existe deux grands types de densité dépendance² :

² Le terme de *densité dépendance* est employé couramment en abrégé de « dépendance du taux de croissance de la population à la densité », en référence au terme anglais *density dependence*.

1) La densité dépendance positive (effet Allee), qui se détecte par une augmentation du taux de croissance lorsque la densité augmente (Stephens *et al.* 1999). Par exemple les baleines franches du pacifique ont plus de facilité à se rencontrer lorsqu'elles sont plus nombreuses, cela leur permet de s'apparier et d'augmenter leur productivité par individu (Fujiwara et Caswell 2001).

2) La densité dépendance négative, qui se traduit par une diminution du taux de croissance de la population lorsque la densité augmente. Par exemple, la qualité des sites de nidification du guillemot de Troil diminue avec la taille de la colonie, ce qui à pour effet de diminuer la productivité par individu (Koko *et al.* 2004).

Dans le cadre des cycles de micromammifères, des phénomènes de densité dépendance positive peuvent permettre aux animaux d'atteindre des densités importantes par une augmentation du taux de croissance avec la densité. Cependant, cette densité dépendance positive ne semble pas cruciale pour la réalisation de la plupart des cycles de micromammifères. Les phases de pics, de déclin et de creux sont elles principalement contrôlées par un **effet négatif de la densité** entraînant une stagnation (phase de pic ou de creux) ou une décroissance (phase de déclin) des effectifs.

Densité dépendance directe, densité dépendance retardée ?

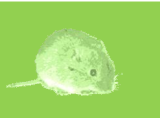
Lorsque l'on parle de densité dépendance négative et de population à dynamique cyclique, un concept essentiel à prendre en compte est l'**ordre de la densité dépendance**. Cette terminologie est définie un peu plus loin à l'aide d'un exemple. Il s'agit de quantifier le temps de réponse (i.e. feedback) entre l'observation d'une densité et l'observation de ses effets sur les individus ou la population. Lorsque le temps de réponse est court, on parle de **densité dépendance directe** ; la régulation se fait de manière immédiate. Dans le cas inverse, lorsque le temps de réponse est important (quelques mois chez les rongeurs microtines) on parle alors de **densité dépendance retardée** (Turchin 2003).

Outils statistiques de détection de la densité dépendance :

Des outils d'analyses statistiques ont été élaborés afin de corrélérer les taux de croissance avec les abondances passées. On analyse alors la relation entre les taux de croissance et la densité calculée à plusieurs pas de temps selon l'équation suivante :

$$N_{t+1}/N_t = \alpha + \beta_0 N_t + \beta_1 N_{t-1} + \dots + \beta_i N_{t-i} + \xi$$

Avec N_{t+1}/N_t : le taux de croissance au pas de temps t ; N_t : l'abondance au pas de temps t ; α : l'ordonnée à l'origine de la relation linéaire ; β_i : les coefficients relatifs aux abondances calculées à plusieurs pas de temps $t-i$ et ξ : l'erreur résiduelle.



1.

Usuellement, le pas de temps utilisé est annuel (1 donnée par automne par exemple) et le plus grand nombre de pas de temps testé ($t-i$) est nécessairement inférieur à la période du cycle (e.g. pour un cycle sur trois ans, on testera au maximum le modèle suivant : $N_{t+1}/N_t = \alpha + \beta_0 N_t + \beta_1 N_{t-1} + \beta_2 N_{t-2} + \xi$). Il faut toutefois que la série temporelle des abondances d'animaux soit relativement longue et présente au minimum quelques cycles afin de pouvoir estimer les coefficients correctement. Donc, plus la période du cycle est grande, plus la série temporelle devra être longue. Cela pose notamment des problèmes pour la détection des cycles chez les espèces de grandes masses corporelles (e.g. éléphants, baleines).

Dans le cadre des dynamiques de population de rongeurs, les abondances suivent en général des distributions exponentielles négatives (beaucoup de faibles abondances et peu de fortes). Lorsque l'on calcule des taux de croissances bruts N_{t+1}/N_t , on observe également des distributions de type exponentielle négative. La norme est donc d'utiliser une transformation logarithmique pour normaliser les variances (Stenseth 1999). Le type de modèle le plus simple correspondant est alors le modèle autorégressif log-linéaire. Il établit une relation linéaire entre le taux de croissance log-transformé et l'abondance. Il s'écrit de la manière suivante:

$$\log(N_{t+1}/N_t) = \alpha + \beta_0 N_t + \beta_1 N_{t-1} + \dots + \beta_i N_{t-i} + \xi$$

La log-transformation du taux de croissance engendre de fortes conséquences sur la forme de la relation entre le taux de croissance et la densité. En effet, dès lors que l'on travaille avec des taux de croissance en échelle logarithmique, la relation entre le taux de croissance non transformé (i.e. échelle non log) et la densité prend une forme de type exponentielle :

$$N_{t+1}/N_t = \exp(\alpha + \beta_0 N_t + \beta_1 N_{t-1} + \dots + \beta_i N_{t-i} + \xi)$$

Lorsque le coefficient estimé (β) est négatif, on parle de densité dépendance négative et la relation entre le taux de croissance et l'abondance suit une forme exponentielle négative.

Pour interpréter ce genre de modèle, on compare les coefficients ($\beta_0, \beta_1, \dots, \beta_i$) associés aux valeurs d'abondances à différents pas de temps ($N_t, N_{t-1}, \dots, N_{t-i}$) afin de déterminer l'ordre de la densité dépendance. Celui-ci est défini comme le pas de temps pour lequel le coefficient associé est le plus grand. On parle alors d'ordre 1 pour les modèles dans lesquels β_0 est le plus élevé, signifiant que la densité ayant le plus d'impact sur le taux de croissance à t est celle observée à ce même temps t . De même on parle d'ordre 2 si β_1 est le coefficient le plus élevé (correspondant à la densité à $t-1$), et ainsi de suite. Une densité dépendance d'ordre 1 correspond à de la densité dépendance directe, tandis qu'à partir d'un ordre 2 on est en présence de phénomènes de densité dépendance retardée.

Grâce à la simplicité de sa mise en œuvre, ce modèle est largement utilisé comme outil d'analyse de l'ordre de la densité dépendance. Par ailleurs, l'étude théorique de l'espace des paramètres (i.e. de l'ensemble des combinaisons de paramètres) du modèle autorégressif log-linéaire en a permis une

bonne compréhension. Il a ainsi été mis en évidence que chaque combinaison de densité dépendance directe et retardée est théoriquement associée à un type de dynamique (stable, cyclique) avec une période et une amplitude donnée. Cette analyse des combinaisons est présentée en figure 7.

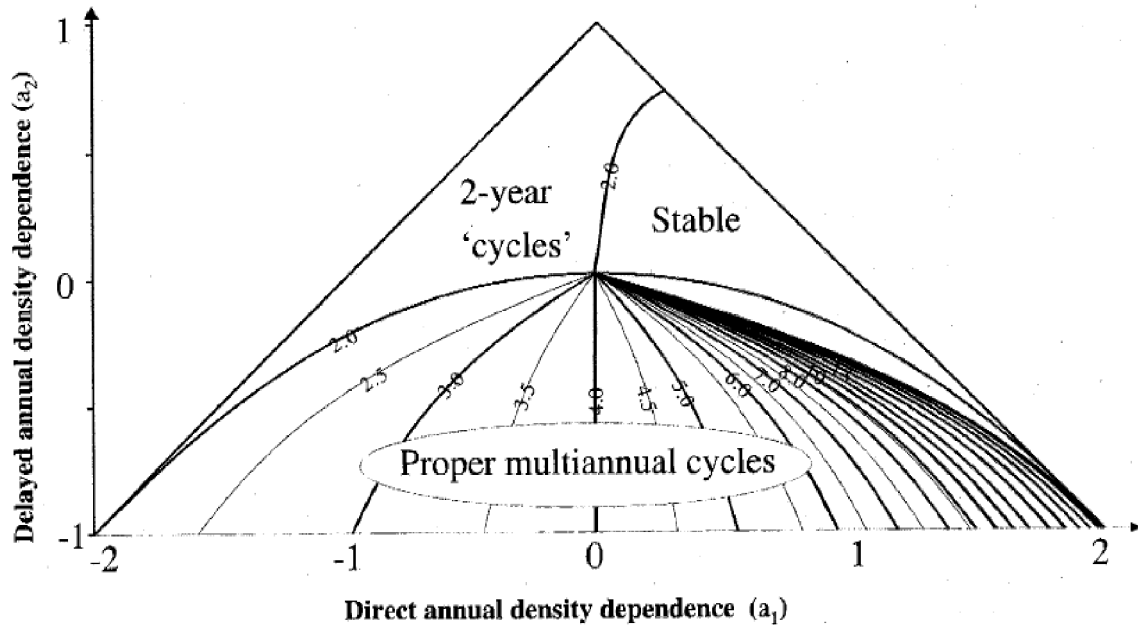


Figure 7: Exemple du triangle imaginé par Royama (1992) pour décrire le type de dynamique de population en fonction des paramètres de densité dépendance (source : Stenseth 1999). Les paramètres de densité dépendance directe (a_1) et retardée (a_2) sont calculés à l'aide du modèle auto-régressif sur des taux de croissance log-transformés. Assumant que la forme de la relation entre taux de croissance et densité est correcte, des simulations des taux de croissance dans l'espace de paramètres (a_1, a_2) permettent de définir la forme théorique des cycles pour chaque combinaison de paramètres donnée. Pour interpréter visuellement une combinaison sur le graphique, on localise le point ayant pour ordonnée la valeur de densité dépendance retardée (a_2) et pour abscisse la valeur de densité dépendance directe (a_1) par rapport aux "triangles de Royama". L'espace de paramètres se situant sous la parabole correspond à des dynamiques cycliques. Plus le point est proche de la parabole, plus l'amplitude du cycle est faible et inversement. La période du cycle augmente de manière théorique avec la valeur de densité dépendance directe (soit de droite à gauche).

Cependant ce modèle impose d'assumer plusieurs hypothèses. Une des caractéristiques de la forme exponentielle négative est que l'ordonnée tend vers l'infini lorsque l'abscisse tend vers zéro. En termes biologiques, cela signifie que théoriquement le taux de croissance de la population tend vers l'infini lorsque les densités sont très faibles, ce qui est bien sûr impossible. Une autre caractéristique de ce modèle, mise en évidence lors de l'étude du comportement du modèle autorégressif log-linéaire dans l'espace des paramètres, est que la densité dépendance retardée négative est obligatoire pour obtenir des cycles : on peut vérifier sur le triangle de Royama (fig. 7) que les valeurs ayant une densité dépendance retardée nulle ou positive ne montrent théoriquement pas de structure cyclique. Or May (1976) a montré mathématiquement, qu'un « simple » modèle en temps continu avec un délai de 9 mois permet d'obtenir des cycles de période de 3 à 4 ans (voir

encadré I). Avec ces mêmes modèles en temps continu, il a été montré que la densité dépendance directe stabilise les oscillations de population. Il en a donc été conclu, sous l'hypothèse d'une relation linéaire entre le taux de croissance log-transformé et la densité, que la densité dépendance directe a un effet stabilisateur sur la dynamique de population alors que la densité dépendance retardée a un effet déstabilisateur.

Les formes de densité dépendance non linéaires :

D'autres modèles basés sur des relations non linéaires entre le logarithme du taux de croissance et la densité ont toutefois vu le jour :

$$\log(N_{t+1}/N_t) = \alpha + \beta_0 f(N_t) + \beta_1 f(N_{t+1}) + \dots + \beta_i f(N_{t+i}) + \xi$$

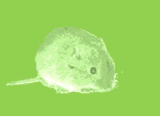
De nombreux modèles présentent des formes sigmoïdes de fonction de la densité et sont connus sous plusieurs noms différents (relatifs aux scientifiques ayant publié l'équation des courbes). Ces modèles non "log-linéaires" demandent un paramétrage plus important, dont l'estimation de plusieurs paramètres de la fonction de la densité (e.g. point d'inflexion, pente, capacité de charge) mais ont au moins deux avantages par rapport au modèle log-linéaire : ils ont plus de souplesse, car plusieurs paramètres sont estimés pour les fonctions, ce qui permet d'optimiser la relation entre le taux de croissance et la densité et de plus, leur taux de croissance en zéro ne tend pas vers l'infini. Pour finir, une de leurs caractéristiques est leur plus grande propension à créer des cycles, y compris avec uniquement de la densité dépendance directe (May 1974, Stenseth 1999).

Modèle de référence et conséquences :

Cependant, par sa simplicité d'utilisation, le modèle autorégressif log-linéaire est l'outil statistique de référence pour détecter et chiffrer les ordres de densité dépendance. Ce modèle nécessite de la densité dépendance retardée pour donner des cycles, et la densité dépendance retardée s'est donc peu à peu imposée comme un pré-requis aux cycles. Ainsi, de nombreux auteurs s'accordent pour dire que la densité dépendance retardée est un paramètre indispensable à l'observation de dynamiques cycliques (Hornfeld 1994, Stenseth 1999, Batzli 1992, Norrdahl et Korpimaki 1995, Klemola *et al.* 2002, Korpimaki *et al.* 2004), oubliant fréquemment (mais pas toujours, voir Stenseth 1999) de mentionner que cette affirmation n'est juste que sous l'hypothèse d'une relation linéaire entre le logarithme du taux de croissance et les abondances. De même, de nombreux auteurs affirment que la densité dépendance directe stabilise les oscillations. Il faut toutefois noter que Berryman et Lima (2002) ont montré, avec l'exemple du mouton de Soay (*Ovis aries*), que le modèle autorégressif log-linéaire est capable de détecter de la densité dépendance

retardée artéfactuelle dans les systèmes pour lesquels la non linéarité de la densité dépendance directe crée les oscillations.

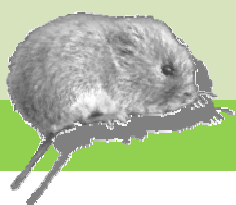
Un dernier point important à noter dans cette rubrique sur la densité dépendance est que tous ces modèles ne prennent pas en compte la variation annuelle des conditions environnementales alors qu'une forte saisonnalité est un pré requis aux dynamiques cycliques. En l'absence de covariables environnementales, ces modèles posent l'hypothèse que les cycles se forment dans des milieux à capacité de charge constante. Cela peut être le cas si le facteur limitant du milieu est une structure physique telle que des emplacements pour nicher ; ainsi la population corse du balbuzard pêcheur a cru jusqu'à ce que tous les sites de pontes soient occupés ; ensuite, la population a localement atteint sa capacité de charge et les variations d'effectifs sont devenues minimales (Bretagnolle *et al* 2008). Par contre, dans le cas où le facteur limitant est la nourriture, la violation de cette hypothèse se fait de manière quasi obligatoire, notamment chez les herbivores vivant dans des environnements saisonniers. Ainsi, les fluctuations d'abondance du mouton de Soay dans les îles écossaises sont dues à des dépassements de la capacité de charge hivernale lors des hivers rigoureux (Greenfield *et al* 1992). Chez les espèces à courte durée de vie et à forte productivité, comme par exemple les espèces de rongeurs, un modèle théorique considérant la capacité de charge du milieu comme constante est probablement une erreur. En effet, ces espèces sont capables d'augmenter considérablement leur taille de population au cours de la bonne saison et de dépasser temporairement, mais fortement, la capacité de charge du milieu lorsque celle-ci diminue avec l'arrivée de l'hiver. Même si la structure de la densité dépendance est un paramètre important des systèmes cycliques, il n'en demeure pas moins qu'il s'agit d'un patron. Afin d'expliquer biologiquement les cycles, le problème est alors de décrire les mécanismes qui créent ce patron. Les principales hypothèses sont détaillées dans les paragraphes suivants.



Encadré I | Modèles à temps continu, modèles à temps discrets

et propension à cycler

Les modèles sont dits à temps discrets lorsque l'on calcule les taux de croissance pour des pas de temps dont l'espacement est non négligeable (e.g. 6 mois pour un rongeur). On observe avec ces modèles que plus le taux de croissance est important plus la dynamique de population est stochastique. Ceci est dû au fait que plus le taux de croissance est fort durant une longue période (le pas de temps), plus il entraîne un dépassement important de la capacité de charge du milieu, et plus le taux de croissance sera diminué, en retour, le pas de temps suivant (voir fig. 8). La discrétisation du temps rend donc potentiellement les modèles plus cycliques et crée, artificiellement, de la densité dépendance retardée de la durée du pas de temps utilisé. Dans les modèles à temps continu, le taux de croissance est recalculé sur des intervalles de temps très courts (par exemple, de l'ordre de la minute pour un rongeur). Dès lors, la régulation est directe et il est impossible de dépasser fortement la capacité de charge du milieu. Les modèles qui font l'hypothèse que le milieu est constant ne cyclent alors qu'avec des effets de densité dépendance retardée ou l'existence d'une relation non linéaire entre le taux de croissance et la densité.



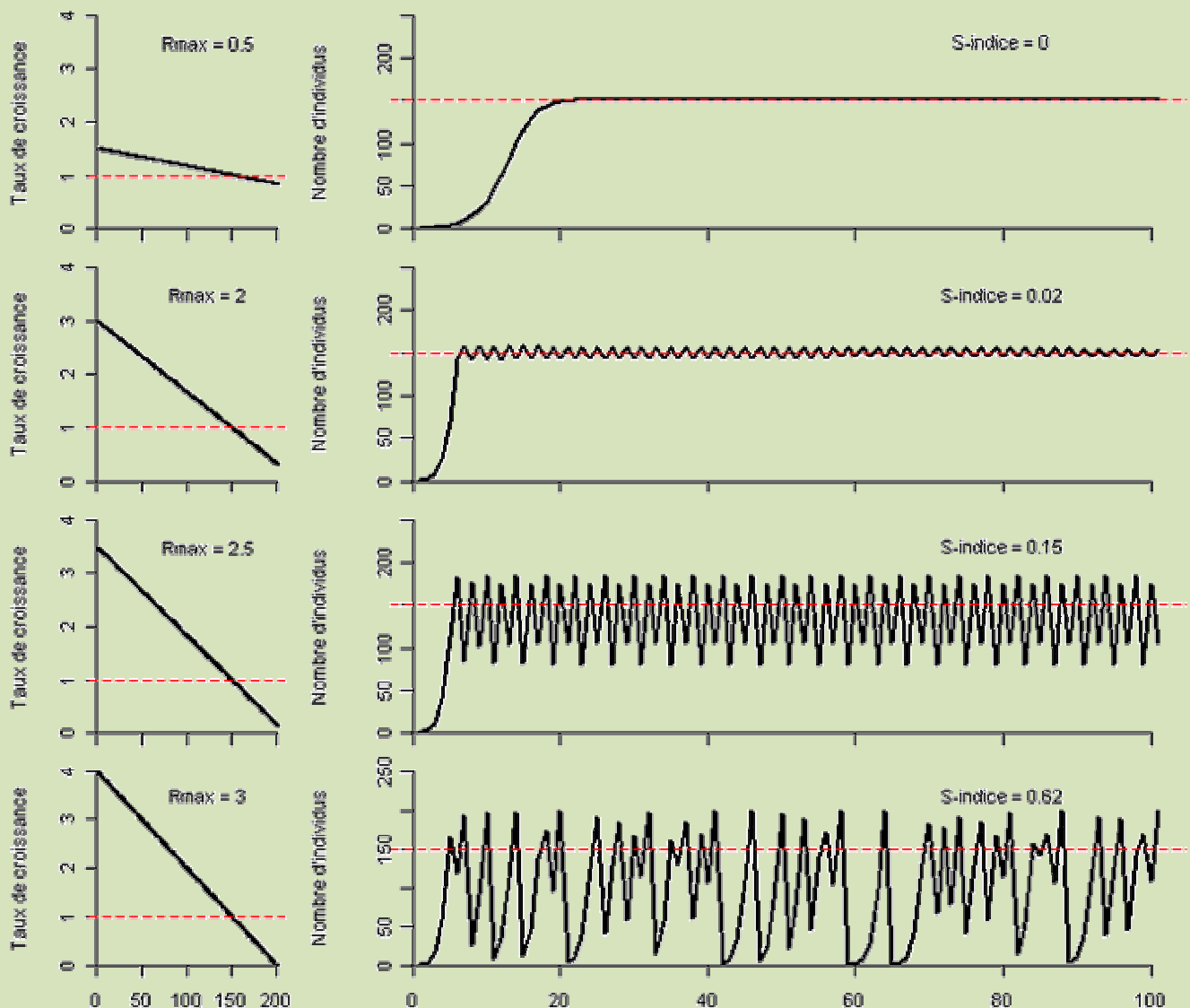


Figure 8: Modèles théoriques de croissance linéaire (i.e. relation linéaire entre le taux de croissance de la population et le nombre d'individus) avec une capacité de charge constante ($K=150$) suivant l'équation suivante :

$$R_{pop} = 1 + R_{max} * (1 - N_{pop}/K)$$

avec R_{pop} le taux de croissance à l'échelle de la population, N_{pop} l'effectif de la population, K la capacité de charge du milieu (le nombre d'individus à partir duquel le taux de croissance devient négatif) et R_{max} , le taux de croissance maximal.

Les panels de gauche montrent la relation entre le taux de croissance et le nombre d'individus de la population. Les panels de droites montrent des simulations de l'évolution de la taille de population au cours du temps, en partant de 1 individu au temps 0, pour différentes valeurs de R_{max} . En faisant augmenter R_{max} , on passe d'une taille de population stable à l'équilibre à des fluctuations importantes de moins en moins régulières.

1.3. Causes des cycles : le passé, le présent, le futur...

« Ever since Elton's classic book *Voles, Mice and Lemmings* (Elton 1942), understanding and explaining the causes of regular multiannual cycles in animal populations has been a central issue in ecology. »

A. Berryman in *Population cycles*, 2002

Comme ces quelques premières lignes de l'introduction du livre «Population cycles», de nombreuses introductions d'articles traitant de cycles de population soulignent l'intérêt de la communauté scientifique à tenter d'expliquer les dynamiques cycliques de populations depuis plus de 70 ans.

Pour un bref rappel, les premières traces des cycles dans la littérature scientifique remontent aux années 1940 avec la publication de la célèbre série temporelle des cycles de lynx et de lièvres au Canada (Mac Lulich 1937 in Odum 1949 ; figure 2). A la même époque, Elton lance l'étude des cycles de micromammifères avec son ouvrage *Vole, mice and lemmings* (1942), faisant une revue détaillée des connaissances sur les pullulations de rongeurs dans l'hémisphère Nord. La majorité des données n'est alors pas issue de suivis scientifiques mais sont collectées en filtrant les informations de la presse écrite ou des quotas de captures. A partir des années 50, des suivis locaux de populations sont lancés, à l'aide de techniques de dénombrements (comptages, piégeages), principalement sur des populations de rongeurs et de lagomorphes, afin de collecter des données sur d'autres systèmes (Stenseth 1999). Dès que ces séries temporelles sont devenues suffisamment longues et fournies en données annexes à la série temporelle d'abondance, les hypothèses se sont raffinées et des modèles mathématiques ont commencé à être élaborés.

Les systèmes cycliques les mieux connus à ce jour sont ceux des campagnols, lemmings et lièvres, des lagopèdes et tétras et de certains insectes xylophages de l'hémisphère Nord. La similarité du patron de leurs cycles a poussé la communauté scientifique à se focaliser sur la recherche d'une hypothèse biologique commune à tous ces systèmes. De nombreuses études ont visé à prouver la généralité d'une hypothèse biologique (Hanski *et al.* 1991 , Korpimaki *et al.* 2004) ou bien à invalider certaines hypothèses (Graham et Lambin 2002). Malgré l'abondance des recherches sur ces phénomènes de cyclicité, force est de constater que peu de systèmes cycliques ont été expliqués de façon satisfaisante et que l'idée d'une solution universelle semble être en train de disparaître (Lambin 2006). Cependant, au cours de ces nombreuses années de recherches, les différentes hypothèses biologiques explicatives des cycles se sont raffinées en quelques grandes classes que l'on peut globalement résumer en trois grands groupes : les interactions entre un herbivore et son

prédateur, les interactions entre un herbivore et sa ressource nutritive, les changements qualitatifs des individus (Krebs 1996, Stenseth 1999, Turchin et Hanski 2001 ; voir encadré II).



1.3.1. L'avènement de l'hypothèse du prédateur spécialiste

Les plus longues séries temporelles à ce jour sont les séries sur les lièvres et les lynx au Canada. Toute la communauté scientifique s'accorde pour dire que les cycles dans ce système sont régulés par des relations proies-prédateurs.

La majorité des suivis à long terme (et études associées) mis en route dans les années 50-70 ont pris place dans la péninsule fénno-scandinave (Stenseth 1999). La découverte du gradient de cyclicité de la péninsule scandinave dans les années 1980 (Hansson et Henttonen 1985), puis de la corrélation entre celui-ci et le changement de la cohorte de prédateurs (Turchin et Hanski 1997), mettait en avant l'hypothèse du prédateur spécialiste, avec un second système où elle était plausiblement la cause des cycles. Elle est alors devenue la principale candidate pour expliquer tous les cycles de micromammifères. Cependant, cette hypothèse était soutenue uniquement par des études corrélatives en raison de la difficulté de faire des expérimentations sur les cycles. Des modèles mathématiques ont alors été développés dans le but de modéliser les interactions trophiques entre les prédateurs et leurs proies, et de prouver que celles-ci pouvaient expliquer les cycles (Hanski *et al.* 1991), créant également des controverses³. Puis des expérimentations ont été réalisées, ainsi que leur critique, et le débat a continué à s'échauffer. Enfin, dans certains systèmes l'hypothèse du prédateur spécialiste a été invalidée (*Microtus agrestis* en Ecosse, Graham et Lambin 2002 ; *Microtus arvalis* en France, Lambin *et al.* 2006), mettant fin à l'idée que tous les cycles devaient être causés par les prédateurs.

Aujourd'hui, on peut raisonnablement penser que les mécanismes de deux grands systèmes cycliques de micromammifères sont bien connus. Le premier est le système « proie-prédateur » dans la péninsule scandinave. Le second est le système « arrêt de la reproduction à haute densité » en Ecosse. Un premier point à noter est qu'il existe donc deux explications différentes à deux systèmes cycliques différents, illustrant le fait qu'une explication commune à tous les cycles est impossible. Un second point à noter est que ces deux systèmes sont observés chez la même espèce : la cause des cycles n'est donc pas spécifique. Enfin, une dernière remarque à faire est qu'il a fallu que ces séries

³ Charles J. Krebs (1996): "The predation hypothesis for rodent cycles has been asserted most strongly by Hanski *et al.* (1993) for populations of Fennoscandian voles on the basis of being able to fit a mathematical model to time-series data. This paper would seem to be the perfect ecological illustration of the logical fallacy of post hoc-ergo propter hoc, the problem of confusing correlation with causation. Because many ecological changes (e.g., parasite loads, territory size) are associated with cyclic changes in populations, it is possible to model any or all of these. Models such as that in Hanski *et al.* (1993) are monuments to mathematical creativity, but should not be confused with reality."

temporelles soient suffisamment longues pour que les causes des dynamiques de populations associées puissent être connues. En guise de bilan, on peut constater que les dynamiques cycliques sont des phénomènes complexes pour lesquels il n'est pas exclu que plusieurs hypothèses jusqu'ici concurrentes permettent conjointement l'explication d'un système particulier.

Cependant, encore actuellement et de manière récurrente, les auteurs font mention d'un débat animé autour des causes des cycles (e.g. Krebs 1996, Stenseth 1999, Goswami *et al.* 2011), accompagné de nombreux passages d'articles ou articles complets critiquant acerbement une autre étude (Krebs 1996, Stenseth 1999, Krebs 2011). Le plus bel exemple d'échange houleux est le test expérimental de l'hypothèse du prédateur spécialiste réalisé en Écosse par Graham et Lambin (2002), qui a reçu une foule de réponses (Oli 2003a, Korpimäki *et al.* 2003, Oli 2003b) et est encore vivement critiqué aujourd'hui (Krebs 2011). Il existe donc plusieurs écoles d'approches (modélisateurs, expérimentateurs) et plusieurs écoles d'hypothèses (principalement l'hypothèse du prédateur contre les autres), quelque fois basées sur des dogmes⁴ qui gênent alors le débat scientifique. En dépit de cela, les cycles sont aujourd'hui un sujet actif de recherche, les scientifiques continuent à collecter leurs séries temporelles, à mettre en place des expérimentations et à développer des modèles. Le nombre de publications sur le sujet est actuellement à son apogée, tendant vers une asymptote d'environ 55 publications par an depuis une dizaine d'années (figure 9). Si la passion du débat semble s'être quelque peu atténuée, on peut remarquer qu'elle continue à laisser des traces, bien souvent dans les premières lignes d'introduction des articles sur le sujet (e.g. Goswami *et al.* 2011).

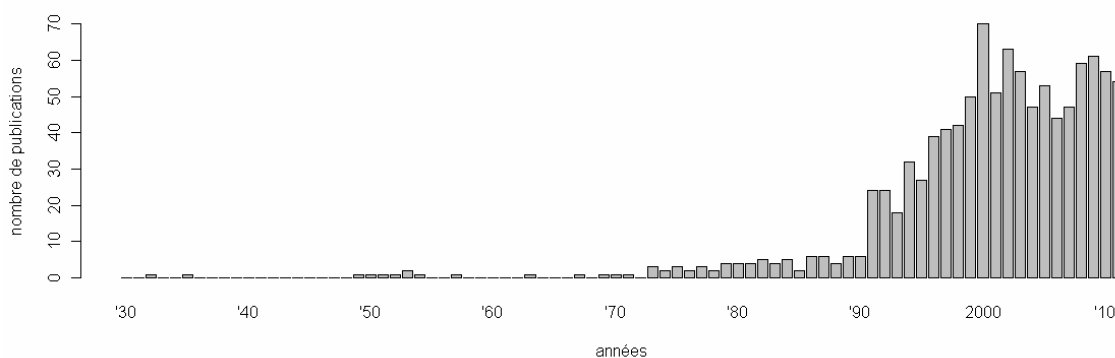


Figure 9: Nombre de publications annuelles traitant de dynamiques cycliques de 1930 à 2011. (Source, ISI web of knowledge, rubrique *ecology* : "vole cycle", "rodent cycle", "cyclic population dynamics", "grouse cycles", "hare cycle", "lynx cycle", "lemming cycle" et "population cycle")

⁴ Nils Christian Stenseth (1999): "Some of my colleagues are advocating the predator-hypothesis in a too dogmatic - and unjustified - fashion, a behaviour which should not be found in scientific communities. In my mind the proponents of the Predator-prey hypothesis often fall into the long, but unfortunate, tradition within small rodent ecology of promoting their point of view far beyond theoretical and empirical support - and to block criticism of their view"



1.3.2. L'avenir de la recherche sur les cycles

Quant à la marche à suivre pour l'explication de nouveaux systèmes cycliques, on peut utiliser les recommandations de Krebs (1996) sur les questions à se poser, résumées dans une revue de littérature sur les cycles comme ci dessous :

Qu'est-ce qui cause les déclinés de populations ?

Qu'est-ce qui arrête la croissance durant les phases de pics ?

Qu'est-ce qui détermine la longueur du cycle ?

Qu'est-ce qui affecte l'amplitude ?

Qu'est-ce qui cause la phase de stagnation ?

Qu'est-ce qui détermine le timing saisonnier du déclin ?

On peut également prendre en compte le raffinement proposé par Stenseth (1999) avec ces deux questions complémentaires :

Sur quel trait démographique opèrent la densité dépendance directe et la densité dépendance retardée ?

Quel compartiment de la machinerie démographique garde en mémoire la densité permettant des processus de densité dépendance retardée?

1.3.3. Les outils disponibles

1) L'approche statistique, par l'utilisation de modèles statistiques, vise à expliquer les patrons de densité dépendance décrits plus haut. Ce sont bien sur les premiers outils à utiliser lorsque l'on travaille sur un système cyclique. Les deux autres approches complètent l'approche statistique.

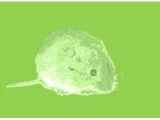
2) L'approche expérimentale, selon Lambin *et al.* (2002), est la seule méthode connue pour séparer la causalité de la fausse corrélation. Seule l'expérimentation permet de mettre en évidence les liens de cause à effet et certains auteurs considèrent donc qu'inférer les causes des cycles en l'absence d'expérimentation est "un acte de foi" (Lambin *et al.* 2002). L'approche expérimentale est utilisée dans la recherche sur les dynamiques cycliques depuis les années 80 (Lambin *et al.* 2002) et de nombreuses expérimentations ont été menées depuis (e.g. Spitz 1968, Krebs *et al.* 1986, Korpimaki and Krebs 1996, Hudson *et al.* 1998, Korpimaki and Norrdhal 1998, Klemola *et al.* 2000...). Pourtant de nombreux auteurs s'accordent toujours pour dire que le nombre d'études utilisant cette approche est insuffisant (e.g. Krebs 1996, Stenseth 1999, Lambin *et al.* 2002). Les interactions

1.

trophiques sont les candidates favorites de l'explication des cycles et le manque d'expérimentation dans ce domaine est probablement lié à l'effort et au coût considérables nécessaires pour effectuer des expérimentations à l'échelle spatiale cohérente (plusieurs kilomètres carrés ; e.g. May 1999) et avec un effort de réplication acceptable.

3) L'approche modélisation est utilisée par de nombreux théoriciens (comme Ikka Hanski, Peter Turchin, ou encore Nils Christian Stenseth) travaillant sur la dynamique de populations. Cependant, il est fréquent de lire dans la littérature que les modèles mathématiques ont été utilisés à mauvais escient, de manière exploratoire, alors qu'ils devraient être construits de manière à vérifier des hypothèses émises, une fois tous les mécanismes décortiqués sur le terrain.

Dans le cadre de cette thèse, nous avons essayé d'associer ces différentes approches pour décrire et comprendre une population à dynamique cyclique de campagnol des champs.



Encadré II

Hypothèses explicatives des cycles :

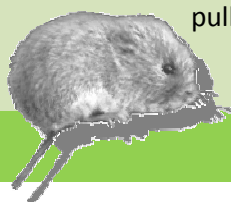
Hypothèse des prédateurs

La base du fonctionnement de ce système est un couple étroit formé par un herbivore et un prédateur. Le prédateur doit être spécialisé sur sa proie, c'est-à-dire, manger majoritairement cette espèce et être influencé par les variations d'abondance de la proie (i.e. se reproduire et survivre mieux lorsqu'il y a une forte abondance de l'espèce proie, moins bien survivre et se reproduire lorsque l'espèce proie est peu abondante). Il faut également que les effectifs de la proie puissent être régulés par le prédateur de sorte que le prédateur soit capable de l'amener jusqu'au bord de l'extinction. La spécialisation du prédateur sur sa proie est un facteur extrêmement important et les prédateurs généralistes (i.e. capables de changer de proies en fonction de leurs densités) tendent à stabiliser les dynamiques de population de leurs proies (Hanski *et al.* 1991). En effet, leur capacité à passer d'un type de proie à un autre en fonction de leurs densités fait augmenter le taux de mortalité due à la prédation avec la densité de proies et gomme les variations d'abondance de proies. De plus, certains prédateurs spécialistes, les nomades, ont un effet stabilisateur sur les populations de proies en se déplaçant dans les régions où l'abondance de leur proie est la plus importante (Ims et Steen 1990, Hanski *et al.* 1991).

Il existe deux phases différentes dans ce type de cycles, la première étant **la phase de croissance** durant laquelle la proie croît de manière quasi exponentielle, avec un faible contrôle par la pression de prédation. La population de prédateurs augmente ensuite également, avec un temps de retard correspondant à son temps de génération. La seconde phase est **la phase de déclin**, lorsque le niveau de prédation augmente avec la population de prédateurs et fait diminuer les effectifs de la proie. La diminution du nombre des proies entraîne à son tour celle du prédateur, jusqu'à ce que le système s'inverse à nouveau. C'est le parfait exemple d'un système fonctionnant avec de la densité dépendance retardée pour lequel le retard, du au temps de génération du prédateur, induit des oscillations de populations. On observe alors que les courbes de dynamique de population du prédateur et de sa proie oscillent parallèlement, la dynamique du prédateur étant « en retard » sur celle de la proie (figure 2).

Cette hypothèse a été imaginée pour le système cyclique lynx-lièvre au Canada et a été validée depuis dans ce même cadre (pour une revue des études sur le sujet, voir Krebs 2011). Ce système a orienté les recherches sur les cycles de manière générale en promulguant l'hypothèse du prédateur spécialiste (Stenseth 1999). C'est également l'hypothèse favorite pour expliquer les cycles de campagnols et lemmings de la péninsule scandinave (Norrdhal et Korpimaki 2002, Hanski *et al.* 1991). Particulièrement dans le système « campagnol agreste-belette » pour lequel un gradient de cyclicité a été observé du Sud (non cyclique) vers le Nord (cyclique), l'apparition de la cyclicité serait due à la simplification de la chaîne trophique en allant vers le Nord (paragraphe 1.2.2) et à la présence d'une forte couverture de neige en hiver isolant les campagnols de leurs prédateurs généralistes (oiseaux) mais pas de leurs prédateurs spécialistes (mustélidés) (Hansson et Henttonen 1985). Pour autant, la difficulté d'estimation du nombre de belettes (King et Powell 2007) et l'absence de données sur la biologie du campagnol agreste durant l'hiver (Krebs 2011) oblige les scientifiques à être spéculatifs sur le rôle du prédateur en termes de dynamique des populations (e.g. Hanski *et al.* 1991, Nordhal et Korpimaki 2002).

Une extension de cette hypothèse est que les oscillations de population peuvent être induites par les pathogènes. Ils peuvent également être considérés comme des prédateurs mais méritent un éclairage différent de celui donné aux macro-prédateurs car c'est leur capacité de se répandre dans une population qui va leur permettre de la réguler (Anderson et May 1980). Durant les épisodes de pullulations, l'augmentation de la promiscuité permet de faciliter le transfert de pathogènes entre les



Prédateurs, ressource, facteurs intrinsèques...



individus et augmenter le nombre d'individus malades au sein de la population, diminuant la fécondité et /ou la survie moyenne. Dans la littérature, les pathogènes semblent avoir un rôle déterminant dans les phases de déclin de populations cycliques chez des tétraonidés en Ecosse (système lagopède-nématode, Hudson *et al.* 1998) et chez certains insectes (Berryman 2002). Il est intéressant de noter que le déclin de certaines populations pullulantes de campagnol des champs (en Normandie) semble avoir été dû à une salmonelle (Regnier et Pussard 1926).

Hypothèse de la ressource alimentaire

L'hypothèse de la ressource alimentaire revient à une hypothèse de prédateur spécialiste pour laquelle le prédateur est un herbivore, l'herbe étant sa proie. L'idée est simple à conceptualiser : à haute densité, le surpâturage par des herbivores entraîne une diminution de la qualité et/ou quantité de la ressource végétale, impactant en retour les herbivores. On énumérera rapidement que l'effet retour sur les herbivores peut être direct (déplétion de la ressource ; Batzli 1983, Turchin *et al.* 2000, Turchin et Batzli 2001) ou retardée (défenses des végétaux ; Massey et Hartley 2006, Massey *et al.* 2008). Cette hypothèse a été suggérée pour un système mousse-lemming (Turchin *et al.* 2000) ou pour le campagnol des champs dans l'Ouest de la France (Turchin 2003). A noter que dans le deuxième cas, il ne s'agit que d'une spéculation faite à partir d'une série temporelle de courte durée, sans expérimentation ni modèle mathématique.

Hypothèse des facteurs intrinsèques

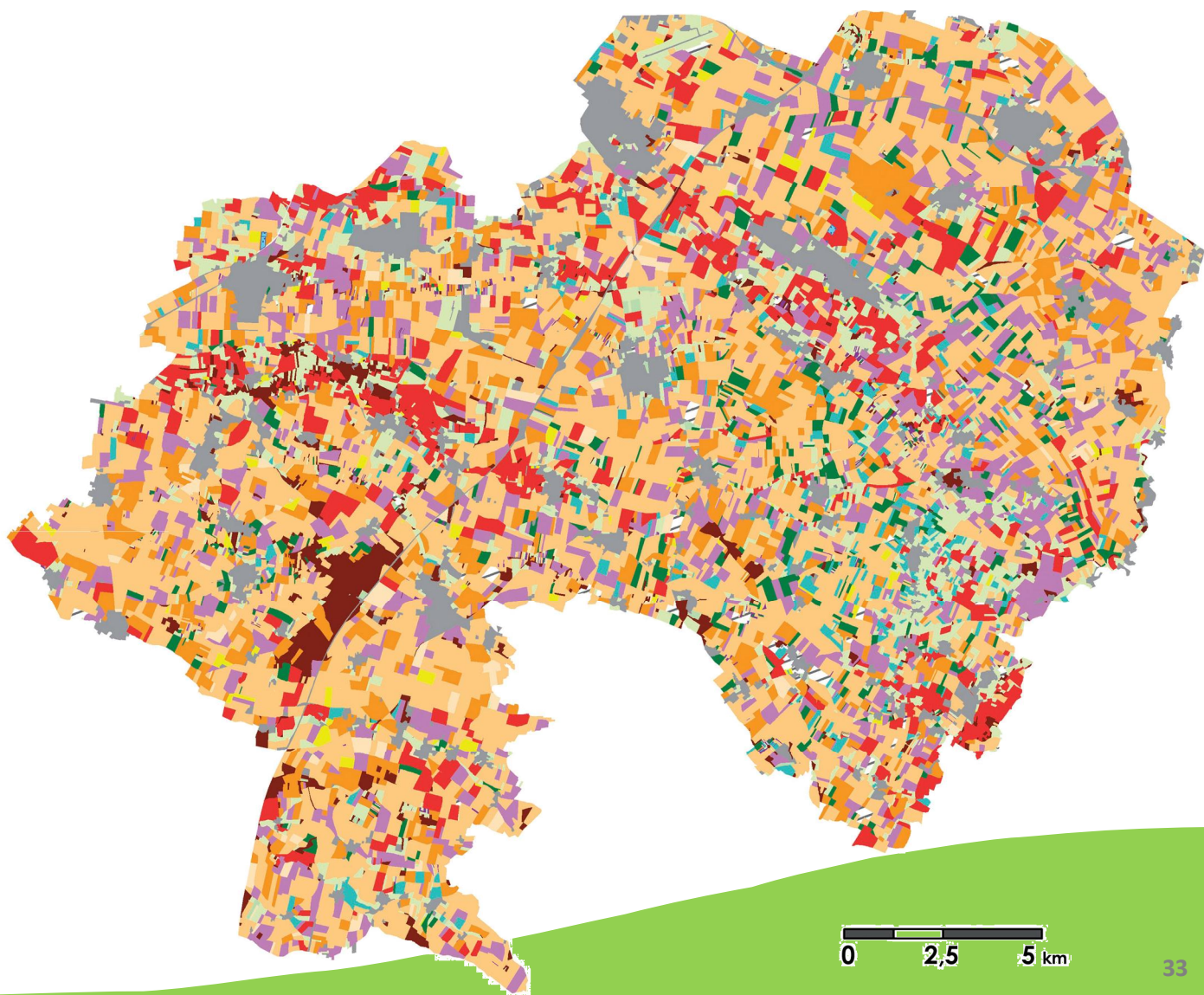
Les hypothèses basées sur des changements qualitatifs des individus sont nombreuses. Je me contenterais ici d'en résumer les plus marquantes.

L'hypothèse des **effets maternels** (Inchausti & Ginzburg 1998) est basée sur l'idée que les individus produisent des descendants de moins bonne qualité à haute densité qu'à basse densité. Ces changements de qualité moyenne des individus induisent alors une diminution du taux de croissance de la population pouvant conduire à une phase de déclin et de stagnation (Inchausti & Ginzburg 2009). Cependant, bien que cette hypothèse fonctionne bien mathématiquement et soit reconnue comme potentiellement valable (Turchin et Hanski 2001), elle n'a jamais été validée *in natura*.

Les hypothèses des **effets Chitty** (Berryman 2002) et des **effets génétiques** (Berryman 2002) sont basées sur le changement de comportement des individus pour les premières, et de sélection de génotypes pour les secondes, en fonction de la phase du cycle. Ces changements interféreraient avec la productivité de la population et pourraient entraîner les phases de creux.

L'hypothèse de **sénescence de la population** initialement développée par Boonstra (1994) est basée sur un vieillissement de la population pendant les phases de haute densité. Ce vieillissement entraînerait une diminution du taux de croissance de la population, due à la sénescence reproductive des individus. Le patron de vieillissement de la population durant les phases de pic, avant les phases de creux, a été validé au moins chez les lemmings (Mallory *et al.* 1981) et cette hypothèse pourrait être vraisemblable dans le cas de certaines populations cycliques de campagnols. Smith *et al.* (2006) ont développé récemment une hypothèse assez proche, basée sur un arrêt de la reproduction, qui a été validée dans leur système cyclique de campagnols en Ecosse. Ils ont montré que durant les phases de haute densité, les individus ne reprennent pas leur reproduction à la sortie de l'hiver, menant à un vieillissement de la population, puis à un déclin dû à un manque de recrutement (Ergon *et al.* 2001, Ergon *et al.* 2011).

Systeme étudié



0 2,5 5 km

2. Système étudié

2.1. Le campagnol des champs

2.1.1. Biologie générale

Les paragraphes suivants sont largement inspirés de la monographie que j'ai rédigée pour l'atlas des mammifères de Poitou-Charentes à l'occasion de sa deuxième édition (texte présenté en annexe).

Habitat et répartition :

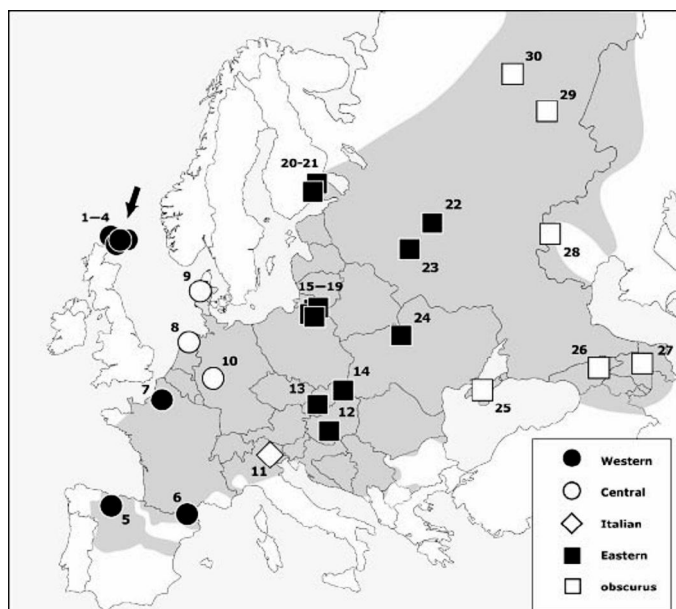


Figure 10: Répartition du campagnol des champs au travers de l'Europe et sous populations génétiques (source : Haynes *et al.* 2003).

Le campagnol des champs est probablement l'un des plus abondants rongeurs en Europe. Il présente une large répartition de l'Ouest de l'Europe à la Mongolie (UICN, red list), entre 45° et 60° Nord (figure 10). Le campagnol des champs est une espèce ubiquiste mais il est particulièrement présent et abondant

dans les systèmes agricoles. Cependant, on le trouve également dans des milieux naturels, comme dans des prairies et talwegs de montagne, jusqu'à 2500 mètres d'altitude (Yoccoz et Ims 1999).

Ce campagnol est une espèce très abondante dans les zones de grandes cultures. Ses milieux de prédilection sont caractérisés par des zones herbeuses ouvertes (« openfield ») dans lesquelles il va pouvoir se nourrir de la végétation basse (Macdonald et Barrett, 1994). En Poitou-Charentes, il est surtout présent dans les jachères, cultures semées, prairies naturelles, bordures de chemins, friches... Il préfère les milieux secs aux milieux humides et ne se trouve guère en forêt. En été, il est abondant dans l'ensemble des cultures et se réfugie en hiver dans les cultures restant en herbe telles que les prairies ou le colza (Heroldová *et al.* 2004).



Comportement et biologie :

Le campagnol des champs est une espèce sociale qui vit en colonies, plusieurs individus résidant dans le même réseau souterrain de galeries (Boyce et Boyce 1988a, Brügger 2010). Chaque réseau présente une à plusieurs dizaines d'ouvertures reliées entre elles à la surface par des chemins (ou coulées) plus ou moins visibles. Chaque réseau de galeries contient différentes chambres servant au stockage de la nourriture (« greniers ») et à la reproduction (« nids ») (Boyce et Boyce 1988b, Brügger 2010). Les campagnols restent toujours à quelques mètres de l'entrée d'une galerie à l'exception des individus qui dispersent. Les mâles sont les plus enclins à se déplacer à l'extérieur des colonies (Hamilton *et al.* 2005). Ils montrent un système de reproduction de promiscuité (Dolby et Rozenfeld 2000) et la structuration génétique de leurs populations suggère qu'ils se déplacent de colonies en colonies pour se reproduire (Gauffre *et al.* 2009). Il est mentionné dans la littérature que la dispersion natale des femelles pourrait être systématique (Boyce et Boyce 1988b). La dispersion des femelles adultes est plus rare mais peut être effectuée sur des grandes distances et à répétition (Boyce et Boyce 1988b). Il est également noté que la parenté a une influence sur la reproduction des femelles lorsqu'elles sont adultes (Dolby 2008) mais que de jeunes femelles non apparentés peuvent s'associer pour fonder de nouveaux groupes coloniaux (Dolby et Rozenfeld 2000). On pourrait ainsi qualifier la dispersion du campagnol des champs comme un mécanisme intense à faible distance (Gauffre *et al.* 2009).

Le campagnol des champs est majoritairement herbivore. Il se nourrit de jeunes pousses de plantes herbacées, de graines, de racines mais également parfois de petits insectes présents à proximité des coulées.

Les femelles sont très prolifiques et précoces : jusqu'à cinq portées de huit petits par an et une maturité sexuelle atteinte dès l'âge de deux semaines (Boyce et Boyce 1988a, Tkadlec et Zedja 1995, Tkadlec 1997). Ce cycle de vie très court confère aux populations la capacité d'augmenter fortement leurs effectifs en très peu de temps (pullulations).

Une espèce clef :

Le campagnol des champs est une espèce importante de nos agro-écosystèmes car c'est la principale ressource de nombreux prédateurs, connus pour être localement spécialistes des campagnols des champs et montrant des fluctuations locales d'effectifs en parallèle aux fluctuations

du campagnol (Busard cendré : Salamolard *et al.* 1999 ; Belette : Delattre *et al.* 199 ; Hibou moyen duc : Marti 1976, Tome 2009).

Le campagnol des champs est également une ressource trophique importante pour de nombreux prédateurs généralistes, tant mammifères que oiseaux, qui peuvent montrer des fluctuations de l'effort reproducteur en fonction de la densité de campagnols (Chouette effraie : Bernard *et al.* 2010 ; Renard roux : Ferrari *et Weber* 1995 ; Faucon crécerelle : Casagrande 2008, Riggert *et al.* 2007 ; Fouine, Marte des pins, Chats, Renard : Bernard *et al.* 2010).

2.1.2. L'effet de l'agriculture sur le campagnol... et inversement

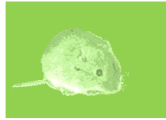
Le campagnol des champs ne porte pas son nom pour rien... Il existe un lien étroit entre ce rongeur et l'agriculture, à tel point que l'on peut observer l'effet de l'un sur l'autre dans les deux sens.

L'influence des pratiques agricoles sur le campagnol :

Les pratiques agricoles se sont intensifiées ces dernières décennies résultant en une augmentation des perturbations pour les espèces vivant dans ces milieux. Les perturbations agissent comme un filtre écologique (Grime 1977), où seules les espèces capables de coloniser et de se reproduire assez vite pour renouveler des populations avant une nouvelle perturbation peuvent se maintenir (Ronce *et al.* 2000).

De premières études ont montré un effet négatif de l'intensification de l'agriculture sur l'abondance de cette espèce et ont décrit les milieux prairiaux comme étant plus favorables aux campagnols (voir par exemple Butet *et Leroux* 2001 ou Delattre *et al.* 1992). Cependant, Fischer *et ses collaborateurs* (2011) ont montré que l'abondance du campagnol des champs augmentait avec l'augmentation de la surface de terres arables, de la taille du champs, de l'apport en azote ou encore de la couverture en blé dans un rayon de 100 mètres et que les haies étaient une barrière à la colonisation. Il serait donc particulièrement adapté pour passer le filtre écologique de l'agriculture intensive.

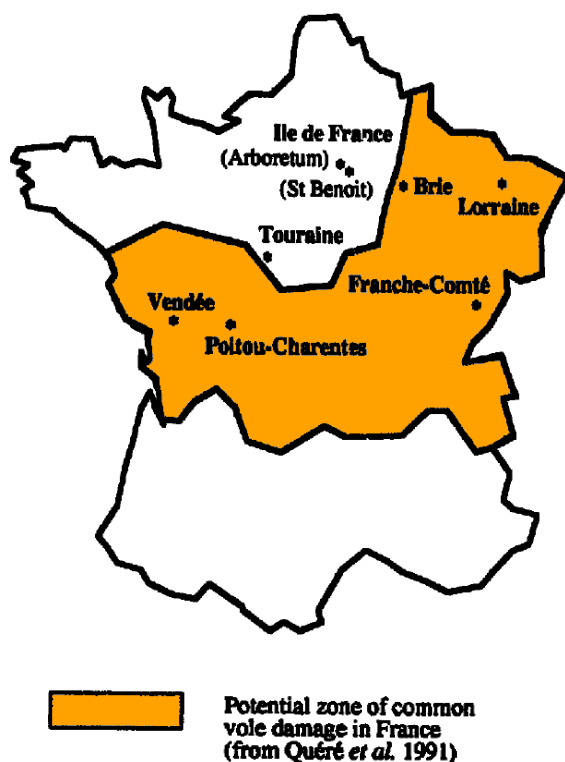
Cependant, l'agriculture intensive est synonyme de mécanisation et la mécanisation a des effets néfastes directs (destruction) et indirects (perte d'habitat, diminution de la ressource alimentaire) sur le campagnol des champs (Jacob *et Brown* 2000, Jacob *et Hempel* 2003). Localement, il a été montré que le labour est particulièrement vulnérant pour le campagnol des champs : il détruit les



terriers et une étude à petite échelle suggère qu'il tue mécaniquement une grande partie de la population de campagnols (Jacob et Hempel 2003). De plus, les fauches peuvent induire une mortalité directe, mais induisent également une augmentation du risque de prédation due à la diminution du couvert végétal (Jacob et Brown 2000).

Cependant, il faut bien reconnaître que s'il y a de forts effets délétères de l'agriculture sur les individus, son effet à l'échelle populationnelle semble positif et les mécanismes rendant cette balance positive restent peu connus.

Figure 11: Zone à dégâts potentiels dus aux pullulations de campagnols des champs (Delattre *et al.* 1992)



L'influence du campagnol des champs sur l'agriculture :

Peu d'informations précises sont disponibles sur les abondances de campagnol des champs durant le XIX^{ème} siècle mais la France vécut de nombreux événements de pullulation généralisés (1822, 1832, 1856, 1863, 1867, 1872, 1890 - Elton 1942). Ces pullulations massives se sont parfois accompagnées de famines (Elton 1942, voir monographie en annexe). En 1992, Delattre et ses collaborateurs exposent une carte (figure 11) de répartition française des zones où le campagnol des champs peut avoir un impact

négatif sur l'agriculture. La zone à dommage potentiel forme une large diagonale partant du grand Ouest et allant jusqu'à la moitié Nord est du pays. Spitz considérait en 1989, le Centre-Ouest de la France comme le lieu le plus régulier des pullulations de campagnol des champs.

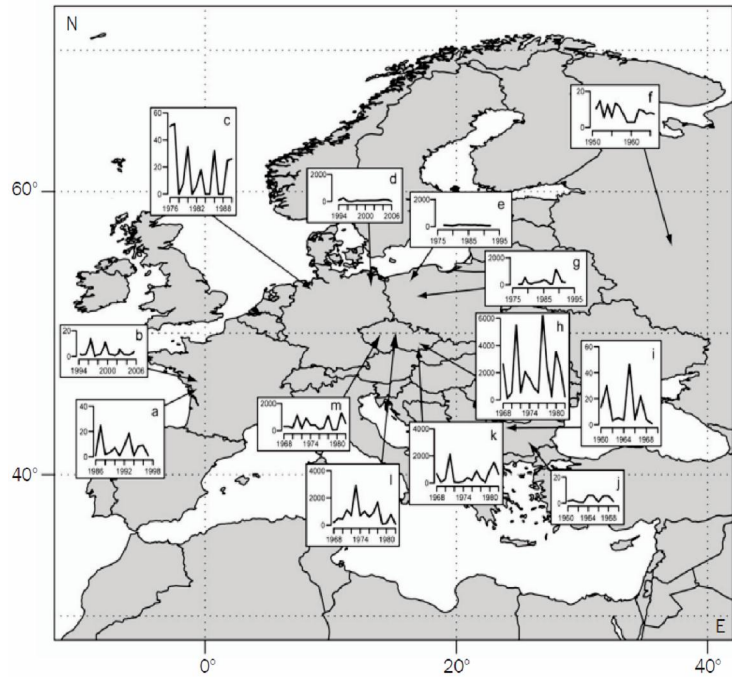
De nombreux auteurs s'accordent pour dire que les dommages peuvent être colossaux : ceux ci commencent à l'automne lors de l'installation des cultures et peuvent se solder par la destruction partielle ou totale de la culture lors de la récolte (87% d'une luzerne : Spitz 1968 ; 100% de blé ou de prairies, dégâts importants sur les fruitiers : Jacob et Tkadlec 2010). Spitz (1989) remarque toutefois que ces dégâts semblent se raréfier en France au cours des années 70 à 90. Il attribuait ce ralentissement à l'intensification agricole et il nous est donc permis de penser que la capacité de

nuisance du campagnol des champs a continué à baisser depuis cette étude et jusqu'à nos jours. Cependant, de très récentes pullulations de campagnols ont eu des conséquences économiques importantes durant la pullulation généralisée de 2007 ; J. Jacob et E. Tkadlec (2010) reportent 700 millions d'euros de pertes en Allemagne. Toutes ces constations en font le mammifère le plus problématique pour notre système de production agricole (Jacob et Tkadlec 2010).

