

Introduction

Changements dans l'écosystème arctique

Les écosystèmes de la planète sont en évolution continue, mais récemment le rythme des changements semble s'être accéléré et ceci serait en partie imputable aux changements climatiques (Callaghan 2004, IPCC 2007). On remarque un accroissement des températures au niveau planétaire, particulièrement dans l'Arctique (IPCC 2007, Hannah 2011). Le régime de précipitation aux latitudes élevées devrait aussi subir des changements importants. On s'attend à une augmentation des précipitations sous forme de pluie pour l'hiver, l'automne et le printemps (IPCC 2007). Cette augmentation sera associée à une plus courte période avec présence d'un couvert nival et une diminution de la qualité de celui-ci (Callaghan et al. 2004, Kohler et Aanes 2004, Derksen et Brown 2012; voir section « Écologie hivernale des populations de lemmings et couvert nival » pour une définition de qualité de la neige). Ces altérations abiotiques sont susceptibles de créer des impacts majeurs sur les écosystèmes arctiques (Callaghan et al. 2004, Ims et Fuglei 2005, Ims et al. 2008). Les variations de la qualité du couvert nival vont influencer directement les paramètres démographiques de certaines espèces dans l'Arctique (Courtin et al. 1991, Hörnfeldt 2004, Ims et al. 2008, Kausrud et al. 2008) et perturber les interactions trophiques (Aars et Ims 2002, Callaghan et al. 2004, Mech 2004, Ims et Fuglei 2005). Par exemple, un déclin drastique de certaines populations de caribou (*Rangifer tarandus*) et de bœuf musqué (*Ovibos moschatus*) dû à un couvert nival de mauvaise qualité, notamment par l'entremise de la formation d'une couche de glace au sol, a été documenté (Forchhammer et Boertmann 1993, Miller et Gunn 2003, Kohler et Aanes 2004, Chan et al. 2005). Les changements climatiques prennent de l'ampleur et de telles altérations dans le climat sont susceptibles d'avoir des répercussions sur tous les écosystèmes de l'Arctique. Cependant, nos connaissances face aux impacts potentiels qu'auront ces derniers sur la faune et la flore, surtout en hiver, restent assez limitées.

Cycle de population des micromammifères dans l'Arctique

Dans l'Arctique, les micromammifères et en particulier les lemmings (*Lemmus* spp. et *Dicrostonyx* spp) constituent un maillon important de la chaîne alimentaire. Ils sont parmi

les herbivores les plus abondants des régions nordiques (Gauthier et al. 2004) et sont également la principale proie pour la majorité des prédateurs mammaliens et aviaires (Krebs et al. 2003, Ims et Fuglei 2005). Bien que les rongeurs aient une courte durée de vie, leur potentiel de croissance de population est très élevé car ils atteignent la maturité sexuelle rapidement et peuvent se reproduire plusieurs fois par année (Millar 2001).

Les rongeurs des régions nordiques sont connus pour subir des fluctuations d'abondance interannuelles très importantes (Krebs 1996, Pitelka et Batzli 2007). Ces fluctuations d'abondance sont généralement caractérisées par de très fortes amplitudes entre les pics et les creux, pouvant atteindre un facteur de 100 (Korpimäki et Krebs 1996, Boonstra et al. 1998) et sont souvent régulières avec une périodicité variant de 3 à 5 ans (Krebs 1996, Getz 2006a, Gruyer et al. 2008). Ces deux éléments permettent de qualifier les fluctuations d'abondance des rongeurs de l'Arctique comme étant des cycles de population (Krebs 1996). À l'échelle locale, c'est-à-dire sur un même site dont la superficie peut varier de centaines ou de milliers de km², les différentes espèces de micromammifères auraient tendance à avoir des cycles synchrones (Korpimäki et Krebs 1996, Krebs et al. 2002, Gruyer et al. 2008). Par contre, ces cycles d'abondance peuvent varier dans le temps et l'espace entre les populations d'une même espèce (Reid et al. 1997, Erlinge et al. 1999, Angerbjörn et al. 2001). Il existerait un gradient latitudinal en relation avec le couvert nival où les populations au nord auraient tendance à subir des cycles d'abondance interannuels de plus fortes amplitudes que celles plus au sud (Hansson et Henttonen 1985, Stenseth et Ims 1993b, Hanski et al. 2001, Ims et al. 2008). Depuis deux décennies, on assiste toutefois à la disparition des cycles de petits mammifères dans certaines régions de l'Arctique dont en Scandinavie (Ims et Fuglei 2005, Ims et al. 2008) et au Groenland (Gilg et al. 2009), un phénomène encore mal compris mais où les changements climatiques pourraient jouer un rôle (voir section « Écologie hivernale des populations de lemmings et couvert nival »).

