

Effet de la neige sur la démographie des lemmings

L'Arctique est reconnu pour être un des milieux les plus arides de la planète, spécialement en hiver. Plusieurs sites sont pratiquement inaccessibles au courant de la période hivernale et effectuer des relevés fauniques sur le terrain est encore plus ardu. La difficulté d'étudier les micromammifères de l'Arctique s'en trouve décuplée par rapport aux plus gros organismes, puisqu'ils sont actifs sous la neige, présente sur une période d'environ 8 mois, et sont donc pratiquement invisibles et inaccessibles. Puisque les micromammifères se reproduisent sous la neige (MacLean et al. 1974, Sittler 1995, Duchesne et al. 2011a) et que les plus hautes densités peuvent être atteintes pendant l'hiver (Henttonen et Kaikusalo 1993, Ims et Fuglei 2005, Getz et al. 2006a, Kausrud et al. 2008, Ims et al. 2011), un couvert de neige de qualité a été évoqué comme étant un facteur essentiel pour permettre un pic d'abondance de lemming (MacLean et al. 1974, Aars et Ims 2002, Korslund et Steen 2006, Ims et al. 2008, Kausrud et al. 2008), mais jusqu'à ce jour seules des évidences corrélatives supportaient cette hypothèse (Kausrud et al. 2008, Gilg et al. 2009).

Par l'entremise d'une expérience réalisée à l'aide de clôtures à neige déployées sur trois sites différents dans l'Arctique canadien (île Bylot au Nunavut et île Herschel et Komakuk Beach au Yukon; chapitre 1), nous avons été les premiers à vérifier de façon expérimentale l'hypothèse que l'épaisseur de neige influence les paramètres démographiques de trois espèces de petits mammifères de l'Arctique, soit le lemming brun (*Lemmus trimucronatus*), le lemming variable (*Dicrostonyx groenlandicus*) et le campagnol de la toundra (*Microtus Oeconomus*). Les résultats nous ont montré qu'une forte épaisseur de neige entraînait des températures sous-nivales plus clémentes et favorisait une forte réponse numérique agrégative des lemmings vers les sites de haut enneigement. Contrairement à ce qu'on prédisait, toutefois, un enneigement supérieur n'a pas eu d'influence sur la reproduction, peut-être parce que les gains énergétiques associés à la hausse de température sont insuffisants ou parce que l'accumulation de neige ne s'est pas fait suffisamment tôt durant l'hiver.

J'ai également testé l'effet de la neige (par l'entremise de divers paramètres physiques et temporels) sur les amplitudes et la fréquence du cycle du lemming brun (chapitre 2). En

utilisant des séries temporelles de 17 et 18 ans dans deux milieux différents, j'ai pu tester les effets qu'a le couvert nival sur le cycle. J'ai pu ainsi démontrer, une fois la cyclicité enlevée de mes séries temporelles, que l'épaisseur et la densité de la neige font varier les amplitudes et peuvent même retarder ou accélérer les pics d'abondance. L'épaisseur de neige va augmenter les températures sous-nivales et donc réduire le stress physiologique que vont subir les lemmings pendant l'hiver. Ceci a probablement un effet positif sur la survie des adultes, mais surtout sur celle des jeunes. Bien qu'expérimentalement nous n'avons pas détecté d'effet de l'augmentation de l'épaisseur de neige sur l'intensité de la reproduction (chapitre 1), nous n'avons pas pu mesurer le nombre et la taille des portées, ainsi que la survie des juvéniles aux nids. Également, plus le couvert de neige est épais et plus les couches près de la surface sont vieilles et compactées, moins les chances de compaction des couches de neige près du sol sont grandes, puisque les cristaux de neige comprimés augmentent la résistance du couvert de neige. Les forces appliquées sur le dessus du couvert nival devront alors être de plus en plus grandes pour affecter les couches près du sol (Pomeroy et Brun 2001). Pour circuler sous la neige sans restriction, les lemmings sont dépendants de la densité des couches de neige près du sol. Se déplacer à travers un couvert de neige très dense demanderait nécessairement une plus grande dépense d'énergie et pourrait restreindre ou rendre plus coûteux l'accès aux ressources alimentaires. De plus, contrairement à ce qui se passe au Groenland (Gilg et al. 2009), les variations temporelles dans la persistance de la neige n'ont pas eu d'effet sur le cycle du lemming brun à l'île Bylot et ce malgré la tendance à atteindre l'épaisseur de neige critique pour les lemmings (i.e. 20-30 cm; Pruitt 1970) plus tôt au courant de l'hiver.

