



**LA PREDATION DU LABBE A LONGUE QUEUE
(*Stercorarius longicaudus*) ET SON IMPACT SUR LES
POPULATIONS DE LEMMING A COLLIER
(*Dicrostonyx groenlandicus*) DANS LE
HAUT-ARCTIQUE (GROENLAND)**

Arnaud Hurstel

► **To cite this version:**

Arnaud Hurstel. LA PREDATION DU LABBE A LONGUE QUEUE (*Stercorarius longicaudus*) ET SON IMPACT SUR LES POPULATIONS DE LEMMING A COLLIER (*Dicrostonyx groenlandicus*) DANS LE HAUT-ARCTIQUE (GROENLAND). Biodiversité et Ecologie. 2003. hal-01970485

HAL Id: hal-01970485

<https://ephe.hal.science/hal-01970485>

Submitted on 5 Jan 2019

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.

**MINISTERE DE LA JEUNESSE , DE L'EDUCATION NATIONALE
ET DE LA RECHERCHE**

ECOLE PRATIQUE DES HAUTES ETUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

MEMOIRE

présenté

par

Arnaud HURSTEL

pour l'obtention du diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes

**LA PREDATION DU LABBE A LONGUE QUEUE (*Stercorarius longicaudus*) ET SON
IMPACT SUR LES POPULATIONS DE LEMMING A COLLIER (*Dicrostonyx
groenlandicus*) DANS LE HAUT-ARCTIQUE (GROENLAND)**

soutenu le 26 novembre 2003

devant le jury suivant :

**M. Jacques MICHAUX – Président
M. Roger PRODON – Rapporteur
M. Pierre DELATTRE – Examineur
M. Jean-Louis MARTIN – Examineur
M. Benoît SITTLER – Examineur**

**E.P.H.E.
Laboratoire de Biogéographie
et Ecologie des Vertébrés**

Directeur : M. Roger PRODON

**C.B.G.P. – I.N.R.A.
Laboratoire de Biologie et Gestion
des Pullulations**

Directeur : M. Pierre DELATTRE



RS/GREA

Remerciements

Ce travail n'existerait pas sans l'aide de plusieurs personnes. Je tiens à remercier tous ceux qui ont bien voulu participer à sa réalisation :

MM. Jacques BONS et Roger PRODON, Directeurs de laboratoire à l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, qui ont bien voulu m'accueillir au sein du laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés,

M. Michel THEVENOT, Maître de Conférences à l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, qui a bien voulu encadrer mon travail au laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés,

M. Pierre DELATTRE, Directeur de Recherches à l'INRA, qui a bien voulu encadrer mon travail en tant qu'intervenant extérieur à l'Ecole Pratique des Hautes Etudes,

MM. Jacques MICHAUX, Roger PRODON, Pierre DELATTRE, Jean-Louis MARTIN et Benoît SITTLER, qui ont bien voulu faire partie de mon jury de soutenance.

Je tiens tout particulièrement à exprimer ma gratitude à Olivier GILG et Pierre DELATTRE. Olivier GILG a été l'instigateur de mon travail en me proposant d'aller travailler avec lui au Groenland sur un sujet délicat et complexe. Ses qualités humaines et sa rigueur scientifique m'ont aidé tout au long de mes travaux. Il m'a inoculé un virus dont on ne guérit pas : l'Arctique. Pierre DELATTRE, en acceptant d'encadrer scientifiquement mon travail, m'a témoigné sa confiance et m'a conforté dans ma démarche scientifique. Sans eux, ce mémoire n'aurait pas vu le jour. Qu'ils soient tous les deux chaleureusement remerciés.

Merci aussi à Benoît SITTLER et Brigitte SABARD pour leur aide logistique dans la préparation et la gestion des expéditions au Groenland. Leur expérience a été très précieuse.

Mes remerciements vont également au Groupe de Recherches en Ecologie Arctique (GREAA) pour son aide technique et financière, au Conseil Général du Haut-Rhin et à la Direction Départementale de la Jeunesse et des Sports du Haut-Rhin pour leur aide financière.

Enfin, merci à tous ceux que j'ai oublié et qui d'une manière ou d'une autre, ont contribué à la réalisation de ce travail.

Table des matières

Chapitre 1 : Introduction	9
Chapitre 2 : Matériel et méthodes	12
2.1. Présentation de la zone d'étude	12
2.2. Eléments de la biologie du labbe à longue queue	13
2.3. Densités de population de lemmings	17
2.3.1. Piégeage	17
2.3.2. Nids d'hiver	18
2.4. Densités de population, activité de reproduction, et écologie de la prédation du labbe à longue queue	19
2.4.1. Densités de population	19
2.4.2. Activité de reproduction	20
2.4.3. Efficacité de chasse	20
2.4.4. Rythme d'activité	20
2.4.5. Régime alimentaire	20
2.4.6. Estimation du poids et détermination du sexe des lemmings (pour l'évaluation de la prédation sélective)	22
2.4.6.1. Poids des lemmings	22
2.4.6.2. Sexe-ratio	24
2.5. Réponses numérique et fonctionnelle du labbe à longue queue	24
2.5.1. Réponse numérique	24
2.5.2. Réponse fonctionnelle	25
2.5.3. Réponse globale	28
Chapitre 3 : Résultats	29
3.1. Dynamique des populations de lemmings	29
3.1.1. Piégeage	29
3.1.2. Poids des individus capturés et structure en âges	30
3.1.3. Sexe-ratio	31
3.1.4. Dénombrement des nids d'hiver	31
3.1.5. Densités printanières	32

3.2. Activité de reproduction des labbes à longue queue	33
3.3. Réponse numérique	35
3.4. Réponse fonctionnelle	38
3.5. Réponse globale et taux de prédation	39
3.6. Ecologie de la prédation du labbe à longue queue	39
3.6.1. Efficacité de chasse	39
3.6.2. Rythme d'activité	40
3.6.3. Régime alimentaire	45
3.6.4. Prédation sélective	45
3.6.4.1. Taille des lemmings	45
3.6.4.2. Sexe-ratio	47
Chapitre 4 : Discussion	48
4.1. Biais possibles dans les estimations	48
4.1.1. Piégeage des lemmings	48
4.1.2. Réponse fonctionnelle et réponse numérique	48
4.1.3. Régime alimentaire	50
4.2. Le labbe à longue queue : prédateur généraliste ou spécialiste ?	50
4.3. Existe t-il un effet stabilisateur dans le système labbe-lemming ?	52
4.4. La place du labbe à longue queue dans le système prédateurs-proie	55
4.5. Comparaison avec d'autres travaux	56
4.5.1. Réponse numérique	56
4.5.2. Réponse fonctionnelle	56
4.6. Prédation sélective	56
4.7. Activité de chasse	57
Chapitre 5 : Conclusion	59
Chapitre 6 : Bibliographie	60

Annexes	71
Annexe I : résumé de la communication présentée lors du 8th Arctic Biological Forum (2000) à Copenhague (Danemark)	72
Annexe II : résumé de la communication présentée lors du 27^e Colloque Francophone d’Ornithologie (2002) à Strasbourg (France)	73
Annexe III : résumé du manuscrit soumis à la revue <i>Ecological Monographs</i>	74

Table des illustrations

Liste des tableaux

Tab. I : sexe-ratio des lemmings capturés dans les pièges (1998-1999)	31
Tab. II : densités de nids d'hiver et densités printanières de lemmings	33
Tab. III : résultats de la reproduction des labbes à longue queue en 1998	34
Tab. IV : résultats de la reproduction des labbes à longue queue en 1999	34
Tab. V : résultats de la reproduction des labbes à longue queue en 2002	35
Tab. VI : démographie du labbe à longue queue dans la zone d'étude entre 1988 et 2002 en fonction des densités printanières de lemmings	36
Tab. VII : différences horaires d'activité de chasse du labbe à longue queue	41
Tab. VIII : régime alimentaire du labbe à longue queue dans la zone d'étude	42
Tab. IX : différences annuelles de distribution des lemmings par rapport aux autres taxons dans le régime alimentaire du labbe à longue queue	44
Tab. X : moyenne, variance et taille des échantillons de mandibules de lemmings (1998-1999)	45
Tab. XI : sexe-ratio des lemmings piégés et des lemmings trouvés dans les pelotes de régurgitation des labbes	47
Tab. XII : variations annuelles et inter-annuelles du sexe-ratio des lemmings piégés et des lemmings tués par les labbes	47

Liste des figures

Fig. 1 : localisation générale de la zone d'étude	15
Fig. 2 : localisation de l'île de Traill et carte de la zone d'étude	16
Fig. 3 : aperçu de la zone d'étude, avec parties exemptes de végétation	16
Fig. 4 : pièges Ugglan sur le terrain	17
Fig. 5 : nid d'hiver de lemming à collier	19
Figs 6a et 6b : perchoirs utilisés par les labbes à longue queue	21

Fig. 7 : correspondance poids/longueur des mandibules chez le lemming à collier	23
Fig. 8 : hétérogénéité de l’habitat du lemming à collier le long du parcours-témoin	29
Fig. 9 : densités moyennes de lemmings (1998-2002)	30
Fig. 10 : poids moyens des lemmings capturés (1998-1999)	31
Fig. 11 : variations du nombre de nids d’hiver de lemmings (1988-2002)	32
Fig. 12 : densités de nids d’hiver et densités printanières de lemmings	32
Fig. 13 : activité de reproduction du labbe à longue queue en fonction des densités printanières de lemming à collier	37
Fig. 14 : succès de reproduction du labbe à longue queue en fonction des densités printanières de lemming à collier	37
Fig. 15 : réponse fonctionnelle du labbe à longue queue aux densités de lemming à collier	38
Fig. 16 : réponse globale des labbes adultes aux densités printanières de lemmings	39
Fig. 17 : efficacité de chasse chez le labbe à longue queue	40
Fig. 18 : rythme d’activité de prédation du labbe à longue queue	40
Fig. 19 : régime alimentaire du labbe à longue queue en 1998 et 1999 à partir de l’analyse des pelotes de régurgitation	43
Fig. 20 : régime alimentaire du labbe à longue queue en 2000 et 2002 à partir de l’analyse des crottes	43
Fig. 21 : sélection de la taille des lemmings par le labbe à longue queue	46
Fig. 22 : sélection des classes de poids des lemmings par le labbe à longue queue	46

Chapitre 1 : Introduction

Les populations nordiques de micro-mammifères sont caractérisées par d'importantes fluctuations numériques. De tels phénomènes ont été rapportés dans de nombreux récits historiques (Stenseth & Ims 1993a). Depuis le début du XX^e siècle, lorsque Elton (1924) publia son article de référence sur les fluctuations périodiques des lemmings et des campagnols, les oscillations périodiques et numériques des petits rongeurs, aussi appelées cycles de population, ont fait l'objet de recherches intensives. Le phénomène des oscillations périodiques pluriannuelles a été, et est encore, l'un des sujets les plus mystérieux de l'écologie des populations. Le nombre important d'articles de synthèse lui étant consacré par le passé en témoigne (Krebs & Myers 1974, Akçakaya 1992, Batzli 1992, Stenseth & Ims 1993b, Norrdahl 1995, Krebs 1996, Stenseth 1999, Lindström et al. 2001, Turchin & Hanski 2001).

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer le phénomène des cycles de micro-mammifères. Stenseth & Ims (1993b) ont séparé ces hypothèses en deux catégories principales : l'hypothèse des facteurs intrinsèques et l'hypothèse des facteurs extrinsèques. L'hypothèse des facteurs extrinsèques a ensuite différencié les facteurs biotiques des facteurs abiotiques. Plusieurs hypothèses multifactorielles ont aussi été proposées comme explication des cycles (Lidicker 1988). Batzli (1992) lista 22 hypothèses différentes afin d'expliquer les fluctuations périodiques pluriannuelles des populations de petits rongeurs. Depuis, de nouvelles hypothèses ont été formulées et d'autres existantes ont été modifiées. Aussi, actuellement, il n'existe pas de consensus sur les causes des cycles parmi les spécialistes de l'écologie des populations.

Elton (1942) suggéra que la prédation est un des mécanismes plausibles expliquant la dynamique des lemmings. Cependant, cette hypothèse fut oubliée et les hypothèses intrinsèques devinrent le sujet principal des recherches, spécialement en Amérique du Nord (Christian 1950, Chitty 1967). Les prédateurs étaient alors supposé capturer principalement l'excédent de proies condamné d'office, incluant les individus vieux et malades qui ont déjà apporté leur contribution à la reproduction de la population (Errington 1956, 1963). Les hypothèses intrinsèques, populaires des années 50 aux années 70, incluaient l'hypothèse du stress. Celle-ci suggérait que les petits rongeurs souffraient de stress social lors des phases de fortes densités, ce qui augmentait la mortalité et supprimait la reproduction, entraînant ainsi le déclin des populations (Christian 1950). Une autre hypothèse intrinsèque, appelée l'hypothèse de Chitty, suggérait que les cycles de population étaient causés par des changements génotypiques du comportement et de la reproduction (Chitty 1967). Par conséquent, la prédation était considérée comme n'ayant qu'un effet mineur sur les populations de proies (Krebs 1964) et les prédateurs étaient tout au plus censés accentuer et prolonger les phases creuses du cycle (Pearson 1966, 1971).

L'importance de la prédation dans les cycles des petits rongeurs fut réévaluée à la fin des années 70 quand Andersson & Erlinge (1977) publièrent leur analyse des différents types de prédateurs (spécialistes *versus* généralistes) et de leurs impacts spécifiques sur les populations de proies. Le rôle de la prédation en tant que facteur potentiel causant les cycles des micro-mammifères n'a cessé de se renforcer depuis et est actuellement l'une des hypothèses les plus évoquées pour expliquer les cycles des petits rongeurs (Norrdahl 1995, Korpimäki & Krebs 1996, Hanski *et al.* 1991, Hanski *et al.* 1993, Hanski & Korpimäki 1995, Turchin & Hanski 1997, Hanski *et al.* 2001, Turchin & Hanski 2001).

Les prédateurs diffèrent par leurs réponses aux variations d'abondance de leur proie principale. La réponse numérique d'un prédateur (c.-à-d. l'augmentation de son abondance) est fonction de la natalité et de la mortalité, mais aussi de l'émigration et de l'immigration. La réponse fonctionnelle d'un prédateur, définie comme étant le taux de capture d'une proie en fonction de l'abondance de celle-ci (Solomon 1949, Holling 1959), est une composante majeure des interactions prédateurs-proies car elle exerce une influence sur la capacité des prédateurs à réguler les populations de leurs proies. Les différences dans la réponse fonctionnelle des prédateurs ont d'importantes conséquences sur la dynamique prédateur-proie. La réponse fonctionnelle décrit comment un prédateur répond aux changements de densité de sa proie principale. La forme exacte (graphiquement parlant) des réponses fonctionnelles des prédateurs est généralement inconnue dans la nature, mais il est probable que la réponse fonctionnelle des spécialistes croît rapidement avec l'augmentation de la densité de la proie (réponse fonctionnelle de type II, selon Holling 1959). La réponse fonctionnelle des généralistes tend plutôt vers une courbe en « S » avec un faible taux de prédation aux faibles densités de proie, puis s'accroissant par la suite (type III, selon Holling 1959). Une réponse fonctionnelle de type II augmente la tendance vers les oscillations (effet déstabilisateur), surtout si la réponse est forte, alors qu'une réponse fonctionnelle de type III a une influence stabilisatrice sur la dynamique aux faibles densités de proie (May 1973).

La toundra du Haut-Arctique présente l'une des communautés terrestre de prédateurs-proies les plus simples de la planète : une seule espèce de rongeur, le lemming à collier (*Dicrostonyx groenlandicus*), constitue la proie principale de quatre prédateurs. Ses paysages ouverts ainsi que la lumière du jour permanent durant plusieurs mois en été autorisent un suivi intensif de ces espèces. Il devient ainsi possible d'étudier la complexe dynamique des interactions prédateurs-proies à une échelle spatio-temporelle conséquente.

Les résultats présentés dans cette étude ont été obtenus au cours d'une étude à long terme initiée en 1988 dans le Parc National du Groenland du Nord-Est (Sittler 1995, Sittler *et al.* 2000). Ils constituent une partie d'un travail visant à documenter les réponses fonctionnelle et numérique des prédateurs du lemming à collier afin de déterminer l'impact de la prédation sur la dynamique de ce petit rongeur (Gilg *et al.*, soumis). Ils concernent plus particulièrement le rôle du labbe à longue queue (*Stercorarius longicaudus*). Dans cette région, la population de lemmings est cyclique avec un pas de temps de quatre ans et une forte amplitude (Gilg 2002). Le renard polaire (*Alopex lagopus*), l'hermine (*Mustela erminea*), le labbe à longue queue et la chouette harfang (*Nyctea scandiaca*) sont les quatre principaux prédateurs du lemming à collier dans notre zone d'étude.

Le labbe à longue queue a déjà été étudié au Canada (Maher 1970), en Alaska (Maher 1974), en Scandinavie (Andersson 1971, 1976a, 1981) et au Groenland (De Korte 1977, 1984, 1985, 1986, 1988), mais ses réponses fonctionnelle et numérique ne sont pas précisément documentées. Notre travail constitue une référence dans l'étude et l'analyse des réponses de cet oiseau aux variations d'abondance de sa proie principale.

La plupart des labbes à longue queue utilisent et défendent chaque année les mêmes territoires pour se reproduire. De ce fait, la densité des individus adultes est relativement stable dans le temps (Andersson 1976a). La production annuelle par couple ne dépasse jamais plus de deux jeunes (Andersson 1976b, 1981). À la mauvaise saison, quand les lemmings sont à l'abri sous une épaisse couche de neige (et en conséquence quand les populations de lemmings se reconstituent), les labbes ont regagné leurs quartiers d'hiver pélagiques (Cramp & Simmons 1983, Furness 1987). Ainsi, dans notre système, le labbe à longue queue se

comporte apparemment comme un prédateur généraliste (Andersson & Erlinge 1977, Hanski *et al.* 1991).

En étudiant les réponses numérique (quinze années) et fonctionnelle (cinq années) du labbe à longue queue aux variations d'abondance du lemming à collier, nous nous proposons : i) de déterminer le caractère généraliste ou spécialiste de ce prédateur ; ii) d'estimer son impact dans le processus du déclin estival observé dans la cinétique de la population de lemmings (Gilg *et al.*, soumis) ; iii) de préciser certains aspects de la prédation de cet oiseau sur les populations de lemmings.

Chapitre 2 : Matériel et méthodes

2.1. Présentation de la zone d'étude

La zone d'étude se situe sur l'île de Traill, sur la côte Nord-Est du Groenland (Fig. 1), au débouché de la vallée du Karup (72°30' N, 24°00' W) (Fig. 2). Elle couvre une superficie de 15 km² et fait partie intégrante du Parc National du Groenland du Nord-Est. Elle présente plusieurs avantages :

- visibilité permanente en été et paysages ouverts permettant une observation continue
- animaux peu craintifs
- écosystèmes simplifiés (peu d'espèces), peu ou pas perturbés
- saison de reproduction très courte

Faisant face au Kong Oscar Fjord, l'un des plus grands de la planète, la zone d'étude recèle de vastes étendues exemptes de végétation (Fig. 3) définies comme un semi-désert polaire (Bliss, 1990). Son socle géologique, constitué de dépôts superficiels quaternaires, est recouvert par endroits de basalte (Koch 1950, Koch & Haller 1971).

Le climat est caractéristique du Haut-Arctique. Les hivers sont longs et froids, la température mensuelle moyenne de septembre à mai est inférieure à 0°C. La température moyenne du mois de juillet est d'environ 5°C et les précipitations annuelles sont de l'ordre de 300 mm. La couverture neigeuse est continue plus de 260 jours par an et l'épaisseur de la couche y est de loin supérieure aux valeurs généralement relevées aux mêmes latitudes dans d'autres zones arctiques. D'après les mesures enregistrées à la station météorologique de Mesters Vig (30 km au sud de la zone d'étude), la moyenne du mois de mars est de 140 cm (Nuna-Tek, 1989) contre 40 cm à Point Barrow en Alaska (Mac Lean *et al.* 1974).

Les lichens, premiers organismes vivants à avoir colonisé la roche nue après le retrait des glaciers sont omniprésents et au nombre de plusieurs centaines d'espèces. Des descriptions détaillées de la végétation ont été réalisées par Raup (1971), Feilberg *et al.* (1984) et Fredskild (1998). Les plantes caractéristiques du site sont *Cassiope tetragona*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Dryas octopetala* et *Dryas integrifolia*, *Saxifraga oppositifolia*, *Eriophorum scheuchzeri*. Les essences ligneuses sont représentées par *Betula nana* et *Salix arctica*. La zone d'étude recèle près de 150 espèces de plantes vasculaires (Gilg *et al.* 1995), une valeur typique pour une plaine côtière de cette partie du Groenland (Raup 1965).

Les insectes sont essentiellement représentés par quelques espèces de diptères, lépidoptères et arachnides.

La communauté des vertébrés est extrêmement simplifiée. Des différentes espèces de lemmings peuplant les régions boréales et arctiques, seuls le lemming brun (*Lemmus sibiricus*) et le lemming à collier sont typiquement polaires. Sur la côte Nord-Est du Groenland, seul le second est présent (Stenseth & Ims 1993). Le lemming à collier, dont les populations sont cycliques au Groenland (De Korte & Wattel 1988, Sittler 1995, Sittler *et al.* 2000, Gilg 2002) est donc le seul rongeur présent dans la zone d'étude. En été, il sert de nourriture principale aux quatre prédateurs évoqués précédemment : le renard polaire,

l'hermine, le labbe à longue queue et la chouette harfang. En hiver, quand les lemmings sont à l'abri sous une épaisse couche de neige, seule l'hermine peut exercer une pression de prédation en prospectant systématiquement le réseau de terriers reliant les nids d'hiver (Sittler 1995). A cette période de l'année, le renard polaire devient nomade et se nourrit de proies de substitution (restes de phoques laissés par les ours par exemple) ou exploite ses caches de nourriture (Pedersen 1959, Smith 1976, Eberhardt & Hanson 1978, Anthony 1997, Anthony et al. 2000). Quant aux oiseaux, la chouette harfang migre vers le sud (Salomonsen 1969) et le labbe à longue queue rejoint ses quartiers d'hiver pélagiques (Cramp & Simmons 1983, Furness 1987). Ainsi, exceptée l'hermine, tous les prédateurs sont migrateurs ou nomades et, sur un pas de temps annuel, se comportent apparemment plutôt comme des généralistes (Andersson & Erlinge 1977, Hanski et al. 1991).

Les autres espèces de vertébrés se nourrissant occasionnellement de lemmings dans la zone d'étude sont le goéland bourgmestre (*Larus hyperboreus*), le grand corbeau (*Corvus corax*), le labbe parasite (*Stercorarius arcticus*), le faucon gerfaut (*Falco rusticolus*), le faucon pèlerin (*Falco peregrinus*) et le loup (*Canis lupus*). Les quatre premières espèces se reproduisent à proximité de la zone d'étude mais restent rares (maximum d'un couple pour le grand corbeau, le labbe parasite et le faucon gerfaut). Le goéland bourgmestre se nourrit quant à lui essentiellement d'aliments marins.

Parmi les autres vertébrés terrestres qui se reproduisent régulièrement dans la zone d'étude (ou dans les environs proches), on trouve le plongeon catmarin (*Gavia stellata*), l'oie à bec court (*Anser brachyrhynchus*), la bernache nonnette (*Branta leucopsis*), l'eider à duvet (*Somateria mollissima*), l'eider à tête grise (*Somateria spectabilis*), l'harelde boréale (*Clangula hyemalis*), le lagopède des Alpes (*Lagopus mutus*), le grand gravelot (*Charadrius hiaticula*), le bécasseau maubèche (*Calidris canutus*), le bécasseau sanderling (*Calidris alba*), le bécasseau variable (*Calidris alpina*), le tournepierre à collier (*Arenaria interpres*), la mouette de Sabine (*Larus sabini*), la sterne arctique (*Sterna paradisaea*), le traquet motteux (*Oenanthe oenanthe*), le sizerin blanchâtre (*Carduelis hornemanni*), le bruant des neiges (*Plectrophenax nivalis*), le lièvre arctique (*Lepus arcticus*), le bœuf musqué (*Ovibos moschatus*). Enfin, l'ours polaire (*Ursus maritimus*) visite occasionnellement le secteur.