Facteurs pouvant expliquer les cycles d'abondance

Depuis qu'Elton (1924) a décrit les cycles de population chez les petits mammifères, plusieurs scientifiques ont tenté et tentent toujours d'élucider leurs causes. De nombreuses

hypothèses ont été formulées pour expliquer ce phénomène, mais aucun consensus n'a encore été atteint (Stenseth et Ims 1993b, Krebs 1996, Gauthier et al. 2009). Malgré le fait qu'on peut considérer l'écosystème arctique comme simplifié par rapport à ceux des latitudes plus basses, celui-ci demeure difficile à étudier, spécialement en hiver.

Les séries temporelles historiques provenant de Scandinavie et d'Alaska nous démontrent que les cycles d'abondance de lemmings semblent être réguliers depuis longtemps (i.e. plus de 50 ans) (Stenseth 1999, Pitelka et Batzli 2007). Pour que les cycles soient aussi réguliers à long terme, il est peu probable qu'ils soient dus à des effets indépendants de la densité (Krebs 2001), quoique ceux-ci aient sûrement un rôle à jouer dans la fréquence et l'amplitude des cycles (Hörnfeldt 2004). Ces effets environnementaux jouent probablement un rôle dans l'amplification ou l'atténuation des autres facteurs pouvant limiter les populations de lemmings (Stenseth 1999, Ims et Fuglei 2005).

Les facteurs dépendants de la densité qui peuvent limiter les populations de petits mammifères sont soit de nature externe, comme la prédation, ou intrinsèque, comme des changements qualitatifs ou génétiques chez les individus (Krebs 1996, Boonstra et Hochachka 1997). Par contre, quels que soient les facteurs responsables de ces cycles, il semble admis que ces facteurs doivent agir avec délai sur les processus démographiques afin de générer une dynamique cyclique (Stenseth 1999, Krebs 2001, Begon et al. 2006, Gilg et al. 2009, Inchausti et Ginzburg 2009). Certains auteurs ont suggéré que les populations de lemmings pourraient s'autoréguler (Stenseth et al. 1996, Boonstra et Hochachka 1997). Ceci peut être possible si le taux de croissance intrinsèque diminue avec l'augmentation de la densité (Krebs 2001). Cette diminution pourrait s'opérer de plusieurs façons. L'augmentation des interactions sociales pourrait faire augmenter le stress dans la population et engendrer des effets comportementaux, comme l'interférence (Sutherland 1996) ou des effets physiologiques et/ou génétiques qui pourraient avoir des répercussions à long terme sur les individus (Krebs 1996, Sinclair et al. 2003). Pour l'instant, les preuves empiriques que les lemmings sont limités par des facteurs intrinsèques sont relativement minces (Boonstra et al. 1998, Stenseth 1999) quoique le rôle des effets maternels dans la dynamique cyclique de plusieurs espèces aurait pu être sous-estimé (Inchausti et Ginzburg

2009). Les parasites peuvent également avoir une forte influence sur la dynamique de populations animales, notamment chez les Tétrahydridés (Cattadori et al. 2005, Holmstad et al. 2005). Malheureusement, pratiquement aucune information n'existe sur l'effet des parasites sur les populations des micromammifères de l'Arctique (voir Pedersen et Greives 2008 pour un exemple en zone tempérée).

En ce moment, deux hypothèses jouissent d'un plus grand support, celle où les cycles de petits mammifères nordiques seraient dus aux interactions prédateurs-proies, donc à un contrôle par le haut du réseau trophique (Korpimäki et Krebs 1996, Reid et al. 1997, Angerbjörn et al. 1999, Hanski et al. 2001, Korpimäki et al. 2005, Gilg et al. 2006) et celle où ils seraient plutôt dus aux interactions plantes-herbivores, donc à un contrôle par le bas (Turchin et al. 2000, Turchin et Batzli 2001, Pitelka et Batzli 2007, Oksanen et al. 2008).

Interactions plantes-herbivores et cycles de population

Selon l'hypothèse du contrôle par les ressources ou producteurs primaires (i.e. végétaux), l'abondance des herbivores serait déterminée par l'abondance et la disponibilité des ressources alimentaires (Polis et Strong 1996, Polis 1999). Dans l'Arctique, où la productivité primaire est faible (Gauthier et al. 1996), cette interaction plante/herbivore devrait, selon cette hypothèse, être dominante dans le contrôle de la dynamique des populations d'herbivores (Pitelka et Batzli 2007, Oksanen et al. 2008). Les lemmings sont sélectifs dans leur choix de nourriture et s'alimentent de plantes à faible valeur digestive (Batzli et Cole 1979, Batzli et Jung 1980, Hickie et al. 1982, Negus et Berger 1998), ce qui les obligent à rechercher de la nourriture continuellement pour survivre (Searle et al. 2006) et pour se reproduire. Les ressources peuvent devenir limitantes lorsque le nombre de lemmings dépasse la capacité de support de leurs milieux. Certains chercheurs ont des raisons de suspecter que la population déclinerait par épuisement des ressources et que ceci serait suffisant pour générer les cycles de population (Moen et al. 1993, Moen et Oksanen 1998, Huitu et al. 2003, Pitelka et Batzli 2007, Olofsson et al. 2012). Notamment, dans les montagnes de Finlande, des signes de broutement sévère par le lemming de Norvège (*Lemmus lemmus*) ont été détectés lors d'une année de pic modéré, suggérant que les

ressources alimentaires pourraient limiter les populations de lemming (Virtanen et al. 2002).