Bien que nous ayant procuré des informations intéressantes, l'expérience de la clôture à neige (chapitre 1) nous a aussi montré certaines limites associées aux méthodes utilisées. En plus de nous donner un indice de densité hivernale, les nids d'hiver nous procurent un indice de reproduction par les lemmings ainsi que de prédation par l'hermine. Toutefois, ils ne nous renseignent pas sur la taille de la portée ou leur nombre. Les nids d'hiver procurent une certaine isolation face aux températures extrêmes de l'hiver (Millar 2001), mais nous ne savons pas à quel point ceci est suffisant pour permettre une bonne survie de nouveaux nés (Casey 1981, Chappell 1990) avant la fin de l'hiver. Cependant, aucune observation ne

peut valider ceci pour l'instant. Un autre point critique est relié à la survie des juvéniles et demeure méconnu. Est-ce que les jeunes nés sous un couvert de neige plus épais et donc exposés à des températures sous-nivales plus clémentes ont une meilleure probabilité de survie? En utilisant un enclos similaire à celui de Korslund et Steen (2006) et en installant plusieurs boîtes donnant accès à l'espace sous-nival (Chapitre 3), il serait peut-être possible de déterminer le nombre et les tailles de portées hivernales et surtout à quelle période de l'hiver la reproduction a lieu (début, fin ou tout l'hiver?). En utilisant deux enclos, un avec fort et l'autre avec faible enneigement il serait également possible de comparer les taux de survie des juvéniles. Évidemment, pour mettre en place un tel dispositif, il faut avoir accès au site tout l'hiver, chose possible en Scandinavie, mais difficile à nos sites d'étude dans l'Arctique Canadien. Réaliser une telle expérience serait essentiel pour répondre à de nombreuses suppositions sur lesquelles reposent nos indices obtenus à partir des nids d'hiver.

Les connaissances sur l'hermine sont très limitées dans la toundra et encore plus lors de la période hivernale. Puisque nos résultats sur la prédation étaient incohérents, l'expérience de la clôture à neige nous a révélé peu de choses sur l'effet de la neige sur la prédation par l'hermine. L'échelle spatiale, bien que suffisante pour des rongeurs, n'a peut-être pas été assez grande pour tester nos prédictions sur des mustélidés (chapitre 1). Malheureusement, aucune information n'est disponible sur la taille des domaines vitaux, ni sur les capacités de mouvements des mustélidés en hiver. Pour répondre à ces questions, il faudra attendre que la technologie des colliers émetteurs satellite ou GPS soit assez développée, afin de débiter des suivis semblables aux renards arctiques (*Vulpes lagopus*) (voir Tarroux 2011 pour plus de détails). Également, l'hermine préfère chasser dans les dépressions bordant les cours d'eau, là où l'accumulation de neige est généralement plus élevée. Toutefois, les résultats de mon chapitre 5 suggèrent que les caractéristiques topographiques de l'habitat seraient probablement plus importantes que l'épaisseur de neige en soit ou la densité de lemming lors de la sélection de sites de chasse pour l'hermine. Il est donc possible qu'en ayant installé nos grilles expérimentales d'enneigement dans l'habitat mésique et non dans des habitats naturellement propices à de fortes accumulations de neige, l'hermine n'ait tout simplement pas visité celles-ci.

Obtenir de l'information directe sur ce qui se passe sous la neige peut être assez difficile. Pour mesurer les patrons de déplacement et l'utilisation de l'habitat des lemmings pendant la période de fonte de la neige, nous avons tenté de capturer des lemmings sous la neige. Bien que l'expérience fût un échec, elle nous a révélé que les lemmings quittaient fort probablement les zones de fort enneigement avant le début de la fonte pour des zones de faibles enneigements ou des zones où le sol est déjà exposé (chapitre 3). Ceci nous a permis de comprendre que pour capturer des lemmings sous la neige avec succès, il faut probablement activer les pièges avant que les températures sous-nivales, normalement plus chaudes aux sites de haut enneigement durant l'hiver, deviennent plus froides que les zones de faible enneigement au printemps et maintenir un régime de capture constant durant l'hiver.

Interaction plantes-herbivores

Le débat sur quelle hypothèse (contrôle par le bas ou par le haut) permet d'expliquer le cycle des lemmings fait toujours rage (Oksanen et al. 2008, 2009, Gauthier et al. 2009) et les résultats favorisant l'une ou l'autre hypothèse divergent selon les régions de l'Arctique. Cependant, chaque site d'études a ses propres particularités, notamment en ce qui concerne les communautés animales. À l'Île Bylot, par exemple, aucun grand herbivore n'est présent et malgré la présence d'une importante colonie de la grande oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*), les lemmings demeurent parmi les herbivores les plus importants puisqu'ils sont les seuls à rester pendant l'hiver (Gauthier et al. 2011). J'ai testé un prérequis important de l'hypothèse du contrôle par le bas, soit qu'un impact significatif du broutement des lemmings soit détectable sur leur nourriture pendant l'hiver, la période durant laquelle les ressources alimentaires sont les moins abondantes, et que cet impact se répercute sur la croissance subséquente des plantes pendant l'été (chapitre 4). Au cours des années où l'expérience a eu lieu, le lemming brun a atteint des densités très élevées sur le site durant deux années consécutives. Le lemming variable a aussi atteint de fortes densités, mais seulement sur une année. Les exclos à lemmings que j'ai déployés ont révélé un impact du broutement hivernal relativement faible et seulement sur quelques familles de

