



HAL
open science

Ecologie hivernale des Lemmings et fluctuations de leurs populations

W.A. Fuller

► **To cite this version:**

W.A. Fuller. Ecologie hivernale des Lemmings et fluctuations de leurs populations. *Revue d'Écologie*, 1967, 2, pp.97-115. hal-03531614

HAL Id: hal-03531614

<https://hal.science/hal-03531614>

Submitted on 18 Jan 2022

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.

ÉCOLOGIE HIVERNALE DES LEMMINGS ET FLUCTUATIONS DE LEURS POPULATIONS

par W.A. FULLER

Department of Zoology, University of Alberta, Edmonton

Plus de quarante ans ont passé depuis que Charles Elton (1924) attira l'attention du monde scientifique sur les fluctuations qui se produisent au sein des populations animales. Ces quarantes années ont vu naître et fleurir plusieurs courants d'idées, lesquels ont finalement donné naissance à des conceptions nouvelles. Les Microtinés nordiques, et plus spécialement les Lemmings, ont été l'objet d'une attention toute spéciale, mais personne encore n'est capable, je crois, d'apporter une explication satisfaisante à une seule des oscillations auxquelles sont sujettes les espèces soi-disant « cycliques ».

Il est d'usage de nos jours (Chitty, 1960 ; Wynne-Edwards, 1962 ; Christian et Davis, 1964) de penser que toutes les populations de Vertébrés à sang chaud, et peut-être même toutes les populations animales, sont soumises à un mécanisme de régulation interne unique ayant pour fondement l'interaction sociale. Pour ma part, je ne suis pas de cet avis, aussi attrayante que puisse paraître cette hypothèse. Je crois plutôt que les Microtinés nordiques, tout comme le milieu dans lequel ils vivent, se singularisent par des caractéristiques particulières, qualitatives et quantitatives. Quand il s'agit d'interpréter le comportement de leurs populations, il faut tenir compte d'un certain nombre de ces caractéristiques et je me propose d'insister sur celles qui relèvent de l'écologie hivernale de ces animaux ; elles sont nombreuses et montrent l'importance de l'hiver dans la vie des Mammifères nordiques.

QUELQUES REMARQUES PRÉLIMINAIRES

En 1962 Curry-Lindahl se demandait encore si les Lemmings de Norvège (*Lemmus lemmus*) se reproduisaient ou non sous la neige ; et pourtant, dès 1948, Dunaeva en avait déjà fourni la preuve en ce qui concerne aussi bien *Lemmus* que *Dicrostonyx*

(Dunaeva, 1948). Dans une publication récente traitant des cycles d'un Lemming du Canada, Krebs (1964 a) limita de son côté ses références aux travaux russes, aux traductions disponibles, ou aux résumés rédigés en langue anglaise. Les travaux américains et européens traitant des Microtinés nordiques ont donc toujours pêché par une méconnaissance de la littérature russe, pourtant très abondante.

Une autre lacune de ces recherches réside, me semble-t-il, dans la rareté des études faites en hiver. Des investigations approfondies ont été entreprises pendant l'été par Thompson (1955, 1955 a), Pitelka (1957, 1957 a), Krebs (op. cit.) et Clough (1965). Quoique ces travaux aient mis en lumière nombre de faits importants concernant la biologie des Lemmings, ils n'apportent aucune solution quant à la façon dont leurs populations sont limitées. Les Scandinaves ont publié d'excellents travaux sur les Microtinés forestiers, tel celui de Kalela sur *Clethrionomys rufocanus* (Kalela, 1957), mais ces Rongeurs ont été négligés en Amérique du Nord. Il serait pourtant grand temps d'entreprendre des études approfondies sur l'écologie hivernale de ces animaux, les études menées au cours de l'été n'ayant jusqu'ici apporté aucune solution au problème.