Il a aussi été suggéré que le manque d'accessibilité à la nourriture durant la saison hivernale puisse entraîner un déclin des populations (Korslund et Steen 2006). Toutefois, cette dernière hypothèse, qui n'implique pas nécessairement un épuisement des ressources, peut être difficile à vérifier car son effet serait modulé par un facteur externe, le climat. Une autre hypothèse alternative pour expliquer le cycle via le contrôle par les ressources est que la qualité nutritive des plantes soit réduite (Seldal et al. 1994, Pitelka et Batzli 2007) et entraîne par conséquent une réduction de la survie ou du taux de reproduction chez les lemmings. En présence de broutement intense, les plantes peuvent augmenter leur défense chimique en générant une plus grande quantité de composés secondaires (phénols ou autres) ce qui diminuerait leur palatabilité et leur digestibilité (Clausen et al. 1989). Par contre, aucune relation n'a encore été établie entre la diminution de la qualité des ressources alimentaires et la baisse de densité durant la phase de déclin du cycle (Jonasson et al. 1986, Getz et al. 2006b).

Interactions prédateurs-proies et cycles de population

La deuxième hypothèse, selon laquelle les populations d'herbivores sont régulées par les prédateurs, semble être mieux supportée pour expliquer les cycles d'abondance des lemmings. De nombreuses études ont mis en cause l'effet de la prédation comme initiateur du cycle des lemmings (Korpimäki et Krebs 1996, Reid et al. 1997, Angerbjörn et al. 1999, Wilson et al. 1999, Hanski et al. 2001, Gilg et al. 2003, Korpimäki et al. 2005). La capacité de reproduction des lemmings est tellement élevée (taux de croissance potentiel maximal étant estimé à 2.44% par jour; Stenseth et Ims 1993a) que la prédation par les spécialistes résidents (i.e. les mustélidés) semble être insuffisante à elle seule pour contrôler le cycle (Angerbjörn et al. 1999, Hanski et al. 2001). Il est donc nécessaire, pour amorcer la phase de déclin du cycle durant l'été, que la pression de prédation exercée provienne de plusieurs espèces de prédateurs en plus de l'hermine (*Mustela erminea*), notamment le renard arctique (*Vulpes lagopus*) et plusieurs espèces de rapaces (Korpimäki et al. 2005). Cette

pression excèderait alors le taux de recrutement des lemmings et contribuerait à faire diminuer l'abondance tout au long de la saison estivale (Reid et al. 1995, Gilg 2002, Gilg et al. 2006).

Étant le seul prédateur pouvant avoir facilement accès aux lemmings dans leurs tunnels durant l'hiver (Bjørnstad et al. 1995, Sittler 1995, Krebs et al. 2003, King et Powell 2007), l'hermine jouerait un rôle clé dans le cycle d'abondance en maintenant les populations de lemmings à basse densité après que les prédateurs aviaires aient quitté pour l'hiver (Hanski et al. 2001, Gilg et al. 2006, Gilg et al. 2009). L'hermine, avec des portées moyennes de 8 à 10 jeunes, a un fort potentiel reproductif (King et Powell 2007) et elle répondrait numériquement de façon décalée à l'augmentation d'abondance des lemmings (Sittler 1995, Klemola et al. 1999, Gilg et al. 2006). Elle aurait également une forte réponse fonctionnelle puisqu'en présence de hautes densités de proies elle augmenterait de façon disproportionnée son taux de capture afin de se faire des réserves de nourriture en prévision d'un déclin de population de sa proie (Jędrzejewska et Jędrzejewski 1989, King et Powell 2007).

L'hermine serait aussi susceptible d'inhiber indirectement la reproduction chez les rongeurs en engendrant un niveau de stress élevé. À haute densité de prédateurs, les rongeurs limiteraient leurs activités afin de mieux échapper à la prédation (Henttonen et al. 1987, King et Powell 2007). Chez le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*), l'élévation du stress due à de fortes densités de prédateurs peut se propager aux jeunes via des effets maternels et inhiber la reproduction sur plus d'une génération, accentuant ainsi l'impact des prédateurs (Sinclair et al. 2003). Certains chercheurs ont également observé que les hermines sélectionneraient comme proies les femelles allaitantes et les nids avec des jeunes (Sittler 1995), probablement parce que ceux-ci sont moins mobiles et donc plus facilement repérables à l'odorat, ce qui amplifierait leur impact. L'hermine pourrait donc maintenir à basse densité les populations de lemmings durant les années suivant le pic jusqu'au déclin de leur propre population (Hanski et al. 2001, Gilg et al. 2006) dû au manque éventuel de nourriture.