2.1.3. Les cycles chez *arvalis*

Figure 12: Revue des différents types de dynamiques de population du campagnol des champs sur plusieurs zones en Europe (source : Jacob et Tkadlec 2010).

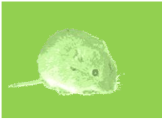
Le campagnol des champs est un cas d'étude parfait pour les cycles chez les rongeurs ; plusieurs études recensent les dynamiques de population du campagnol des champs au travers de l'Europe (figure 12 ; Mackin-Rosalka et Nabaglo 1990, Tkadlec et Stenseth 2001, Jacob et Tkadlec 2010) et on trouve en de



nombreux endroits de son aire de répartition des populations montrant des dynamiques cycliques. Il faut également noter qu'il est présent et montre des dynamiques stables à certaines localités. Cependant, il faut noter que ces cycles ne sont pas connus depuis très longtemps et ont été largement ignorés par la littérature "traditionnelle" sur les cycles (i.e. Nordique). Il est en effet "traditionnellement" considéré que les cycles ne peuvent se produire qu'à haute latitude et il semble que de nombreux cycles à basse latitude aient été ignorés car ils contredisent cette hypothèse.

Macking Rosalka et Nabaglo (1990) ont réalisé la première revue, à ma connaissance, sur les cycles de *Microtus arvalis* en Europe de l'Est (39 séries temporelles). Ils ont montré que 77.5% de ces séries étaient cycliques (en utilisant un s-index > 0.5) et que l'indice de variabilité était plus fort au Nord qu'au Sud, relatant toutefois qu'il n'existe pas de corrélation entre le s-index et la latitude. Ils ont montré une variabilité de la périodicité des cycles comprise entre 2 et 10 ans, avec une majorité (67%) comprise entre 3 et 4.9 ans (cependant les séries temporelles étaient courtes : 9-23 ans). Ils

ont de plus mis en avant que les abondances des différentes séries temporelles sont corrélées entre elles, révélant une synchronie qui, par ailleurs, est plus faible au Sud qu'au Nord.



Tkadlec et Stenseth (2001) ont également travaillé sur plusieurs séries temporelles de *Microtus arvalis* afin de mieux comprendre pourquoi certaines étaient cycliques. Leur travail a été effectué à l'échelle de l'Europe centrale. Ils ont trouvé qu'il existe un gradient de cyclicité entre les populations stables au Nord et cycliques au Sud. Ce gradient est d'autant plus atypique qu'il est inverse comparé au gradient de la péninsule Fénno-scandinave (voir figure 13). Leur conclusion est qu'il s'agit d'une nouvelle preuve que *Microtus arvalis* montre des dynamiques cycliques, y compris à de basses latitudes, et qu'un nouveau gradient de cyclicité existe. Quant aux causes du gradient, elles ne sont pas clairement explicitées mais les auteurs pensent que la saisonnalité de l'environnement, plus forte au Sud qu'au Nord, pourrait être impliquée.

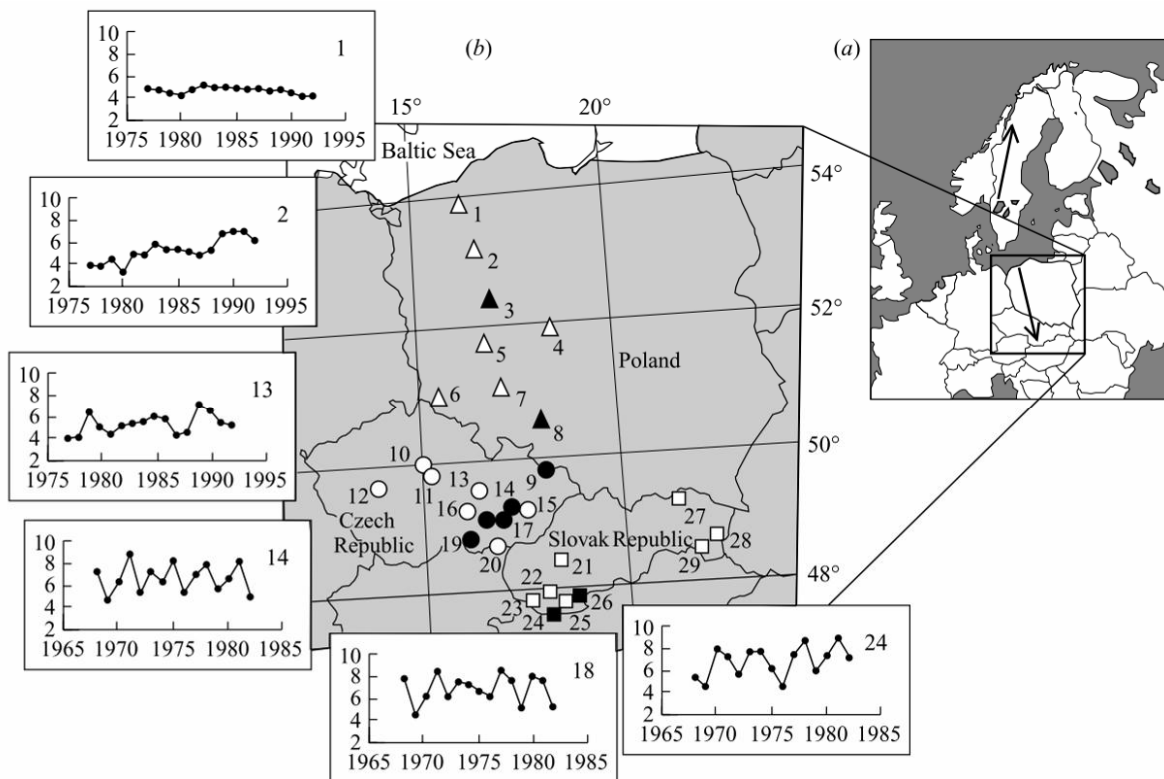


Figure 13 : Figure phare de l'article de Tkadlec et Stenseth (2001) montrant un gradient de cyclicité Nord-Sud chez *Microtus arvalis* en Europe centrale.

A l'échelle d'une population, il n'existe globalement pas de systèmes cycliques concernant *Microtus arvalis* dont les causes de la cyclicité soient clairement comprises. En termes de mécanismes des cycles, Turchin (2002) a proposé que ceux-ci puissent être dus à un dépassement de la capacité de charge du milieu en hiver en raison d'une surexploitation des ressources. Cependant, il précise qu'il s'agit d'une pure spéculation à partir d'une petite série temporelle située dans l'Ouest de la France, qui de plus, semble erronée (Vincent Bretagnolle, comme pers).

2.

Au CEBC, un travail est mené depuis une vingtaine d'années afin de comprendre localement la dynamique de population de *Micotus arvalis*. Les résultats phares sont présentés ci dessous.

2.2. La dynamique de population sur la zone d'étude

Avant de discuter de la dynamique de population observée dans l'Ouest de la France, commençons par décrire l'environnement dans lequel se produisent les cycles et la technique par laquelle ces cycles ont été observés.

Le site :

La zone d'étude du Val et Plaine de Sèvre (<http://www.zaplainedesevre.fr/>) est située dans le grand Ouest de la France, au centre de la région Poitou-Charentes et dans le département des Deux-Sèvres (figure 14). Il s'agit d'une matrice agricole d'un peu moins de 13 000 parcelles à usage de grandes cultures. L'occupation des sols a changé depuis la mise en place du suivi de la rotation des parcelles en 1995 et en 2011 avec notamment une diminution du nombre de parcelles prairiales au milieu de la série temporelle. En 2011, les céréales à chaumes (que l'on nommera simplement « céréales » dans la suite de cette thèse) dominaient le paysage agricole avec 42,03% de la surface occupée, suivies par le maïs et le tournesol (22.22%), le colza (8.88%), les prairies (8.36%) et la luzerne (4.74%). Quelques parties de la zone d'étude sont encore bocagères (fig. 14) et moins dédiées à l'agriculture intensive mais en dehors de ces zones la plaine est consacrée à la grande culture.

Le climat est qualifié d'océanique avec des hivers et des étés tempérés et doux. La couverture neigeuse y est rare et n'excèdent jamais quelques semaines en hiver.

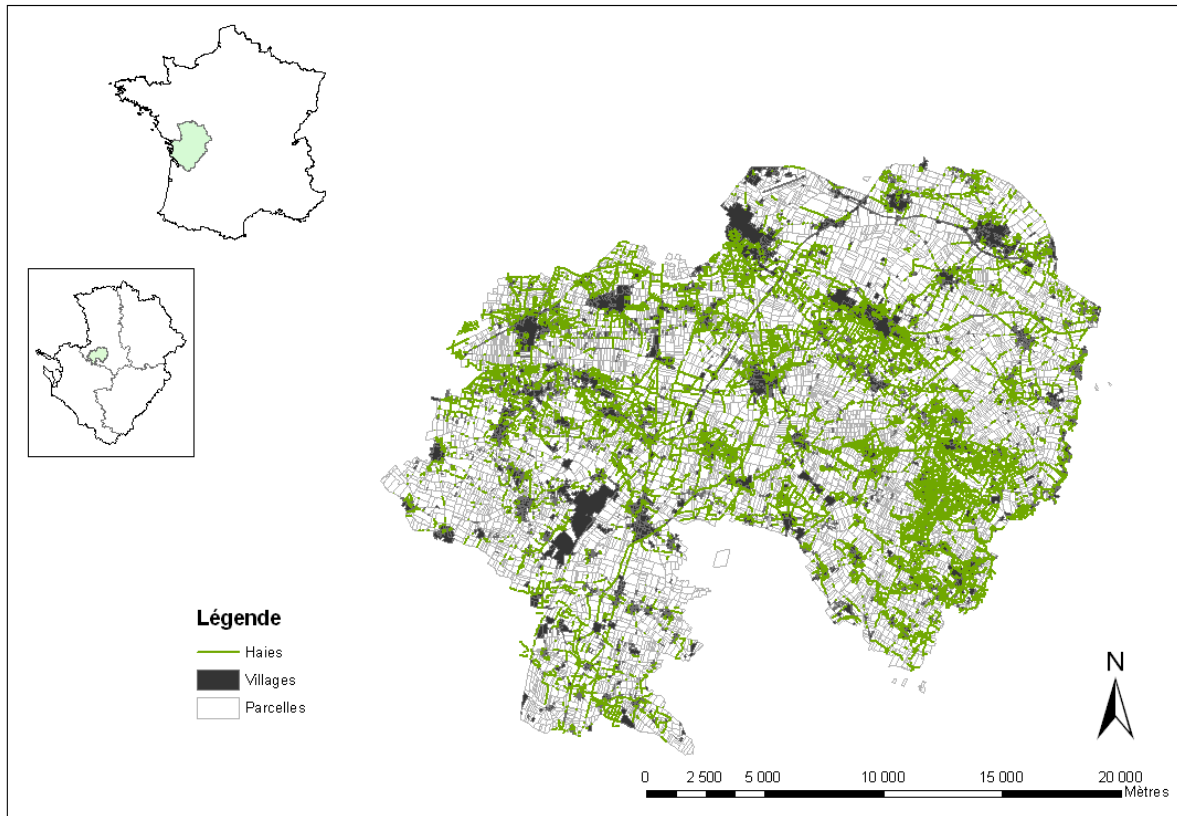


Figure 14: Zone atelier Val et Plaine de Sèvre sur laquelle la série temporelle de densités de campagnols des champs a été collectée.

Sur cette zone d'étude, il existe une forte biodiversité et notamment des espèces patrimoniales s'y reproduisent telles que l'Outarde canepetière, le Busard Saint-Martin, le Busard cendré ou l'Œdicnème criard. La communauté de prédateurs y est très importante ; en plus des 2 espèces de busards, on peut noter la présence systématique de buses variables, faucons crécerelles, milans noirs, hiboux moyen duc, hiboux petit duc, chouettes chevêche, effraies des clochers, renards roux, belettes d'Europe, putois d'Europe et martres des pins. Lors des périodes de fortes abondances de campagnols, il a été noté la reproduction de hiboux des marais (Cornulier *et al.* 1998). Dans les champs, la communauté de micromammifères est dominée par le campagnol des champs, la musaraigne musette et le mulot sylvestre et de manière extrêmement marginale, d'autres espèces sont parfois observées.

Un échantillonnage de la population de micromammifères est réalisé chaque année, depuis Avril 1995 sur l'étendue spatiale de la zone d'étude. Ce piégeage a été mis en place par Vincent Bretagnolle, afin de comprendre la disponibilité alimentaire disponible pour les rapaces. Le protocole utilisé est celui développé par François Spitz (1974), repris par Alain Butet, auprès de qui les conseils ont été pris. Des lignes de pièges à une seule capture (piège INRA) sont posés le long d'un transect de 100 mètres partant du bord d'une parcelle agricole, à raison d'un piège tous les 2 mètres. Les pièges

ne sont pas appâtés, l'orientation cardinale de la bouche du piège est aléatoire et les pièges sont laissés dans une parcelle agricole pour une durée de 24h. Lorsque nous relevons les pièges, nous prélevons des informations sur chaque individu capturé et nous ramenons les animaux morts au laboratoire pour une autopsie. Chaque année, deux grosses sessions de piégeage (80 lignes minimum par session) ont été réalisées en Avril et en Juin. Depuis les années 2000, des sessions de piégeage intermédiaires ont été rajoutées de manière irrégulière tout au long de l'année. C'est grâce à ce suivi que nous avons des informations précises sur les cycles de campagnols des champs. Les campagnols sont piégés majoritairement dans les prairies, les luzernes, les céréales et le colza.

Encadré III

Similarités entre patrons des cycles : campagnol des champs et campagnols Nordiques

(d'après Lambin et al. 2006)

1) Il existe un cycle avec un s-index relativement fort et une période très régulière de trois ans. Il est mentionné également que, à l'instar des cycles les plus nordiques (Hansson et Henttonen 1985), les déclin des hautes densités de campagnols des champs se produisent pendant la saison de reproduction (entre Avril et Juin). Cependant, je pense qu'il s'agit d'une erreur car, du moins avec les données d'abondance à l'échelle des secteurs de la zone atelier, les déclin printaniers sont des observations très minoritaires (2 cas sur 45 déclin).

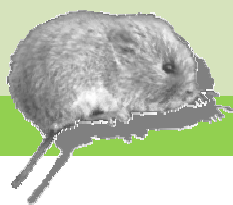
2) Il existe un changement d'abondance et de type de dynamique dans les cycles nordiques. Il est suggéré que le même phénomène existe dans l'Ouest de la France avec une diminution de l'abondance de campagnols durant les années pics ainsi qu'une diminution de la fréquence des dégâts agricoles.

3) Il existe un gradient latitudinal des cycles du Nord (cyclique) au Sud (stable) dans les pays nordiques. La présence de notre dynamique cyclique chez le campagnol des champs n'est pas attendue par les hypothèses expliquant ce gradient. L'existence d'autres dynamiques cycliques en Ecosse et dans le centre de l'Europe renforce l'idée que ce gradient est spécifique à la péninsule Fenno-scandinave.

4) Il existe dans les cycles nordiques une synchronie géographique. Elle existe aussi pour les cycles du campagnol des champs dans l'Ouest de la France, avec de la synchronie mesurée au sein de secteurs de tailles importantes (> 200km²), sur des sites différents distants de 60km.

5) Il existe une synchronie interspécifique dans les cycles nordiques. Malgré l'absence visible de cyclicité chez les deux autres espèces dominantes dans l'Ouest de la France (Lambin *et al.* 2006, Carslake *et al.* 2011), les phases de déclin de populations sont observées de manière synchrone chez les trois espèces et le pattern de synchronie entre les trois est donc similaire à ceux observés dans les pays nordiques (Lambin *et al.* 2006, Carslake *et al.* 2011). Ce patron est interprété comme un résultat du « partage » de la communauté de prédateurs et de la stochasticité de l'environnement par les trois espèces.

6) Le dernier point est qu'il existe un « effet chitty » dans les cycles Nordique, c'est-à-dire que les campagnols changent de morphologie et de comportement en fonction de la phase du cycle. Dans le cycle du campagnol des champs dans l'Ouest de la France, les auteurs ont noté que les campagnols étaient plus gros et se reproduisaient plus dans les phases de croissance et de pic que dans les phases de déclin et de creux.

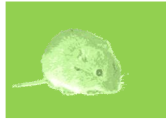


Dynamique cyclique du campagnol des champs dans l'Ouest de la France :

A partir de cette série temporelle, deux études ont été menées pour comprendre le signal cyclique. La première a été réalisée par Xavier Lambin et ses collaborateurs (Lambin *et al.* 2006 - il y avait 4 séries temporelles en tout, collectées à proximité du laboratoire de Chizé sur le même principe, dont celle de la zone atelier). Cette étude visait à montrer qu'il existait des cycles dans le Sud de l'Europe, phénomène largement ignoré dans la littérature scientifique et donc, non pris en compte dans les hypothèses explicatives des systèmes cycliques. Le titre est d'ailleurs éloquent à ce sujet : "*vole population cycles in northern and southern Europe: Is there a need for different explanations for single pattern?*" La discussion a porté sur 6 patrons décrits par Ikka Hanski et Heikki Henttonen (2002) comme étant inhérents aux cycles dans la péninsule fénno-scandinave. Lambin et ses collaborateurs les ont appliqués sur les séries temporelles collectées près de Chizé. Globalement, ils ont trouvé qu'à part la localisation en zone tempérée de la série temporelle, tous les autres patrons étaient similaires avec ceux des cycles Nordiques (voir encadré III). Notamment, l'analyse par des modèles autorégressifs a montré une forte densité dépendance retardée. Pourtant, les auteurs ont montré que l'hypothèse phare permettant d'expliquer les cycles dans la péninsule Fénno-Scandinave, à savoir l'hypothèse du prédateur spécialiste, n'est pas envisageable pour expliquer nos cycles car la communauté de prédateurs n'est pas suffisamment spécialisée sur le campagnol des champs (avec notamment la quasi absence de belettes). De plus les modèles "belette-campagnol" qui avait été calibrés dans la péninsule Fénno-Scandinave pour montrer que les prédateurs pouvaient être responsables des cycles au Nord ne produiraient pas de cycles avec les paramètres estimés sur le campagnol des champs.

Partant de ce constat, Inchausti *et al.* (2009) ont cherché à voir quels traits d'histoire de vie des campagnols des champs étaient densité dépendants et permettraient d'expliquer les cycles. Ils ont analysé les données des sessions de piégeage d'Avril et de Juin et ont montré que peu des traits mesurés révélaient une dépendance à la densité, mais que la plupart montraient de fortes variations saisonnières. Leurs analyses n'ont donc pas permis d'isoler la cause des cycles. Par ailleurs, il a été montré qu'il n'existe qu'une seule population génétique au sein de la zone atelier (Gauffre 2009b) et que les cycles étaient relativement synchrones (Cornulier 2005)

Nous avons profité ici de nouvelles données collectées depuis la parution des dernières études afin de mettre à jour les résultats déjà connus sur ce système. Les résultats présentés ci-dessous servent de base au travail conduit pendant la thèse et sont donc présentés dans le contexte général. Les méthodes utilisées pour le calcul des différents indices sont présentées dans l'encadré IV.



Encadré IV | Matériel & Méthodes : calcul des indices du cycle

Cette étude se base sur l'analyse du signal cyclique de la série temporelle d'abondance de campagnols de la zone atelier Val et Plaine de Sèvre. Afin d'utiliser des données similaires du début à la fin de la série temporelle, j'ai travaillé sur les variations d'abondances entre les sessions de piégeages d'Avril et de Juin, effectuées systématiquement depuis 1995. J'ai utilisé la réplication spatiale pour calculer les indices avec plus de précision (8 fois plus de points). J'ai du également considérer le type de milieu échantillonné et je me suis limité ici à deux milieux différents (céréales et luzernes) pondérés par leur représentativité au sein du système.

L'abondance est alors calculée pour chaque type de culture de la façon suivante :

$$N_{t,j,s,c} = 100 * N_c / (N_p - \frac{1}{2} (N_a))$$

avec t, l'année, j le secteur, s la session (Avril/Juin), c la culture, N_c le nombre de campagnols capturés, N_a le nombre de pièges fermés sans campagnols à l'intérieur (autre espèce, vide), N_p représente le nombre de pièges total de la ligne (en général N_p = 51). On utilise une pondération de ½ pour soustraire le nombre de pièges ayant capturé d'autres espèces que le campagnol (N_p - ½ (N_a)) afin de prendre en compte que le piège était disponible pour la capture de campagnols avant sa fermeture (on considère la moitié du temps de pose).

L'abondance à l'échelle du secteur est calculée de la manière suivante :

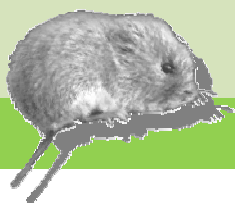
$$N_{t,j,s} = 4/5 N_{t,j,s,c=\text{céréale}} + 1/5 N_{t,j,s,c=\text{luzerne}}$$

1) Amplitude

Un indice d'amplitude a été calculé pour chacun des cycles et à l'échelle de chacun des secteurs selon l'indice suivant :

$$S_{j,c} = sd(\ln(N_{j,\Lambda}))$$

Avec j le secteur, Λ les cycles (1995-1997 ; 1, 1998- 2000 ; 2, etc..., les années 2009 et 2010 ont été ignorées en raison de l'absence de pic ; elles étaient rattachées aux pics de 2011-2012 pour lesquels nous n'avons pas de données d'abondance par secteurs ; et N, les abondances observées lors de la session de piégeage de Juin.



Abondances, amplitude, période et synchronisme, phases



2) Période et synchronisme

J'ai utilisé la transformée de Fourier pour estimer la période des cycles en calculant un indice de densité spectrale (puissance) du signal. Ici, j'ai utilisé la série temporelle des abondances du mois de Juin pour faire l'analyse (e.g. Stenseth 1999).

3) Phases

Afin de déterminer les différentes phases du cycle, nous nous sommes intéressés à caractériser les taux de croissances entre les dates de piégeages maintenus constants tout au long de la série temporelle (session de piégeage d'Avril et de Juin-Juillet). Comme le cycle montre une périodicité moyenne de trois ans, j'ai comparé pour chacune des trois années que comporte le cycle les taux de croissances de printemps et d'*hiver* (noté en italique pour rappeler que le terme comprend en réalité tout le reste de l'année hors printemps, de Juin-Juillet à Avril). Les taux de croissances R ont été calculés pour chaque année et chaque secteur suivant trois modalités (printemps / *hiver* / annuel) selon les expressions suivantes :

$$R_{t,j} \text{ printemps} = \ln(N_{s=\text{avril } t,j} / N_{s=\text{juin } t,j})$$

$$R_{t,j} \text{ } \textit{hiver} = \ln(N_{s=\text{juin } t,j} / N_{s=\text{avril } t+1,j})$$

Avec t , l'année, j , le secteur, N l'abondance estimée à partir de la série temporelle.

En calant le cycle sur les pics de campagnols, j'ai ensuite obtenu les taux de croissance entre les années pics (1996, 1999, 2002, 2005, 2007), les années post-pics (1997, 2000, 2003, 2006, 2008) et les autres années (1995, 1998, 2001, 2004, 2009, 2010, 2011). Des tests de normalité ont été faits sur ces distributions et des comparaisons de moyennes ont été appliqués (test T de Student lorsque les deux distributions suivent une distribution normale, test Wilcoxon-Mann-Whitney lorsque au moins l'une des deux distributions ne suit pas une distribution normale). Toutes les analyses ont été réalisées avec le package {stat} du logiciel R.

2.3. Caractéristiques et indices du cycle

2.3.1. L'amplitude des cycles

Le premier point à noter est qu'il existe des différences d'amplitudes de dynamique des populations entre les différents types de milieux de la zone atelier (ici nous n'avons présenté que les luzernes et les céréales) mais que le signal cyclique est présent dans les principaux milieux (luzernes, céréales). Il est également intéressant de noter que le signal cyclique semble s'estomper dans les céréales, mais pas dans les luzernes (figure 15).

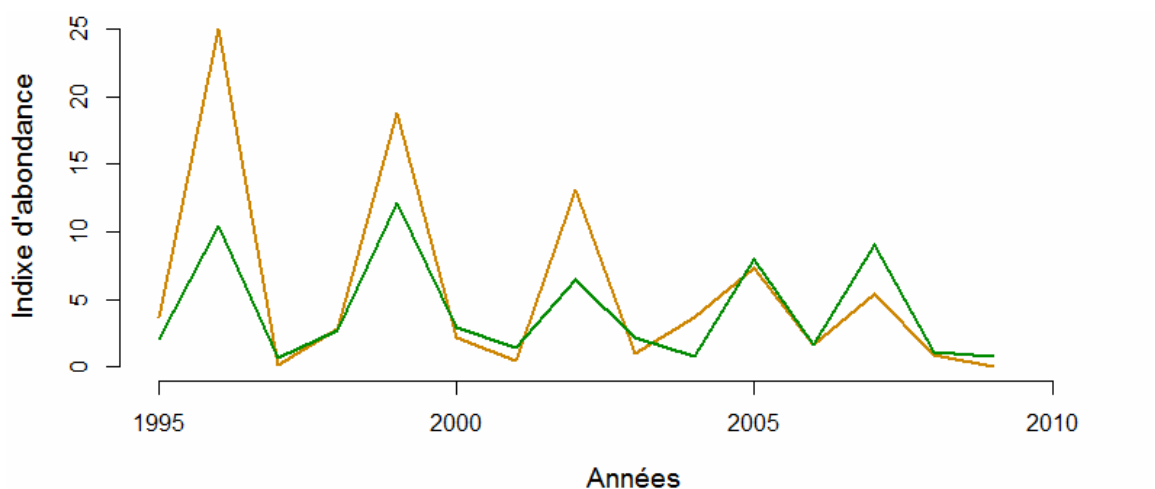


Figure 15: Série temporelle d'abondances annuelles estivales (Juin) de campagnol des champs, moyennées à l'échelle de la zone d'étude avec en marron clair l'abondance dans les céréales et en vert foncé l'abondance dans les luzernes.

Le s-indice relatif à l'amplitude du cycle est environ de 1.5 (distribution normale ; Shapiro test : $W = 0.9743$, $p\text{-value} = 0.5045$, moyenne $\mu = 1.45$ et écart type $\sigma = 0.55$, $n=45$) et les cycles que l'on observe sur notre zone atelier se situent donc dans des valeurs importantes, comme on peut le voir notamment sur la figure 16 avec les autres valeurs de s-indice calculées lors de la méta-analyse de Kendall et de ses collaborateurs.

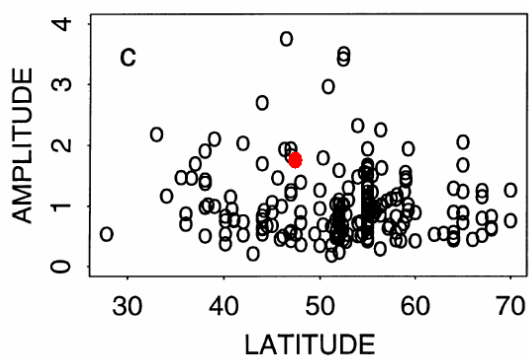
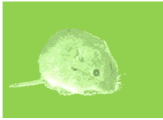


Figure 16: Relation entre l'amplitude (s-indice) et la latitude faite à partir de nombreuses séries temporelles concernant différents taxons (source : Kendall *et al.* 1999).



2.3.2. La période et le synchronisme des cycles

Lorsque l'on considère un indice global (75% céréales, 25% luzernes) représentatif du nombre moyen de campagnol sur la zone atelier, notre série temporelle d'abondance à l'échelle de la zone atelier montre un clair signal cyclique à trois ans. Nous avons vérifié, avec une analyse basée sur la transformée de Fourier, que le même patron existait à une échelle inférieure (à l'échelle du secteur, voir figure 17).

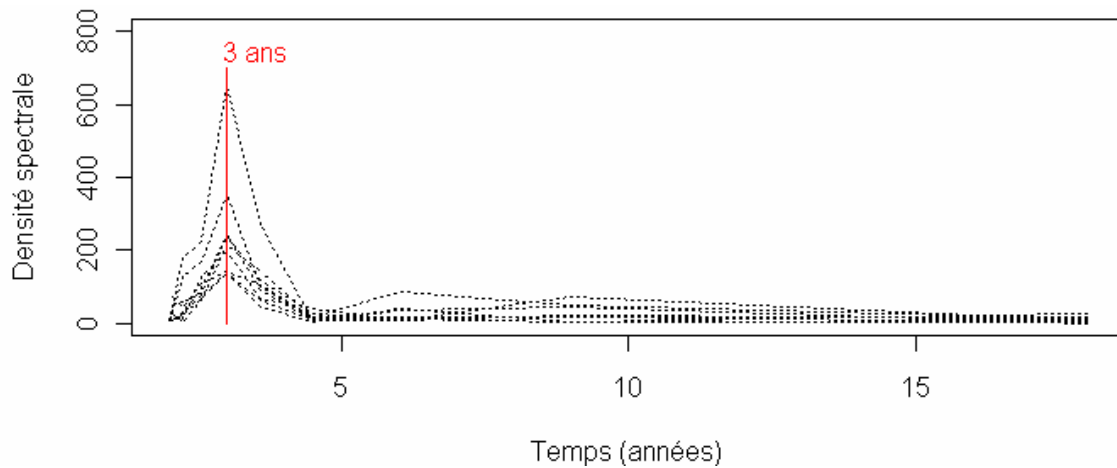


Figure17: Périodogrammes effectués par secteurs

Les cycles à trois ans sont relativement peu nombreux dans la littérature et attendus uniquement chez les espèces de petite taille, notre système rentre donc parfaitement dans cette case.

Nous pouvons constater par une observation graphique que le signal cyclique est synchrone entre les secteurs (figure 18). Nous sommes donc bien dans un système cyclique selon la définition que nous utilisons ici, à savoir qu'il est nécessaire d'être dans un système à oscillations régulières avec une période d'au moins 3 ans (Berryman 2002). Cependant, le synchronisme à large échelle spatiale est également un paramètre important des cycles et, à l'aide de la réplique spatiale par secteur que nous avons à disposition, nous pouvons montrer que les abondances sont relativement similaires entre les différents secteurs et que les cycles y sont donc en phase (fig. 18).

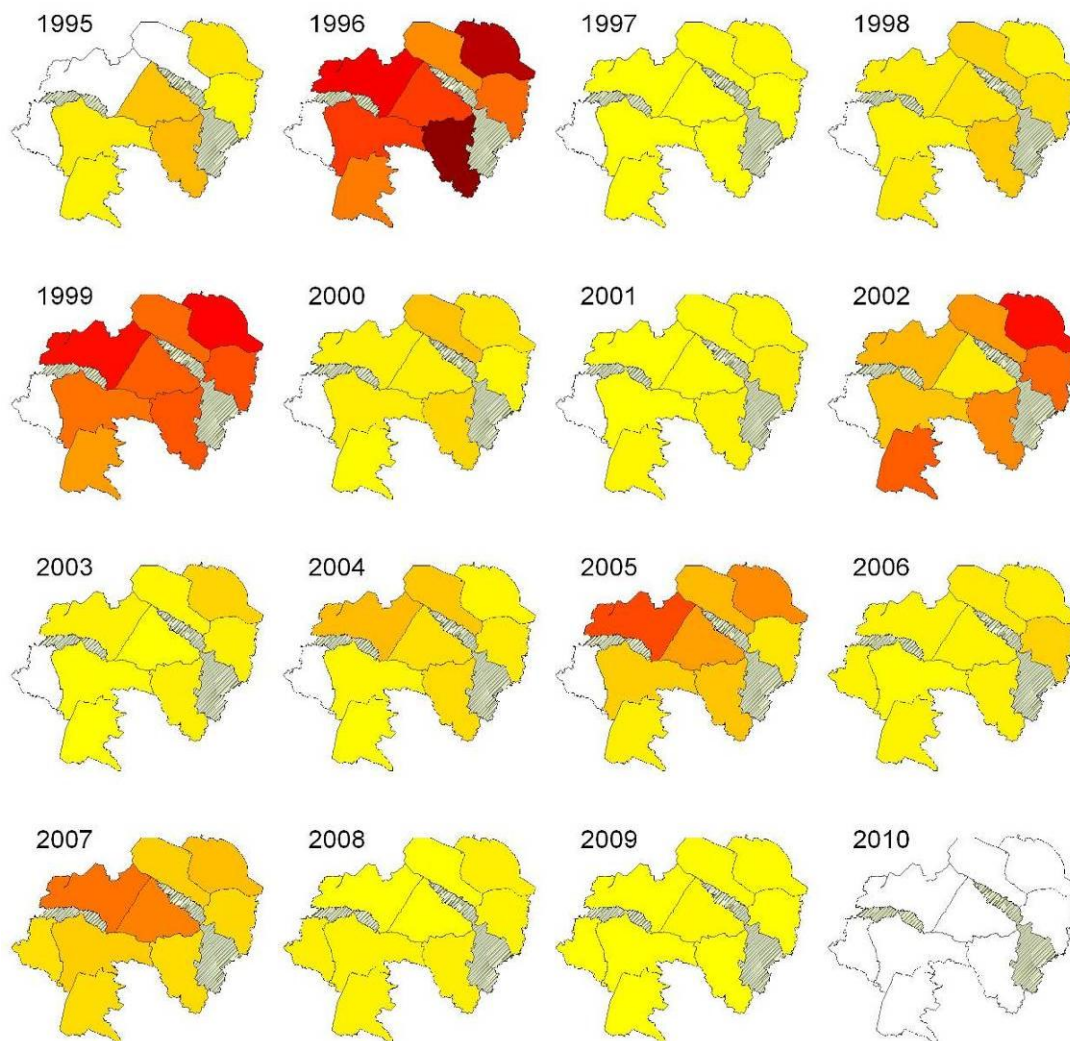


Figure 18: Abondance moyenne de campagnols pour la session de piégeage de Juin, pour chaque secteur et sur la totalité de la série temporelle. Chacun des polygones représente un secteur de la zone d'étude. Les secteurs rayés en verts représentent des cordons bocager dans lesquels les campagnols ne sont pas échantillonnés, les secteurs colorés en blanc sont des secteurs qui n'ont pas été échantillonnés pour l'année représentée (données manquantes). Lorsque les secteurs sont colorés, la couleur est proportionnelle à l'abondance de campagnols, sur un gradient allant du jaune (faible abondance) au rouge foncé (pullulation).

2.3.3. Les taux de croissance

L'analyse des taux de croissance printaniers, hivernaux et annuels nous montre que pour chacune des trois années du cycle, il existe un patron différent du taux de croissance (figure 19). Plusieurs informations sont importantes à noter, car elles ont servi à la conception des études suivantes. La première est qu'il existe une longue période durant laquelle les taux de croissances sont en moyenne toujours positifs (d'un printemps à un été, y compris pendant l'hiver - fig. 19). Cette phase est donc à considérer comme une phase de croissance s'étalant sur au moins 1 an et 2,5 mois. Il est également intéressant de noter que les taux de croissances printaniers sont supérieurs à la fin de la phase de croissance par rapport à ceux du début de cette phase.

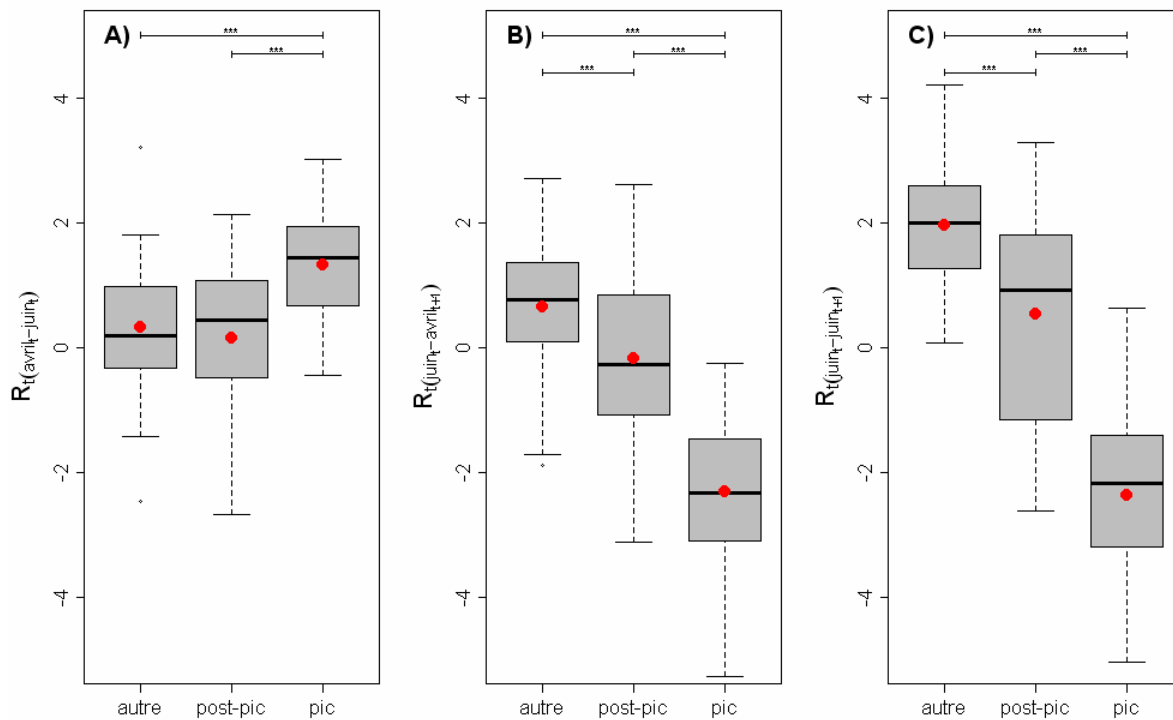


Figure 19: Distributions des taux de croissances en fonction du type d'année pour A) les taux de croissance printaniers (avril-juin) ; B) les taux de croissance hivernaux (Juin - Avril) ; C) les taux de croissance annuels (Juin – Juin). Les points rouges représentent les moyennes des distributions (disponibles dans l'encadré V), les étoiles en haut des figures représentent la significativité des tests (*) = inférieur à 0.001 de différence entre moyennes par paire de distribution), et les barres horizontales représentent la distribution des taux de croissance. Les détails des tests sont disponibles dans l'encadré V.**

A la fin de cette phase de croissance, l'abondance moyenne des campagnols est très haute et nous sommes dans une période de pullulation. Cependant, la précision de notre piégeage ne nous permet pas de détecter de phase de pic à proprement parler. Comme le piégeage suivant se situe en moyenne 9 mois et demi plus tard, et que durant cette période, la densité a chuté, nous pouvons dire deux choses : 1) si elle existe, la phase de pic ne peut pas durer plus que quelques mois ; 2) la phase de déclin est également courte et se situe entre Juillet et Mars de l'année suivante. Quelques données de piégeages intermédiaires lors d'événement de pullulation (2007 notamment) nous apprennent que les phases de pic peuvent être virtuellement inexistantes et que les phases de déclin peuvent s'effectuer durant l'hiver (figure 20). Cependant, il faut noter que ces dernières données sont des moyennes sur la zone atelier (le piégeage n'a pas été effectué par secteurs) et qu'elles ont été collectées sur un pic « atypique » dans le sens où il était attendu 1 an plus tard pour respecter la périodicité de trois ans.

Enfin, après un événement de pullulation, le taux de croissance printanier est en moyenne positif, mais le taux de croissance *hivernal* est en moyenne négatif. Le taux de croissance annuel suit une distribution non normale mais est en moyenne quasi nul. Nous sommes donc en présence qu'une phase de stagnation, durant laquelle la population devrait augmenter mais ne le fait pas. Cette phase de stagnation est due à un faible taux de croissance *hivernal* l'année qui suit la phase de déclin et s'apparente donc à une seconde phase de déclin.

Encadré V

Résultats complémentaires :
comparaisons des distributions des taux de croissance

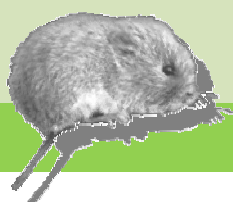
Test de Normalités

Taux de croissance	Année	W	p-value	Moyenne
Printanier	autre	0,98	0,92	0,31
	pic	0,98	0,83	1,32
	post-pic	0,93	0,03	0,14
<i>Hivernal</i>	autre	0,97	0,41	0,66
	pic	0,97	0,54	-2,31
	post-pic	0,99	0,94	-0,18
Annuel	autre	0,97	0,66	1,95
	pic	0,97	0,31	-2,37
	post-pic	0,93	0,03	0,53

Les moyennes des taux de croissances de printemps, c'est-à-dire entre la session de piégeage d'Avril et celle de Juin, sont similaires entre les années « post-pic » et les années « autres » (fig. 19). Par contre, le taux de croissance de printemps des années « pics » est en moyenne supérieur à ceux des années « autres » et « post-pic » (fig. 19). Les taux de croissance d'hiver, c'est-à-dire entre la session de piégeage de Juin et celle d'Avril suivant, présentent trois moyennes significativement différentes (fig. 19) avec des valeurs moyennes négatives pour les années « pics » et « post-pic » et des valeurs positives pour les années « autres ». Enfin, les taux de croissances annuels, de Juin à Juin, montrent globalement le même pattern que les taux de croissances hivernaux (fig. 19).

Comparaison des moyennes des distributions

Taux de croissance printanier	comparaison	test	valeur (t / w)	p-value
	Autre - Pic	t de student	-3,78	0,00
	Autre - Post-pic	wilcoxon-man	447,00	0,80
	Pic - Post-pic	wilcoxon-man	280,00	0,00
Taux de croissance <i>hivernal</i>	comparaison	test	valeur (t / w)	p-value
	Autre - Pic	t de student	10,39	0,00
	Autre - Post-pic	t de student	2,71	0,01
	Pic - Post-pic	t de student	9,60	0,00
Taux de croissance annuel	comparaison	test	valeur (t / w)	p-value
	Autre - Pic	t de student	15,27	0,00
	Autre - Post-pic	wilcoxon-man	799,00	0,00



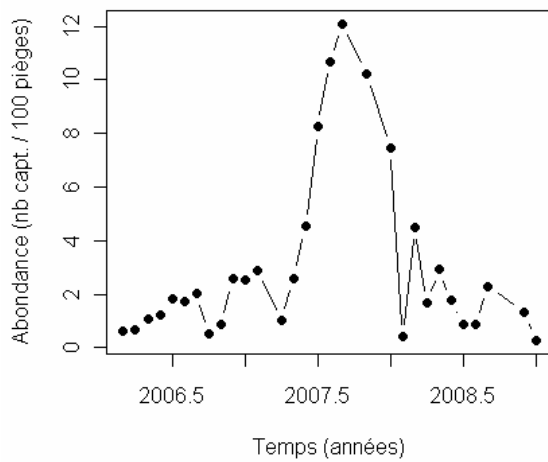


Figure 20: Abondance moyenne de campagnols dans les milieux prairiaux de la zone atelier durant le pic de 2007.

En guise de conclusion de cette partie, nous pouvons proposer un « schéma de fonctionnement » (figure 21) de ces cycles. Le cycle se structure en :

Une phase de croissance, montrant une durée minimale de 1 an et 2.5 mois et une augmentation du taux de croissance de la population entre le premier et le second printemps de cette phase.

Une phase de déclin, sur laquelle on a peu d'informations mais qui pourrait être brève et se dérouler uniquement en hiver.

Une phase de stagnation, d'une durée de 1 an, qui suit les phases de déclin. Ces phases de stagnation montrent un taux de croissance normal au printemps, et c'est le taux de croissance *hivernal* qui causerait véritablement la stagnation des effectifs entre Avril et Avril. Il y aurait donc un second déclin de la population durant l'hiver d'après la phase de déclin (i.e. durant l'hiver de la phase de creux).

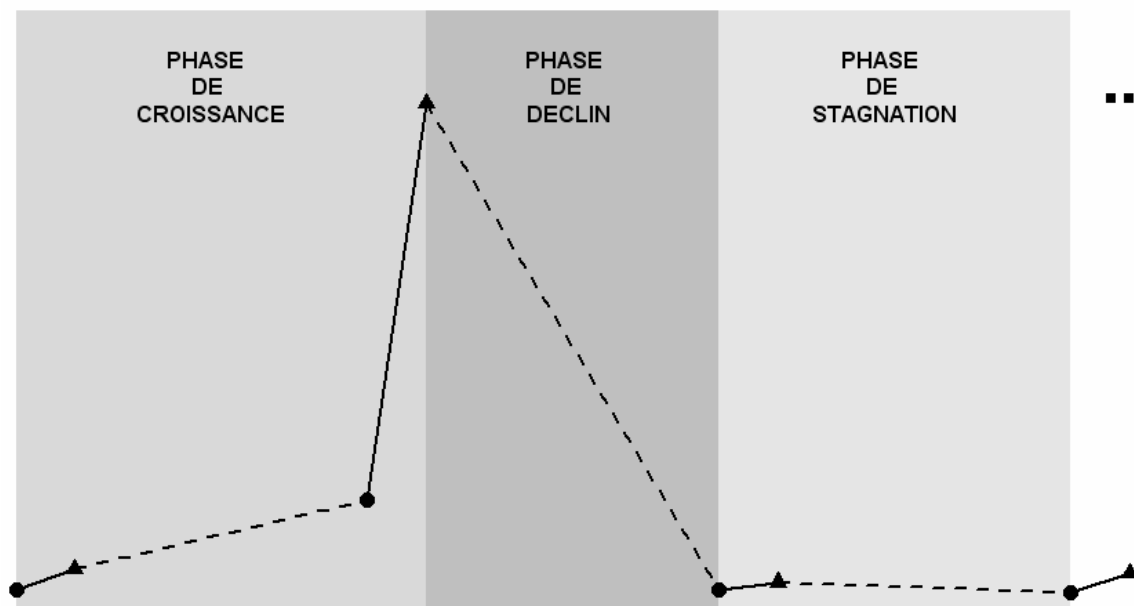


Figure 21 : Schéma récapitulatif du cycle du campagnol des champs dans l'Ouest de la France (79)

Objectifs

Depuis les années 1980, les dynamiques cycliques semblent s'estomper voir s'arrêter chez plusieurs taxons et dans de nombreuses localités différentes (Ims *et al.* 2008). Peu avant le début de ma thèse, un programme de recherche Européen (Era-Net Biodiversa) a été monté pour comprendre ce syndrome de fin des cycles. Mon laboratoire de recherche, puis ma thèse, en ont fait partie, car la série temporelle collectée depuis plus de 17 ans dans l'Ouest de la France, et sur laquelle j'ai travaillé, semblait alors montrer un syndrome d'atténuation des cycles. Le projet de thèse à son démarrage, lors de la défense du sujet à Paris VI, s'intitulait : « Disparition des cycles de micromammifères : une explication posthume au phénomène de cyclicité ». La problématique de cette thèse se résumait comme suit : quels sont les mécanismes responsables des cycles en zone tempérée et pourquoi s'arrêtent-ils ?

Cependant, il s'avère à présent que les cycles ne s'estompent pas dans tous les milieux. La recherche de la cause de l'arrêt des cycles risquait alors plus d'expliquer comment le campagnol des champs se maintient dans une plaine agricole plutôt que ce qui cause localement la cyclicité de sa dynamique de population. L'objectif principal de cette thèse est alors devenu la compréhension des mécanismes qui mènent à des cycles, afin finalement de proposer un schéma cohérent expliquant le fonctionnement de notre système cyclique. De manière secondaire, nous nous sommes également intéressés à la relation entre la dynamique de population et l'environnement local ainsi qu'à la fin des cycles à proprement parler.

Pour répondre à l'objectif principal de cette thèse, des outils statistiques, de la modélisation théorique et un cadre quasi-expérimental ont été utilisés.

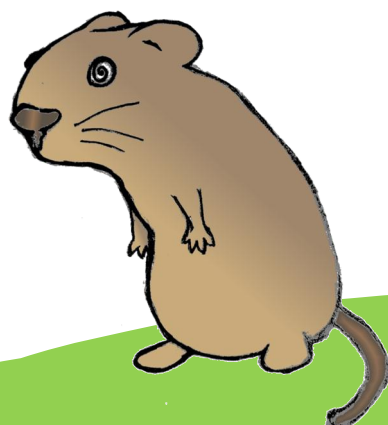
L'objet du premier chapitre de ma thèse a été de décrire le patron de densité dépendance tout au long du cycle.

Dans une seconde partie, nous avons cherché à comprendre quels traits d'histoire de vie (entre reproduction et survie) permettaient d'expliquer les variations d'abondance de campagnols. Nous avons particulièrement investigué la relation entre la densité et la reproduction tout au long de la série temporelle. Puis dans un second temps, nous nous sommes intéressés particulièrement la phase de déclin hivernal, en mesurant précisément ces deux paramètres démographiques.

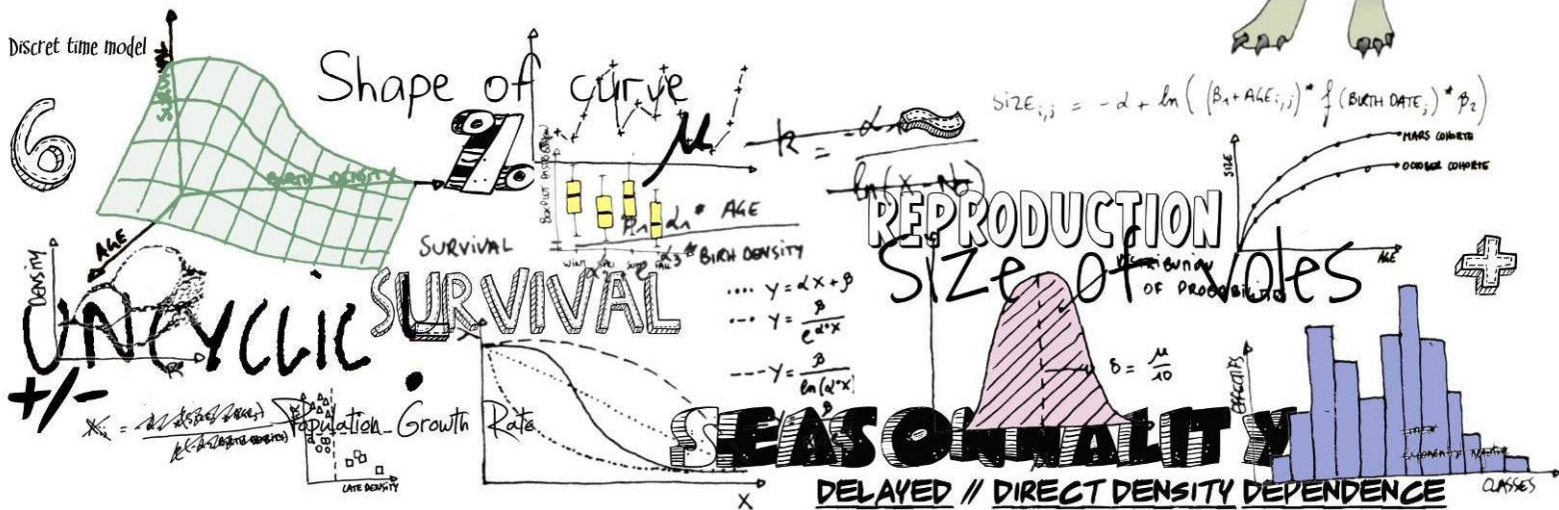
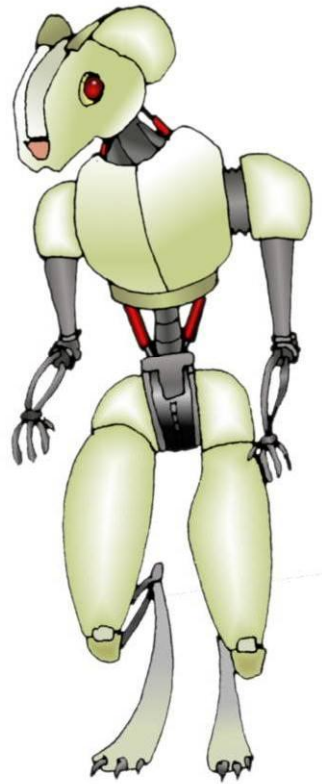
Enfin, dans une dernière partie, nous avons travaillé sur l'influence du milieu sur la dynamique de population observée afin de mieux comprendre comment le campagnol des champs, en vivant dans un environnement perturbé, effectue des dynamiques synchrones à large échelle.

Bien que la connaissance sur les cycles paraissait être bien ancrée et que les résultats futurs semblaient attendus, un des maitres mots de cette thèse fut de prendre en considération les recommandations de N.C. Stenseth :

"Even though mainland European vole populations south of Scandinavia often only exhibit seasonal fluctuations (see, e.g., Fig. 2G) we should notice that clear-cut multiannual density fluctuations also are found further south in Europe, also at lower altitudes (see, e.g., Frank 1957, Jobsen 1988, Mackin-Rogalska and Nabaglo 1990, Salamolard et al. 1999). Regarding the situation further south in Europe, with respect to multiannual cycles or not, we need to be very open-minded."



Densité dépendance



Contexte de l'étude

Dans ces premiers travaux, nous avons combiné une approche statistique et une approche de modélisation pour proposer un modèle cyclique théorique, paramétré avec des données de terrain issues de la série temporelle d'abondance de campagnols dans le Val et Plaine de Sèvre. Ce travail a pour objectif de décrire l'ordre de la densité dépendance et de raffiner nos hypothèses sur les causes de la dynamique cyclique observée dans l'Ouest de la France.

Afin d'analyser les patrons de densité dépendance, nous avons utilisé des modèles autorégressifs non linéaires plutôt que les modèles autorégressifs log-linéaires utilisés traditionnellement. Nous avons fait ce choix car la forme du signal cyclique que nous observons ne nous semblait pas pouvoir être due à de la densité dépendance retardée. Nous avons ensuite utilisé les paramètres pour simuler des dynamiques de population et comparer leur "comportement cyclique".

Le chapitre est proposé sous forme d'article scientifique et il a été rédigé en anglais. Nous souhaitons le soumettre à *Journal of Animal Ecology*. Nous sommes deux premier auteurs car nous avons mûri l'étude et réalisé les analyses ensemble. Les autres tâches ont été réparties: j'ai préparé les données pour l'analyse, écrit les lignes de commande pour la réalisation des figures et Frédéric a rédigé le corps de texte de l'article, conceptualisé et rédigé les annexes. En raison du profil de modélisateur de Frédéric, ce travail est beaucoup plus proche de ses centres d'intérêts de recherche que des miens, il a donc son nom en premier sur l'article.

4. Densité dépendance dans le système cyclique

Overcompensation and phase effects in a cyclic common vole population: fitting models where it matters

F. Barraquand^{*,1,2}, A. Pinot^{*,1}, Nigel. G. Yoccoz² & V. Bretagnolle¹

1 Centre d'Etudes Biologiques de Chizé - CNRS, France

2 University of Tromsø

* First co-authorship: participated equally to the research

ABSTRACT :

1. Population cycles in voles are often thought to be generated by one-year delayed density-dependence on the annual population growth rate. In common voles, it has been however been suggested by Turchin (2003) that some populations exhibit “first-order” cycles, resulting from strong overcompensation (i.e. carrying capacity overshoots in peak years, with only an effect of the current year abundance on annual growth rates).

2. We analyse a dataset from a cyclic common vole population from western France, that exhibits 3-year cycles. Several overcompensating nonlinear models for populations dynamics are fitted to the data, notably those of Hassell, and Maynard-Smith and Slatkin.

3. Overcompensating direct density-dependence (DD) provides a satisfactory description of winter crashes, and one-year delayed density-dependence is not responsible for the crashes. A phase-driven modulation of direct density-dependence maintains a low-phase, explaining why the cycles last three years instead of two. Our analyses suggest that some of this phase-dependence can be expressed as delayed DD, but phase-dependence provides a better description. Hence fitted models suggest that cycles in this population are largely first-order cycles, but with a short low phase after peaks.

4. Despite this, commonly used log-linear models estimate negative delayed density-dependence, which is usually interpreted as the factor responsible for the cycles. However the additive structure of these models cannot show *where/when* delayed DD occur (i.e. during lows rather than peaks). Our analyses thus call into question the indiscriminate use of second-order log-linear models, and suggests that more attention should be given to non(log)linear models and possible phase effects when studying cyclic populations.



Introduction

A common tenet in the study of population cycles, especially in small mammals, is that direct density-dependence on the growth rate (i.e. immediate negative feedback) is stabilising while delayed density-dependence is destabilising (e.g. Stenseth, 1999; Ginzburg & Inchausti, 1997; Smith *et al.*, 2006). For continuous-time models, this has been demonstrated many times thanks to the delayed logistic model and its spinoffs (e.g. Nisbet & Gurney, 1982), thus the statement is correct when representing nature in continuous time through differential equations. However, most statistical models for voles and lemmings fluctuations are formulated in discrete time, and in this context of a one-year time lag (the usual lag used in such cases), delayed density-dependence means the current annual growth rate is affected by the density one year before, which is generally written $r_t = \ln(N_{t+1} / N_t) = f(N_t, N_{t-1})$. Royama (1992) and Turchin (2003) popularized the notion of *process order* to formalize time dependencies: first-order cycles occur when r_t depends only on N_t , and second-order cycles occur when a dependence on N_{t-1} is also needed to generate the observed cycles.