Une étude classique sur la neige (Formozov, 1946), encore mal connue des biologistes en dehors de la Russie, nous donne par ailleurs une autre raison de chercher dans l'hiver une solution au problème des fluctuations cycliques des Microtinés nordiques. Le savant russe divise en effet les animaux en trois catégories selon leur affinité pour la neige : les Chionophobes qui l'évitent, les Chionophores qui la tolèrent quand elle n'est pas trop abondante, et enfin les Chionophiles. Ceux-ci sont morphologiquement adaptés à la neige ou en dépendent pour leur survie au cours de l'hiver. Or toutes les espèces cycliques sont Chionophiles ; est-ce là l'effet du simple hasard ?

J'aimerais enfin faire quelques remarques sur l'adjectif « normal » lorsqu'il est utilisé pour qualifier la densité de la population des espèces cycliques. C'est une notion généralement admise que les années de pointe, avec leurs phénomènes concomitants (adultes de forte taille, maturation lente des jeunes, arrêt prématuré de la reproduction), se répètent à la cadence d'une fois tous les trois ou quatre ans. Le reste du temps, la densité de la population est moyenne, mais il arrive souvent qu'elle soit réduite et alors les phénomènes précités ne se produisent pas. Il paraît donc logique de considérer comme normales les populations de faible densité et comme atypiques celles des années de pointe. S'il en est bien ainsi les facteurs limitants normaux sont ceux qui maintiennent la densité de la population à un bas niveau et non ceux qui prévalent au cours des années de pullulation. Une idée analogue fut déjà émise pour les Insectes en 1929 (Thompson, 1929). Je suis

de ce fait porté à considérer les fluctuations des Microtinés non pas comme des oscillations de part et d'autre d'une moyenne, mais plutôt comme des changements périodiques se produisant au sein d'une population de faible densité.

CARACTÉRISTIQUES DU MILIEU DANS LES RÉGIONS NORDIQUES

Dans les régions tempérées, on divise habituellement l'année en quatre saisons. Plus au nord, le caractère de chacune de ces dernières s'estompe et leur nombre se réduit en pratique à deux, chacune d'elles étant caractérisée respectivement par la présence ou par l'absence de neige. Les périodes de présence (hiver) et d'absence (printemps, été et automne) se répartissent en proportion au moins égale, sinon double, en faveur de la première. La neige affecte pratiquement tous les aspects de la vie des Microtinés — locomotion, disponibilité de la nourriture, thermorégulation, exposition aux prédateurs, etc.

En outre, son arrivée et sa disparition créent des périodes critiques dans la vie des Chionophiles. Pruitt (1957) a bien décrit la période critique automnale : celle-ci débute quand la température de l'air devient inférieure à celle de la terre, les deux étant au-dessous de zéro degré Celsius (« thermal overturn ») ; elle finit quand une couche de neige stable (environ 20 centimètres) recouvre le sol (« hiemal threshold »). Cette dernière condition a pour effet non seulement d'amortir les changements de température, mais aussi d'offrir un abri contre la plupart des prédateurs.

Dunaeva (1948) a trouvé que sur le Yamal, la période critique la plus sérieuse pour les Microtinés coïncidait avec la fonte du printemps, époque où une grande quantité d'eau recouvre la surface gelée du sol de la toundra, noyant les nids des Microtinés, leurs pistes, leurs tunnels et leurs terriers. Il est possible cependant que cette période printanière soit également critique pour tous les Chionophiles, puisqu'on l'a mentionnée chez des animaux qui d'ordinaire ne souffrent guère de telles inondations, comme les Tétraoonidés (Moran, 1954 ; Siivonen, 1957 ; Seiskari, 1962 ; Jankins et al., 1963).