La faible abondance de prédateurs aviaires comme le harfang des neiges (*Bubo scandiaca*) et le labbe à longue queue (*Stercorarius longicaudus*) durant la saison hivernale jouerait aussi un rôle dans les cycles d'abondance des micromammifères (Hanski et al. 2001). Une faible pression de prédation hivernale sur les petits mammifères suite à la diminution des populations d'hermines lors du creux permettrait d'amorcer la remontée de leur nombre. Un exemple de la situation inverse nous est livré à Pearce Point (TN) où les lemmings variables (*Dicrostonyx groenlandicus*) ne sont pas cycliques probablement parce que les populations de prédateurs peuvent se maintenir durant toute l'année à l'aide de proies alternatives (Reid et al. 1997).

Habitats utilisés par les lemmings et compétition

Dans l'Arctique canadien, deux espèces de lemmings se côtoient habituellement, le lemming brun (*Lemmus trimucronatus*) et le variable (Jarrell et Fredga 1993). Lorsque les deux espèces coexistent, le lemming brun montre habituellement de fortes fluctuations d'abondance, tandis que celles du variable sont beaucoup plus modérées (Batzli et al. 1983, Negus et Berger 1998, Gruyer et al. 2008).

Les deux espèces démontrent une certaine ségrégation au niveau de l'habitat durant l'été. Les lemmings bruns préféreraient des habitats plus humides que les variables (MacLean et al. 1974, Batzli et al. 1983), mais il est possible que ces derniers soient partiellement exclus de ces habitats par les lemmings bruns plus compétitifs (voir plus bas). En effet, l'utilisation de l'habitat par les lemmings variables semble plus limitée lors des années de pic d'abondance de lemmings bruns comparée aux années de creux de cette espèce. La différence majeure dans leur utilisation de l'habitat proviendrait toutefois de leurs préférences alimentaires (Batzli 1993, Rodgers et Lewis 1985). Les lemmings bruns préféreraient les monocotylédones et les lemmings variables les dicotylédones (Rodgers et Lewis 1985), mais une étude récente à l'Île Bylot montre cependant que les deux espèces peuvent s'alimenter en grande partie de Salicaceae, une dicotylédone abondante dans l'Arctique canadien (E. Soininen et G. Gauthier, communication personnelle). En hiver, les deux espèces de lemmings partageraient néanmoins les mêmes habitats, principalement les

milieux mésiques et le long des ravins formés par les cours d'eau (Duchesne et al. 2011b). Au printemps, les lemmings bruns passeraient d'habitats plus élevés et plus secs, à des habitats plus humides et plus bas après les inondations causées par la fonte de la neige (Batzli et al. 1983, Pitelka et Batzli 1993).

La compétition entre les espèces sympatriques de lemmings semble davantage se manifester au niveau de l'espace plutôt que des ressources alimentaires (Hansson et Henttonen 1985, Morris et al. 2000), la compétition serait donc sous forme d'interférence (Morris et al. 2000). En effet, les expériences de Morris et al. (2000) montrent que la sélection de l'habitat par le lemming brun en été (i.e. préférence pour les milieux humides) ne serait pas influencée par la densité de lemming variable, tandis que celle du lemming variable, qui tend à se distribuer dans tous les habitats à faible densité de brun, serait influencée par la densité de *Lemmus*. Ces résultats supportent l'hypothèse que le lemming brun pourrait exclure le variable de son habitat préféré par interférence.

Il est aussi possible que la prédation et la compétition interspécifique interagissent ensemble. Chez les rongeurs, l'espèce compétitivement dominante (habituellement la plus grosse) est souvent plus vulnérable à la prédation ou préférée par les prédateurs, comme c'est le cas pour plusieurs espèces de campagnols en Scandinavie (Hanski et Henttonen 1996). Toutefois, chez les lemmings, la situation inverse semble prévaloir car les lemmings variables (i.e. l'espèce potentiellement dominée) subissent apparemment des taux de prédation plus élevés que les bruns, même en période de forte abondance de lemmings bruns (Duchesne et al. 2011b, Therrien 2012). Quelle que soit la raison, il semble établi que les lemmings variables subissent une plus forte pression de prédation que les lemmings bruns en tout temps.