2.2. Eléments de la biologie du labbe à longue queue

Des trois espèces de labbes du genre *Stercorarius*, le labbe à longue queue est le plus petit et le plus agile en vol (Cramp & Simmons 1983, Furness 1987). Dans l'Arctique, c'est le labbe le plus commun et le plus abondant. Sa distribution circumpolaire l'amène à nicher plus au nord que nul autre représentant de sa famille, jusqu'aux limites septentrionales du Canada et du Groenland (Wiley & Lee 1998). Au Groenland, il se reproduit essentiellement dans les régions du Nord et du Nord-Est (Boertmann 1994).

D'allure générale très élégante, le labbe à longue queue se distingue principalement par sa taille (48 à 53 cm de longueur dont jusqu'à 29 cm pour la queue, et 105 à 115 cm d'envergure) qui en fait l'espèce la plus petite du genre. Ses ailes sont fines et la partie arrière de son corps plutôt longue. En vol, il plane souvent et paraît très léger en vol battu, le corps se soulevant nettement au rythme des battements d'ailes. Sur les sites de nidification, il vole souvent sur place à la manière du faucon crécerelle, sûrement pour localiser quelque proie. Le vol de chasse s'exerce au ras du sol en louvoyant, un peu à la manière du hibou des marais (*Asio flammeus*). Mais il chasse aussi à l'affût depuis n'importe quel poste de guet proéminent

dans la toundra. Moins parasite que ses cousins (il s'en prend alors surtout aux sternes), il se nourrit essentiellement de lemmings et de jeunes oiseaux durant le court été arctique mais ne dédaigne pas les baies et les insectes qu'il trouve dans la végétation herbacée. Le reste de l'année, il est principalement piscivore.

A l'âge adulte, cet oiseau se distingue par ses très longues rectrices médianes qui ondulent souvent pendant le vol souple et lui confèrent une grâce certaine. L'essentiel de la mue a lieu dans les quartiers d'hiver, mais les rectrices médianes saillantes tombent souvent (ou sont abîmées) avant. Bruyant sur les sites de nidification, il est assez silencieux le reste du temps. Dans la zone arctique, il est localement commun. Nettement pélagique en dehors de la période de nidification, il hiverne dans l'Atlantique Sud (et peut-être l'Océan Indien). En dehors de la race type, on rencontre au Groenland et en Amérique du Nord la race *pallascens* : l'adulte a le dessous plus blanc que celui de la race type, le blanc s'étendant jusqu'au bas-ventre.

Les labbes à longue queue arrivent sur leurs lieux de nidification fin mai-début juin ; à cette période, les densités de couples territoriaux sont quasi identiques chaque année, indépendamment de l'abondance des lemmings. Ceci traduit une certaine fidélité des individus à leurs sites de reproduction. En fonction des densités de lemmings, seuls certains couples entameront une nidification. Durant cette phase de leur cycle biologique, les oiseaux sont généralement très agressifs envers tout intrus pénétrant dans leur territoire et n'hésitent pas à user de coups de pattes et de becs pour parvenir à leurs fins. Le succès de la reproduction (jamais plus de deux jeunes par couple) est dépendant de l'abondance des lemmings. Lors des années pauvres en lemmings, les labbes ne se reproduisent pas. Ils se rassemblent alors en groupes plus ou moins importants et quittent les zones de nidification dès le mois de juillet. Les labbes ne sont aptes à se reproduire qu'à l'âge de deux ans. Ainsi, l'année suivant celle de leur naissance (généralement une année sans lemming), les jeunes labbes ne rejoignent pas l'Arctique. Ceci est une des stratégies adaptatives de l'espèce en vue d'optimiser sa reproduction et d'assurer l'avenir de l'espèce.

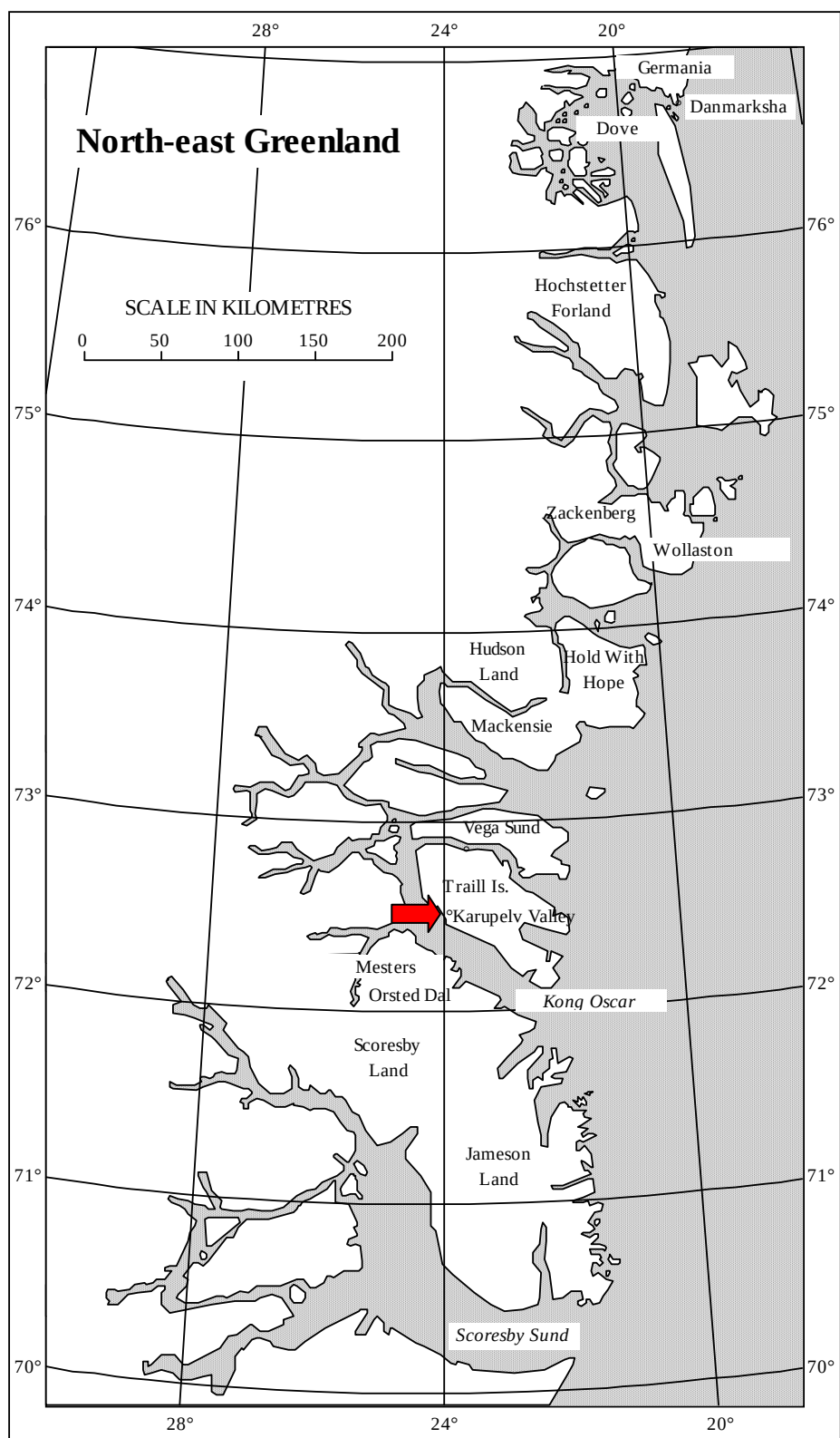


Fig. 1 : localisation générale de la zone d'étude



Fig. 2 : localisation de l'île de Traill au Groenland (fenêtre) et carte de la zone d'étude. La ligne jaune en pointillés délimite la zone de 15 km² utilisée pour la présente étude ; la ligne rouge pleine délimite la vallée du Karup. L'échelle est au 1/400000.



AH/GREA

Fig.3 : aperçu de la zone d'étude, avec parties exemptes de végétation

2.3. Densités de population de lemmings

2.3.1. Piégeage

De 1998 à 2002, les variations d'abondance des lemmings à collier ont été estimées à partir d'un dispositif de piégeage non létal (mis en place en juin, juillet et août, ainsi que début septembre en 1998). Des pièges grillagés Ugglan (GRAHNAB, Suède) recouverts d'un toit en aluminium (Fig. 4) sont disposés à l'entrée de terriers dans trois zones, caractéristiques des principaux habitats utilisés par les lemmings: les terrasses sablonneuses, les landes à *Cassiope tetragona* et les pentes sèche à végétation mixte. Les trois zones de piégeage sont respectivement distantes de 0.9, 1.7 et 2.0 km et couvrent des superficies de 0.31, 0.45 et 0.82 ha. Elles comportaient chacune entre 110 et 125 terriers « utilisables » par les lemmings (profonds de plus de 10 cm). Les terriers ont été cartographiés précisément et piégés exhaustivement deux fois par mois en 1998 et 1999 et une fois par mois en 2000, 2001 et 2002. Tous les terriers d'une même zone sont piégés simultanément. Dans certains cas, et afin de prévenir toute tentative de fuite d'un animal, les pièges ont été ajustés précisément aux entrées des terriers au moyen de tunnels en plastique de 10 cm de long. Le nombre de terriers piégés a varié de 345 en 1998 (année de pic) à 1800 en 2000 (année creuse) afin d'accroître la probabilité de capture. La première session de piégeage en 1998 a duré 24 heures. Aucun lemming supplémentaire n'ayant été capturé après 16 heures et 98% des animaux capturés ($n = 56$) l'ayant été après 12 heures, les sessions suivantes n'ont duré que 16 heures. Cette méthode de piégeage peut être considérée comme exhaustive puisque les trois conditions suivantes étaient remplies : (1) tous les abris potentiels existants sont piégés (les seuls abris disponibles dans les zones de piégeage sont les terriers) ; (2) les lemmings ne peuvent gagner ou quitter ces abris sans entrer dans un piège et (3) la session de piégeage est suffisamment longue pour enregistrer tous les animaux.



AH/GREA

Fig. 4 : pièges Ugglan sur le terrain

Les pièges ont été contrôlés toutes les deux à trois heures, en fonction des conditions météorologiques. Tous les individus capturés ont été sexés, pesés au gramme près à l'aide d'un peson PESOLA et marqués à l'acide picrique. Les lemmings capturés ont été répartis en deux catégories en fonction de leurs poids : jeunes (≤ 35 g) et adultes (> 35 g) (Reid *et al.* 1997). Parmi les adultes, nous avons identifié les individus ayant survécu plus d'un hiver (overwintered lemmings) d'après leur pelage caractéristique.

La préférence pour certains habitats est bien connue chez le lemming à collier en été (Fuller *et al.* 1975, Rodgers & Lewis 1986, Pitelka & Batzli 1993, Predavec & Krebs 2000, Schmidt 2000) et la densité de terriers est considérée comme un bon indicateur de la qualité de l'habitat chez cette espèce (Fuller *et al.* 1975, Fuller *et al.* 1977, Danilov 1995, Predavec & Krebs 2000). De ce fait, la densité de lemmings D a été calculée en tenant compte de la densité de terriers (T_i) sur chaque zone ($n = i$) et en la comparant à la densité moyenne de terriers (T) le long d'un parcours-témoin de 31,2 kilomètres de long sur deux mètres de large traversant uniformément la zone d'étude et incluant tous les sites de piégeage.

$$D = \frac{\sum \left(\frac{D_i}{T/T_i} \right)}{ni} \quad \text{équ. (1a)}$$

où D_i est le nombre d'animaux capturés sur la zone i et ni le nombre de zones piégées

La méthode de piégeage utilisée permet de s'affranchir des limites inhérentes aux modèles statistiques traditionnels (densité-dépendance, variation de la taille des domaines vitaux, variabilité de la probabilité de capture, petits échantillons, etc.) et particulièrement importantes dans le cas du lemming à collier (Brooks & Banks 1971, Carothers 1973, Rosenberg *et al.* 1995). La correction utilisant T / T_i au lieu de la taille de zone piégée permet de compenser l'effet de l'hétérogénéité de la qualité de l'habitat. Sans cette correction, les estimations de densités seraient biaisées par la qualité de l'habitat des zones de piégeage, et les différences de densité entre les habitats optimaux et les habitats défavorables adjacents piégés simultanément seraient totalement disproportionnées. Afin de tester la pertinence de cette correction, toutes les zones de piégeages ont été piégées simultanément lors d'une session (21 juillet 1999). Le nombre de lemmings capturés à cette date sur chaque zone (N_i) était mieux corrélé avec le nombre de terriers T_i ($R^2 = 0,55$; $P = 0,08$) qu'avec la taille des zones de piégeage S_i ($R^2 = 0,04$; $P = 0,70$).

2.3.2. Nids d'hiver

Les variations annuelles d'abondance de lemmings ont été également estimées par le recensement des nids d'hiver (petites boules d'herbes et de carex, visibles après la fonte des neiges, Fig. 5). Cette opération est effectuée chaque année depuis 1988 sur l'ensemble de la zone d'étude (Sittler 1995, Sittler *et al.* 2000).

Afin d'estimer la densité de lemmings à la fonte des neiges pendant la période 1988-1997, nous avons calculé la meilleure régression entre les comptages des nids d'hiver et les densités printanières (premières sessions de piégeage après la fonte des neiges) pour les cinq sessions pour lesquelles les deux jeux de données étaient disponibles (1998-2002). Le meilleur résultat ($r^2 = 0,99$; $P < 0,01$) a été trouvé pour une régression logarithmique prédisant D' (densité printanière en ind./ha) comme une fonction de la densité de nids d'hiver x (en nids/ha) suivant l'équation:

$$\ln(D') = 1,35 \ln(x) + 1,15 \quad \text{équ. (1b)}$$

Cette fonction a été utilisée pour calculer la réponse numérique des labbes à longue queue sur la période 1988-2002.



AH/GREA

Fig. 5 : nid d'hiver de lemming à collier

2.4. Densités de population, activité de reproduction et écologie de la prédation du labbe à longue queue

2.4.1. Densités de population

Les couples territoriaux (1998 à 2000) et les couples nicheurs (1988 à 2002) de labbes à longue queue ont été recensés au cours des mois de juin et juillet en parcourant régulièrement la zone d'étude à ski ou à pied. Les couples défendant un territoire (et à plus forte raison un nid) sont très bruyants et agressifs envers tout intrus. Comme la plupart des

labbes, ils n'hésitent pas à attaquer ceux qui pénètrent les limites de leur domaine (Furness 1987, Cramp & Simmons 1983).

2.4.2. Activité de reproduction

La taille des pontes et le succès de reproduction des labbes ont été déterminés depuis 1988 (Sittler, *com. pers.*, pour les données de 1988 à 1997).

2.4.3. Efficacité de chasse

Lors des suivis permanents des labbes (voir 4.2.), nous avons comptabilisé toutes les tentatives de captures de lemmings, en notant pour chacune d'elles son issue (réussie ou échouée). Ainsi, il nous a été possible de calculer le taux d'efficacité de chasse des labbes en rapportant le nombre de captures réussies au nombre total de tentatives de captures. Le test du χ^2 a servi pour tester les différences annuelles.

2.4.4. Rythme d'activité

Durant les suivis permanents, nous avons systématiquement noté l'heure des captures de lemmings et des attaques manquées. Le test du χ^2 a été utilisé pour comparer les tranches horaires entre elles (toutes années confondues) afin de mettre en évidence une éventuelle préférence horaire du prédateur en matière d'activité de chasse. L'analyse a porté sur des tranches de trois heures et de six heures.

2.4.5. Régime alimentaire

Les variations du régime alimentaire du labbe à longue queue ont été étudiées de 1998 à 2000 ainsi qu'en 2002 à partir de pelotes de régurgitation collectées chaque année (principalement sur les petites buttes ou élévations de terrain servant de perchoirs aux oiseaux, Figs 6a et 6b). Les pelotes récentes (celles de l'année) ont été différenciées des pelotes anciennes en examinant leur état de fraîcheur (luisantes ou ternes) et la présence de mousses ou de champignons à leur surface. En 2000 et 2002, en raison du faible nombre de pelotes collectées, des crottes ont également été récoltées et analysées en complément des pelotes de régurgitation.

Les pelotes ont été disséquées à la main et analysées individuellement. L'identification des proies a été effectuée à l'aide d'une loupe binoculaire (grossissement 20X) et à partir de collections de référence en ce qui concerne les oiseaux, les insectes et les baies. Les restes osseux des petits rongeurs ne posent pas de problème d'identification puisque le lemming à collier est le seul rongeur présent dans la région d'étude. Le dénombrement des lemmings a été réalisé en considérant que le nombre minimum d'individus ingérés était égal au nombre de paires de mandibules plus le nombre maximum de mandibules non appariées (gauche ou droite). Cette méthode peut être biaisée par la disparition de quelques mandibules sous l'effet d'une digestion totale. Cependant, Gosczyński (1977) a montré que seulement 4% des mandibules de microtidés ingérées par les rapaces nocturnes disparaissent pour la classe des individus pesant de 10 à 15 g et aucune pour la classe des individus pesant plus de 15 g.

Sachant que les lemmings à collier pesant 15 g ou moins sont très petits (aveugles et partiellement nus) et ne quittent pas leur terrier, ils ne peuvent pas être capturés par des prédateurs aviens. Ainsi, nous pouvons affirmer que la quasi-totalité des mandibules ingérées par les labbes à longue queue dans notre zone d'étude ont été retrouvées dans leurs pelotes de régurgitation.



AH/GREA



AH/GREA

Figs 6a et 6b : perchoirs utilisés par les labbes à longue queue

Les articles mandibulaires (becs) et locomoteurs (tarses) ainsi que la présence de plumes ou de coquilles d'œufs dans les pelotes ont permis d'identifier et de recenser les oiseaux ingérés. Les poissons ont été dénombrés à l'aide des oolithes retrouvés dans les pelotes. Seuls les insectes à l'état de larve ont été dénombrés. Les parties chitineuses contenues dans les pelotes et les crottes ont été utilisées pour déterminer les fréquences d'occurrence. Les baies ont été dénombrées en tant que telles (sans distinction d'espèce) dans les pelotes ou sous forme de graines. Dans ce dernier cas, un échantillon de 30 baies de références récoltées sur le terrain (15 *Empetrum hermaphroditum* et 15 *Vaccinium uliginosum*, principales espèces consommées par les labbes d'après nos observations) a servi pour calculer un nombre moyen de graines par baie ($\bar{x} = 7,93 \pm 0,26$). Le nombre de baies ingérées est obtenu en rapportant le nombre total de graines trouvées dans les pelotes au nombre moyen de graines par baie de l'échantillon de référence.

En raison des différences de taille, de poids et de digestibilité entre les différents aliments consommés, il a aussi été procédé à une analyse du régime alimentaire en fréquence d'occurrence et en biomasse afin d'illustrer plus fidèlement le contenu des pelotes de régurgitation et la part respective de chaque taxon dans le régime alimentaire du labbe à longue queue. La fréquence d'occurrence est basée sur la proportion d'échantillons contenant un certain type de nourriture. La biomasse correspond au produit de l'abondance par le poids moyen de chaque taxon. Le poids moyen des lemmings ingérés a été calculé à partir de la mesure de la longueur des mandibules inférieures retrouvées dans les pelotes de régurgitation, en utilisant une équation prédictive résultant de l'application d'une régression linéaire logarithmique (voir 2.4.6.1.). Les poids moyens utilisés pour les oiseaux (37 g), les poissons (13 g), les insectes (2 g) et les baies (4 g) sont ceux de De Korte & Wattel (1988).

En ce qui concerne les crottes collectées en 2000 et 2002, nous avons calculé les fréquences volumiques de chaque type de proie en affectant à chaque taxon un score traduisant sa part respective dans chaque crotte (chaque crotte comptant pour 1 et tous les taxons étant équivalents).

Les différences annuelles de distribution des lemmings par rapport aux autres taxons ont été testées au moyen du test du χ^2 .

2.4.6. Estimation du poids et détermination du sexe des lemmings (pour l'évaluation de la prédation sélective)

2.4.6.1. Poids des lemmings

Afin d'estimer le poids des lemmings consommés par les labbes, nous nous sommes inspirés des travaux de Dickman *et al.* (1991). Cinquante trois lemmings de référence ont été pesés (précision de 1 g) et la longueur (sans les incisives) de leurs mandibules inférieures a été mesurée (précision de 0,01 mm) à l'aide d'un pied à coulisse (une par lemming). Ces lemmings étaient essentiellement soit des individus fraîchement tués par les chouettes harfangs et déposés aux nids, soit des individus fraîchement tués par les labbes à longue queue et laissés sur place sans les consommer (surplus-killing), soit enfin des individus suivis par radio-pistage et retrouvés morts dans des pelotes de régurgitation de chouette harfang ou enfouis dans des caches de renard polaire. Une régression linéaire logarithmique a ensuite été

appliquée ($r^2 = 0,91$; $P < 0,001$). Celle-ci prédit y (longueur de la mandibule inférieure en mm) comme une fonction du poids x du lemming (en g) suivant l'équation :

$$y = 5,04 + 3,86 \ln x \quad \text{équ. (2)}$$

Cette équation permet de convertir les longueurs des mandibules inférieures en poids (Fig. 7).

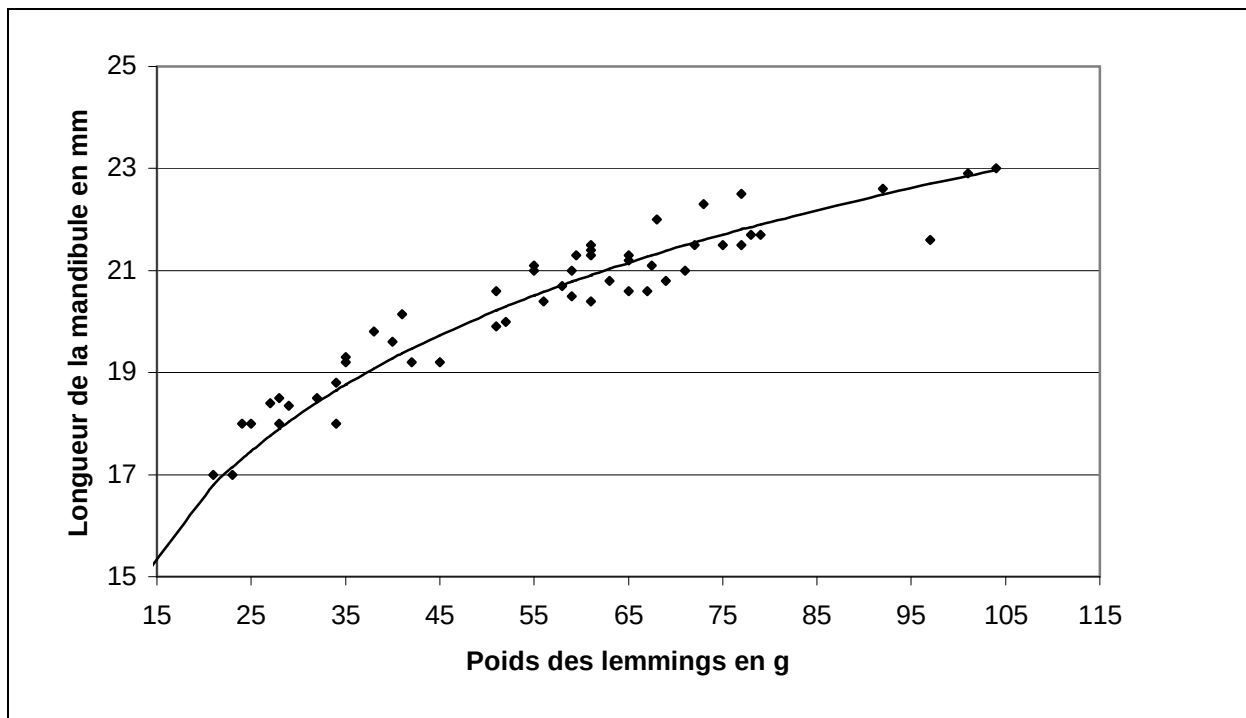


Fig. 7 : correspondance poids/longueur des mandibules chez le lemming à collier

Les valeurs pondérales des lemmings tués par les labbes ont été ensuite séparées en deux catégories afin d'identifier les individus jeunes (< 35 g) des individus adultes (> 35 g) (Reid *et al.* 1997). Parmi les adultes, nous avons fait apparaître ceux qui pesaient plus de 60 g, qui correspondent généralement à des individus ayant survécu l'hiver (over-wintered lemmings).