Discrete-time models of the form $N_{t+1} = R N_t f(N_t)$, where f is a nonlinear function, are known to exhibit a wide range of dynamical behaviours from stable points to limit cycles and even chaos (May, 1974). This happens when they are overcompensating, i.e. $N_t f(N_t)$ decreases for large N_t values, as in the Ricker or logistic model (but not the Beverton-Holt). Overcompensating density-dependence allows for carrying capacity overshoots: the population can grow well above some critical density and is taken back much below one time step after, which provokes oscillations. Models that are linear on a log-scale (i.e. discrete Gompertz, Royama, 1992; Ives *et al.*, 2003) can exhibit dampening oscillations as well and therefore overcompensation, but are somewhat less appropriate than nonlinear models to model overcompensation, because they produce nearly infinite population growth rates when population density is very low.

For the high maximum growth rates of many rodent populations ($r > 2$, and often $r > 3$ or above, Turchin & Ostfeld, 1997), such discrete-time ‘first-order’ models are often chaotic. It is important to note, however, that in the chaotic regime many of these models still appear visually cyclic, at least on the short timescales over which we observe populations (May, 1974). Thus first-order models might represent rodent ‘cycles’, except they would occur on strange attractors rather than stable orbits. Furthermore, stochasticity may interact with “deterministic skeletons” to produce population cycles (Higgins *et al.*, 1997; Ranta *et al.*, 2006). And in general, we know that highly nonlinear direct density-

dependence can be mistaken for delayed density-dependence, if models that are not flexible enough are fitted (Berryman & Lima, 2007). To sum up, there is a large potential for first-order models to produce what we identify as “population cycles” in noisy data.

That being said, the addition of delayed density-dependence widens much more the potential for cyclicity, and it is admitted that second-order cycles (Stenseth, 1999; Ginzburg & Inchausti, 1997; Turchin, 2003; Smith *et al.*, 2006) provide an excellent description of the dynamics at work in several natural populations of rodents. The occurrence of delayed density-dependence has been indeed very well documented in Fennoscandia for *M. agrestis* and *C. rufocanus* (in Hokkaido as well for the latter, Stenseth *et al.*, 2003), where the dominant hypothesis is that predation by weasels generates the cycle (Hanski *et al.*, 1991, 2001; Stenseth *et al.*, 1996). In these cases, the pattern observed is rather logical: crashes often occur on the second peak year, where the (putative) weasel population has had time to build up (Stenseth *et al.*, 1996). The presence of such double-peaks in some series (i.e. two consecutive years at peak level, see e.g. Hansen *et al.*, 1999) provide very clear evidence for important delayed density-dependence. If the crash was caused instead by direct density-dependence, the population would have crashed after the first peak year; hence double-peaks imply delayed density-dependence. In this case, delayed DD creates the crashes (or more precisely, the causal agent generating such delayed DD creates the crashes).

Because the case of northern Fennoscandian voles has been hugely influential in the rodent cycle literature (Stenseth, 1999; Turchin, 2003), it is generally believed that crashes created by delayed density-dependence should be a common attribute of all cycling populations - or almost all (Turchin, 2003). However, it is also possible that delayed density-dependence maintains troughs rather create crashes (Boonstra *et al.*, 1998), and the precise effect of delayed DD is very likely to have been overlooked, given that classic log-linear models (Royama, 1992) have an additive structure that makes it impossible to distinguish between creating crashes or maintaining lows. In some cases where overcompensation, i.e. the first-order signal is thought to be important, but delayed DD has been found, it is likely that delayed DD has a different role than creating crashes. Common voles are an excellent case study to look at direct *versus* delayed DD: they have been argued to exhibit simply first-order dynamics by Turchin (2003), but Lambin *et al.* (2006) found delayed DD using log-linear autoregressive models when re-analysing the same time series.

Here we describe the case of a common vole population that exhibit three-year cycles with an apparently marked overcompensation, and aims at checking exactly what kind of density-dependence is at play in common voles. A possibility for such three-year cycles through overcompensation is that it takes two years for the population to grow above its carrying capacity, as

mentioned by Turchin (2003) when discussing first-order cycles in *M. arvalis*. In larger herbivores, the Soay sheep has been shown to exhibit such cycles, that Grenfell *et al.* (1992) modelled using the Maynard-Smith difference equation, whose S-shaped density-dependence is more prompt to generate three-year cycles than other overcompensatory models (e.g. Ricker, Hassell forms). As we show in the following, the pattern is slightly different in *M. arvalis*, where aside from overcompensation we observe a low-phase (i.e. refractory period after the crash, Boonstra *et al.*, 1998).

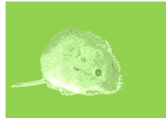
To study density-dependence, one needs either long time series (e.g. Hansen *et al.*, 1999), or spatial replicates (Ims *et al.*, 2011). Here our time series is rather short (T=17 years), and we take advantage of spatial replication (N=8) to analyse population growth rates. Because strong overcompensation is evident in that time series and we found evidence for nonlinear density-dependence, we fit nonlinear discrete-time models (i.e. including when considered in a log-scale). Appendices presents complementary analyses testing the robustness of our method, as well as a comparison to more classical log-linear models (Royama, 1992). We do not find the classical delayed density dependence present in several northern vole populations, but we can for some models represent the low phase thanks to a special kind of delayed density-dependence (i.e. one that maintains lows rather than creates crashes). However, it works even better with a phase-dependent description of direct density-dependence (Stenseth *et al.*, 1998), which is what we use in most of our analyses.

Methods

Study system and study area

Our study species is the common vole (*Microtus arvalis*), an Eurasian rodent well-known for its outbreaks (Elton 1942, Jacob and Tkadlec 2010). The species has cyclic dynamics in many parts of Europe (Mackin-Rosalka and Nabablo 1990, Tkadlec and Stenseth 2001, Turchin 2003, Lambin *et al.* 2006, Jacob and Tkadlec 2010). Locally, densities in excess of 2000 individuals per hectare were even described in peak years (Spitz 1977, Salamolard *et al.* 2000, Bryja 2005).

In agricultural areas, the common vole is generally an openfield rodent and lives in perennial crops (Briner *et al.* 2005, Janova *et al.* 2011) as well as cereals crops where populations grow rapidly in spring and summer (Janova *et al.* 2011, Inchausti *et al.* 2009). However, agricultural practices as mowing or ploughing are very detrimental to vole populations (Jacob *et al.* 2003, Gauffre *et al.* unpubl. data).



The study area covers 450 km² of intensive agricultural landscape located in western France (46°2'N, 0°4'W), around the CNRS research center of Chizé. Land use is dominated by winter crops (42.03%), sunflower and maize (22.22%), rapeseed (8.88%), grassland (8.36%) and alfalfa (4.74%; all data from 2011). From 1995 to 2011, land use has slightly changed in the surface devoted to perennial crops (alfalfa, grassland and ray-grass) which decreased from 18% to 15%. The sampling of common vole populations was carried out during two weeks long trapping sessions, from April 1995 to April 2011. A total of 5620 agricultural plots were sampled, mainly in April and June (sessions used in this study). The trap lines were set for 24 h and consisted in a 100-m transect with 51 unbaited single capture live traps spaced every 2 m, following a standardized protocol developed by Spitz (1974). Nine sectors of similar size were defined in the study area for practical purposes (see Appendix 1), and 8 are used here. For each sector and trapping session, 10 plots (comprising both grasslands and cereals) were selected with a consistent design along a transect crossing the sector.

We performed our analyses on a reconstructed dataset comprising 1/4 Grasslands (including Alfalfa) and 3/4 Cereals. Given the abovementioned agricultural composition of the study area, this deserves some explanation. Despite the domination of winter crops (c. 40%), as well as sunflower and maize (c. 20%), the sampling is somewhat biased towards crop types which contains voles, such as grasslands (23% of total trapping), alfalfa (22% of total), and cereals (21% of total) that comprises overall 66% of the sampling. Moreover, there are voles in these three crop types during all years - a prerequisite for our analyses.

The rationale behind our (1/4,3/4) simplification for grasslands(+alfalfa) and cereals is that if one excludes all other crop types (where voles are often poorly trapped or absent), in the remaining crop types, the share of annual crops (cereals) is 76%. We merge alfalfa and grasslands because they are rather similar crop types, although they do not have exactly the same phenology and cropping practices. Hence the 3/4 cereals and 1/4 grasslands weighting. The trapping index for vole abundance is the classic number of voles caught per 100 traps (only 1 night considered) (Lambin *et al.*, 2006).

Fit of models

Due to the small length of the time series (17 years), we did not fit time series models at the study area scale. Instead, we took advantage of the spatial replication in the dataset (8 sectors, see Appendix S1 for a map with the sectors) to fit nonlinear models to annual population growth rates (PGRs) $r_t = \ln(N_{t+1} / N_t)$. This allowed to remove all the points in which the density was zero (12% of original dataset), rather than replace them by an arbitrary threshold, because this bias can strongly affect estimates of density-dependence (Steen & Haydon, 2000).

We fit direct and delayed density dependent functions on PGRs through a minimisation of the residual sum of squares of PGRs (it can be shown the method is equivalent to maximum likelihood estimation of a population dynamics model assuming lognormal noise, using proper conditioning techniques on the likelihood; see e.g. Polansky *et al.*, 2008, 2009). We checked the nonlinear optimisation algorithms were converging, due to problems of ridges with similar models (Polansky *et al.*, 2008, 2009), and some surfaces of residuals sum of squares are reproduced in Appendix S2. Confidence intervals presented in the main text are 999-bootstrapped confidence intervals at 95% (except in Fig. 3 where we also present IC60% because IC95% are very wide), computed with the package nlstools in R. Our technique is akin to the surface response methodology (see Lindström *et al.*, 1999; Turchin, 2003, for details). We mostly fit models for direct density-dependence only, however, because we did not find a very clear delayed-density dependent signal in the plots of PGRs (see Results, Fig. 2).

Note that we do not fit explicitly spatial models, thus we do not estimate the associated spatial variance in PGRs. The robustness of such simple approach is tested with simulations in Appendix S2, where we also use more sophisticated methods to separate spatial and temporal variance in PGRs. These additional simulations and estimations show that the simple nonspatial models provide already quite good point estimates of demographic parameters.

Some techniques previously used to find the order of density-dependence from PGRs, such as Turchin's polynomial fitting (Turchin, 2003), are extremely flexible. Therefore, they can find delayed DD irrespective of its role, either creating crashes or maintaining lows. One has to pay attention to the exact shape of the response surface to see the role of delayed DD: it is possible that the best model includes a delayed density-dependent coefficient without delayed-density dependence being the causal mechanism behind the crashes (which is the case here). Therefore, we preferred to fit only models for which we had a biological interpretation of functional forms; these includes the Hassell and Maynard-Smith difference equations, as well as variants including phase-dependent effects (Fig. 3,4) or delayed density-dependence (Appendix S4).

An important feature of our approach is that we analyse PGR data according to the phase of the cycle (the three-year cycle is divided into sequences of Peak, Low, or Increase). We use June vole abundance for all analyses on annual population growth rates and overcompensation, and June abundance is also used to determine the phase of the cycle. When June abundance (N_t) is above 5 voles per 100 trapnights ($N_t > 5$), we categorize the year as "Peak", the following year is a "Low", and the next year, preceding a peak, is categorized as "Increase". We followed this rule each year except for 2006-2007 when a "Low" is directly followed by a "Peak". In Fig. 1b we plot N_{t+1} as a function of



N_t , with different colors per phase. This representation makes it easy to visualise data and to fit nonlinear models. From this, we devised some models including a low-phase after the peak, that seem to represent well the cycles we observe empirically. All models yield relatively similar estimates of population growth rates and density-dependent parameters, and all fitted models were simulated over 50 years, in order to check that they reproduce at least qualitatively the observed dynamics. We also compare the results of nonlinear models to those of log-linear models (as described in Royama, 1992; Stenseth, 1999), which fit less well, in Fig. 6 (see also Appendix S5).

Results

Temporal patterns and exploration of annual density-dependence

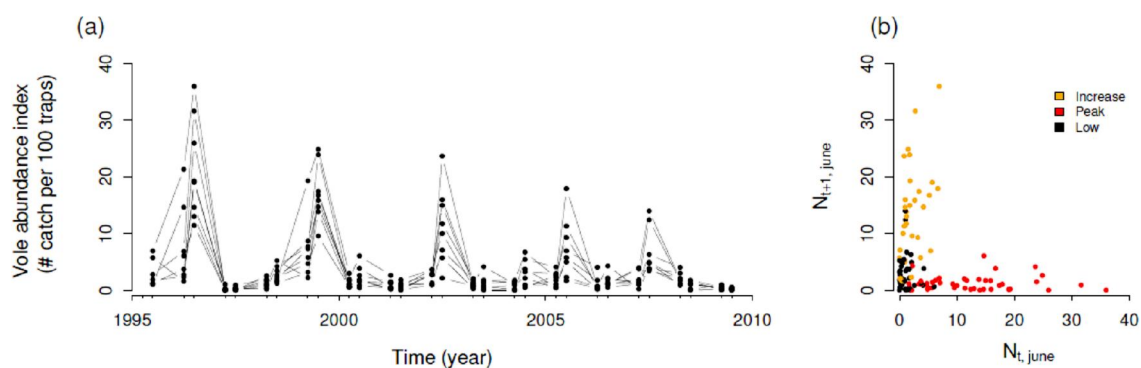


Figure 1: (a) Times series of vole index (#captures/100 trapnights), for the 8 sectors of the study area. Each year, the first point represents April sampling and the second June sampling. June density index is taken as the baseline density to study annual population growth rates in this paper. In (b), plot of next abundance (N_{t+1}) as a function of current abundance (N_t). Peak ($N_t > 5$), Low, and Increase years are plotted with different colors. The shape of the point cloud shows clearly overcompensation: large N_t values, in peak years, are always followed by low N_{t+1} values.

The pattern in Fig. 1b clearly shows overcompensation (i.e. densities after a peak are always much lower than at the peak). The population growth rates are presented in Fig. 2, and the figure makes clear that direct density-dependence is strong (Fig. 2a), though changes depending on cycle phase (which is of course expected to some extent). Classic delayed density-dependence is not found in this dataset as highlighted in Fig. 2b, even when accounting for cycle phase.

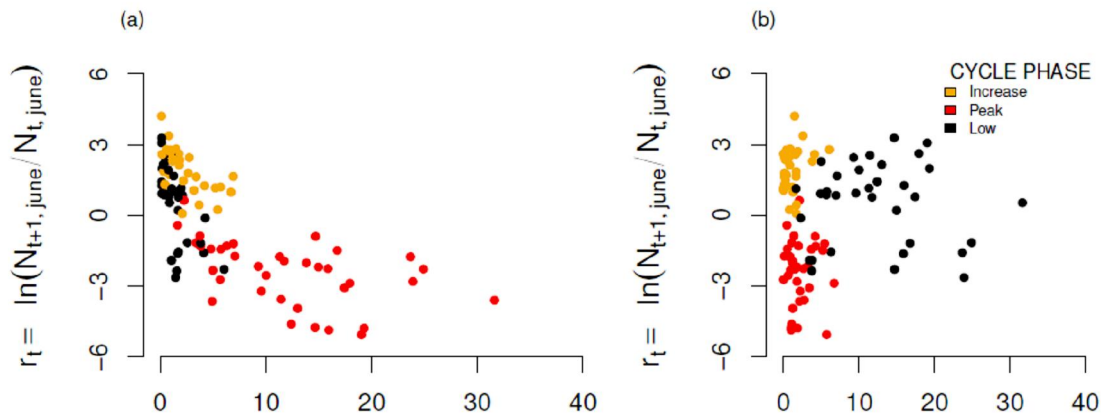
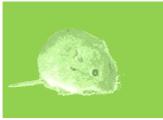


Figure 2: Population growth rates (a) as a function of N_t and (b) as a function of N_{t-1} . Colors as in Figure 1b.

We initially expected a simple low-phase to explain our three year cycles, with inhibition of growth after a peak, i.e. r_t values close to zero when N_{t-1} is large. It appears not to be so simple, as Fig. 2a makes clear that during the low phase, half of PGRs are positive while others are not. What is needed to reproduce the population cycles is made clearer when considering the population dynamics models of the next section.

Fit of nonlinear models for density-dependence on annual PGR data

Analyses with the Hassell model

First, we neglect the influence of cycle phase, and fit a simple discrete-time model to the whole annual PGR dataset (Fig. 3a). Here, the convex set of points in Figs. 2a and 3a suggests to fit a density-dependent model of the Hassell type, i.e. , $N_{t+1} = N_t \exp(r+\epsilon_t) / (1 + N_t/K)^\beta$ where r is the maximum PGR, K a scale factor, β the shape parameter, and $\epsilon_t \sim N(0,\sigma^2)$ a Gaussian noise. Simulations of the model for estimated values are presented in Fig. 3b. Although the simulations do not reproduce all the features of our dataset, they already reproduce correctly the characteristic fast population crashes.

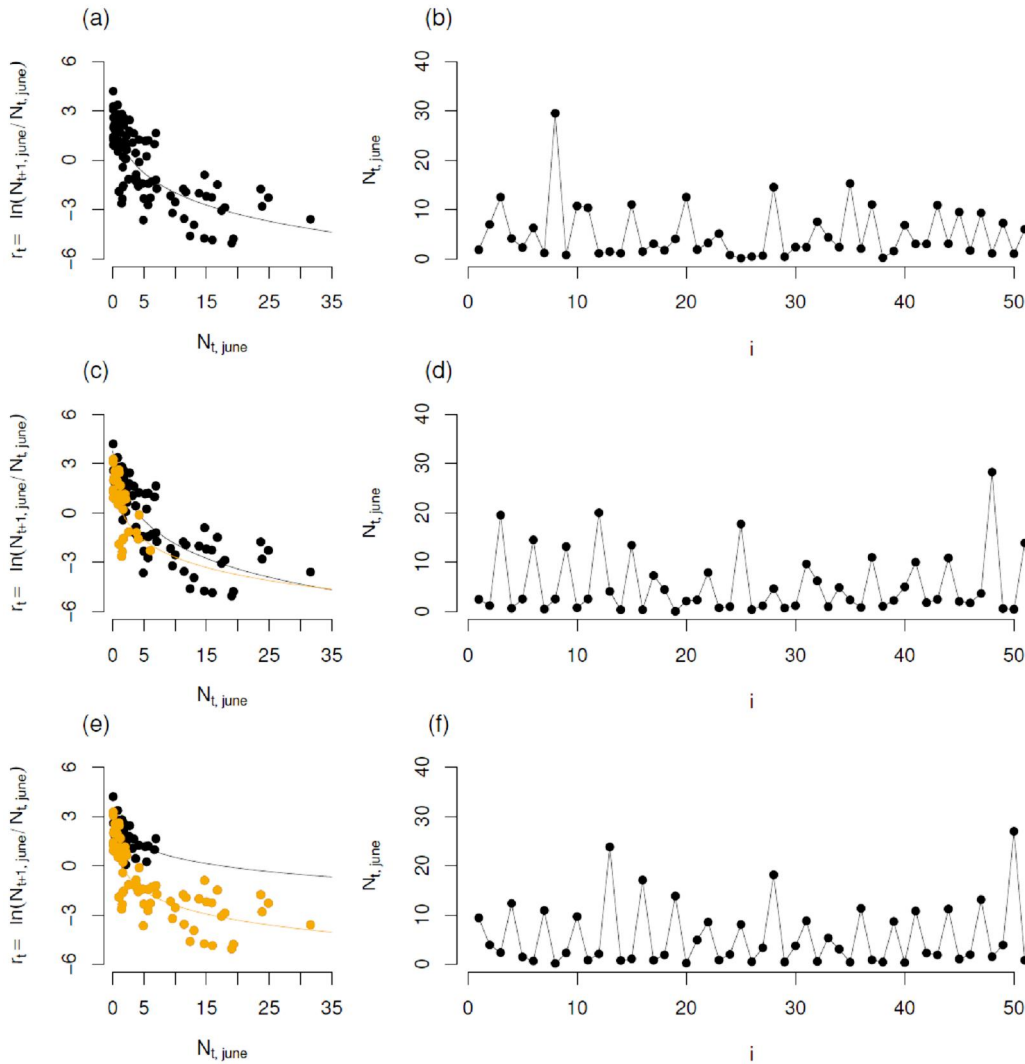


Figure 3: (a) Nonlinear fit of Hassell model on the whole dataset (b) Simulation of the resulting model (including stochasticity). Note that it is possible to obtain several sequences of three year cycles given the level of stochasticity. Parameters [95% confidence intervals in brackets]: $r=2.53[1.80;3.36]$, $\beta=2.08[1.45;3.38]$, $K=1.30[0.40;4.49]$, $\sigma=1.43$ (we used $\sigma=1$ in the simulation - and all others following to compare models - given that this error is overestimated, due to the presence of spatial variance in the data, see Appendix). (c) Nonlinear fit of Hassell model on Increase+Peak data (orange points) and Low (black points) (d) Simulation of the resulting model (including stochasticity). Parameters of Increase+Peak (orange): $r=3.77[2.47;3.94]$, $\beta=2.39[1.69;4.01]$, $K=1.05[0.08;4.90]$, $\sigma=0.71$ ($\sigma=0.5$ in simulation) and in Low phase (red): $r=2.59[1.46;5.72]$, $\beta=1.83[0.91;12.87]$ IC60[1.29;3.19], $K=0.48[0.01;12.35]$ IC60[0.18;1.80], $\sigma=1.322$ ($\sigma=1$ in simulation). (e) Nonlinear fits of Hassell model on Increase data (orange) and Peak+Low (black) (f) Simulation of the resulting model (including stochasticity) - note this one looks consistently (i.e. across replicates) much closer to the observed time series. Parameters Increase phase (blue): $r=3.25[2.49;4.66]$, $\beta=1.05[0.52;9.86]$ IC60[0.74;1.81], $K=0.75[0.00;26.96]$ IC60[0.16;2.62], $\sigma=1.32$ ($\sigma=1$ in simulation) $r=2.77[1.50;5.51]$, $\beta=1.37[1.07;1.94]$, $K=0.22[0.00;1.19]$, $\sigma=1.32$ ($\sigma=1$ in simulation) [note the errors are indeed both equal to 1.32].

Somehow we are still missing the low phase found in empirical cycles, and in the following we present phase-dependent analyses. Note that fitting density-dependent curves on three phases of a three-year cycle would consistently produce three-year cycles, irrespective of the type of density-dependence estimated. This is because a simple ordered sequence of three mean growth rates is

enough to generate a three-year cycles. Thus we separate the PGR data only in two groups.

In a first set of analyses, we separate the years Peak and Increase, from Low years, and fit a density-dependent curve separately on the Low and Peak+Increase phases. In a second step, we group Peak and Low together, and fit a density-dependent curve on the Increase phase separately. We fit here Hassell models that match the data quite well (Fig. 3 c and e, though we also considered other possibilities (such as the Maynard-Smith and Slatkin model , $N_{t+1} = N_t \exp(r+\epsilon_t) / (1 + (N_t/K)^y)$ see next section below).

The first model (Hassel two-phase; IP and L, Fig. 3c,d) corresponds to a low-phase that occurs because growth is inhibited by past peak densities (i.e. effect of current density is weak but effect of one-year delayed density is strong). The second model (I vs PL, Fig. 3 e,f) corresponds in contrast a low-phase occurring because growth only occurs when both current and delayed densities are low. The first model fit (Fig. 3c) shows relatively similar density-dependence curves, and therefore, low improvement in fit due to the phase-dependent analysis of density dependence, with dynamics (Fig. 3d) similar to the uni-phase Hassell model (Fig. 3b). On the other hand, the second set of analyses clearly delineates two types of density-dependence (Fig. 3e) and simulation of the model yields a cycle rather close to the observed dynamics (Fig. 3f, with the same kind of low phase). Fig 3e shows that density-dependence is still strong during the low phase (contrary to our initial expectations); populations that have rebounded from low values after the peak can suffer important density-dependence.

To sum up the model plotted in Fig. 3e, when the population goes low enough, then it can regrow in an exponential manner. Otherwise, if density does not go very low after the peak - which happens sometimes because of stochasticity - then strong direct density-dependence takes the population even lower during the Low phase, which would not happen for similar densities in the “Increase” phase (this is corroborated in our time series data, by visual inspection of Fig. 1a for the first three peaks).

An alternative: Fit of the Maynard-Smith and Slatkin model

Initially we did not find a clear sigmoid pattern of density-dependence in the whole point cloud, thus we favoured the Hassell model to the MSS model, $N_{t+1} = N_t \exp(r+\epsilon_t) / (1 + (N_t/K)^y)$. When fitting the MSS model to the whole dataset however, one realises the residual of sum of squares is rather similar to that of the Hassell model (Table 1), and the fit is quite decent (Fig. 4). The inflection point of this model (that exhibit both concave and convex parts) is just very low, which means the concave part is restricted to very low densities.



We found that a sigmoid model may fit better the Increase+Peak point cloud while a straight line would fit correctly the Low phase, as shown in Fig 4a. According to its residual sum of squares (Table 1), the model performs better than Hassell(Increase+Peak, Low), though it performs more poorly than Hassell(Peak+Low, Increase). However, the precision of estimates (width of 95% confidence intervals) is much higher (Fig. 4). Therefore, this two-phase model (MSS: Increase+Peak, Ricker:Low) appears to be a suitable alternative representation of the population dynamics, with here again, a low phase marked by strong direct density-dependence.

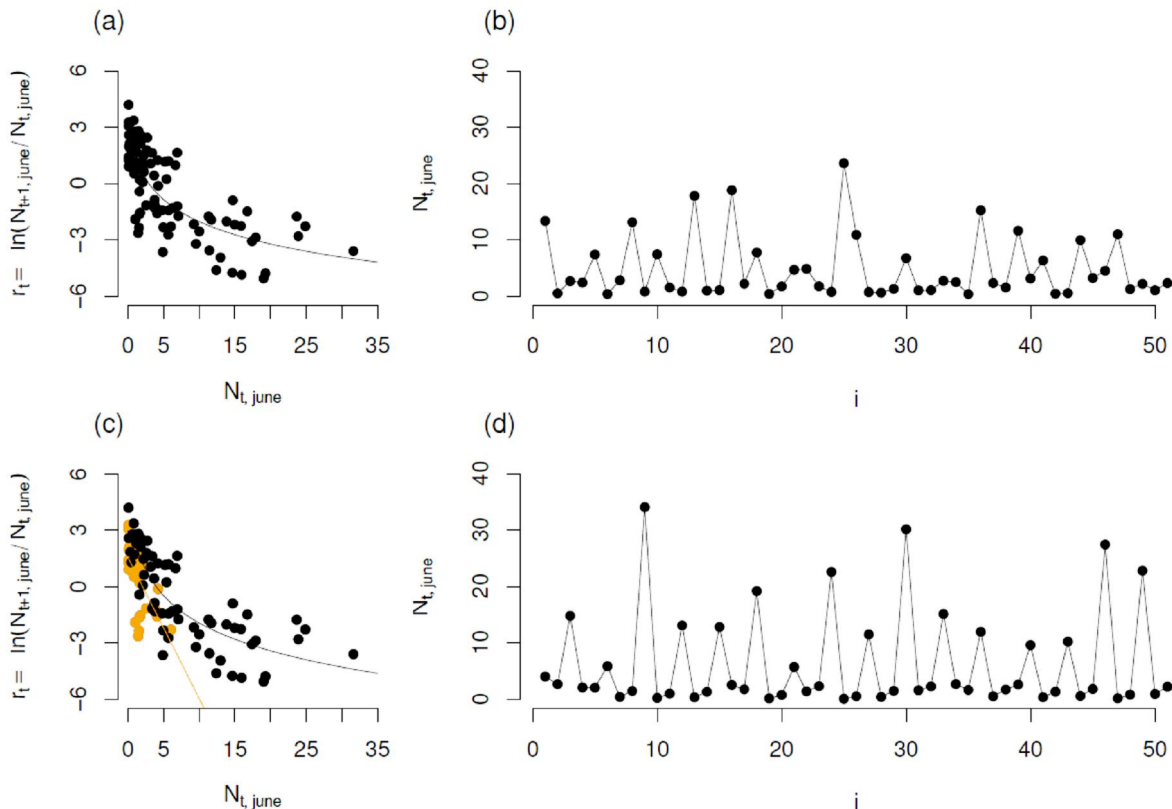


Figure 4: (a) Nonlinear fit of Maynard Smith model on the whole dataset (b) Simulation of the resulting model (including stochasticity). Note that it is possible to obtain several sequences of three year cycles given the level of stochasticity. Parameters: $r= 2.25[1.53; 3.13]$, $\gamma=1.75[1.38; 2.23]$, $K= 0.89[0.31; 1.90]$, $\sigma=1.42$ ($\sigma=1$ in the simulation). (c) Nonlinear fit of Maynard Smith and Ricker mixture model on Increase+Peak data (black points, Maynard-Smith model fitted) and Low (orange points, Ricker model fitted) (d) Simulation of the resulting model (including stochasticity). Parameters of Increase+Peak (black): $r= 3.03[2.04; 4.47]$, $\gamma= 2.16[1.73; 2.68]$, $K=1.01[0.32; 2.09]$, $\sigma= 1.31$ ($\sigma=1$ in simulation) and in Low phase (red): $r= 1.57[0.87; 2.28]$, $\lambda= 0.74[0.43; 1.11]$, $\sigma=1.40$ ($\sigma=1$ in simulation).

Overview of the various model fits based on sum of squared residuals

Comparing sum of squares shows that in terms of fit, MSS and Hassell models are similar (Table 1). We also see that there is a clear improvement when considering two-phase models (with, of course, an increase in the number of parameters).

While the two-phase Hassell(Peak+Low, Increase) provides the clearly best fit, the MSS and Ricker



Mixture on (Increase+Peak, Low) phases provides a nice fit as well, with one less parameter. Hence it looks like both models might provide alternative, but equally good representations of the data. In both cases, the low phase is characterized by a strong direct density-dependence that does not occur during the increase phase.

Model	Hassell		MSS	
	RSS	Parameters	RSS	Parameters
Total (no phase)	202.4	3	202.3	3
<i>Increase</i>	<i>13.8</i>	<i>3</i>		
<i>Peak+Low</i>	<i>99.5</i>	<i>3</i>		
Total (Peak+Low, Increase)	113.3	6		
<i>Increase+Peak</i>	<i>111.8</i>		<i>109.5</i>	<i>3</i>
<i>Low (Ricker function for MSS)</i>	<i>55.9</i>	<i>3</i>	<i>62.7</i> <i>(linear fit)</i>	<i>2</i>
Total (Increase+Peak,Low)	167.7	6	172.2	5

Table 1: Residual sum of squares (RSS) for the various models considered. The sum of squared deviations to the mean is 521, which implies the models explained around 60% of the variability in the data for the uniphase Hassell and MSS models, and up to nearly 80% for the more complex two-phase models. When two phases are considered we evaluate model fit by summing the two residual sums of squares for both phases (in the first column). The best fitting model is the two-phase Hassell(Peak+Low, Increase), but it contains one additional parameter when compared to the combination MSS(Increase+Peak) and Ricker(Low).

Delayed density-dependent and response surface formulation

Phase-dependence can often be framed in terms of delayed density-dependence (Stenseth, 1999, though there are slight differences, see Discussion), and we try here to explain the low-phase using a delayed density-dependent formulation. Based on the phase-dependent analyses of direct density-dependence with the Hassell model, we derived a modified Hassell model including delayed density-dependence of the form

$$N_{t+1} = N_t \exp(r - (aN_{t-1} / (1+bN_t)) + \epsilon_t) / (1 + (N_t/K)^\beta) \quad (1)$$

This model simply expresses that population growth is inhibited during the low phase (a large N_{t-1} combined with a low N_t generates a low numerator). The model fits even more poorly the data than the previous model (see Appendix S4) but with a Maynard-Smith type of density-dependence (Appendix S4) the fit is much better, though simulations do not reproduce very well the observed dynamics.

Another possibility to translate the phase-dependent models in a delayed density-dependent framework is to model explicitly how delayed density N_{t-1} (rather than phase) changes the shape of direct density dependence (as done by Framstad *et al.*, 1997; Stenseth *et al.*, 1998; Stenseth, 1999). Mathematically, this means introducing a function $\psi(N_{t-1})$ weighting both kinds of density dependence functions, with

$$N_{t+1} = N_t (\psi(N_{t-1}) f(N_t) + (1 - \psi(N_{t-1})) g(N_t)) \quad (2)$$

with $f(N_t) = e_1^r / (1 + (N_t / K_1)^\eta)$ and $g(N_t) = \exp(r_2 (1 - N_t / K_2))$ as well as $\psi(N_{t-1}) = 1 / (1 + (N_{t-1} / 5)^\eta)$, where η models the abruptness of the switch between both kinds of density-dependence, and 5 [voles / 100 traps * nights] is the threshold density above which we define a peak.

The corresponding figure is presented in Appendix S4 - the mathematical description is not much improved because ψ is always estimated around 1, thus there is no clear switch between both kinds of density-dependence in the delayed DD representation. This is in contrast to what we see with the phase-dependent representation, which is a simpler way of presenting the data.

Seasonal patterns

The annual pattern of density-dependence is largely driven by June-to-April PGRs (encompassing the important winter season). We know that crashes occur during the real winter season (November to February) from observations and additional winter trapping (Pinot *et al.* in prep). Spring growth rates (April to June) are mostly positive and driven by environmental stochasticity, though direct density-dependence is also present, generating sometimes crashes (Fig 5a).

No delayed density-dependence has really been found in either spring growth rates (Fig 5b), and the phase-dependent pattern of direct density-dependence maintains itself in winter growth rates (Fig 5c).

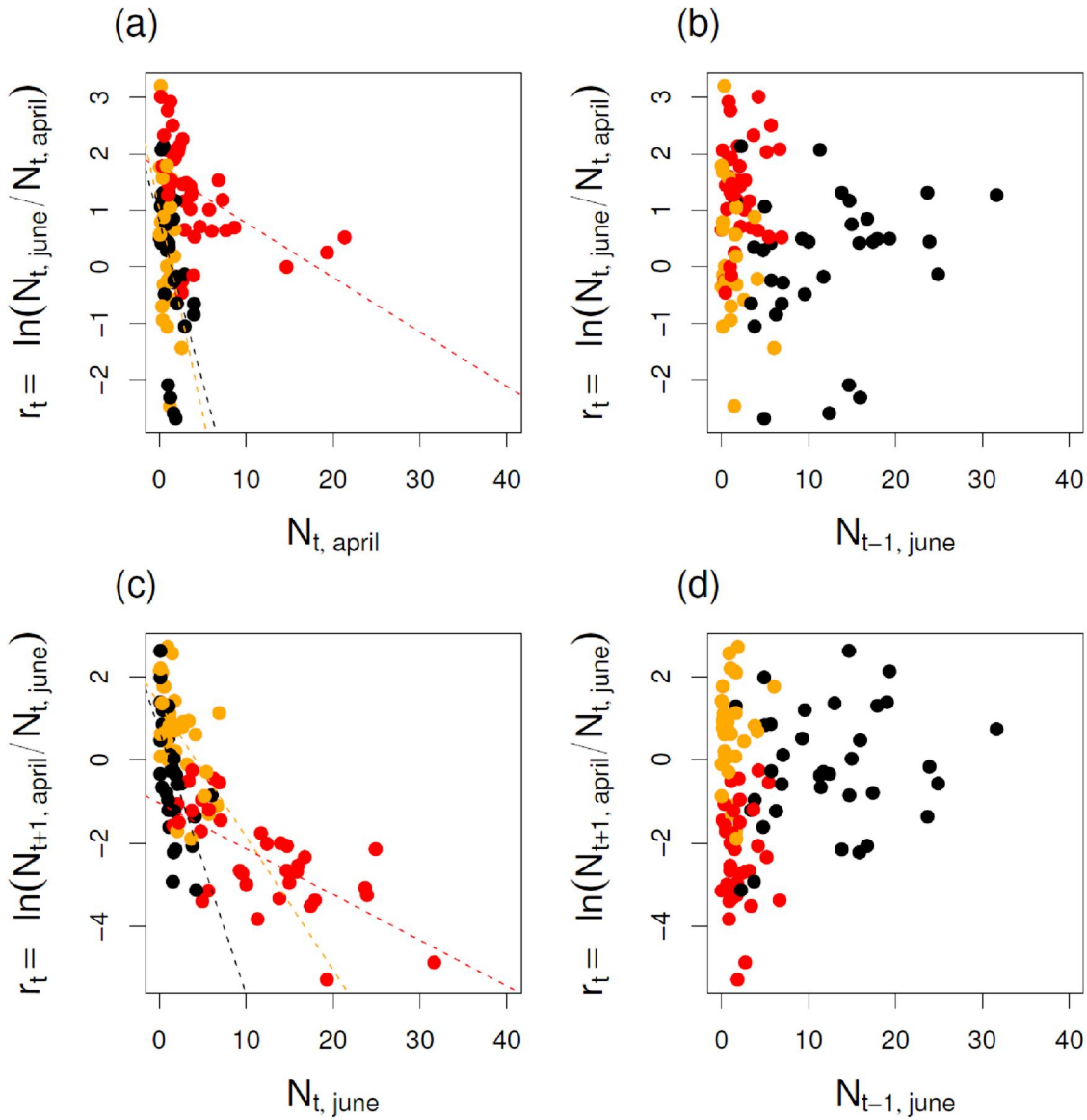


Figure 5: Seasonal growth rates. Direct density-dependence (left panel, c. 25% of explained variability) generating negative spring growth rates seem to occur often, except just before a peak, as the Peak category refers here to the summer density that follows the considered spring. Delayed DD on spring growth rates is absent (right panel, we show here spring growth rates as a function of the density the previous year in June). “Winter” growth rates (June to next April). We recover the same density-dependent pattern as in the annual data (left); and no discernable delayed density-dependence (right). Note that in the left panel, depending on how one combines the red (Peak) set of points with either yellow (Increase) or black (Low) sets, we can fit either a sigmoid (MSS model) or a decreasing power law (Hassell) in the combined dataset.

Log-linear modelling of density-dependence: a problem at low densities

The log-linear AR(1) and AR(2) models, as described in Royama (1992), allow overcompensation to occur in some region of parameter space. The simplest AR(1) model writes $r_t = n_{t+1} - n_t = r_0 + \alpha n_t + \varepsilon_t$, $\varepsilon_t \sim N(0, \sigma^2)$, with $n_t = \ln(N_t)$ $n_t = \ln(N_t)$, or again $N_{t+1} = N_t \exp(r_0 + \alpha n_t + \varepsilon_t)$. Overcompensation occurs whenever $1 + \alpha > 0$ (Ives *et al.*, 2003), and more stable dynamics when $-1 < \alpha < 0$. The AR(2) model, in turn, display cycles of 2 to 4 years when it overcompensates (Royama, 1992), depending on

the value of the delayed DD coefficient. Therefore AR(2) models could describe as well the overcompensation occurring here (see Appendix S5). However, when these models overcompensate, the maximum population growth rate (when $N_t N_t$ tends to zero) is infinite (Fig. 6c), which tends to produce very fast increases (faster than we observe in the dataset, see Appendix S5) and declines in two years rather than one (Appendix S5). This is because in the log-linear AR(2) model, the delayed density-dependence is purely additive, i.e. has the same effect on the population growth rate when current-density is high or low (Appendix S5). For these reasons, we prefer the nonlinear models presented above.

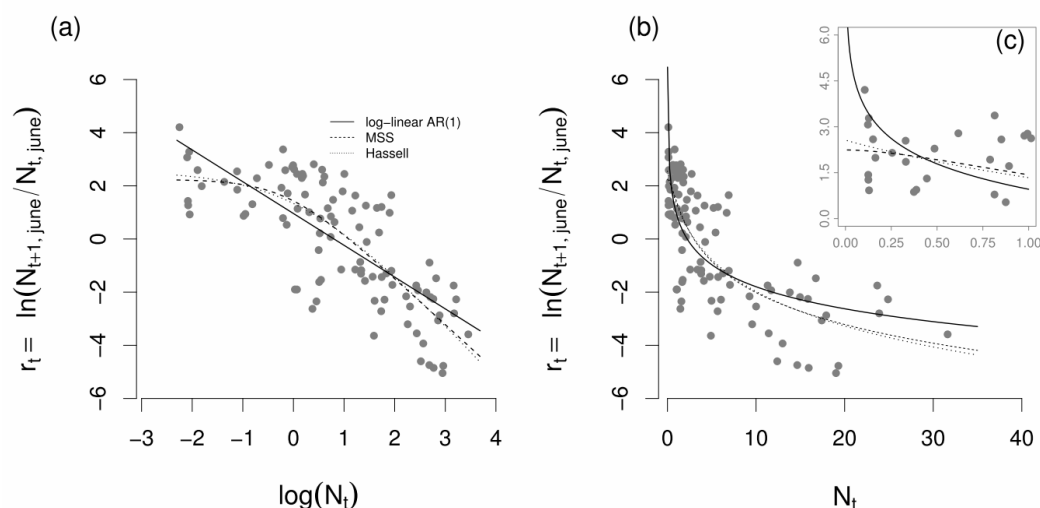


Figure 6: Fit of a log-linear AR(1) model (filled line, $r_0 = 0.92[0.56; 1.27]$, $\alpha = -1.18[-1.39; -0.98]$, $\sigma = 1.48$), and comparison to the models of Hassell (dashed) and MSS (dotted). In (a) the fit is represented in a logarithmic scale, and in (b) in the regular abundance scale. Because it is a bit difficult to see the important differences between log-linear and non-linear models when $N_t \rightarrow 0$, we plotted in (c) a zoom of small N_t values, showing non-linear models allow for more realistic finite values of the maximum growth rate at low densities. The discrepancy of the log-linear fitting at low densities appears in the residuals, and maintains itself when considering AR(2) models.

Discussion

The density-dependent models we fitted are quite robust in terms of both parameter estimates (r in the range 2-3 and β or γ in the range 1.5-2.5) as well as dynamical behaviour (“cycles” of correct observed periodicity and asymmetric shape). The overall pattern that emerges from our analyses is that crashes are generated by overcompensating direct density-dependence. Populations could in theory reach again peak levels in one year (and they did so in 2007) but in most years, after the peak a low phase remains.

This is in contrast to many field and grey-sided vole populations at Northern latitudes, where a stronger delayed DD signature is observed (e.g. Hansen *et al.*, 1999), with delayed DD creating crashes rather than just maintaining lows like here. This is evident from the fact that many Northern

vole populations can sometime stay 2 years (or 3, more rarely) at the peak (e.g. Hansen *et al.*, 1999). These differences between common voles and their more northern cousins lead Turchin (2003) to suggest that common voles have mostly first-order cycles. However, Lambin *et al.* (2006) found delayed DD on the same time series we examine here, using log-linear models, and suggested second-order cycles. One might then wonder what sort of cycles are present in Western France, given differences in process order can point to different cycle-generating mechanisms.

Using more refined non-linear models and an extended dataset, we reconcile the findings of Turchin (2003) and Lambin *et al.* (2006), and show that the reality is somewhere in-between. Though there is a strong first-order signal of overcompensation that produce crashes, there is also an influence of one-year delayed density on annual PGRs that maintains lows (see Appendix S4). We were able to detect the precise role of delayed DD thanks to nonlinear models, because classical log-linear AR(2) models simply cannot differentiate the various role of density-dependence. Our findings therefore echoes warnings of Stenseth (1999) who suggested more attention should be given to the structure of residuals where nonlinearity can be seen. We therefore suggest that the classical log-linear AR(2) model should not be used as an exploration tool for density dependence without proper examination of the residuals, and we might add, simulation of time series obtained with estimated parameters. Any fitted model explaining population cycles should be able to reproduce the sort of cycles observed in the data. Although we developed some models with delayed density-dependence that fitted the data quite well, model simulations favoured phase-dependent models showing more realistic dynamics. That is, delayed density-dependence is actually better described as a phase-dependence of direct density-dependence (see above and Stenseth, 1999).

We believe this is related to the large-scale synchrony present here, which makes phase or past total abundance over a large area more relevant than past local abundance to determine the shape of direct density-dependence. For instance, after a peak year over the entire study area, a sector in which the vole peak is only moderate will be subjected to strong direct density-dependence even though local abundance might not be so high. Previous research on patterns of synchrony across species indicated that spatial synchrony is likely to be maintained at least in part by wide-ranging predators (Carlslake *et al.*, 2011), making such spillover effects across sectors possible. Therefore, here as well we rejoin the suggestions of Stenseth (1999) who favour a phase-dependent description of population dynamics (though we did not use with threshold autoregressive log-linear models, as he and his coauthors did). Interestingly, phase-dependence of density-dependence in meadow voles has also been recently shown by Goswami *et al.* (2011).

There is evidence in some lemming populations (of the *Lemmus* genus) of strong



overcompensation (e.g. in Finse Framstad *et al.*, 1997; Kausrud *et al.*, 2008), with characteristic sharp peaks, and a low phase, generating overall a skewed distribution of abundance values (Turchin *et al.*, 2000). Thus Norwegian and Brown lemmings are prime candidate for similar modelling exercises, and models fitted to populations for Norwegian lemmings show that delayed density-dependence is also maintaining lows rather than creating crashes (Barraquand *et al.*, *in prep*).

In contrast to Ergon *et al.* (2011), we did not find delayed density-dependence on the spring growth rates. Decreased winter survival and reproduction in peak years is the likely culprit for the crashes (given that declines happen in winter here). Though predation is likely to be involved in the synchronization of local vole dynamics, what causes the winter crashes, and therefore the cyclic dynamics, still remains currently unknown. The fact that direct DD, not delayed DD, is creating the crashes points to other causal agents than specialist predators such as mustelids (as already suggested in Lambin *et al.* 2006). Possibilities are parasites, food shortages, or aggregating generalist predators (e.g. birds of prey). Estimates of large vole population densities in winter (e.g. >300 voles per ha) suggests however that generalist predation is unlikely to initiate the crashes (though it might have a role when population densities get lower). This leaves food and parasites, or any interaction of these two factors (as highlighted in Pedersen & Greives, 2008), but more demographic and physiological data need to be collected before any tentative answer is proposed for the puzzling declines of common voles.

Acknowledgements

We thank numerous fieldworkers who participated over the years to the fieldwork, and the program Biodiversa ECOCYLES for funding.



References

- Berryman, A. & Lima, M. (2007). Detecting the order of population dynamics from time series: nonlinearity causes spurious diagnosis. *Ecology*, 88, 2121–2123.
- Boonstra, R., Krebs, C. & Stenseth, N. (1998). Population cycles in small mammals: the problem of explaining the low phase. *Ecology*, 79, 1479–1488.
- Briner, T.; Nentwig, W. & Airoldi, J. Habitat quality of wildflower strips for common voles (*Microtus arvalis*) and its relevance for agriculture Agriculture, ecosystems and environment, 2005, 105, 173-179
- Bryja, J.; Nesvadbova, J.; Heroldova, M.; Janova, E.; Losik, J.; Trebaticka, L. & Tkadlec, E. Common vole (*Microtus arvalis*) population sex ratio: biases and process variation Canadian journal of zoology, 2005, 83, 1391-1399
- Carslake, D., Cornulier, T., Inchausti, P. & Bretagnolle, V. (2011). Spatio-temporal covariation in abundance between the cyclic common vole *Microtus arvalis* and other small mammal prey species. *Ecography*, 34, 327–335.
- Elton, C. Voles, mice and lemmings. Problems in population dynamics. Oxford : Clarendon Press, 1942, 496p
- Ergon, T., Ergon, R., Begon, M., Telfer, S. & Lambin, X. (2011). Delayed density-dependent onset of spring reproduction in a fluctuating population of field voles. *Oikos*, 120, 934–940.
- Framstad, E., Stenseth, N., Bjørnstad, O. & Falck, W. (1997). Limit cycles in norwegian lemmings: tensions between phase-dependence and density-dependence. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264, 31.
- Ginzburg, L. & Inchausti, P. (1997). Asymmetry of population cycles: Abundance-growth representation of hidden causes of ecological dynamics. *Oikos*, 80, 435–447.
- Goswami, V., Getz, L., Hostetler, J., Ozgul, A. & Oli, M. (2011). Synergistic influences of phase, density, and climatic variation on the dynamics of fluctuating populations. *Ecology*, 92, 1680–1690.
- Grenfell, B., Price, O., Albon, S. & Clutton-Brock, T. (1992). Overcompensation and population cycles in an ungulate. *Nature*, 355, 823–826.
- Hansen, T., Stenseth, N. & Henttonen, H. (1999). Multiannual vole cycles and population regulation during long winters: An analysis of seasonal density dependence. *The American Naturalist*, 154, 129–139.
- Hanski, I., Hansson, L. & Henttonen, H. (1991). Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *Journal of Animal Ecology*, 60, 353–367.
- Hanski, I., Henttonen, H., Korpimäki, E., Oksanen, L. & Turchin, P. (2001). Small-rodent dynamics and predation. *Ecology*, 82, 1505–1520.
- Higgins, K., Hastings, A., Sarvela, J. & Botsford, L. (1997). Stochastic dynamics and deterministic skeletons: population behavior of dungeness crab. *Science*, 276, 1431–1435.
- Ims, R., Yoccoz, N. & Killengreen, S. (2011). Determinants of lemming outbreaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 1970–1974.
- Ives, A., Dennis, B., Cottingham, K. & Carpenter, S. (2003). Estimating community stability and ecological interactions from time-series data. *Ecological Monographs*, 73, 301–330.
- Jacob, J. & Hempel, N. Effects of farming practices on spatial behaviour of common voles Journal of Ethology, 2003, 21, 45-50

Jacob, J. & Tkadlec, E. IRRI : Singleton, G.; Belmain, S.; Brown, P. & Hardy, B. (ed.) Rodent outbreaks in Europe: dynamics and damage in Rodent Outbreaks : Ecology and impacts 2010

Janova Eva; Heroldova Marta; Konecny Adam; et al. Traditional and diversified crops in South Moravia (Czech Republic): Habitat preferences of common vole and mice species *Mammalian Biology*, 76, 5, 570-576, 2011

Kausrud, K., Mysterud, A., Steen, H., Vik, J., Østbye, E., Cazelles, B., Framstad, E., Eikeset, A., Mysterud, I., Solhøy, T. *et al.* (2008). Linking climate change to lemming cycles. *Nature*, 456, 93–97.

Lambin, X., Bretagnolle, V. & Yoccoz, N. (2006). Vole population cycles in northern and southern Europe: Is there a need for different explanations for single pattern? *Journal of Animal Ecology*, 75, 340–349.

Lindström, J., Kokko, H., Ranta, E. & Lindén, H. (1999). Density dependence and the response surface methodology. *Oikos*, pp. 40–52.

Mackin-Rosalka, R. & Nabablo, L. Geographical variation in cyclic periodicity and synchrony in the common vole, *Microtus arvalis*. *Oikos*, 1990, 59, 343-348

May, R. (1974). Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science*, 186, 645–647.

Nisbet, R. & Gurney, W. (1982). *Modelling fluctuating populations*. John Wiley & Sons.

Pedersen, A. & Greives, T. (2008). The interaction of parasites and resources cause crashes in a wild mouse population. *Journal of Animal Ecology*, 77, 370–377.

Polansky, L., De Valpine, P., Lloyd-Smith, J. & Getz, W. (2009). Likelihood ridges and multimodality in population growth rate models. *Ecology*, 90, 2313–2320.

Polansky, L., de Valpine, P., Lloyd-Smith, J. & Getz, W. (2008). Parameter estimation in a generalized discrete-time model of density dependence. *Theoretical Ecology*, 1, 221–229.

Ranta, E., Lundberg, P. & Kaitala, V. (2006). *Ecology of Populations*. Cambridge University Press.

Royama, T. (1992). *Analytical population dynamics*. vol. 10. Kluwer Academic Print on Demand.

Salamolard, M.; Butet, A.; Leroux, A. & Bretagnolle, V. Responses of an avian predator to variations in prey density at a temperate latitude *ECOLOGY*, 2000, 81, 2428-2441

Smith, M., White, A., Lambin, X., Sherratt, J. & Begon, M. (2006). Delayed density-dependent season length alone can lead to rodent population cycles. *The American naturalist*, 167, 695.

Spitz, F. (1977) Le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*[Pallas]) en Europe. *Bulletin of the OEP*, 7, 165–175.

Steen, H. & Haydon, D. (2000). Can population growth rates vary with the spatial scale at which they are measured? *Journal of animal ecology*, 69, 659–671.

Stenseth, N. (1999). Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world. *Oikos*, 87, 427–461.

Stenseth, N., Bjornstad, O. & Falck, W. (1996). Is spacing behaviour coupled with predation causing the microtine density cycle? A synthesis of current process-oriented and pattern-oriented studies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263, 1423–1435.

Stenseth, N., Chan, K., Framstad, E. & Tong, H. (1998). Phase-and density-dependent population dynamics in norwegian lemmings: interaction between deterministic and stochastic processes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265, 1957.

Stenseth, N., Viljugrein, H., Saitoh, T., Hansen, T., Kittilsen, M., Bølviken, E. & Glöckner, F. (2003). Seasonality, density dependence, and population cycles in hokkaido voles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 11478.



Tkadlec, E. & Stenseth, N. A new geographical gradient in vole population dynamics *Proceedings of the royal society of london series B - Biological sciences*, 2001, 268, 1547-1552

Turchin, P. (2003). *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis (MPB-35)*. Princeton University Press, Princeton, USA.

Turchin, P., Oksanen, L., Ekerholm, P., Oksanen, T. & Henttonen, H. (2000). Are lemmings prey or predators? *Nature*, 405, 562–565.

Turchin, P. & Ostfeld, R. (1997). Effects of density and season on the population rate of change in the meadow vole. *Oikos*, 78, 355–361.

Reproduction & Survie

selon les phases du cycle

La reproduction tout au long du cycle



Contexte de l'étude

Ces travaux visent à comprendre sur quel(s) trait(s) démographique(s) (survie, reproduction, dispersion) s'applique la densité dépendance que nous avons détectée dans le chapitre précédent. L'intérêt d'une telle étude est de nous renseigner sur les causes ultimes des cycles. Etant donné l'échelle à laquelle les cycles sont synchrones, des déplacements de populations ne sont pas envisageables pour expliquer des changements de taille de population aussi importants. Les deux traits démographiques candidats pour nos recherches sont donc la reproduction et la survie.

Dans un premier travail, nous avons cherché à savoir comment la reproduction était modifiée tout au long du cycle. Pour ce faire, nous avons analysé statistiquement les données de reproduction collectées lors des 17 années de suivi de la série temporelle du Val et Plaine de Sèvre. Sachant que nos cycles sont observés dans un environnement saisonnier et que la saisonnalité a un fort impact sur la reproduction des animaux, il a été nécessaire d'intégrer la variabilité de l'environnement dans nos analyses afin de bien comprendre le système. Le cadre de cette étude est donc de comprendre l'interaction entre la reproduction, la densité et la saisonnalité de l'environnement. Elle permet également de mieux comprendre le lien entre l'environnement et la productivité du campagnol des champs et donc, *in fine*, le lien entre son environnement et sa dynamique de population. Nous avons utilisé des données satellitaires pour qualifier la variabilité de l'environnement et nous nous sommes donc inscrits dans une dynamique nouvelle, consistant à analyser des données collectées à large échelle pour expliquer des phénomènes locaux.

L'article scientifique présenté ci-après sera très prochainement re-soumis chez *plos-one*. Il a déjà été rejeté par la revue *Oecologia* en raison de l'inadéquation de notre type de piégeage avec l'éthique de la revue.

5.1. La reproduction tout au long du cycle

The interplay between seasonality and density: consequences for female breeding decisions in a small cyclic herbivore

Pinot Adrien¹, Gauffre Bertrand¹, Cornulier Thomas² and Bretagnolle Vincent¹

1- Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), 79360, Villiers-en-Bois, corresponding author:
pinot.adrien@live.fr

2- Institute of Biological and Environmental Sciences, University of Aberdeen, Zoology building, Tillydrone Avenue, Aberdeen AB24 2TZ, UK

ABSTRACT:

Cyclic rodent population dynamics are subjected to both intrinsic regulatory processes such as density-dependence and extrinsic environmental forcing. Among extrinsic factors, seasonal environmental variation is known to facilitate cycles. In rodents, these processes have been studied mostly independently and their relative importance for population dynamics is poorly known. Here we performed a detailed analysis of common vole reproduction in a cyclic population using a spatially extensive dataset over 17 years in central-western France. Environmental seasonality was the main source of variation in common vole reproduction. Additionally, non-seasonal inter-annual variation in the environment explained a smaller part of the variance in reproduction in spring and summer whereas the effect of density-dependence was only found in autumn and winter. In particular, we detected a strong impact of NDVI (interpreted as a proxy of available food resources) on vole fecundity during the breeding season (spring and summer), with low vegetation productivity being able to bring vole reproduction nearly to a halt. In contrast, during autumn and winter, vole reproduction was mainly shaped by intrinsic factors, with only larger and fatter females being able to reproduce. The effect of density on reproduction was relatively small, mediated by direct negative effects on the proportion of breeders during the autumn and winter during outbreak years and by delayed effect on litter size the following year.