Écologie hivernale des populations de lemmings et couvert nival

Les lemmings sont actifs tout l'hiver et ils sont mieux adaptés aux conditions hivernales de l'Arctique que les autres espèces de rongeurs (Stenseth et Ims 1993a). Ceci est particulièrement vrai pour le lemming variable qui montre des adaptations physiologiques

plus marquées comme une grande résistance aux chocs hypothermiques (Batzli et al. 1983, Malcolm et Brooks 1993, Stenseth et Ims 1993c). Pendant la période hivernale, qui peut durer jusqu'à 9 mois aux hautes latitudes, les lemmings sont confinés sous le couvert nival où les effets du froid et possiblement de la prédation sont moins ressentis (Gilg et al. 2006, Korslund et Steen 2006, Kausrud et al. 2008, Duchesne et al. 2011b). Les lemmings ont aussi la capacité de se reproduire sous la neige durant l'hiver (Millar 2001, Stenseth et Ims 1993b). La majorité des informations sur la période hivernale nous provient des nids d'hiver construits par les lemmings (MacLean et al. 1974, Sittler 1995, Duchesne et al. 2011b) afin de mieux s'isoler des températures très froides et sauver de l'énergie (Casey 1981). La sélection du site pour l'emplacement des nids d'hiver semble être grandement influencée par la topographie, avec une préférence marquée pour les dépressions et les endroits où la neige est plus épaisse (Sittler 1995, Duchesne et al. 2011b, Reid et al. 2012). MacLean et al. (1974) ont observé que les nids les plus gros et les mieux isolés étaient ceux où il y avait de la reproduction et que les nids plus petits n'abritaient que des adultes, probablement des mâles ou des femelles non reproductrices.

Une conséquence de leur fort potentiel de reproduction en hiver combiné avec un taux de prédation relativement faible serait que les densités les plus hautes sont atteintes à la fin de la saison hivernale (Henttonen et Kaikusalo 1993, Gilg et al. 2002, Ims et Fuglei 2005, Getz et al. 2006a). Au contraire, la forte pression de prédation subie après la disparition du couvert nival causerait le plus souvent une chute de population estivale (Stenseth et Ims 1993b, Gilg et al. 2006). Le couvert nival pourrait donc être un facteur ayant une grande influence sur la démographie des lemmings (Ims et Fuglei 2005, Kausrud et al. 2008). Les variations des caractéristiques du couvert nival peuvent affecter la qualité et la sélection de l'habitat hivernal (Reid et al. 2012), qui à son tour peut influencer la survie, spécialement celle des jeunes nés durant l'hiver, et possiblement aussi la reproduction (Yoccoz et Ims 1999, Aars et Ims 2002). Le couvert nival peut également affecter la démographie en réduisant la disponibilité de la nourriture, notamment lorsqu'une couche de glace se forme au sol ou en limitant l'accès aux prédateurs (Ims et Fuglei 2005, Kausrud et al. 2008, Gilg et al. 2009, Duchesne et al. 2011b). Plusieurs considèrent d'ailleurs qu'un couvert nival de qualité est une condition essentielle pour avoir une explosion de population menant à un pic

d'abondance de lemmings (MacLean et al. 1974, Aars et Ims 2002, Korslund et Steen 2006, Ims et al. 2008, Kausrud et al. 2008).

Pour être considéré de bonne qualité, pour un micromammifère, un couvert de neige devrait posséder certaines caractéristiques. Premièrement il devrait permettre la formation d'une couche de neige de faible densité ainsi qu'un espace sous-nival à sa base, qui faciliterait le fouissage ainsi que la circulation d'air et permettrait assez d'espace pour que les micromammifères l'habitent et s'y nourrissent (McKay et Adam 1981, Marchand 1996, Sanecki et al. 2006). Deuxièmement, il devrait isoler les micromammifères des variations extrêmes des températures externes et des événements météorologiques les plus froids (Pomeroy et Brun 2001, Duchesne et al. 2011b, Reid et al. 2012). Troisièmement, il devrait empêcher la formation de glace au sol dû aux pluies hivernales et aux épisodes de gel et dégel (Korslund et Steen 2006). Quatrièmement, il devrait persister assez longtemps pour que les effets positifs mentionnés plus haut soient ressentis tout au long de la saison froide.

En dépit du rôle clé que pourrait jouer la période hivernale et son couvert nival dans la dynamique des populations de lemmings, elle demeure très peu étudiée comparée à la courte période estivale. La survie des petits mammifères pourrait être grandement affectée par le climat lors des périodes précédant l'établissement d'une couche de neige permanente, surtout si celle-ci tarde à s'installer à l'automne, puisqu'ils ne sont ni isolés des températures extrêmes ni protégés des prédateurs (Courtin et al. 1991, Ims et al. 2008). Au printemps, une fonte de neige accélérée pourrait aussi augmenter les risques d'inondation dans les tunnels et ainsi avoir des répercussions négatives sur la survie et la reproduction (Courtin et al. 1991).