Cette période critique du printemps qui peut affecter la reproduction des survivants et, dans des cas extrêmes, peut même entraîner une forte mortalité, a peut-être un lien avec le cycle végétal annuel. Les plantes possèdent une valeur nutritive qui varie selon qu'elles sont en période de croissance, ou en période de quiescence hivernale (Hellmers, 1940 ; Campbell et Cassady, 1954) et ceci peut affecter la reproduction en particulier chez plusieurs espèces de Mammifères et d'Oiseaux des régions tempérées, telles qu'*Oryzomys palustris* (Negus et al., 1960), *Oryctolagus cuniculus* (Poole, 1960), *Odocoileus virginianus* (Verme, 1962) et *Lago-*

pus scoticus (Jenkins et al., 1963). Ceux qui étudient les Microtinés nordiques n'ont pas poussé très avant l'étude de l'effet de ces variations, à l'exception de Schultz (1964). Notons, par ailleurs, que l'on a observé de grandes variations d'un printemps à l'autre dans la durée de cette période critique de fonte des neiges (Krebs, 1964 ; Koshkina, 1957 ; Koshkina et Khalanskii, 1962).

La végétation peut encore exercer une action sur les animaux de deux autres façons. La première est la variabilité avec laquelle sont produites d'une année sur l'autre les baies et les graines (Formozov, 1933). Après avoir étudié les habitudes alimentaires des Microtinés de la péninsule de Kola, Koshkina (1937) arriva, en effet, à la conclusion que *Clethrionomys glareolus* et *C. rutilus* ont probablement besoin de baies pour pouvoir se reproduire normalement, tandis que *C. rufocanus* et les Lemmings, bien que consommant des baies quand ils peuvent s'en procurer, semblent être capables d'utiliser un régime constitué exclusivement de verdure.

La seconde a trait à l'état de conservation des végétaux sous la neige, aspect du problème sur lequel les biologistes dont nous venons de parler ont beaucoup insisté, mais sur lequel la littérature occidentale s'avère littéralement muette. Un automne sec, des gelées subites, accompagnés de l'établissement hâtif d'une couverture de neige stable, permettent la conservation de la majeure partie des matières nutritives des plantes et de leurs fruits. Par contre, un automne humide, une couverture de neige qui tarde à s'établir, des gels et dégels successifs, laissent dans la neige des végétaux en mauvaise condition.

Enfin, je ne partage pas l'opinion de Curry-Lindahl (1962) quand il appuie Dymond (1947) en affirmant que la toundra constitue un milieu uniforme. Il n'y a aucun habitat où la présence d'une grande variété de micromilieus soit aussi importante. Cette particularité se manifeste surtout au cours des périodes critiques mentionnées. Dans la toundra, c'est d'abord dans les dépressions, là où la neige a tendance à s'accumuler, que s'établit une couverture de neige stable ; par contre, de grandes étendues de terrain peuvent en être dépourvues et se révéler ainsi inutilisables par les Microtinés au cours de l'hiver. Le contraire se produit au printemps quand ce sont les parties les plus basses qui sont d'abord inondées ; les animaux doivent alors chercher refuge dans des endroits plus élevés.

Les micromilieus sont de moindre importance dans la taïga où la neige est moins sujette à être balayée par le vent. Pruitt (1960) a cependant montré que l'accumulation de la neige sur les conifères (qali) crée de nombreux vides dans l'habitat de la taïga (qamaniq).

CARACTÉRISTIQUES DES MICROTINÉS « CYCLIQUES »

De nombreux travaux (par exemple ceux d'Elton, 1942 ; Pitelka, 1957 ; Kalela, 1957 ; Krebs, 1964 a ; Fuller (inédits) et une quantité d'articles russes passés en revue par Schwartz, 1963) ont montré que les densités de population d'un grand nombre de Microtinés de la toundra et de la taïga subissent des variations périodiques. Deux caractères sont particuliers à ces variations : d'abord leur régularité et ensuite leur intensité.

Les maximums se produisent habituellement tous les trois ou quatre ans et, s'il arrive parfois que l'intervalle qui les sépare soit de deux ou de cinq ans, il dépasse rarement ce dernier chiffre, ce qui donne, pour la période qui s'écoule entre deux années de pointe, une moyenne de plus de trois ans. Au cours d'une année de pullulation, la population est plusieurs fois plus dense qu'elle n'est au cours des autres ; sur la péninsule de Kola, Koshkina (1957) a trouvé pour *Clethrionomys*, par exemple, un facteur d'augmentation de l'ordre de cinq cents.