KEY WORDS: seasonality, population cycles, common vole, density-dependence, fecundity



Introduction

Demographic rates (immigration, emigration, birth and death) depend on density-independent (i.e. environmental factors) as well as density-dependent processes, which ultimately cause changes in population size (Clutton-Brock et al. 1987). On one hand, particularly at temperate and polar latitudes, the environment follows seasonal fluctuations in climate and day length which restrict the primary production of ecosystems. For animals, this seasonality of environment constrains reproduction both in the timing (Prendergast 2005) and duration of the breeding season (Tkadlec 2000). Indeed, variation in day length has been found to have a major impact on several life history traits related to breeding (for a review, see Prendergast 2005). However, population dynamics of herbivores are also severely impacted by food availability (Coulson et al. 2000, Ozgul et al. 2004, Hone and Clutton Brock, 2007). This is particularly true for rodents, which are small species with high fecundity rates, and are therefore highly sensitive to changes in food availability, notably through the regulation of reproduction. Food quality and quantity have been shown to improve rodent sexual maturation (Bujalska 1975, Desy & Thompson 1983), and to increase the length of the breeding season (Saitoh 1989), the fraction of the population breeding (Saitoh 1989, Desy & Thompson 1983) and the litter size (Batzli, 1986). On the other hand, density may act negatively on reproduction when population size approaches or overtakes the carrying capacity (e.g. Turchin 1995, Newton 1998), through an increase in competition (interference or resource depletion - Krause and Ruxton 2002).

The role of density is particularly important in cyclic populations (Hornfeld 1994, Agrell et al. 1995, Turchin 2002), and reproduction is known to vary with the phase of the cycle (e.g. Osfeld et al., 1993, Norrdahl and Korpimaki, 2002, Ergon et al. 2010). Density dependence of reproduction rates is actually suspected to play a leading role in the crash phase, at least as observed in some cyclic systems (Mallory et al. 1981, Ergon et al. 2011) and predicted mathematically (Smith et al. 2006). Indeed, Smith et al. (2006) and Ergon et al. (2011) suggested that a delayed density-dependent effect in the timing of the onset of breeding was sufficient to generate population cycles in the field vole *Microtus agrestis* in the UK. Conversely, density-independent factors have been much less studied in cyclic systems, despite the fact that most cyclic rodent populations are found in highly seasonal environments (e.g., Korpimaki 2004). Even fewer studies have investigated simultaneously the density-dependent and density independent influences on cyclic dynamics (but see Aars and Ims, 2002, Inchausti et al. 2009). Such studies are warranted since it may be predicted

that taking into account major effects first (e.g. adaptation to a seasonal environment) will allow a better statistical detection of effects smaller in magnitude, such as density dependence.

Several studies have separately investigated the intrinsic and extrinsic population processes in the common vole (*Microtus arvalis*), but their combined effect on the population dynamics are poorly understood. This vole is well known for its episodic plagues (Elton 1942, Jacob and Tkadlec 2010), and exhibits cyclic dynamics in many parts of Europe (Mackin-Rosalka and Nabablo 1990, Tkadlec and Stenseth 2001, Lambin et al. 2006, Jacob and Tkadlec 2010). Locally, densities of up to 2000 individuals per hectare have been described (Spitz 1977, Salamolard et al. 2000) and at such densities, negative density dependence is expected to occur. Furthermore, other intrinsic factors, such as kinship (Dolby 2009), weight (Balaz 2010) or age (Martinet and Spitz 1971, Tkadlec and Zejda 1995), have been demonstrated to impact reproduction. The common vole is also a seasonal breeder with a higher percentage of breeders and larger litter size in spring and summer than in winter (Delost 1955, Bernard 1946, Martinet 1967). Several environmental parameters are known to affect breeding, such as photoperiod (Martinet 1963, 1966a, Martinet and Meunier 1969), temperature (Dakotse and Martinet 1977, Simons et al. 2011) and food quality (Martinet and Meunier 1969).

In a previous study of common voles in central-western France, Inchausti et al. (2009) showed that the life history traits related to reproduction were not regulated by direct density dependent processes, though a slight negative delayed density effect was observed on litter size and the proportion of breeders, particularly in the spring following a year of peak densities. However, this study focused on a restricted part of the year (April to June) and took into account only intrinsic factors in the analysis. Using the same data set (now extended to 17 years), we here perform a more detailed analysis taking into account the seasonal environment (i.e. intra-annual variation in day length, temperature and an index of plant productivity) as well as its interaction with density. We expect a strong seasonal pattern of reproduction due to the predictable seasonality of extrinsic variables but, in addition, we predict that inter-annual variability in the environment will impact the reproduction rate (using anomalies around the average seasonal pattern as proxies for season “quality”). We take advantage of the considerable variation in density along the vole cycle to analyse the extent to which the timing of the onset and end of the breeding season result from an interaction between seasonal effect and density (see Smith et al. 2006 and Ergon et al. 2011 for studies conducted on the close relative *M. agrestis*). Our aims are therefore i) to assess accurately the role of environmental variability on reproduction, by segregating the predictable part of seasonality (mean multi-annual pattern) from the inter-annual deviation from the mean (i.e., season quality); ii) to analyse the balance between extrinsic and intrinsic factors in regulating reproductive output and identify which regulating factor is most restrictive, and iii) to empirically test the existence of a

delayed density-dependent shortening of the breeding season predicted by Smith et al. (2006)'s hypothesis of vole cycles.



Material & Methods

Study area & Vole sampling

Trapping was conducted in the “Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre” study site (Fig. 1, see also www.zaplainevaldesevre.fr/) located in western France (46°2’N, 0°4’W) and covering 450 km² of intensive agricultural landscape. Land use is dominated by winter cereals (42.03%), sunflower & maize (22.22%), rapeseed (8.88%), grassland (8.36%) and alfalfa (4.74%; all data from 2011). From 1995 to 2011, the area devoted to perennial crops (alfalfa, grassland and ray-grass) has decreased slightly from 18% to 15%.

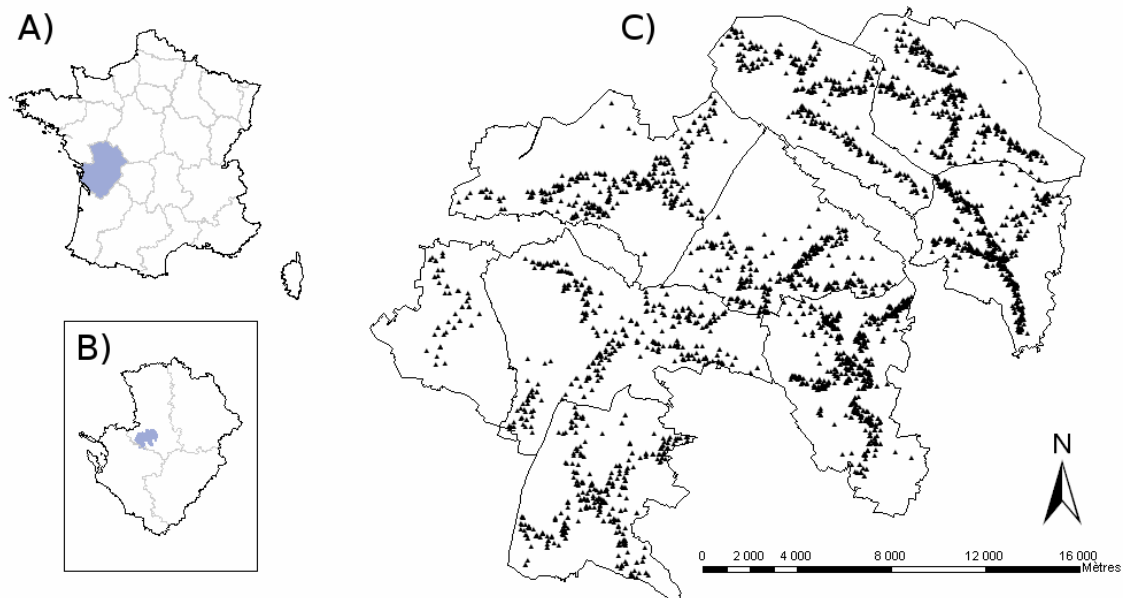


Figure 8 : Location of (a) the Poitou-Charentes region within France, (b) the study area within Poitou-Charentes, and (c) the sectors and trapped fields (black triangles) within the study area.

The sampling of common vole populations was carried out during one, or two-week long trapping sessions from April 1995 to April 2011. A total of 5620 agricultural plots were sampled, with about half the sampling effort concentrated in April and June. Sampling was restricted to April and June until 1999, after which additional trapping sessions were performed, less regularly, in every month except January (representing 47% of trapped agricultural plots). The trap lines were set for 24 h and consisted of a 100-m transect with 51 unbaited single capture live traps spaced every 2 m, following a standardized protocol developed by Spitz (1974). Nine sectors of similar size were defined for logistical convenience. In each sector, 10 plots were selected in a regular design along a transect crossing the sector (see Fig. 1), sampling all the major crop types (but over-sampling alfalfa and grassland relative to their availability in the landscape).

The common vole was the main species trapped, accounting for 46% of the catches (3419 males, 2990 females and 1309 individuals of unidentified sex). Living animals were weighed (Pesola spring balance, 0.5g precision) and their sex determined in the field before being released. Dead animals (61.4%) were autopsied, recording their body size (total length from nose to tail tip) and number of embryos.

Vole abundance and individual data

At the trap line scale, an abundance index was expressed as the number of voles caught per 100 trap-nights (Lambin et al. 2006). At the sector and study area scales (Fig. 1), we first averaged trapping indices per crop type then calculated a large-scale index by averaging densities across crop types (Inchausti et al. 2009). We used the large-scale index of June trapping session to provide a yearly index of large-scale density, because this session is constant along the time series and exhibits the highest amplitude of density fluctuation (Inchausti et al. 2009).

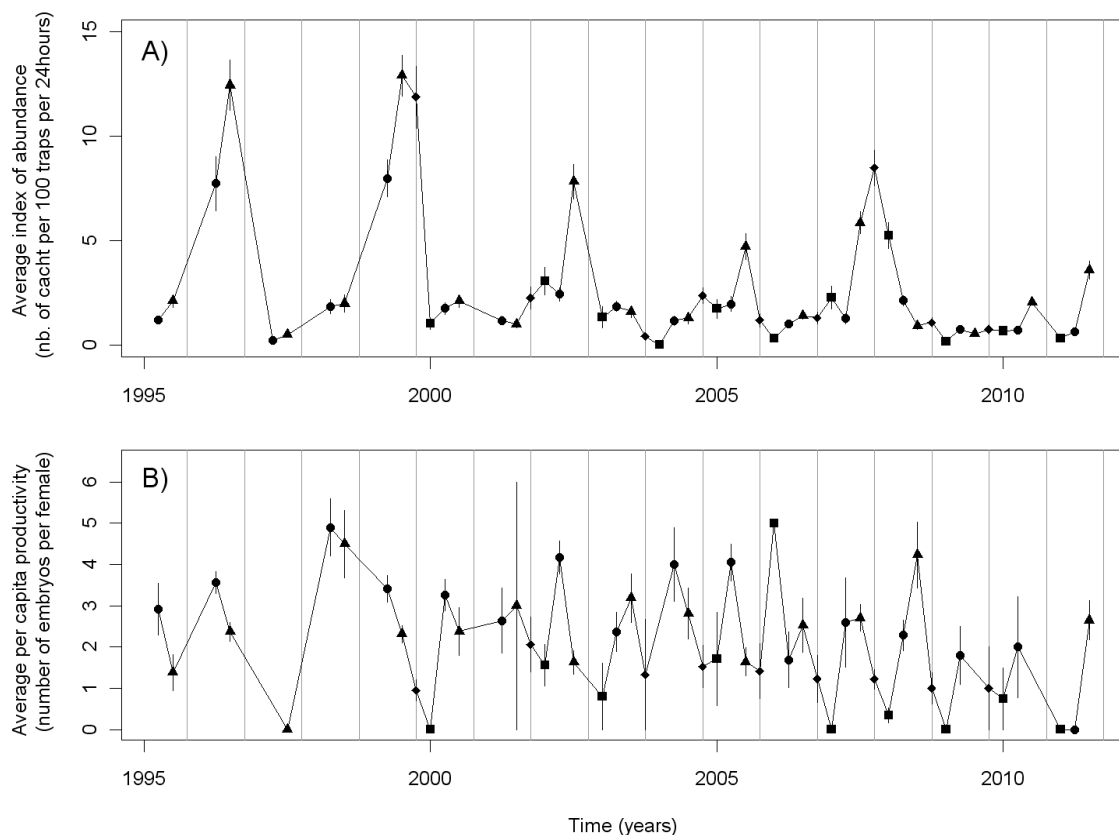
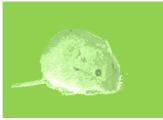


Figure 9 : Times series of common vole abundance (A) and common vole female per capita productivity (B) calculated at the study area level for each season. Seasons are defined as Spring (circles; 16th February-15th May), Summer (triangles; 16th May-15th August), Autumn (diamonds; 16th August-15th November_ and Winter (squares; 16th November-15th February). Grey vertical lines represent the middle of autumn each year.

We only considered individual reproduction parameters in autopsied females, since the estimation of testis size in males can vary between observers. Between 1995 and 2011, 1629 females were autopsied. We used two parameters; the presence of embryos (binary variable) and the number of embryos (quantitative variable). It should be noted that embryos become visible to the naked eye only at 10 days of age (estimates based on the weight of embryos at birth (Lelouarn and

Quéré 2003), exponential growth of rodent embryos (in mice, Mu et al. 2008) and the 21 day gestation period in the common vole (Lelouarn and Quéré 2003)). Thus, the number of pregnant females was underestimated due to these early stages of pregnancy being undetected. Although this bias has no reason to vary with density or environmental parameters, we discuss its possible consequences for our conclusions. In our models, we used the estimated conception date, which was 16 days (the median gestation in detectably pregnant females) before the date of trapping. The estimation of conception date was essential in our analyses to synchronize environmental data with the date of breeding decision, assuming no embryo resorption.



Body length is considered a good proxy of individual age in voles (Spitz 1963). We calculated body condition scores for each animal as the residuals from a linear model (Gaussian errors with identity link) of $\log(\text{body mass})$ against the body length and the number of embryos (see Appendix 1).

Environmental data

We considered several environmental variables to explain variations in reproduction parameters. Day length was calculated at the centre of the study area (using R package *Adehabitat*) for each conception date. To differentiate spring and autumn days with similar day lengths but different trajectories, a trend index was also calculated as the change in day length over the past seven days. Food availability was approximated at large scale by the satellite-derived Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), which gives a proxy of plant productivity (Pettorelli et al. 2006, for time series compilation, see annex 2).. Daily temperature data collected at Niort Météo-France station (located within the study area) were used to calculate the average, maximum and minimum temperature of each conception date.

Environmental data were separated into two distinct categories, representing the intra-annual seasonal variability (seasonal change) on the one hand, and inter-annual variability (a proxy of season quality) on the other hand. The first set included six environmental variables exhibiting high seasonality (day length, the rate of day length change, NDVI, daily average, maximum and minimum temperatures). The variables were smoothed (with a spline function of the Julian date) using a generalized additive model (package *mgcv*) to extract their average seasonal pattern across all years (for the degree of smoothness selection, see annex 3). Since the seasonal pattern of the 6 variables were highly correlated (annex 3), we used a PCA to summarize the information in two uncorrelated axes, summarizing 98.9% of the total variance (74.8% component 1 and 24.1% component 2, for further details, see annex 3). The first component was mainly explained by temperature (minimum, maximum and average daily value), day length, and NDVI to a lesser extent. The second component

was predominantly explained by day length change and NDVI to a lesser extent (annex 3). Environmental conditions at each trapping session were then expressed in terms of these two principal components.

The inter-annual variability was only calculated for the three temperature metrics (mean, minimum, maximum daily temperature) and the NDVI, since patterns of day length are essentially invariable between years. It was calculated as the difference between the variable's actual value and the seasonal average value fitted by the spline model. The anomalies were calculated for different time lags before conception date because we had no *a priori* hypothesis about the lag with which environmental variation affects female breeding decisions. Combinations tested were 1st, 2nd, 3rd, 4th, 1st+2nd, 1st+2nd+3rd, 1st+2nd+3rd+4th, 2nd+3rd+4th, 3rd+4th previous weeks. Land use was recorded in every trapped field, and was coded into 5 different classes (grass meadows, alfalfa, cereals, rapeseed, and other summer crops: see Inchausti et. al. 2009).

Modelling vole reproduction

All statistical analyses were computed with R software (R Development Core Team 2009). To describe the pattern of engagement in reproduction and of individual reproductive effort along the time series, we calculated the linear regression between the fraction of pregnant females and the average number of embryos per litter (without zeros) in each trapping session (80 trapping sessions were included in this analysis because 11 of the 91 sessions had no reproductive females). To compare their variance along the year, we used these trapping session averages to calculate a coefficient of variation (standard deviation / mean) for the litter size and the proportion of breeders.

We modelled the number of embryos (including zero values) per female using a zero-inflated Poisson (ZIP) generalized linear model (package `pscl`) segmented into two different parts: 1) the probability of being pregnant (i.e. the probability of observing embryos), parameterized with a binomial distribution and a logit link and 2) the number of embryos, parameterized with a Poisson distribution and a log link. Explanatory variables may act on one or both variables. Explanatory variables were independently added to the two parts of the model and selected by AIC, following a bidirectional stepwise selection.

Explanatory variables were the two axes of the PCA of seasonal environmental variation, body length, body condition, non-seasonal components of temperature and vegetation productivity, crop type and current and past vole abundance. The three types of vole abundance indices (the trap line scale being the local density estimate, the sector scale, and the study area scale) were tested in the model one after the other to select the one having the greatest explanatory power. Similarly, each of the candidate lagged measures of temperature and NDVI was included in turn, and the set with the

greatest explanatory power selected and this was done after the best lagged density was selected. We used the June vole abundance index of the previous year for a delayed abundance index at a large scale. We tested for interactions of the two PCA axes with each other and with all the other variables, because we expected seasonal differences in the other variables' effects, and also between body condition and body length.



Results

Seasonal pattern in female productivity

The presence and number of embryos showed a similar pattern of seasonal (appendix 4, fig. 1) variation with higher values in spring and summer. The two seasonal patterns were highly correlated ($N= 80$, $T= 3.153$, slope = 0.089, p -value = 0.002, $r^2 = 0.34$) but the probability of being pregnant exhibited a higher amplitude of seasonality and had a higher coefficient of variation (0.497 versus 0.186).

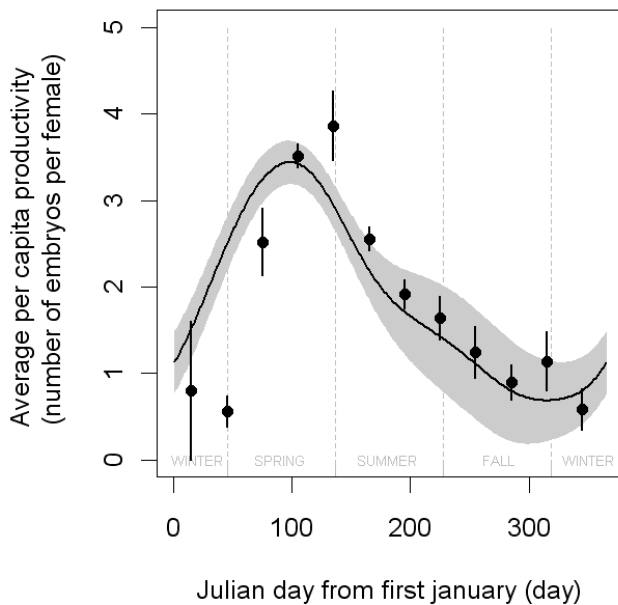
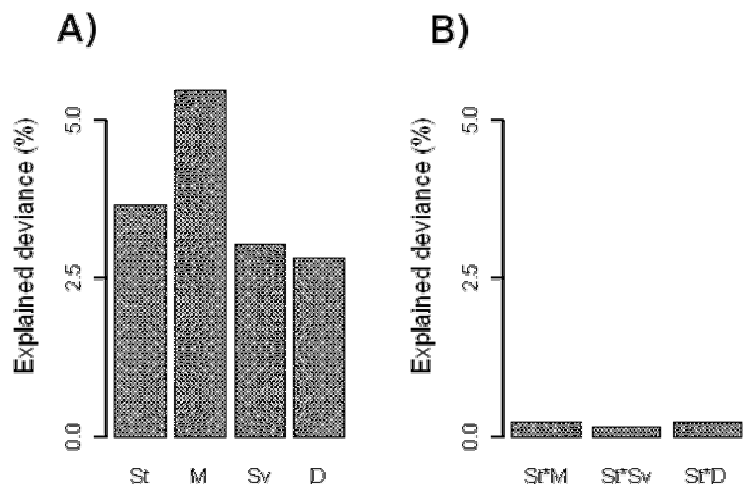


Figure 10 : Seasonal pattern of common vole reproduction as a function of Julian date (1= 1st January). The monthly average per capita embryo production (circles, shown with standard errors) is calculated from field data. For the prediction (solid line with shaded area indicating the 95% confidence interval), only the seasonal component of the environment (the two components from the PCA summarizing 98.9% of the environment seasonality) was allowed to vary with Julian date. All other explanatory variables (size, body condition, abundance, plant productivity anomalies) were fixed at their mean value. Also the seasonal pattern of common vole reproduction is well explained by the seasonal variation of environment.

Figure 3 : Deviance explained by the best Zero Inflated Poisson model of common vole productivity. Deviance is summarized (a) by clusters of explanatory variables and (b) by interactions between these clusters. St: Seasonal environmental trend (the two axes of the PCA representing annual seasonality of day length, day length trend, temperatures and plant productivity), M: Morphological characteristics (body condition and size), Sv: Environmental variability around the seasonal trend (plant productivity anomalies) and D: Past and current vole densities



5.1

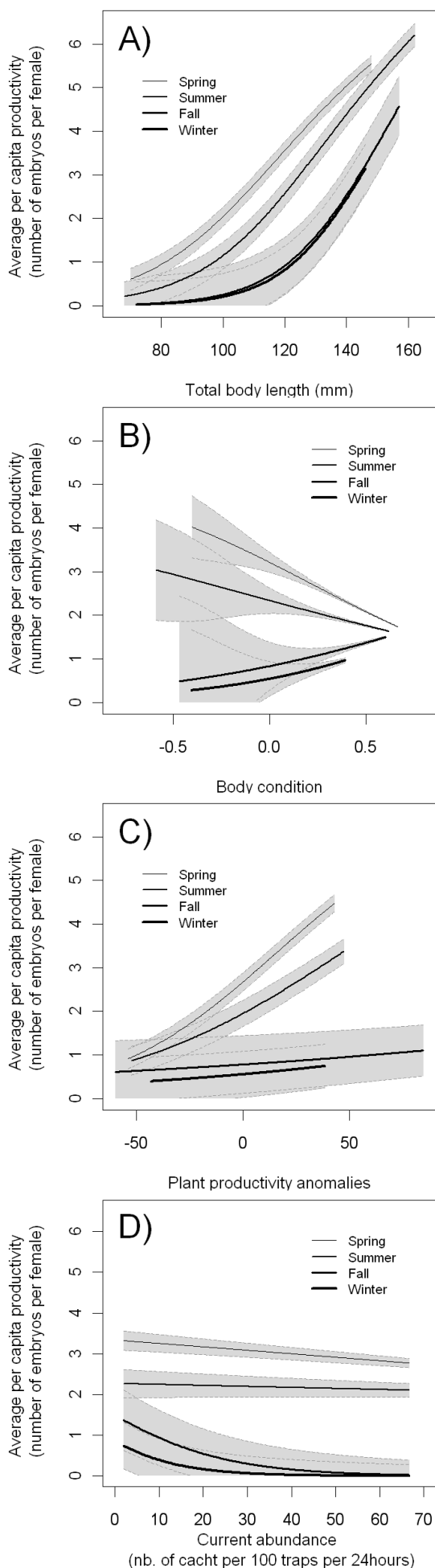


Figure 5: Average per capita production of embryos in relation to (a) body length, (b) body condition, (c) plant productivity anomalies and (d) current abundance at field plot scale for 4 different seasons (Spring: 16th February-15th May, Summer: 16th May-15th August, Autumn: 16th August-15th November and Winter: 16th November-15th February). For each panel, only the variable on the X-axis changes; the other variables are held constant at their mean value for the season. Confidence intervals are standard errors of the average estimation.

Environmental and density effects

The best ZIP model explained 16.34% of the total deviance, and included one intercept, 6 main effects and 6 interactions in predicting the probability of being pregnant and one intercept, 4 main effects and 1 interaction in predicting the litter size (Table 1). Components one and two of the seasonality PCA, body length, body condition, NDVI, current local density and past June density were selected in the best model (Table 1), but crop type and temperature were not.

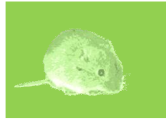
Environmental variability – seasonal trends

We found a significant effect of both PCA components, in addition to the interaction between them, together explaining 3.66% of the deviance of female productivity (fig. 3a). These two components and their interaction were correlated with the quick rise of productivity during spring, a maximum during the beginning of summer followed by a decrease until winter (fig. 4).

Individual morphological characteristics

Body length, body condition and their interaction explained 5.49% of the total deviance in female fecundity (number of embryos, fig. 3a). The body

length of females had a large positive impact on the probability of reproduction and litter size in spring and summer (fig. 5a), with a significant interaction with the second component of the PCA (fig. 3b). For a given size, females produced more embryos during spring and summer than in autumn and winter. Under a size of 100 mm, females did not reproduce during autumn and winter. Body condition had a milder impact on reproduction, being negatively correlated with the probability of reproduction during spring and summer and a not or positively correlated during autumn and winter (fig. 5b).



Environmental variability – deviations from seasonal trends

Only the vegetation productivity anomaly was selected in the final model. We found that vegetation productivity from 21 to 7 days before conception was the best predictor for the initiation of reproduction as well as for litter size. This variable explained 3.06% of the total deviance (fig. 3a) but had different effects across the seasons (fig. 5c), i.e. there was a significant interaction between season and plant productivity (fig. 3b). A strong positive effect was observed during spring and summer, with a four- or three-fold difference in per capita productivity between the least and the most productive years. By contrast, this effect was null in autumn and winter (fig. 5c).

Effects of vole density

Two measures of abundance (one of current abundance, the other of delayed abundance) were selected and explained 3.11% of the total deviance (fig. 3A). Vole density had contrasting effects on breeding probability and fecundity. Current vole density had a negative effect on the probability of being pregnant, but this effect varied between seasons (fig. 5d) showing a stronger impact during autumn and winter, and a complete halt in reproduction at a moderate index of density (fig. 5d). In addition, the index of density measured at the field scale (i.e., number of individuals trapped per line) predicted vole reproduction better than sector or study area vole densities did. Density in previous June (i.e. delayed density) also had a moderate negative impact (a 30% reduction in the number of embryos) on litter size, constant over the year.

Table 1: Summary of the best zero-inflated Poisson regression for variables predicting the number of embryos (zero included). The count part of the model predicts the number of embryos observed (zero excluded, Poisson distribution with log link). The logistic part of the model predicts pregnancy (binomial distribution with logit link).

LITTER SIZE	Parameter categories	Parameters	Estimate	Std Error	Z value	Pr (> z)
		Intercept	0.427	0.245	1.742	0.081
Main effects						
	Seasonal patterns	Season component 2	-0.363	0.169	-2.151	0.031
	Morphology	Body length	0.009	0.002	4.679	0.000
	Seasonal anomalies	Plant productivity anomalies	0.002	0.001	2.324	0.020
	Abundance	Previous June abundance	0.005	0.003	1.604	0.109
Interactions						
		Season component 2 & Body length	0.002	0.001	1.629	0.103
PREGNANCY	Parameter categories	Parameters	Estimate	Std Error	Z value	Pr (> z)
		Intercept	-6.708	0.550	12.206	0.000
Main effects						
	Seasonal trends	Season component 1	0.042	0.061	-0.692	0.489
		Season component 2	-0.344	0.098	3.501	0.000
		Season component 1 : Season component 2	-0.121	0.048	2.513	0.012
	Morphology	Body length	0.055	0.005	-11.859	0.000
		Body condition	21.872	2.804	-7.800	0.000
		Body length : Body condition	-0.188	0.024	7.931	0.000
	Seasonal variability	Plant productivity anomalies	0.012	0.003	-3.599	0.000
	Abundance	Current abundance at field plot scale	-0.049	0.014	3.453	0.001
Interactions						
		Season component 2 & body condition	1.144	0.329	-3.473	0.001
		Season component 2 & Plant productivity anomalies	-0.006	0.003	2.182	0.029
		Season component 1 & Current abundance	-0.011	0.005	2.354	0.019
		Season component 2 & Current abundance	-0.028	0.008	3.329	0.001

Discussion

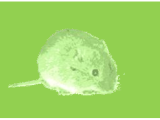
The two components of vole breeding effort (litter size and pregnancy) have a similar seasonal pattern. The fraction of breeders shows higher variability than litter size, suggesting that the main part of variance in productivity is due to the engagement in reproduction. We found that environmental variables (both seasonal component and deviations from them) explain the largest part of the variance in vole reproduction, while morphological characteristics and density have lower contributions. Furthermore, all classes of variables show a significant interaction (though of small magnitude) with seasonal trends, highlighting that the effects of environment, morphology and density on reproductive engagement and output vary seasonally. We also found a negative effect of density acting principally at the end of the breeding season, with negligible reproductive activity when field-level autumn density exceeds an index of 15 (outbreak abundance).

The number of pregnant females is probably underestimated since we cannot detect embryos in the first half of the 21 days of pregnancy. Furthermore, mortality in the traps due to extreme temperatures and/or starvation may be biased with regard individual characteristics (e.g. female condition) since the physical resistance of pregnant females is likely to be reduced compared to other females. Hence, we think that our index is relevant but that the variability has been artificially inflated to some degree by false zeros (females who are less than 11 days pregnant) and by excess trapping mortality of pregnant females.

Morphological characteristics influencing reproduction

Individual morphological characteristics are strong drivers impacting both the individual likelihood of being pregnant and litter size. As expected, larger females and those in better condition are more likely to be pregnant and have larger litters. We suggest that the effect of body size on reproduction results from the ability of female common voles to reproduce from the age of 2 weeks in extreme cases (Tkadlec and Zedja 1995; Tkadlec 1997), long before reaching adult size (after 6 months of age - Martinet and Spitz 1971, Spitz 1963). Young (i.e. small) females reproduce less and produce smaller litters than older ones. However, the relation between body size and reproductive status is variable within years. Our results suggest that voles may breed more precociously (i.e. at a smaller size) during spring and summer (see also Martinet et al. 1967) while bigger females may breed throughout the year (albeit at a reduced rate in autumn and winter).

Body condition appears to be an important determinant of breeding status and shows a clear seasonal pattern, with negative effects on productivity during spring and summer, but positive effects in autumn and winter. The positive influence of body condition on reproduction during autumn and winter suggests that only the fattest females are able to reproduce during the less favourable seasons and that they remain in better condition than others. In contrast, the negative



association between body condition and reproduction in spring and summer suggests that females lose weight during pregnancy in these seasons. Overall therefore, during the less favourable season (autumn and winter) only bigger and fatter voles can breed, which suggest that breeding is mainly controlled by food availability.

Vole reproduction in a seasonal environment

We showed that vole reproduction is characterized by a strong seasonal pattern. This pattern is well explained by the PCA summarising seasonal patterns in day length, day-length trends, NDVI and temperatures. The relative contribution of each variable to this pattern cannot be ascertained due to correlation between variables. However, this is in agreement with previous experimental studies (Martinet et al. 1967, Daketse and Martinet 1977) suggesting that breeding phenology is controlled by day length and food quality. Moreover, we showed that NDVI anomalies have a large impact on both the engagement in reproduction and on litter size, though only during the main breeding season (spring and summer), which can be as unproductive as autumn and winter when the plant productivity anomaly is very low. This pattern is particularly clear, despite the low spatial precision of the NDVI data used (averaged over the study area) relative to a common vole's home range (a few hundreds of square meters, Boyce and Boyce 1988, Jacob and Hempel 2003). NDVI is thus a good proxy of resources available to common voles at a large scale. As seasonal variables (the two PCA axes) shape reproduction all year, we suggest that plant productivity is a major limiting factor during spring and summer because anomalies of NDVI have a large impact. Furthermore, as reproduction decreases from the end of summer regardless of NDVI anomalies and temperature anomalies, we suggest that the change of day length, which is negative during this period, constrains reproduction during autumn. Short day length is already demonstrated to inhibit reproduction (Martinet and Meunier 1963, 1966a) and may constrain the reproductive rate during winter.

Vegetation productivity varies under the influence of temperature and precipitation, suggesting that large climatic fluctuations may synchronize vole populations over large spatial scales. A possible example of this is the year 2007, when major common vole outbreaks occurred in several European countries (Jacob and Tkadlec 2010), including in our study area where an outbreak was not expected until 2008. This outbreak occurred after a 9 month long, strongly positive anomaly of plant productivity in our study area (more than four times greater than others between 1981 and 2010) and possibly all over Europe, suggesting a Moran effect. Our results show that low plant productivity may prevent high reproductive rates including during the main breeding season. This implies that voles could not reach high density in a non productive environment and means that high plant productivity may be a prerequisite for common vole population cycles.

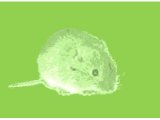
Density dependence

Density does not appear to have a strong impact on the proportion of breeding females and on litter size but we found evidence that outbreaks decrease the number of breeders during the high density phase. The effect of density decreases when it is calculated at larger spatial scales, so dependence of the proportion of breeders on density operates primarily at a local scale. Furthermore, we have a synchronous signal in the whole study area (Lambin et al. 2006). Density at large spatial scales may be correlated with reproduction rates even if it only affects reproduction at a local scale, because densities are spatially auto-correlated. Due to the relation between body size and reproduction, during autumn and winter, only the bigger voles are able to reproduce, but they reproduce less. This reduction of reproduction rate in autumn and winter becomes stronger at high population density, up to a complete halt in breeding at the highest local densities. Alternatively, individuals are smaller after a crash (Inchausti et al. 2009) and smaller individuals produce smaller litters (Balaz 2010). We found an additive negative effect of past density on litter size, resulting in a litter size reduction of 28% in springs following crashes. A possible explanation is that the peak induces a reduction of individual quality through developmental disorders or maternal effects (Inchausti and Ginzburg 1998). This may result in a decrease of the population growth rate the year following the peak and contribute to a prolonged low phase *sensu* Boonstra (1998).

Despite the observation of density dependence, population regulation is fundamentally different in this system compared to *Microtus agrestis* in northern England (Ergon et al. 2011). In their system, one-year delayed density-dependence affected the length of the breeding season contributing to a crash due to an absence of recruitment. In our case, the length of the breeding season may be decreased by an early halt to reproduction at high current densities which is compatible with explaining crashes by an absence of recruitment including its timing (Mallory et al. 1981, Smith et al 2006). However, contrary to *Microtus agrestis* in northern England, only direct density dependence was observed before the population crash in our case and thus delayed density dependence cannot induce the decline.

Acknowledgments

We thank David Carslake, Frederic Barraquand, Xavier Lambin, Florian Barnier and H el ene Lisse for helpful comments on the manuscript, Kevin Lerest for his help on zero-inflated models, the research program Ecocycles (ANR-EraNet) for the rodent specialist network providing us interesting discussions during meetings and exchanges, and Xavier Lambin and Rolf Ims for giving the opportunity to work in their lab. We are especially grateful to the numerous field workers who collected the time series data over the last 17 years. Funding was provided by Universit e Pierre et



Marie Curie (grant to AP), partial funding and TC was supported by BiodivERSA project "Ecocycle" NERC NE/G002045/1.

References

Aars J, Ims RA (2002) Intrinsic and climatic determinants of population demography: The winter dynamics of tundra voles. *Ecology* 83-12: 3449-3456 doi: 10.2307/3072093

Agrell J, Erlinge S, Elson J, Nilsson C, Persson I (1995) Delayed density-dependence in a small-rodent population. *Proc. R. Soc. Lond. B* 262: 65-70 doi: 10.1098/rspb.1995.0177

Balaz I (2010) Somatic characteristics and reproduction of common vole, *Microtus arvalis*. *Biologia* 65: 1064-1071 doi: 10.2478/s11756-010-0122-7

Batzli G (1986) Nutritional ecology of the California vole - effects of food quality on reproduction. *Ecology* 67-2: 406-412 doi: 10.2307/1938583

Bernard (1946) Note préliminaire sur la reproduction chez le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) dans le sud de la Belgique. *Bull. Inst. agron. Sta. Recher. Gembloux* 32: 275-289

Boonstra R, Krebs C, Stenseth N (1998) Population cycles in small mammals: The problem of explaining the low phase. *Ecology* 79: 1479-1488 doi: 10.1890/0012-9658

Boyce C, Boyce J (1988) Population biology of *Microtus arvalis*. 3. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. *J. of anim. ecology* 57: 737-754 doi: 10.2307/5090

Clutton-Brock T, Major M, Albon SD, Guinness FE (1987) Early development and population-dynamics in red deer 1: density-dependent effects on juvenile survival. *J. of anim. ecology* 56-1 53-67 doi: 10.2307/4799

Coulson T, Milner-Gulland EJ, Clutton-Brock T (2000) The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 1771-1779

Daksetse M-J, Martinet L (1977) Effect of temperature on the growth and fertility of the field-vole, *Microtus arvalis*, raised in different daylength and feeding conditions. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.* 17 (5A) 713-721 DOI: 10.1051/rnd:19770607

Delost P (1955) Étude de la biologie sexuelle du Campagnol des champs (*Microtus arvalis* P.). *Arch. Anat. Micro. Morph. Exp.* 44: 150-190

Desy EA, Thomspson CF (1983) Effects of supplemental food on a *Microtus pennsylvanicus* population in central Illinois. *J. of anim. ecology*, 52-1: 127-140 doi: 10.2307/4592

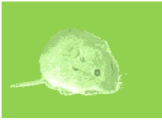
Desy E, Batzli G, Liu J. (1990) Effect of food and predation on behaviour of prairie vole - a field experiment. *Oikos* 1990 58-2 159-168 doi: 10.2307/3545423

Dobly A (2009) Breeding suppression between two unrelated and initially unfamiliar females occurs with or without social tolerance in common voles (*Microtus arvalis*). *J. of Ethol.* 27: 299-306 doi: 10.1007/s10164-008-0118-8

Elton C. (1942) *Voles, mice and lemmings; problems in population dynamics*. Clarendon Press Oxford

Ergon T, Ergon R, Begon M, Telfer S, Lambin X (2011) Delayed density-dependent onset of spring reproduction in a fluctuating population of field voles. *Oikos* 120-6: 934-940 doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18983.x

Hone J, Clutton-Brock T (2007) Climate, food, density and wildlife population growth rate. *J. of anim. ecology* 76: 361-367 doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01200.x



Hörnfeldt B (1984) Delayed density-dependence as a determinant of vole cycles. *Ecology* 75-3: 791-806 doi: 10.2307/1941735

Inchausti P, Ginsburg L (1998) Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for a maternal effect hypothesis. *J. of anim. ecology* 67: 180-194 doi: 10.1046/j.1365-2656.1998.00189.x

Inchausti P, Carslake D, Attie C, Bretagnolle V (2009) Is there direct and delayed density dependent variation in population structure in a temperate European cyclic vole population? *Oikos* 118: 1201-1211 doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17488.x

Jacob J, Hempel N, (2003) Effects of farming practices on spatial behaviour of common voles. *J. of ethol.* 21: 45-50 doi: 0.1007/s10164-002-0073-8

Jacob J, Tkadlec E (2010) Rodent outbreaks in Europe: dynamics and damage. In: Singleton G, Belmain S, Brown P, Hardy B (ed.), *Rodent Outbreaks: Ecology and impacts*, IRRI, pp 207-223

Karels T J, Boonstra R (2000) Cocurrent density dependence and independence in populations of arctic ground squirrels. *Nature* 408:460–463.

Korpimäki E, Brown PR, Jacob J, Pech RP (2004) The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved ? *Bioscience* 54-12: 1071-1079 doi: 10.1641/0006-3568(2004)054[1071:TPOPCA]2.0.CO;2

Krause J, Ruxton GD, (2002) *Living in groups*. Harvey PH, May RM (ed.) Oxford Series in Ecology and Evolution

Lambin X, Bretagnolle V, Yoccoz N (2006) Vole population cycles in northern and southern Europe: Is there a need for different explanations for single pattern? *J. of anim. ecology* 75: 340-349 doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01051.x

Lambin X, Bretagnolle V, Yoccoz N (2006) Vole population cycles in northern and southern Europe: Is there a need for different explanations for single pattern? *J. of anim. ecology* 75: 340-349 doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01051.x

Leirs H, Stenseth NC, Nichols, Hines JE, Verhagen R, Verheyen W (1997) Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. *Nature* 389: 176–180

Le Louarn H, Quéré J-P (2003) *Les rongeurs de France: faunistique et biologie*. Quae, E. (ed.) inra-qua

Mackin-Rosalka R, Nabaglo L (1990) Geographical variation in cyclic periodicity and synchrony in the common vole, *Microtus arvalis*. *Oikos* 59: 343-348 doi: 10.2307/3545144

Magguran AE, Seger BH (1994) A cost of sexual harassment in the Guppy, *Poecilia reticulata*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 258: 89–92 doi: 10.1098/rspb.1994.0147

Mallory F, Elliott J, Brooks R (1981) Changes in body size in fluctuating populations of the collared lemming: age and photoperiod influences. *Can. J. Zool.* 59-2: 174-182

Martinet L, Meunier M (1963) Etablissement de la spermatogenèse chez campagnol des champs (*Microtus arvalis*) en fonction de la durée quotidienne d'éclaircissement. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.* 3-4 : 343-352, doi: 10.1051/rnd:19630402

Martinet L, Meunier M (1966a) Modification de la spermatogenèse chez le campagnol des champs (*Microtus arvalis*) en fonction de la durée quotidienne d'éclaircissement. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.* 6-3 : 301-313 doi : 10.1051/rnd:19660302

Martinet L, Meunier M, Bureau P (1967) Cycle saisonnier de reproduction du campagnol des champs (*Microtus arvalis*). *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.* 7: 245-259 doi: 10.1051/rnd:19670302

Martinet L, Meunier M (1969) Influence des variations saisonnières de la luzerne sur la croissance, la mortalité et l'établissement de la maturité sexuelle chez le campagnol des champs (*Microtus arvalis*). *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.* 9: 451-462 doi: 10.1051/rnd:19690401

Martinet L, Spitz F (1971) Variations saisonnières de la croissance et de la mortalité du campagnol des champs, *Microtus arvalis*. Rôle du photopériodisme et de la végétation sur ces variations. *Mammalia* 35-1: 38-84 doi: 10.1515/mamm.1971.35.1.38

Mu J, Slevin JC, Qu D, McCormick S, Adamson SL (2008) In vivo quantification of embryonic and placental growth during gestation in mice using micro-ultrasound. *Reproductive biology and endocrinology* 6-34 doi: 10.1186/1477-7827-6-34

Newton I (1998) *Population Limitation in Birds*. Academic Press, London

Norrdahl K, Korpimäki E (2002) Changes in population structure and reproduction during a 3-year population cycle of voles. *Oikos* 97: 469-470 doi: 10.1034/j.1600-0706.2002.970319.x

Ostfeld R, Canham C, Pugh S (1993) Intrinsic density-dependent regulation of vole population. *Nature* 366: 259-261 doi: 10.1038/366259a0

Pettorelli N, Gaillard J, Mysterud A, Duncan P, Stenseth N, Delorme D, Van Laere G, Toigo C, Klein F (2006) Using a proxy of plant productivity (NDVI) to find key periods for animal performance: the case of roe deer. *Oikos* 112: 565-572 doi: 10.1111/j.0030-1299.2006.14447.x

Prendergast B (2005) Internalization of seasonal time. *Horm. and behav.* 48: 503-511 doi: 10.1016/j.yhbeh.2005.05.013

Saitoh T (1989) Effects of added food on some attributes of an enclosed vole population. *J of mammalogy* 70-4: 772-782 doi: 10.2307/1381711

Salamolard M, Butet A, Leroux A, Bretagnolle V (2000) Responses of an avian predator to variations in prey density at a temperate latitude. *Ecology* 81-9: 2428-2441 doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[2428:ROAAPT]2.0.CO;2

Simons MJP, Reimert I, Van der Vinne V, Hambly C, Vaanholt LM, Speakman JR, Gerkema MP (2011) Ambient temperature shapes reproductive output during pregnancy and lactation in the common vole (*Microtus arvalis*): a test of the heat dissipation limit theory. *J. of experimental biology* 214: 38-49 doi: 10.1242/jeb.044230

Smith M, White A, Lambin X, Sherratt J, Begon M (2006) Delayed density-dependent season length alone can lead to rodent population cycles. *American naturalist* 167: 695-704 doi: 10.1086/503119

Spitz F (1963) Croissance en élevage de la longueur tête et corps chez le campagnol des champs (*Microtus arvalis* Pallas) de Saint-Michel-en-l'Herm (Vendée). *Mammalia* 27-1: 111-118 doi: 10.1515/mamm.1963.27.1.111

Spitz F (1974) Standardisation des piègeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *Terre Vie Rev. Ecol.* 28 : 564-578

Spitz, F. (1977) Le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) en Europe. *Bulletin of the OEP* 7: 165-175.

Tkadlec E (1997) Early age of vaginal opening in common voles (*Microtus arvalis*) *Folia zoologica* 46: 1-7

Tkadlec E, Stenseth NA (2001) New geographical gradient in vole population dynamics *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 1547-1552 doi: 10.1098/rspb.2001.1694

Tkadlec E, Zejda J (1995) Precocious breeding in female common voles and its relevance to rodent fluctuations. *Oikos* 73: 231-236 doi: 10.2307/3545913

Turchin P, Batzli GO (2001) Availability of food and the population dynamics of arvicoline rodents. *Ecology* 82-6: 1521-1534 doi: 10.2307/2679797

Turchin P (1995) Population regulation: old arguments and a new synthesis. In: Cappuccino N, Price PW (eds) *Population dynamics: new approaches and synthesis* Academic Press, San Diego pp 19-37

Turchin P (2003) *Complex Population Dynamics: a Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press

Software:

R Development Core Team - 2009, R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>



5.1

Electronic Supplementary Material

1 – CALCULATION OF BODY CONDITION INDICES; TABLE

Explained data: log (weight)

Gaussian generalized linear model with identity link

	explained deviance	% of total deviance explained	estimate	SE	t value	p-value
Intercept			0.8482736	0.0372621	22.77	<2e-16
Body length	141.597	63.7	0.0165869	0.0003278	50.60	<2e-16
Number of embryos	16.744	8.0	0.0385762	0.0018128	21.28	<2e-16

2 – RECONSTRUCTION OF PLANT PRODUCTIVITY TIME SERIES

Aim; Combination of two time series of NDVI collected from different sensors.

We used 22-day average values of NDVI for the study area collected by NASA's GIMMS sensor from 1995 to 2006. As the GIMMS data ended in early 2007, we used NDVI data from NASA's MODIS sensor (recorded every 16 days since 2000) to estimate a GIMMS index after 2007. The six full years of overlap were used to calibrate the two NDVI estimators. There was a high correlation between the two time series (figure 1) providing a satisfactory relationship between GIMMS and NDVI values (using corresponding value of GIMMS for each NDVI data. every 16 days; N=154. slope=0.056. $p < 0.0001$. $R^2 = 0.59$)

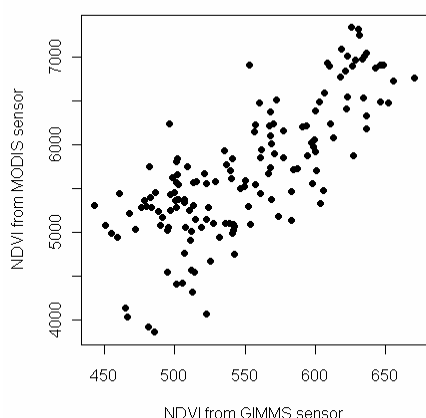


Fig. 1 Correlation of NDVI measurements collected every 22 days from the GIMMS sensors and the nearest temporal value of NDVI collected by MODIS sensor from 2000 to 2006.

A Gaussian generalized linear model with identity link was used to predict NDVI recorded by the GIMMS sensor from the NDVI recorded by the MODIS sensor, as well as several climatic variables collected by Météo France.

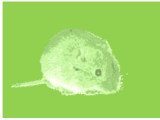


Table 1: Selected model for the prediction of GIMMS NDVI values by MODIS NDVI and various climatic variables. The final model explained 78.24% of the total deviance.

	explained deviance	% of total deviance explained
MODIS NDVI daily average	3550473.698	46.92
MODIS NDVI daily anomaly	1677448.846	22.17
Average temperature	107448.4732	1.42
Maximum daily temperature	88960.94417	1.18
Minimum daily temperature	22164.59464	0.29
Snow	3653.894782	0.05
Day length	450490.7922	5.95
Julian date from each 1 January	15577.21554	0.21

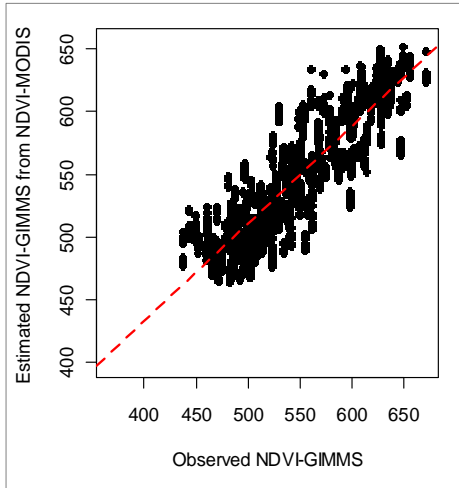


Fig. 2 Correlation between NDVI from original GIMMS data. and NDVI predicted from MODIS data: R-squared = 0.78.

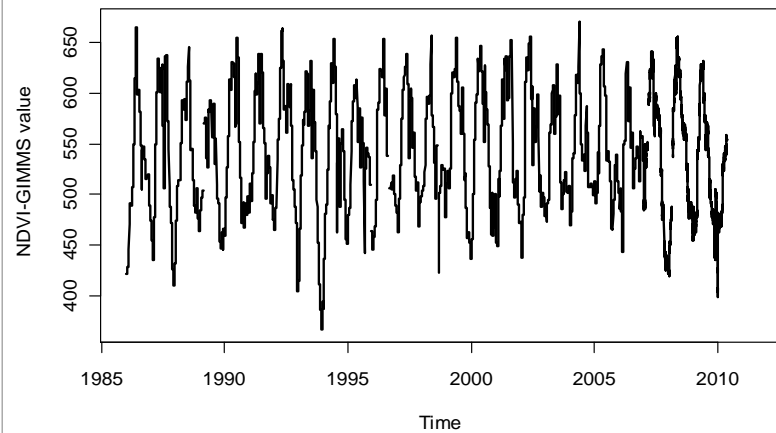


Fig. 3 Reconstituted NDVI time series used for the analysis

3 - SUMMARIZING ENVIRONMENTAL SEASONALITY

Seasonal pattern of environmental:

For each seasonal variable exhibiting variability between year (daily min, max and average temperatures and NDVI) we estimated the average seasonal pattern by smoothing the Julian day from the first January of each year with generalized additive model. Number of equivalent degrees of freedom (edf) in the spline function was selected by Newton type optimization of AIC (Wood 2004); Data time series from 1986 to 2010 were used.

Table 2: Models summary

Explanatory variable	explained deviance			p-value	
		value	se		
NDVI	70,50%	intercept	540,1027	0,35	< 1e-6
		edf	7,795		< 1e-6
Av temp	72,40%	intercept	12,13619	0,03446	< 1e-6
		edf	7,417		< 1e-6

Min temp	73,10%	intercept	17,27857	0,04032	< 1e-6
		edf	6,879		< 1e-6
Max temp	61,40%	intercept	7,56102	0,03668	< 1e-6
		edf	7,649		< 1e-6

Correlation between Seasonal trends of all environmental variables

Table 3: Correlation between variables in the principal components analysis

	Day length seasonal pattern	Daylength trends seasonal pattern	NDVI seasonal pattern	Av. Temperature seasonal pattern	Max. Temperature seasonal pattern	Min. Temperature seasonal pattern
Day length seasonal pattern	/	0	0.92	0.86	0.88	0.81
Daylength trends seasonal pattern		/	0.29	0.5	0.46	0.57
NDVI seasonal pattern			/	0.63	0.67	0.56
Av. Temperature seasonal pattern				/	1	1
Max. temperature seasonal pattern					/	0.95
Min. temperature seasonal pattern						/

Summary of environmental seasonal pattern

As all variables follow high correlated seasonal pattern, we summarised environmental seasonality with principal component analysis. We used daily estimated average value (from GAM) for NDVI daily min, max and average temperatures and real values of day length and day length trends (calculated as the change in day length over the past seven days). Also the number of sample was equal to 365.

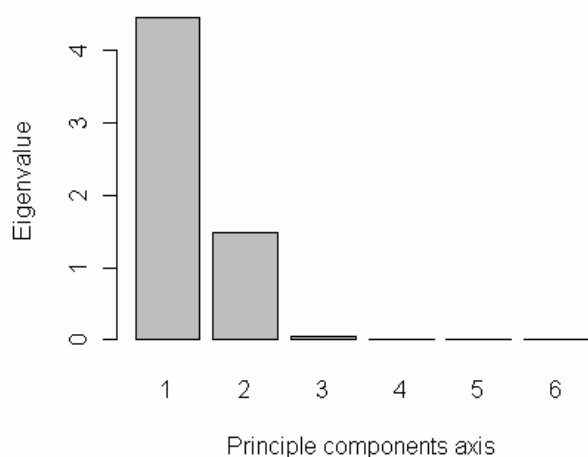


Fig. 4: Eigenvalues for each axis of the principal components analysis.

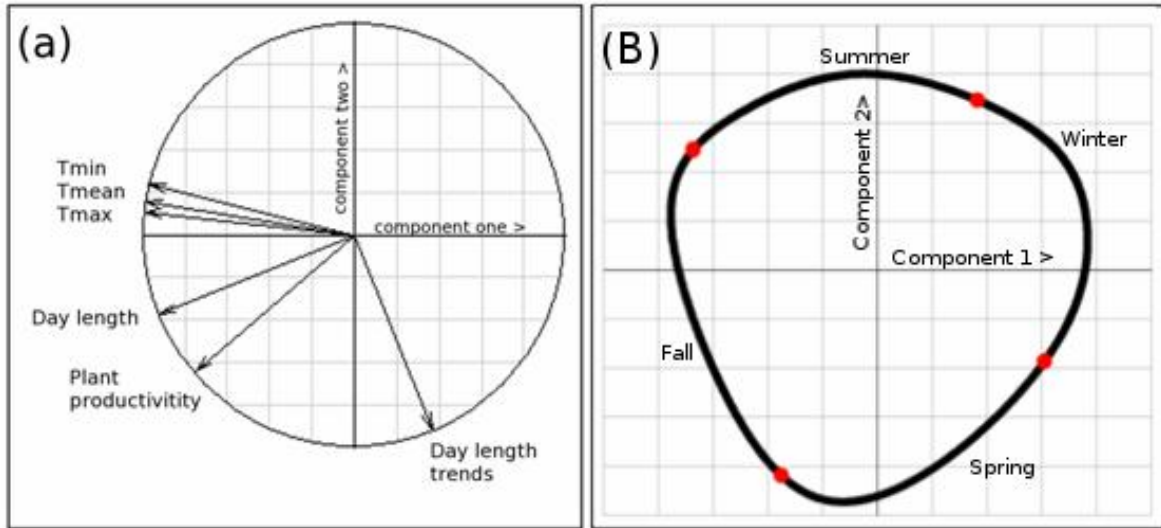
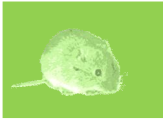


Fig. 5 a) - Correlation circle of the PCA. The direction and the length of each arrow shows the contribution of the corresponding variable to each of the first two components, as well as illustrating the correlations among variables. b) – Seasonal variation in the first two principal components during the year. The red dots are the threshold points between seasons.

Table 4: Composition of the first two principal components.

	Component 1	Component 2
Day length	-0.92	-0.38
Daylength trends	0.37	-0.92
Plant productivity	-0.75	-0.64
Av. Temperature	-0.99	0.15
Max. temperature	-0.99	0.11
Min. temperature	-0.97	0.24

Literature cited:

Wood SN (2004) Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. J. of the american statistical association 99-467: 673-686 doi: 10.1198/016214504000000980

4 – SEASONAL PATTERN OF THE BREEDER FRACTION AND THE LITTER SIZE.

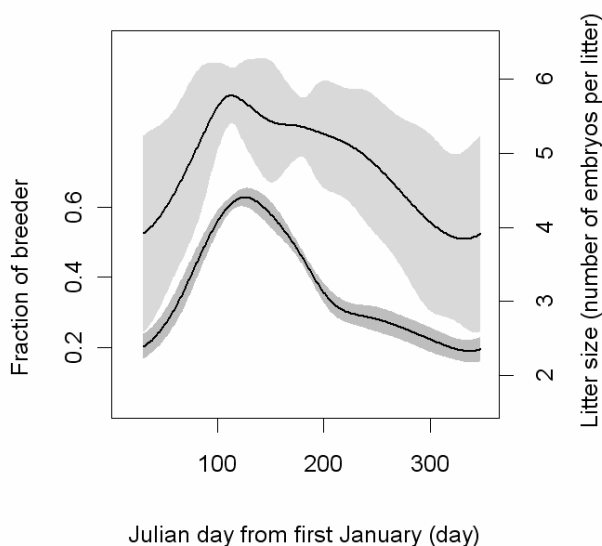


Fig. 1 Seasonal pattern of the breeder fraction (lower curve) and the litter size (upper curve). We estimated the average seasonal pattern by smoothing the Julian day from the first January of each year with generalized additive model. Number of equivalent degrees of freedom (fraction of breeder: edf= 4.558, P-value < 10⁻⁶, litter size: 5.013, P-value < 10⁻⁶,) in the spline function was selected by Newton type optimization of AIC (Wood 2004); Data time series from 1995 to 2011 were used.