L'analyse des résultats concernant la taille des lemmings tués par les labbes porte sur les longueurs des mandibules inférieures car les données récoltées correspondent à des valeurs directement observées (mesures) contrairement aux valeurs des poids issues de conversions mathématiques. Le test z de la différence significative minimale a été appliqué afin de comparer les données provenant des pelotes de réjection avec celles provenant des piégeages. Il a également servi à tester les différences annuelles.

2.4.6.2. Sexe-ratio

Le sexe-ratio des lemmings ingérés par les labbes a été estimé à partir des os pelviens trouvés dans les pelotes de réjection ; la différenciation entre mâles et femelles s'effectue en mesurant la longueur de l'ischium ainsi que la longueur et la largeur du pubis (Dunmire 1955, Dickman *et al.* 1991) au moyen d'un pied à coulisse (précision de 0,01 mm). Le test du χ^2 et le test z de la différence significative minimale ont servi pour tester les différences annuelles.

2.5. Réponses numérique et fonctionnelle du labbe à longue queue

2.5.1. Réponse numérique

La réponse numérique du labbe à longue queue présentée dans cette étude est basée sur des données collectées entre 1988 et 2002 (Sittler, *com. pers.*, pour les données de 1988 à 1997). Les couples nicheurs de labbes et la taille des pontes ont été documentés chaque année mais le nombre de couples territoriaux n'a été précisément cartographié que de 1998 à 2000, lorsque nous arrivions sur la zone d'étude au début du mois de juin. Ces observations sont importantes car lors des années de faible densité de lemmings, les labbes abandonnent leur territoire rapidement après leur arrivée sur les zones de reproduction (début juin) pour devenir erratiques. Ils restent alors dans les environs, soit en couples, soit en groupes de taille variable (De Korte 1984) et maintiennent néanmoins une pression de prédation active sur les lemmings. La réponse numérique des labbes adultes et l'issue de la reproduction (nombre d'œufs et/ou de jeunes) sont présentées séparément. Les densités de lemmings utilisées ont été obtenues par piégeage (1998-2002) et par le recensement des nids d'hiver à partir desquels ont été calculées des densités printanières estimées (1988-1997).

Les réponses numériques des prédateurs de petits rongeurs sont généralement représentées par des fonctions linéaires, logarithmiques ou curvilinéaires (Korpimäki & Norrdahl 1991, Jedrzejewski *et al.* 1996, Krebs *et al.* 2001). Comme la densité des labbes nicheurs est limitée par leur comportement territorial lors de fortes densités de lemmings (capacité d'accueil intrinsèque), et leur succès de reproduction par un nombre maximal d'œufs par ponte (Andersson 1976b, 1981), l'expression et la représentation des données au moyen d'équations logistiques semble plus significative du point de vue biologique et plus pratique à être paramétrée. Ainsi, en accord avec les travaux de Hanski *et al.* (1991), les réponses numériques des labbes à longue queue ont été exprimées par les fonctions sigmoïdes suivantes :

Réponse numérique des adultes :

$$G' = c' \cdot D'^2 / (N'^2 + D'^2) \quad \text{équ. (3a)}$$

Succès de reproduction :

$$G'' = c'' \cdot D'^2 / (N''^2 + D'^2) \quad \text{équ. (3b)}$$

où c' = densité asymptotique des adultes, c'' = succès de reproduction asymptotique (multiplication de c' par la taille maximale des pontes), N' et N'' = densités de lemmings aux points d'inflexion de chaque courbe (fonction passant d'une densité-dépendance positive à une densité-dépendance négative), et D' = densité printanière de lemmings à la fonte des neiges (équ. [1b]).

Nous présentons ici deux réponses numériques distinctes (adultes et jeunes) car, compte tenu de la durée de l'été, la réponse globale des labbes concerne soit uniquement les adultes (avant l'éclosion des pontes), soit les adultes et les jeunes ensemble. De ce fait, nous avons besoin de connaître les deux réponses séparément.

2.5.2. Réponse fonctionnelle

La réponse fonctionnelle du labbe à longue queue est obtenue en reportant graphiquement le taux de consommation journalier par rapport à la densité de lemmings (équ. [1a]) à la même période (Solomon 1949, Holling 1959, Korpimäki & Norrdahl 1991, Krebs *et al.* 2001). Chez les vertébrés terrestres, on distingue généralement une réponse fonctionnelle de type II (caractéristique d'un prédateur spécialiste) d'une réponse fonctionnelle de type III (caractéristique d'un prédateur généraliste) (Holling 1959, Begon *et al.* 1996).

Le moyen le plus simple pour calculer le taux de consommation journalier d'un oiseau de proie est de multiplier le nombre moyen de lemmings trouvés par pelote de réjection par le taux de régurgitation journalier (Reid *et al.* 1997, Wilson 1999). Cependant, nous avons utilisé une méthode alternative basée sur le suivi direct des oiseaux sur le terrain car, d'une part, aucune donnée n'est disponible sur le taux de régurgitation du labbe à longue queue et, d'autre part, la plupart des études sur le sujet (Chitty 1938, Duke *et al.* 1975, Simmons *et al.* 1991) ont montré que ces taux varient selon l'espèce étudiée, l'âge, l'activité des individus, la durée du jour ou encore le régime alimentaire du prédateur (Boxall & Lein 1983).

Le suivi a concerné trois couples de labbes en 1998 et 1999 et un seul couple en 2002 (aucun couple nicheur en 2000 et 2001). L'observation des oiseaux a été effectuée au moyen d'une longue-vue terrestre (grossissement 20 à 40 X) depuis des affûts situés sur des points culminants permettant de surveiller l'ensemble du territoire des couples suivis. Chaque séance d'observation durait au minimum trois heures, et était planifiée de manière à couvrir toutes les tranches horaires d'un cycle journalier, ceci afin de s'affranchir du biais induit par l'influence des variations circadiennes sur l'activité des oiseaux.

Le suivi concernait toujours les deux adultes mais durant l'incubation, seulement l'un d'entre eux était en action de chasse. Des séances d'observation additionnelles ont été effectuées en 2000 et 2002 pour les labbes non nicheurs par un suivi aléatoire dans la zone d'étude à heures et de durées variables. Au cours de ces sorties, toute observation d'un ou plusieurs labbes a été systématiquement enregistrée et chronométrée.

Finalement, le taux de consommation journalier (Daily Consumption Rate) est calculé comme suit :

$$DCR_1 = \sum n \cdot \frac{24}{\sum (P \cdot h)} \quad \text{équ. (4)}$$

où n est le nombre de lemmings tués pendant une séance d'observation de h heures, et P le nombre de labbes suivis durant cette séance. L'équation (4) a été utilisée pour calculer le taux de consommation journalier des labbes à longue queue avant l'éclosion des œufs ($P = 2$) et pour les individus non nicheurs en 2000 et 2002.

Après l'éclosion, le nombre de lemmings capturés par les oiseaux adultes augmente de façon constante de manière à satisfaire les besoins alimentaires croissants des jeunes ; l'équation (4) ne peut alors plus être utilisée telle quelle. Afin de déterminer le taux de consommation journalier adapté, nous nous sommes d'abord inspirés des travaux de De Korte (1986) sur la croissance des jeunes labbes à longue queue. Ainsi, l'augmentation du poids des jeunes labbes peut être décrit par l'équation logistique suivante :

$$W_t = \frac{A}{1 + e^{-k(t-t_i)}} \quad \text{équ. (5a)}$$

où A = poids asymptotique (ou adulte), k = constante de croissance, et t_i = âge (en jours) auquel le point d'inflexion de la courbe (c.-à-d. $A/2$) est atteint.

Nous avons utilisé la méthode graphique de Ricklefs (1967) pour adapter les équations logistiques en courbes de croissances.

Des travaux effectués sur la chouette harfang ont montré que parallèlement à leur croissance suivant l'équation (5a), les besoins alimentaires journaliers des jeunes chouettes (X_t) suivent une courbe similaire mais plus pentue (Busse & Busse 1976). En se référant à ces travaux, nous pouvons exprimer les besoins journaliers des jeunes labbes par une variante de l'équation (5a), où A' = taux de nourriture asymptotique (c.-à-d. les besoins en nourriture pour un oiseau adulte) :

$$X_t = \frac{A'}{1 + e^{-2k\left(t - \frac{t_i}{2}\right)}} \quad \text{équ. (5b)}$$

La courbe de croissance des labbes à longue queue présente une forme similaire à celle des chouettes malgré une période émancipatrice d'environ 25 jours (Maher 1970a, Andersson 1976, Cramp & Simmons 1983, De Korte 1986). De plus, des valeurs spécifiques pour k et t_i ont déjà été publiées pour la région du Nord-Est du Groenland (De Korte 1986). Aussi, l'équation (5b) a été utilisée pour les labbes en considérant que d'un point de vue trophique, chaque juvénile âgé de t jours comptait comme une partie (X_t / A') ou $(1 / [1 + e^{-2k(t - 0.5 t_i)}])$ d'un adulte « fonctionnel ». Ainsi, le taux de consommation journalier issu du suivi des couples de labbes nicheurs après l'éclosion des œufs a été calculé selon la formule ci-dessous :

$$DCR_2 = \sum n \cdot \frac{24}{\sum \left(\left(2 + \sum \frac{X_t}{A'} \right) \cdot h \right)} \quad \text{équ. (6)}$$

Dans cette variante de l'équation (4), P est remplacé par 2 (pour les deux adultes) + $\sum (X_t/A')$ qui convertit les jeunes en équivalents-adultes. Précisons que (X_t/A') est calculé séparément pour chaque jeune depuis l'éclosion et donc t est différent pour chacun d'entre eux (asynchronisme).

Afin de distinguer les réponses fonctionnelles de type II et de type III, nous avons tout d'abord reporté graphiquement le taux de consommation (DCR / N) par rapport à la densité de lemmings (N). Quel que soit le niveau d'abondance de la proie, une pente positive indique une prédation positivement densité-dépendante (type III), alors qu'une pente négative indique une réponse fonctionnelle de type II (Trexler *et al.* 1988). La représentation des données a ensuite été réalisée au moyen des fonctions classiques utilisées pour modéliser les relations prédateurs-proies (Holling 1965, May 1973, May 1981) et la dynamique des petits rongeurs (Hanski *et al.* 1991, Hanski & Korpimäki 1995, Hanski *et al.* 2001) :

Type II : $DCR = c \cdot N / (D + N)$ équ. (7a)

Type III : $DCR = c \cdot N^2 / (D^2 + N^2)$ équ. (7b)

où c = taux de consommation maximal par individu, N = densité de lemmings par hectare et D = constante de demi-saturation de la prédation. La densité de lemmings (N) utilisée pour reporter une estimation du taux de consommation journalier a été calculée en considérant un changement linéaire de celle-ci entre les deux sessions de piégeage les plus proches. Le taux maximal de consommation (c) par individu a été déterminé d'après la littérature ou grâce à nos propres données et la constante de demi-saturation (D) de la prédation par une approche itérative.

2.5.3. Réponse globale

La réponse globale du labbe à longue queue correspond au nombre total de lemmings qu'il capture par jour en fonction de la densité de lemmings. On peut l'obtenir en multipliant la réponse fonctionnelle du prédateur (DCR) par sa réponse numérique (G), les deux réponses étant reportées graphiquement sur le même axe (N) (Erlinge *et al.* 1983, Jedrzejewski *et al.* 1996, Krebs *et al.* 2001). Dans notre cas, les réponses fonctionnelles DCR (plusieurs estimations par an) sont calculées en fonction de N alors que les réponses numériques G' et G'' (une estimation annuelle) sont déterminées en fonction de la densité printanière de lemmings N' à la fonte des neiges (quand les labbes commencent à nicher). De ce fait, nous pouvons uniquement calculer la réponse globale des labbes à longue queue à la fonte des neiges (quand $N = N'$) ou pour les périodes pour lesquelles nous disposons de données pour N et N' (étés 1998 à 2002). La réponse numérique des jeunes labbes G'' a été pondérée pour chaque jour de la période considérée en la multipliant par (X_t / A') (voir équ. [5b]) avec t étant le nombre de jours écoulés depuis la date médiane d'éclosion documentée pour chaque année.

Chapitre 3 : Résultats

3.1. Dynamique des populations de lemmings

3.1.1. Piégeage

Un total de 955 terriers a été dénombré le long du parcours-témoin (31,2 km x 2 m). La densité de terriers a varié de 0 à 843 terriers/ha (moyenne 153 ± 216) sur les différentes sections du parcours (une section pour chaque nouveau type de végétation rencontré, $n=51$), indiquant un fort degré d'hétérogénéité au niveau de l'habitat (Fig. 8). Les zones de piégeages reflètent bien cette hétérogénéité puisque les densités de terriers observées y sont de 13, 45, 151, 242, 361 et 423 terriers/ha.

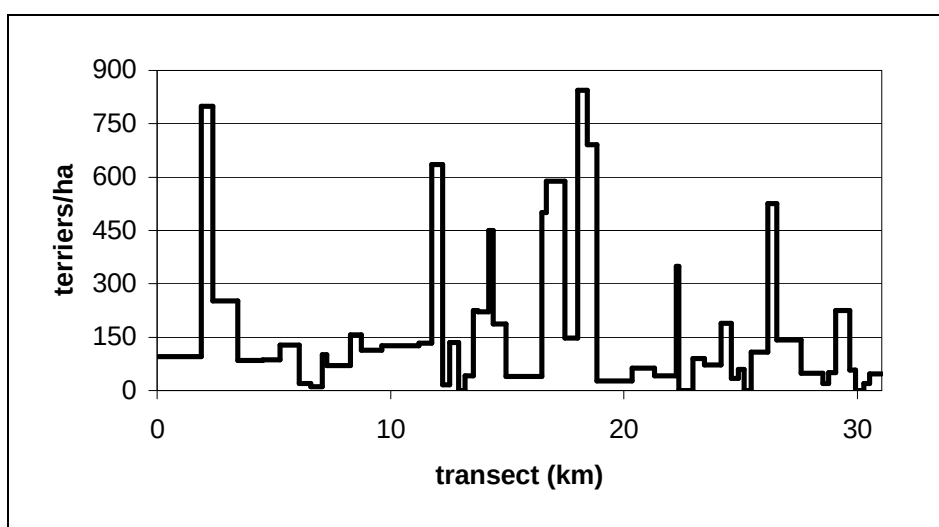


Fig. 8 : hétérogénéité de l'habitat du lemming à collier le long du parcours-témoin (chaque palier représente un nouveau type de végétation rencontré)

La densité moyenne de lemmings (**D**) sur la période 1998-2002, estimée à partir des opérations de piégeage, a varié de 0 (valeur corrigée à 0,01 afin de permettre les transformations logarithmiques et certaines analyses statistiques) à 24,8 individus/ha (Fig. 9). Cependant, la densité maximale mesurée en juin 1998 est probablement surestimée car à cette période (fonte des neiges), les lemmings se seraient probablement rassemblés dans les zones de piégeage où la neige avait déjà fondu. La densité maximale était probablement de l'ordre de 10 à 15 ind./ha, valeur obtenue lors de la deuxième session de piégeage de la même année (pour plus de détails, voir Gilg 2002). Ainsi, dans notre zone d'étude, l'amplitude du cycle des lemmings est supérieure à 100X. Après l'année de « pic » en 1998, la densité a décliné en 1999 (année « intermédiaire ») et s'est maintenue à un niveau très bas les trois étés suivants (années de « creux »). Elle a systématiquement diminué en été et augmenté l'hiver suivant, avec une exception durant l'hiver 1999/2000 (Fig. 9).

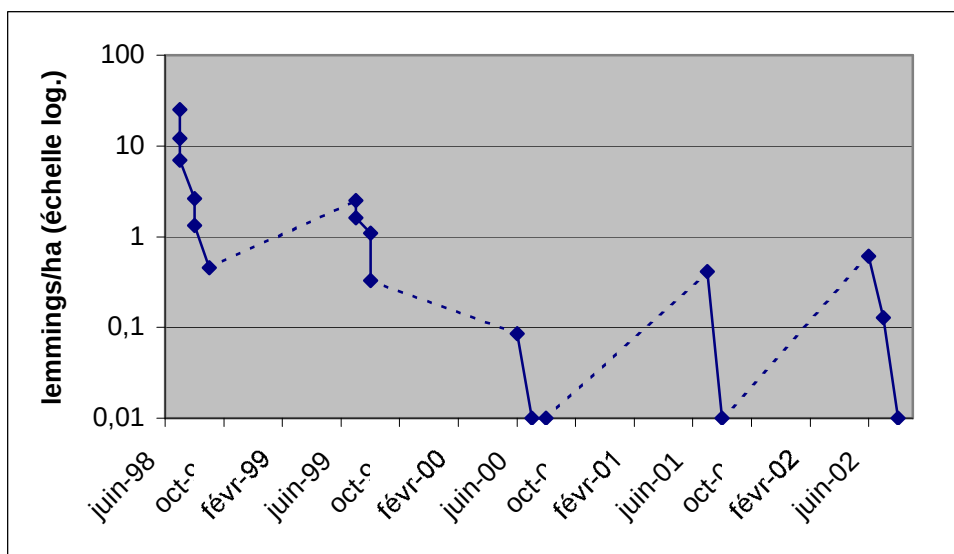


Fig. 9 : densités moyennes de lemmings (1998-2002)

3.1.2. Poids des individus capturés et structure en âges

Un seul lemming ayant été capturé en 2000, 2001 et 2002, les résultats présentés se limitent aux années 1998 et 1999. Les lemmings capturés et re-capturés en 1998 ($n = 107$) pesaient de 24 à 83 g (moyenne $43,43 \pm 12,04$) et ceux de 1999 ($n = 59$) pesaient de 27 à 57 g (moyenne $41,02 \pm 8,91$). Pour chacune des années, les poids moyens de juillet étaient inférieurs à ceux d'août (Fig. 10). Ces différences sont significatives en 1998 en considérant l'ensemble des individus ($t = 2,05$; $P = 0,04$) et en 1999 pour les individus adultes ($t = 1,84$; $P = 0,07$). Les animaux capturés en août 1998 (tous âges confondus) étaient significativement plus lourds que ceux capturés au même mois en 1999 ($t = 1,99$; $P = 0,05$).

La structure des poids de la population était du même ordre à la fonte des neiges (premier piégeage) avec respectivement 43 et 33% de jeunes individus (≤ 35 g) en 1998 et 1999. Cependant, alors que ces petits lemmings avaient totalement disparu en août 1998, ils étaient présents durant tout l'été en 1999 (32% en juillet et 25% en août). Les données de capture/re-capture montrent que sur les individus re-capturés en août, 33% (1998) et 36% (1999) avaient été capturés comme juvéniles en juillet. Ceci indique qu'en dépit d'une différence dans la distribution des poids, la structure en âges de la population était similaire au cours des deux années. Les individus ayant survécu l'hiver (pelage typique présentant des poils blancs) représentaient 9% de la population à la fonte des neiges en 1998 et pesaient systématiquement plus de 60 g. En 1999, aucun lemming pesant plus de 60 g n'a été capturé mais au moins un individu sur les 18 capturés à la fonte des neiges présentait un pelage caractéristique.

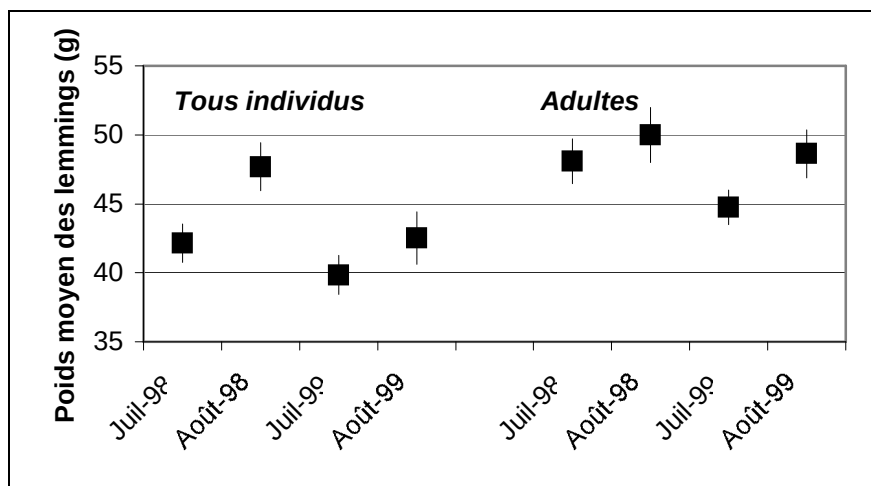


Fig. 10 : poids moyen des lemmings capturés (1998-1999)

3.1.3. Sexe-ratio

100 lemmings ont été sexés en 1998 et 1999. Sur ces 100 individus, 47 étaient des mâles. Les femelles étaient légèrement plus nombreuses que les mâles, tant en 1998 qu'en 1999, mais aucune différence significative n'a été mise en évidence dans les deux cas (Tab. I).

Tab. I : sexe-ratio des lemmings capturés dans les pièges (1998-1999)

	$N \text{ ♂ } (\%)$	$N \text{ ♀ } (\%)$	χ^2	P	z	$P \text{ (bilatéral)}$
<i>Pièges 1998</i>	40 (49,4)	41 (50,6)	0,00	1,000	0,108	0,457
<i>Pièges 1999</i>	7 (36,8)	12 (63,2)	0,84	0,359	1,113	0,133

3.1.4. Dénombrement des nids d'hiver

3521 nids d'hiver ont été recensés sur l'ensemble de la zone d'étude en 1998, 1599 en 1999, 111 en 2000, 299 en 2001 et 500 en 2002. Ces recensements illustrent nettement les trois phases caractéristiques d'un cycle de fluctuation d'une population de lemmings à collier (année de pic en 1998, année intermédiaire avec poursuite du déclin en 1999 et années de creux les trois étés suivants). En utilisant les données récoltées sur le site depuis 1988 (Sittler *et al.* 2000), nous pouvons documenter trois cycles de fluctuation successifs (Fig. 11).