plantes et de mousses mangées par les lemmings. De plus, cet impact n'a pas été maintenu et la végétation a récupéré pour atteindre des niveaux semblables aux années précédentes au cours de la saison de croissance. Les résultats issus de cette étude nous révèlent qu'il est peu probable que la dynamique des populations de lemming de l'île Bylot soit contrôlée par leurs ressources alimentaires.

Interaction prédateurs-proies

La neige est un paramètre qui peut potentiellement affecter l'efficacité des prédateurs de lemmings pendant l'hiver comme l'hermine et le renard arctique (chapitre 5). Toutefois, les résultats de mon chapitre 5 ont montré que la neige n'offrait qu'une protection très limitée aux lemmings face à ces deux prédateurs. Le renard, bien que limité par l'épaisseur de neige lorsqu'il tente de prédater des lemmings en sautant, peut changer de technique et aller chercher les lemmings directement dans leur nids d'hiver en creusant, indépendamment de l'épaisseur de celle-ci. De son côté, l'hermine ne semble nullement affectée par l'épaisseur de neige dans son activité de prédation, et pas plus par la densité de proie, ce qui appuie l'idée que l'hermine pourrait se baser davantage sur des caractéristiques topographiques pour sélectionner les endroits où elle chasse en hiver.

Finalement, j'ai tenté d'évaluer au chapitre 6 la réponse numérique de l'hermine face aux fluctuations d'abondance des lemmings, ainsi que les taux de consommation à haute densité de proies. L'index de densité d'hermine pendant l'hiver nous indique une réponse instantanée de l'hermine face aux fluctuations d'abondance des lemmings. Cependant, j'ai soulevé plusieurs problèmes relatifs à l'utilisation des nids d'hiver prédatés comme indice d'abondance ou d'intensité de prédation par l'hermine. En effet, il est difficile d'estimer la densité d'hermine à partir des nids prédatés car on ne sait pas combien de nids peut utiliser une seule hermine, ni la distance des déplacements effectués par une hermine l'hiver. Également, il est pratiquement impossible de déterminer le nombre réel de lemmings tués à partir d'un nid. Une préférence possible pour occuper les nids de variables pose aussi un problème. En effet, est-ce que l'hermine va cibler les nids de lemmings variables pour les occuper ou a-t-elle une véritable préférence pour consommer cette espèce? Bien qu'on ne

puisse pas répondre à cette question à partir des nids d'hiver, les observations estivales semblent nous indiquer qu'il n'y ait pas de préférence pour une des deux espèces de lemmings.

Contrairement à l'index basé sur la densité, l'utilisation de la proportion de nids prédatés nous suggère une réponse décalée par l'hermine face aux fluctuations d'abondance de lemmings. De façon générale, une plus grande proportion de nids prédatés témoigne d'une plus grande pression sur la population de lemming. Même si en nombre absolu un plus petit nombre de lemmings est tué lors de la phase du creux, l'hermine va traquer les proies dont sa survie dépend, et il est probable qu'une plus grande proportion de la population de lemming soit consommée de façon journalière à ce moment. Les autres méthodes utilisées, notamment les boîtes de trappage, nous suggèrent aussi une réponse décalée de l'hermine, mais les résultats proviennent d'un nombre trop restreint d'années pour vraiment être concluants. Également, la réponse reproductive instantanée et le nombre d'adultes observés durant l'été nous permettent de croire que le pic de prédation a peut-être lieu à l'automne ou l'hiver suivant le pic d'abondance de lemming.

Les observations faites sur deux familles d'hermine nous révèlent des taux de consommation extrêmement élevés. Aux plus fortes densités de lemmings, une femelle hermine nourrissant ses jeunes tuerait plus de lemming qu'un couple reproducteur d'harfang des neiges. Parce que l'hermine est un animal furtif et difficile à observer, les taux de prédation par l'hermine ont par le passé été calculés à partir des besoins métaboliques (Gilg et al. 2006, Wilson 1999), mais ceux-ci semblent avoir été grandement sous-estimés puisqu'ils ne prennent pas en compte les proies tuées en surplus (King et Powell 2007).