Les Microtinés de la toundra et de la taïga sont essentiellement annuels (Degerbol et Möhl-Hansen, 1943 ; Thompson, 1955) et survivent rarement, sinon jamais, deux hivers successifs. Les adultes qui ont hiverné une fois disparaissent en août (Krebs, 1964 a ; Koshkina et Khalanskii, 1962 ; Kalela, 1961 ; Fuller, travaux inédits). On n'a pas toujours tenu compte de ce fait (par exemple Curry-Lindahl, 1962), bien qu'il semble avoir au moins deux implications importantes. D'abord, toute comparaison entre le taux de survie des adultes et celui des jeunes au cours de l'hiver est d'une validité douteuse, puisque tous les individus qui ont déjà un hiver à leur crédit sont appelés à disparaître. Ensuite, cette situation se résumant à un taux de mortalité annuelle de 100 %, il va de soi que pour que la population se maintienne, une fécondité élevée est nécessaire.

Or si les Microtinés jouissent d'un potentiel de reproduction élevé, cela est dû au nombre des portées et non au nombre des jeunes par portée, les femelles redevenant vite en chaleur après la mise bas et les jeunes atteignant leur maturité rapidement. Il y a des années où les Lemmings se reproduisent sous la neige, mais il faut se rappeler que la reproduction cesse toujours au cours des deux périodes critiques — printemps et automne (Koshkina et Khalanskii, 1962). La citation suivante tirée du travail précité (p. 614) illustre le haut potentiel de reproduction du Lemming de Norvège, potentiel qui diffère peu de celui des autres espèces de *Lemmus* et de *Dicrostonyx* :

« Au cours d'un été de courte durée, la plupart des vieilles femelles réussirent à mettre bas trois portées et les jeunes de la portée de juin, deux. A la fin de la saison, quelques vieilles femelles avaient à leur compte 24 rejetons et les jeunes 12 ou 13.

Au cours des années 1957 et 1958, les Lemmings se reproduirent en très grand nombre, non seulement au cours de l'été mais aussi pendant l'hiver. L'automne (septembre) et le printemps (avril-mai) marquèrent cependant un arrêt de leur activité. Les femelles qui étaient venues au monde en juin et juillet 1957 et qui avaient vécu jusqu'en août 1958 mirent bas, au cours de leur vie, de six à sept portées (jusqu'à 40 rejetons). Au cours de cette année, les descendants d'une seule famille auraient pu se chiffrer, en l'absence de mortalité, à 1 000 ou 1 500 individus. »

On ne peut faire autrement que de conclure que, pour qu'il se produise une pullulation, il est indispensable qu'il y ait reproduction au cours de l'hiver ; il reste donc à déterminer les facteurs qui seraient susceptibles de la provoquer et de la favoriser.

Chez les Campagnols, la fécondité est moins grande que chez les Lemmings puisque d'une part, ils ne se reproduisent apparemment pas au cours de l'hiver et que, d'autre part, bien que les jeunes parviennent vite à maturité, cela prend plus de temps que dans le cas des Lemmings. Chez les Campagnols l'importance des conditions d'hivernage pour la reproduction n'est donc pas aussi évidente.

Il est encore une autre particularité qui vient s'ajouter aux précédentes et qui est bien mise en évidence par les travaux de Quay (1960) : les Microtinés ne semblent pas capables de se reproduire à de basses températures. Quay a montré que la femelle de *Dicrostonyx* n'ovule pas quand elle se trouve à des températures plus basses que cinq ou six degrés Celsius sous zéro ; ces températures cependant n'arrêtent pas la spermatogénèse. Si un tel phénomène est général chez les Microtinés, il est une fois de plus évident qu'il est important de connaître le milieu subnivééen.

Il peut sembler anormal que des animaux de la toundra et de la taïga, pourtant exposés à des hivers rigoureux, aient une fourrure peu isolante et par conséquent une température critique relativement élevée. Cependant les travaux bien connus de Scholander et al. (1950, 1950 a, 1950 b) et de Hart (1956) pour l'Amérique du Nord, ainsi que les recherches russes (passées en revue par Schwartz, 1963) ne laissent aucun doute sur la réalité de ce fait. Il faut donc conclure, à la suite de nombreux auteurs, que ces animaux ont absolument besoin de la protection que constitue une couche de neige stable.