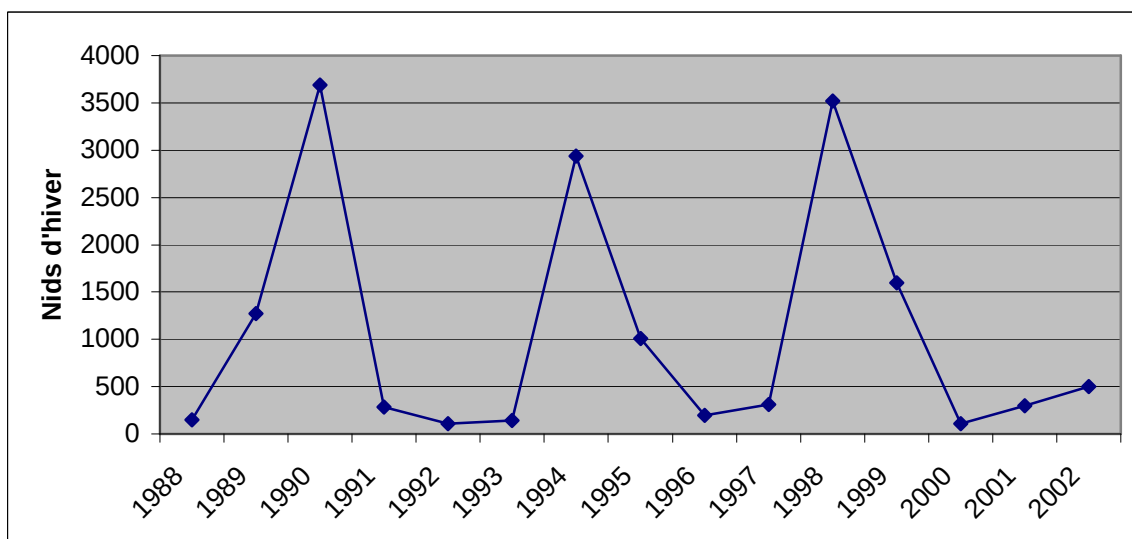


Fig. 11 : variations du nombre de nids d'hiver de lemmings (1988-2002)

3.1.5. Densités printanières

Les densités printanières de lemmings calculées pour la période 1998-2002 à partir de l'équation (1b) ne montrent pas les variations saisonnières de la dynamique des populations de lemmings mais elles mettent en relief la périodicité du cycle dans notre zone d'étude. Celle-ci est de quatre ans, et chaque année de pic (7,8-11,5 ind./ha) est suivie ou précédée par une année intermédiaire (1,8-2,5 ind./ha), et séparée d'une autre année de pic par au moins deux années de creux (< 1 ind./ha) (Fig. 12 et Tab. II).

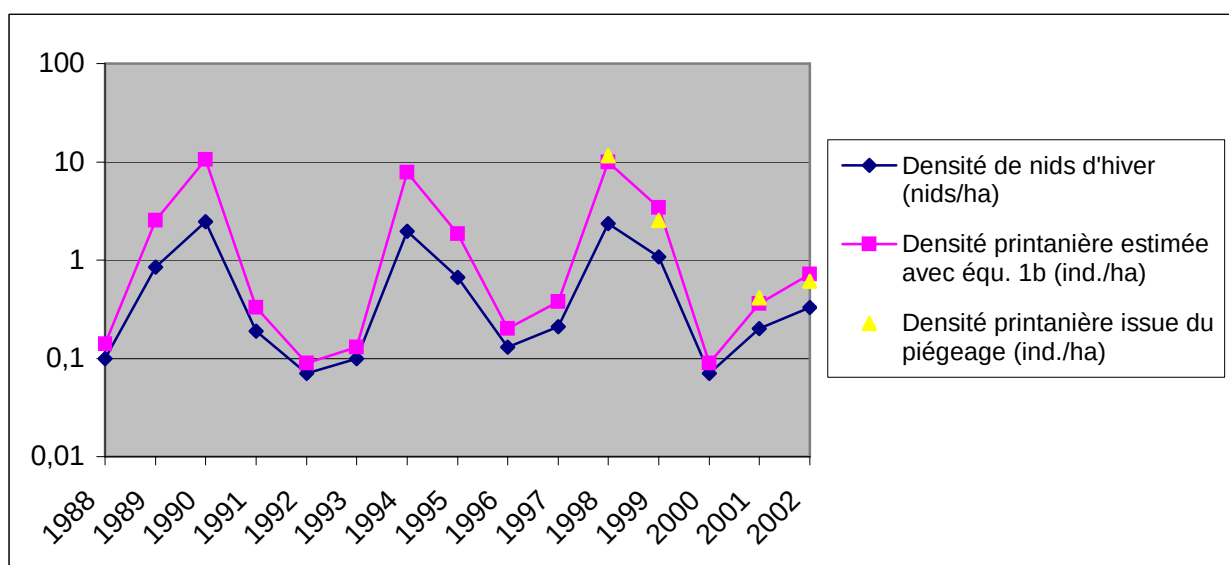


Fig. 12 : densités de nids d'hiver et densités printanières de lemmings (1988-2002)

Tab. II : densités de nids d'hiver et densités printanières de lemmings

<i>Années</i>	<i>Densité nids d'hiver (nids/ha)</i>	<i>Densité printanière estimée avec équation 1b (ind./ha)</i>	<i>Densité printanière issue du piégeage (ind./ha)</i>
1988	0,10	0,14	-
1989	0,85	2,52	-
1990	2,46	10,57	-
1991	0,19	0,33	-
1992	0,07	0,09	-
1993	0,10	0,13	-
1994	1,96	7,79	-
1995	0,67	1,84	-
1996	0,13	0,20	-
1997	0,21	0,38	-
1998	2,35	9,94	11,55
1999	1,07	3,43	2,52
2000	0,07	0,09	0,01*
2001	0,20	0,36	0,41
2002	0,33	0,72	0,61

* valeur corrigée

3.2. Activité de reproduction des labbes à longue queue

Dans notre zone d'étude, les labbes à longue queue n'ont niché avec succès qu'en 1998 et 1999.

En 1998, 15 couples de labbes défendaient un territoire au mois de juin dans la zone d'étude, soit une densité de population de 1 couple/km². 14 d'entre eux se sont reproduits (le quinzième couvant un caillou durant toute la saison de reproduction) produisant un total de 21 jeunes à l'envol (Tab. III). La densité de couples nicheurs s'établit également à 1 couple/km². Dans deux cas, un défaut de suivi n'a pas permis de connaître l'issue de la reproduction (les valeurs indiquées sont des minima). Une nichée a été détruite par le renard polaire.

En 1999, 15 couples de labbes étaient territoriaux en début de saison (juin) dans la zone d'étude (densité de 1 couple/km²) mais seulement six couples ont entamé une nidification (densité de 0,4 couple/km²). Cinq d'entre eux ont pondu (le sixième couvant un caillou durant toute la saison de reproduction) produisant un seul jeune à l'envol (Tab. IV). Quatre pontes ont été détruites par le renard polaire. Cette forte prédation par le renard polaire est à mettre en relation avec la couverture neigeuse importante et durable de cette année ; en effet, dans de telles conditions, les œufs des labbes sont facilement repérables par les renards car il sont pondus sur de petits sites déneigés.

Tab. III : résultats de la reproduction des labbes à longue queue en 1998

<i>Couple reproducteur</i>	<i>Nb œufs/ponte</i>	<i>Nb juv./nichée</i>	<i>Nb juv. à l'envol</i>
A	2	2	2
B	2	2	0 ^a
C	1+1 ^b	1	1
D	2	2	2
E	2	2	2
F	2	2	2
G	2	2	2
H	2	2	2
I	1 ^c	1 ^c	?
J	1 ^c	1 ^c	?
K	2	2	2
L	2	2	2
M	2	2	2
N	2	2	2
<i>Total</i>	26	25	21
<i>Moyenne/couple</i>	1,86	1,79	1,75

^a prédation par renard polaire^b ponte de remplacement^c défaut de suivi, valeurs mini.**Tab. IV** : résultats de la reproduction des labbes à longue queue en 1999

<i>Couple reproducteur</i>	<i>Nb œufs/ponte</i>	<i>Nb juv./nichée</i>	<i>Nb juv. à l'envol</i>
A	1	0 ^a	0
B	2	0 ^a	0
C	2	1 ^c	1
D	1	0 ^a	0
E	1	0 ^a	0
<i>Total</i>	7	1	1
<i>Moyenne/couple</i>	1,40	0,20	0,20

^a prédation par renard polaire^c 1 œuf non éclos

En 2000, 14 à 15 couples de labbes défendaient un territoire dans la zone d'étude dès leur retour sur les lieux de reproduction, soit une densité minimale de 0,93 couple/km². Après la mi-juin, ils adoptaient un comportement erratique et se rassemblaient en groupes plus ou moins importants en délaissant totalement les territoires défendus en début de saison. Aucun couple de labbes ne s'est reproduit dans la zone d'étude cette année.

En 2001, aucun couple de labbe ne s'est reproduit dans la zone d'étude.

En 2002, trois couples ont entrepris une nidification (densité de 0,2 couple/km²). Deux d'entre eux ont pondu chacun deux œufs, produisant un total de quatre jeunes (Tab. V). Les jeunes du premier couple nicheur ont disparu quelques jours après l'éclosion tandis que ceux du deuxième couple ont disparu peu de temps avant l'envol. Dans les deux cas, la prédation par le renard polaire est fortement suspectée. Le troisième couple couve un nid vide.

Tab. V : résultats de la reproduction des labbes à longue queue en 2002

<i>Couple reproducteur</i>	<i>Nb œufs/ponte</i>	<i>Nb juv./nichée</i>	<i>Nb juv. à l'envol</i>
A	2	2	0
B	2	2	0
<i>Total</i>	4	4	0
<i>Moyenne/couple</i>	2	2	0

3.3. Réponse numérique

Le labbe à longue queue est un oiseau dont la fidélité au site de nidification est très marquée. Celle-ci peut durer plus de cinq ans, incluant plusieurs périodes sans reproduction durant la phase de faible densité du cycle des lemmings (Andersson 1976). Dans notre zone d'étude, un adulte bagué défendait le même territoire pendant au moins trois ans de suite. Bien que le nombre de couples de labbes nicheurs était fortement corrélé avec la densité printanière de lemmings ($r = 0,93$; $p < 0,001$) (Fig. 13), le nombre de couples territoriaux défendant un territoire (cartographiés précisément en 1998, 1999 et 2000 au début du mois de juin) était constant avec une densité de 0,97 à 1 couple/km² (Tab. VI). Ainsi, les labbes adultes ne répondent pas numériquement aux variations de densité des lemmings, leur nombre avoisinant toujours 0,02 ind./ha en été (voir aussi Maher 1970 et Andersson 1976).

Le succès de reproduction du labbe à longue queue a varié de 0 à 1,5 jeunes à l'envol produit par km². Il était fortement corrélé avec la densité printanière de lemmings ($r = 0,96$; $p < 0,001$). Des tentatives de nidification peuvent être observées quand les densités de lemmings sont faibles (1996, 1997 ou 2002 par exemple ; Tab. VI). Par conséquent, la réponse numérique des jeunes labbes (G'') est la mieux décrite par une fonction logistique avec $c'' = 1,6$ et $D'' = 6$ ($R^2 = 0.89$; Fig. 14).

Tab. VI : démographie du labbe à longue queue dans la zone d'étude (1988-2002) en fonction des densités printanières de lemming

Variables démographiques	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
<i>Lemming à collier</i>															
Densité printanière estimée (ind./ha)	0,15	2,55	10,54	0,34	0,09	0,14	7,79	1,87	0,21	0,39	11,55	2,52	0,09	0,41	0,61
<i>Labbe à longue queue</i>															
Nombre de couples territoriaux	n.d.	n.d.	13*	n.d.	n.d.	n.d.	13*	10*	n.d.	n.d.	15	15	14-15	n.d.	n.d.
Nombre de couples nicheurs	0	8	12**	0	0	0	13	3	5	4	14**	5**	0	0	2**
Taille moyenne des pontes	/	1,75	1,77	/	/	/	1,92	1,67	1,40	1,50	1,86	1,40	/	/	2,00
Succès de reproduction (% œufs avec juv. volants)	/	57*	73*	/	/	/	38	40	0	0	87	14	/	/	0
Date d'éclosion du 1er œuf (date médiane)	/	19 Jul.	12 Jul.	/	/	/	15 Jul.	7 Jul.	6 Jul.	6 Jul.	27 Jun.	23 Jul.***	/	/	8 Jul.

* valeur minimale

** pour 4 années, un couple supplémentaire couvait un caillou ou une cuvette vide; ces couples n'ont pas été considérés comme nicheurs

*** fonte des neiges tardive et seulement 1 œuf pondu

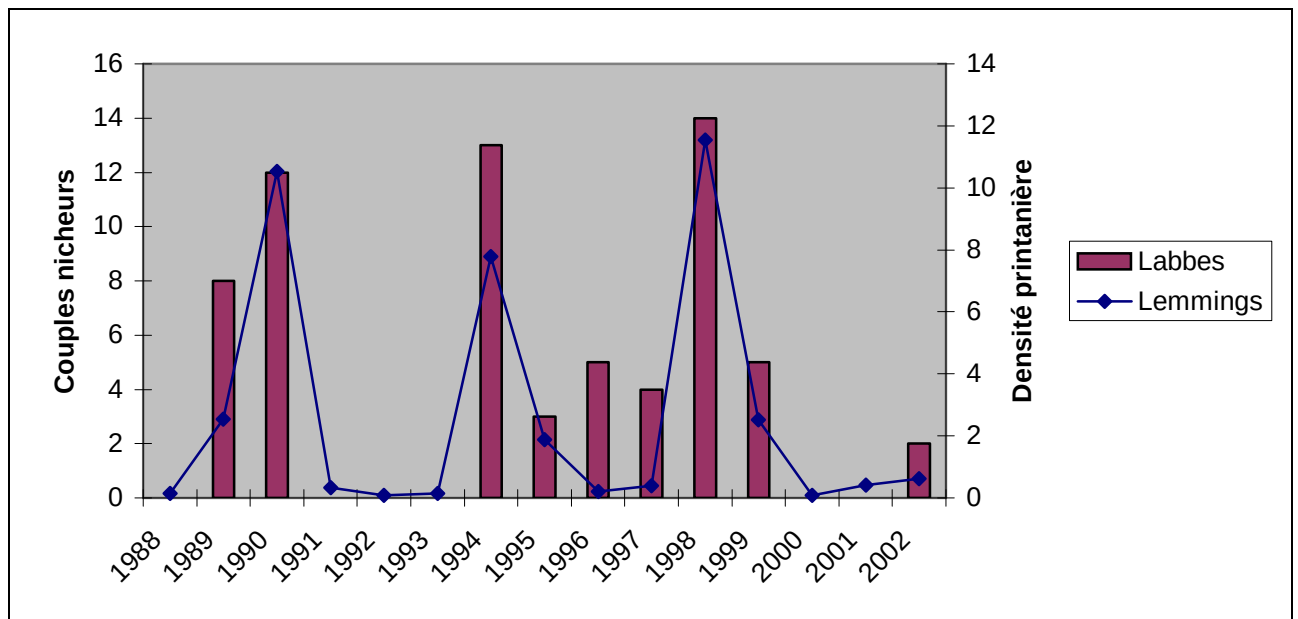


Fig. 13 : activité de reproduction du labbe à longue queue en fonction des densités printanières de lemming à collier (1988-2002)

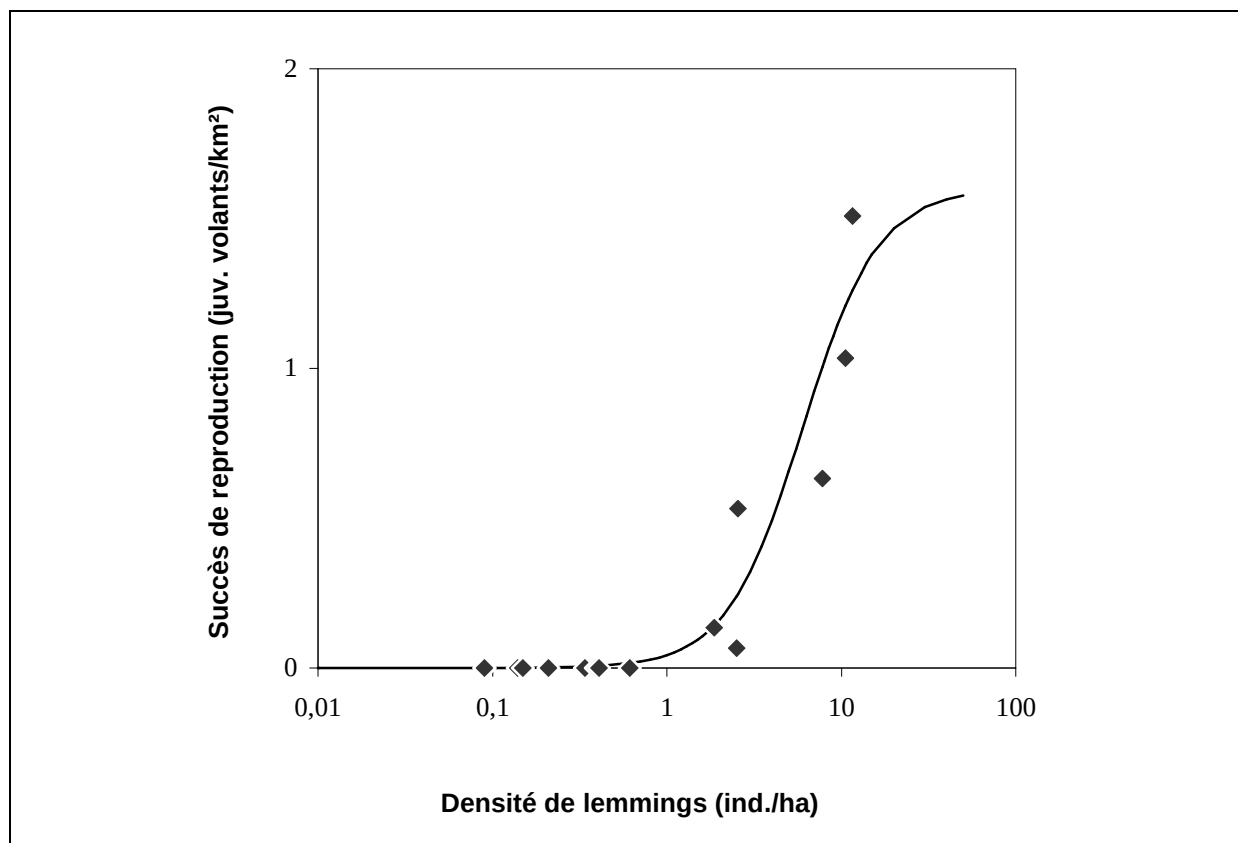


Fig. 14 : succès de reproduction du labbe à longue queue en fonction des densités printanières de lemming à collier

3.4. Réponse fonctionnelle

Les couples de labbes nicheurs ont été suivis pendant 72 heures en 1998 (trois couples différents), 72 heures en 1999 (trois couples différents) et 24 heures en 2002 (un couple). Sept taux de consommation journaliers (DCR) ont pu ainsi être calculés à partir de ce suivi, chacun résultant d'une période de 24 heures de suivi constituée de huit séances de trois heures, réalisées sur une durée de 5 à 14 jours (moyenne 7.7). Le suivi des labbes non nicheurs a été réalisé à partir de 211 heures d'observation en 2000 et 96 heures en 2002 ($\Sigma [P.h]$ dans l'équation 4) et a permis de calculer quatre DCR additionnels (deux chaque année). Les DCR ont varié de 0 (en 2000 et 2002) à 4,5 lemmings (juillet 1998). Après avoir volontairement enlevé l'artefact (symbole ouvert dans la Fig. 15), la meilleure adaptation avec $k = 0,232$ et $t_i = 9,1$ (De Korte 1986) dans l'équation (6) a été obtenue pour une fonction en escalier avec $D = 2,2$, $c = 4,4$, $e = 4$ et $R^2 = 0,99$ (Fig. 15). Nous avons volontairement enlevé l'artefact du fait de la disproportion des classes d'âge observée en août 1998 dans la population de lemmings. Pour un prédateur de la taille du labbe à longue queue, les gros lemmings sont plus difficiles à capturer, à tuer et à avaler et les petits individus sont toujours préférés, même quand les densités de lemmings sont faibles (Gilg & Hurstel 2000, Gilg *et al.* 2003, Gilg & Hurstel, en préparation ; voir aussi 3.6.4.). Ainsi, si l'on ne prend pas en considération les gros lemmings (≥ 45 g) en reportant graphiquement N sur l'axe des x , les taux de prédation journaliers ainsi corrigés (croix sur la Fig. 15) sont mieux adaptés à la fonction.

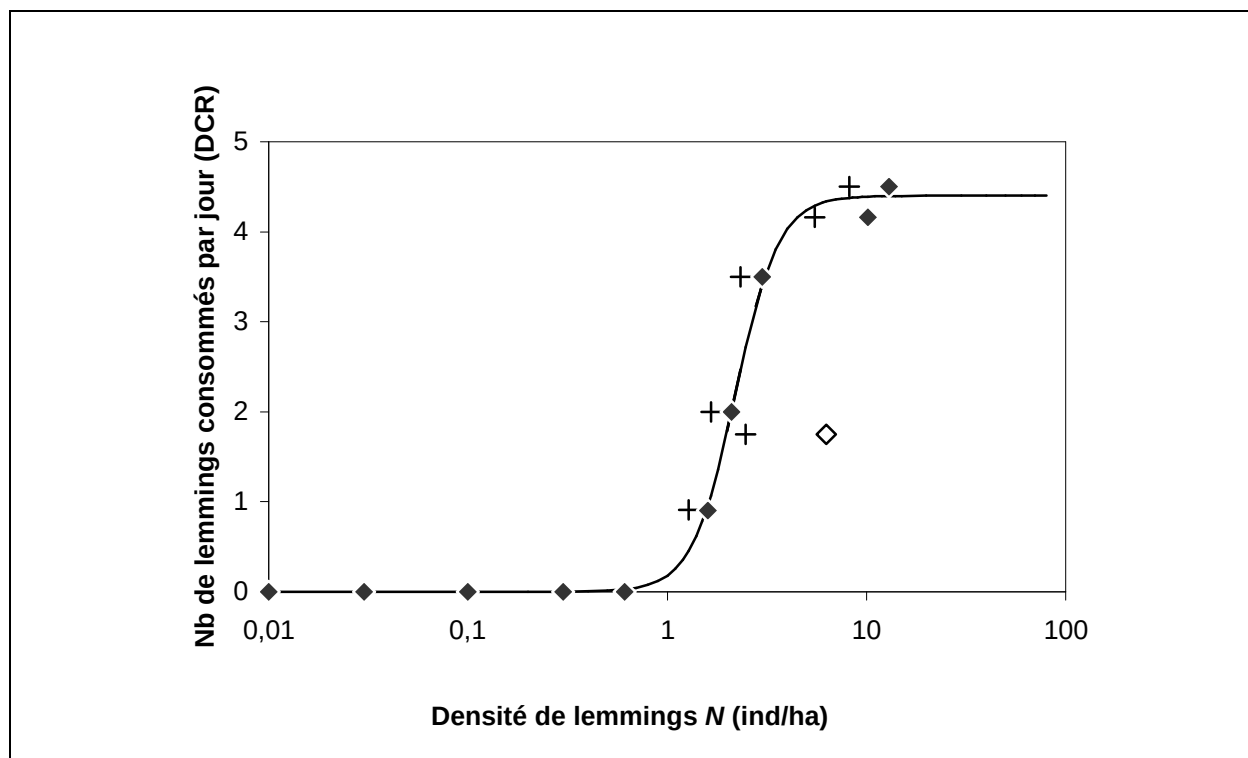


Fig. 15 : réponse fonctionnelle du labbe à longue queue aux densités de lemming à collier (moyennes $\pm$ SE). Les croix correspondent à des densités de lemmings excluant les individus ≥ 45 g et le losange vide correspond à un artefact (voir dans le texte).

3.5. Réponse globale et taux de prédation

Pour une densité de lemming donnée, la réponse globale du labbe à longue queue a été calculée en multipliant sa réponse fonctionnelle par sa réponse numérique (Fig. 16). La réponse globale calculée pour le labbe à la fonte des neiges montre que le taux de prédation augmente de manière exponentielle lorsque la densité printanière de lemmings devient supérieure à 0,3 ind./ha (densité suffisante pour entamer une nidification) et se stabilise dès que cette densité excède 2 ind./ha (prédation maximale).