Plusieurs ont suggéré qu'un couvert nival de mauvaise qualité dû au réchauffement climatique pourrait être la cause de la perte de cyclicité rapportée plus haut chez certaines populations nordiques (Aars et Ims 2002, Hörnfeldt et al. 2005, Ims et al. 2008, Gilg et al. 2009). En particulier, les épisodes de pluie hivernale ou verglaçante ainsi que l'alternance de périodes de gel et dégel durant l'hiver pourraient avoir des conséquences néfastes sur les populations de lemmings en entraînant l'effondrement de l'espace sous-nival (Callaghan et

al. 2004) et en diminuant la qualité du couvert nival (Aars et Ims 2002, Korslund et Steen 2006). La compaction et la cristallisation de la neige dues aux phénomènes mentionnés précédemment réduiraient en effet la capacité isolante de celle-ci (Pomeroy et Brun 2001) et la diminution de l'épaisseur du couvert nival rapprocheraient les températures de l'espace sous-nival de celles de l'extérieur (Taylor et Buskirk 1996). Ces phénomènes climatiques stimuleraient également la formation de glace au sol ce qui limiterait l'accessibilité aux ressources alimentaires en encapsulant les plantes dans la glace (Forchhammer et Boertmann 1993, Kohler et Aanes 2004, Korslund et Steen 2006, Stien et al. 2012).

Le modèle d'étude : les lemmings à l'île Bylot

L'île Bylot au Nunavut constitue un écosystème terrestre arctique relativement complexe où une large communauté de prédateurs et de proies interagissent entre eux (Gauthier et al. 2004, 2011). Sur ce site, deux espèces de lemmings sont sympatriques, le brun et le variable (Gruyer et al. 2008; Fig. 1.1). Les deux espèces sont caractérisées par des cycles interannuels d'une périodicité de trois ou quatre ans (Stenseth et Ims 1993b, Gruyer et al. 2008) et leurs abondances varient généralement en synchronie (Krebs et al. 2002, Gruyer et al. 2008). À l'île Bylot, le cycle des lemmings bruns est représenté par des variations d'abondance de très forte amplitude (>40 fois) et celui des lemmings variables par des variations de faible amplitude (~4 fois; Gruyer et al. 2008). En 2004-2005, Gruyer et al. (2010) a rapporté des densités estivales moyennes relativement faibles de 0,5 à 2,4 individus/ha pour le brun et 0,4 à 0,5 individus/ha pour le variable à l'île Bylot. Toutefois, le suivi à long terme à ce site a depuis montré que les densités pouvaient atteindre 20 individus/ha ou plus pour le brun lors de pics d'abondance (Krebs et al. 2012). Ces données sont comparables avec celles obtenues à Atkasook en Alaska, où le lemming brun et le variable sont présents et à Pearce Point aux Territoires du Nord-Ouest où l'on retrouve seulement le lemming variable (Batzli et Jung 1980, Krebs et al. 1995, Reid et al. 1995). Au Groenland, où seulement le lemming variable est aussi présent, les densités sont également comparables (de < 0,1 individus/ha à ~12 individus/ha; Gilg 2002, Gilg et al. 2006). Des densités beaucoup plus élevées durant les années de pic ont par contre été

observées à Barrow en Alaska pour le lemming brun (>100 individus/ha; Pitelka et Batzli 2007). La comparaison des densités entre les sites d'étude est toutefois très difficile à faire à cause de différences dans les méthodes d'estimation et le choix des sites pour mesurer l'abondance.

Une grande diversité de prédateurs aviaires (rapaces, labbes, goélands) et mammaliens (renards, hermines) consomment les lemmings à l'Île Bylot et certains prédateurs spécialistes comme l'hermine (Fig. 1.2), le harfang des neiges et la buse pattue s'en alimentent presque exclusivement (Gauthier et al. 2011, Gilg et al. 2006, Therrien 2012). L'abondance annuelle des prédateurs spécialistes est grandement influencée par les fluctuations d'abondance de ces rongeurs (Gauthier et al. 2004, Gilg et al. 2006, Therrien 2012, Legagneux et al. 2012). Parmi les prédateurs généralistes (i.e. qui s'alimentent de proies alternatives en faible abondance de lemming), le renard arctique (Fig. 1.3), qui réside à l'année dans l'Arctique, semblerait être le plus affecté par le cycle des lemmings et répondrait numériquement de façon instantanée aux fluctuations d'abondance (Gauthier et al. 2004, Tarroux et al. 2012). Pour les prédateurs généralistes, les œufs et les jeunes de la grande oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*), un herbivore qui se reproduit en abondance sur ce site en été, sont aussi une proie importante, surtout durant les années de creux de lemmings (Bêty et al. 2002, Gauthier et al. 2004).

Présentement, pour l'île Bylot, on possède peu d'information sur les effets du climat sur les populations de lemmings, sur la prédation par l'hermine et par le renard arctique lorsque le couvert nival est présent et sur l'utilisation de l'habitat et des ressources alimentaires durant cette période.