Reproduction & Survie

selon les phases du cycle

La phase de déclin



Contexte de l'étude

Les résultats de la première partie de ce chapitre nous suggèrent que les déclin pourraient être causés par une diminution de la reproduction à la fin de la phase de croissance. Cependant, la modification de la reproduction peut ne pas être une cause exclusive à ces déclin. Nous avons donc cherché dans cette seconde étude à observer précisément la phase de déclin pour savoir s'il existe également une diminution de la survie durant cette période. Cette question n'était pas triviale pour autant à traiter, car nous ne connaissions pas exactement le timing des déclin. De plus, il fallait pouvoir comparer les traits démographiques durant des phases de déclin, aux mêmes traits démographiques durant des phases de croissance. Pour ce faire, nous avons bénéficié d'un design expérimental offert par le dé-synchronisme partiel du cycle de campagnol des champs durant l'été 2011. Nous en avons profité pour réaliser un suivi local de population de campagnol des champs et pour développer, en parallèle, un suivi de la reproduction et de la survie durant l'hiver. L'article scientifique résultant de ce travail, présenté ci-après, est en cours de finalisation et sera soumis chez *Oecologia*.

5.2. La phase de déclin

Why do common vole populations decline? The effect of density on survival and reproduction.

Author leadership proposition (by pinot 30/05/12)

PINOT Adrien¹, BARRAQUAND Frédéric², BRETAGNOLLE Vincent², LECOUSTRE Vincent²,
TEDESCO Edoardo², GAUFFRE Bertrand¹

¹ definitive order

² order to determine (for the instance, alphabetic order)

Author Contributions: AP originally formulated the idea, AP, BG, VB and FB developed methodology, AP and ET conducted fieldwork, AP and FB performed statistical analyses, and AP, BG, FB, VB and ET wrote the manuscript.

ABSTRACT:

Because voles have fast life-histories, both changes in reproduction rate or in survival can have an important impact in population declines. In the case of cyclic populations, voles may decline from high density to very low numbers in only a few months. Common voles in western France exhibit cyclic dynamics with winter decline. We monitored common vole survival, reproduction and population growth rate at different densities to understand the causes of population decline. During the winter season, the number of animals decreased. However, the decline was higher when October density was higher. At the individual level, the increase of survival and the decrease of reproduction at high density probability suggest that extra mortality was not the proximal cause of higher decline observed when October density was high. We integrated our estimates into a population model which confirmed that, the fraction of recruited individuals declined with density and thus, the cause of crash is probably a consequence of the breeding stop at high density.

KEY WORDS: Density dependence, seasonality, survival, reproduction, cyclic rodent



Introduction

Although population cycles of voles and lemmings have been studied for more than half a century, their cause remains quite enigmatic (*Krebs 1996, Stenseth 1999, Lambin et al 2006*). There is however a general agreement that trophic interactions are likely to be important (*Berryman 2002, Turchin 2003*), though it remains unclear which one (predation, parasitism, or herbivory) plays a major role, and this may actually vary depending on ecological conditions (*Krebs 2011*). Cyclic dynamics exhibit drastically different phases (increase, peak, decline, low phases, see *Krebs and Myers 1974*) and not all phases of the cycle are equally puzzling. The reason populations can increase so fast from low densities is known: voles and lemmings have very high maximum population growth rates (e.g. *Turchin and Ostfeld 1997, Tkadlec 1997*), generated by fast life-histories (*Tkadlec and Zedja 1995*). On the other hand, decline has been reported to be a key phase for understanding cyclic population dynamics (*Tkadlec and Zedja 1998*), but understanding the causes of population decline and absence of recovery after crashes has proven more difficult to explain, since it requires detailed population monitoring during decline and low phases (*Krebs 1996, Lambin et al 2002*), when animals are fewer and often more difficult to catch.

Because rodents are short-lived mammals, the proximate causes of fast population decline are either extra mortality or/and a reduced reproduction. Hence, irrespectively of the ultimate causes of population decline, a prerequisite to understand rodents' crashes is to understand whether crashes occur through changes in survival or reproduction rates. In Fennoscandia, cyclic rodent populations' crashes are attributed to a high predation pressure due to specialist predators (*Hanski et al. 1991*), especially small mustelids (*Norrdahl and Korpimaki 1995*). This pattern has been suggested by mathematical models (*Hanski et al. 2001*) as well as experimental studies (*Korpimaki 1993, Klemola et al 1997, Korpimaki and Norrdahl 1998*). However, the generalization of the predator hypothesis to all cyclic rodents has been recently challenged (*Graham and Lambin 2002, Lambin et al. 2006*), and an alternative proximate cause of population crashes was proposed for scottish *Microtus agrestis* population declines, attributed to a stop of reproduction at high density (*Ergon et al 2011*). Smith et al. (2006) validated this hypothesis using mathematical modeling. The "senescence hypothesis" (*Boonstra 1994*) was observed in another species, the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus* - *Mallory et al. 1981*). The fact that two opposite demographic mechanisms (fecundity versus survival) have been observed in different species and locations suggests the process involved may depends on the species or population considered, and therefore dDetailed monitoring on various cyclic vole populations is required to assess how demographic rates change during crash phases.

5.2.

Here we studied the winter decline of common vole (*Microtus arvalis*). Our study site is located in midwestern France, where vole numbers exhibit an almost regular three-year cycle (*Lambin et al. 2006*). An obstacle to rodent monitoring during winter (when most of the vole crashes occur, *Korpimäki et al. 2002, Oksanen and Oksanen 1992, Janova et al 2003*) is the presence of a deep snow cover, especially at northern latitudes (*Krebs 2011*). In Western France however, snow cover is unusual and cannot last for weeks (*Lambin et al. 2006*), allowing to perform continuous live-trapping during the winter population decline. Furthermore, during summer 2011, an unusual spatial gradient in vole density was observed in our study area, with locally high densities suggesting a population crash would soon follow. We took this opportunity to monitor populations using capture-recapture methods in various density conditions. Our aims were double: first, we monitored density variation along the winter and tested whether population growth rate between successive capture sessions was affected by direct or delayed density. Second, we explored whether changes in survival or reproduction may account for positive or negative population growth rates. To this end, we surveyed eight alfalfa fields with varying vole densities by a 50-fold factor, monthly from October to April, and evaluated adult survival rates, and indirectly estimated recruitment, both by using CMR methods. In particular, we aim at disentangling alternative hypotheses: winter decline is due to higher mortality rate, lower (or stop) of reproduction, or a mix between these two processes. We further explore the hypothesis that the balance between the two processes is mediated by density.

Material and methods

Study area

The study was conducted in an intensively cultivated area of Western France, the *Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre* (www.zaplainevaldesevre.fr; see Fig. 1). Common vole has been monitored continuously since 1994 (survey protocol fully described in *Lambin et al. 2006*), providing a time series of 19 years. In 2011 we observed a gradient of vole abundance from the south-east to the north-west of the study area, as revealed by a Generalized Additive Model used as a smoothing method (Fig 1; GAM details in Annex 1).

Study plots

Based on autumn density estimates (Fig. 2, see October session in panels a), we divided the study area into two sub-areas: the high density area (HDA, density estimated at the October trapping occasion, mean 1292 ± 721 individuals range: 500-3000), where we expected local populations to crash during winter, and the low density area (LDA, density estimated at the October trapping

occasion, mean 48 ± 29 individuals; range 12-91), which we used as control (Fig. 1). We selected only alfalfa crops (4.71% of the study area's land use in 2011) in order to reduce the variation due to crop practices (there is no agricultural work at all in winter on alfalfa) that may have altered rodent population dynamics. Finally, alfalfa is the perennial crop where cycles have higher amplitude in our study area (unpublished data). We selected large alfalfa fields (average 7.2 ± 3.1 ha, range 2.2-12.2) in open field zones to buffer demographic stochasticity and to minimize the presence of hedgerows that could favour the presence of voles' predators. Three field plots were selected in HDA, five in LDA (see annex 2 for field plot summary and details of HDA and LDA delimitation) We then randomly selected on each field a square of 70×70 m², delimited by wooden sticks at the corners.



In HDA, voles burrows were apparently homogeneously distributed in the field, and we were unable to visually distinguish colonies from each other. The number of burrows per 100 m² was often above 200. Trapping all voles in each 70×70 m area would have required too much effort, and thus we defined three sub-sampling squares of 10×10 m. Based on vole burrow systems (*Brügger et al, 2010*), it appeared to be a reasonable scale for trapping all individuals present in a colony. Therefore a total of 9 sub-areas, nested in three field plots were monitored in HDA. In LDA, as vole spatial distribution remained patchy and colonies were clearly distinct, we monitored from 5 to 15 colonies, representing the totality of the colonies found in the plots.

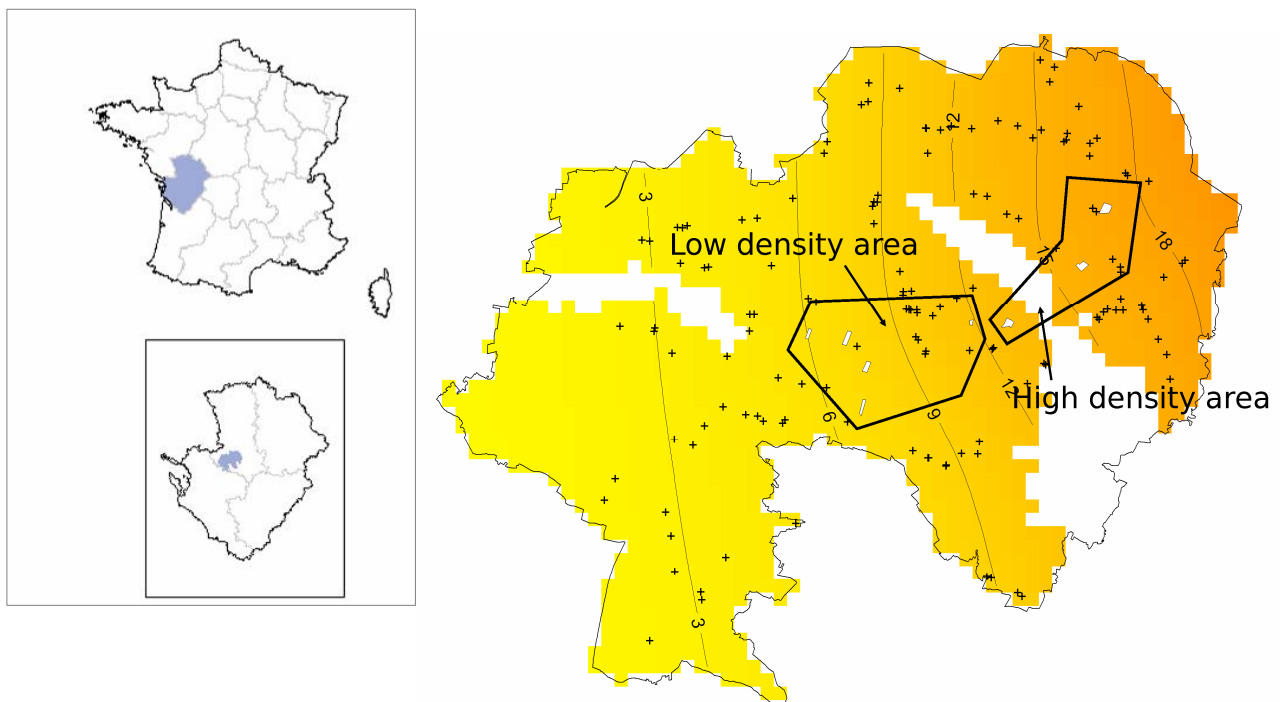


Figure 1 Location of the study area, estimation of vole abundance in October 2011 and monitoring location during winter. The October abundance of voles was estimated with a generalised additive model (annex 1) from trapping session comprised between April and September (little cross). Black dot represent location of field plot sampled in the high density area and triangle, field plots sampled in the low density area.

5.2.

Vole individual data

Six sampling sessions were realised each month from October 2011 to April 2012. Trapping sessions were chosen to avoid extreme climatic conditions, thus the gap between 2 successive trapping sessions was not regular (duration between average date of each session sessions, mean 33 ± 7.1 days, range 19-41).

Trapping

In order to maximize capture rate of individuals, we settled traps at the entrance of each burrow (at a maximum distance of 5cm) in the monitored area. This system, compared to line or grid trapping design, allows to avoid trap saturation effect (daily trap capture rate: 0.087 ± 0.043 , range 0.0-0.333) because it is reasonable to assume that the total number of voles is lower than the total number of burrows entrances, and because voles may use different openings (*Gilg 2002*). Common voles have a peak of activity out of the burrow system in the dusk. For minimising the time spent by voles caught in traps, traps were set at the end of the afternoon and collected the next morning (16 hours max). We used single capture INRA trap with plastic boxes in which wooden shavings, wheat grains and carrots were added to maximise vole survival (*Le Quilliec and Croci 2006*). Despite these precautions, a mortality rate of 11.3% was observed. In some places, parasitism by *Bacillus typhi murium* (salmonella family) was described to induce large declines in outbreaking population (*Regnier et Pussard 1926*). In order to avoid parasites contamination (salmonella or other) between field plots we washed with bleach each trap and plastic box who caught a vole. All trapping of rodents was carried out in accordance with ethical concerns of the "Guiding principles in the care and use of animals" approved by the Council of the American Physiological Society.

For each animal caught, sex was recorded and body length was measured from the nose to the base of the tail, with the vole body being gently lengthened. For five individuals of different body size, we measured 10 times the body length of individuals, and found that the variation in body length measured in successive measurements never exceeded 2 mm (i.e., around 2% of body size). Females were considered sexually active when clearly pregnant (enlarged belly), showing perforated vagina, and/or lactating (developed nipples). Males were considered active if testis were in scrotal position. Presence of ectoparasites (fleas and mites) was recorded. Only two field workers were involved in manipulating voles, so biases in measures were minimised. Voles were marked with pit tag (Dorset Identification, Trovan® ID100) only when their weight was above 14 grams. We collected skin samples from the ear of each unmarked vole for genetic analyses.

Density estimates

Estimating density from trapping is a nontrivial task that requires correcting factors to account for the size of the sampled area, which is greater than the sampling grid (*Effort 2004*). In our case, this was further complicated by the adaptive trapping effort according to perceived density (i.e., burrow entrance density, *Gilg 2002*), and thus, the varying size of edge effect. Despite this, in order to compare density estimates between HDA and LDA we first standardized density per trapping site into density per hectare. Then, we assumed that there was no need to correct the border effect, for two reasons. The first relates to vole behaviour: since we put traps very close to vole burrow entrance, we assume that all voles caught necessarily emerged from that precise burrow entrance and thus inhabit the area. The second reason is statistical: we simply cannot estimate an effective trapping area (as is usually made for CMR grid, see e.g. (*Williams et al. 2004, Effort 2004*), because we adjusted the number of traps to the local density of burrows and thus, the number of traps is variable. Therefore, density estimates are probably overestimated in particular in HDA because there could be some border effect (the sampled area is only 100m²). We believe this is not a problem since most analyses are carried out on population growth rates, and therefore systematic biases in density estimates are removed (i.e. writing N the abundance, A the area and t the time, the growth rate is $N_{t+1}/N_t = (N_t + 1/A) \times (A/N_t)$).

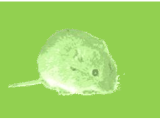
Statistical analyses

Capture histories and survival rates

In order to use capture mark recapture analyses (CMR), we built capture histories for each marked individual. Furthermore, skin samples were used to genotype individuals at 8 microsatellite loci to find back the identity of 34 capture events; 13 corresponding to the loss of pit tag, 21 corresponding to first capture before 14grams (*Gauffre et al. 2008*). All capture histories of dead animals was censored in the analyses of survival.

Analyses of survival were made with R software and Mark (library Rmark) and carried out following Lebreton et al. (1992). We estimated survival rates Φ and probability of recapture P using the Cormack-Jolly-Seber model. Note that we actually estimated apparent survival combining both survival and dispersion, as the population was not closed.

The Goodness of Fit tests was made using U-care software (*Choquet 2009*), on the 6 trapping sessions and with data structured into two groups: the group of high abundance in October (9 trapping sites nested in 3 field plots) and the groups of low abundance in October (5 field plots). The Goodness of Fit tests revealed no trap dependency ($X^2 = -1.184$, p-value = 0.236) but transience was



apparently present between the session 3-4 and 4-5 ($X^2=3.5392, p\text{-value} = 4.01 \cdot 10^{-4}$). An excess of newly marked individuals (i.e., recruits) was the cause of transience.

Model selection was performed with Akaike's Information Criterion corrected for small sample sizes (hereafter AICc Anderson et al. 1998). The best model has the smallest AICc. For each model, we calculated the ΔAICc as the difference in AICc between the focal model and the best model. Thus the best model has a $\Delta\text{AICc} = 0$ and the models with $\Delta\text{AICc} < 2$ are considered as similarly supported by the data (Anderson et al. 1998).

For survival and recapture probability estimation, we tested the effect of time (i.e. trapping occasion), of current density observed at local scale, and the phase effect (initial density as factor with two levels: High density and Low density) that could be selected in case of delayed density dependence mechanisms and simple interactions between these terms. As any of these three parameters (it was also true for sex) was selected to explain the probability of recapture, we let the model estimate only an intercept for the probability of recapture. The model selection table is not presented for these parameters. The value of capture probability estimated is thus constant with respect to season, density and sex, and is quite similar to the one estimated empirically before the survey; $p = 0.77$ [0.67; 0.85].

For survival estimation, all models tested are presented in Table 2 (annex).

Population growth rate

We calculated, between each consecutive trapping occasion, a daily population growth rate, PGR, as :

$$\ln((N_t/N_{t-1})^{1/\text{number of days between the two session}})$$

($n=45$ for HDA, 3 quadrats per field, $n=25$ for LDA, a single quadrat per field), where the exponent term was used to control for different time lags between sessions; N represents the estimated density and t the trapping occasion.

The relationship between PGR and local density was analysed with linear models. We tested the effect of time (numerical variable) and of initial density as factor with two levels: High density and Low density. We did not use numerical values of density because we expected both direct and delayed effect of density on the PGR (delayed DD is modelled with initial density here) and we cannot use them together in the model because they are positively correlated ($R^2 = 0.44$ - October density was used as a proxy of delayed density). The time effect was added with quadratic for more flexibility.

Reproduction model

At the individual level, we built a generalized linear model (binomial error distribution with logit link) to explain the reproductive status of individuals (0: inactive / 1: active) where the explanatory variables were: body size, the local current density (numeric effect), the density area (factor with two levels: High density and Low density), the time expressed as number of days after the 1st October 2011, sex and phase effect. Time was added in order to take in account for the seasonal variations of the environment, using both linear and cubic terms as we expected that reproduction was higher at the beginning and the end of winter (i.e. October and April) than in the middle of winter. All simple models were tested (i.e. without interactions) and interactions between density and time were tested (linear and quadratic terms) because we expected that density will not have the same impact in different seasons. We also tested an interactive effect between current density and the initial density (interpretable like a phase effect) because we expected, in case of delayed density dependence, that density in May has stronger effect in the HDA.



Results

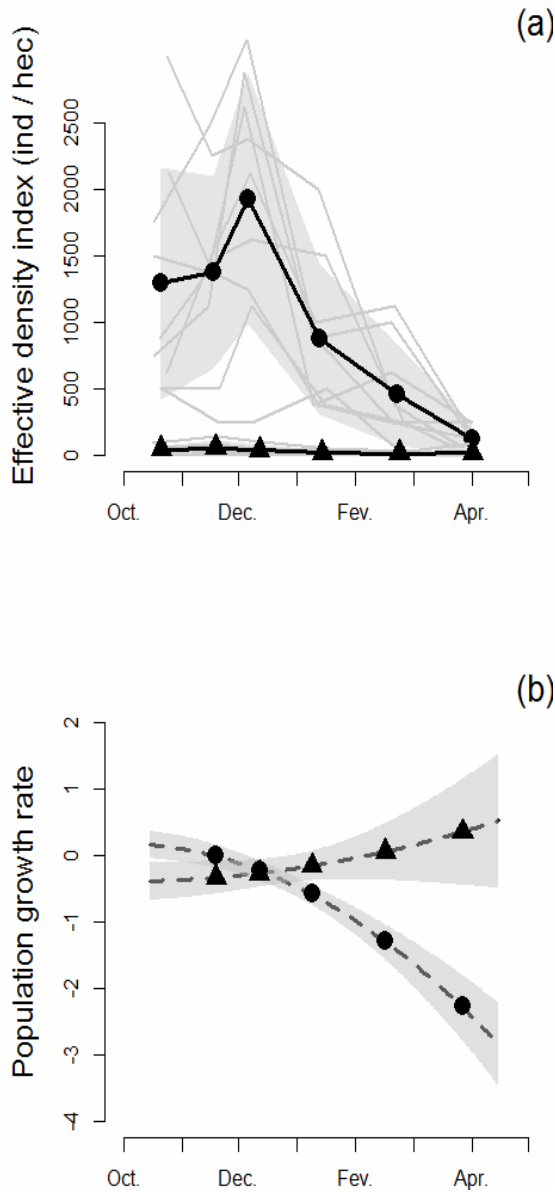
Density and population growth rate during winter decline

In both high and low density treatments, a population decline was recorded during winter (fig 2a). However, patterns of abundance were different between high and low density areas. The average abundance in the high density treatment increased from October to December then decreased each month until April (i.e. the end of the survey - fig 2A). At the trapping site scale, population decline was not constant between sessions and most of the decline was often concentrated between two sessions (mainly between December and January or January and February). In the low density treatment/zone, average abundance increased from October to November, decreased until January, and then increased. Measured at trapping site scale, the percentage of individual loss between the highest abundance and the lowest abundance were close but higher and less variable in HDA as in LDA (HDA : $\mu = 0.945$ $\sigma = 0.052$; LDA : $\mu = 0.825$ $\sigma = 0.115$).

After model selection, the best model retains time and density and interaction between time and density. The population growth rate between the two classes of area density is not significantly different when we do not take into account the interaction with the time (effect of HDA on intercept no significant; mean = $5.619e-01$, standard error = $3.579e-01$, t-value = 1.570 , p-value = 0.1214). Population growth rate is higher in HDA than in LDA (fig 2b). The main effect of time is not significant (mean = $2.270e-05$, standard error = $3.007e-05$, t-value = 0.755 , p-value = 0.4531) however the interaction between time and HDA treatment is strongly negative (mean = $-9.777e-05$, standard error

5.2.

= 3.553e-05, t-value = -2.752, p-value = 0.0077). Thus time have a border line non significant positive effect on PGR in LDA and a strong negative effect in HDA (fig 2b).



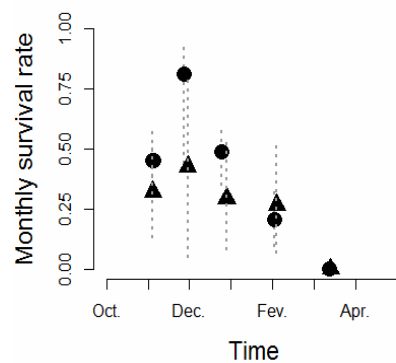
(a)

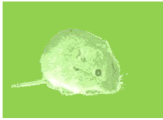
Figure 2 Estimated vole density (a) and population growth rate (b). Black dots correspond to high density area and triangles, to low densities areas. In the panel a, Each grey line correspond to one trapping site. Black line represent the average value by kind of density area, grey surface represent standard errors around average values. The same symbols are used in panel b, results show are predictions from a linear model and grey surface represent standard error around average value.

Influences of density on survival

Four models had an delta AIC_c smaller than 2. Time was retained in all these models, density in three and phase in two. Furthermore, the interaction between time and density was selected twice (annex 3). The best model contained the effect of time, of density and the interaction between time and density (table 2). In the models where density was retained, density had a positive effect between the two first session and a null effect after (0 comprised in the IC95); when phase was retained in the model, phase had a positive effect for the HDA. Thus, average individual survival was higher in HDA during the beginning of experiment and higher or equal in the rest of the experiment (fig 3).

Figure 3 Survival between sessions, presented as the monthly survival rate, estimated from CMR model (annex 3, model 4) and presented averaged by kind of density area. Vertical grey lines represent 95 percent confidence interval. Black dots correspond to high density area and triangles, to low densities areas. For the last pair of point (session 6), estimations mix apparent survival and catch probability





Influences of density on Reproduction

To explain reproductive status of individuals, both sex and phase effect were not retained during model selection (annex 2, table 1). On the other hand numerical density at field plot scale had a significantly negative effect (fig 4, table 1), body length had a positive effect (table 1) and time had a contrasted effect with a maximum in the day 30 and the day 220, and passing through a minimum in the day 140 (table 1).

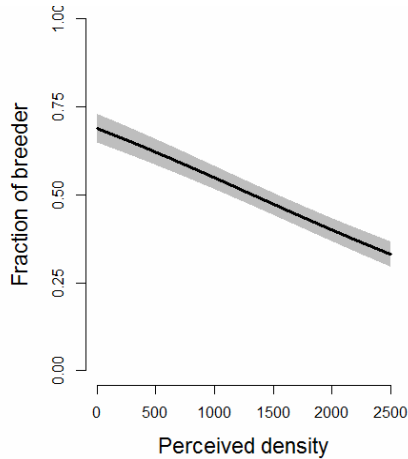


Figure 4 Individual based relationship between the fraction of breeder and the abundance estimated from binomial model. Result show is for the month of December. Full line represents the average value and dashed lines are standard deviation around mean. Black line represent the average value, grey surface represent standard errors around average values.

Table 1: Best model for Reproductive Status (model 7); Details table (for model selection table, see annex 2 table 1)

	Estimate	S.E.	p-value	Deviance	Resid, Dev	p-value
Intercept	-9.0285	1.1998	0.0000	-	851.12	-
Lenght	0.0943	0.0112	0.0000	68.49	782.64	0.0000
Time	0.0352	0.0217	0.1043	0.41	782.22	0.5204
I(Time^2)	-0.0006	0.0003	0.0221	19.16	763.06	1.20 10 ⁻⁵
Density	-0.0015	0.0004	0.0005	47.49	715.56	0.0000
Time:I(Time^2)	2.53 10 ⁻⁶	9.4 10 ⁻⁷	0.0070	10.28	705.29	0.0013
I(Time^2):Densit y	1.90 10 ⁻⁷	8.00 10 ⁻⁸	0.0243	5.57	699.71	0.0183

Table 2: Best model for survival estimation (model 13) ; detailed table (for model selection table, see annex 2 table 2)

	Estimate	S.E.	L.C.L.	U.C.L.
Φ Intercept	3.33	0.23	2.88	3.78
Φ Session 2	-0.23	0.43	-1.07	0.61
Φ Session 3	0.14	0.36	-0.57	0.85
Φ Session 4	-0.10	0.36	-0.81	0.60
Φ Session 5	-3.33	0.00	-3.33	-3.33
Φ Density	0.0009	0.0004	0.0001	0.0017
Φ Density Session 2	0.0023	0.0014	-0.0004	0.0050
Φ Density Session 3	-0.0007	0.0006	-0.0018	0.0005
Φ Density Session 4	-0.0008	0.0009	-0.0025	0.0009
Φ Density Session 5	-0.0011	0.0000	-0.0011	-0.0011
p Intercept	1.23	0.26	0.73	1.73

Discussion

Common vole overwintering

In this work, we studied voles populations living in eight Alfalfa plots characterised by two different initial population densities: either outbreak (average of 1291 voles/hectares in October) or low abundance (average of 49 voles/hectares in October). The two categories of fields plot were characterised by different population growth rates during the winter, associated with different patterns of reproduction and survival.

We developed a new protocol of survey with “one trap by opening” using single-capture traps. We estimated from preliminary analyses at 80% the proportion of the population caught during the first night of trapping. Estimation of the probability of recapture from CMR models indicates that the probability of recapture was not influenced by time, sex, density or interaction between these 3 factors. Furthermore, the best CMR model estimated at 82.3% the probability of recapture, in accordance with preliminary tests. Thus, this protocol appears efficient to catch an important fraction of a common vole local population with a reduced sampling effort (12hours).

Changes in (initial) density induced strong effects on overwintering voles, and the observed demographic patterns were associated with important variations in reproduction and survival. Population growth rate differed between high density area and low density area, however, in both situations we observed a decline of population size reduced twofold. Winter is a challenging season for voles (*Hapaakosvki et al. 2012*). In common voles, older and multiparous individuals hardly survive the cold season (*Martinet et al. 1967, Tkadlec 1997*). This could explain why common vole populations decline in winter despite the surrounding density. Winter decline was however stronger in high density area than in low density plots because the population growth rate in LDA increased again from February whereas it was still negative in HDA.

This difference cannot be explained by lower survival or higher emigration because apparent survival during this period is similar in HDA and LDA. However we recorded that at high density, vole stop to reproduce. In accordance, we found evidences that the recruited fraction is lower in HDA than in LDA (appendice). Thus, we argue that the lower investment in reproduction at high density must be the primary cause of the differential recruitment and that the difference in population growth rate may be caused by the negative effect of density on reproduction rate.

At the individual level, density has also strong opposite effects in the beginning of winter with an increase of apparent survival and a decrease of reproduction rate in HDA. We do not have data to

explain why voles live longer or emigrate less at high density. A negative density dependent emigration is hardly conceivable because voles usually show positive density dependent emigration (Aars *et al.* 1999). However, a higher survival should be possible if the increase of density induces a lower *per capita* predation rate risk by dilution effect.



Similarly, we did not find clues to understand the ultimate causes of females' low reproduction at high density. In both density situations, animals were similar in body condition, external parasitism or individual size before the decline (unpublished data). Nevertheless, several studies on rodents previously highlighted the influence of density on reproduction at the individual level and lasting several generations due to an increased physiological stress caused by hierarchy or inter-individual aggressive behaviour (for a review, see Marchelwska-Koy 1997). In mice, it has been demonstrated that chemical component located in urines have a negative effects on reproduction (Champlin 1971, Ma 1998). In voles, interferences may induce reproduction loss in subordinate females (e.g. Batlzi *et al.* 1971, Dolby 2010). Also, reproduction stop at high density may be due to intrinsic population regulation passing through female breeding suppression.

At population scale, these results can be translated into a strong difference of population turnover with a rapid replacement of individuals at low density (high reproduction, low survival) and an aging population at high density (low reproduction, high survival). A low turnover may lead for consequence to a senescent population. In small mammals, density dependent population senescence has previously been invoked to explain rodent cycles (Boonstra 1994, Tkadlec and Zejda 1998). We do not have data to specifically test the senescent hypothesis, but the pattern of low turnover at high density and the following high decline of population are consistent with this hypothesis. However, in another common vole population, this specific hypothesis has been explicitly tested but rejected (Janova *et al.* 2003). Yet, Janova *et al.* (2003) tested a phase of cycle effect on the age of individuals. However, they did not consider the phase of cycle as a function of vole density. They analysed a pattern of two consecutive peak-decline years (high density in fall - year 1 : ~600 ind. ha⁻¹, year 2 - ~700 ind. ha⁻¹, and strong winter decline, year 1 and year 2 ~100 ind. ha⁻¹). they as an increase phase for the first year, and a peak phase for the second. However, they searched differences in age pattern between the first year (called increase phase) and the second year (called peak phase) despite this two year showed very similar density patterns. We also argue that they may have missed the proximal cause of decline by analysing a phase effect instead of a density effect.

Our common vole population exhibit three year cycles, and crashes occurs in winter, which seems to be a characteristic of southern cycles (Hansson *et Henttonen* 1985, Macking-Rosalka and Nabaglo 1995). Unsurprisingly, we found that winter has negative impacts on population dynamics in spite of

density effects, and we argue that a proportion of the decline in this cyclic system is thus due to the seasonality of mortality. However, a proportion of declines is also probably due to a decrease on reproduction. In a previous analysis, we found negative effect of density on reproduction only during fall and winter. Thus, the difference of reproduction and local recruitment (as population consequence) seems to be equally season dependent. We also argue that strong common vole declines due to a decrease of recruitment are constrained by that seasonality of environment.

Assuming that the mechanisms observed locally in this study could lead to a general population crash, cyclic declines in our common vole cyclic system would be largely season dependent. Furthermore, we clearly demonstrated that population decline can occur without decrease of survival and thus, that declines are not caused by direct predation in our system.

Further demographic studies are needed, especially during region-wide population crashes, first to confirm that population declines occur through breeding suppression as suggested here, and secondly to improve our general knowledge of rodent demography, a key stepping stone to a better understanding of rodent population cycles.

Acknowledgements

We are particularly grateful to all people that gave punctual help for field work; Helene Lisse, Ronan Marrec, Marilyn Roncoroni, Mathieu Liaigre, Catherine Michel, Pomme Pinot, Alexandra Scohier, Jean-François Blanc and Samantha Yeo. Partial funding was supported by BiodivERSA project "Ecocycle" NERC NE/G002045/1. We kindly thank the nine farmers that agreed that the experiment took place in their fields.

References

- Aars, J., and R. A. Ims. 1999. The effect of habitat corridors on rates of transfer and interbreeding between vole demes. *Ecology* 80:1648–1655.
- Anderson, D. R., Burnham K. P. and White G. C. 1998. Comparison of Akaike information criterion and consistent Akaike information criterion for model selection and statistical inference from capture-recapture studies. *Journal of Applied Statistics* 25: 263-282.
- Batzli G.O., Getz L.L., Hurley S.S. (1977) Suppression of Growth and Reproduction of Microtine Rodents by Social Factors. *Journal of Mammalogy*, 58-4 583-591
- Berryman A (2002) Population cycles, Cause and analysis In Berryman A (eds) Population cycles. Oxford university press
- Boonstra R (1994) Population cycles in microtines: the senescence hypothesis. *Evolutionary ecology* 8-2 126-219

Briner T., Favre N., Nentwig W., Airoidi J.-P. (2007) Population dynamics of *Microtus arvalis* in a weed strip. *Mammalian biology*, 72-2; 106-115

Brügger, A. and Netwig, W. and Airoidi J.P. (2010) The burrow system of the common vole. *Mammalia* 74, 311-315

Champlin A.K. (1971) Suppression of oesturs in grouped mice: the effects of various densities and the possible nature of the stimulus. *J Reprod Fertil* November 1, 27 233-241

Choquet. R.. Lebreton. J.D.. Gimenez. O.. Reboulet. A.M. And Pradel. R. 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture-Recapture data. 2009. *Ecography* 32: 1071-1074.

DolbyA. (2008) Breeding suppression between two unrelated and initially unfamiliar females occurs with or without social tolerance in common voles (*Microtus arvalis*). *J Ethol* (2009) 27:299–306

Ergon T, Ergon R, Begon M, Telfer S, Lambin X (2011) Delayed density-dependent onset of spring reproduction in a fluctuating population of field voles. *Oikos* 120-6: 934-940 doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18983.x

Efford M., (2004) Density estimation in live-trapping studies. *Oikos* 106-3: 598-610

Gauffre, B., Estoup, A., Bretagnolle, V. & Cosson, J. F. (2008). Spatial genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape. *Mol. Ecol.*17, 4619–4629.

Gilg O., 2002. The summer decline of the collared lemming, *Dicrostonyx groenlandicus*, in high arctic Greenland. *Oikos* 99 : 499-510

Graham IM, Lambin X (2002) The impact of weasel predation on cyclic field-vole survival: the specialist predator hypothesis contradicted. *J. of anim. ecology* 71-6 946-956 doi:10.1046/j.1365-2656.2002.00657.x

Haapakoski M., Sundell, J. Ylönen H. (2012) Predation risk and food: opposite effects on overwintering survival and onset of breeding in a boreal rodent. *J. Anim. Ecology*

Hanski I, Hansson L, Henttonen H (1991) Specialist predators, generalist predators and the microtine rodent cycle. *Journal of animal ecology* 60-1 353-367 doi: 10.2307/5465

Hanski I, Henttonen H, Korpimäki E, Oksanen L, Turchin P (2001) Small-rodent dynamics and predation. *Ecology* 82-6 1505-1520 doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[1505:SRDAP]2.0.CO;2

Hansson L., Henttonen H. (1985). Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia* 67 394-402

Jacob J., Brown J.S. (2000) Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short- and long-term anti-predator behaviors in common voles. *Oikos*, 91: 131–138

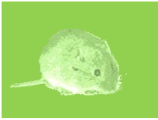
Janova E, Heroldova M, Nesvadbova J, Bryja J, Tkadlec E (2003) Age variation in fluctuating population of the common vole. *Oecologia* 137-4 527-532 doi: 10.1007/s00442-003-1379-0

Klemola T, Koivula M, Korpimäki E, Norrdahl K (1997) Small mustelid predation slows growth of *Microtus* voles: A predator reduction experiment. *journal of animal ecology* 66-5 607-614 doi: 10.2307/5914

Korpimäki E (1993) Regulation of multiannual vole cycles by density-dependent avian and mammalian predation. *Oikos* 66-2 359-363 doi: 10.2307/3544826

Korpimäki E, Norrdahl K (1998) Experimental reduction of predator reverses the crash phase of the small-rodent cycles. *Ecology* 79-7 2448-2455 doi: 10.1890/0012-9658(1998)079[2448:EROPRT]2.0.CO;2

Korpimäki E., Norrdahl K., Klemola T, Petterson P., Stenseth N.C. (2002). Dynamic effects of predators on cyclic voles: field experimentation and model extrapolation. *Proc. R. Soc. Lond.* B269, 991–997



5.2.

Kresb C.J. (1996) Population cycles revisited. *Journal of mammalogy*, 77-1, 8-24

Krebs C.J. (2011) Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada. *Proc. R. Soc. B* 278, 481-489

Krebs CJ, Myers JH (1974) Population cycles in small mammals p268-389, in *Advance in Ecological Research*, Volume 8, A. Macfadyen

Lambin, X. et al. 2002. Population cycles: inferences from experimental, modeling and time series approaches. – In: Berryman, A. A. (ed.), *Population cycles: the case for trophic interactions*. Oxford Univ. Press, pp. 155–176.

Lambin X, Bretagnolle V, Yoccoz N (2006) Vole population cycles in northern and southern Europe: Is there a need for different explanations for single pattern? *J. of anim. ecology* 75: 340-349 doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01051.x

Lebreton J.-D., K.P. Burnham, J. Clobert, D.R. Anderson (1992) Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* 62:67–118. <http://dx.doi.org/10.2307/2937171>

Le Quilliec P. et Croci S. (2006). Piégeage de micromammifères : une nouvelle boîte-dortoir pour le piège non vulnérant INRA. *Le cahier des Techniques INRA* Numéro Spécial sur les Méthodes et outils pour l'observation et l'évaluation des milieux forestiers, prairiaux et aquatiques.

Ma W., Miao Z., Novotny M.V. (1998) Role of the Adrenal Gland and Adrenal-Mediated Chemosignals in Suppression of Estrus in the House Mouse: The Lee-Boot Effect Revisited. *Biology of reproduction* 59 1317-1320

Mallory F, Elliott J, Brooks R (1981) Changes in body size in fluctuating populations of the collared lemming: age and photoperiod influences. *Can. J. Zool.* 59-2: 174-182

Marchlewska-Koy, A. (1997) Sociogenic Stress and Rodent Reproduction , *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 21-5,. 699-703, 1997

Mackin-Rosalka, R. & Nabaglo, L. (1990) Geographical variation in cyclic periodicity and synchrony in the common vole, *Microtus arvalis*. *Oikos*, 59, 343-348

Martinet L, Meunier M, Bureau P (1967) Cycle saisonnier de reproduction du campagnol des champs (*Microtus arvalis*). *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.* 7: 245-259 doi: 10.1051/rnd:19670302

Norrdahl K, Korpimäki E (1995) Mortality factors in a cyclic vole population. *Proc. R. Soc. Lond. B* 261-1360 49-53 doi : 10.1098/rspb.1995.0116

Oksanen L. and Oksanen Tarha (1992) Long-term microtine dynamics in north Fennoscandian tundra: the vole cycle and the lemming chaos. *Ecography* 15: 226-236

Regnier R., Pussard R., 1926. Le Campagnol des champs (*Microtus arvalis* Pall.) et sa destruction. *Annales des Épiphyties*, 12(5), 385-525.

Smith M, White A, Lambin X, Sherratt J, Begon M (2006) Delayed density-dependent season length alone can lead to rodent population cycles. *American naturalist* 167: 695-704

Spitz F. (1968) Interactions entre la végétation épigée d'une luzernière et des populations enclose ou non enclose de *Microtus arvalis* Pallas. *Revue d'Ecologie (terre et vie)* 23 :274-306

Spitz F (1974) Standardisation des piègeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *Terre Vie Rev. Ecol.* 28 : 564-578

Spitz F. (1963) Etude des densites de population de *Microtus arvalis* Pall. a Saint-Michel en l'Herm (Vendee). *Mammalia* 27- 4 497–531

Stenseth N.C. (1999). Population Cycles in Voles and Lemmings: Density Dependence and Phase Dependence in a Stochastic World. *Oikos*, 87-3, 427-461

Tkadlec, E. (1997). Early age of vaginal opening in common vole (*Microtus arvalis*). *Folia zoologica*, 46-1, 1-7

Tkadlec E, Zejda J (1995) Precocious breeding in female common voles and its relevance to rodent fluctuations. *Oikos*, 73-2, 231-236

Tkadlec E, Zejda J (1998) Small rodent population fluctuations: The effects of age structure and seasonality. *Evolutionary ecology* 12-2 191-210 doi: 10.1023/A:1006583713042

Turchin P (2003) *Complex Population Dynamics: a Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press

Turchin P., Ostfeld R.S. (1997) Effects of Density and Season on the Population Rate of Change in the Meadow Vole. *Oikos* 78-2, 355-361

Williams C.K., Ives A.R., Applegate R.A., Ripa J.(2004) The collapse of cycles in the dynamics of North American grouse populations. *Ecology Letters* 7: 1135–1142



ANNEX 1

Prediction of the vole abundance in October 2011:

142 field plot was sampled between January 2011 and June 2011 (January: 28. March: 24) April: 18. May: 42 and June: 46). Four types of crops was sampled (Cereals: 47. Rape: 23. Alfalfa: 47. Grassland; 25). The total trapping offered a large spatial extent.

We used the Generalised Additive Model as a smoothing model to see how the population was spread in space. taking account of the crop type and the date of trapping.

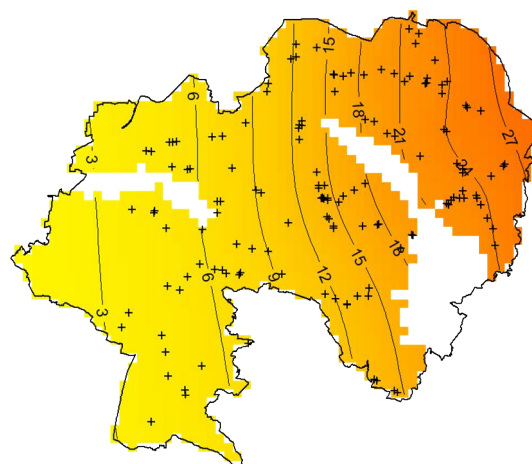
We use binomial distribution for the response variable (number of vole catches on the number of available traps) and logit link. The date of trapping was expressed as the Julian date from the first January 2011. The type of crop was added in factor. The smoothing factor was added on the interaction between x and y coordinates and the number of equivalent degrees of freedom (edf) in the spline function was selected by Newton type optimization of AIC (*Wood 2004*).

The model explains 40.7% of deviance. The estimated degrees of freedom were 9.94 and the GCV score was 1.79. With this model. we predicted the expected abundance at the study area scale for the Julian date 270 (2 october 2011) on alfalfa.

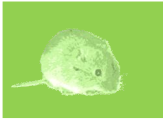
Tableau 1: Summary of the model

	Estimate	SE	T	p-value
Intercept	-6.44	0.664	-9.70	>1.10 ⁻³
Julian Date	0.017	0.004	4.38	>1.10 ⁻³
Rape	-0.20	0.312	-0.63	0.527
Alfalfa	-0.02	0.228	-0.11	0.916
Grassland	-0.31	0.356	-0.86	0.392
	edf	Ref.df	F	p-value
s(X.Y)	3.94	5.40	4.178	0.001

Figure 1: Estimation of the number of vole per 100 traps in October with a generalised additive model and from trapping session comprised between January and June (each cross represent a sampling unit).



ANNEX 2



Summary of field plot characteristics in the beginning of the experiment;

Field plot	Area	Perimeter	Vegetation height	Vegetation cover (%)	Vole abundance (trap lines)	Vole density (CMR estimates)
L'Enfer	87970	1287	15	50	39,5	1917 +/- 1201
Les Sablieres	90264	1351	15	75	3,1	625 +/- 216
La Bataille	21792	637	5	25	5,2	36
Les Grandes Chaumes	43656	997	15	75	1,0	41
Le Petit Fief	85817	1394	10	75	1,0	61
Le Vignau	69252	1161	15	100	0,0	92
Terre de Jules	57896	1380	10	100	0,0	13
Les Chirons	122171	1422	15	75	7,3	1333 +/- 520

We estimated the abundance with INRA line protocol for full explanations on abundance index). With regard to abundance estimates with trap lines, we had two groups of 4 field plot with one exhibiting high densities (L'Enfer, Les Sablieres, La Bataille, Les Chirons) and the other one exhibiting low densities (Les Grandes Chaumes, Le Petit Fief, Le Vignau, Terre de Jules). We first decided to use this estimation for adapting the trapping effort to the number of voles on each field plot (monitoring three 10 by 10 meters sub area in high density area or all colonies in low density area). However, when we selected randomly three 10 by 10 meters square for the field plot "La Bataille", all of them was without common vole colonies and we thus decided to monitor all colonies of the field plot.

After the first density estimation with CMR, we observed two classes of densities, the outbreaks areas (group 1 in fig 2; L'Enfer, Les Sablieres, Les Chirons) and the non outbreak area (group 1 in fig 2; Les Grandes Chaumes, Le Petit Fief, Le Vignau, Terre de Jules, Bataille)).

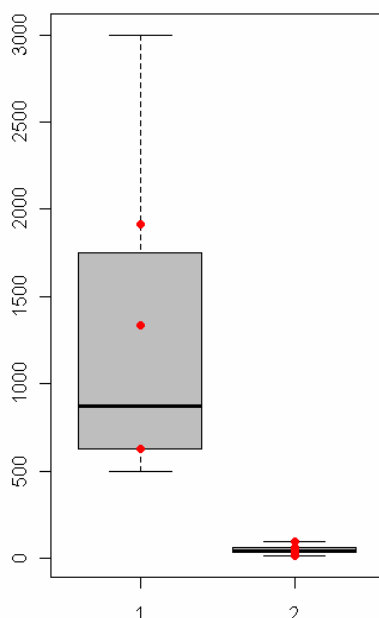


Figure 2: Densities in October classed in two groups, the group 1 is the group of high density, representing nine trapping sites (boxplot distribution) nested in three field plots (average density value for each field plot are represented by red dots). The group 2 represent low density area with 5 trapping sites (boxplot distribution) representing 5 different field plot (average density value for each field plot are represented by red dots).

ANNEX 3

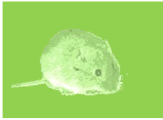
5.2.

Tableau 2: Model selection for Reproduction Status

Model	Expression	AIC	ΔAIC	Deviance	Percentage of explained deviance	Null deviance
7	Lenght + Time * I(Time^2) + Density + Density:Time	710.9	0	696.9	18.1	851.1
8	Lenght + Time * I(Time^2) + Density + Density:I(Time^2)	713.7	2.8	699.7	17.8	851.1
9	Lenght + Time * I(Time^2) + Density + Density:Time:I(Time^2)	716.4	5.5	702.4	17.5	851.1
10	Lenght + Time * I(Time^2) + Density + Density:Time:I(Time^2) + Area	717.1	6.2	701.1	17.6	851.1
6	Lenght + Time * I(Time^2) + Density + Density:Time:I(Time^2) + Area *	717.3	6.4	705.3	17.1	851.1
11	Density	718.3	7.4	700.3	17.7	851.1
4	Lenght + Time * I(Time^2)	768.2	57.3	758.2	10.9	851.1
5	Lenght + Time * I(Time^2) + Sex	770.1	59.2	758.1	10.9	851.1
2	Lenght	786.6	75.7	782.6	8	851.1
3	Lenght + Time	788.2	77.3	782.2	8.1	851.1
1	1	853.1	142.2	851.1	0	851.1

Tableau 3: Cormack Jolly Seber model selection

Model	ψ	p	npar	AICc	DeltaAICc
1	~time * density	~1	11	460,87	0,00
2	~time + density	~1	7	461,90	1,03
3	~time + dens	~1	7	462,28	1,41
4	~dens + density * time	~1	12	462,57	1,70
5	~dens + density + time	~1	8	462,99	2,12
6	~dens * density + time	~1	9	464,91	4,04
7	~time * dens	~1	11	466,96	6,09
8	~time	~1	6	467,40	6,53
9	~time * log(density)	~1	6	467,40	6,53
10	~dens * time + density	~1	12	468,34	7,46
11	~daily + dens	~1	4	474,91	14,04
12	~daily * dens	~1	5	475,97	15,10
13	~density	~1	3	479,54	18,67
14	~dens * density	~1	5	481,43	20,56
15	~dens	~1	3	487,78	26,91
16	~I(daily^2) + dens	~1	4	489,83	28,96
17	~I(daily^2) * dens	~1	5	491,89	31,02
18	~1	~1	2	496,14	35,27



ANNEX 4

Estimation of recruitment at trapping sites level

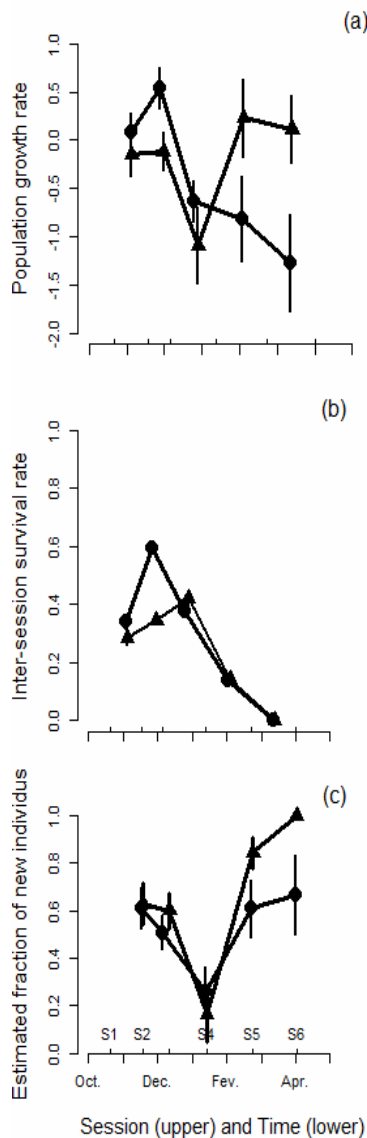
For each trapping site, we predicted the survival rate between each session from the CMR model and the trapping site abundance. Then we estimated for each trapping site at the time t , the proportion of individuals that could be survivors from previous trapping site by multiplying the abundance during the previous session by the estimated survival rate between the two sessions:

$$N_{t-s} = N_{t-1} * S_{t-1 \sim t}^L$$

with N , the abundance, t the session, S the daily survival rate and L , the time duration between the two session

Afterwards, we estimated the recruited population as the difference between the survivor population and the recorded population size:

$$N_{t-r} = N_t - N_{t-s}$$



Note that in the case where vole better survive than the value predicted by the model, the estimated survivor population should be higher than the recorded population size, and thus, the recruited population negative. In this cases, (13 on 68) we fixed the recruited population at 0. Finally, we calculated the fraction of recruited as recruited population divided by recorded population size.

Figure 3: Population characteristics during winter in high density (full circle) and low density area (full triangle) with standard errors; (a) average log transformed population growth rate between sessions, calculated at trapping site scale. (b) Average survival rate between sessions, estimated at trapping site scale from general CMR model. (c) Average recruitment fraction, calculated as the difference between survival abundance (survival abundance at t = abundance at $t-1$ * survival rate between $t-1$ and t) and observed abundance, calculated at trapping site scale. Verticals segments are standard errors. (Note that in 13 cases on 68, the number of new born was estimated negative due to survival model misinterpolation, in these cases, we report the negative number of new individual at zero).

ANNEX 4

5.2.

In a second way, we compared this proxy with another one; the number of untagged individuals.

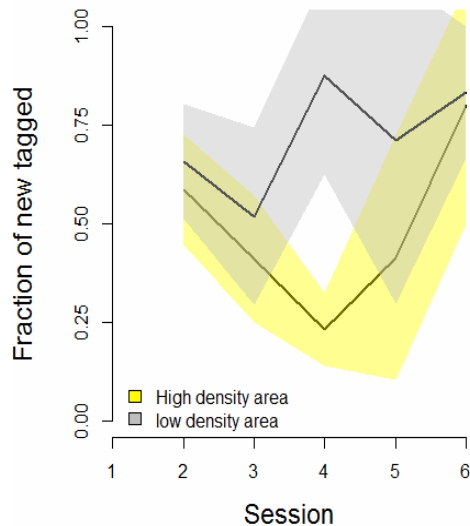


Figure 4: This figure represents the empirical results of the fraction of tagged individuals by session on the total number of caught.

The trends of depletion of new individuals are the same as calculated by extrapolation of survival model. The trend is less the same in low density area highlighting the weakness to the model to model survival at low density area. This is probably due to the demographical stochasticity inherent to low density. Despite that, the main result goes in the same sense; there is less recruitment in high density area as in low density area.

Cited references:

Wood SN (2004) Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. *J. of the american statistical association* 99-467: 673-686 doi: 10.1198/016214504000000980



Reproduction & Survie

selon les phases du cycle

Compléments d'étude



Contexte de l'étude

En parallèle du suivi hivernal *in natura*, nous avons suivi divers traits de la croissance morphologique des campagnols des champs en laboratoire afin de préciser si les effets de densité dépendance retardée détectés à l'échelle de la population (notamment que les individus soient plus petits durant la phase de creux) pouvaient être en partie expliqués par des troubles précoces du développement (effets maternels ou effet de l'environnement sur le développement des jeunes). Pour ce faire, j'ai collecté des individus issus de zones à fortes et faibles densités et observé leur croissance en laboratoire tout au long de l'hiver. Pour diverses raisons expliquées dans la note de synthèse ci-après, cette étude était exploratoire. Cependant, elle est présentée telle quelle dans cette thèse car les pré-résultats apportent des éléments dans la compréhension du système.

Dans une seconde partie, je détaille également la structure de la végétation après l'hiver et corrèle plusieurs indices à la densité de campagnols. Ces résultats sont également exploratoires et visent à montrer, que le campagnol des champs impacte fortement la végétation. Cette étude est présentée ici car les conséquences que cela peut avoir sur sa disponibilité alimentaire sont discutées dans cette thèse.

5.3. Compléments d'étude

A) Effets maternels

Contexte :

Etant donné que les campagnols étaient plus petits et moins féconds durant les années de creux, j'ai cherché à savoir si la croissance des individus était contrôlée par les conditions du milieu, ou si elle était contrôlée par des mécanismes intrinsèques tels que des effets maternels. Pour ce faire, j'ai capturé de jeunes individus issus de densités différentes que j'ai placés dans des conditions similaires durant l'hiver afin d'observer si des différences naîtraient en fonction des groupes.



Matériel et méthodes

Sélection des individus.

En parallèle du suivi des populations de campagnol des champs durant l'hiver (chapitre 5.2), j'ai capturé 16 campagnols dans des parcelles de faible abondance (2 parcelles) et 25 dans des parcelles de haute abondance (2 parcelles). Les pièges étaient posés devant les entrées des terriers au sein des parcelles échantillonnées mais loin des zones de suivi de population. Ils étaient appâtés, posés à la tombée de la nuit et relevés avant minuit pour minimiser le temps que les animaux passent dans les pièges. Tous les individus sélectionnés étaient des femelles, vierges, de moins de 100 mm de long. La sélection a été faite directement sur le terrain. Pour obtenir ces 41 femelles, j'ai capturé au total 254 individus. Le faible laps de temps entre la pose des pièges et la relève a permis de n'avoir aucune mortalité durant les captures. Elles ont été capturées en décembre (entre le 7 et le 20) et la majorité d'entre elles ont été relâchées le 3 Mars⁵. Durant cette période, elles ont été maintenues par groupe de 3 individus (afin de diminuer leur stress ; les campagnols sont des animaux très sociaux durant l'hiver) au sein de cage de laboratoire (26*21 cm - prêtées par l'équipe Ecophysiologie ; Merci). Le fond des cages était garni de copeaux de bois et le râtelier de carottes et de granulés pour

⁵ Une femelle est morte entre le début de l'expérimentation et fin février, puis 5 la dernière semaine de manipulation. C'est cette mortalité accrue (que j'avais analysé sur le moment, comme une inadéquation des conditions de détention vis-à-vis de l'entrée dans la saison de reproduction) qui a entraîné un arrêt prématuré de la manipulation. Toutes les femelles ont été relâchées, hormis six qui ont été gardées en cage individuelles en vue de voir si c'était la présence d'autres individus dans la cage qui a diminué leur survie. J'ai rajouté de petite boîte en bois (12*5*5 réalisées sur le modèle de nichoir à belettes) afin d'améliorer leur confort et elles ont été appareillées avec des mâles. Sur les 6 femelles, 4 sont mortes avant de donner naissance, les deux autres à la fin de la période de lactation. Toutes étaient très maigres malgré la présence de nourriture *ad-libitum*.



rongeurs (marque Versele-laga). Les cages étaient changées chaque semaine et nous profitions de cet événement pour mixer les groupes afin de limiter des effets *cages* (les animaux étaient marqués avec des transpondeurs pour faciliter leur reconnaissance). Les soins quotidiens et le nettoyage hebdomadaire des cages ont été prodigués par Nadine Guillon et moi-même (j'estimerais 75 – 25%).