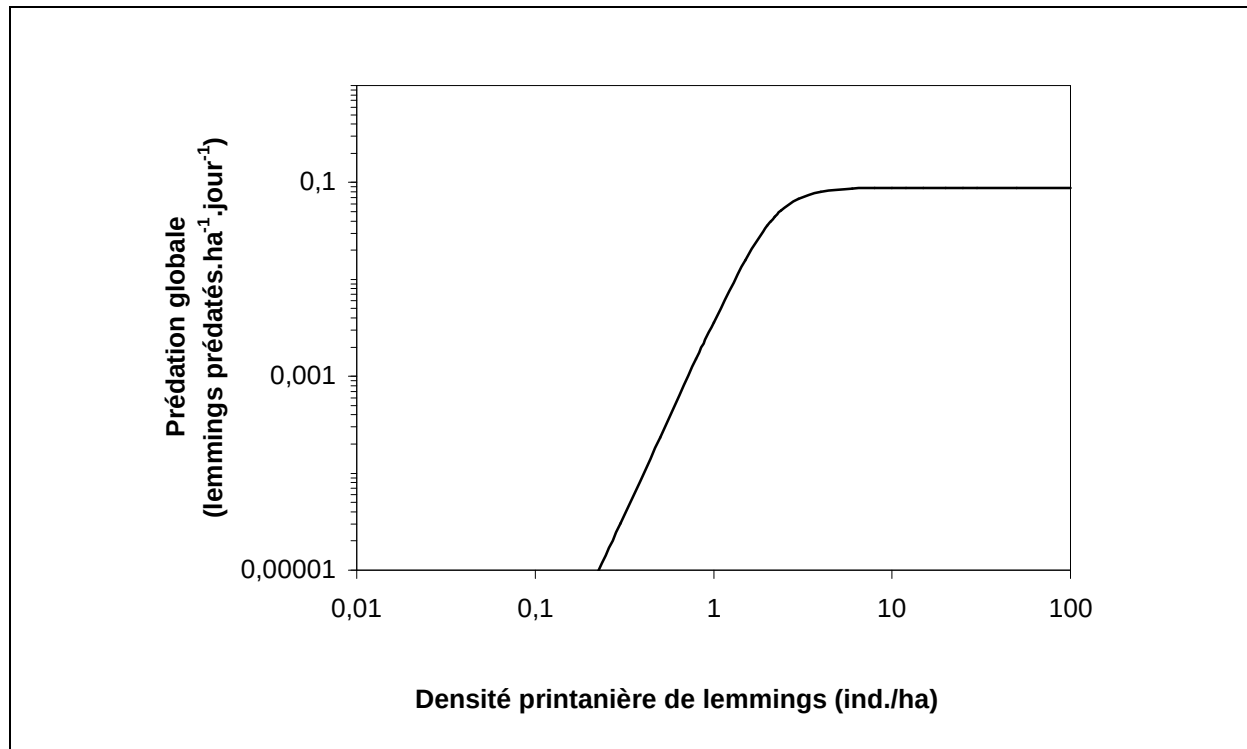


Fig. 16 : réponse globale des labbes adultes aux densités printanières de lemmings

3.6. Ecologie de la prédation du labbe à longue queue

3.6.1. Efficacité de chasse

En 1998, 37 tentatives de captures de lemmings à collier ont été enregistrées lors du suivi des labbes à longue queue ; 24 d'entre elles ont été couronnées de succès. En 1999, seulement 19 tentatives de captures ont été notées et 15 réussies. L'efficacité de chasse est passée de 64,86% en 1998 à 78,95% en 1999 (Fig. 17). Cependant, aucune différence significative n'a été mise en évidence ($\chi^2 = 1,641$; $P > 0,05$).

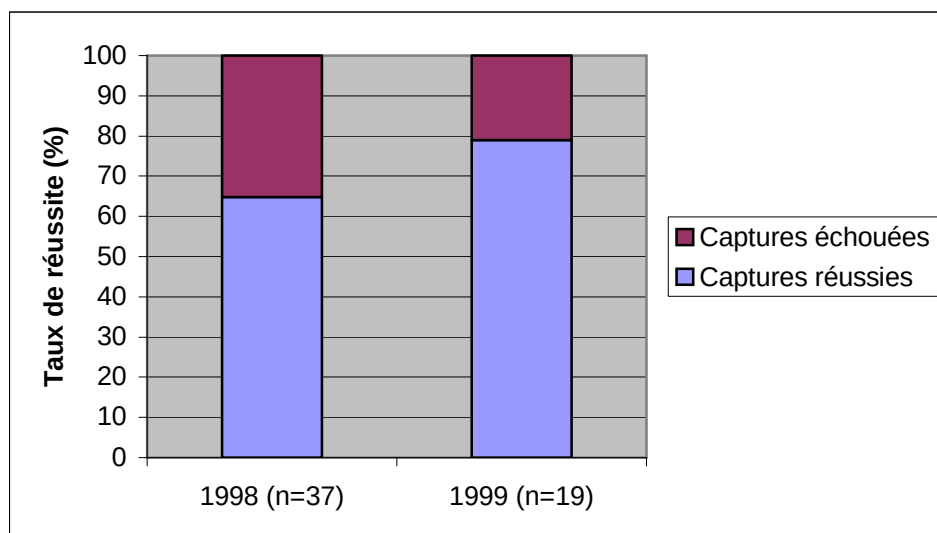


Fig. 17 : efficacité de chasse chez le labbe à longue queue

3.6.2. Rythme d'activité

En 1998 comme en 1999, plus de 40% des captures ont eu lieu entre 0h et 6h. Le reste des captures est réparti de façon homogène entre les autres tranches horaires, avec une exception concernant la période allant de 21h à 0h (Fig. 18) durant laquelle la prédation sur les lemmings est plus faible. L'analyse statistique effectuée au moyen du test du χ^2 montre qu'au niveau des captures de lemmings (et des tentatives manquées), le labbe à longue queue est significativement plus actif de 0h à 6h (Tab. VII).

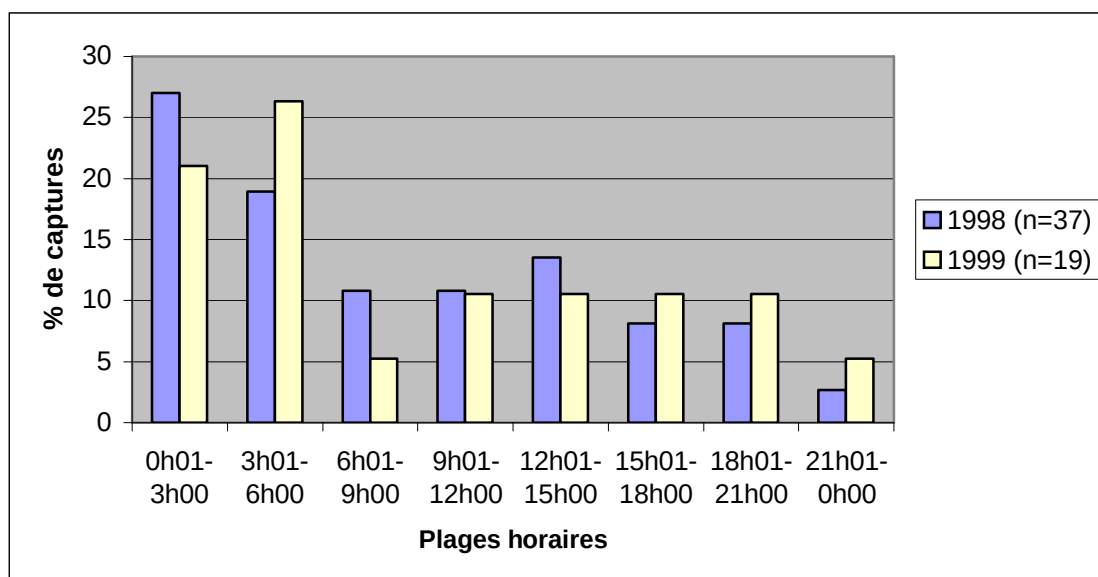


Fig. 18 : rythme d'activité de prédation du labbe à longue queue

Tab. VII : différences horaires d'activité de prédation du labbe à longue queue

Tranches horaires comparées ^a	χ^2	<i>P</i>
0-3 / 3-6	0,038	> 0,05
0-3 / 6-9	3,368	> 0,05
0-3 / 9-12	2,45	> 0,05
0-3 / 12-15	1,714	> 0,05
0-3 / 15-18	3,368	> 0,05
0-3 / 18-21	3,368	> 0,05
0-3 / 21-0	7,562	< 0,01**
3-6 / 6-9	2,118	> 0,05
3-6 / 9-12	1,389	> 0,05
3-6 / 12-15	0,842	> 0,05
3-6 / 15-18	2,118	> 0,05
3-6 / 18-21	2,118	> 0,05
3-6 / 21-0	5,786	< 0,05*
6-9 / 9-12	0	> 0,05
6-9 / 12-15	0,083	> 0,05
6-9 / 15-18	0,1	> 0,05
6-9 / 18-21	0,1	> 0,05
6-9 / 21-0	0,571	> 0,05
9-12 / 12-15	0	> 0,05
9-12 / 15-18	0	> 0,05
9-12 / 18-21	0	> 0,05
9-12 / 21-0	1,125	> 0,05
12-15 / 15-18	0,083	> 0,05
12-15 / 18-21	0,083	> 0,05
12-15 / 21-0	1,778	> 0,05
15-18 / 18-21	0,1	> 0,05
15-18 / 21-0	0,571	> 0,05
18-21 / 21-0	0,571	> 0,05
0-6 / 6-12	5,297	< 0,05*
0-6 / 12-18	4,447	< 0,05*
0-6 / 18-0	9,818	< 0,01**
6-12 / 12-18	0	> 0,05
6-12 / 18-0	0,5	> 0,05
12-18 / 18-0	0,842	> 0,05

^a la tranche horaire débute systématiquement 1 min. après le premier chiffre indiqué (ex. : 3h01 pour la tranche 3-6)

* significatif

** très significatif

Tab. VIII : régime alimentaire du labbe à longue queue dans la zone d'étude

	Pelotes									Crottes			
	Proies	1998	%	1999	%	2000	%	2002	%	2000	%	2002	%
<i>N</i>		451		381		26		17		103		185	
<i>Abondance</i>													
Lemmings		346	55,45	247	57,71	3	5,88	4	6,90				
Oiseaux		0	0,00	4	0,93	1	1,96	2	3,45				
Poissons		2	0,32	2	0,47	8	15,69	2	3,45				
Insectes		37	5,93	70	16,36	n.d.	/	n.d.	/				
Baies		239	38,30	105	24,53	38	74,51	50	86,20				
Autres vég.		n.d.	-	n.d.	-	n.d.	-	n.d.	-				
Total		624	100,00	428	100,00	51	100,00	58	100,00				
<i>Biomasse ingérée (g)</i>													
Lemmings		11412,6	91,53	9355,6	92,72	93	23,97	125,4	29,48				
Oiseaux		0	0,00	148	1,47	37	9,54	74,0	17,40				
Poissons		26	0,21	26	0,26	104	26,80	26,0	6,11				
Insectes		74	0,59	140	1,39	n.d.	-	n.d.	-				
Baies		956	7,67	420	4,16	152	39,17	200,0	47,01				
Autres vég.		n.d.	-	n.d.	-	n.d.	-	n.d.	-				
Total		12468,6	100,00	10089,6	100,00	388	100,00	425,4	100,00				
<i>Occurrence</i>													
Lemmings		447	99,11	371	97,38	4	15,38	4	23,53	9	8,74	22	11,89
Oiseaux		0	0,00	4	1,05	1	3,85	2	11,76	2	1,94	7	3,78
Poissons		2	0,44	2	0,52	8	30,77	2	11,76	3	2,91	-	-
Insectes		24	5,32	46	12,07	16	61,54	-	-	81	78,64	66	35,68
Baies		43	9,53	18	4,72	8	30,77	8	47,06	19	18,45	142	76,76
Autres vég.		n.d.	-	n.d.	-	n.d.	-	n.d.	-	17	16,50	43	23,24
<i>% volumique</i>													
Lemmings											1,94		5,95
Oiseaux											0,97		0,36
Poissons											2,43		0,00
Insectes											68,93		11,08
Baies											15,53		65,58
Autres vég.											10,19		17,03
Total											99,99		100,0

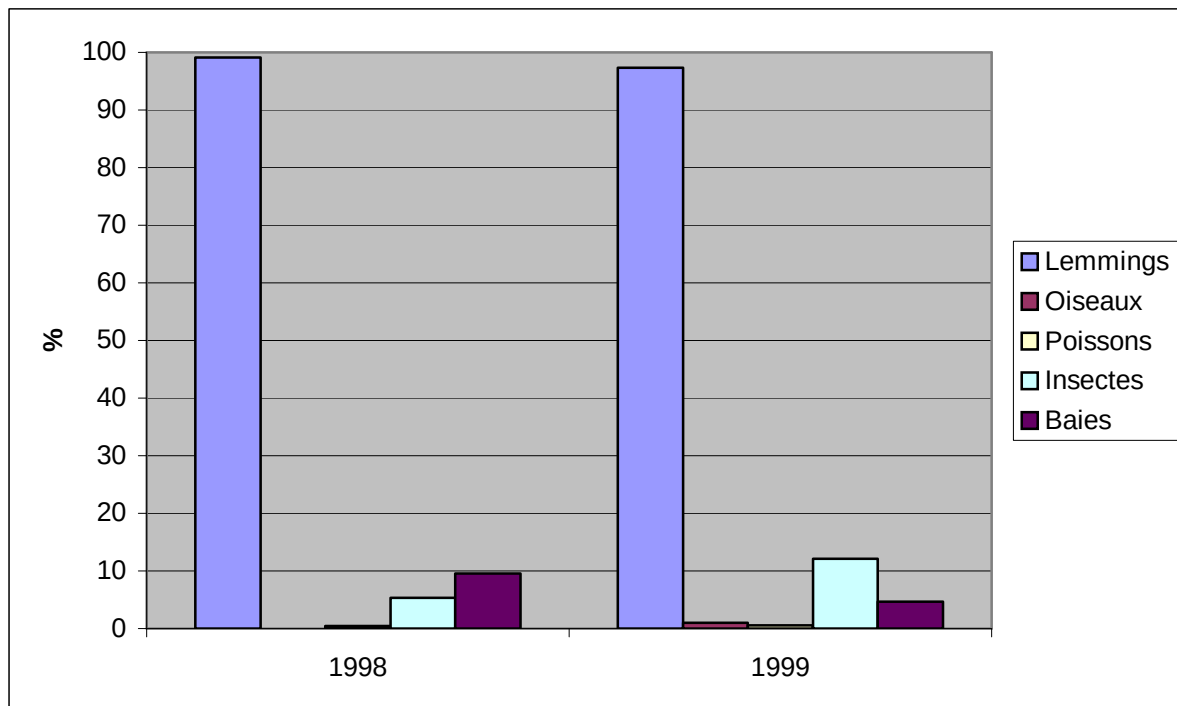


Fig. 19 : régime alimentaire du labbe à longue queue en 1998 (n = 451) et 1999 (n = 381) à partir de l'analyse des pelotes de régurgitation (fréquence d'occurrence)

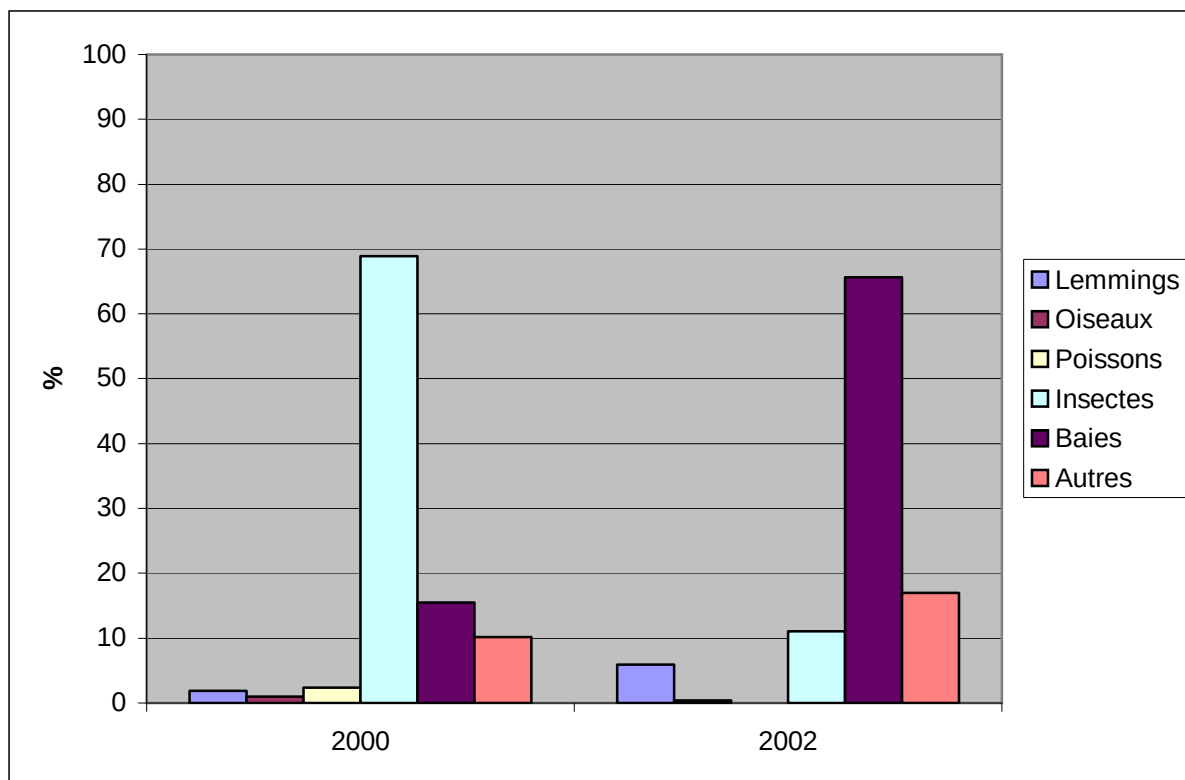


Fig. 20 : régime alimentaire du labbe à longue queue en 2000 (n = 103) et 2002 (n = 185) à partir de l'analyse des crottes (% volumique)

Tab. IX : différences annuelles de distribution des lemmings par rapport aux autres taxons dans le régime alimentaire du labbe à longue queue (2000c et 2002c concernent l'analyse des crottes)

	<i>Abondance</i>	<i>Biomasse</i>	<i>Occurrence</i>	<i>% volumique</i>
1998				
χ^2	0.98	67.34	59.96	-
<i>P</i>	> 0.05	< 0.01**	< 0.01**	-
1999				
χ^2	2.08	71.30	52.59	-
<i>P</i>	> 0.05	< 0.01**	< 0.01**	-
2000				
χ^2	76.11	26.07	85.88	-
<i>P</i>	< 0.01**	< 0.01**	< 0.01**	-
2000c				
χ^2	-	-	92.90	90.48
<i>P</i>	-	-	< 0.01**	< 0.01**
2002				
χ^2	72.59	16.03	22.53	-
<i>P</i>	< 0.01**	< 0.01**	< 0.01**	-
2002c				
χ^2	-	-	105.85	75.86
<i>P</i>	-	-	< 0.01**	< 0.01**

** très significatif

3.6.3. Régime alimentaire

Le régime alimentaire du labbe à longue queue (n=875 pelotes) comportait chaque année des proies de petites taille telles que des insectes et des baies mais le lemming à collier était de loin la proie la plus consommée en 1998 et 1999 avec respectivement plus de 99 et 98% (fréquence d'abondance) des taxons vertébrés et plus de 99 et 97% (fréquence d'occurrence) de tous les taxons (Tab. VIII et Fig. 19). Le faible nombre de pelotes collectées en 2000 (n=26) et 2002 (n=17) entraîne une surestimation de la proportion des vertébrés car les labbes ne produisent que très peu de pelotes de réjection quand leur régime alimentaire est dominé par les taxons digestes de petite taille. Aussi avons-nous analysé deux lots de crottes fraîches en 2000 (n=103) et 2002 (n=185) et calculé les fréquences volumiques de chaque type de proie en affectant à chaque taxon un score traduisant sa part respective dans chaque crotte (chaque crotte comptant pour 1 et tous les taxons étant équivalents). Avec cette méthode, qui donne une idée grossière de la biomasse ingérée par les labbes, les insectes et les baies comptent pour plus de 75% dans le régime alimentaire du prédateur alors que le lemming chute à moins de 6% (Tab. VIII et Fig. 20).

Les différences annuelles de la distribution des lemmings par rapport aux autres taxons dans le régime alimentaire du labbe à longue queue sont très significatives (Tab. IX). Seuls les résultats de l'analyse des pelotes de régurgitation de 1998 et 1999 en fréquence d'abondance ne sont pas significatifs, en raison d'un biais lié aux différences de taille et de poids entre les différents taxons consommés par les oiseaux.

3.6.4. Prédation sélective

3.6.4.1. Taille des lemmings

579 mandibules inférieures de lemmings trouvées dans les pelotes de régurgitation de labbes ont été mesurées (328 en 1998 et 251 en 1999). La part respective de chaque classe est présentée dans la Fig. 21. La moyenne, la variance et la taille des différents échantillons de mandibules figurent dans le Tab. X.

Tab. X : moyenne, variance et taille des échantillons de mandibules de lemmings (1998-1999)

	<i>Piégeage 1998</i>	<i>Piégeage 1999</i>	<i>Labbes 1998</i>	<i>Labbes 1999</i>
<i>Moyenne en mm (± 1 SE)</i>	19,417 $\pm$ 0,11	19,291 $\pm$ 0,18	18,533 $\pm$ 0,07	18,799 $\pm$ 0,08
<i>Variance</i>	1,094	0,652	1,620	1,599
<i>n</i>	83	19	328	251

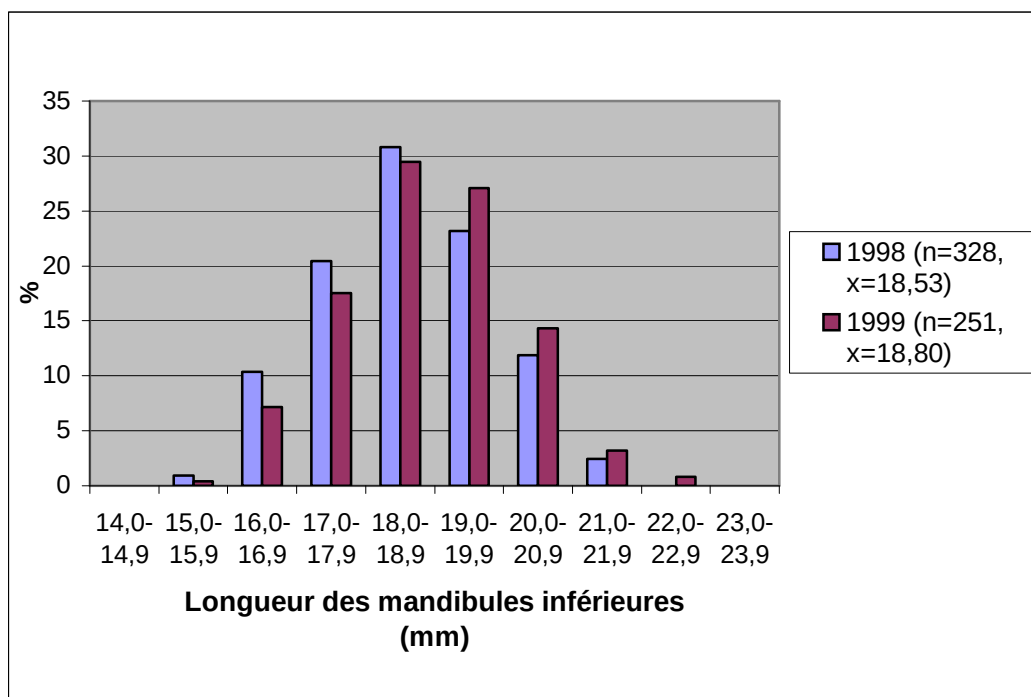


Fig. 21 : sélection de la taille des lemmings par le labbe à longue queue

En 1998, la taille moyenne des lemmings tués par les labbes était plus faible qu'en 1999 ($z = 2,499$; $P = 0,012$). Les labbes ont donc consommé plus de jeunes individus cette année (Fig. 22). De plus, les lemmings tués étaient significativement plus petits que les individus capturés dans les pièges (population de référence) en 1998 et en 1999 ($z = 6,567$; $P < 0,001$ et $z = 2,442$; $P = 0,015$). Par contre, aucune différence significative n'a été mise en évidence au sein même de la population de référence en 1998 et en 1999 ($z = 0,577$; $P = 0,564$).