Malgré un faible jeu de données, la réponse totale que nous avons estimée pour l'hermine montre que ce prédateur pourrait jouer un rôle critique dans la dynamique de population des lemmings en prélevant de façon journalière une forte proportion de leur population. Toutefois, mes données montrent seulement des évidences limitées d'une réponse décalée. Tant qu'une réponse décalée claire de la part du prédateur ne sera pas démontrée, on ne

peut pas exclure que d'autres mécanismes comme les effets maternels (Boonstra et Hochachka 1997, Inchausti et Ginzburg 2009) ou les parasites (Cattadori et al. 2005, Holmstad et al. 2005) puissent jouer un rôle dans le cycle des lemmings. D'ailleurs, bien que ceci reste anecdotique, plusieurs lemmings trouvés morts dans nos pièges à l'été 2011, lors d'un très gros pic d'abondance, étaient fortement parasités, ce qui permet de croire à la possibilité que d'autres mécanismes pourraient agir en synergie avec la prédation pour contrôler les populations de lemmings. Un suivi pour estimer le taux de parasitisme dans la population en fonction des densités ne serait pas nécessairement difficile à réaliser, surtout que le trappage mortel, permettant d'obtenir un indice d'abondance annuel, est encore utilisé à Bylot.

Message final et apport de la thèse

En conclusion, cette thèse a contribué à approfondir nos connaissances sur l'écologie hivernale du lemming et sur celle de l'hermine, jugée comme étant un élément clé dans le cycle des lemmings (Hanski et al. 2001, Gilg et al. 2006). Ma thèse a aussi permis de montrer à quel point nos connaissances sont limitées. En intégrant différentes approches (expérimentale ou modélisation) j'ai pu démontrer l'importance qu'a la neige dans les fluctuations du cycle d'abondance du lemming. Cependant, beaucoup reste encore à faire et à comprendre sur comment les mécanismes affectant les lemmings sous la neige fonctionnent, notamment en ce qui concerne la reproduction hivernale (phénologie, nombre et taille des portées, survie juvénile). Puisque j'ai évalué le couvert de neige pour le site d'étude à partir d'un seul point, une prochaine étape serait de mesurer les conditions d'enneigement à des échelles plus fines tout au long de l'hiver dans les différents habitats utilisés par les lemmings afin de valider mes résultats.

De plus, j'ai ajouté mon grain de sel dans le débat presque centenaire opposant les hypothèses de contrôle par le bas ou par le haut. En me concentrant principalement sur la période hivernale, j'ai testé les effets des ressources alimentaires et de la prédation sur les populations de lemming. Il apparaît peu probable qu'à l'Île Bylot les processus du contrôle par le bas soient à l'origine du cycle des lemmings. Parallèlement, les résultats nous

montrent que la pression combinée des prédateurs mammaliens et aviaires pourrait jouer un rôle majeur dans le cycle des lemmings. Par contre, nous avons seulement trouvé de faibles évidences d'une réponse décalée de l'hermine face aux fluctuations d'abondance des lemmings et plusieurs suppositions sur nos indices de prédation restent à être confirmées avant de pouvoir valider ou invalider que l'hermine joue un rôle clé dans la dynamique de population des lemmings. Augmenter le nombre d'observations comportementales et de suivis télémétriques sur l'hermine, telles que réalisées au chapitre 6, mais pendant toutes les phases du cycle des lemmings apparaît essentiel pour évaluer son rôle. Ceci est réalisable, mais demandera toutefois des efforts considérables sur le terrain.

En étudiant les effets que le couvert de neige a sur les populations de lemming, j'ai constaté à quel point il est difficile de mener des expériences sur l'écologie hivernale. Dans un contexte où les changements climatiques s'accélèrent, et où les événements climatiques extrêmes sont de plus en plus fréquents (Cowie 2007), les difficultés inhérentes à de tels projets croîtront. L'étude de l'écologie hivernale des micromammifères de l'Arctique et de l'hermine recèle de nombreuses avenues prometteuses, mais à la fois risquées. Néanmoins, pour réellement comprendre ce qui se passe sous la neige (et même pendant l'été dans le cas de l'hermine), chaque pièce d'information, aussi minime soit-elle, fait progresser nos connaissances et ouvre de nouvelles avenues. La preuve est que les chapitres 1, 3 et 6 ont contribué à cibler certaines faiblesses de nos approches et nous ont amené à nous questionner sur des suppositions sur lesquelles reposent celles-ci. Par contre nous avons aussi développé de façon inattendue de nouvelles méthodes pour répondre à nos questions, comme l'utilisation de boîte, initialement prévue pour trapper les lemmings sous la neige, pour mesurer les réponses fonctionnelle et numérique de l'hermine.