Objectifs de la thèse

La littérature sur les populations cycliques de petits mammifères est extrêmement vaste et plusieurs générations de scientifiques les ont étudiées (Krebs 1996). Cependant, le jour où un chercheur élucidera complètement le phénomène de cyclicité chez ces rongeurs semble encore loin et représente un Saint Graal de l'écologie. De plus, l'hiver, considéré comme

une période importante pour les rongeurs de l'arctique, reste un trou noir de connaissances et c'est pourquoi, pour faire suite aux travaux de Duchesne et al. (2011a, b), mon projet s'intéresse principalement à l'écologie hivernale des lemmings.

L'objectif principal de cette thèse est d'évaluer le rôle du couvert nival, de la prédation par l'hermine et le renard arctique et des ressources alimentaires pendant la période hivernale sur le cycle d'abondance et les paramètres démographiques des lemmings bruns et variables à l'île Bylot. Plus spécifiquement, mon projet vise à évaluer 1) les effets de l'augmentation expérimentale de l'épaisseur du couvert nival sur les paramètres démographiques des petits mammifères de l'arctique, 2) l'effet de la qualité et de la persistance de la neige sur l'amplitude et la fréquence du cycle des lemmings, 3) l'impact du broutement par les lemmings sur la végétation pendant la période hivernale, 4) l'effet de l'épaisseur et de la dureté de la neige sur la prédation par l'hermine et le renard, ainsi que 5) la pression de prédation exercée par l'hermine pendant les périodes hivernales et estivales sur les deux espèces de lemmings. Un sixième objectif, qui consistait à déterminer les patrons de déplacement et d'utilisation de l'habitat des lemmings durant la période critique de fonte de la neige au printemps, n'a pas pu être réalisé mais a quand même permis l'évaluation d'une technique de trappage des lemmings sous la neige. Les résultats obtenus lors de cette thèse permettent de mieux comprendre l'écologie hivernale des lemmings et d'améliorer nos connaissances sur les mécanismes derrière le fonctionnement des cycles d'abondance des micromammifères.

Organisation de la thèse

Le premier chapitre évalue les effets de l'augmentation expérimentale du couvert de neige sur divers paramètres démographiques des lemmings et campagnols (*Microtus oeconomus*), ainsi que sur la prédation par l'hermine et la petite belette (*Mustela nivalis*). Testée sur trois sites différents de l'Arctique canadien et donc le fruit d'immenses efforts sur le terrain et d'une collaboration entre plusieurs chercheurs, cette étude est la première à répondre aux questions relatives à l'effet direct de la neige sur la démographie à l'aide d'un dispositif expérimental. Un premier volet de cette expérience s'adressant à la sélection de l'habitat a

aussi fait l'objet d'un article publié dans *Oecologia* et dont je suis co-auteur, (voir Reid et al. 2012).

Le deuxième chapitre évalue quant à lui l'effet de la qualité et de la persistance de la neige sur les amplitudes et la fréquence du cycle du lemming brun. Très peu d'études ont tenté d'expliquer les effets qu'ont les différentes caractéristiques de la neige sur les fluctuations d'abondance des petits mammifères. Contrairement à d'autres études qui ont intégré directement des paramètres climatiques dans des équations permettant de modéliser le cycle et qui tentaient donc d'expliquer directement les mécanismes générant le cycle, j'ai plutôt simulé des cycles d'abondance pour voir ensuite comment divers paramètres reliés à la neige pouvaient expliquer la différence entre les cycles simulés et observés. J'ai pu ainsi vérifier directement quels sont les effets du couvert nival sur le cycle, sans tenter d'expliquer les causes de celui-ci.

Le troisième chapitre est une note où j'évalue une technique de trappage de petits mammifères sous la neige. Communiquer les échecs, autant que les succès est une phase critique pour améliorer les techniques utilisées en écologie, spécialement lorsque des données empiriques permettent d'expliquer les causes possibles de l'échec. Ceci devient particulièrement important quand des investissements significatifs en temps, comme dans notre cas, et financiers sont déployés.

Le quatrième chapitre aborde une question relative à l'hypothèse du contrôle par le bas. Dans ce chapitre, j'évalue un des prérequis pour cette hypothèse, soit que lors de la saison froide, lorsque les plantes ont cessé de croître, on devrait détecter un impact significatif des lemmings sur la végétation. L'expérience a été menée dans les habitats hivernaux préférés des lemmings, les combes à neige en bordure de ravins et en milieu mésique, donc aux endroits où l'impact sur la végétation devrait être maximal.

Le cinquième chapitre traite de l'effet de la neige sur la prédation sur les lemmings par l'hermine et le renard arctique. Beaucoup d'études avancent l'hypothèse, trop souvent utilisée de façon spéculative, que la neige a un effet négatif sur la prédation par le renard,

mais pas nécessairement par celle exercée par l'hermine. Pour répondre à cette question, j'évalue donc dans ce chapitre l'effet qu'ont l'épaisseur et la dureté de la neige sur les probabilités de prédation par ces deux prédateurs.