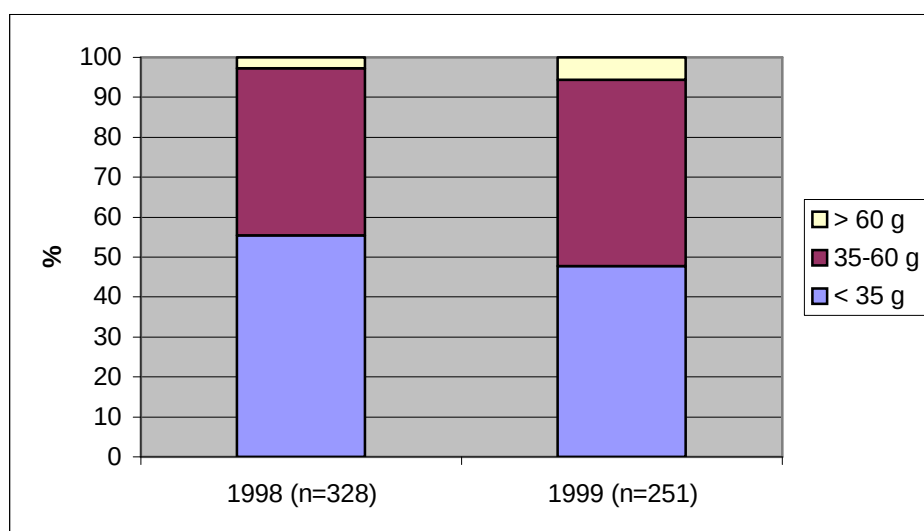


Fig. 22 : sélection des classes de poids des lemmings par le labbe à longue queue

3.6.4.2. Sexe-ratio

Sur les 132 os pelviens trouvés dans les pelotes de régurgitation des labbes à longue queue en 1998 et 1999, 67 étaient des mâles et 65 des femelles. Aucune différence significative n'a été mise en évidence, ni en 1998, ni en 1999 (Tab. XI). En mesurant 90 os pelviens supplémentaires issus de pelotes antérieures à 1998, le sexe-ratio des lemmings tués ne change guère (50,45% de mâles; n = 222).

Tab. XI : sexe-ratio des lemmings piégés et des lemmings trouvés dans les pelotes de régurgitation des labbes

	$N \text{ ♂ } (\%)$	$N \text{ ♀ } (\%)$	χ^2	P	z	$P \text{ (bilatéral)}$
Pièges 1998	40 (49,4)	41 (50,6)	0,00	1,000	0,108	0,457
Pièges 1999	7 (36,8)	12 (63,2)	0,84	0,359	1,113	0,133
Labbes 1998	29 (58,0)	21 (42,0)	0,98	0,322	1,117	0,132
Labbes 1999	38 (46,3)	44 (53,7)	0,30	0,581	0,668	0,252

Aucune différence significative n'a été mise en évidence en recherchant d'éventuelles variations dans la répartition des sexes entre les lemmings capturés dans les pièges et les lemmings tués par les labbes, tant en 1998 qu'en 1999. Le même résultat est obtenu en recherchant d'éventuelles variations inter-annuelles dans la répartition des sexes des lemmings, tant pour la population de référence (pièges) que pour les individus tués par les labbes (Tab. XII).

Tab. XII : variations annuelles et inter-annuelles du sexe-ratio des lemmings piégés et des lemmings tués par les labbes

Echantillons comparés	♂		♀	
	z	$P \text{ (bilatéral)}$	z	$P \text{ (bilatéral)}$
Labbes 98 – Pièges 98	0,707	0,240	0,642	0,261
Labbes 99 – Pièges 99	0,464	0,321	0,587	0,279
Pièges 98 – Pièges 99	0,616	0,269	0,770	0,221
Labbes 98 – Labbes 99	0,949	0,171	0,882	0,189

Chapitre 4: Discussion

4.1. Biais possibles dans les estimations

4.1.1. Piégeage des lemmings

Tous les types de pièges peuvent être sélectifs en fonction de l'espèce, du sexe, de l'âge et de la taille des animaux capturés. Les dissimilitudes dans la probabilité de capture sont essentiellement basées sur des différences de comportement : en effet, il est probable que les pièges sélectionnent les individus dont les domaines vitaux sont les plus grands (Myllymäki *et al.* 1971, Jensen 1975). Dans notre zone d'étude, les lemmings femelles occupaient des domaines vitaux plus importants que les mâles, et la taille des domaines vitaux augmentait avec le déclin des populations (Gilg 2002). Le sexe-ratio en faveur des femelles augmentait aussi avec le déclin des populations (50 à 54% en 1998 et 57 à 66% en 1999). Si durant une session de piégeage la proportion de pièges occupés est grande, les pièges peuvent sélectionner les animaux les plus actifs, c'est-à-dire ceux qui trouvent le piège en premier (Andersson 1976c). Dans notre schéma de capture, la proportion de pièges occupés à chaque session était relativement faible ; ainsi, il n'y avait pratiquement aucune compétition pour les pièges parmi les lemmings. Ceci indique que nos pièges n'ont pas sélectionné les animaux en fonction de leur activité. Il a été montré que le poids n'affecte pas la probabilité de capture des proies (Andrzejewski & Rajska 1972, Norman *et al.* 1993). Dans notre cas, les structures en poids de la population de lemmings capturés étaient similaires à la fonte des neiges. De même les structures en âges étaient similaires en dépit d'une différence dans la distribution des poids du fait d'un déficit de croissance des juvéniles en 1999.

Dans ces conditions, nous estimons que les différences de taille et d'activité des lemmings ne biaisent pas nos résultats. Par contre, il est possible qu'un biais induit par la taille plus grande des domaines vitaux des femelles ait légèrement favorisé celles-ci dans le sex-ratio de la population capturée dans les pièges.

4.1.2. Réponse fonctionnelle et réponse numérique

Les équations utilisées pour calculer les réponses des prédateurs peuvent conduire à surestimer ou sous-estimer les résultats. En ce qui concerne la présente étude, nous avons systématiquement utilisé des méthodes conduisant, si biais il y a, à une sous-estimation des réponses. Ainsi, nos conclusions sur l'impact de la prédation du labbe à longue queue sur la population de lemming à collier ne peuvent pas être remises en cause du fait d'une surestimation des résultats.

Premièrement, la réponse fonctionnelle du labbe à longue queue ne tient compte que d'une partie des jeunes, selon les besoins alimentaires liés à leur âge (équ. [5a] : augmentation du poids des jeunes labbes). Nous disposons d'estimations publiées concernant les constantes utilisées dans l'équation (5a) (De Korte 1986) mais aucun élément ne nous permettait d'être sûr que les équations (5a) et (5b) étaient liées pour le labbe à longue queue comme elles le sont pour la chouette harfang (Gilg *et al.* 2003). Toutefois, comme l'équation (5b) (besoins alimentaires des jeunes labbes) n'a été utilisée que pour deux taux de consommation journaliers (DCR) concernant soit des jeunes labbes fraîchement éclos ($X_t \approx 0$), soit des jeunes

proches de l'envol ($X_t \approx 1$), cela n'affecte pas les résultats. Deuxièmement, nous n'avons pas pu estimer le nombre de lemmings blessés qui ont échappé aux labbes mais sont morts de leurs blessures, ni le nombre de jeunes lemmings non sevrés qui sont morts après la prédation de leur mère. En effet, quand les labbes tuent des femelles gravides ou en cours d'allaitement, la plupart de leur progéniture meurt aussi, accroissant ainsi substantiellement l'impact de la prédation.

De manière similaire, la réponse numérique a probablement été sous-estimée car elle a été calculée avec le nombre minimum de labbes se nourrissant de lemmings. En effet, nous n'avons pas pris en considération dans nos calculs les jeunes morts avant l'envol (par manque de nourriture ou par prédation), lesquels ont pu se nourrir de lemmings pendant plusieurs jours.

Finalement, en dépit de ces réserves, nos résultats sont conformes aux valeurs maximales présentées dans la littérature. La densité de labbes à longue queue ($\approx 0.8-1$ couples par km^2) est similaire à celles que l'on observe dans d'autres zones de son aire de distribution (Maher 1970a, Andersson 1971, Maher 1974, Andersson 1976, De Korte 1977) alors que son taux de consommation journalier (DCR) maximal (4.4 lemmings par jour) est conforme aux valeurs obtenues en Scandinavie pour la même espèce (Andersson 1971) et en Alaska pour le labbe pomarin (*Stercorarius pomarinus*) (Maher 1970b).

Un biais fréquemment rencontré dans les études des réponses fonctionnelles des oiseaux de proie est lié à la différence de taille des proies selon qu'elles sont consommées sur place ou rapportées au nid (load-size effect) (Sonerud 1992). Pour un prédateur recherchant de la nourriture afin de nourrir son ou sa partenaire ou ses jeunes, la profitabilité d'un type de proie est influencée par le coût de transport depuis les sites de capture jusqu'au nid ; sa valeur diffère donc quand le prédateur recherche de la nourriture pour lui-même et la consomme sur les sites de capture. A une distance donnée du nid, les proies dont la valeur énergétique est en dessous d'un certain niveau ne valent pas la peine d'être transportées et sont alors consommées sur place. Ce phénomène a été documenté pour plusieurs espèces d'oiseaux de proie (Rudolph 1982, Bourne 1985, Bull *et al.* 1989, Sonerud 1989). Le biais introduit par cet effet « taille de la proie » suggère que les patterns de sélection des proies basés sur l'analyse des proies délivrées au nid doivent être interprétés avec précaution. En définitive, la réponse pertinente à considérer est celle liée à l'ensemble des activités de recherche de nourriture du prédateur, et non celle liée uniquement aux proies rapportées au nid (Sonerud 1992). Lors de nos suivis permanents de labbes reproducteurs, nous avons observé que les jeunes au nid étaient nourris soit avec des morceaux de lemmings régurgités, soit avec des morceaux de lemmings fraîchement tués depuis le site de capture. Nous n'avons jamais observé de transport de proie directement au nid. De plus, aucun reste de lemming et aucune pelote de régurgitation n'ont été retrouvés dans les nids des couples suivis. Toutes les pelotes de régurgitation ont été récoltées hors des nids, sur les petits monticules où les oiseaux ont l'habitude de les déposer. En cas de capture d'un lemming particulièrement grand, les labbes déchiquètent la proie sur place avant de l'avaler par morceaux, ou alors l'avale avec beaucoup de difficultés en y consacrant plus de temps qu'à l'accoutumée. A la lumière de ces observations, nous estimons donc que la réponse fonctionnelle des labbes n'est pas affectée par ce biais et que l'analyse de la sélection des lemmings par ces prédateurs est pertinente.

4.1.3. Régime alimentaire

Au niveau de la détermination du régime alimentaire des labbes, il existe un biais dû à la moindre détectabilité des petits taxons ingérés par les oiseaux (comme les insectes et les baies) dans les pelotes de régurgitation ; cela signifie que ces taxons sont sous-estimés dans le régime alimentaire du prédateur. Cependant, bien que les insectes et les baies soient abondamment représentés dans le régime alimentaire, spécialement lors des années pauvres en lemmings, leur proportion en biomasse est faible (Tab. VIII). Aussi pensons-nous que cette source d'erreur n'affecte pas la composition du régime alimentaire du labbe à longue queue.

4.2. Le labbe à longue queue : prédateur généraliste ou spécialiste ?

Afin de comprendre l'impact des prédateurs sur la dynamique des proies, il est nécessaire de tenir compte des différences entre certaines catégories majeures de prédateurs. Andersson et Erlinge (1977) ont divisé les prédateurs en trois catégories fonctionnelles : les généralistes résidents, les spécialistes résidents et les spécialistes nomades. Cette classification est une simplification car beaucoup de prédateurs entrent dans des catégories intermédiaires à celles-ci (Reid *et al.* 1997, Korpimäki & Krebs 1996, Korpimäki 1994). Pour certaines espèces, les individus peuvent changer de catégories durant leur vie et des différences dans le régime alimentaire et la fidélité au site peuvent être observées selon les sexes (Korpimäki 1984). Néanmoins, cette classification clarifie nettement les probables différences entre les prédateurs dans leur impact sur les populations de petits rongeurs.

Les différents groupes fonctionnels de prédateurs ont des réponses différentes aux variations d'abondance des proies. Les spécialistes nomades, les spécialistes résidents et les généralistes résidents ont des réponses globales différentes. La réponse numérique d'un prédateur est fonction de la natalité et de la mortalité, de l'émigration et de l'immigration. Les prédateurs aviens nomades peuvent réagir rapidement à un changement de disponibilité de leur proie du fait de leur faculté à couvrir de longues distances (Galushin 1974, Korpimäki 1985) et à estimer localement l'abondance des proies en peu de temps (Viitala *et al.* 1995). La réponse numérique est plus lente chez les spécialistes résidents tels que les petits mustélidés du fait de leur capacité limitée de dispersion, et du taux de croissance intrinsèque limité de la population (généralement une portée par an). A cause de leur lente réponse numérique, les populations de prédateurs spécialistes résidents suivent les populations de leur proie avec un délai qui, en théorie, tend à avoir un effet déstabilisateur sur la dynamique prédateur-proie (Maynard Smith 1974). La réponse numérique des généralistes résidents devrait être plus faible que celle des spécialistes, car ils peuvent se nourrir de plusieurs autres espèces-proie quand leur proie principale décline, et ainsi prévenir une chute brutale de leurs populations. De récents travaux suggèrent que même les prédateurs aviens très mobiles peuvent répondre numériquement à un changement de densité de leur proie avec un délai (Norrdahl & Korpimäki 2002).

Andersson et Erlinge (1977) ont divisé les prédateurs aviens se nourrissant de petits rongeurs en deux catégories selon leur impact potentiel sur les cycles de population des micro-mammifères : d'une part les généralistes résidents et d'autre part les spécialistes nomades. Cependant, cette division ne tient pas compte des espèces migratrices que l'on rencontre dans les zones boréales et arctiques en été et qui hivernent dans les zones méridionales ou australes (le labbe à longue queue par exemple). Korpimäki (1994) a reformulé cette division en tenant aussi compte des différentes techniques de chasse utilisées

par les oiseaux de proie. Les espèces non migratrices utilisent une technique de chasse peu coûteuse en énergie comme l'affût (Sonerud 1986), peuvent localiser les petits rongeurs sous la neige et peuvent donc hiverner dans des zones enneigées. Parmi ces espèces, les généralistes résidents restent sur leurs territoires et changent de nourriture (proie alternative) quand les petits rongeurs (proie principale) déclinent, alors que les spécialistes nomades partent à la recherche d'une zone plus riche en proies où ils pourront hiverner et se reproduire. Les espèces migratrices utilisent une technique de chasse plus coûteuse comme la maraude (Sonerud 1986), ne peuvent pas chasser les petits rongeurs sous la neige et hivernent donc plus au sud. Parmi ces espèces, les généralistes migrants reviennent se reproduire chaque année sur les mêmes territoires et se nourrissent de proies alternatives quand les petits rongeurs sont rares alors que les spécialistes migrants se dispersent sur de longues distances pour trouver un site de reproduction riche en proies.

Certaines espèces d'oiseaux de proie spécialisés dans la capture des micro-mammifères ne se reproduisent pas si les petits rongeurs sont rares (Maher 1970, Andersson 1976, Korpimäki 1988). Néanmoins, leur effet sur la dynamique de population des petits rongeurs est apparenté à celui des prédateurs généralistes car ils ont tendance à rejoindre des régions où la densité de proie est supérieure à la moyenne (Lundberg 1979, Korpimäki *et al.* 1987, Löfgren *et al.* 1986, Andersson & Erlinge 1977). Les prédateurs nomades ou migrants se concentrent dans les zones où leur proie principale est abondante, et les quittent quand cette proie décline (Korpimäki & Norrdahl 1989, 1991). Ils peuvent réduire l'amplitude et la durée des cycles des populations de proie si leurs densités suivent celles de la proie sans délai manifeste, alors qu'ils peuvent amplifier les cycles si leurs densités suivent celles de la proie de façon décalée dans le temps (Korpimäki 1993). Toutefois, dans les systèmes naturels, les prédateurs ne suivent pas la simple dichotomie résident/nomade mais peuvent être résidents durant l'été et nomades durant l'hiver. De plus, certains prédateurs sont résidents lorsque les conditions environnementales sont stables mais deviennent nomades en cas de fluctuation temporelle des ressources trophiques (Korpimäki 1986).

Les prédateurs généralistes sont le support principal de l'hypothèse de la proie alternative (Angelstam *et al.* 1984, 1985). Selon cette hypothèse, les prédateurs généralistes, qui ont tendance à modifier leur régime alimentaire quand leur proie principale (la plus abondante) régresse en-dessous d'un certain seuil, causent le déclin des autres espèces qu'ils utilisent alors comme proies alternatives. Ce n'est pas le cas du labbe à longue queue dont le régime alimentaire alternatif se compose essentiellement d'oiseaux, de poissons, d'insectes et de baies en quantités variables. Ces taxons fluctuent dans le régime alimentaire du labbe en fonction de l'abondance du lemming à collier (proie principale), mais ne présentent en aucun cas des variations cycliques ou des déclinés marqués susceptibles d'être causés par l'action du prédateur avien.

Les différences dans la réponse fonctionnelle des prédateurs ont d'importantes conséquences sur la dynamique prédateur-proie. La réponse fonctionnelle décrit comment un prédateur répond aux changements de densité de sa proie principale. La forme exacte (graphiquement parlant) des réponses fonctionnelles des prédateurs est généralement inconnue dans la nature, mais il est probable que la réponse fonctionnelle des spécialistes croît rapidement avec l'augmentation de la densité de la proie (réponse fonctionnelle de type II, selon Holling 1959). La réponse fonctionnelle des généralistes tend plutôt vers une courbe en « S » avec un faible taux de prédation aux faibles densités de proie, puis s'accéléralant par la suite (type III, selon Holling 1959). Une réponse fonctionnelle de type II augmente la tendance vers les oscillations (effet déstabilisateur), surtout si la réponse est forte, alors

qu'une réponse fonctionnelle de type III a une influence stabilisatrice sur la dynamique aux faibles densités de proie (May 1973). Contrastant avec cette distinction traditionnelle entre les différents types de réponses fonctionnelles (généralistes/spécialistes), Korpimäki & Krebs (1996) ont affirmé qu'en réalité les prédateurs ne se limitent pas à deux classes mais forment un continuum, certains spécialistes devenant généralistes (et vice versa) à l'échelle saisonnière et/ou régionale. Ces auteurs recommandent donc d'utiliser les termes de spécialistes et de généralistes avec précaution. De même, Oksanen *et al.* (2001) ont suggéré que dans les faits, beaucoup de généralistes présentent une réponse fonctionnelle plus proche d'un type II.

Nos résultats montrent que le labbe à longue queue répond fortement aux variations de densité du lemming à collier. Comme les lemmings doivent se nourrir dans un milieu dépourvu d'abris (végétation rase et discontinue) et sous des conditions de lumière permanente, ceux-ci deviennent très sensibles à la prédation. Puisque les densités de lemmings ne dépassent que très rarement 10 ind./ha dans notre zone d'étude (valeur minimale correspondant généralement à de fortes densités de rongeurs dans les zones boréales plus méridionales), les prédateurs peuvent donc répondre fortement de manière numérique et fonctionnelle, même à des densités de lemmings relativement faibles. Lors d'étés où $N' \geq 2$ lemmings/ha par exemple, le labbe à longue queue peut se nourrir quasi exclusivement de cette proie (Tab. VIII) et se reproduire avec succès (Tab. VI). Afin de déterminer précisément le type de sa réponse fonctionnelle, il est nécessaire de disposer d'estimations de faibles densités de lemmings. En effet, d'un point de vue strictement graphique, celle-ci est celle d'un spécialiste (type II, selon Holling 1959). Mais si nous utilisons une échelle logarithmique pour reporter graphiquement les densités de lemmings (Fig. 15), sa réponse fonctionnelle est de type III (Holling 1959). Le caractère généraliste du prédateur est alors illustré tant par sa réponse fonctionnelle ($D > 1$ lemming/ha) que par sa réponse numérique (ne se reproduit avec succès que si $D' \gg 1$) et sa réponse globale (taux de prédation maximal lors des fortes densités de lemmings). De plus, il est uniquement présent dans la zone d'étude durant l'été (migrateur). Finalement, si l'on reste dans le point de vue restrictif du système labbe-lemming et que l'on considère l'activité du prédateur dans la même dimension spatio-temporelle que celle de sa proie, le labbe à longue queue se comporte plutôt comme un spécialiste. Par contre, si l'on considère l'ensemble de ses activités (estivales et hivernales) sur un pas de temps plus large, celui-ci présente un comportement typique de généraliste. Ces différences apparentes entre les observations de terrain et la théorie sur la notion de prédateur généraliste reflètent bien la complexité des réponses des prédateurs dans notre communauté (Gilg *et al.*, soumis), défiant toute classification simple (Korpimäki & Krebs 1996).

Dans notre système prédateurs-proie, Gilg *et al.* (soumis) ont montré que les réponses fonctionnelles de la chouette harfang et du renard polaire étaient exprimées par une fonction de type III (généraliste), alors que celle de l'hermine suivait une fonction de type II (spécialiste).

4.3. Existe-t-il un effet stabilisateur dans le système labbe-lemming ?

Ainsi, en accord avec l'hypothèse du prédateur généraliste (generalist predator hypothesis), le labbe à longue queue devrait contribuer à réduire l'amplitude et la durée du cycle des lemmings (Andersson & Erlinge 1977, Hanski *et al.* 1991). Cependant, l'amplitude ($> 100 \times$) et la durée (≥ 4 ans) des cycles de lemmings dans notre zone d'étude sont plus

importantes que celles généralement observées en Fenno-Scandinavie dans des systèmes dominés par des prédateurs spécialistes (Norrdahl 1995).

Rosenzweig & MacArthur (1963) ont suggéré que les caractéristiques suivantes favorisent la stabilité dans un système prédateur-proie : (1) une faible efficacité de capture des proies par le prédateur, (2) une disponibilité suffisante en proies alternatives, (3) des densités de prédateurs limitées par des facteurs autres que la nourriture (territorialité par exemple).

(1) Dans notre zone d'étude, l'efficacité de capture du labbe à longue queue était supérieure en 1999 (79%) par rapport à 1998 (65%). Autrement dit, le prédateur était plus efficace dans ses captures quand les densités de lemmings étaient faibles (Fig. 17).

(2) Les proies alternatives du labbe à longue queue ne lui permettent pas de se reproduire quand les densités de lemmings sont faibles (Tab. VI).

(3) Les densités de labbes dans notre zone d'étude sont similaires quelles que soient les densités printanières de lemmings. De plus, aucun autre facteur ne semble limiter ces densités (enneigement, prédation), seule l'issue de la reproduction est affectée.