Mesures et analyses

J'ai réalisé plusieurs mesures durant les 2 mois ½ de détention ; le poids, la masse et le statu reproducteur. Je présente ci-dessous des résultats de croissance entre une session de mesure effectuée le 20 décembre et une autre, effectuée le 3 Mars. Des modèles linéaires ont été élaborés, visant à expliquer la croissance journalière moyenne de la taille / masse / condition corporelle en fonction de la valeur de initiale de la taille / masse / condition corporelle et de la zone de capture (facteur à deux niveaux : haute densité, basse densité). Trois modèles ont donc été testés systématiquement ;

le modèle 0 ; taux de croissance ~ 1

le modèle 1 ; taux de croissance \sim valeur initiale du paramètre

le modèle 2 ; taux de croissance \sim zone de capture

le modèle 3 ; taux de croissance \sim valeur initiale du paramètre + zone de capture

Les meilleurs modèles ont été sélectionnés par AIC

Résultats

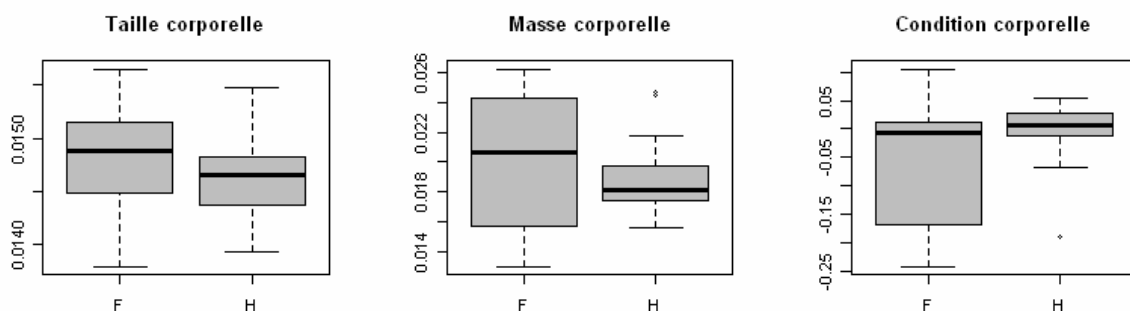


Figure 1 ; Distribution des croissances journalière de la taille corporelle, de la masse corporelle et de la condition corporelle au cours de l'hiver et en condition contrôlée, en fonction de la densité dont sont issus les individus (F ; faible densité, H ; haute densité).

Pour les taux de croissance de taille et de masse corporelle, le modèle sélectionné par AIC était le modèle 1. Cependant, le modèle 3 est très proche dans les deux (différence d'AIC de 0.1) et permet d'augmenter la part de déviance expliquée. Dans les deux cas, il y a un effet significatif négatif du paramètre de valeur initiale (les distributions étaient statistiquement identiques au début de

l'expérience) et si l'on regarde les résultats du troisième modèle, il y a un effet négatif non significatif de la zone à haute densité.

Pour la condition corporelle, le meilleur modèle est le modèle nulle. Le modèle 2 est très proche (différence d'AIC de 0.1) et montre un effet positif de la zone à haute densité.

Tous les modèles sont très sensibles au nombre de données (tous les résultats deviennent significatif si on dédouble artificiellement le jeu de donnée par réplication des individus) ou s'éloigne de la zone de significativité lorsque l'on retire aléatoirement des individus.

Discussion

Le premier point à rappeler en discussion de cette manipulation expérimentale et qu'il s'agissait d'une étude préliminaire car il existait de nombreuses inconnues ; est-ce que la détention est facile, peut-on faire des groupes sans problème, arrive t-on à les nourrir correctement ... La réponse à ces questions est globalement oui et il est donc envisageable de pousser plus loin cette étude.

Nous avons cherché à mettre en évidence les causes de la faible taille des animaux lors des années de creux. Pour ce faire, nous avons mesuré différents paramètres en conditions contrôlées. Il semble exister des différences entre les groupes comme le suggère les modèles linéaires et les figures présentés dans la partie résultat (figure 1), pour autant, je n'ai pas réussi à les mettre en évidence statistiquement. Plusieurs problèmes peuvent s'additionner pour expliquer ce résultat. Tout d'abord, les animaux arrêtent ou diminuent leur croissance en hiver et le laps de temps de la manipulation ne permettait donc peut-être pas de déceler des variations entre les groupes avec la précision que nous avons utilisé pour mesurer nos indices corporels. Le second point, néanmoins dépendant du premier, c'est que l'effet, s'il existe réellement, semble faible sur la période de temps concernée et donc, qu'il nous aurait fallu un plus grand nombre de réplicats pour qu'il soit statistiquement significatif. En termes de patrons, les résultats suggèrent que les individus issus de hautes densités grandissent moins et prennent moins de poids durant l'hiver. L'augmentation plus forte de leur condition corporelle suggère que la diminution de prise de taille est plus importante que la diminution de la prise de poids, résultant en l'obtention de plus petits individus, mais plus lourd. C'est concordant avec le syndrome de l'année de creux que nous retrouvons sur la série temporelle (Inchausti et al. 2009) et ce syndrome pourrait donc être du à des effets maternels ou des conditions de vie juvéniles. Cependant, au vue des résultats statistique, la discussion présentée ici est très spéculative. La principale perspective que je donnerais, c'est donc de reprendre ce travail avec un effort plus important car il semble prometteur.

Il est également intéressant de noter des résultats inattendus lors de cette expérimentation. Le premier concerne le statut reproducteur des femelles. Cinq d'entre elles sont entrées en chaleur avant la fin de l'expérimentation, elles étaient toutes issues de la zone à faible densité. Il est donc possible que les femelles issues de faibles densités soient en capacité de se reproduire plus tôt que celles de hautes densités.

Le deuxième point concerne la mortalité ; une partie importante des animaux sont morts sans raison apparente au début du printemps y compris lorsque les femelles ont été placées individuellement dans les cages. Cela pourrait suggérer que cette cohorte née à l'automne a une durée de vie *programmée* qui soit très courte, et que la reproduction en hivers soit donc un paramètre important du maintien des populations en hiver.



B) Etude de la végétation

Contexte :

Peter Turchin (2003) avait imaginé que les cycles de campagnol des champs pouvaient être dus à un dépassement de la capacité de charge du milieu en hiver (carrying capacity overshoot). Il soulignait, qu'au vue de l'importance des densités de campagnols des champs à l'entrée dans l'hiver, ceux-ci pouvaient dépleter leur ressource. Nous avons vu que la survie ne diminue pas avec la densité et que les campagnols ne meurent donc pas de faim. Cependant, les campagnols arrêtent de se reproduire. Nous savons que la qualité de la nourriture a un effet important sur la reproduction des campagnols (Martinet 1969, chapitre 5.1) et il est alors possible qu'un surpâturage de la végétation entraîne une diminution de la qualité/quantité de ressource et soit responsable de l'arrêt de la reproduction. Pour commencer à explorer cette piste, nous avons effectué des relevés de végétation en début Mars, lorsque la saison de reproduction reprend, pour observer si la densité de campagnol à l'automne avait une influence sur la structure de la végétation. Les parcelles sélectionnées pour cette étude ont été choisies parce qu'elles présentaient des caractéristiques semblables tant au point de vue du paysage environnant, qu'au point de vue floristique au sein de la parcelle (espèces dominantes, recouvrement, hauteur de végétation). Il semblait dès lors intéressant de faire un relevé de la végétation après l'hiver, pour regarder l'impact du campagnol des champs sur son milieu. Il nous manque malheureusement une caractérisation du point de départ aussi précis que celle du point d'arrivée.

Matériel et méthodes:

Edoardo Tedesco a collecté le premier Mars 2011, différentes informations concernant la luzerne (nombre de pousses, taille des pousses, pourcentage de recouvrement des luzernes) et concernant toute la flore (nombre d'espèces avec au moins 5 individus, nombre d'espèce total, hauteur moyenne de la végétation ou encore le pourcentage de sol nu. L'échantillonnage était basé sur 9 quadrats par parcelles de haute densité et sur 8 quadrats par parcelles de basse densité. Tous les relevés ont été pris dans les zones où les campagnols avaient été échantillonnés et la densité mesurée en Octobre a été utilisée comme indice globale de densité.

J'ai ensuite regardé la corrélation entre les différentes caractéristiques de la végétation et l'abondance de campagnols à l'automne. Pour chacune des sept variables, j'ai testé des relations de type linéaire ou quadratique entre la densité et les paramètres de végétation. Sur les figures présentées ci-après, les courbes moyennes et écarts types des relations expliquant le mieux les

données pour un minimum de nombre de paramètre (sélection par AIC) ont été présentées pour illustrer la tendance de la relation. Tous les coefficients estimés sont significatifs.



Résultats

Influences sur la flore

La densité de campagnol des champs a un effet négatif sur le recouvrement végétal total, montrant que ce petit herbivore peut réellement avoir un impact important sur la végétation durant l'hiver (figure 2). Le pâturage par les campagnols a également un effet néfaste sur le nombre total d'espèces et un effet nul sur les nombre d'espèces les plus représentées. Finalement, la densité à l'automne semble également avoir un impact négatif sur la hauteur moyenne de la végétation au printemps.

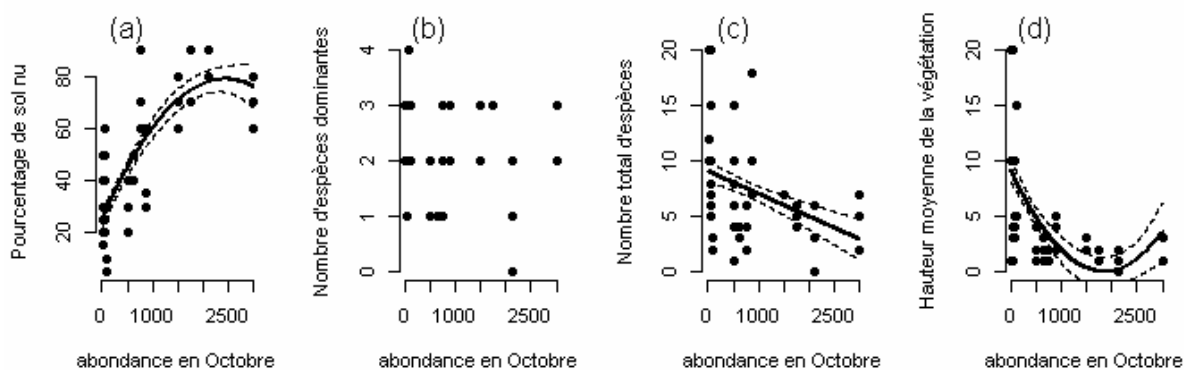


Figure 2 : Influence de la densité en campagnol des champs en Octobre sur le pourcentage de sol nu au début du printemps (a), sur le nombre d'espèces dominantes (b), sur le nombre total d'espèces (c) et la hauteur de la végétation (d). Les courbes représentent les moyennes et écart types de ces relations, estimées avec un terme quadratique ou un terme linéaire (sélection par AIC) sur l'abondance en Octobre (sur les courbes présentées, les coefficients estimés sont significatifs).

Influences sur la luzerne

La densité de campagnol à l'automne a un fort impact sur la structure de la luzerne au printemps suivant (figure 3). On observe que plus la densité est haute, plus le nombre de pousses de luzernes est importants mais paradoxalement, la proportion de sol recouvert par la luzerne diminue. On observe également un effet négatif sur la hauteur de la végétation.

5.3.

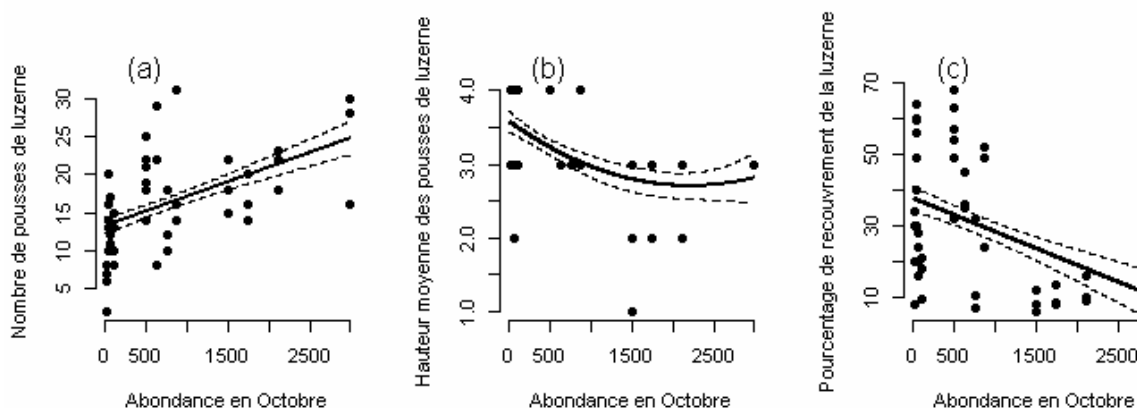


Figure 3 : Influence de la densité en campagnol des champs en Octobre sur le nombre de pieds de luzerne au début du printemps (a), sur la hauteur moyenne des pieds de luzerne (b), sur le pourcentage de sol nu (c). Les courbes représentent les moyennes et écart types de ces relations, estimées avec un terme quadratique ou un terme linéaire (sélection par AIC) sur l'abondance en Octobre (sur les courbes présentées, les coefficients estimés sont significatifs).



Figure 4 : Exemple de quadrats (Mars 2012) de 50*50cm tirés aléatoirement au sein des zones de suivi CMR de la manipulation présentées dans la partie 2.2. Le quadrat (a) est issu de la zone à faible densité, le quadrat (b) de la zone à forte densité.

Discussion

Les pullulations de campagnol des champs entraînent de profonds changements dans la structure de la végétation durant l'hiver. Ces changements ont lieu sur l'espèce cultivée, mais également sur la flore adventice. Le surpâturage à l'automne et durant l'hiver semble induire un retard de croissance de la végétation qui pourrait également se traduire par une diminution de la qualité de celle-ci. De même, au début du printemps, les végétaux peuvent avoir quasiment disparus en certains endroits et on peut se demander qu'elle ressource nutritive il reste alors aux campagnols (fig. 4). On sait que les campagnols font des réserves de nourritures (greniers – Brugger *et al.* 2010) et qu'ils sont capables de manger les racines, cependant, ces sources de nourriture sont peut être de plus mauvaise qualité et le manque de ressource pourrait alors expliquer l'arrêt de la reproduction.

Références bibliographiques



Brügger A., Netwig W. , Airoidi J.P., 2010. The burrow system of the common vole. *Mammalia* 74 : 311-315

Inchausti P., Carslake D., Attie C., Bretagnolle V., 2009. Is there direct and delayed density dependent variation in population structure in a temperate European cyclic vole population? *Oikos* 118 : 1201-121

Martinet L, Meunier M, 1969. Influence des variations saisonnières de la luzerne sur la croissance, la mortalité et l'établissement de la maturité sexuelle chez le campagnol des champs (*Microtus arvalis*). *Annales de Biologie Animale, de Biochimie et de Biophysique* 9: 451-462

Turchin P., 2003. *Complex Population Dynamics: a Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press, 456p

Influence du type de milieu sur les traits d'histoire de vie



Contexte de l'étude

Tout au long de ce travail de thèse, nous avons abordé la compréhension des causes de cette dynamique cyclique en considérant l'environnement comme quelque chose de stable et de continu. Il s'agit bien sur d'une approximation, qui peut avoir une influence importante sur notre compréhension du système, comme notamment lorsque l'on parle de fin des cycles. Par exemple, en introduction, je suggérais que ce syndrome d'atténuation du signal cyclique s'observait dans les parcelles de céréales et pas dans les parcelles de luzernes. Par ailleurs, dans la première partie du second chapitre, nous montrions que la productivité de l'environnement avait un impact fort sur la reproduction du campagnol, ce même lien devrait alors exister à une échelle inférieure. De plus, d'autres nombreuses questions restent en suspens, telles que l'impact du labour sur la population résidante. Pour essayer de mieux comprendre cette relation étroite entre le campagnol des champs et la plaine agricole, nous avons suivi une population de campagnol avec un protocole de CMR sur un parcellaire miniaturisé (parcelles de 4 000 mètre carrés) situé à l'ORE-ACBB de Lusignan (plateforme INRA).

La mise en place du suivi a été faite par mes soins au début de la thèse, de réalisation et rédaction du protocole de suivi, à la conception du design expérimental visant à détecter l'impact du labour, en passant par les tests de techniques de piégeages. Les piégeages ont été réalisés par Laurent Bruneteau (personnel de l'ORE-ACBB Lusignan). Et j'ai eu le plaisir de co-encadrer Timothée Bonnet sur l'analyse des données issues du piégeage. En raison de la complexité des analyses CMR, nous avons demandé l'aide de Laurent Crespin (spécialiste de ces analyses) et Bertrand Gauffre, Timothée Bonnet et Laurent Crespin ont rédigé l'article scientifique présenté ci-après. Il sera soumis très prochainement à *Agriculture, Environment, Ecosystems*.



6. Influence du type de milieu sur les traits d'histoire de vie

How common vole cope with modern agricultural practices? Insights from a capture-mark-recapture experiment.

B. GAUFFRE^{1,2*}. L. CRESPIAN^{2,3}. T. BONNET². L. BRUNETEAU⁴. A. PINOT² and V.
BRETIGNOLLE²

¹ INRA, USC1339 (CEBC-CNRS), F-79360, Beauvoir sur Niort, France

² CEBC-CNRS (UPR 1934), F-79360, Beauvoir sur Niort, France

² INRA. UR346 d'Epidémiologie animale. F-63122. Saint-Genès Champanelle. France

³ Université de Lyon. F-69000. Lyon; Université Lyon 1; CNRS. UMR5558. Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive. F-69622. Villeurbanne. France

*** Corresponding author:**

B. Gauffre. CNRS. Centre d'Etudes Biologiques de Chizé. 79360. Beauvoir sur Niort. France

E mail: gauffre@cebc.cnrs.fr

Fax : +33 5 49 09 65 26

ABSTRACT:

Agricultural intensification has profound consequences on agroecosystems biodiversity and a large body of studies points to its threats to natural populations. At the local scale, mechanization and the increasing use of chemical inputs are the major components of intensification. In this study, using CMR, we monitored for one year a common vole population in an experimental study site dominated by meadows, in which field management follows a gradient of intensiveness. Our aim was to estimate its demographical response to agricultural practices. Common vole abundances were highest in the most intensively managed plots during spring and most intensively meadows after cereal harvesting but found no difference in survival among treatments. However, the pattern of transitions suggests that high mobility explains this pattern. We also show that mechanical interventions like ploughing have dramatic consequences on common vole survival. These results emphasize the critical role of dispersal and refuge habitats in the maintenance of natural populations in agroecosystems.



Introduction

During the 20th century, European agriculture has been intensified to enhance crop productivity, with strong negative consequences on biodiversity which are now largely documented (e.g. Krebs et al. 1999, Robinson & Sutherland 2002, Benton et al. 2003). Modern agricultural practices, including mechanization and the increasing use of chemical inputs (pesticides and fertilizers), are the primary components of agriculture intensification (Bengtsson 2005, Geiger et al. 2010). Mechanical interventions like ploughing or harvesting, disturb communities in agricultural plots and are known to be highly destructive to particular groups of animals, such as ground nesting birds, arthropods (Garratt 2011) or small mammals (Jacob 2003). On the other hand, synthetic fertilizers, particularly nitrogen, have been found to be beneficial for some organisms, mainly agricultural pests like sap feeding insects (Awmack & Leather 2002).

At the landscape scale, agriculture intensification has for consequence the decrease of semi-natural habitats (e.g., meadows) and the increase of annual crop proportion and of fields size (Benton 2003, Concepcion 2008). Despite this trend toward simplification, agricultural landscapes still form a patchwork of habitats with different levels and timing of perturbation that could make survival challenging for wild populations. Perturbations act as ecological filters selecting rather ruderal (Grime 1977) or “fugitive” species, i.e. species able to colonize and reproduce fast enough to renew populations before a new perturbation occurs (Ronce & al. 2000). Highly mobile species, like small mammals, can respond to habitat perturbation by reallocating their daily activities among different habitats within home ranges (Jorgensen 2004) or by shifting to another habitat. Small mammals therefore appear as a case in point to study the local consequences of agricultural practices on population dynamics, where an accurate description of population dynamics in different habitats of the agricultural mosaic, with seasonal patterns of habitat use, would allow the understanding of the causes of the spatial distribution and abundance of these species.

In a recent study (Fischer et al 2011), the response of a 7 species small mammals community to farming practices (organic *versus* conventional) and landscape complexity was investigated. This landscape scale study showed that a single species, the common vole (*Microtus arvalis* PALLAS 1778), was able to pass by the ecological filter of intensive agriculture: common voles increased with arable land surface, field size, amount of nitrogen fertilizers and wheat cover (Fischer et al 2011). These

results are however contradictory with previous studies (e.g., Butet & Leroux. 2001, Delattre & al. 1992) that concluded that common vole is not adapted to intensive agriculture. The Common Vole is a small colonial rodent inhabiting European agricultural landscapes. This is a highly productive species, as females can be sexually mature from the age of two weeks, producing up to 5 litters of 5 pups during their lifetime (Boyce & al. 1988a, Tkadlec & Zedja. 1995). Despite low dispersal ability (Boyce & al. 1998b), small scale mobility is intense (Gauffre et al. 2009) and result in the common vole being a good colonizer (Louarn & Quéré 2003) which is present in highly disturbed landscapes (Lambin et al 2006, Tkadlec & Stenseth 2001). Moreover, despite intensive perturbation regime in agro-ecosystems, common voles can reach high density outbreaks and cause serious damages to crops, in most of their distribution, including central west France (Lambin et al 2006) where about 90% of the landscape is ploughed annually. Common vole can obviously cope with intensive agriculture, but the way this species deals with the different compounds of agricultural intensification remains unclear.

At a small scale, the negative effects of agricultural practices have been documented: mechanical work impacts vole populations through direct killing, habitat destruction or decrease in food availability (Jacob and Hempel 2003). Ploughing is likely the worst hazard for common vole because it destroys burrow network (Brügger et al. 2010). Harvesting and mowing also directly increases vole mortality (Jacob 2003). In addition, indirect effects occur, such as increased exposure to predation risk or decreased home-range size, owed to sudden vegetation height decrease (Jacob. 2003, Jacob & Hempel. 2003). Yet, these estimations of deleterious effects were based on few individuals or short time intervals and only considered individual behavioral aspects (see Jacob & Hempel. 2003). Consequently, the consequences of mechanical perturbations at the population level have not been addressed, either in terms of survival (direct and indirect mortality) nor dispersal (change of habitats throughout the season according to agricultural practices calendar).

The aims of this study were thus precisely to estimate the demographical response of a natural vole population to agricultural practices. In particular we focus on two demographic traits, adult survival and dispersal. Agricultural practices that were considered here include nitrogen use, ploughing and harvesting, therefore covering a wide range of the most used practices. We thus developed an accurate monitoring survey of a common vole population in natural conditions, during a complete calendar year of agricultural practices. However such a study can hardly be carried out at a real spatial scale, given the size of agricultural fields and the high density that voles can reach. In addition, it may be difficult to anticipate the precise timing of agricultural practices. Here we took the opportunity to monitor a common vole population in an 8 ha experimental study site where plots follow a gradient of intensification and mimic a real farmland landscape, though reduced in size. We

investigated along a one year study (i) how season, chemical inputs and mechanical disturbances affect population dynamics and (ii) how common vole movements between habitats can shape the population dynamics.



Material and methods

Study site

The study was conducted in an experimental station, the Observatoire de Recherche en Environnement (ORE, Lusignan; 46°24'48"N. 00°07'20"E), led by INRA (Institut National de Recherche Agronomique), central western France. The study site size is 8 ha, surrounded by a quite intensive agricultural plain, partly open field with some pastures, edges and a wood 1Km far. The ORE consists of 20 plots organized in 4 blocks replicating 5 treatments that differ by their degree of agricultural practices intensiveness, each block holding one plot of each treatment (20 fields in total; Figure 1). Plots in blocks 1 & 2 are 72m X 54 m large (3888 m²); blocks 3 & 4 are 44 m X 90 m large (3960 m²).

In 2010, the most intensive treatment (T1) was an annual crop (winter barley) sowed in October 2009 after ploughing. The barley was harvested in the beginning of July, and ploughed again in March 2011 (Table 1). The four other treatments were all meadows, but characterized by decreasing level of intensiveness (Table 1). The most intensive meadow treatment (T2) was sowed in 2008 and fertilized with 160 nitrogen units. Then, 2 meadow treatments (T3 and T4) were identical at the time of the study, sowed in 2005 and fertilized as well with 160 nitrogen units (given the ORE is a long-term experiment, their treatment will be different in the future). For consistency in the CMR analyses, these two were kept separate. Lastly, the less intensive meadow treatment (T5) was sowed in 2005 and fertilized with 30 nitrogen units only. All meadows were mowed three times a year, simultaneously: end of April, beginning of June and middle of July 2010 and 2011. Except for the treatment T4 planned to last 25 years, all the ORE plots were ploughed in March 2011. One week before ploughing, meadows were mulched.

Common vole trapping

Common voles were trapped with Ugglan traps (GRAHNAB, Sweden) in four grids matching the four blocks (Fig. 2). Traps were 15m spaced and each field had 15 traps (thus, a total of 300 traps were set). The two first blocks were sampled from May 2010 to May 2011, whereas the two others were only sampled from January 2011 to May 2011 for logistical reasons. Therefore a total of eleven trapping sessions was carried out, each session lasting from two to six consecutive days (one of 6, one of 5, six of 4, two of 3 and one of 2 days, see Fig. 2). The first two days, traps were baited with wheat grains, and remained open. Early in the morning of the third day, traps were closed, still

baited. The first trapping session occurred during the third day afternoon. Then three others trapping sessions occurred the morning of the fourth day, the afternoon of the fourth day and the morning of the fifth day. During this last picking up, traps were opened again until the next session. Each time a trap had been visited, wheat grains were added. We examined and measured captured animals to determine species, sex, reproductive status and mass (g). Captured individuals heavier than 14g were uniquely marked with an individual under-skin passive transpondeur (Trovan) on their first capture. Smaller individuals had only a piece of ear clipped, so we knew if they had already been caught if captured latter.

Ploughing monitoring

The absence of food and of vegetation cover against predators, in addition to the destruction of burrows by the ploughing, makes ploughed fields unsuitable habitats for the Common Vole. Jacob (2003) reported nonetheless the temporary presence of transient males in ploughs in Germany. Therefore ploughs constitute merely sites where voles pass through occasionally in route to more suitable habitats but we can consider their presence in plough anecdotic. Hence, in the particular case of ploughing we can state that common vole survival is equivalent to emigration. Thus, in order to evaluate the consequence of ploughing on vole survival we designed a protocol to intercept escaping individuals. This dedicated survey was conducted on the four T2 plots where Common vole densities were the highest in order to maximize the probability to catch animals.

The trapping device consisted of a 35 cm-high and 15 cm-deep buried tarpaulin circling the entire plot. In each corner and every 10 meters, 30cm-dept bucket were buried at ground level, embracing the tarpaulin. Voles trying to flee the plot were stopped by the tarpaulin, and following it, they fell into buckets. The device was previously tested on 10 voles with success. Even the biggest common voles were unable to jump out of the buckets. For two plots (B1P5 and B2P1), the design was set up the day before ploughing, so we got a 24 hours capture control, and dismantled 24 hours after ploughing. For the two other plots (B3P3 and B4P4), devices were set up two days before ploughing and dismantled 72 hours after ploughing. We noted the vole weigh, sex, reproductive status, tag number and bucket position.

In addition, we observed diurnal predation and scavenging by avian predators (2h25 before. 5h45 during and after ploughing) on all the 8 ha of the study site. We observed 2h25 before ploughing in 3 sequences, 2h50 during ploughing in 2 sequences and 4h30 after ploughing in 5 sequences. Potential vole consumers present in the vicinity were hen harriers (*Circus cyanaeus*), common buzzards (*Buteo buteo*), common kestrels (*Falco tinnunculus*), grey herons (*Ardea cinerea*), rooks (*Corvus frugilegus*) and carrion crows (*Corvus corone*).

Survival analysis

Data

The CMR data included only tagged animals weighting more than 14g. The analysis of CMR data was carried out following Lebreton et al. (1992). Because voles moved between plots and even between blocks 1 & 2 or blocks 3 & 4, we used a multistate model with each plot being a different state (Nichols et al. 1992, Hestbeck et al. 1994). This parameterization allows the estimation of three parameters. The probability of survival, denoted S , was expressed on a seven-day basis to account for different time intervals between consecutive primary trapping sessions (1 to 11 weeks). The probability of recapture, denoted P , allowed to cope with incomplete detection of voles. The probability of transition between states, denoted ψ , was included in the modelling to allow voles to move among plots. The multistate models we used however needed that all movements occurred between trapping sessions. Because some of the observed movements (10) happened within trapping sessions, trapping sessions 2 to 5 were further split to allow these movements to occur between newly split trapping sessions. Time intervals between trapping sessions were adjusted consequently to this splitting.

About survival and recapture probabilities, we did not try to include sex or age differences in the analysis because of the relatively small sample size (see below, goodness of fit tests) but we modeled two sources of variation: difference between states (variables plots and treatment) and time (variables time and season). Variable plots had a different value for each plot but, given the low numbers of transitions and captures observed in M6N- plots (see Fig. 3), we decided to pool both plots for the sake of statistics. Variable state had thus nine levels. Variable treatment had a different parameter value for each treatment (and therefore five levels). Another variable, Nimput, was used only for survival probabilities and represented the differences in survival regarding the amount of nitrogen input (3-levels variable. see table 1). Variable time meant a fully time-dependent model with a different parameter value at each time interval (ten levels for blocks 1 and 2 and three levels for blocks 3 and 4). Variable season had three levels depending on the culture phenology and the breeding intensity in the vole population: the first one (spring) correspond to the period when all cultures are favorable and to the breeding season, the second one (summer) start after barley harvesting and correspond to the end of the breeding season and the last one (winter) to the season without breeding. To keep the number of parameters reasonable in the modeling, we did not include any two-way interaction between variables but the one crossing treatment and season (nine levels) in the probability of survival. To sum up, for blocks 1 & 2, the set of candidate models included the crossing of six models in survival and four models in recapture defined above plus a model with no variation in both recapture and survival probabilities, that is 25 models. For blocks 3 and 4, model



selection involved fewer models (13). Indeed, all trapping sessions happened during the winter so no seasonal variation was considered. Also note that because there were no captures at plots B3P3 (T1), B3P5 (T4) and B4P4 (T1), only seven states were used in the modeling.

About transition probabilities we followed Nichols et al. (1992) and only the transitions between states observed in the data were modeled (see table 4); other transitions were set up to zero. For not unduly increase the number of parameters in the model, no model selection was carried out in transitions. For blocks 3 & 4, we used a single parameter of transition. For blocks 1 & 2, transitions were pooled over their arrival and departure states to keep only three different transitions for which we had biological hypotheses to test. First two transition parameters were about the movements between barley and other plots. The barley plots were thought to be good condition habitats until they were harvested; therefore, we expected transitions from any prairie to barley plots to be high and from barley to any meadow plots to be low. After harvesting, barley became a lower condition habitat and so we expected the transition from barley to any meadow plots to be high (and the reverse transition, from any meadow to barley plots to be low). The third transition parameter pooled all movements among the four types of meadow; we expected this parameter to be lower than the transitions from/to barley plots.

Because the trapping occasions were different between Blocks 1 & 2 and blocks 3 & 4, all statistical analyses were carried out separately. Also, given that more data has been collected during more time in blocks 1 & 2 (see Fig. 2), analyses from blocks 3 & 4 were taken as confirming or rejecting conclusions yielded from the analyses in blocks 1 & 2 rather than constituting an equally powerful test of the biological hypotheses investigated.

Model selection

Following Lebreton et al. (1992), we started by assessing the goodness of fit of a general model to the data and then, from this general model, carried out a model selection from a set of candidate models. The goodness of fit of the general model to the data was assessed by running first the four classical tests. 3SR. 3SM. 2CT and 2CL and then their multistate equivalents (see Pradel *et al.* 2005 for further explanation). As recommended by Anderson et al. (1998), model selection was performed with the Akaike's Information Criterion corrected for small sample sizes (hereafter AIC_c). The smaller the criterion, the better the model in comparison between nested models. For each model, we calculated the difference in AIC_c (noted ΔAIC_c) from the model with the lowest AIC_c score and the Akaike weight of the model (that can be interpreted as a relative degree of support for a given model within the set of candidate models. see Link and Barker 2006). Anderson et al. (1998) suggested the following rules of thumb for the model selection: all models with $\Delta AIC_c \geq 10$ are

essentially not supported by the data and can be safely ignored; all models with a ΔAIC_c in the range 3-7 are relatively supported by the data and should be taken into account. And all models with $\Delta AIC_c < 2$ are strongly supported by the data and should be used when making inferences about the demographic parameters. We performed goodness of fit tests with program U-Care (Choquet et al. 2009) and model selection with the program MSURGE (Choquet et al. 2004).



Estimation of population size and apparent mortality due to ploughing

Population sizes were estimated at the trapping session immediately preceding the ploughing at T2 meadows (plots B1P5, B2P1, B3P3 and B4P4). We chose to include heterogeneity in recapture probabilities (model M_h) and we used the Jackknife estimator because it has been shown to be robust to departures from model assumptions (Otis et al. 1978; Burnham and Overton 1978, Boulanger and Krebs. 1996). We used the program DENSITY to work out the estimates from this model (Efford et al. 2004). This allowed an accurate estimation of the number of individuals (N_{ind}) that were trappable in each plot during the ploughing experiment when the local populations were closed by the trapping devices. Considering the number of surviving individuals known thanks to the trapping devices (N_{surv}), this allowed the calculation of the apparent mortality due to ploughing given the apparent survival (S) estimated using CMR modeling following this equation: $1 - (N_{surv}/N_{ind} * S)$.

Results

Data

Over all trapping sessions, a total of 1195 captures of 575 individuals were realized. Blocks 1 & 4 had less captures (299 of 134 individuals) than blocks 1 & 2 (896 of 441 individuals), partly because trapping in these 2 blocks only started at the 9th trapping session (table 2). No capture occurred at any trapping session for plots B3P3, B3P5 and B4P4. Among the 512 individuals alive at their first capture 298 were recaptured at least once (2 captures: 143 individuals, 3:70, 4:40, 5:22, 6:13, 7:7, 8:2 and 9:1). A total of 114 animals died in the traps in blocks 1 & 2 (mainly in sessions 4 and 5, as a result of high temperatures), and 14 in blocks 3 & 4.

During spring, the total number of individuals captured increased with time (table 2) and there were more individuals caught in barley plots than in meadows (see Fig. 2). The number of individuals decreased strongly in summer, between sessions 5 and 6, as a result of high mortality (table 2). Then, the population increased in autumn, between sessions 7 and 8, reaching similar numbers as those in spring. After barley harvesting (corresponding to session 5); only one individual was captured in

barley plot in summer and none in winter. Also, it was clear that less intensively fertilized meadow (T5) had much less captures than any other meadow, whatever the season (Fig. 2).

The transitions from and to barley constituted 15 out of the 33 observed movements (Table 2). In blocks 1 & 2, most transitions occurred between the second (at the beginning of June) and fifth trapping session (at the beginning of July). There was no sex bias in the individuals involved in transitions (11 females, 9 males and 3 individuals for which sex was unknown). Most of the transitions occurred in the same block (N=23) rather than between two different blocks (N=10). We did not observe transitions between block 1&2 and block 3&4.

Survival analysis: goodness of fit test

For blocks 1 & 2, with unistate data, that is if one pools all states together, strong transience (TEST 3.SR: $z = 2.42$ one-sided $p = 0.008$) and trap-happiness effects (TEST 2.CT: $z = -4.30$ $p = 1.72 \cdot 10^{-5}$) were detected while other components were not remotely significant. Taken together, these results indicated a strong heterogeneity of catchability in the data (see Crespin *et al.* 2002). With multistate data, however, transience effect was no longer significant (TEST 3G.SR: $\chi^2 = 48.85$ $df = 51$ $p = 0.56$). Although no test of trap-dependence could be carried out because of a lack of recaptures in the data, TEST 3G.SR suggested that the heterogeneity of catchability had been greatly reduced when the states were added into the model.

Blocks 3 & 4 had less trapping sessions than blocks 1 & 2 and thus less power to detect lack of fit in the models. Yet unistate data showed again a strong trap-happiness effect although based on a single component (TEST 2.CT: $z = -3.02$ $p = 2.5 \cdot 10^{-3}$), and some indication of transience effect (TEST 3.SR: $z = 1.51$ $p = 0.06$). With multistate data, no transience effect was detected (TEST 3G.SR: $\chi^2 = 5.83$ $df = 9$ $p = 0.76$) and the trap-dependence test, although close to significance (TEST M.I.TEC: $\chi^2 = 2.97$ $df = 1$ $p = 0.08$), was also based on a single component. However, the global test of goodness of fit did not indicate any lack of fit ($\chi^2 = 11.65$ $df = 14$ $p = 0.36$).

Therefore, to avoid running overparameterized models, we started the model selection from models with full-time or full-state variation in survival and recapture probabilities for both blocks 1 & 2 and blocks 3 & 4.

Survival analysis: model selection

Out of the 25 models run, the best model was a model with seasonal variation in survival probabilities and full time variation in recapture probabilities (S(seas) P(time) ψ (mod) = 23 AIC_c = 1210.39) since the second best model was distant of more than three units of AIC_c. Three points were

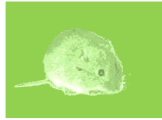
worth commenting in the model selection (see table 3): (i) all first six models included only time-variation in recapture probabilities and first model with another type of variation, namely *plots* (model $S(\text{time}) P(\text{plots}) \psi(\text{mod}) = 25$ $AIC_c = 1235.29$), was about 20 units from the AIC_c 's score of best model. This highlighted the great variation between trapping occasions in recapture probabilities. (ii) there were three models for which $\Delta AIC_c < 10$ in survival with variable *season*, *time* and *season x Ninput*. All three models included some sort of time variation, be it seasonal or at a shorter temporal scale. Evidence for the inclusion of variation beyond the time variation (i.e. differences among Nitrogen inputs) in survival was however weak as the model was almost nine units of AIC_c from the score of best model. (iii) variables *plots* or *treatment* were not supported by the data suggesting that there was no difference among the plots and treatments in both recapture and survival probabilities.

About blocks 3 & 4, it is first important to note that there were four models within 2 units of AIC_c (see table S1). Second, the best model was actually the model with no variation in probabilities of survival or recapture. Third, there were no large gaps between the AIC_c scores of the models. These observations suggest that the data was too sparse to make a choice among all models run.

Inferences from best model

For blocks 1 & 2, there was a strong difference in survival between the spring (0.67 [0.59; 0.74]) and summer and winter (respectively. 0.87 [0.79; 0.92] and 0.86 [0.79; 0.91]). Recapture probabilities were generally more poorly estimated than survival probabilities (arithmetic average: 0.48 [0.35; 0.61] $n = 12$) and the variation among trapping sessions was great from 0.11 [0.04; 0.28] at the fourth trapping session to 0.74 [0.33; 0.94] at the last trapping session. Transition estimates matched well the hypotheses of poor vs. good conditions we made about the barley plots (Table 3). As expected, the transition from any meadow plots to the barley plots were high (0.07 [0.03; 0.2]) before the harvest of the barley and low after (estimated as zero as no transition occurred from any meadow plots to the barley plots). Also, reverse transition estimates from barley plots to any meadows was low before the harvest (0.03 [0.01; 0.06]) and high after (0.14 [0.02; 0.6]). The standard error of this last estimate was poorly estimated because most individuals having made this transition had not been recaptured for a long time and therefore the exact moment when they made the transition was uncertain. For the rest of transitions, estimates were higher at the beginning, until the fifth trapping session (0.04 [0.02; 0.09]) than at the end of the study (0.03 [0.01; 0.06]).

For blocks 3 & 4, estimates from the top-ranked model were respectively for the survival, recapture and transition probability 0.88 [0.83; 0.92], 0.59 [0.47; 0.69] and 0.09 [0.03; 0.24]. These estimates are close to the estimates from blocks 1 & 2 at the same period.



Ploughing monitoring

Numbers of capture and predation. A total of 24 voles were trapped in the buckets before ploughing and 15 after ploughing (table 5). Among these latter ones, 4 were recaptures (tagged or with ear clipped). During the two first trapping sessions after ploughing (one week after ploughing) no voles were caught on the 16 ploughed plots (the 4 monitored plots and the 12 not monitored). The first capture on ploughs occurred 4 weeks after ploughing. During the monitoring we did not observe any diurnal predation event and only one scavenging behavior on all plots after ploughing. We never saw evidence of vole predator presence during the experiment. When dismantling the experimental devices, we saw no burrows under or through the tarpaulins.

Estimation of population sizes. Average probabilities of capture estimates were remarkably consistent over all 4 plots and relatively large (ca. 0.40. see table 5). Likewise the estimated population sizes were quite homogenous (between 11 and 15 individuals per plot) except for plot B4P4 where estimated population size appeared 2 times greater (27 individuals). Therefore at the beginning of the ploughing there were between 11 and 15 individuals alive in plots B1P5, B2P1 and B3P3 and 27 individuals in plot B4P4.

Inferences about the consequences of ploughing. The estimate of survival in winter (S) was 0.86 in Blocks 1&2 and 0.88 in blocks 3&4. Given the population size estimated in each plot and the number of adults intercepted, 3, 3, 3 and 6, for B1P5, B2P1, B3P3 and B4P4 respectively (table 5) we estimated the apparent mortality to 0.76, 0.77, 0.7 and 0.75, for B1P5, B2P1, B3P3 and B4P4 respectively. The variation among plots was low (mean = 0.745, SD = 0.03).

Discussion

We here provide the first quantitative estimation at the population level of vole mortality due to ploughing, and more generally, agricultural work. Mortality was previous estimated based on four dead and 2 lost out of 6 radio-tracked voles (Jacob & Hempel. 2003). Here we estimate apparent mortality to 0.75 [0.7; 0.77] in the monitored population. We also show that despite strong mechanic perturbations, vole can reach high density in this agricultural landscape. The reasons lie in the large amount of food availability driven by vegetal productivity and artificial enhancement (nitrogen fertilizers).

Temporal variation in the Common vole population dynamics

The CMR data included only animals weighting more than 14g. Hence, one part of the population (mostly juveniles) was missing and inferences from this study are therefore based only on sub-adults and adults. The main signal in the CMR modeling is the seasonal variation in survival probabilities and the temporal variation in recapture probabilities.

Our survival estimates are consistent with previous estimates found in literature. In a study the field vole the adult survival varied from 0.15 to 0.93 (Graham & Lambin 2002) while our varied from 0.2 to 0.75. Furthermore the seasonal variations of survival are also consistent with literature. In the Graham & Lambin study (2002), survival rates were generally highest in the late autumn and over winter, and then decreased in spring to reach a seasonal low between May and July before increasing again. In our population, the lower apparent survival in spring could have two non-mutually exclusive explanations. First, an important component of the spring population corresponds to individuals born before winter that will die shortly after spring reproduction (Martinet et al. 1967). Second, it could be due to the dispersal of animals born early in the season (sub adults) as suggested by the highest number of transitions observed in spring. However, the latter hypothesis appears to be less likely since summer survival is not different from winter survival while dispersal is known to occur mainly in spring and summer. Hence, if the reduced survival measured in spring was due to dispersal, survival should have been reduced in summer as well. Conversely to survival, the recapture estimates are lower in our study than in previous one (Graham & Lambin 2002, Bryja et al. 2001). In the Graham & Lambin study (2002) only 13% of the estimations were lower than 0.8, while in our study it was on average set to 0.48. However, the former study was conducted in a more stable environment (forest). In a more similar context (alfalfa plots) the authors gave a mean estimate of recapture of 0.61 (Bryja et al. 2001). The most likely explanation of the discrepancy between these estimates is the distance between traps of 15m in our study while it was 5m in those previous studies.

Seasonal pattern in density and demographic rates along the gradient of agricultural intensiveness

Overall, CMR modeling did not support variation in survival or recapture probabilities with plot, treatment or nitrogen input. At first sight, this could appear surprising as abundance variations between treatments and categories of nitrogen input were substantial. This apparent discrepancy should be due to the small amount of data in the less favorable treatments that drastically reduced the testing power of the CMR modeling. As for example, only 26 individuals were captured in the T5 all over the study and 1 in barley after harvesting, making the estimation of survival and recapture probabilities difficult. However, the 3rd best CMR model suggests differences in apparent survival between fertilized and unfertilized meadows which is also related to season (see Fig 3). If not owed to apparent survival, this may be explained by a better reproduction on fertilized meadows. Nitrogen



is considered to be the primary limiting nutrient among terrestrial herbivores (Mattson 1980) and many examples exist of increases in key population parameters such as growth, reproduction and survival in response to higher nitrogen availability in primary production (White 1993, Parson & al. 2005). Our hypothesis is that voles find enough resources to survive on unfertilized meadows, but that resources limit their reproduction. Alternatively but not exclusively, immigration from the surroundings to fertilized meadows may also explain this pattern.

Cereal harvesting makes the environment almost unsuitable for voles and fields harvested can afterwards hardly sustain a small vole population: no capture was made in the four plots of barley monitored one week after harvest and only one individual was captured during all subsequent trapping sessions (N=5). This may be due to the disappearance of cover against predation (Jacob and Brown 2000), harvesting shortened vegetation height from 90 to 0cm on average; or to starvation which both could prevent voles to settle on a just harvested field. However, harvesting is probably not really deadly. Jacob and Hempel (2003) found 4 of their 6 radio tracked common voles killed by wheat harvesting. In our study, abundances in barley decreased the week before harvest which may be explained by food quality deterioration, especially of water content, when barley gets ripe. Thus we can expect that vole disappearance after harvesting is mainly emigration and not deaths.

Common vole population response to ploughing

When ploughing occurs on a field, Common voles can either stay, emigrate, been killed by predators or been killed by the plough itself. The present study shows that it is possible for a Common vole to remain alive at least 72 hours on a ploughed field. However, this regards only one individual while 13 of 15 intercepted voles tried to leave the plot on the first 24 hours. The two remaining individuals, could have been able to remain alive in the plots thank to the 30 to 50cm large strips which had remained unploughed all along our interception devices. The ploughed environment appears unsuitable for voles as burrows are destroyed (Brügger & al. 2010), vegetation cover is nonexistent and food resources are disturbed, as demonstrated by the quasi absence of captures in the following weeks. The apparent mortality due to ploughing was estimated to 0.745. We reckon the survivors as emigrants because we deem they would not have gone back if they had reached an adjacent meadow leaving the plough. There was no evidence indicating the interception devices had not been perfectly efficient. Our predator observations suggest that predation was a negligible phenomenon, at least during our survey, despite numerous raptors or gulls are occasionally observed on freshly ploughed fields (pers. obs.). The absence of bird predators may be because our experiment occurred in March, when birds breeding season have not started yet and migratory raptors are still absent. In western France, annuals crops ploughing mainly occur in summer or fall. Therefore, our results must be interpreted keeping in mind the absence of this intense predation

pressure. The scavenging of a vole by a buzzard just after ploughing shows, as did a previous study (Jacob & Hempel. 2003), that the ploughing itself can actually kill voles.



Common vole dynamics in real farming landscapes

One major question is whether demographic parameters estimated using our survey design, in particular with unrealistic small fields, can be translated into real farming landscapes. Plot size is obviously the major limitation of our survey, since their small size (from 3888 to 3960 m²) could have enhanced edge effects and facilitated artificial animal movements among plots. In addition, the proportion of perennial crops in our design was high (75%) compared to current cereal plains.

However, first, the ORE site is quite isolated from its surroundings by 2 hedgerows thought to be unfavorable elements for Common vole movements. Also, mean dispersal distance is low in this species (estimated to 88m per generation, Gauffre & al 2008). Finally the Common Vole's home range is known to be small in respect to the ORE plot size, about 125 m² in wildflower and 145 m² in alfalfa and pastures (Briner et al. 2005). Our data are in accordance with a small home range of the Common Vole since most of the transitions (N=23) occurred between plots of the same block, which suggests that the roads separating the 4 blocks from each others and from the ORE surroundings have effectively limited common vole movements. We show that both habitats are favorable to this species and that habitat heterogeneity (and the presence of perennial crops) should be favorable to Common vole as agricultural practices and crop phenology could make crops temporarily unsuitable.

Hence, we believe that the inferences made from this experimental study site could help to improve our understanding of common vole population dynamics at the spatial scale of agricultural landscapes. The present study provides evidences on the way common vole deals with intensive agriculture and help understanding previous observations on the positive correlation between common vole abundance and percentage of arable land (Fisher et al. 2011). At first sight, the consequences of ploughing appear disastrous for common vole populations since in intensive agricultural landscapes annuals crops are the major land use and are ploughed annually. But we showed in this study that common vole escaped from cereal crops rapidly after harvesting. Hence, when plough occurs in annual crops in the following weeks, the number of common vole present is small. This raises the important role played by perennials crops as refuge habitat when annual crops became unsuitable.

References

Anderson, D. R., Burnham K. P. and White G. C. 1998. Comparison of Akaike information criterion and consistent Akaike information criterion for model selection and statistical inference from capture-recapture studies. *Journal of Applied Statistics* **25**: 263-282.

Awmack, C.S. and Leather, S.R., 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* **47**, 871-844.

Bengtsson, J., Ahnstrom, J., Weibull, A. 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* **42**, 261-269.

Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., (2003). "Farmland biodiversity : is the habitat heterogeneity the key?". *Trends in Ecology & Evolution*, **18** : 182-188.

Boyce. C.C.K.. Boyce. J.L. 1988a. Population Biology of *Microtus arvalis*. I. Lifetime Reproductive Success of Solitary and Grouped Breeding Females. *Journal of Animal Ecology*. Vol. 57. No. 3. pp. 711-722.

Boyce. C.C.K.. Boyce. J.L. 1988b. Population Biology of *Microtus arvalis*. II. Natal and Breeding Dispersal of Females. *Journal of Animal Ecology*. Vol. 57. No. 3. pp. 723-736

Boulanger. J.G.. Krebs. C.J.. 1996. Robustness of capture-recapture estimators to sample biases in a cyclic Snowshoe Hare population. *J. Appl. Ecol.* **33**. 530-542.

Bryja J., Tkadlec E., Nesvadbova J., Gaisler J., Zedja, J. Comparison of enumeration and Jolly-Seber estimation of population size in the common vole *Microtus arvalis*. 2001 *Acta Theriologica* **46** 279-285

Briner, T; Nentwig, W; Airoidi, JP Title 2005 Habitat quality of wildflower strips for common voles (*Microtus arvalis*) and its relevance for agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. **105**, 173-179.

Brügger. A.. Nentwig. W.. Airoidi. J.P.. 2010. The burrow system of the common vole (*M. arvalis*. Rodentia) in Switzerland. *Mammalia* **74**. pp. 311–315.

Burel. F.. Baudry. J.. Butet. A.. Clergeau. P.. Delettre. Y.. Le Cœur. D.. Dubs. F.. Morvan. N.. Paillat. G.. Petit. S.. Thenail. C.. Brunel. E.. Lefeuvre. J. 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *ACTA OECOLOGICA-INTERNATIONAL JOURNAL OF ECOLOGY*. **19** (1) pp. 47-60.

Burnham. K.P.. Anderson D.R. 1998. Model selection and inference. A practical information theoretic approach. Springer-Verlag.

Burnham, K. P. & Anderson, D. R. 2004. Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research* **33**: 261-304.

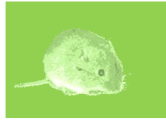
Burnham. K.P.. Anderson D.R.. White. G.C. et al. 1987. Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *Am. Fish. Soc.*. Bethesda.

Burnham. K.P.. Overton. W.S.. 1978. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika* **65**. 625-633.

Butet. A.. Leroux. A.B.A. 2001. Effects of agriculture development on vole dynamics and conservation of Montagu's harrier in western French wetlands. *Biological conservation* **100** pp 289-295.

Choquet. R.. Reboulet A.-M.. Pradel R.. Gimenez O. and Lebreton J.-D. 2004. M-SURGE : new software specifically designed for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and conservation* **27**. 207-215.

Choquet. R.. Lebreton. J.D.. Gimenez. O.. Reboulet. A.M. And Pradel. R. 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture-Recapture data. 2009. *Ecography* **32**: 1071-1074.



Concepción, E.D., Díaz, M., Baquero, R.A., 2008. Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landscape Ecol.* 23, 135–148.

Crespin L., Choquet R., Lima M., Merritt J & R. Pradel. 2008. Is heterogeneity of catchability in capture-recapture studies a mere sampling artifact or a biologically relevant feature of the population? *Population Ecology* 50. 247-256.

Delattre. P., Giraudoux. P., Baudry. J., Musard. P., Toussaint. M., Truchetet. D., Stahl. P., Poule. M.L., Artois. M., Damange. J.P. And Quéré. J.P. 1992. Land use patterns and types of common vole (*Microtus arvalis*) population kinetics. *Agriculture, Ecosystems and Environment.* 39 pp 153-169.

Efford. M., Dawson. D.K., Robbins. C.S., 2004. DENSITY : software for analysing capture-recapture data from passive detectors arrays. *Animal Biodiversity and Conservation* 27. 217-228.

Fischer. C., Thies. C., Tschardtke. T. 2011. Small mammals in agricultural landscapes: Opposing responses to farming practices and landscape complexity. *Biological Conservation* 144 pp 1130-1136.

Garratt M. P. D., Wright D. J. and Leather S. R. 2001 The effects of farming system and fertilizers on pests and natural enemies: A synthesis of current research. *Agriculture, Ecosystems and Environment.* 141: 261:270

Gauffre, B., Petit, E., Brodier S., Bretagnolle, V. & Cosson, J. F. 2009 Sex-biased dispersal patterns depend on the spatial scale in a social rodent. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276, 3487-3494.

Gauffre. B. Estoup. A. Bretagnolle. V. Cosson JF. 2008. Spatial genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape. *Molecular Ecology* 17. pp. 4619–4629.

Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tschardtke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L.W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J.J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P.W., Inchausti, P., 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic Appl. Ecol.* 11, 97–105.

Graham M & Lambin X (2002) The impact of weasel predation on cyclic field-vole survival : the specialist predator hypothesis contradicted *JAE* 71, 846-956.

Grime. J.P.1977. Evidence for existence of 3 primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111. pp 1169-1194.

Jacob. J., 2003. Short-term effects of farming practices on populations of common voles. *Agriculture. Ecosystems & Environment.* 95 pp.321-325.

Jacob J., Brown J.S., 2000. Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short- and long-term anti-predator behaviors in common voles. *Oikos* 91 : 131–138

Jacob. J., Hempel. N. 2003. Effects of farming practices on spatial behaviour of common voles. *J Ethol.* 21 pp. 45-50.

Jorgensen EE (2004) Small mammal use of microhabitat reviewed. *J Mammal* 85(3):531–539

Hestbeck J. B., Nichols J. D. and Malecki R. A. (1994) Estimates of movement and sire fidelity using mark-resight data of wintering Canada geese. *Ecology* 72: 523-533.

Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B., Siriwardena, G.M, (1999). “The second silent spring?”. *Nature*, 400 : 611-612.

Lambin, X.; Bretagnolle, V. & Yoccoz, N. Vole population cycles in northern and southern Europe: Is there a need for different explanations for single pattern? *Journal of Animal Ecology*, 2006, 75, 340-349

Link, W. A. & Barker, R. J. 2006. Model weights and the foundations of multimodel inference. *Ecology* **87**: 2626-2635.

Louarn. H.. Quéré. J.P.. 2003. Le campagnol des champs. Les rongeurs de France. Faunistique et biologie. INRA Editions. Pp 144

Mattson, W. J. Jr 1980 Herbivory in relation to plant nitrogen content *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 119-161

James D. Nichols. John R. Sauer. Kenneth H. Pollock. Jay B. Hestbeck Estimating Transition Probabilities for Stage-Based Population Projection Matrices Using Capture-Recapture Data *Source: Ecology. Vol. 73. No. 1 (Feb.. 1992). pp. 306-312*

Otis. L.D.. Burnham. K.P.. White. G.C.. Anderson. D.R. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs.* 62 pp. 3-135.

Parsons, J.L., Hellgren, E. C., Jorgensen E. E. and Leslie D. M. Jr 2005 Neonatal growth and survival of rodents in response to variation in maternal dietary nitrogen: life history strategy vs dietary niche. *Oikos* 110: 297-308

Pradel, R.. Gimenez, O. & Lebreton, J.D. 2005. Principles and interest of GOF tests for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation* **28**: 189-204.

Pollock. K.H.. 1982. A capture-recapture sampling design robust to unequal catchability. *J. Wildl. Manage.* 46. 752-757.

Robinson. R.A.. Sutherland. W.J. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology.* 39 pp. 157–176.

Ronce O, Perret F, Olivieri I. 2000c. Landscape dynamics and evolution of colonizer syndromes: interactions between reproductive effort and dispersal in a metapopulation. *Evol. Ecol.* 14:233–60

Sheffield. L.M.. Crait. C.R.. Edge. W.D.. Wang. G. 2001. Response of American krestrels and gray-tailed voles to vegetation height and supplemental perches. *Canadian Journal of Zoology* 79 pp 380-385.