Finalement, le sixième chapitre s'attaque à l'hypothèse du contrôle par le haut. L'hermine est le seul prédateur contraint à rester sur le site lors de l'hiver et est donc potentiellement le seul pouvant maintenir une pression de prédation pendant cette saison, puisque le renard peu quitter la terre ferme pour la banquise (Soper 1944, Chesemore 1968, Tarroux et al. 2010). L'hermine pourrait avoir un rôle critique dans la dynamique du cycle des lemmings. Cependant la prédation exercée par ces prédateurs reste très peu étudiée. Dans ce chapitre, j'évalue les patrons de prédation de ce prédateur sur les populations de lemmings et j'estime, à partir d'observations estivales, la réponse totale potentielle de ce prédateur.

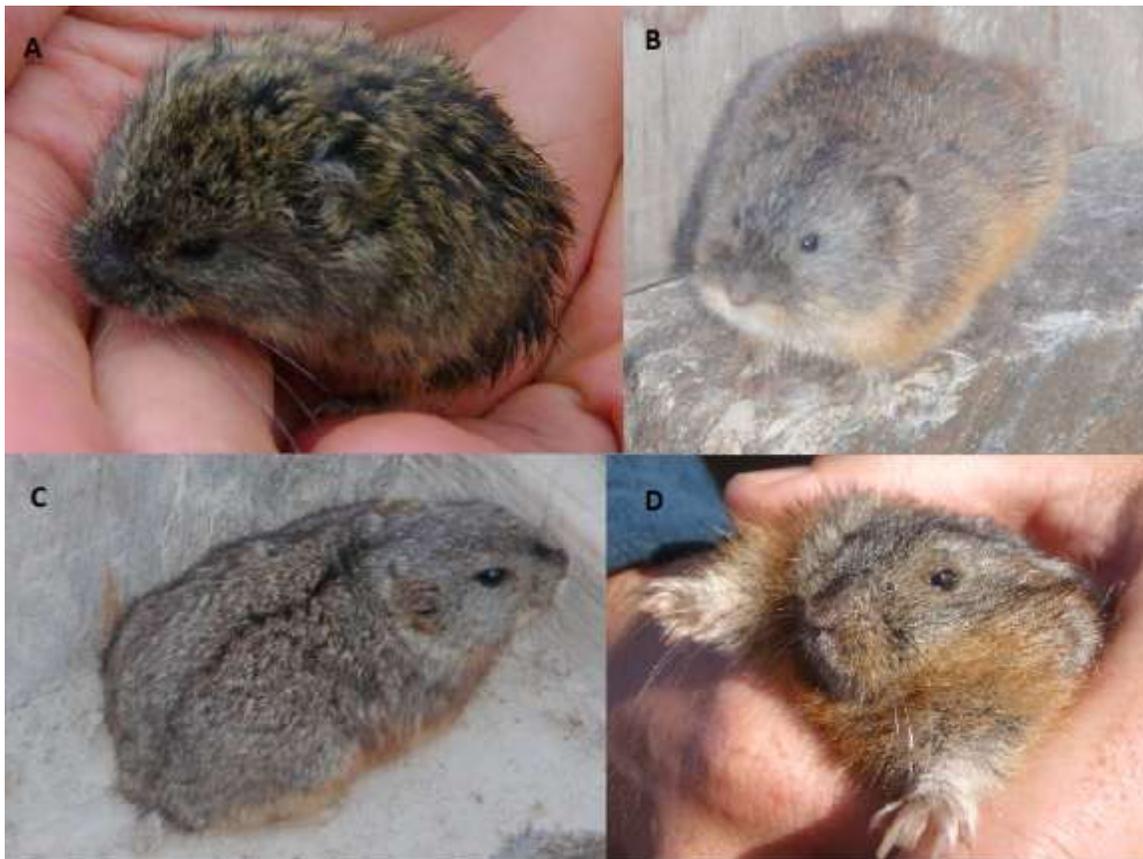


Figure 1. En haut, lemming brun juvénile (A) et adulte (B). En bas, lemming variable. Le dos du lemming brun est brun et celui du variable est gris argenté alors que le ventre est roux chez les deux espèces. La ligne noire sur le dos est caractéristique du variable (C) et ses griffes avants sont très développées (D) comparativement à celles du brun. Photo A prise par Stéphanie Pellerin, photos B, C et D prises par Hugo Mailhot-Couture.



Figure 2. Hermine mâle juvénile en pelage d'été, photographiée près d'une tanière à l'île Bylot en 2010 par Étienne Godin.



Figure 3. Renard arctique adulte en pelage d'été et marqué avec des étiquettes d'oreilles et un émetteur satellite Argos. Photo prise par Meggie Desnoyers.