Ainsi, selon les critères de Rosenzweig & MacArthur (1963), l'impact du labbe à longue queue ne présente pas d'effet stabilisateur sur les fluctuations cycliques du lemming à collier.

Kuno (1987) a résumé les caractéristiques qui tendent à stabiliser un système prédateur-proie comme suit (voir aussi Murdoch & Oaten 1975, May 1981, Taylor 1984) : (1) une réponse fonctionnelle de type III (Holling 1959), (2) l'existence de proies alternatives, (3) l'existence de refuges permettant à une certaine proportion de la population de proie principale de se mettre à l'abri des prédateurs, et (4) l'existence d'interférences mutuelles intra ou inter-spécifiques entre prédateurs dans la recherche de proie.

(1) La réponse fonctionnelle du labbe à longue queue dans notre zone d'étude est de type III (Holling 1959). Sa réponse totale est positivement densité-dépendante, ce qui indique que les labbes stabilisent les cycles de lemmings en tronquant les pics de population. Cependant, ceci ne constitue pas nécessairement une preuve de « contrôle » de la population de lemmings par les labbes, puisque nous ne disposons pas de données sur les densités de lemmings en l'absence de labbes.

(2) Les insectes et les baies, et dans une moindre mesure les oiseaux et les poissons, sont les proies alternatives du labbe à longue queue dans notre zone d'étude. Toutefois, leur abondance variable et leur faible valeur énergétique ne lui permettent pas de se reproduire quand les densités de lemmings sont faibles (Tab. VI).

(3) La toundra du Haut-Arctique présente très peu de refuges anti-prédateurs pour une espèce comme le lemming à collier. Seuls les terriers des petits rongeurs semblent constituer des abris conséquents puisque comme la plupart des oiseaux de proie, le labbe à longue queue ne peut y capturer les jeunes individus.

(4) Les interférences mutuelles entre prédateurs dans la recherche de proies peuvent être dues à une compétition territoriale ou de rencontre (Schoener 1983), et/ou à une

diminution des ressources trophiques (Charnov *et al.* 1976). Dans notre cas, la compétition territoriale semble peu importante car les labbes à longue queue défendent des territoires bien délimités et sans chevauchements apparents (obs. pers.). La compétition de rencontre peut avoir une influence mineure, puisque nous avons observé un labbe tentant de parasiter un autre individu de la même espèce. La diminution des ressources trophiques peut jouer un rôle quand plusieurs prédateurs chassent simultanément dans la même zone puisque les micro-mammifères peuvent modifier leur comportement du fait de la présence de prédateurs aviens (Kotler 1984, Brown *et al.* 1988, voir aussi Lima & Bednekoff 1999). Cependant, d'après nos observations, il ne semble pas y avoir de réelle compétition intra ou inter-spécifique entre prédateurs lorsque les densités de lemmings régressent dans notre zone d'étude (Gilg & Hurstel 2000, Gilg *et al.* 2002, Gilg & Hurstel, en préparation).

Finalement, dans notre système, seules les caractéristiques 1 et 3 sont remplies. Ainsi, selon les critères de Kuno (1987), la prédation du labbe à longue queue montre peu d'effets stabilisateurs sur les fluctuations cycliques du lemming à collier.

Nous pouvons donc en conclure que la prédation du labbe à longue queue sur les populations de lemmings à collier ne corrobore pas l'hypothèse du prédateur généraliste (generalist predator hypothesis). Ceci renforce le caractère spécialiste du prédateur avien dans le système labbe-lemming.

Cependant, en considérant l'impact des principaux prédateurs aviens (labbe à longue queue et chouette harfang) sur la démographie du lemming à collier, l'effet stabilisateur du labbe est plus évident. Lorsque les lemmings sont abondants, la chouette harfang affectionne particulièrement les individus âgés et les femelles alors que le labbe à longue queue préfère quant à lui les juvéniles (Gilg & Hurstel 2000, Gilg *et al.* 2002, Gilg & Hurstel en préparation). Ainsi, selon la valeur reproductive des proies préférées, la préférence pour certaines catégories de proies peut augmenter (dans le cas de la chouette harfang) ou atténuer (pour le labbe à longue queue) l'effet déstabilisateur dû à l'impact des prédateurs spécialisés (hermine). En dépit du peu de conformité aux postulats de Rosenzweig & MacArthur (1963) et de Kuno (1987), et malgré un désaccord avec l'hypothèse du prédateur généraliste, le labbe à longue queue exerce néanmoins un effet stabilisateur partiel sur la dynamique de population du lemming à collier.

Nos travaux illustrent bien la difficulté de discuter de l'impact des prédateurs sur la dynamique de leur proie sans prendre en compte l'ensemble des réponses de ceux-ci. En effet, se limiter à la réponse fonctionnelle apparaît insuffisant, chaque prédateur différant par sa réponse numérique spécifique et/ou sa présence à différents moments de l'année. Une des raisons expliquant cette difficulté est que les prédateurs répondent fonctionnellement à la densité de proie D à l'instant t alors que leur réponse numérique est déterminée par la densité de proie D' au début de la saison de reproduction (à la fonte des neiges dans notre zone d'étude et plus généralement dans l'Arctique). Ainsi, les estimations des taux de prédation calculés pour une densité D peuvent être très différents pour une densité D' . Dans la plupart des études sur le sujet, cet inconvénient est contourné en considérant que la densité de la proie demeure constante tout au long de la saison de reproduction mais dans l'Arctique, où les densités de lemmings présentent de forts déclin estivaux (Gilg 2002), il est nécessaire de déterminer la réponse numérique en utilisant la densité printanière D' .

4.4. La place du labbe à longue queue dans le système prédateurs-proie

En considérant les réponses fonctionnelle et numérique de l'ensemble des prédateurs du lemming à collier dans notre zone d'étude, il devient possible de hiérarchiser leur impact respectif sur la dynamique du petit rongeur (Gilg *et al.*, soumis). La chouette harfang n'est présente et ne niche que lorsque la densité printanière de lemmings est supérieure à 2 ind./ha. Aussi, en comparaison à celle des autres prédateurs, sa réponse numérique est atypique (fonction en escaliers). Le lemming à collier représente plus de 95% de son régime alimentaire et sa réponse fonctionnelle (type III) plafonne à 4,7 lemmings.chouette⁻¹.jour⁻¹. Le labbe à longue queue a une réponse fonctionnelle de type III. Son taux de consommation journalier maximal est légèrement inférieur à celui de la chouette harfang (4,4 lemmings.labbe⁻¹.jour⁻¹) mais sa réponse numérique est supérieure à celle des autres prédateurs ; ainsi par sa réponse globale, le labbe à longue queue devance tous les autres prédateurs. Le taux de consommation journalier maximal du renard polaire est inférieur à celui des prédateurs aviens (3,8 lemmings.renard⁻¹.jour⁻¹) mais sa réponse fonctionnelle démarre à une densité de lemming inférieure. Sa réponse numérique est faible comparée à celle des prédateurs aviens. Enfin, l'hermine est le seul prédateur qui présente une réponse fonctionnelle de type II et une réponse numérique différée.

Puisqu'elles sont omniprésentes dans l'Arctique, ou présentent de spectaculaires et imprévisibles invasions, des espèces comme le renard polaire et la chouette harfang ont souvent été utilisées pour étudier l'impact de la prédation sur les populations de rongeurs arctiques (Elton 1924, Chitty 1950, Pitelka *et al.* 1955, Watson 1957, Wilson 1999). Au contraire, comme elles sont rarement contactées sur le terrain, ou produisent de petites couvées et sont souvent observées se nourrissant d'invertébrés et de baies, des espèces comme l'hermine et le labbe à longue queue ont souvent été négligées. Les travaux de Gilg *et al.* (soumis) montrent que ces deux dernières espèces ont un impact très fort sur la dynamique des lemmings et que chaque prédateur devient dominant à un moment du cycle. Ceci traduit l'importance de considérer toute la guildes des prédateurs interagissant dans le système. Par exemple, le labbe à longue queue et dans une moindre mesure la chouette harfang sont les prédateurs dont l'impact est le plus important quand les densités de lemmings sont fortes ou intermédiaires (> 0,8 ind./ha). Mais alors que le nombre de lemmings capturés journalièrement par les labbes diminue rapidement durant l'été (du fait de la faible réponse numérique et de la forte réponse fonctionnelle), la prédation des chouettes demeure relativement stable et dépasse celle des labbes à la fin de l'été (du fait des besoins alimentaires croissants de sa nombreuse progéniture). D'un autre côté, la prédation du renard polaire est plus faible que celle des prédateurs aviens lorsque les densités de lemmings sont fortes ou intermédiaires (1998-1999) mais devient plus importante quand les densités sont faibles (2000-2002). Enfin, puisque la réponse numérique de l'hermine est différée, celle-ci a capturé plus de lemmings que le renard polaire durant les deux étés (1999-2000) suivant l'année de pic ; du fait de sa réponse fonctionnelle de type II, elle a également dépassé le renard à la fin des étés 2001-2002, lorsque la densité de lemmings a diminué jusqu'à moins de 0,1 lemming/ha.

4.5. Comparaison avec d'autres travaux

4.5.1. Réponse numérique

Dans le Haut-Arctique, la reproduction du labbe à longue queue semble être dépendante de l'abondance des lemmings (Manniche 1910, Pedersen 1930, 1942, Loppenthin 1943, Salomonsen 1969, Maher 1970a, Meltofte *et al.* 1981, De Korte & Wattel 1988). Dans le Bas-Arctique, où l'on trouve plusieurs espèces de petits rongeurs, la situation est identique en considérant tous les micro-mammifères (Maher 1974, Andersson 1976a, 1981). Sans en aborder l'approche graphique, Andersson (1981) est le seul à traiter la réponse numérique du labbe à longue queue aux variations d'abondance des petits rongeurs. Ayant documenté trois cycles (quatre pics) de rongeurs, il montre qu'en Scandinavie la nidification du labbe à longue queue est dépendante des micro-mammifères (principalement *Clethrionomys rufocanus* et *Lemmus lemmus*) ; quand ceux-ci sont rares, les labbes ne nichent pas. De même, la taille des pontes varie en fonction de l'abondance des rongeurs. Nos travaux réalisés dans le Haut-Arctique (4° de latitude plus au Nord) sont en accord avec les résultats d'Andersson.

4.5.2. Réponse fonctionnelle

Si plusieurs travaux consacrés au labbe à longue queue mentionnent un changement de régime alimentaire en fonction de l'abondance des micro-mammifères (Loppenthin 1943, Salomonsen 1969, Andersson 1976a, De Korte & Wattel 1988), aucun n'a réellement étudié la réponse fonctionnelle de cet oiseau. De ce point de vue, notre travail constitue la première étude sur le sujet.

4.6. Prédation sélective

Errington (1946, 1956) a suggéré que les prédateurs tuaient principalement les individus socialement subordonnés (malades, blessés, inexpérimentés, jeunes, vieux) car les individus dominants les forcent à occuper des habitats sub-optimaux (donc plus pauvres) où ils sont plus exposés à la prédation. Cependant, l'évidence sur laquelle se base Errington est insuffisante (Temple 1987). En effet, les prédateurs peuvent aussi être sélectifs quant au choix du sexe ou de la classe d'âge des proies, et influencer ainsi leur dynamique de population. Le sexe-ratio d'une population de proie peut changer si la prédation est biaisée envers l'un des sexes. Si plus de femelles sont tuées, le taux de croissance intrinsèque de la population de proie peut décliner (Longland & Jenkins 1987). La prédation sélective peut aussi être à l'origine de changements dans la structure sociale de la population de proie (Roberts & Wolfe 1974).

Les prédateurs peuvent tuer de manière sélective aussi bien des « gros » individus, généralement des mâles ou des individus âgés (Morse 1980), que des « petits » individus, souvent des femelles ou des jeunes (Marti & Hogue 1979, Koivunen *et al.* 1996). La plupart des études sur les oiseaux de proie se nourrissant principalement de micro-mammifères ont montré que les mâles sont les plus vulnérables (Pitelka *et al.* 1955, Southern & Lowe 1968, Lagerström & Häkkinen 1978, Beacham 1979, Korpimäki 1981, 1985b, Halle 1988, Mappes *et al.* 1993, Koivunen *et al.* 1996), mais d'autres études ont présenté des tendances inverses (Longland & Jenkins 1987, Dickman *et al.* 1991). Une minorité de travaux ne mettent en

évidence aucune préférence par rapport au sexe ou à la taille des proies (Krebs & Myers 1974, Boonstra 1977, Boonstra & Krebs 1977).

Dans la vallée du Karup, les labbes à longue queue capturent des lemmings significativement plus petits et plus légers que les individus de la population de référence capturés dans les pièges. Gilg (2002) a montré que la taille moyenne du domaine vital et la mobilité des lemmings femelles étaient supérieures à celles des mâles dans notre zone d'étude, tout particulièrement durant la phase de déclin des populations. On peut donc légitimement penser que les femelles sont plus exposées à la prédation que les mâles. Cependant aucune différence significative n'a été mise en évidence concernant les variations du sexe-ratio des lemmings tués par les labbes et des lemmings capturés dans les pièges. Le labbe à longue queue ne semble donc pas avoir de préférence par rapport au sexe des lemmings qu'il tue. Par contre il s'attaque préférentiellement aux individus juvéniles (Gilg & Hurstel 2000, Gilg *et al.* 2002, Gilg & Hurstel, en préparation).

Chez les micro-mammifères, la taille et le poids reflètent normalement le statut social car les individus les plus gros sont plus forts lors des interactions compétitives avec des congénères (Grant 1972). Deux hypothèses peuvent expliquer la préférence de nos labbes pour les petits lemmings. Premièrement, les petits individus, subordonnés, peuvent se comporter différemment des individus dominants dans l'espace et être ainsi plus exposés à la prédation. Cela semble cependant peu probable car les individus dominants se déplacent sûrement plus que les subordonnés lorsqu'ils défendent leur territoire. Deuxièmement, si les dominants forcent les subordonnés à se disperser depuis des habitats optimaux vers des habitats sub-optimaux, ceux-ci peuvent être plus exposés à la prédation des labbes (Errington 1946, 1956, Pusenius & Viitala 1993). En effet, le taux de prédation semble être plus élevé sur des proies se dispersant dans des habitats de piètre qualité que sur des proies territoriales fréquentant de bons habitats (Metzgar 1967, Ambrose 1972). Dickman *et al.* (1991) ont par exemple montré que les jeunes femelles de souris domestique (*Mus domesticus*) sont plus vulnérables à la prédation de la chouette effraie (*Tyto alba*) car les souris dominantes occupent un couvert végétal dense riche en nourriture alors que les subordonnées doivent se disperser dans des habitats plus ouverts. La prédominance des petits lemmings dans le régime alimentaire des labbes est en accord avec cette dernière hypothèse mais il n'est pas certain que le type d'habitat occupé par les lemmings dans notre zone d'étude dépende de leur statut social.

4.7. Activité de chasse

Peu de travaux ont été consacrés aux relations temporelles des prédateurs aviens et de leurs proies. Parmi ceux-ci, Dickman *et al.* (1991) ont montré que la chouette effraie chassait lorsque sa proie principale était active. En effectuant une revue des informations traitant du comportement de chasse (activité) de plusieurs espèces de prédateurs en Europe du Nord et en Europe centrale, Halle (1993) conclut dans le même sens en suggérant que les prédateurs ajustent probablement leur effort de chasse en fonction d'éléments temporels liés à la disponibilité des proies. Hansen (1957) a montré en laboratoire que l'augmentation de la durée de lumière du jour réduisait l'activité totale ainsi que la durée moyenne des périodes d'activité du lemming variable (*Dicrostonyx groenlandicus rubricatus*). Il suggère que dans l'Arctique, l'activité du lemming variable pourrait être plus importante durant les périodes de faible intensité lumineuse. Nos résultats semblent corroborer cette hypothèse puisque plus de 40% des captures de lemmings par les labbes ont lieu entre 0h et 6h (Fig. 18). Cependant,

Brooks (1993) a mis en évidence une activité plus faible de 0h à 6h chez le lemming à collier, surtout chez les femelles. Toutefois, compte tenu du faible échantillonnage à ces heures de nuit, les différences n'étaient significatives que pour certaines années. De plus, cette étude a été réalisée au Canada sous le cercle polaire arctique où la nuit est marquée même en été. Les conditions y sont donc bien différentes à celles que l'on rencontre dans notre zone d'étude (Haut-Arctique, jour permanent).

Chapitre 5 : Conclusion

Nous avons étudié plusieurs aspects de la prédation du labbe à longue queue sur les populations de lemming à collier. Ce travail original est le premier du genre concernant le labbe à longue queue, et l'un des rares effectués dans l'Arctique.

Nous avons montré que les labbes adultes ne répondent pas numériquement aux variations d'abondance de lemmings. Cependant, le succès de reproduction du prédateur est fortement corrélé avec les densités printanières de sa proie principale. La réponse fonctionnelle du labbe à longue queue aux changements d'abondance du lemming à collier est de type III (prédateur généraliste), ce qui traduit en théorie un effet stabilisateur sur la dynamique de population des proies. Dans notre système, lorsque les lemmings sont abondants, le labbe à longue queue préfère s'attaquer aux lemmings juvéniles alors que la chouette harfang marque une préférence particulière pour les individus âgés et les femelles (Gilg & Hurstel 2000, Gilg *et al.* 2002, Gilg & Hurstel, en préparation). Ces préférences s'atténuent à mesure que les densités de lemmings diminuent, les prédateurs devenant alors plus opportunistes. Ainsi, en considérant la valeur reproductive des proies préférées, le labbe à longue queue exerce un effet stabilisateur sur la démographie du lemming à collier. Au sein de l'étude globale sur la prédation du lemming à collier dans notre zone d'étude (Gilg *et al.*, soumis), nos travaux contribuent aussi à montrer l'importance de prendre en compte les réponses (numérique et fonctionnelle) de l'ensemble des prédateurs d'un système pour déterminer leur impact sur les populations de proies et approcher le fonctionnement du système. Nos résultats ont mis en évidence que le labbe à longue queue était le prédateur dont l'impact sur les populations de lemming à collier était le plus fort quand les densités printanières de ce dernier étaient supérieures à 0,8 individus/ha (Gilg *et al.*, soumis). De même, nous avons montré que dans l'Arctique, où les densités de lemmings présentent de forts déclin estivaux (Gilg 2002), il est nécessaire de déterminer la réponse numérique des prédateurs en utilisant la densité printanière des proies (à la fonte des neiges).

Plusieurs aspects de la prédation du labbe à longue queue méritent d'être approfondis dans le futur. Notre travail constituant une première, il serait très intéressant de le reproduire en plusieurs endroits de l'Arctique, représentatifs des différentes communautés de prédateurs et de proies ainsi que des différentes variations environnementales de ce biome. Ainsi, il deviendrait possible de dégager certaines tendances, similitudes, constantes ou différences, permettant notamment de mettre en évidence d'éventuels synchronismes spatiaux à l'échelle de la métapopulation de labbes à longue queue. Une autre question intéressante serait d'observer comment se comporte notre système en l'absence des labbes. Cependant, ceci semble difficilement réalisable sur le terrain puisqu'il faudrait supprimer tous les labbes de la zone d'étude (un exclos n'étant pas sélectif quant à l'espèce de prédateur). Enfin, les mécanismes causant la diminution du taux de croissance des populations de lemmings (prédation sélective par exemple) devraient être étudiés plus en profondeur afin d'expliquer pourquoi des populations de prédateurs comme le labbe à longue queue, dont le taux de croissance intrinsèque (reproduction) est beaucoup plus lent que celui de sa proie principale, peuvent rattraper numériquement ce retard et causer le déclin des populations de lemmings. En prolongement, il serait souhaitable de s'attarder sur le rôle de la présence croissante des prédateurs durant l'été arctique sur l'arrêt de la croissance des populations de proies (c'est-à-dire les effets indirects de la présence des prédateurs).

Chapitre 6 : Bibliographie

- Akçakaya, R. H. (1992). Population cycles of mammals: evidence for a ratio-dependent predation hypothesis. – *Ecol. Monogr.* 62: 119-142.
- Ambrose, H. W. (1972). Effect of habitat familiarity and toeclipping on rate of owl predation in *Microtus pennsylvanicus*. – *J. Mammal.* 53: 909-912.
- Andersson, M. (1971). Breeding behaviour of the Long-tailed Skua *Stercorarius longicaudus* (Vieillot). – *Ornis Scand.* 2: 35-54.
- Andersson, M. (1976a). Population ecology of the Long-tailed Skua (*Stercorarius longicaudus* Vieill.). – *J. Anim. Ecol.* 45: 537-559.
- Andersson, M. (1976b). Clutch size in the Long-tailed Skua *Stercorarius longicaudus*: some field experiments. – *Ibis* 118: 586-588.
- Andersson, M. (1976c). Influence of trap saturation on estimates of animal abundance based on catch per unit effort. – *Oikos* 27: 316-319.
- Andersson, M. (1981). Reproductive tactics of the long-tailed skua *Stercorarius longicaudus*. – *Oikos* 37: 287-294.
- Andersson, M. & Erlinge, S. (1977). Influence of predation on rodent populations. – *Oikos* 29: 591-597.
- Andrzejewski, R. & Rajska, E. (1972). Trappability of bank vole in pitfalls and live traps. – *Acta Theriol.* 4: 41-56.
- Angelstam, P., Lindström, E., & Widén, P. (1984). Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. – *Oecologia* 62: 199-208.
- Angelstam, P., Lindström, E., & Widén, P. (1985). Synchronous short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. – *Holarctic Ecol.* 8: 285-298.
- Anthony, R. M. (1997). Home ranges and movements of Arctic fox (*Alopex lagopus*) in Western Alaska. – *Arctic* 50: 147-157.
- Anthony, R. M., Barten, N. L., & Seiser, P. E. (2000). Foods of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) during winter and spring in western Alaska. – *J. Mammal.* 81: 820-828.
- Batzli, G. O. (1992). Dynamics of small mammal populations: a review. – In: Mc Cullough, D. R. & Barnett, R. H. (eds), *Wildlife 2001: populations*. London, Elsevier, pp. 831-849.
- Beacham, T. D. (1979). Selectivity of avian predation in declining populations of the vole *Microtus townsendii*. – *Can. J. Zool.* 57: 1767-1772.

- Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C.R. (1996). *Ecology. Individuals, populations and communities*. Third edition. – Oxford, Blackwell.
- Boertmann, D. (1994). An annotated checklist to the birds of Greenland. – *Medd. Gron., Bioscience* 38.
- Boonstra, R. (1977). Predation on *Microtus townsendii* populations: impact and vulnerability. – *Can. J. Zool.* 55: 1631-1643.
- Boonstra, R. & Krebs, C. J. (1977). A fencing experiment on a high-density population of *Microtus townsendii*. – *Can. J. Zool.* 55: 1166-1175.
- Bourne, G. R. (1985). The role of profitability in snail kite foraging. – *J. Anim. Ecol.* 54: 697-709.
- Boxall, P. C. & Lein, M. R. (1983). Are owl regular? An analysis of pellet regurgitation times of Snowy Owls in the wild. – *Raptor Res.* 16: 79-82.
- Brooks, R. J. (1993). Dynamics of home range in collared lemming. *In*: Stenseth, N. C. & Ims, R. A. (eds). *The Biology of Lemmings*. London, Academic Press, pp.355-386.
- Brooks, R. J. & Banks, E. M. (1971). Radio-tracking study of lemming home range. – *Communications in Behavioral Biology* 6: 1-5.
- Brown, J. S., Kotler, B. P., Smith, R. J. & Wirtz II, W. O. (1988). The effects of owl predation on the foraging behaviour of heteromyd rodents. – *Oecologia* 76: 408-415.
- Bull, E. L., Henjum, M. G., & Rohweder, R.S. (1989). Diet and optimal foraging of great grey owls. – *J. Wildl. Manage.* 53: 47-50.
- Busse, H. & Busse, E. (1976). Erfolgreiche künstliche Aufzucht von Schnee-Eulen (*Nyctea scandiaca* L.) im Tierpark Berlin. – *Zool. Garten* 46: 145-156.
- Carothers, A. D. (1973). The effect of unequal catchability on Jolly-Seber estimates. – *Biometrics* 29: 79-100.
- Charnov, E. L., Orians, G. H. & Hyatt, K. (1976). Ecological implications of resource depression. – *Am. Nat.* 110: 247-259.
- Chitty, D. (1938). A laboratory study of pellet formation in the short-eared owl (*Asio flammeus*). – *Proc. Zool. Soc. Lond. Ser. A* 108: 267-287.
- Chitty, H. (1950). Canadian Arctic wild life enquiry, 1943-49: with summary of results since 1933. – *J. Anim. Ecol.* 19: 180-193.
- Chitty, D. (1967). The natural selection of self regulatory behaviour in animal populations. – *Proc. Ecol. Soc. Australia* 2: 51-78.
- Christian, J. (1950). The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. – *J. Mammal.* 31: 247-259.

- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (1983). *Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa. Volume III Waders to Gulls*. – Oxford, Oxford University Press, pp. 675-685.
- Danilov, A. N. (1995). Distribution of lemming burrow density at the Khadyta biological station. - *Ekologiia* 5: 411-412 (en Russe).
- De Korte, J. (1977). Ecology of the Long-tailed Skua (*Stercorarius longicaudus* Vieillot, 1819) at Scoresby Sund, East Greenland. Report of the Nederlandse Groenland Expeditie Scoresbysund 1973, 1974 and 1975. Part one: Distribution and Density. – *Beaufortia* 328: 201-219.
- De Korte, J. (1984). Ecology of the Long-tailed Skua (*Stercorarius longicaudus* Vieillot, 1819) at Scoresby Sund, East Greenland. Part two: arrival, site tenacity and departure. – *Beaufortia* 34: 1-14.
- De Korte, J. (1985). Ecology of the Long-tailed Skua, *Stercorarius longicaudus* Vieillot, 1819, at Scoresby Sund, East Greenland. Part three: clutch size, laying date and incubation in relation to energy reserves. – *Beaufortia* 35: 93-127.
- De Korte, J. (1986). Ecology of the Long-tailed Skua, *Stercorarius longicaudus*, at Scoresby Sund, East Greenland. Part four: breeding success and growth of young. – *Bijdragen tot de Dierkunde* 56: 1-23.
- De Korte, J. & Wattel, J. (1988). Food and breeding succes of the long-tailed skua at Scoresby Sund, Northeast Greenland. - *Ardea* 76: 27-41.
- Dickman, C. R., Predavec, M. & Lynam, A. J. (1991). Differential predation of size and sex classes of mice by the barn owl, *Tyto alba*. - *Oikos* 62: 67-76.
- Duke, G. E., Jegers, A. A., Loff, G., & Evanson, O. A. (1975). Gastric digestion in some raptors. – *Comp. Biochem. Physiol.* 50A: 649-656.
- Dunmire, W. W. (1955). Sex dimorphism in the pelvis of rodents. - *Journal of Mammalogy* 36: 356-361.
- Eberhardt, L. E. & Hanson, W. C. (1978). Long-distance movements of arctic foxes tagged in northern Alaska. – *Can. Field Nat.* 92: 386-389.
- Elton, C. (1924). Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. – *Br. J. Exp. Biol.* 2: 119-163.
- Elton, C. (1942). *Voles, mices and lemmings: problems in population dynamics*. – Oxford University Press.

- Erlinge, S., Göransson, G., Hansson, L., Högstedt, G., Liberg, O., Nilsson, I. N., Schantz, T., & Sylvén, M. (1983). Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden. – *Oikos* 40: 36-52.
- Errington, P. L. (1946). Predation and vertebrate populations. – *Qt. Rev. Biol.* 21: 144-177.
- Errington, P. L. (1956). Factors limiting higher vertebrate populations. – *Science* 124: 304-307.
- Errington, P. L. (1963). The phenomenon of predation. – *American Scientist* 51: 180-192.
- Feilberg, J., Fredskild, B., & Holt, S. (1984). *Flowers of Greenland*. – Ringsted, Ahrent Flensborgs Forlag, pp.
- Fredskild, B. (1998). The vegetation types of Northeast Greenland: a phytosociological study based mainly on material left by Th. Sorensen from the 1931-35 expeditions. – *Medd. Gron.* 49: 1-84.
- Fuller, W. A., Martel, A. M., Smith, R. F. C., & Speller, S. W. (1975). High-arctic lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*). I. Natural history observations. – *Can. Field Nat.* 53: 867-878.
- Fuller, W. A., Martel, A. M., Smith, R. F. C., & Speller, S. W. (1977). Biology and secondary production of *Dicrostonyx groenlandicus* on Truelove Lowland. – In: Bliss, L. C. (Ed), *Truelove Lowland, Devon Island, Canada: A High Arctic Ecosystem*. Alberta, University of Alberta Press, pp. 437-459.
- Furness, R. W. (1987). *The skuas*. – Calton, Poyser, 363 p.
- Galushin, V. M. (1974). Synchronous fluctuations in populations of some raptors and their prey. – *Ibis* 116: 127-134.
- Gilg, O. (2002). The summer decline of the collared lemming, *Dicrostonyx groenlandicus* in high arctic Greenland. – *Oikos* 99: 499-510.
- Gilg, O. & Hurstel, A. (2000). Prey selection by birds of prey on a lemming population in Northeast Greenland. – In: Berg, T. B., Nymand, J., & Rosing-Asvid, A. (Eds), 8th Arctic Biological Forum 2000: Book of abstracts. Copenhagen, Zoological Institute Copenhagen, pp. 16.
- Gilg, O. & Hurstel, A. (en préparation). Prey selection by birds of prey on a lemming population in Northeast Greenland.
- Gilg, O., Hurstel, A., & Sittler, B. (2003). Impact des prédateurs aviens sur la démographie de leurs proies: les enseignements d'un système simplifié du Haut-Arctique (Groenland). In : Actes du 27^e Colloque Francophone d'Ornithologie, Strasbourg 28-29 septembre 2002. – *Alauda* 71 : 274-275.

- Gilg, O., Sittler, B., Hurstel, A., Delattre, P., & Hanski, I. (soumis). Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. – *Ecol. Monog.*
- Gilg, O., Sabard, B., Ioset, J., & Wiest, J.-P. (1995). Fjord Region Ecological Expedition: Field Report. – Dijon, CEDMP, pp.
- Goszczynski, J. (1977). Connections between predatory birds and mammals and their prey. – *Acta Theriologica* 22: 399-430.
- Grant, P. R. (1972). Interspecific competition among rodents. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3: 79-106.
- Halle, S. (1988). Avian predation upon a mixed community of common voles (*Microtus arvalis*) and wood mice (*Apodemus sylvaticus*). – *Oecologia* 75: 451-455.
- Halle, S. (1993). Diel pattern of predation risk in microtine rodents. – *Oikos* 68: 510-518.
- Hansen, R. M. (1957). Influence of daylength on activity of the varying lemming. – *J. Mammal.* 38: 218-223.
- Hanski, I., Hansson, L., & Henttonen, H. (1991). Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. – *J. Anim. Ecol.* 60: 353-367.
- Hanski, I., Henttonen, H., Korpimäki, E., Oksanen, L., & Turchin, P. (2001). Small-rodent dynamics and predation. – *Ecology* 82: 1505-1520.
- Hanski, I. & Korpimäki, E. (1995). Microtine rodent dynamics in northern Europe: parameterized models for the predator-prey interaction. – *Ecology* 76: 840-850.
- Hanski, I., Turchin, P., Korpimäki, E., & Henttonen, H. (1993). Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. – *Nature* 364: 232-235.
- Holling, C. S. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. – *Canadian Entomologist* 91: 385-398.
- Holling, C. S. (1965). The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. – *Entomological Society of Canada Memoirs* 45: 1-60.
- Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., Szymura, A., & Zub, K. (1996). Tawny owl (*Strix aluco*) predation in a pristine deciduous forest (Bialowieza National Park, Poland). – *J. Anim. Ecol.* 65: 105-120.
- Jensen, T. S. (1975). Trappability of various functional groups of the forest rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*, and its application on density estimations. – *Oikos* 26: 196-204.

- Koch, L. (1950). Report on the expeditions to central East Greenland 1926-39 conducted by Lauge Koch. Part 1: notes on some topographical and geological maps of East Greenland. – *Medd. Gron.* 143: 1-10 (+ 7 cartes).
- Koch, L. & Haller, J. (1971). Geological map of East Greenland 72°-76° N. Lat. – *Medd. Gron.* 183: 1-26 (+ 13 cartes).
- Koivunen, V., Korpimäki, E. & Hakkarainen, H. (1996). Differential avian predation on sex and size classes of small mammals: doomed surplus or dominant individuals? – *Ann. Zool. Fenn.* 33: 293-301.
- Koivunen, V., Korpimäki, E., Hakkarainen, H. & Norrdahl, K. (1996). Prey choice of Tengmalm's owls (*Aegolius funereus funereus*): preference for substandard individuals? – *Can. J. Zool.* 74: 816-823.
- Korpimäki, E. (1981). On the ecology and biology of Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*) in southern Ostrobothnia and Suomenselkä, western Finland. – *Acta Univ. Ouluensis Ser. A Sci. Rerum Nat. Biol.* 118: 1-84.
- Korpimäki, E. (1984). Population dynamics of birds of prey in relation to fluctuations in small mammal populations in western Finland. – *Ann. Zool. Fennici* 21: 287-293.
- Korpimäki, E. (1985a). Rapid tracking of microtine populations by their avian predators: possible evidence for stabilizing predation. – *Oikos* 45: 281-284.
- Korpimäki, E. (1985b). Prey choice strategies of the Kestrel (*Falco tinnunculus*) in relation to available small mammals and other Finnish birds of prey. – *Ann. Zool. Fenn.* 22: 91-104.
- Korpimäki, E. (1986). Gradients in population fluctuations of Tengmalm's owl *Aegolius funereus* in Europe. – *Oecologia* 69: 195-201.
- Korpimäki, E. (1988). Diet of breeding Tengmalm's *Aegolius funereus*: long-term changes and year-to-year variation under cyclic food conditions. – *Ornis Fennica* 65: 21-30.
- Korpimäki, E. (1993). Regulation of multiannual vole cycles by density-dependent avian and mammalian predation. – *Oikos* 66: 359-363.
- Korpimäki, E. (1994). Rapid or delayed tracking of multi-annual vole cycles by avian predators? – *J. Anim. Ecol.* 63: 619-628.
- Korpimäki, E. & Krebs, C. J. (1996). Predation and population Cycles of Small Mammals. A reassessment of the predation hypothesis. – *BioScience* 46: 754-763.
- Korpimäki, E., Lagerström, M. & Saurola, P. (1987). Field evidence for nomadism in Tengmalm's owl *Aegolius funereus*. – *Ornis Scandinavica* 18: 1-4.

- Korpimäki, E. & Norrdahl, K. (1989). Predation of Tengmalm's owls: numerical responses, functional responses and dampening impact on population fluctuations of voles. – *Oikos* 54: 154-164.
- Korpimäki, E. & Norrdahl, K. (1991). Numerical and functional responses of kestrels, short-eared owls, and long-eared owls to vole densities. – *Ecology* 72: 814-826.
- Kotler, B. P. (1984). Risk of predation and the structure of desert rodent communities. – *Ecology* 65: 689-701.
- Krebs, C. J. (1964). The lemming cycle at Baker Lake, Northwest Territories, during 1959-62. – *Arct. Inst. N. Am. Techn. Pap.* 15: 1-104.
- Krebs, C. J. & Myers, J. H. (1974). Population cycles in small mammals. – *Adv. Ecol. Res.* 8: 267-399.
- Krebs, C. J. (1996). Population cycles revisited. – *J. Mammal.* 77: 8-24.
- Krebs, C. J., Boutin, S., & Boonstra, R. (2001). *Ecosystem dynamics of the boreal forest*. – Oxford, Oxford University Press, pp.
- Kuno, E. (1987). Principles of predator-prey interaction in theoretical, experimental, and natural population systems. – *Adv. Ecol. Res.* 16: 249-337.
- Lagerström, M. & Häkkinen, I. (1978). Uneven sex ratio of voles in the food of *Aegolius funereus* and *Strix aluco*. – *Ornis Fenn.* 55: 149-153.
- Lidicker, W. (1988). Solving the enigma of microtine 'cycles'. – *J. Mammal.* 69: 225-235.
- Lima, S. L. & Bednekoff, P. A. (1999). Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. – *Am. Nat.* 153(6): 649-659.
- Lindström, J., Ranta, E., Kokko, H., Lundberg, P., & Kaitala, V. (2001). From arctic lemmings to adaptive dynamics: Charles Elton's legacy in population ecology. – *Biol. Rev.* 76: 129-158.
- Löfgren, O., Hörnfeldt, B. & Carlsson, B. G. (1986). Site tenacity and nomadism in Tengmalm's owl (*Aegolius funereus*) in relation to cyclic food production. – *Oecologia* 69: 321-326.
- Longland, W. S. & Jenkins, S. H. (1987). Sex and age affect vulnerability of desert rodents to owl predation. – *J. Mamm.* 68: 746-754.
- Loppenthin, B. (1943). Systematic and biologic notes on the long-tailed skua *Stercorarius longicaudus* Vieill.. – *Medd. Gron.* 131: 1-26.
- Lundberg, A. (1979). Residency migration and a compromise: adaptations to nest-site scarcity and food specialization in three Fennoscandian owl species. – *Oecologia* 41: 273-281.

- Maher, W. J. (1970a). Ecology of the Long-tailed Jaeger at Lake Hazen, Ellesmere Island. – *Arctic* 23: 112-129.
- Maher, W. J. (1970b). The pomarine jaeger as a brown lemming predator in northern Alaska. – *Wilson Bull.* 82: 130-157.
- Maher, W. J. (1974). Ecology of Pomarine, Parasitic, and Long-Tailed Jeagers in Northern Alaska. – *Cooper Ornithological Society, Pacific Coast Avifauna* 37: 1-148..
- Manniche, A. L. V. (1910). The terrestrial mammals and birds of North-East Greenland. Biological observations. – *Medd. Gron.* 45: 1-200.
- Mappes, T., Halonen, M., Suhonen, J. & Ylönen, H. (1993). Selective avian predation on a population of the field vole, *Microtus agrestis*: greater vulnerability of males and subordinates. – *Ethol. Ecol. Evol.* 5: 519-527.
- Marti, C. D. & Hogue, J. C. (1979). Selection of prey size in screech owls. – *Auk* 96: 319-327.
- May, R. M. (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*. – Princeton, Princeton University Press.
- May, R. M. (1981). *Theoretical ecology: principles and applications* (second edition). – Blackwell, Oxford.
- Maynard Smith, J. (1974). *Models in ecology*. – Cambridge University Press.
- Meltofte, H., Elander, M., & Hjort, C. (1981). Ornithological observations in Northeast Greenland between 74° 30' and 76° 00' N. lat. 1976. – *Medd. Gron., Bioscience* 3: 1-53.
- Metzgar, L. H. (1967). An experimental comparison of screech owl predation on resident and transient white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). – *J. Mammal.* 48: 387-391.
- Morse, D. H. (1980). *Behavioral mechanisms in ecology*. – Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Murdoch, W. W. & Oaten, A. (1975). Predation and population stability. – *Adv. Ecol. Res.* 9: 2-131.
- Myllymäki, A., Paasikallio, A. & Häkkinen, U. (1971). Analysis of a “standard trapping” of *Microtus agrestis* (L.) with triple isotope marking outside the quadrat. – *Ann. Zool. Fenn.* 8: 22-34.
- Normann, A. S., Eifler, M. A., Gruenhagen, N. G. & Davelos, A. L. (1993). Differential effectiveness of standard and long shermann livetraps in capturing small mammals. – *J. Mammal.* 74: 151-161.
- Norrdahl, K. (1995). Population cycles in northern small mammals. – *Biol. Rev.* 70: 621-637.
- Norrdahl, K. & Korpimäki, E. (2002). Seasonal changes in the numerical responses of predators to cyclic vole populations. – *Ecography* 25: 428-438.

- Nuna-Tek (1989). *Klima Jameson Land*. – Copenhagen, Sektion for Hydrotekniske Undersogelser, Vol. 1 & 2. 123 pp.
- Oksanen, T., Oksanen, L., Schneider, M. & Aunapuu, M. (2001). Regulation, cycles and stability in northern carnivore-herbivore systems: back to first principles. – *Oikos* 94: 101-117.
- Pearson, O. (1966). The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance. – *J. Anim. Ecol.* 35: 217-233.
- Pearson, O. (1971). Additional measurements of the impact of the carnivores on Californian voles (*Microtus californicus*). – *J. Mammal.* 52: 41-49.
- Pedersen, A. (1930). Fortgesetzte Beiträge zur Kenntnis der Säugetier- und Vogelfauna der Ostküste Grönlands. – *Medd. Gron.* 77: 426-501.
- Pedersen, A. (1942). Säugetiere und Vögel. – *Medd. Gron.* 128 (2): 1-106.
- Pedersen, A. (1959). *Der Eisfuchs*. – Wittenberg Lutherstadt, Neue Brehm-Bücherei.
- Pitelka, F. A. & Batzli, G. O. (1993). Distribution, abundance and habitat use by lemmings on the north slope of Alaska. - In: Stenseth, N. C. & Ims, R. A. (Eds), *The Biology of Lemmings*. London, Academic Press, pp. 213-236.
- Pitelka, F. A., Tomich, P. Q., & Treichel, G. W. (1955). Ecological relations of jaegers and owls as lemming predators near Barrow, Alaska. – *Ecol. Monog.* 25: 85-117.
- Predavec, M. & Krebs, C. J. (2000). Microhabitat utilisation, home ranges, and movement patterns of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) in the central Canadian Arctic. - *Can. J. Zool.* 78: 1885-1890.
- Pusenius, J. & Viitala, J. (1993). Demography, and regulation of breeding density in the vole *Microtus agrestis*. – *Ann. Zool. Fennici* 30: 133-142.
- Raup, H. M. (1965). The flowering plants and ferns of the Mesters Vig district, Northeast Greenland. – *Medd. Gron.* 166: 1-119.
- Raup, H. M. (1971). The vegetation of the Mesters Vig district, Northeast Greenland: general summary and discussion. – *Medd. Gron.* 194: 1-48.
- Reid, D. G., Krebs, C. J. & Kenney, A. J. (1997). Patterns of predation on noncyclic lemmings. – *Ecol. Monog.* 67: 89-108.
- Ricklefs, R. E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. – *Ecology* 48: 978-983.
- Roberts, M. W. & Wolfe, J. L. (1974). Social influences on susceptibility to predation in cotton rats. – *J. Mamm.* 55: 869-872.

- Rodgers, A. R. & Lewis, M. C. (1986). Diet selection in Arctic lemmings (*Lemmus sibiricus* and *Dicrostonyx groenlandicus*): demography, home range, and habitat use. - *Can. J. Zool.* 64: 2717-2727.
- Rosenberg, D. K., Overton, W. S. & Anthony, R. G. (1995). Estimation of animal abundance when capture probabilities are low and heterogeneous. - *J. Wildl. Manage.* 59: 252-261.
- Rosenzweig, M. L. & MacArthur, R. H. (1963). Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. - *Am. Nat.* 97: 209-223.
- Rudolph, S. G. (1982). Foraging strategies of American kestrels during breeding. - *Ecology* 63: 1268-1276.
- Salomonsen, F. (1969). *The Birds of Greenland*. - Copenhagen, Ejnar Munksgaard, 608 pp.
- Schmidt, N. M. (2000). *Spatiotemporal distribution and habitat use of the collared lemming, Dicrostonyx groenlandicus Traill, in high arctic Northeast Greenland*. MSc thesis. - Aarhus, University of Aarhus, 84 p.
- Schoener, T. W. (1983). Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* 122: 240-285.
- Sih, A., Crowley, P., McPeck, M., Petranka, J. & Strohmeier, K. (1985). Predation, competition and prey communities: a review of field experiments. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 269-311.
- Simmons, R. E., Avery, D. M., & Avery, G. (1991). Biases in diets determined from pellets and remains: correction factors for a mammal and bird eating raptor. - *Raptor Res.* 25: 63-67.
- Sittler, B. (1995). Response of stoat (*Mustela erminea*) to a fluctuating lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) population in North-East Greenland: preliminary results from a long term study. - *Ann. Zool. Fennici* 32: 79-92.
- Sittler, B., Gilg, O. & Berg, T. B. (2000). Low abundance of King eider nests during low lemming years in Northeast Greenland. - *Arctic* 53: 53-60.
- Smith, T. G. (1976). Predation of Ringed Seal pups (*Phoca hispida*) by the Arctic Fox (*Alopex lagopus*). - *Can. J. Zool.* 54: 1610-1616.
- Solomon, M. E. (1949). The natural control of animal populations. - *J. Anim. Ecol.* 18: 1-35.
- Sonerud, G. A. (1986). Effect of snow cover on seasonal changes in diet, habitat, and regional distribution of raptors that prey on small mammals in boreal zones of Fennoscandia. - *Holarctic Ecology* 9: 33-47.
- Sonerud, G.A. (1989). Allocation of prey between self-consumption and transport in two different-sized central place foragers. - *Ornis. Scand.* 20: 69-71.

- Sonerud, G.A. (1992). Functional responses of birds of prey: biases due to the load-size effect in central place foragers. – *Oikos* 63: 223-232.
- Southern, H. N. & Lowe, V. P. (1968). The pattern of distribution of prey and predation in Tawny Owl territories. – *J. Anim. Ecol.* 37: 75-97.
- Stenseth, N. C. (1999). Population cycles in voles and lemmings: density dependence in a stochastic world. – *Oikos* 87: 427-461.
- Stenseth, N. C. & Ims, R. A. (1993a). The history of lemming research: from Nordic Sagas to The Biology of Lemmings. – In: Stenseth, N. C. & Ims, R. A. (eds.), The biology of lemmings. Academic Press, London, pp. 3-34.
- Stenseth, N. C. & Ims, R. A. (1993b). population dynamics of lemmings: temporal and spatial variation – an introduction. – In: Stenseth, N. C. & Ims, R. A. (eds.), The biology of lemmings. Academic Press, London, pp. 61-96.
- Taylor, R. J. (1984). *Predation*. – Chapman & Hall, London.
- Temple, S.A. (1987). Do predators always capture substandard individuals disproportionately from prey populations. – *Ecology* 68: 669-674.
- Trexler, J. C., Mc Culloch, C. E., & Travis, J. (1998). How can the functional response best be determined? – *Oecologia* 76: 206-214.
- Turchin, P. & Hanski, I. (1997). An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. – *Am. Nat.* 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.
- Viitala, J., Korpimäki, E., Palokangas, P. & Koivula, M. (1995). Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light. – *Nature* 373: 425-427.
- Watson, A. (1957). The behaviour, breeding, and food-ecology of the Snowy Owl *Nyctea scandiaca*. – *Ibis* 99: 419-462.
- Wiley, R. H. & Lee, D. S. (1998). Long-tailed Jaeger (*Stercorarius longicaudus*). – In: Poole, A. & Gill, F. (Eds.), *The Birds of North America*, No. 365, Philadelphia, PA., 24 pp.
- Wilson, D. J. (1999). *Effects of predation on the population dynamics of lemmings and on loss of goose nests*. PhD Thesis. – Vancouver, University of British Columbia, pp.

Annexes

Annexe I : résumé de la communication présentée lors du 8th Arctic Biological Forum (2000) à Copenhague (Danemark)

Annexe II : résumé de la communication présentée lors du 27^e Colloque Francophone d'Ornithologie (2002) à Strasbourg (France)

Annexe III : résumé du manuscrit soumis à la revue *Ecological Monographs*