Tkadlec. E.. and Zedja. J. 1995. Precocious breeding in female common voles and its relevance to rodent fluctuations. *Oikos* 73 pp 231-236.

Tkadlec, E. & Stenseth, N.A new geographical gradient in vole population dynamics *Proceedings of the royal society of london series B - Biological sciences*, 2001, 268, 1547-1552

White. G.C. And Burnham. K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120-139.

White, T.C.R. 1993 *The inadequate environment: nitrogen and the abundance of animals* – Springer-Verlag.

Wijngaarden. A. van. 1960. The population dynamics of four confined populations of the continental vole *Microtus arvalis* (Pallas). *Versl. Landb. Onderz.* 66. 1-28.



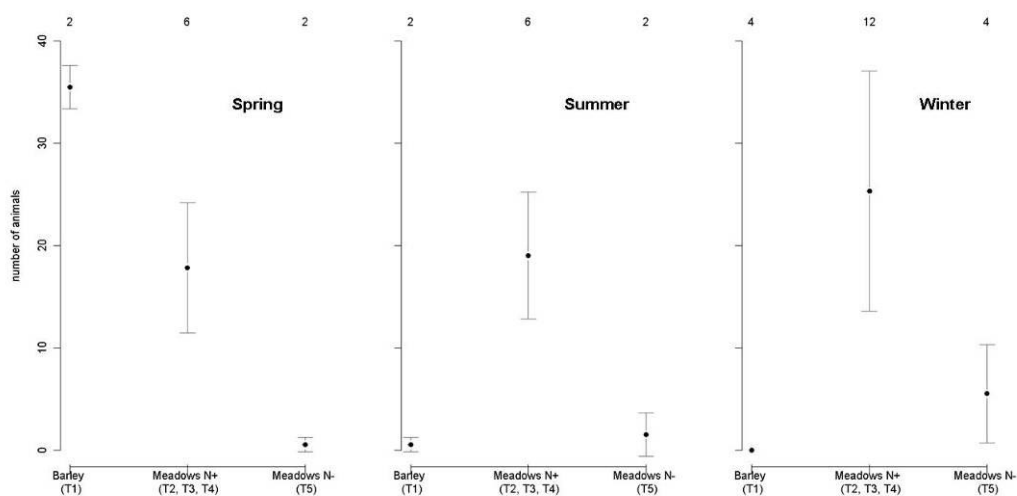
Tables and figures

List of figures

Figure 1: Map of the 20 plots (organized in 4 blocks) composing the ORE study site. Grey plots are T1; white plots are T2; stippled plots are T3; crosshatched plots are T4 and simple hatched plots are T5. Black dots indicate traps locations.

Figure 2: Number of animals captured (with SD) per nitrogen input plot type and seasons. The number of secondary plots is indicated in the upper part of the graph

Figure 2



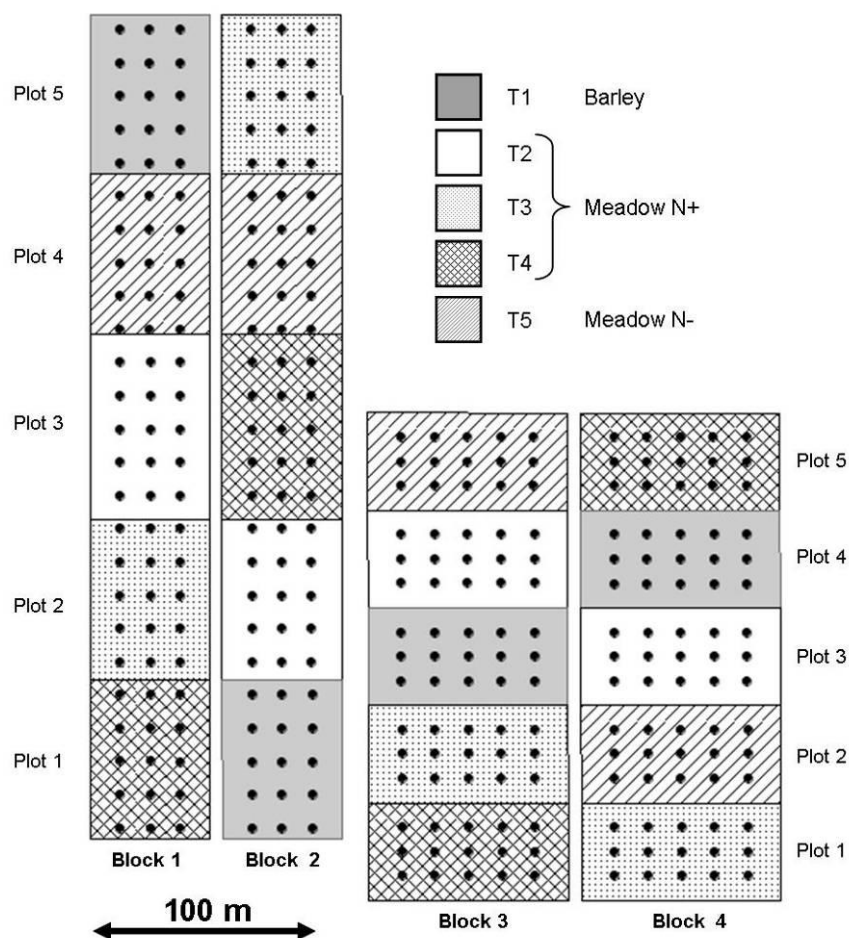


Figure 1

List of table

Table 1: Land use, culture age, nitrogen input delivered in 2010 and calendar of agricultural practices conducted during the study on the 20 plots and 5 treatments of the ORE experimental site.

Treatment	T1	T2	T3	T4	T5
Plots	B1P5, B2P1, B3P3, B4P4	B1P3, B2P2, B3P4, B4P3	B1P2, B2P5, B3P2, B4P1	B1P1, B2P3, B3P1, B4P5	B1P4, B2P4, B3P5, B4P2
Crop in 2010	Barley	Meadow	Meadow	Meadow	Meadow
Age at the beginning of the study (total duration)	< 1 (annual crop)	2 (3)	5 (6)	5 (25)	5 (6)
2010 Nitrogen input	83 U	160 U	160 U	160 U	30 U
Calendar of agricultural practices conducted during the study					
Harvesting	July 6 th 2010		No		
Mowing	No		April 26 th . June 2 nd and July 19 th 2010		
Harrowing	Aug.&Sept. 2010		No		
Mulching	No		March 2010 (few days before ploughing)		
Ploughing	March 2011	March 2011	March 2011	No	March 2011



Table 2: Time schedule of the capture-recapture manipulations in Blocks 3 & 4. Number of captures for each trapping session, number of individuals captured over all plot at a given PTS and between brackets, the number of captures.

§: at PTS 10 and 11, for logistic reasons, trapping was carried out with a time lag of respectively 10 and 3 days in block 2 compared with block 1. Dates in the table refer to block 1.

Trapping session	Dates	Captures
Spring		
1	18-22 May 2011	19 (25)
2	6-10 June 2011	32 (40)
3	14-17 June 2011	78 (124)
4	28-30 June 2011	89 (116)
Summer		
5	6-9 July 2011	96 (119)
6	17-20 August 2011	13 (23)
7	21-26 September 2011	16 (27)
Winter		
8	7-9 December 2011	82 (92)
9 [§]	11-14 January 2012 [§]	104 (190)
10 [§]	15-22 February 2012 [§]	72 (140)

Table 3: Observed transitions grouped by nitrogen input categories and season. A total of 3 transitions occurred in B3 & 4 in winter.

From	To	N transition
Spring		
Barley	Barley	1
Barley	Meadow N+	5
Meadow N+	Barley	5
Meadow N+	Meadow N+	8
From spring to summer		
Barley	Meadow N+	3
Meadow N+	Meadow N+	1
Meadow N+	Meadow N-	1
From spring or summer to winter		
Barley	Meadow N+	1
Meadow N+	Meadow N+	2
Winter		
Meadow N+	Meadow N+	4
Meadow N+	Meadow N-	1
Meadow N-	Meadow N+	1

Table 4: Model selection in capture recapture for blocks 1 and 2 models. 'seas' = season. 'cst' = constant (intercept-only model). 'time' = full-time dependent model. 'mod' = a three-parameter transition model (see text for further details). 'plots' = plot dependent model. 'N_input' = three levels of Nitrogen input. 'treat' = treatment that is a model depending on the agricultural practice. K: number of parameters ΔAIC_c : difference in AIC_c from top-ranked model AW: weight of Akaike.

Model	K	Deviance	AIC_c	ΔAIC_c	AW
$S_{(seas)} P_{(time)} \Psi_{(mod)}$	23	1162.87	1210.39	0.00	0.81
$S_{(time)} P_{(time)} \Psi_{(mod)}$	29	1152.99	1213.41	3.02	0.18
$S_{(seas \times Ninput)} P_{(time)} \Psi_{(mod)}$	29	1158.91	1219.33	8.94	0.01
$S_{(Ninput)} P_{(time)} \Psi_{(mod)}$	23	1176.01	1223.53	13.15	0
$S_{(treat)} P_{(time)} \Psi_{(mod)}$	25	1175.60	1227.40	17.01	0
$S_{(plots)} P_{(time)} \Psi_{(mod)}$	29	1169.78	1230.20	19.81	0
$S_{(time)} P_{(plots)} \Psi_{(mod)}$	25	1183.49	1235.29	24.90	0
$S_{(seas)} P_{(plots)} \Psi_{(mod)}$	18	1199.63	1236.57	26.18	0
$S_{(seas)} P_{(treat)} \Psi_{(mod)}$	14	1209.40	1237.97	27.59	0
$S_{(time)} P_{(treat)} \Psi_{(mod)}$	21	1194.98	1238.25	27.86	0
$S_{(seas \times Ninput)} P_{(plots)} \Psi_{(mod)}$	24	1191.88	1241.54	31.15	0
$S_{(seas \times Ninput)} P_{(treat)} \Psi_{(mod)}$	20	1202.13	1243.28	32.90	0
$S_{(seas)} P_{(seas)} \Psi_{(mod)}$	12	1218.88	1243.30	32.91	0
$S_{(time)} P_{(seas)} \Psi_{(mod)}$	19	1205.22	1244.26	33.87	0
$S_{(seas \times Ninput)} P_{(seas)} \Psi_{(mod)}$	18	1214.21	1251.15	40.76	0
$S_{(Ninput)} P_{(seas)} \Psi_{(mod)}$	12	1232.35	1256.77	46.38	0
$S_{(treat)} P_{(seas)} \Psi_{(mod)}$	14	1232.08	1260.65	50.26	0
$S_{(Ninput)} P_{(plots)} \Psi_{(mod)}$	18	1227.30	1264.24	53.85	0
$S_{(plots)} P_{(seas)} \Psi_{(mod)}$	18	1227.44	1264.38	53.99	0
$S_{(Ninput)} P_{(treat)} \Psi_{(mod)}$	14	1236.23	1264.80	54.42	0
$S_{(treat)} P_{(plots)} \Psi_{(mod)}$	20	1226.39	1267.54	57.15	0
$S_{(treat)} P_{(treat)} \Psi_{(mod)}$	16	1235.29	1268.03	57.64	0
$S_{(plots)} P_{(treat)} \Psi_{(mod)}$	20	1231.29	1272.44	62.05	0
$S_{(plots)} P_{(treat)} \Psi_{(mod)}$	24	1224.76	1274.42	64.03	0
$S_{(cst)} P_{(cst)} \Psi_{(mod)}$	8	1269.50	1285.70	75.31	0

Table 5. Results of the ploughing experiment. Number of captures (individuals) at the sampling session preceding ploughing (session 10), average probability of capture (\hat{p}) and population sizes and their standard errors estimated from the sampling session preceding the ploughing experiment. For each period of time (Pre-ploughing, 24h after ploughing and between 24 and 72h after ploughing) the total number of intercepted animals is given in bold and the number of animals weighting less than 14g is indicated in brackets. Pre-ploughing interceptions regard the 24h preceding ploughing on all plots except the first one for which devices were not assembled on time. Vole interceptions are given after 24h for the 4 plots and during the following 48h for the two plots where devices were let 72h.

Plot - Treatment	B1P5 – T2	B2P1 – T2	B3P3 – T2	B4P4 – T2
Captures (individuals)	25 (13)	26 (13)	16 (11)	41 (22)
p-hat	0.42	0.43	0.38	0.38
N (SE)	14.8 (2.6)	14.9 (2.6)	11.3 (2.0)	27.2 (3.6)
Number of interception during the 24h before ploughing (<14g)	NA	8 (1)	6 (1)	10 (6)
Number of interception during the first 24h after ploughing (<14g)	3 (2)	3 (2)	2 (0)	5 (1)
Number of interception between 24 and 72h after ploughing (<14g)	NA	NA	1 (0) (After 48h)	1 (0) (After 72h)
Apparent mortality due to ploughing	0.76	0.77	0.7	0.75

Supplementary material

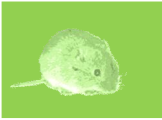


Table S1: Time schedule of the capture-recapture manipulations in Blocks 3 & 4. Number of captures for each trapping session, number of individuals captured over all plot at a given PTS and between brackets, the number of captures.

[£]: no PTS was carried out at block 3.

[§]: for logistic reasons, trapping was carried out with a time lag of 4 days in block 4 compared with block 3. Dates in the table refer to block 4.

Trapping session	Dates	Captures
9 [£]	4-6 January 2012 [£]	47 (66)
10 [§]	8-11 February 2012 [§]	67 (120)
11 [§]	8-11 March 2012 [§]	67 (113)

Table S2: Model selection in capture recapture for blocks 3 and 4 models. 'seas' = season. 'cst' = constant (intercept-only model). 'time' = full-time dependent model. 'mod' = a three-parameter transition model (see text for further details). 'plots' = plot dependent model. 'N_input' = three levels of Nitrogen input. 'treat' = treatment that is a model depending on the agricultural practice. K: number of parameters ΔAIC_c : difference in AIC_c from top-ranked model AW: weight of Akaike.

Model	K	Deviance	AIC_c	ΔAIC_c	AW
$S_{(cst)} P_{(cst)} \psi_{(cst)}$	3	289.86	295.97	0.00	0.33
$S_{(treat)} P_{(time)} \psi_{(cst)}$	8	279.99	296.66	0.69	0.23
$S_{(time)} P_{(time)} \psi_{(cst)}$	6	285.16	297.55	1.58	0.15
$S_{(Ninput)} P_{(time)} \psi_{(cst)}$	6	285.18	297.57	1.60	0.15
$S_{(plots)} P_{(time)} \psi_{(cst)}$	11	275.10	298.35	2.38	0.10
$S_{(time)} P_{(treat)} \psi_{(cst)}$	8	284.53	301.20	5.23	0.02
$S_{(plots)} P_{(plots)} \psi_{(cst)}$	9	284.48	303.33	7.36	0.01
$S_{(Ninput)} P_{(treat)} \psi_{(cst)}$	7	289.16	303.68	7.71	0.01
$S_{(time)} P_{(plots)} \psi_{(cst)}$	11	281.42	304.68	8.71	0
$S_{(treat)} P_{(plots)} \psi_{(cst)}$	12	282.39	307.88	11.91	0
$S_{(Ninput)} P_{(plots)} \psi_{(cst)}$	10	286.96	308.00	12.03	0.00
$S_{(plots)} P_{(treat)} \psi_{(cst)}$	12	284.04	309.53	13.56	0.00
$S_{(plots)} P_{(plots)} \psi_{(cst)}$	15	280.24	312.56	16.59	0.00

Discussion



7.1. Le cycle du campagnol des champs dans l'Ouest de la France

Charles Krebs (1996) et Nils Christian Stenseth (1999) s'accordent sur le fait qu'il existe des questions importantes à se poser lorsque l'on étudie un système cyclique. Tenter de répondre à ces questions dans le cadre de notre système me paraît constituer une bonne entrée en matière pour la discussion de cette thèse. J'ai essayé de donner aux réponses un aspect mécanistique en examinant le type de densité dépendance, comme suggéré par Stenseth (1999).

Qu'est-ce qui cause les déclin et détermine leur timing ?

Les déclin sont sans doute la phase la plus marquante d'un cycle de micromammifère car ils arrivent de manière abrupte et lient les phases de pullulation, présentant souvent des abondances impressionnantes, aux phases de stagnation, lors desquelles l'espèce est presque absente. Il a été noté qu'il existe des déclin hivernaux (e.g. Norrdahl et Korpimaki 2002, Janova *et al.* 2003, Jacob 2003, Hansson et Henttonen 1985, Mackin-Rosalka et Nabaglo 1990) et des déclin estivaux (e.g. Lambin *et al.* 2000, Gilg 2002, Hansson et Henttonen 1985, Mackin-Rosalka et Nabaglo 1990). Dans la péninsule Fenno-Scandinave (Hansson et Henttonen 1985), il a été publié que les déclin estivaux étaient plus représentés au Nord qu'au Sud. Ces phases de déclin ont fait l'objet de nombreuses études dans les systèmes nordiques. Ils peuvent être causés par une mortalité accrue (péninsule Fenno-Scandinave Hanski *et al.* 1991, Norrdahl et Korpimaki 2002) ou encore par un non renouvellement de la population (Ecosse, Smith *et al.* 2006, Ergon *et al.* 2011). Dans les systèmes cycliques concernant le campagnol de champs, peu d'études ont été conduites, bien qu'un gradient Nord-Sud dans la saisonnalité des déclin ait aussi été trouvé (Mackin-Rosalka et Nabaglo 1990). Cependant, dans la majorité des études publiées depuis, les déclin semblent se produire en hiver (e.g. Jacob 2003, Janova *et al.* 2003, Lambin *et al.* 2006).

Dans notre système, lorsque nous avons eu accès à une information précise sur le timing de la phase de déclin (année 2007, année 2011), celle-ci se produisait en hiver, durant la période non favorable à la reproduction. Nous avons par ailleurs observé que les baisses d'abondance hivernale ne sont pas uniquement dépendantes de la densité (Chapitre 5.2) et sont donc observés à basse densité comme en période de pullulation. Le changement de saison est une période difficile pour les organismes et l'hiver est une saison particulièrement contraignante pour les micromammifères en raison de la diminution de la ressource nutritive et de la diminution de la température (Haapakoski *et al.* 2012). De plus, Martinet *et al.* (1967) avait déjà démontré que les individus les plus vieux à l'automne (qui sont nés durant le printemps et l'été et se sont déjà reproduits) meurent avant la fin de l'hiver.

7. Discussion

Il est donc envisageable qu'une partie importante du déclin soit uniquement due à la structure de la population à son entrée dans l'hiver.

Cependant ce seul effet ne permet pas d'expliquer que les abondances de campagnols déclinent jusqu'à des valeurs très basses, sachant que l'abondance diminue plus à haute densité qu'à basse densité. Notons également que durant les années de pullulation sur notre série temporelle, plus la densité était haute à l'été, plus elle était faible au printemps d'après (fig. 22), ce qui suggère la présence de densité dépendance négative forte. Dans notre cas, nous avons pu mettre en évidence que la phase de déclin s'initiait après une diminution de la reproduction (Chapitre 5.2) alors que durant cette phase, la survie individuelle était plus importante dans les zones à forte densité que dans les zones à faible densité. Nous avons également montré que la reproduction s'arrêtait à haute densité durant l'automne et l'hiver (Chapitres 5.1, 5.2) alors qu'une partie (~30% des femelles) de la population continuait à se reproduire à basse densité. La cause du déclin serait donc due à une absence de recrutement de jeunes individus : les animaux ne produisent pas la cohorte qui devait passer l'hiver. On peut donc conclure que durant les déclins hivernaux (entre l'automne et le printemps) une grande part de la perte des effectifs est due à la structure de la population en fin d'automne et le reste du déclin est dû à un arrêt précoce de la reproduction lié aux fortes densités. Dès lors, il semblerait que pour notre système cyclique, l'hiver soit une condition obligatoire aux phases de déclins. On ne peut toutefois pas exclure que l'arrêt de la reproduction à haute densité se produise plus tôt en saison et que l'initiation de la phase de déclin soit plus précoce mais nous ne l'avons jamais observé. En termes de densité dépendance, il est intéressant de noter que la cause du déclin semble être dépendante de la densité sans délai. Un autre argument allant dans ce sens (i.e. phases de déclin causées par de la densité dépendance directe) est que les cycles sont asymétriques, avec des pics très "pointus" caractéristiques d'effets densité dépendants directs (e.g. Turchin *et al.* 2000). Les phases de déclins dues à de la densité dépendance directe sont rarement décrites dans la littérature des cycles. C'est un résultat intéressant car de nombreux auteurs considèrent que la densité dépendance directe est un mécanisme stabilisant les dynamiques de population, et donc, par extension antagoniste à la présence de cycle. Nous avons donc remis au goût du jour les « cycles de premier ordre », avec des phases de déclin causées par de la densité dépendance directe.

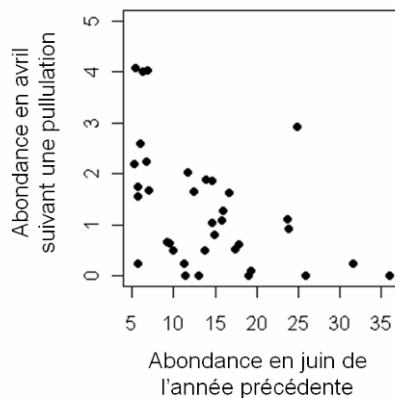


Figure 22: Abondance durant le mois d'Avril suivant la pullulation en fonction de l'abondance en Juin (année de pullulation - 1996, 1999, 2002, 2005, 2007). Chaque point représente un secteur.

Qu'est ce qui influence le taux de croissance durant la phase de croissance ?

Le taux de croissance durant la phase de croissance semble très peu dépendant de la densité mais semble plutôt être dépendant de l'environnement. Nous avons mis en évidence que la saisonnalité de l'environnement contrôlait en partie la phénologie de reproduction du campagnol des champs et qu'au printemps et en été, la variabilité de la productivité de l'environnement, plus particulièrement, la productivité végétale, avait un effet sur la productivité des campagnols. Nous avons même observé qu'une « bonne année » peut se traduire par des pullulations précoces sur notre série temporelle mais également par des éruptions synchronisées à l'échelle de l'Europe (Chapitre 5.1). La productivité végétale semble dès lors être un facteur crucial pour expliquer le taux de croissance du campagnol des champs. Nous avons vu que des anomalies de productivité végétale causent des variations dans la productivité des campagnols (chapitre 5.1), le taux de croissance est donc probablement régulé par le bas (*bottom-up*) lors des phases de croissance. Il est probable, chez cette espèce, que la ressource alimentaire soit presque illimitée au printemps dans les agro-écosystèmes tant la production végétale y est forte. Cet environnement très productif permet des taux de croissance très importants. De plus, lorsque la densité est faible, la reproduction continue également durant l'hiver, permettant probablement aux effectifs de moins diminuer. On pourrait donc dire que la phase de croissance, dans notre système, est conditionnée par la saisonnalité de l'environnement et par sa productivité au printemps et en été. Il est dès lors possible que la longueur de cette phase de croissance dépende fortement de l'environnement proximal des campagnols et que dans des milieux moins productifs (comme des prairies naturelles), il n'y ait pas de cycles, à cause de taux de croissance trop bas.

Dans notre système, il faut toutefois noter que la phase de croissance montre des variations de taux de croissance à saison équivalente. En effet, entre Avril et Juin, on observe un taux de croissance printanier plus faible durant la première année de croissance, que durant la seconde

(Chapitre 2). Sachant qu'il n'existe à priori pas de différences dans la reproduction (Chapitre 5.1), plusieurs explications sont envisageables pour comprendre ces différences qui pourraient être dues à :

- 1) de la stochasticité démographique, liée aux faibles abondances, qui diminue le taux de croissance en début de période de croissance.
- 2) une mauvaise précision de l'estimation de l'abondance lors des faibles abondances par rapport aux fortes abondances. Dans le cas des faibles abondances, il se peut que l'on introduise des "faux zéro" dans les calculs de densités car la répartition spatiale des campagnols est en patches et les lignes de pièges ne tombent pas systématiquement dans les colonies.
- 3) une augmentation de la survie qui permet d'augmenter le taux de croissance général. Ce mécanisme pourrait facilement être expliqué par une diminution du taux de prédation *per capita* avec l'augmentation de la densité.
- 4) un effet allée sur la survie (i.e. survie plus faible à basse densité) qui pourrait être du à un plus fort taux de prédation *per capita* car il y a peu de proies et beaucoup de prédateurs (la productivité de nombreux prédateurs est supérieure en période de pullulation donc le nombre prédateur doit être plus important l'année suivante)

Cependant, nous n'avons pas de données pour les confronter ces hypothèses et elles restent donc au stade de spéculations suite à ce travail de thèse.

Qu'est-ce qui cause l'arrêt de la croissance de la population en phase de pic ?

Dans de nombreux systèmes, une stagnation des effectifs à haute densité est observée, faisant penser que l'espèce atteint localement la capacité de charge maximale du milieu (*carrying capacity*). Cependant, les mécanismes qui causent l'arrêt de la phase de croissance dans notre système sont les mêmes qui causent l'arrivée de la phase de déclin car les deux phases sont consécutives. Nous avons montré que l'arrêt de la phase de croissance résulte d'une diminution, voire d'un arrêt, de la reproduction (Chapitre 5.1), sans que l'on observe une baisse de la survie (Chapitre 5.2). Comme cette phase de croissance se poursuit jusqu'au début de l'hiver, il semblerait que la diminution de la reproduction entraînant l'arrêt de la phase de croissance soit elle-même due à l'entrée dans la « mauvaise » saison combinée à l'effet négatif de la densité.

En effet, des études comportementales en captivité ont montré que le campagnol des champs pouvait se montrer peu tolérant à la présence d'autres individus lors de la reproduction, des femelles âgées étant capables de supprimer la reproduction de subordonnées non apparentées (Dolby 2008). Dans la nature, le nombre d'interactions entre les individus augmente très certainement avec la

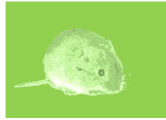
densité. A haute densité toutes les colonies se chevauchent et les animaux se trouvent probablement dans des conditions de promiscuité proches de celles décrites expérimentalement par A. Dolby (2008). On peut dès lors imaginer qu'une partie de l'arrêt de la reproduction soit due à l'augmentation des interactions entre les individus avec l'augmentation de la densité (i.e. une cause intrinsèque) sans toutefois pouvoir exclure d'autres pistes telles que la diminution de la qualité de la ressource avec l'augmentation de la pression de pâturage exercée par les campagnols (i.e. des interactions trophiques).

Qu'est-ce qui crée la phase de la stagnation ?

Il existe bien une phase de stagnation des effectifs dans notre système, d'une durée moyenne d'un an. Le taux de croissance annuel de la phase de creux (printemps à printemps) est majoritairement négatif ou nul. Si on analyse plus finement, le taux de croissance printanier est moyen (équivalent à la première année de croissance- Chapitre 2) et le taux de croissance hivernal est très négatif. En conséquence les effectifs de population n'augmentent pas durant l'année suivant le déclin.

Concernant les processus écologiques impliqués, nos données montrent tout d'abord que la productivité par individu durant les années de stagnation est légèrement inférieure à la moyenne; les animaux produisent moins d'embryons et ont une probabilité de se reproduire plus faible à cause de leur taille en moyenne plus petite (Inchausti *et al.* 2009). Nous avons également noté une augmentation de la charge parasitaire des individus et une diminution de leur condition corporelle durant le déclin (résultats non présentés). Ces syndromes suggèrent que la cohorte post-pic n'est pas dans un état physiologique optimal. Nous avons essayé de tester l'influence des effets maternels sur la croissance des individus durant l'hiver (Chapitre 5.3) et nous n'avons pas montré de différence significative entre les animaux issus de haute et de faibles densités. Cependant, les résultats montrent une tendance à des croissances de masse corporelle et de taille corporelle plus faibles chez le groupe des animaux issus de forte densité, suggérant la possibilité d'effets maternels mais demandant une réplication de l'analyse pour affiner le résultat. Par ailleurs, les études conduites sur la zone atelier montrent que la pression de prédation augmente probablement durant les années de stagnation (Carlslake *et al.* 2011). En effet, il a été observé que les prédateurs principaux du campagnol des champs se dirigent également durant ces années vers d'autres proies habituellement secondaires (mulots et musaraignes), suggérant que la ressource en campagnol est alors largement impactée par la prédation.

Deux explications semblent pouvoir se dessiner pour expliquer la présence de phases de creux, cependant, au stade où nous sommes actuellement, nous nous contenterons donc uniquement de



constater que la période de stagnation à faible densité paraît être causée par de multiples facteurs. Il est par contre intéressant de noter que cette phase semble être causée par des mécanismes de type densité dépendance retardée car elle est systématiquement observée après les pics. Cela peut notamment expliquer pourquoi les modèles autorégressifs utilisés par Lambin *et al.* 2006, ont détecté de la densité dépendance retardée dans notre système.

Qu'est-ce qui détermine la longueur et l'amplitude du cycle ?

Dans notre système, les phases de déclin sont dues à de fortes abondances automnales et se produisent en l'espace d'un hiver. Nous avons observé que la phase de stagnation dure un an en raison d'un taux de croissance très faible l'hiver suivant le déclin. Ces deux phases semblent donc être la conséquence de la saisonnalité de l'environnement et ne pas pouvoir changer de longueur. Dès lors, il semblerait que le facteur le plus sensible pour déterminer la période du cycle soit le temps nécessaire aux campagnols pour passer des faibles abondances de la fin de la phase de stagnation aux fortes abondances automnales de la phase de pic. Dans notre système, la balance entre la productivité et la survie permet à la population de pulluler en l'espace de 1.5 ans (du printemps à l'automne de l'année suivante). Cependant, nous avons remarqué que la période entre deux pics pouvait être variable et que la période pouvait être raccourcie lorsque l'environnement est particulièrement productif (observé une seule fois cependant). En gardant les mêmes paramètres que ceux utilisés dans le modèle de Hassell simulant relativement bien les données (chapitre 4 - notons toutefois que ce modèle est calibré sur des taux de croissance annuels), nous avons observé que le taux de croissance maximal (R_{max}) de la phase de croissance modulait la période du cycle (encadré VI). Selon notre exercice de modélisation, avec des taux de croissance très faibles, la période du cycle s'allonge, alors que l'augmentation du taux de croissance maximal n'entraîne pas une diminution de la période du cycle en dessous de trois ans (fig. 23). Cette limite de trois ans est due à la structure du modèle et il est envisageable qu'il puisse exister des cycles plus courts dans la nature.

Notre système est considéré comme un cycle à forte amplitude (Lambin *et al.* 2006). L'amplitude est sensible à la densité en fin de période de déclin autant qu'à l'abondance en période de pullulation. Dans notre système, nous savons que plus les pics sont hauts, plus les abondances le printemps suivant sont faibles (fig. 22), et donc plus le taux de croissance est bas. Ceci signifie que plus le taux de croissance de la phase de croissance est important, plus l'abondance sera forte à l'automne, plus l'abondance le printemps suivant sera faible. Nous avons cherché à vérifier cette hypothèse de la même façon que pour la longueur de la période. Nous avons montré que l'amplitude augmente avec le taux de croissance maximal (encadré VI). Il en résulte que lorsque le taux de croissance maximal augmente, l'amplitude des cycles augmente également.

Cependant, un autre niveau de complexité s'ajoute de manière spécifique dans notre système : les abondances sont très variables au sein d'une même phase en fonction du type de culture. A l'échelle de la zone d'étude, je considère l'abondance moyenne des campagnols comme une moyenne d'abondances par cultures, pondérée par la représentation du type de milieu au sein du paysage. Cet indice nous donne un proxy du nombre de campagnols présents sur la zone d'étude et sera donc particulièrement sensible à l'abondance des campagnols présents dans les céréales (~50% de l'assolement de la zone atelier). Une analyse plus détaillée de l'influence du type de culture sur la dynamique du campagnol des champs est donc faite dans les parties de la discussion concernant l'influence de la mosaïque agricole sur l'écologie du campagnol des champs (paragraphe 7.2.) et celle concernant la fin des cycles (paragraphe 7.3.).



Encadré VI

Rôle du taux de croissance
sur la période et l'amplitude du cycle

Sur la base de modèles mathématiques simples, il peut être intéressant de regarder comment la productivité de l'environnement, à travers la productivité du campagnol des champs, pourrait influencer la période du cycle. Intuitivement, lorsque les taux de croissance diminuent, on s'attend à voir augmenter la période des cycles jusqu'à une diminution du signal cyclique.

Pour ce faire, nous avons calculé la période du cycle par analyse spectrale (voir chapitre 2.3) sur 1000 séries temporelles simulées avec un même taux de croissance et calculé la moyenne et l'écart-type de la distribution des périodes. Nous avons simulé ces séries temporelles sur une gamme de taux de croissance de 1000 valeurs comprises entre 2 et 7, soit des valeurs proches des bornes de l'intervalle de confiance à 0.1% estimées pour la valeur du R_{max} de la phase de croissance (IC0.01% : $R_{max} = 3.18$ [2.31 ; 6.74]) et des phases de stagnation et de déclin (IC0.01% : 2.91 [1.08 ; 8.11]) par bootstrap (1000 simulations). Dans les estimations de notre modèle, les taux de croissance maximaux des années de croissance et celui des années de stagnation et de déclin étant assez proches (0.2336 d'écart), nous les avons fait varier tous les deux en simultanément, avec un taux de croissance maximal pour les années de croissance supérieur à celui de l'autre phase de 0.2336. Les résultats, présentés en figure 23, montrent une diminution de la période du cycle avec l'augmentation du taux de croissance de la phase de croissance. Le modèle se stabilise avec des périodes de trois ans. Il faut cependant ne pas oublier que le modèle possède une structure annuelle (1 année déclin, 1 année stagnation, 1 année croissance) qui interdit des périodes plus courtes. En guise de conclusion, cette analyse montre que des taux de croissance bas ne permettent pas d'obtenir des cycles en trois ans et qu'il est donc nécessaire que l'environnement soit productif pour obtenir ce type de cycles. Par ailleurs, dans les hautes valeurs de taux de croissance, la construction par phase du modèle ne permet pas d'obtenir des cycles plus courts et montre les limites de notre modèle théorique car il est fort probable qu'il puisse exister des cycles plus courts dans la nature.

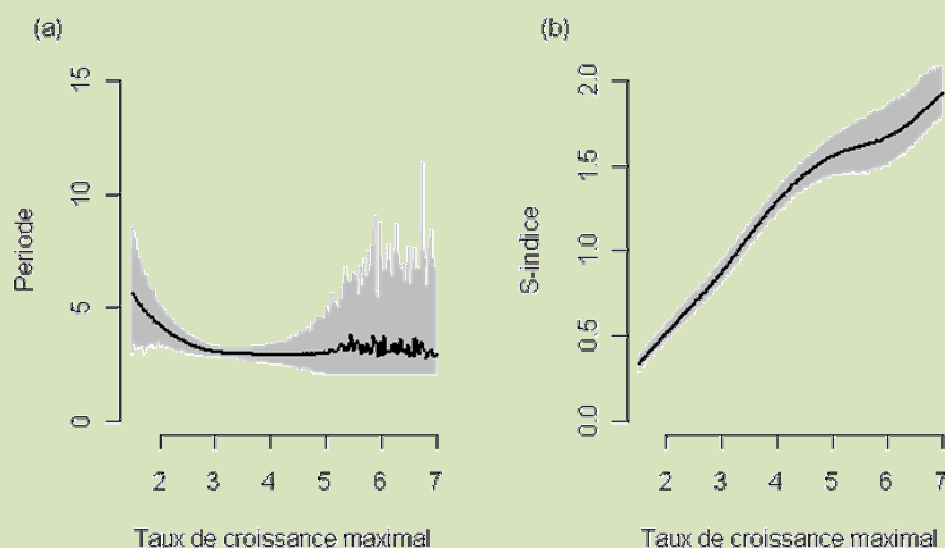


Figure 23 : Simulation de la modification (a) de la période et (b) de l'amplitude des cycles (s-indice) en fonction du taux de croissance maximal sur un modèle de dynamique de population paramétré pour le campagnol des champs (modèle Hassel à deux phases - Croissance VS Pic & Stagnation – cf chapitre 4). La ligne noire représente la moyenne et les surfaces grises représentent les intervalles de confiance à 95%.



Question subsidiaire:

Pourquoi observe-t-on des dynamiques synchrones à large échelle spatiale ?

Lambin *et al.* (2006) ont montré que les populations de campagnol des champs étaient cycliques à plusieurs centaines de kilomètres de distance. Dès lors, des processus à large échelle sont nécessaires pour expliquer cette synchronie. Lorsqu'il y a des anomalies positives de productivité des plantes, il arrive que l'on observe des événements de pullulation inattendus (e.g. 2007). Lors d'anomalies positives de productivité végétale à l'échelle de l'Europe, on observe également que des pullulations massives peuvent avoir lieu de manière synchrone à large échelle (e.g. 2007, fig. 24). Imaginons que deux systèmes indépendants montrent tous deux une période de trois ans. Comme la période n'est pas strictement respectée entre chaque pullulation (l'environnement local peut par exemple rallonger ou raccourcir cette période en raison d'anomalies climatiques locales), des cycles synchrones à un certain moment vont avoir tendance à se désynchroniser l'un par rapport à l'autre. Cependant, s'il existe fréquemment des anomalies climatiques positives à large échelle, englobant les deux systèmes, cela peut permettre d'imposer aux deux systèmes des pullulations apériodiques et de remettre en phase les deux systèmes, qui recommenceront sur une année de creux l'année suivante. Si ces anomalies sont suffisamment régulières, elles ne permettront pas de déphasage important des systèmes et on observera sur une longue échelle temporelle que les systèmes sont synchrones. Au vue de ce que l'on a observé en 2007, cet effet appelé communément effet Moran du nom de son descripteur (Moran 1953) permettrait de synchroniser des systèmes à l'échelle de l'Europe (e.g. la pullulation de 2007).

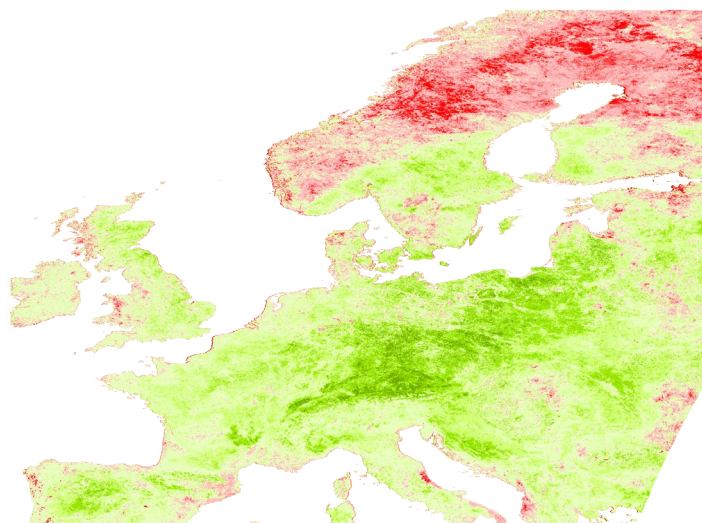


Figure 24 : Anomalies de production végétale annuel (de Septembre à Septembre) calculée à l'échelle de l'Europe pour l'année 2007 à partir de données NDVI. La productivité moyenne a été calculée entre les années 2000 et 2010. Sur cette carte, les zones en vert ont montré des anomalies positives de productivité végétale, les zones en rouge, des anomalies négatives. Il est intéressant de noter que Jacob et Tkadlec (2010) ont référencé pour la même année des dégâts record occasionnés par le campagnol des

champs en Allemagne et en Espagne (région Castilla y Leon; la partie la plus verte sur la carte). Par ailleurs, localement sur notre zone d'étude, l'anomalie de production végétale a été très importante et un pic apériodique a été observé.

7.2. Comment se produisent les cycles dans les matrices agricoles ?

La majorité des populations cycliques sont présentes dans des environnements naturels ou peu exploités, majoritairement dans les régions nordiques. Les principaux milieux concernés sont les toundras (lemmings, campagnols) et les forêts boréales (lièvres). On observe alors des cycles dans des environnements continus, avec de fortes contraintes environnementales mais peu de perturbations d'habitat.

L'originalité de la population de campagnol des champs étudiée dans cette thèse est son milieu marqué par d'importantes perturbations anthropiques. Ces perturbations sont organisées dans l'espace et le temps à travers : 1) une variation spatiale d'habitats, avec des habitats favorables (e.g. prairies, céréales, colza) et des habitats non favorables (e.g. tournesol, maïs, labour), toutefois minoritaires dans notre système ; 2) une variation temporelle de l'habitat due à la rotation des cultures ; 3) une interaction entre le type de culture et la saison (i.e. les milieux favorables ne le sont pas toute l'année - le Colza, par exemple, est propice en hiver et en début de saison Heroldova *et al.* 2004). Pourtant, nous observons une synchronie des dynamiques cycliques à grande échelle et dans les différents types de culture. Dans une précédente thèse, Bertrand Gauffre (2009) avait conclu à l'aide d'outils génétiques que la dispersion était intense à courte distance chez cette espèce, permettant compenser les événements d'extinction dus aux travaux agricoles par une fréquence importante des événements de colonisation. Nous avons cherché à rentrer plus en détails dans l'explication de ce schéma afin de mieux comprendre comment se maintenait une telle dynamique dans un milieu aussi perturbé. Pour ce faire, nous avons analysé l'influence des travaux agricoles et du type de culture sur les traits d'histoire de vie du campagnol des champs.

Le labour est un élément clef de l'intensification de l'agriculture. En agriculture conventionnelle, il est réalisé annuellement pour chaque culture. Il concerne ainsi plus de 90% de la zone d'étude sur laquelle nous travaillons (dont 50% de labour profond - Bretagne communication personnelle) et impose de profonds changements à une espèce de la taille du campagnol des champs. Quelques études ont pointé un effet possiblement délétère du labour sur les campagnols des champs (Jacob et Hempel 2003) et un effet négatif des pratiques agricoles induisant une réduction de la hauteur de végétation par l'augmentation du risque de prédation (Jacob et Brown 2000). Nous avons chiffré précisément l'impact du labour profond et nous savons aujourd'hui qu'il élimine plus de 80% des campagnols présents sur des parcelles de petites tailles (4000m² - Chapitre 6). On sait qu'après le labour, le milieu est hostile pour le campagnol des champs en raison de l'absence de nourriture et de couvert anti-prédateur. Les 20% survivants tentent alors de disperser dans les cultures environnantes ou les bordures et s'exposent aux coûts de la dispersion (i.e. mortalité accrue). En résumé, le labour

représente la transition d'un environnement favorable à un environnement très défavorable lorsqu'il intervient sur une parcelle de prairie, de luzerne ou de céréales.



En Septembre, une grande partie de la plaine céréalière est labourée et les campagnols ne trouvent alors des milieux favorables que dans les zones encore en herbe telles que les prairies, les ray-grass, les luzernières, le colza ou les bordures. Ces milieux représentent donc le milieu source à partir duquel la colonisation vers les autres milieux peut se faire.

Pendant, c'est dans les céréales que nous avons mesuré les abondances et taux de croissance maximaux, pendant la phase de croissance (figure 25). Cette différence de taux de croissance entre céréales et milieux prairiaux n'est pas due à une plus grande productivité des femelles dans les céréales (Chapitre 5.1), mais par défaut, probablement à une mortalité ou une immigration différentielle. Nous avons montré que les campagnols émigrent préférentiellement dans ces milieux au printemps (Chapitre 6). Les semis de blé sont en moyenne, suffisamment hauts pour accueillir des campagnols entre mi-Janvier et fin-Février, et l'abondance maximale dans ces milieux est observée en Juin, juste avant la moisson (fig. 25).

Au vu de la fraction importante de parcelles de céréales colonisées chaque année (en moyenne, 38% en Avril et 58% en Juin, mais cela dépend fortement de la phase du cycle), les déplacements de campagnols des champs doivent être particulièrement importants et l'espèce particulièrement prompte à coloniser de nouveaux milieux.

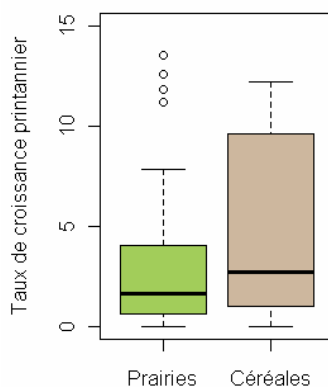


Figure 25 : Taux de croissance dans les céréales et dans les milieux prairiaux, estimé par secteur et par années (entre avril et juin), toutes années confondues.

En guise de conclusion sur l'influence des types de milieux sur la dynamique de population, on peut dire que les parcelles prairiales sont plutôt des milieux refuges, montrant toutefois un signal cyclique régulier et d'amplitude respectable, alors que les parcelles de céréales sont des milieux tremplins, temporaires mais permettant de véritables explosions. Sachant toute la complexité de l'interaction entre les populations de campagnols des champs et leur environnement, on peut

s'interroger sur l'influence de la composition et de la configuration du paysage sur sa dynamique de population (e.g. le pourcentage de milieux refuges, la taille de ces milieux, leur répartition au sein de la matrice). Conceptuellement, on peut assez facilement imaginer qu'en l'absence de milieux refuges, les milieux tremplins ne puissent être colonisés et que l'on n'observerait alors pas de cycles à l'échelle du paysage, ni même de maintenance de l'espèce. Cependant, une question intéressante serait de savoir combien il faut de milieux prairiaux et comment il faut qu'ils soient répartis dans l'espace pour que l'espèce puisse se maintenir ou effectuer des dynamiques cycliques. Cette question peut être approchée grâce à la modélisation est ce travail est en cours mais pas encore suffisamment avancé pour être présenté ici. Il s'inscrira dans la thèse de Paul Miguet (2013 - Montpellier II).

7.3. La fin des cycles sur notre série temporelle : une question de type de culture ?

La fin des cycles était au commencement de cette thèse le cœur du sujet. Il s'agit cependant d'une notion compliquée à traiter dans des systèmes aussi complexes que des cycles en milieu agricole. Nous avons suggéré que la présence de milieux prairiaux dans la matrice agricole étaient un pré-requis important pour les cycles du campagnol des champs, ce qui est ailleurs soutenu par d'autres études (Delattre *et al.* 1992). Nous avons également observé que dans ces milieux, les cycles étaient de moins grande amplitude mais que celle-ci était relativement constante au cours de la série temporelle (fig. 26). En l'absence de tendance significative⁶ de déclin du signal, j'en déduis donc qu'il n'existe pas de syndrome de fin des cycles dans les milieux prairiaux de notre zone d'étude. Par contre, si l'on se livre au même exercice dans les céréales, on observe qu'au cours de la série temporelle, l'amplitude diminue de manière significative⁷ avec le temps. Il existe donc un syndrome de fin des cycles dans les cultures de céréales de notre zone d'étude, qui se transmet, par calcul à la série temporelle à l'échelle de la zone atelier.

Sachant que les céréales doivent être colonisées chaque année, j'ai réalisé un modèle statistique expliquant la présence de campagnols au sein des parcelles de céréales en fonction de la date estimée depuis le semis, de la phase du cycle et de l'année (encadré VII).

On observe (fig. 28a) que la fraction de céréales dans laquelle nous avons capturé au moins 1 campagnol augmente entre le semis et la récolte du blé. Le pic de colonisation arrive de manière

⁶ modèle généralisé linéaire: s- indice calculé par secteur et par pic (voir chapitre 2.3) dans les luzernes expliqué par une variable numérique temporelle (numéro du pic, de 1 : 1996 à 5 : 2007).

Paramètres estimés; Ordonnée à l'origine ; 0.86 +/- 0.12, p-value < 10⁻⁶, effet du temps ; -0.01 +/- 0.03, p-value = 0.83)

⁷ même modèle avec le s-indice calculé dans les céréales.

Paramètres estimés; Ordonnée à l'origine ; 1.68 +/- 0.12, p-value < 10⁻⁶, effet du temps ; 0.20 +/- 0.04, p-value < 2.85 10⁻⁶

différente en fonction de la phase du cycle et la fraction de milieux occupés change également de manière importante en fonction de la phase du cycle, mais se situe globalement à la sortie de l'hiver. Par ailleurs, nous avons trouvé un effet hautement significatif de déclin de la colonisation des céréales durant les années pic (encadré VII, fig. 28b) de l'année ainsi qu'une interaction avec la phase du cycle. Le signal cyclique s'estompe donc dans les céréales en raison de la diminution de leur colonisation durant les années pics.

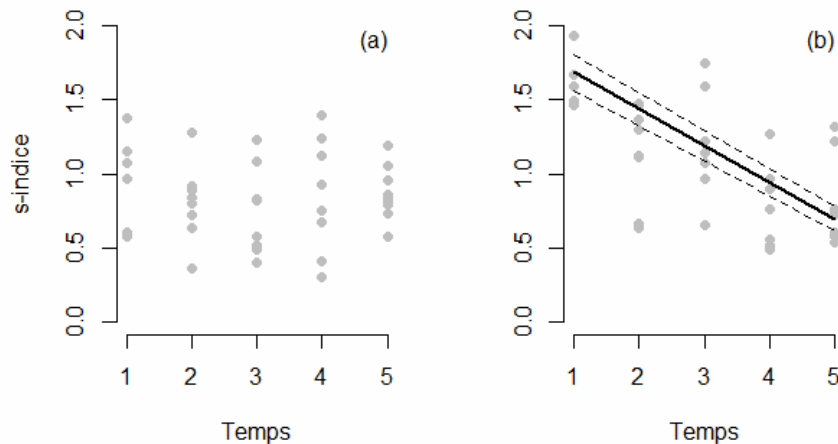


Figure 2116 : Modification du s-indice au cours du temps dans les luzernes (a) et les céréales (b). Chaque point représente le s-indice calculé par secteur sur chacun des cycles (5 cycles; 1996, 1999, 2002, 2005, 2008, voir encadré IV).

Est-ce que l'arrêt de la colonisation des blés pourrait être du à la modification des pratiques agricoles ?

Le changement de l'usage des sols est une composante des changements globaux. La politique agricole commune a fait évoluer les techniques agricoles afin de maximiser la productivité et une des conséquences est notamment une augmentation de la taille des parcelles. On pourrait imaginer que l'augmentation de la taille des parcelles rende plus difficile leur colonisation. De la même manière, cette augmentation de la taille des parcelles diminue la surface des bordures de parcelle, qui sont des milieux favorables à la présence de campagnols et qui leur permettent de fuir durant les travaux agricoles. Enfin, la disparition des surfaces pérennes au profit de grandes cultures peut entraîner la disparition des campagnols en raison de l'absence de milieu refuge. Nous avons au moins trois éléments tangibles qui nous indiquent que la modification des pratiques agricoles pourrait être négative pour le campagnol des champs.

Est-ce que l'arrêt de la colonisation des blés pourrait être du à la phénologie des céréales ?

La modification du climat est également un changement global et on sait qu'il pourrait avoir des conséquences importantes sur l'agriculture. En fonction du milieu, on parle de désertification,



d'augmentation du nombre de récoltes ou encore de la possibilité de mettre en place de l'agriculture dans des zones où le sol était constamment gelé auparavant. La phénologie des végétaux change donc localement. On peut imaginer que les céréales soient moins précoces (soit du aux variétés sélectionnées, soit du au climat) et que la hauteur de la végétation ne permette plus leur colonisation durant l'hiver. Lors de sa thèse, Hanneke Gillis (2011) a montré qu'il y avait une tendance à la diminution de la hauteur des blés durant la fenêtre de nidification du busard cendré (Avril-Juillet) en prenant soin de dire qu'il s'agissait probablement d'une interaction entre l'évolution des pratiques agricoles et le changement climatique. Une diminution de la taille des céréales en hiver pourrait empêcher leur colonisation et il faudrait étendre l'analyse des hauteurs de végétation jusqu'à la date du semis afin de mieux comprendre si cela peut impacter la colonisation des céréales.

Est-ce que l'arrêt de la colonisation des blés pourrait être du à la modification des abondances de campagnols dans les milieux prairiaux ?

La colonisation des céréales nécessite également que les animaux puissent disperser à partir d'un milieu source. On sait que la colonisation se produit en hiver, dès lors, les campagnols doivent sortir des milieux prairiaux pour coloniser les milieux annuels. Des changements d'abondance en automne dans les luzernes durant la phase de croissance pourraient expliquer une modification du nombre d'émigrants durant l'hiver et *in fine*, une diminution de la colonisation des céréales.

Ces hypothèses ne sont pas exclusives et nécessiteront d'autres études sur les mécanismes de la dispersion afin d'être élucidées. Certaines de ces hypothèses (concernant la composition du paysage) seront testées en collaboration avec Paul Miguet et présentées dans sa thèse (2013). Pour les autres, il semblerait malheureusement que nous n'ayons pas encore à disposition des données suffisamment précises pour les tester. L'approche expérimentale permettra peut-être de combler ce vide.

Encadré VII

Patron de présence des campagnols dans les céréales

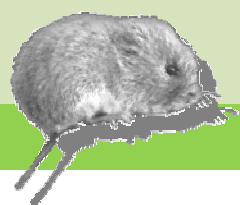
La fraction du nombre de parcelles de céréales dans lesquelles on capture au moins un campagnol augmente en moyenne du semis au labour (fig. 27). Cependant, ce patron est modifié par la phase du cycle (Thèse de Bertrand Gauffre 2009). De plus, nous suspectons que ce patron soit aussi modifié par le temps.



Fig 27 : Fraction de parcelles de céréales colonisées (i.e. avec au moins un campagnol capturé sur la ligne de piège) en fonction du mois de piégeage, toutes années confondues.

Pour tester cette hypothèse, nous avons analysé la fraction de parcelles avec au moins un campagnol capturé, en fonction du temps écoulé depuis le semis et de la phase du cycle. Neuf cent quatre-vingt neuf parcelles de céréales échantillonnées entre le début du mois de Novembre et la fin du mois d'Août ont été utilisées pour cette analyse. Le temps écoulé depuis la mise en place de la parcelle a été pris en approximation comme le nombre de jours écoulés depuis le premier Octobre. La phase du cycle a été prise en compte avec le déclin comme référence : l'année suivant le déclin a été caractérisée comme l'année de creux, puis l'année suivante comme la première année de la phase de croissance, et l'année encore suivante comme la seconde année de la phase de croissance. Le modèle que je complet est le suivant : un effet de la phase, un effet du temps, un effet de l'année et une interaction entre l'effet phase et l'effet temps, ainsi qu'une interaction entre l'effet phase et l'effet année. J'ai rajouté les termes et les interactions les unes après les autres (dans l'ordre présenté ci-avant) afin de vérifier que chaque terme apportait un pouvoir explicatif au modèle. Le modèle le plus complet montre le meilleur AIC (modèle 1: 1347.8, modèle 2 : 1297.5, modèle 3 : 1230.5, modèle 4 : 1225.1, modèle 5 : 1190.5, modèle 6 : 1174.2). Pour ce meilleur modèle, tous les coefficients sont hautement significatifs (p -value $< 1.10^{-3}$) à l'exception de celui de l'interaction entre le temps depuis le semis et la phase de creux (tableau ci-après). Les effets sont positifs pour l'ordonnée à l'origine, le temps depuis le semis, l'interaction entre la phase de creux et l'année et l'interaction entre la deuxième année de croissance et l'année. Au contraire, les effets sont négatifs pour la phase de creux, la deuxième année de la phase de croissance, l'interaction entre la phase de creux et le temps depuis le semis et l'interaction entre la deuxième année de la phase de croissance et le temps depuis le semis.

Ce sont les résultats de ce modèle qui sont illustrés dans la figure ci-dessous (fig. 28)



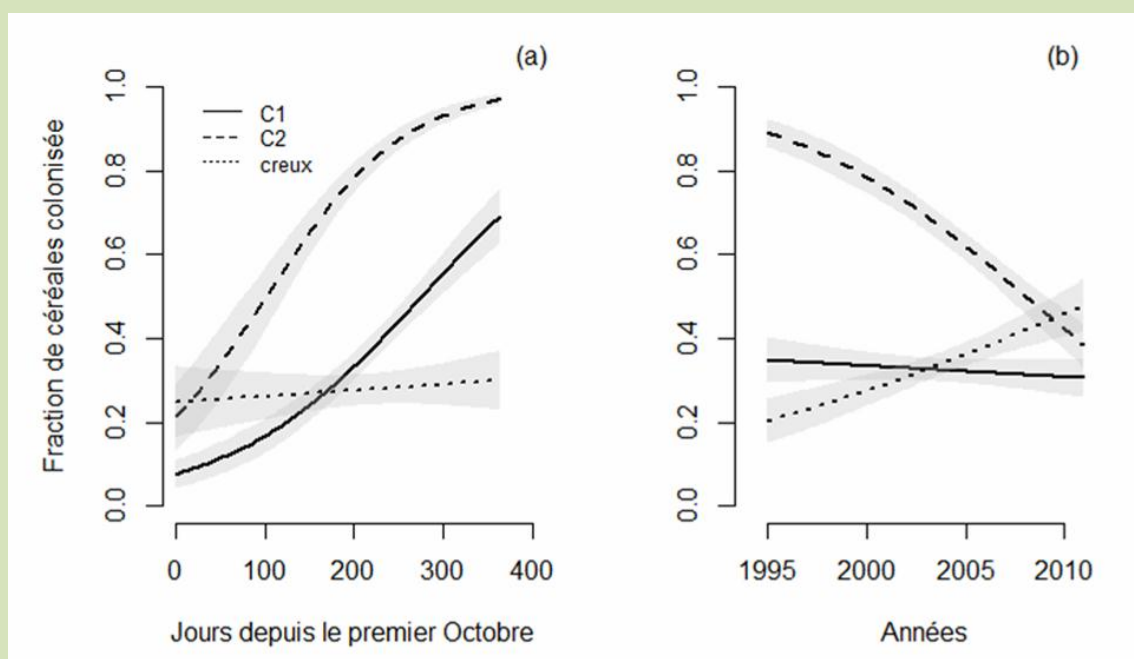


Figure 28 : Estimation de la proportion de parcelles de céréales avec au moins 1 campagnol capturé par ligne de piège en fonction de la date depuis le semis (a) et des années (b). Pour le panel (a), j'ai utilisé l'année 2002 pour estimer les relations. Pour le panel (b), j'ai utilisé le jour julien 200, qui correspond au 15 Mars, soit le début de la période de reproduction. Pour chacun des panels, les courbes de chacune des phases sont présentées avec C1 : la première année de croissance ; C2 : la seconde année de croissance et creux : la phase de creux.

Tableau récapitulant les coefficients estimés par le meilleur modèle :

EFFET SIMPLES		Moyenne	Ecart type	p-value
ordonnée à l'origine		319,89	59,49	$< 1.10^{-6}$
Phase (creux)		-298,19	76,71	$< 1.10^{-3}$
Phase (C2)		-481,26	88,66	$< 1.10^{-6}$
Jour depuis le semis		0,014	0,00	$< 1.10^{-6}$
Années		-0,16	0,03	$< 1.10^{-6}$
INTERACTIONS				
variable 1	variable 2			
Phase (creux)	Jours depuis le semis	-0,004	0,003	0,17
Phase (C2)	Jours depuis le semis	-0,012	0,0029	$< 1.10^{-3}$
Phase (creux)	Années	0,149	0,038	$< 1.10^{-3}$
Phase (C2)	Années	0,241	0,044	$< 1.10^{-6}$

7.4. *L'influence du paysage sur la dynamique de population*

A une échelle spatiale plus large que la matrice agricole, nous avons trouvé que la productivité primaire moyenne de l'écosystème avait une influence sur la productivité des campagnols. Dans notre système, la variabilité de la productivité végétale moyenne au printemps et en été (et donc des conditions climatiques à large échelle) influence fortement la productivité des campagnols. Les grandes zones agricoles au travers de la répartition du campagnol des champs montrent une variabilité de la productivité, due à la latitude, à l'altitude ou aux pratiques locales. Il est intéressant de regarder dans d'autres systèmes, comment la productivité locale interagit avec la dynamique de population. Dans notre système, la forte productivité de l'environnement permet au campagnol des champs de faire des cycles en 3 ans.

Sachant l'influence du taux de croissance sur les dynamiques de population, on peut s'interroger sur l'influence de la productivité du milieu, et donc de l'environnement proximal d'une population, sur la présence de cycles.

On sait également que dans les milieux contraignants (e.g. en montagne) le campagnol des champs est capable de favoriser sa survie au point de ne se reproduire qu'à l'âge d'un an et avec une productivité beaucoup moins grande que dans notre système (3 portées de 4 petits par an) (Yoccoz et Ims 1999). On sait également que dans ces milieux, le campagnol des champs ne présente pas de dynamique cyclique (Alpes : Yoccoz et Ims 1999, Espagne : Arroyo communication personnelle). Les premières traces concernant le campagnol des champs dans la littérature remontent à l'époque de la Grèce ancienne où l'on parlait déjà de dégâts dans les champs (Elton 1942, Jacob et Tkadlec 2010). Depuis ce temps là, la productivité des systèmes agricoles n'a cessé d'augmenter et localement. Les pullulations pourraient s'être installées de manière de plus en plus régulière. Cependant, l'absence de données fiables à long terme nous oblige à être spéculatifs sur le temps depuis lequel on observe ces dynamiques. Dans notre département (79), Elton (1942) parlait de 8 pullulations entre 1900 et 1935 (soit une pullulation tous les 4.4 ans en moyenne qui n'étaient pas régulières).

Depuis ces années de profonds changements de l'agriculture ont permis d'augmenter la productivité d'un hectare de blé de 40 à 120 quintaux. Connaissant l'aptitude du campagnol des champs à tirer bénéfices de la productivité de son environnement et sachant l'influence que le taux de croissance maximal d'une population a sur la dynamique observée, on peut dès lors supposer que les phénomènes de pullulation se sont rapprochés jusqu'à former des oscillations périodiques.

Une question légitime apparaît donc ici : chez le campagnol des champs, les cycles existent-ils naturellement ou sont-ils un produit de l'agriculture ?



Afin de répondre à cette question, on pourrait par exemple regarder au sein d'une même espèce si elle présente des dynamiques différentes en fonction de la productivité moyenne du milieu. Il faudrait pour cela pouvoir comparer des dynamiques dans des milieux où la composition du paysage est globalement la même, et essayer de corréliser la période et l'amplitude des cycles à la productivité végétale locale, en utilisant par exemple les NDVI. On s'attendrait à ce que plus les NDVI soient forts, plus la période du cycle diminue et l'amplitude augmente. Une autre solution serait de comparer l'évolution de la dynamique d'une population avec l'évolution de la productivité végétale de son environnement. Ce travail paraît prometteur en Espagne par exemple où il semblerait que l'apparition de cycles (pour le moment avec un période de cinq ans, Arroyo communication personnelle) soit synchronisée avec l'apparition de l'irrigation et donc, l'augmentation de la productivité végétale (fig. 29). Je pense qu'il est possible que la période du cycle se réduise encore si la productivité locale continue à augmenter, de la même manière que la fréquence des pullulations semble avoir augmenté dans l'Ouest de la France (Elton (1942) mesurait une pullulation tous les 4.4 ans, on en observe aujourd'hui tous les trois ans). A mon avis, l'apparition des cycles en Espagne et la diminution de leur période en France, donnent des arguments appuyant l'idée que les cycles sont un produit de l'agriculture.

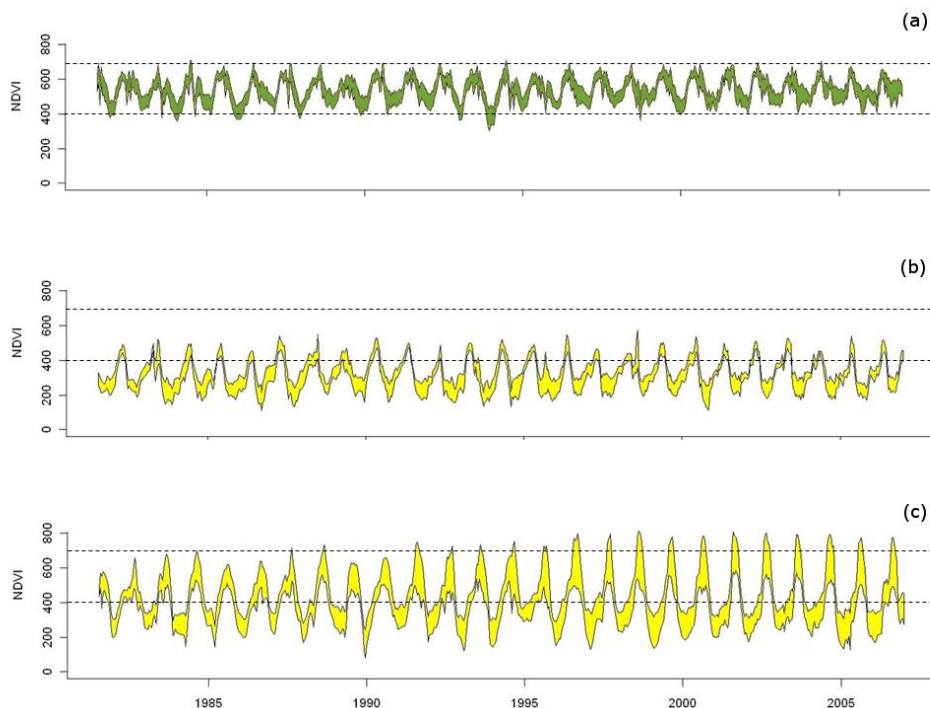


Figure 29; Relation entre la productivité du milieu (NDVI) et la date (22 relevés par an). Les courbes sont calculées sur des surfaces de 900 km² et sont présentées ici par les surfaces comprises entre les écarts-type autour de la moyenne en (a) Chizé, (b) et (c) la région de Léon en Espagne. La distribution des NDVI a été observée dans une zone non irriguée aujourd'hui (a) et dans une zone sur laquelle l'irrigation a été mise en place (c). On observe très nettement l'augmentation des valeurs maximales annuelles de NDVI sur cette zone.

Conclusions et perspectives générales

Les cycles effectués par le campagnol des champs dans l'Ouest de la France sont des cycles courts (3 ans) avec une amplitude importante. Les pics ont une forme asymétrique et sont aigus, ce qui suggère que les déclin sont dus à des mécanismes de densité dépendance directe. Les analyses faites sur la structure de la densité dépendance de notre système cyclique vont dans le même sens. Les déclin semblent du, pour partie à la saison et pour partie à une modification de la reproduction durant les phases de haute densité qui induit un non recrutement de la population. De plus, après les évènements de pullulation, le système cyclique montre une phase de stagnation à basse densité (phase de creux) qui est probablement un effet retardé du pic (un effet de densité dépendance retardée). Notre système montre donc de la densité dépendance directe qui permet de créer les phases de déclin et de la densité dépendance retardée, qui maintient les phases de creux et permet de rallonger la période du cycle. Dans le sens où il est nécessaire d'avoir à la fois de la densité dépendance directe et retardée pour expliquer notre système cyclique, il est finalement proche de ceux déjà connus. Cependant, il a rarement été décrit que la densité dépendance directe pouvait causer les phases de déclin et en ce sens, nos études vont à l'encontre de la pensée que la densité dépendance directe stabilise les taille de population et que la densité dépendance retardée est nécessaire pour l'observation de dynamiques cycliques.

En terme d'hypothèses permettant d'observer ces cycles, les prédateurs sont une cause peu vraisemblable des déclin (Lambin et al 2006, chapitre 5.2 ; survie individuelle supérieure durant les phases de déclin, communauté de prédateurs non suffisante) mais peuvent permettre d'expliquer au moins pour partie, les phases de stagnation à basse densité (Carlake *et al.* 2011). On peut imaginer un effet de la végétation, qui surpâturée durant les périodes de pullulation serait de moins bonne qualité et engendrerait la diminution de la reproduction (chapitre 5.3). Ce pourrait être une piste pour expliquer les déclin, toutefois, on sait également que l'arrêt de la reproduction à haute densité peut être du à des interactions sociales (Dolby 2008), via des signaux chimique contenus dans l'urine (Champlin 1971, Ma *et al.* 1998). Si la seconde hypothèse me parait validée par les travaux déjà effectués en laboratoire sur le sujet, nous n'avons pas les données pour la vérifier in natura et cela semble être difficile à tester. Une des façons possible de le faire serait de récupérer la litière contenant l'urine de femelles maintenues en captivité pour la répandre sur le terrain et observer si cela à un effet sur la reproduction des animaux. Cependant, on peut imaginer que se ne soit pas

seulement l'urine, mais également les conditions dans lesquelles elle a été fabriquée (haute densité par exemple) qui influence la reproduction des individus et il faudrait alors tester *in natura* l'effet de l'urine produite dans des conditions de densité différentes. Les deux hypothèses ne sont toutefois pas exclusives et leur synergie pourrait être essentielle au mécanisme. Afin de tester uniquement l'effet de la nourriture sur l'arrêt de la reproduction, un test de supplémentation végétale en enclos ou *in natura* pourrait être mis en place. Il faudrait alors supplémenter en nourriture des zones à haute densité de campagnols et comparer la reproduction *in situ* avec des zones témoins. Enfin, une expérimentation croisée pourrait être imaginée afin de tester l'interaction de ces deux effets.

Outre la phase de déclin, il semblerait que l'on observe des effets maternels durant la phase de creux, où les animaux sont plus petits et se reproduisent moins. Afin de tester correctement cette hypothèse, je suggèrerais de reprendre la manipulation expérimentale mise en place l'hiver dernier, de la prolonger dans le temps afin de pouvoir comparer la taille corporelle au moment de la reproduction, mais également d'apparier toutes les femelles afin de comparer les tailles de portées de celle qui se seront reproduites.

En dernière phrase de conclusion, je dirais que nous avons proposé un schéma cohérent pour expliquer notre dynamique cyclique et que l'intégralité du signal cyclique est pluricausal. Néanmoins, de nombreuses études concernant les processus liés à ces patrons restent à mener pour décortiquer complètement cette dynamique.

BIBLIOGRAPHIE

Anderson R. M., May R. M. , 1980. Infectious diseases and population cycles of forest insects. *Science* 210 : 658-661.

Baltensweiler W. , 1993. Why the larch bud-moth cycle collapsed in the subalpine larch-cembra pine forests in the year 1990 for the first time since 1850. *Oecologia* 94: 62-66.

Batzli G. O. , 1983. Responses of arctic rodent populations to nutritional factors. *Oikos* 40 : 396-406.

Berryman A., 2002. Population cycles, Cause and analysis In Berryman A (ed.) *Population cycles*. Oxford university press

Berryman A., Lima M., 2007. Detecting the order of population dynamics from time series: Nonlinearity causes spurious diagnosis. *Ecology* 88 : 2121-2123

Bernard 1946. Note préliminaire sur la reproduction chez le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) dans le sud de la Belgique. *Bull. Inst. agron. Sta. Recher. Gembloux* 32 : 275-289

Bjornstad, O. N., Falck, W. and Stenseth, N. C. 1995. A geographic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modelling approach *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 262 : 127-133.

Boyce J.L., Boyce C.C.K., 1988a. Population biology of *Microtus Arvalis*: I. Lifetime reproductive success of solitary and grouped breeding females. *Journal of Animal Ecology* 57 : 737-754

Boyce J.L., Boyce C.C.K., 1988b. Population biology of *Microtus Arvalis*: III. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. *Journal of Animal Ecology* 57 : 737-754

Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M. , West. G.B., 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85 : 1771-1789

Boonstra R., 1989. Life History Variation in Maturation in Fluctuating Meadow Vole Populations (*Microtus Pennsylvanicus*). *Oikos* 54-3 : 265-274

Boonstra R., 1994. Population cycles in microtines: the senescence hypothesis. *Evolutionary ecology* 8-2 : 126-219

Boonstra R., Krebs C., Stenseth N.C., 1998. Population cycles in small mammals: The problem of explaining the. *Ecology* 79 : 1479-1488

Bretagnolle V., Mougeot F. , Thibault J.-C., 2008. Density dependence in a recovering osprey population : demographic and behavioural processes. *Journal of Animal Ecology* 77 : 998-1007

Brügger A., Netwig W. , Airoidi J.P. (2010) The burrow system of the common vole. *Mammalia* 74 : 311-315

Butet. A., Leroux. A.B.A., 2001. Effects of agriculture development on vole dynamics and conservation of Montagu's harrier in western French wetlands. *Biological conservation* 100 : 289-295

Carslake, D., Cornulier, T., Inchausti, P. & Bretagnolle, V. (2011). Spatio-temporal covariation in abundance between the cyclic common vole *microtus arvalis* and other small mammal prey species. *Ecography* 34 : 327-335

Casagrande S., Nieder L., Di Minin E., La Fata I., Csermely D., 2008. Habitat utilisation and prey selection of the kestrel *falco tinnunculus* in relation to small mammal abundance. *Italian journal of zoology* 75-4 : 401-409

Cattadori I.M., Hudson P.J., 1999. Temporal dynamics of grouse populations at the southern edge of their distribution. *Ecography* 22 : 374-383

Champlin A.K. (1971) Suppression of oesturs in grouped mice: the effects of various densities and that possible nature of the stimulus. *Journal of Reproduction and Fertility* 1-27 - 233-241

Cornulier T., Bernard, R. Pinaud, D. Arroyo B., BretagnolleV., 1998. Nidification du Hibou des marais *Asio flammeus* en plaine céréalière intensive. *Alauda* 66 : 229–234

Cornulier T., 2005. Composantes de la distribution spatial d'un prédateur; effets respectifs de l'habitat, des ressources alimentaires et des interactions comportementales. Analyse de processus ponctuels non homogènes. Université Lyon I

Delattre P., Giraudoux P., Baudry J., Musard P., Toussaint M., Truchetet D., Stahl P., Poule M.L., Artois M., Damange J.P., Quéré. J.P., 1992. Land use patterns and types of common vole (*Microtus arvalis*) population kinetics. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 39 : 153-169

Dolby A., Rozenfeld F.M., 2000. Burrowing by common vole (*Microtus arvalis*) in various social environment. *Behaviour* 134 : 1443-1462

Dolby A., 2008. Breeding suppression between two unrelated and initially unfamiliar females occurs with or without social tolerance in common voles (*Microtus arvalis*). *Journal of Ethology* (2009) 27 : 299–306

Elton, C. Voles, mice and lemmings. Problems in population dynamics. Oxford : Clarendon Press, 1942, 496p

Ergon T., Lambin X., Stenseth N. C., 2001. Life-history traits of voles in a fluctuating population respond to the immediate environment. *Nature* 411 : 1043-1045

Ergon T., Ergon R., Begon M., Telfer S., Lambin X., 2011. Delayed density-dependent onset of spring reproduction in a fluctuating population of field voles. *Oikos* 120-6 : 934-940

Esper J., Büntgen U., Frank D.C., Nievergelt D., Liebhold A., 2007. 1200 years of regular outbreaks of alpine insects. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences* 274 : 671-679

Faeth S.H. , 1987. Community structure and folivorous insect outbreaks: the roles of vertical and horizontal interactions. In P. Barbosa and J. C. Schultz (ed.) *Insect outbreaks*. Academic Press, New York, pp. 135-171

FerrariN. , Weber J-M., 1995. Influence of the abundance of food resources on the feeding habits of the red fox, *Vulpes vulpes*, in western Switzerland. *Journal of Zoology* 236 : 117-129

Finerty J.P. , 1980. The population ecology of cycles in small mammals. Yale University Press, New Haven, Conn.

Fischer C., Thies C., Tschardt T., 2011. Small mammals in agricultural landscapes: Opposing responses to farming practices and landscape complexity. *Biological Conservation* 144 :1130-1136

Framstad E., Stenseth N., Bjørnstad O., Falck W., 1997. Limit cycles in norwegian lemmings: tensions between phase-dependence and density-dependence. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences* 264 : 31-38

Frank F., 1957. The causality of microtine cycles in Germany. - *Journal Wildlife Manage* 21 : 113-121

Fujiwara M., Caswell H., 2001. Demography of the endangered North Atlantic right wale. *Nature* 29 : 537 - 541

Gilg O., 2002. The summer decline of the collared lemming, *Dicrostonyx groenlandicus*, in high arctic Greenland. *Oikos* 99 : 499-510

Gillis H., 2011. Changement global et dynamique de sélection d'habitat de reproduction d'un oiseau nichant au sol; cas du busard cendré en milieu agricole intensif. Paris VI

Goswami V., Getz L., Hostetler J., Ozgul A., Oli M., 2011. Synergistic influences of phase, density, and climatic variation on the dynamics of fluctuating populations. *Ecology* 92 : 1680–1690

Graham I.M., Lambin X., 2002. The impact of weasel predation on cyclic field-vole survival: the specialist predator hypothesis contradicted. *Journal of Animal Ecology* 71-6 : 946-956

Grenfell B., Price O., Albon S., Clutton-Brock T., 1992. Overcompensation and population cycles in an ungulate. *Nature* 355 : 823–826

Gauffre B., Petit E., Brodier S., Bretagnolle V., Cosson J.F., 2009. Sex-biased dispersal patterns depend on the spatial scale in a social rodent. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: 276-1672* : 3487–3494

Gauffre B., 2009b. Thèse de doctorat - Flux géniques et dispersion chez un rongeur à démographie cyclique dans un paysage agricole intensif. Université Montpellier II

Grime J.P., 1977. Evidence for existence of 3 primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111 : 1169-1194

Haapakoski M., Sundell, J. Ylönen H., 2012. Predation risk and food: opposite effects on overwintering survival and onset of

breeding in a boreal rodent. *Journal of Animal Ecology* (disponible uniquement en ligne lors du rendu de la thèse DOI: 10.1111/j.1365-2656.2012.02005.x)

Hamilton G., Currat, M. Ray N., Heckel G., Beaumont M., Excoffier L., 2005. Bayesian estimation of recent migration rates after a spatial expansion. *Genetics* 170 : 409-417

Hansen T., Stenseth N.C., Henttonen H., 1999. Multiannual vole cycles and population regulation during long winters: An analysis of seasonal density dependence. *The American Naturalist* 154 : 129–139

Hanski I., 1990. Density-dependence, regulation and variability in animal populations. *Philosophical transaction of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 330 : 141-150

Hanski I., Henttonen H., 2002. Population cycles of small rodents in Fennoscandia. In: Berryman, A. (ed.), *Population Cycles: Evidence for Trophic Interactions*, pp. 44-68, Oxford University Press

Hanski I., Hansson L., Henttonen H., 1991. Specialist predators, generalist predators and the microtine rodent cycle. *Journal of Animal Ecology* 60-1 : 353-367

Hanski I., Henttonen H., Korpimäki E., Oksanen L., Turchin P., 2001. Small-rodent dynamics and predation. *Ecology* 82-6 : 1505-1520

Hansson L., 1985. Geographic differences in bank voles *Clethrionomys glareolus* in relation to ecogeographical rules and possible demographic and nutritive strategies. *Annales Zoologici Fennici* 22 : 319-328

Hansson L., Henttonen H., 1985. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia* 67 :394-402

Haynes S., Jaarola M., Searle J., 2003. Phylogeography of the common vole (*Microtus arvalis*) with particular emphasis on the colonization of the Orkney archipelago. *Molecular Ecology* 12 : 951-956

- Heroldová M., Zejda J., Zapletal M., Obdržálková D., Jánová E., Bryja J., Tkadlec E., 2004. Importance of winter rape for small rodents. *Plant soil environ* 50-4 : 175-181
- Hodges K.E., Krebs C.J., Hik D.S., Gillis E.A., Doyle C.E., 2001. Snowshoe hare dynamics. In: Krebs CJ, Boutin S, Boonstra R (ed.) *Ecosystem dynamics of the boreal forest. The Kluane project*. Oxford University Press, New York, pp 141–178
- Hörnfeldt B., 1994. Delayed density-dependence as a determinant of vole cycles. *Ecology* 75-3 : 791-806
- Hudson P. J., Dobson A. P., Newborn D., 1998. Prevention of population cycles by parasite removal. *Science* 282 : 2256–2258
- Hunter A. F. , 1991. Traits that distinguish outbreaking and non outbreaking *Macrolepidoptera* feeding on northern hardwood trees. *Oikos* 60 : 275-282
- Ims R., Steen H., 1990. Geographical synchrony in microtine population-cycle - a theoretical evaluation of the role of nomadic avian predators. *Oikos* 57 : 381-387
- Ims R. A., Henden J.-A., Killengreen S. T., 2008. Collapsing population cycles. *Trends in Ecology and Evolution* 23 : 79-86
- Inchausti P., Ginsburg L., 1998. Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for a maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 67: 180-194
- Inchausti P., Ginzburg L. R., 2009. Maternal effects mechanism of population cycling: a formidable competitor to the traditional predator-prey view. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 364 : 1117-1124
- Inchausti P., Carslake D., Attie C., Bretagnolle V., 2009. Is there direct and delayed density dependent variation in population structure in a temperate European cyclic vole population? *Oikos* 118 : 1201-1211
- Jacob J., 2003. The response of small mammal populations to flooding. *Mammalian Biology* 68 : 102-111
- Jacob J., Brown J.S., 2000. Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short- and long-term anti-predator behaviors in common voles. *Oikos* 91 : 131–138
- Jacob J., Hempel N., 2003. Effects of farming practices on spatial behaviour of common voles. *Journal of Ethology* 21 : 45-50
- Jacob J., Tkadlec E., IRRRI : Singleton, G.; Belmain, S.; Brown, P. & Hardy, B. (ed.) *Rodent outbreaks in Europe: dynamics and damage in Rodent Outbreaks : Ecology and impacts 2010*
- Janova E, Heroldova M, Nesvadbova J, Bryja J, Tkadlec E (2003) Age variation in fluctuating population of the common vole. *Oecologia* 137-4 : 527-532
- Jobsen J. A., 1988. Plagues of *Microtus arvalis* in grassland areas in the Netherlands. *Bulletin OEPP* 18 : 271-276
- Keith L.B., 1963. *Wildlife's ten-year cycle*. University of Wisconsin, Press, Madison
- Kendall B.E., Prendergast J., Bjornstad O.N., 1998. The macroecology of population dynamic : taxonomic and biogeographic patterns in population cycles. *Ecology letters* 1:60 - 160-164
- King C., Powell R.. *The natural history of weasels and stoats: ecology, behavior, and management* Oxford University Press, 2007
- Klemola T., Koivula M., Korpimäki E., Norrdahl K., 2000. Experimental tests of predation and food hypotheses for population cycles of voles. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267 : 351-356

Klemola T., Tanhuanpää M., Korpimäki E., Ruohomäki K., 2002. Specialist and generalist natural enemies as an explanation for geographical gradients in population cycles of northern herbivores. *Oikos* 99 : 83–94

Kokko H., Harris M. P., Wanless S. W., 2004. Competition for breeding sites and site-dependent population regulation in a highly colonial seabird, the common guillemot *Uria aalge*. *Journal of Animal Ecology* 73 : 367-376

Korpimäki E., Klemola T., Norrdahl K., Oksanen L., Oksanen T., Banks P.B., Batzli G.O., Henttonen H., 2003. Vole cycles and predation. *Trends in Ecology and Evolution* 18-10 : 494-495

Korpimäki E., Krebs C. J., 1996. Predation and population cycles of small mammals: a reassessment of the predation hypothesis. *Bioscience* 46: 754-764

Korpimäki E., Norrdahl K., 1998. Experimental reduction of predator reverses the crash phase of the small-rodent cycles. *Ecology* 79-7 : 2448-2455

Korpimäki E., Norrdahl K., Klemola T., Pettersen P., Stenseth N.C., 2002. Dynamic effects of predators on cyclic voles: field experimentation and model extrapolation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 269 : 991–997

Korpimäki E., Brown P.R., Jacob J., Pech R.P. (2004) The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? *Bioscience* 54-12 : 1071-1079

Krebs C.J., 1996. Population cycles revisited. *Journal of mammalogy* 77-1 : 8-24

Krebs C.J., 2011. Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 278 : 481-489

Krebs C.J., Gilbert B.S., Boutin S., Sinclair A.R.E., Smith J.N.M., 1986. Population biology of snowshoe hares. I. Demography of food supplemented populations in southern Yukon, 1976–1984. *Journal of Animal Ecology* 55 : 963–982

Krebs C.J., Myers J.H.. Population cycles in small mammals p268-389, in *Advance in Ecological Research*, Volume 8, A. Macfadyen (1974)

Lambin X., Petty S.J., MacKinnon J.L., 2000. Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation. *Journal of Animal Ecology* 69 : 106–118

Lambin X., Krebs C.J., Moss R., Toccoz N.G., 2002. Population cycles: inferences from experimental, modeling and time series approaches. – In: Berryman, A. A. (ed.), *Population cycles: the case for trophic interactions*. Oxford Univ. Press, pp. 155–176

Lambin X., Bretagnolle V., Yoccoz N., 2006. Vole population cycles in northern and southern Europe: Is there a need for different explanations for single pattern? *Journal of Animal Ecology* 75 : 340-349

Ludwig G.X., Alatalo V.R., Helle P., Lindén H., Lindström J., Siitari H., 2006. Short-and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in black grouse. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 273 : 2009–2016

Ma W., Miao Z., Novotny M.V., 1998. Role of the Adrenal Gland and Adrenal-Mediated Chemosignals in Suppression of Estrus in the House Mouse: The Lee-Boot Effect Revisited. *Biology of reproduction* 59 1317-1320

Macdonald D.W., Barrett P., 1994. *Guide complet des Mammifères de France et d'Europe*, Delachaux et Niestlé, 304p

Marti C.D., 1976. A review of prey selection by the long-eared owl. *Condor* 78 : 331-336

- May R., 1999. Crash tests for real. *Nature* 398 : 371
- Mallory F., Elliott J., Brooks R., 1981. Changes in body size in fluctuating populations of the collared lemming: age and photoperiod influences. *Canadian Journal of Zoology* 59-2 : 174-182
- Mackin-Rosalka R., Nabaglo L., 1990. Geographical variation in cyclic periodicity and synchrony in the common vole, *Microtus arvalis*. *Oikos*, 59 : 343-348
- Mason R. R., 1987. Nonoutbreak species of forest lepidoptera. In P. Barbosa and J. C. Schultz (ed.) *Insect outbreaks*. Academic Press, New York, pp. 31-57
- Martinet L., Meunier M., Bureau P., 1967. Cycle saisonnier de reproduction du campagnol des champs (*Microtus arvalis*). *Annales de Biologie Animale, de Biochimie et de Biophysique* 7-3 : 245-259
- Moen J., Andersen R., Illius A., 2006. Living in seasonal environment. In: *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. Cambridge University Press. Eds. Danell K., Bergstrom R., Duncan P., Pastor J. (ed.), 2006. Cambridge University Press. pp. 1-18
- Moss R., Watson A., 2001. Population cycles in birds of the grouse family (Tetraonidae). *Advances in Ecological Research* 32 : 53-111
- Moran P.A.P., 1953. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle II : Synchronization and meteorology. *Australian Journal of Zoology* 1 : 291-298
- May R., 1974. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science* 186 : 645-647
- May R.M., 1976. Simple mathematical model with very complicated dynamics. *Nature* 261: 459-467
- Massey F. P., Hartley S. E., 2006. Experimental demonstration of the antiherbivore effects of silica in grasses: impacts on foliage digestibility and vole growth rates. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 273 : 2299-2304
- Massey F.P., Smith M.J., Lambin X., Hartley S.E., 2008. Are silica defences in grasses driving vole population cycles? *Biology letters* 4 : 419-422
- Norrdahl K, Korpimaki E., 1995. Mortality factors in a cyclic vole population. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 261-1360 : 49-53
- Norrdahl K., Korpimaki E., 2002. Changes in population structure and reproduction during a 3-year population cycle of voles. *Oikos* 97 : 469-470
- Odum E.P., 1953. *Fundamentals of ecology* Saunders (ed.) 384p
- Oli M.K., 2003a. Population cycles of small rodents are caused by specialist predators: or are they? *Trends in Ecology and Evolution* 18-3 : 105-107
- Oli M.K., 2003b. Response to Korpimaki et al. : Vole cycles and predation. *Trends in Ecology and Evolution* 18-10 : 495
- Pedersen A., Greives T., 2008. The interaction of parasites and resources cause crashes in a wild mouse population. *Journal of Animal Ecology* 77 : 370-377
- Peterson R.O, Page R.E, Dodge, K.M (1984) Wolves, Moose, and the Allometry of Population Cycles. *Science* 224-4655 : 1350-1352
- Purcell J.E., 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85 : 461-476

- Price T. S., Doggett C., Pye J. M., Holmes T. P., 1992. A history of southern pine beetle outbreaks in the southeastern United States. Georgia Forestry Commission, Macon, Ga
- Regnier R., Pussard R., 1926. Le Campagnol des champs (*Microtus arvalis* Pall.) et sa destruction. Annales des Épiphyties 12-5 385-525
- Riegert J., Dufek A., Fainova D., Mikes V., Fuchs R., 2007. Increased hunting effort buffers against vole scarcity in an urban Kestrel *Falco tinnunculus* population. *Bird Study* 54 : 353–361
- Royama T., 1992. Analytical population dynamics. Chapman & Hall (ed.), 1996, 371p
- Salamolard M., Butet A., Leroux A., Bretagnolle V., 2000. Responses of an avian predator to variations in prey density at a temperate latitude. *Ecology* 81 : 2428-2441
- Scott N., Willebrand T., Haydon D.T., Dahl F., Aebischer N.J. , Smith A.A., Thirgood S.J., 2007. Do mountain hare populations cycle? *Oikos* 116 : 1547-1557
- Sheriff M. J., Krebs C.J., Boonstra R., 2010. The ghosts of predators past: population cycles and the role of maternal programming under fluctuating predation risk. *Ecology* 91 : 2983-2994
- Smith M., White A., Lambin X., Sherratt J., Begon M., 2006. Delayed density-dependent season length alone can lead to rodent population cycles. *American naturalist* 167 : 695-704
- Spitz F., 1968. Interactions entre la vegetation epigee d'une luzerniere et des populations enclose ou non enclose de *Microtus arvalis* Pallas. *Revue d'Ecologie (terre et vie)* 23 : 274-306
- Spitz F., 1974. Standardisation des piègeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *Revue d'Ecologie (terre et vie)* 28 : 564-578
- Spitz F., 1989. Ravageurs généraux communs aux plantes fourragères: 1 - Lesrongeurs nuisibles, dans *Ennemis et maladies des prairies*, Raynal G.,Gondran, J., Bournoville R., Courtillot M., éd. INRA, Paris, 147-149
- Stenseth N.C., 1999. Population Cycles in Voles and Lemmings: Density Dependence and Phase Dependence in a Stochastic World. *Oikos* 87-3 : 427-461
- Stenseth N. C., Framstad E., 1980. Reproductive effort and optimal reproductive rates in small rodents. *Oikos* 34 : 23-43
- Stephens P. A., Sutherland W. J., Freckleton R. P., 1999. What is Alle effect ? *Oikos* 87-1 : 185 - 190
- Thirgood S., Redpath S., Haydon D., Rothery P., Newton I., Hudson P., 2000. Habitat loss and raptor predation: disentangling long- and short-term causes of red grouse declines. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267 : 651-656
- Tkadlec E., 1997. Early age of vaginal opening in common vole (*Microtus arvalis*). *Folia zoologica* 46-1 : 1-7
- Tkadlec E., 2000. The effects of seasonality on variation in the length of breeding season in arvicoline rodents. *Folia zoologica* 49 : 269-286
- Tkadlec E., Zejda J., 1995. Precocious breeding in female common voles and its relevance for rodent fluctuations. *Oikos* 73-2 : 231-236
- Tkadlec E., Zejda J., 1998. Small rodent population fluctuations: The effects of age structure and seasonality. *Evolutionary ecology* 12-2 : 191-210
- Tkadlec E., Stenseth N.A., 2001. New geographical gradient in vole population dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268 : 1547-1552

Tome D., 2009. Changes in the diet of long-eared owl *Asio otus*: Seasonal pattern of dependence on vole abundance. *Ardeola* 56-1 : 49-56

Turchin P., Hanski I., 1997. An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. *American Naturalist* 149 : 842-874

Turchin P., 2003. *Complex Population Dynamics: a Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press, 456p

Turchin P., Batzli G.O., 2001. Availability of food and the population dynamics of arvicoline rodents. *Ecology* 82-6 : 1521-1534

Turchin P., Hanski I., 1998. An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. - *American Naturalist* 149 : 842-874

Turchin P., Hanski I., 2001. Contrasting alternative hypotheses about rodent cycles by translating them into parameterized models. *Ecology letters* 4 : 267-276

Turchin P., Oksanen L., Ekerholm P., Oksanen T., Henttonen H., 2000. Are lemmings prey or predators? *Nature* 405 : 562-565

Yoccoz N.G., Ims R.A., 1999. Demography of small mammals in cold regions: the importance of environment. *Ecological Bulletins* 47 : 137-144



Atlas des micromammifères sauvage de Poitou-Charentes

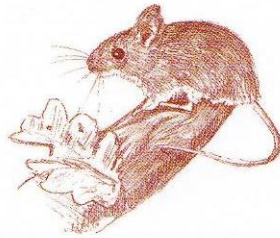
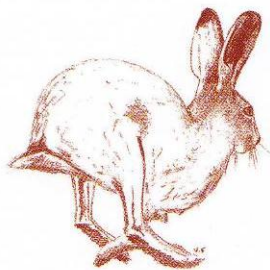
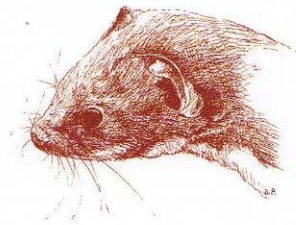
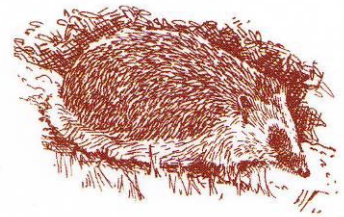
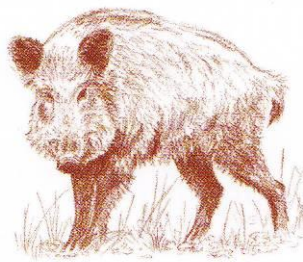
Dans le cadre de la rédaction de l'atlas des Mammifères sauvages du Poitou-Charentes, j'ai eu la chance de réaliser la monographie sur le campagnol des champs. A ce titre, je me dois de remercier Thomas Cornulier, de m'avoir suggéré comme potentiel rédacteur de cette monographie, Nicolas Cottrel pour avoir supervisé l'opération et les relecteurs ayant suggérés l'approfondissement de certaines parties. J'ai pris beaucoup de plaisir à travailler sur ce document et j'ai découvert grâce à cela, des nombreuses choses sur mon modèle d'étude que je n'aurais probablement pas acquise autrement. J'espère en avoir transmises la plupart dans cette publication.

Résumé de l'ouvrage disponible sur le site de Poitou-Charentes nature
(<http://www.poitou-charentes-nature.asso.fr/Publication-atlas-Mammiferes.html>)

Publication de l'atlas des Mammifères sauvages du Poitou-Charentes

Cet ouvrage de 304 pages qui vient de paraître (juillet 2011) est une référence sur l'état des connaissances pour l'ensemble des 96 espèces de mammifères sauvages présents en Poitou-Charentes.

Avec plus de 48 000 données collectées entre 1985 et 2008, c'est une véritable synthèse des connaissances sur cet Ordre qui vous est livrée dans ce livre. Tous les mammifères sauvages sont concernés par cet inventaire, qu'il s'agisse d'espèces terrestres communes et facilement observables comme le hérisson, ou le chevreuil, d'espèces plus difficiles à observer comme les musaraignes, la genette ou les mammifères marins, voire d'espèces très rares comme le vison d'Europe. Après une section, en couleur, décrivant la méthodologie employée et la situation géographique du Poitou-Charentes, la majeure partie de cet ouvrage présente pour chaque espèce une monographie illustrée et accompagnée de cartes.



cahiers
techniques

Atlas des mammifères sauvages

du Poitou-Charentes

1985 - 2008

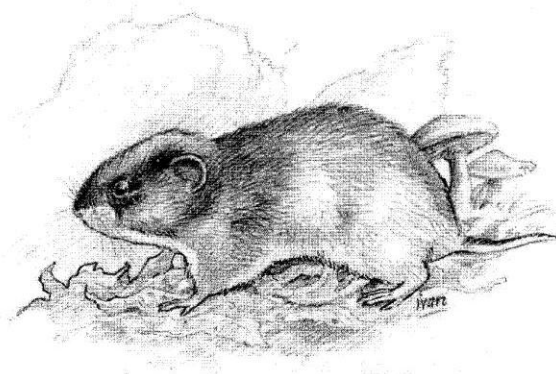
2011



Poitou-Charentes
Nature



Très Commun Commun Assez Commun Assez Rare Rare Très Rare



Nature des données

Nombre de données en Poitou-Charentes.....	968
Pelotes.....	758 (78 %)
Mortalité.....	6 (1 %)
Capturé par piège.....	16 (2 %)
Observation directe.....	17 (2 %)
Donnée non précisée.....	171 (18 %)

La majorité des indices de présence de campagnol des champs est issue de la dissection de pelotes de régurgitation (78 %). Le campagnol des champs est en effet la proie principale de plusieurs rapaces diurnes et nocturnes. Cette espèce apparaît systématiquement dans les pelotes de l'effraie des clochers *Tyto alba* dont elle représente plus de 53 % du régime alimentaire dans notre région, toutes analyses confondues. Des informations sont également obtenues par observation directe d'individus et quelques références proviennent de la bibliographie.

On peut noter que la difficulté d'observation du campagnol des champs dépend directement de sa densité. Lors des phases de pullulation, les indices de présence (terriers, coulées, mottes de remblais) sont particulièrement visibles et il est même possible d'observer directement les animaux tout au long de la journée.

Répartition en Poitou-Charentes

Même si nous ne possédons pas de données sur la présence de l'espèce dans l'ensemble des mailles (61 %), nous supposons qu'elle est présente dans l'intégralité de la région. En effet, le campagnol des champs est présent dans un grand nombre d'habitats, en particuliers dans les terres arables qui couvrent 70 % de la région Poitou-Charentes (AGRESTE, 2010). L'absence de données de présence n'est donc pas à interpréter comme une absence de l'espèce mais plutôt comme une lacune de recherche. Il est également présent sur les quatre îles de la façade atlantique (Lelouarn et Quéré, 2003 ; INPN). L'île d'Oléron a été occupée à partir de 1976 (Bavoux *et al.*, 1982), et l'espèce a colonisée rapidement l'ensemble de l'île (Saint Girons *et al.*, 1991). Sa découverte sur l'île de Ré est encore plus récente et provient d'un lot de pelotes d'effraie de Saint-Martin-de-Ré analysé en 2005 par Loïc Méchin (base de données Poitou-Charentes Nature).

Microtus arvalis est non seulement largement répandu dans l'ensemble du territoire régional mais est également particulièrement abondant. C'est une espèce très commune.

Habitats fréquentés

Ce campagnol est une espèce très abondante dans les zones de grandes cultures. Ses milieux de prédilection sont caractérisés par des zones herbeuses ouvertes (« openfield ») dans lesquelles il va pouvoir se nourrir de la végétation basse (Macdonald et Barrett, 1994). En Poitou-Charentes, il est surtout présent dans les jachères, cultures semées, prairies naturelles, bordures de chemins, friches etc. Il préfère les milieux secs aux milieux humides et ne se trouve guère en forêt. En été, il est abondant dans l'ensemble des cultures et se maintient en hiver dans les cultures restant en herbe telles que les prairies ou le colza (Heroldová *et al.*, 2004).

Comportement et biologie

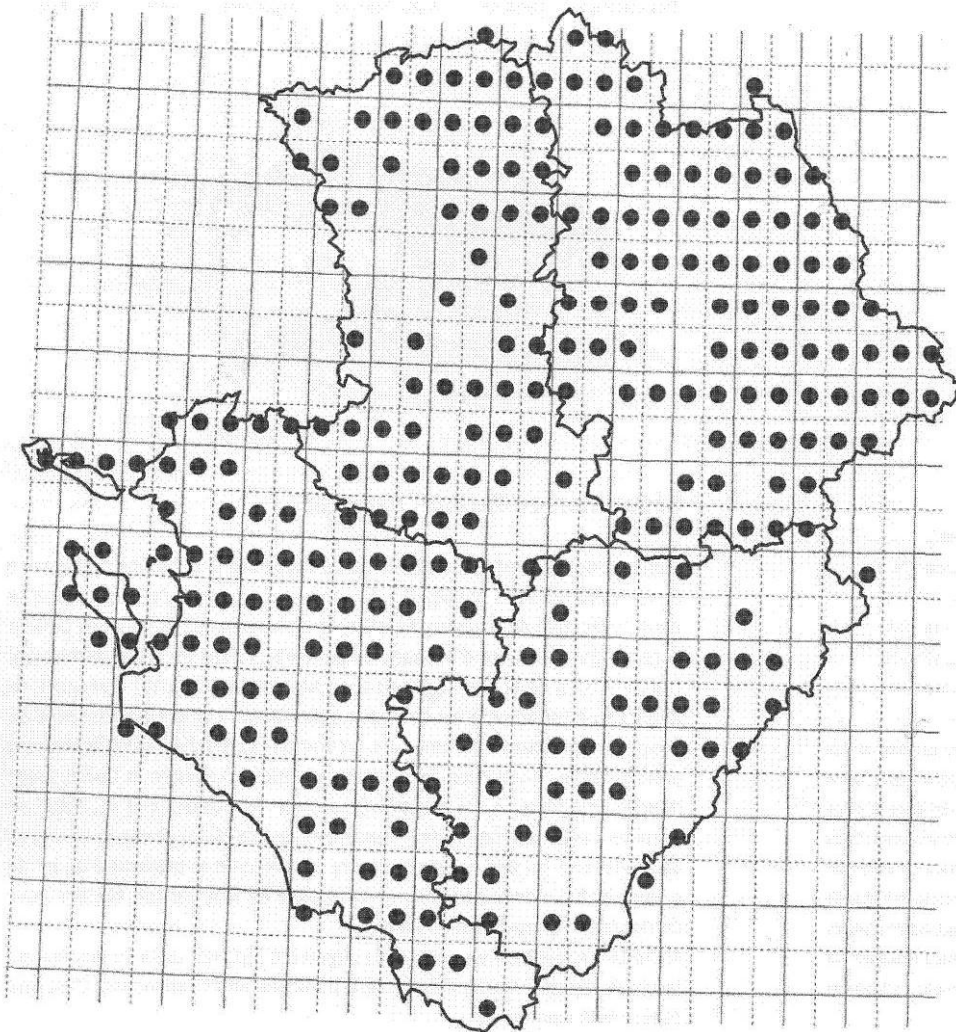
Le campagnol des champs est une espèce sociale qui vit en colonies, plusieurs individus résidant dans le même réseau souterrain de galeries. Chaque réseau présente une à plusieurs dizaines d'ouvertures reliées entre elles à la surface par des chemins (ou coulées) plus ou moins visibles (Brügger *et al.*, 2010). Ces « colonies » contiennent différentes chambres servant au stockage de la nourriture (« greniers ») et à la reproduction (« nids ») (Boyce et Boyce, 1988b, Brügger *et al.*, 2010). Les campagnols restent toujours à quelques mètres de l'entrée d'une galerie à l'exception des individus qui dispersent. Les jeunes mâles sont les plus enclins à

Statut de protection de l'espèce

Européen..... Sans statut
National..... Sans statut

Autres classements

Liste rouge Nationale..... Préoccupation mineure
Régional..... Aucun
Départemental..... Aucun



effectuer ces grands déplacements vers une nouvelle colonie (Gauffre, 2009). Le campagnol des champs est majoritairement herbivore. Il se nourrit de jeunes pousses de plantes herbacées, de graines, de racines mais également parfois de petits insectes présents à proximité des coulées (Macdonald et Barrett, 1994). Les femelles sont très prolifiques et précoces : jusqu'à cinq portées de huit petits par an et une maturité sexuelle qui peut être atteinte dès l'âge de deux semaines (Boyce et Boyce, 1988a). Ce cycle de vie très court confère aux populations la capacité d'augmenter fortement leurs effectifs en très peu de temps (pullulations). La longueur de la saison de reproduction est variable mais le pic de productivité est au printemps et au début de l'été (mars à juin - CEBC CNRS - données non publiées). Pour qu'une pullulation ce produise, il est nécessaire qu'un nombre important d'individus soit capable de se reproduire au printemps. Le pic d'abondance est alors observé durant l'été et l'automne (on peut dépasser les 1000 individus à l'hectare - Lambin *et al.*, 2006).

Il existe plusieurs localités dans la région Poitou-Charentes où le campagnol des champs pullule de manière régulière. Gelin signala en 1910 ce phénomène des pullulations cycliques dans les Charentes et les Deux-Sèvres (en l'attribuant au campagnol agreste).

Ces trente dernières années, un suivi scientifique des effectifs de micromammifères a été réalisé dans les zones agricoles de la Plaine de Niort Sud-Est et du Marais de Rochefort. Sur ces deux sites, les populations de campagnols des champs présentent ces variations de densité régulières, en « dent de scie », avec une pullulation environ tous les trois ans (Cornulier 2005 ; Lambin *et al.*, 2006 ; Millon, 2006 ; Gauffre, 2009). Cette dynamique de population extraordinaire fait actuellement l'objet de nombreuses études scientifiques mais les mécanismes responsables de cette périodicité ne sont pas encore bien connus.

Statut et devenir de l'espèce en Poitou-Charentes

Les données anciennes sont peu nombreuses mais indiquent le caractère commun de l'espèce dans la région. Leur mention dans la littérature est toujours associée à leur capacité à pulluler et à entraîner des dégâts sur les productions agricoles.

Ainsi, en 1801-1802, la Charente, Charente maritime et les Deux-Sèvres subirent de graves pullulations entraînant de fortes pertes agricoles (Elton, 1942). Selon Rendu (1875), une disette locale découlant de ces pullulations aurait eu lieu au début du XIX^e siècle dans l'ouest de la France. Les travaux d'Elton (1942) montrent que la région Poitou-Charentes était (de 1800 à 1935) régulièrement soumise à des pullulations par le campagnol des champs. Les données plus récentes du Service de Protection des Plantes et du Centre d'Étude Biologique de Chizé (79) montrent que c'est encore le cas aujourd'hui.

De nombreuses techniques ont été testées pour limiter les dégâts agricoles entraînés par les pullulations. A faible échelle, on préconisa tout d'abord la capture par pièges ou le gazage. Pour traiter à plus grande échelle, on utilisa le « virus de Danysz » (en réalité, une bactérie de souche salmonelle isolé par le docteur Danysz de l'institut Pasteur), mais « l'arme bactériologique » n'eut pas *in natura* le succès escompté (Pascal, 1993). Actuellement, ce sont

des agents chimiques qui sont utilisés (des anticoagulants dérivés de chlorophacione), pouvant poser de multiples problèmes de toxicité pour l'homme ainsi que pour l'environnement (Delattre *et al.*, 1999). Selon la loi en vigueur en France, le campagnol des champs fait partie de la liste des « Organismes contre lesquels la lutte est obligatoire sous certaines conditions¹ ».

Bien qu'il soit activement combattu par les hommes en raison des dégâts qu'il provoque sur les cultures lors des phases de pullulation, le campagnol des champs n'est pas en danger.

Cependant, il est un maillon indispensable au fonctionnement des écosystèmes agricoles. C'est une ressource capitale, voire primordiale, pour de nombreux rapaces et mammifères. Le maintien de l'espèce est donc essentiel à la préservation de la biodiversité de nos campagnes.

Adrien PINOT

1. Arrêté du Ministère de l'agriculture en date du 31/07/2000 « établissant la liste des organismes nuisibles aux végétaux, produits végétaux et autres objets soumis à des mesures de lutte obligatoire » dépendant de l'article L251-3 du code rural modifié par l'ordonnance n°2003-1187 du 11 décembre 2003 - art. 1 JORF 13 décembre 2003.

Bibliographie

AGRESTE, 2010. La statistique, l'évaluation et la prospective agricole, Ministère de l'alimentation, de l'agriculture et de la pêche. <http://agreste.agriculture.gouv.fr/>, consulté le 15 janvier 2010.

Boyce J.L., Boyce C.C.K., 1988a. Population biology of *Microtus arvalis* : I. Lifetime reproductive success of solitary and grouped breeding females. *Journal of Animal Ecology*, 57 : 737-754.

Boyce J.L., Boyce C.C.K., 1988b. Population biology of *Microtus arvalis* : III. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. *Journal of Animal Ecology*, 57 : 737-754.

Brügger A., Nentwig, W. and Airoldi J.-P. 2010. The burrow system of the common vole (*M. arvalis*, Rodentia) in Switzerland. *Mammalia*, 74 : 311-315

Cornulier T., 2005. Composantes de la distribution spatiale d'un prédateur : effets respectifs de l'habitat, des ressources alimentaires et des interactions comportementales. Analyse de processus ponctuels non homogènes. Thèse de doctorat de l'Université de Lyon 1, Université Claude Bernard.

Delattre P., 1999. Lutte chimique et Campagnol terrestre : mise au point du réseau scientifique Populations et paysages, *Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 36 (*On en parle encore*), 111-113.

Elton, C., 1942. Voles, Mice and Lemmings - Problems in population dynamics, Oxford, at the Clarendon Press.

Inventaire National du Patrimoine Naturel. Terrain acquis par le Conservatoire de l'Espace Littoral, île madame (FR1100085), <http://inpn.mnhn.fr/>, consulté le 15 janvier 2010.

Gauffre, B. Flux géniques et dispersion chez un rongeur à démographie cyclique dans un paysage agricole intensif, Thèse de doctorat de l'Université de Montpellier, SIBAGHE.

Heroldová M., Zejda J., Zapletal M., Obdržálková D., Jánová E., Bryja J., Tkadlec E., 2004. Importance of winter rape for small rodents. *Plant soil environ*, 50 (4) : 175-181.

Lambin X., Bretagnolle V., Yoccoz N.G., 2006. Vole populations cycles in northern and southern Europe : Is there a need for different explanation for single pattern. *Journal of Animal Ecology*, 75 : 340-349.

Lelouarn H. et Quéré J.-P., 2003. Les rongeurs de France, faunistique et biologie, 2^e version revue et augmentée, INRA éditions.

Millon A., 2006. *Influence de la variation cyclique des proies sur un prédateur. Approches individuelles et populationnelles du système Busard cendré / Campagnol des Champs*. Thèse de doctorat de l'université de Paris 6.

Pascal M., 1993. Perspectives de lutte biologique contre les Rongeurs champêtres. *Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 19, 45-52.

Rendu, V., Les animaux de la France, Hachette (Paris) - 1875.

Première synthèse sur les mammifères du Poitou-Charentes, cet atlas fait non seulement le point sur la répartition des 96 espèces terrestres et marines observées dans la région, mais examine aussi avec précision leur évolution et leur statut de conservation.

Point de rencontre de plusieurs entités biogéographiques, bordée d'un littoral où se mêlent îles et pertuis, la région Poitou-Charentes offre une diversité mammalogique tout à fait originale et d'une grande richesse.

Rassemblant près de 50 000 données et grâce à la participation de 750 contributeurs, cet atlas est le fruit du travail des associations naturalistes du Poitou-Charentes à l'initiative de ce projet, et de leurs partenaires techniques, l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage et le Centre de Recherche sur les Mammifères Marins de la Rochelle.



Poitou-Charentes
NATURE



Coordinations départementales



Partenaires techniques



CENTRE DE RECHERCHE SUR
LES MAMMIFÈRES MARINS



Office National
de la Chasse
et de la Faune Sauvage

Avec le soutien financier de



Union européenne

L'Europe s'engage en Poitou-Charentes
avec le Fonds Européen
de Développement Régional

ISBN : 978-2-918831-03-7
ISSN : 1624-0235



Les cycles de campagnols des champs dans l'ouest de la France: une vieille question revisitée à l'aide d'outils modernes

Résumé: Les dynamiques cycliques sont observées chez de nombreux rongeurs. Longtemps une cause unique a été recherchée pour expliquer tous les cycles. Cependant, différentes analyses locales ont permis de montrer que les causes des cycles sont bien souvent différentes en fonction de l'espèce ou du milieu concerné. Il est donc important de travailler à une échelle locale pour comprendre ces dynamiques particulières. Durant cette thèse, j'ai cherché à comprendre la dynamique cyclique du campagnol des champs dans les plaines agricoles de l'Ouest de la France. Trois axes ont été principalement abordés : 1) la structure de la densité dépendance au sein du système cyclique ; 2) la variation des traits d'histoire de vie (survie et reproduction) responsables des différentes phases du cycle ; 3) la relation entre les traits d'histoire de vie et l'agriculture. Pour ce faire, des approches de modélisation, d'analyse de données empiriques et de données expérimentales ont été utilisées. Les principaux résultats obtenus sont que les cycles du campagnol des champs montrent deux phases densité-dépendantes. La première est la phase de déclin des effectifs, se déroulant en hiver et étant due à une modification de la reproduction par des mécanismes de densité dépendance directe. La seconde est une phase de stagnation des effectifs à basse densité. Elle est probablement plurifactorielle et due à des mécanismes de densité dépendance retardée. Enfin, nous avons montré que les pratiques agricoles et le type de culture avait un impact fort sur les traits démographiques et que ceux-ci dépendent de la saison. Cette thèse a principalement servi à proposer un schéma cohérent expliquant le fonctionnement de notre système cyclique. Néanmoins, les mécanismes sous-jacents restent à élucider. Dans cette optique, des pistes ont été initiées concernant la recherche d'effets maternels ou la déplétion de la ressource par les individus.

Mots-clés: population à dynamique cyclique, campagnol des champs, taux de croissance, reproduction, survie, densité dépendance, régulation, agriculture, environnement saisonnier

Vole cycles in western France: an old question revisited with modern tools

Abstract: Cyclic dynamics are observed in many rodents. In a first step, single explanations were searched for explaining all cycles. However, more local studies have shown that causes of cycles are often different depending on the species or the habitat concerned. It is therefore important to work at a local level to understand the specific dynamics shown by cyclic populations. In this thesis, I sought to understand the cyclical dynamics of voles in the agricultural plains of western France. Three axes were mainly addressed: 1) the structure of density dependence; 2) The changes in demographic traits (survival and reproduction) responsible for the different phases of the cycles; 3) The relationships between demographic traits and agriculture. Modeling approaches, analysis of empirical data and experimental data were used. The main results are that the vole cycles show two density dependent phases. The decline phase takes place in winter and is due to a reproduction change through direct density dependence. The second is the low phase. The latter is probably multifactor and due to delayed density dependence mechanisms. Finally, we have shown that agricultural practices and crop type had a strong impact on the demographic traits and those depend on the season. This thesis gives a consistent pattern explaining how our common vole population enter and maintain cyclic dynamic. However, the underlying mechanisms remain unclear. In this context, some works have been initiated concerning research of maternal effects or resource depletion.

Key words: Vole cycles, pattern, common vole, reproduction, population growth rate, survival, density dependence, regulation, agriculture, seasonal environment.