On peut en outre postuler comme Shelford (1943), Johnston (1951), Hayward (1965) et Siivonen (1962) qu'en l'absence de cette protection supplémentaire, il y aurait un taux de mortalité élevé. Des auteurs russes tels que Dunaeva (1948), Koshkina (1957) et Koshkina et Khalanskii (1962) ont fréquemment aussi mentionné

cette particularité chez les Campagnols et les Lemmings du nord de la Russie.

Une autre caractéristique des Chionophiles semble être le fait qu'ils peuvent à peine maintenir leur poids au cours de l'hiver et maigrissent la plupart du temps. Siivonen (1957) mentionne le même phénomène chez les Tétrionidés. Krebs (1964 a) rapporte que le poids des Lemmings au cours de l'hiver se tient aux alentours de 40 grammes et que ce poids ne semble pas varier au cours du cycle. Nous avons fait les mêmes observations pour *Clethrionomys rutilus* et *C. gapperi*, dans la nature et en captivité (travaux inédits). Krebs (1964 a) semble appuyer l'idée de Chitty d'après laquelle le poids plus élevé des adultes au cours de l'été des années de pullulation aurait une origine héréditaire. Il serait pourtant bien surprenant qu'une telle cause génétique ne produise pas aussi une variation de poids au cours de l'hiver.

Par contre, on est tenté d'interpréter ces variations pondérales comme étant dues au milieu. Comme nous le savons déjà, les Chionophiles subissent au cours de l'année, deux changements dans leurs habitudes alimentaires. Ces changements sont à la fois quantitatifs et qualitatifs. Lorsque la neige est absente, toutes les parties de la plante sont disponibles et riches en matières nutritives (probablement des protéines indispensables). Au contraire, lorsque la neige recouvre le sol, la valeur nutritive des plantes est moindre et certaines de leurs parties sont inaccessibles. De plus, la valeur nutritive des végétaux varie d'année en année en fonction des conditions subies durant l'automne. Un tel mécanisme pourrait expliquer pourquoi le régime d'hiver, la plupart du temps, suffit tout juste à l'entretien, alors qu'il permet parfois la reproduction hivernale, du moins chez les Lemmings.

Dès que des jeunes pousses viennent s'ajouter au régime, il se produit une augmentation rapide du poids des individus. Ce supplément semble une nécessité pour la ponte chez les Tétrionidés (Siivonen, 1957) et pour la survie des jeunes chez les *Odocoileus virginianus* immédiatement après leur naissance (Verme, 1962). Il est permis de supposer que ce facteur a aussi une influence sur la naissance de la première portée estivale chez les Microtinés. Si cette première portée échoue, il n'y aura pas assez d'adultes à l'automne pour produire une « explosion » de la population.

Il est enfin évident que le poids d'un adulte qui a hiverné et qu'on capture en juillet, dépend en bonne partie des conditions rencontrées au printemps. Plus un animal reprend tôt au printemps un régime de haute qualité, plus son poids sera élevé en juillet. Par conséquent, la densité de population au cours d'une année de pointe et le poids élevé des adultes au cours de cette même année, peuvent être l'un et l'autre attribuables à une amélioration des conditions du milieu.

APPLICATION DE CES REMARQUES A UN CYCLE DE LEMMINGS
DÉCRIT RÉCEMMENT

Krebs (1964 a) a décrit en détail ce qui s'est passé lors d'un cycle d'abondance des Lemmings (*Lemmus* et *Dicrostonyx*) au Baker Lake dans les Territoires du Nord-Ouest du Canada, pendant les étés de 1959 à 1962 (Figure 1). On remarquera que la population qui était peu élevée en 1959, a atteint son maximum en 1960, a décliné en 1961, et est restée peu élevée en 1962.

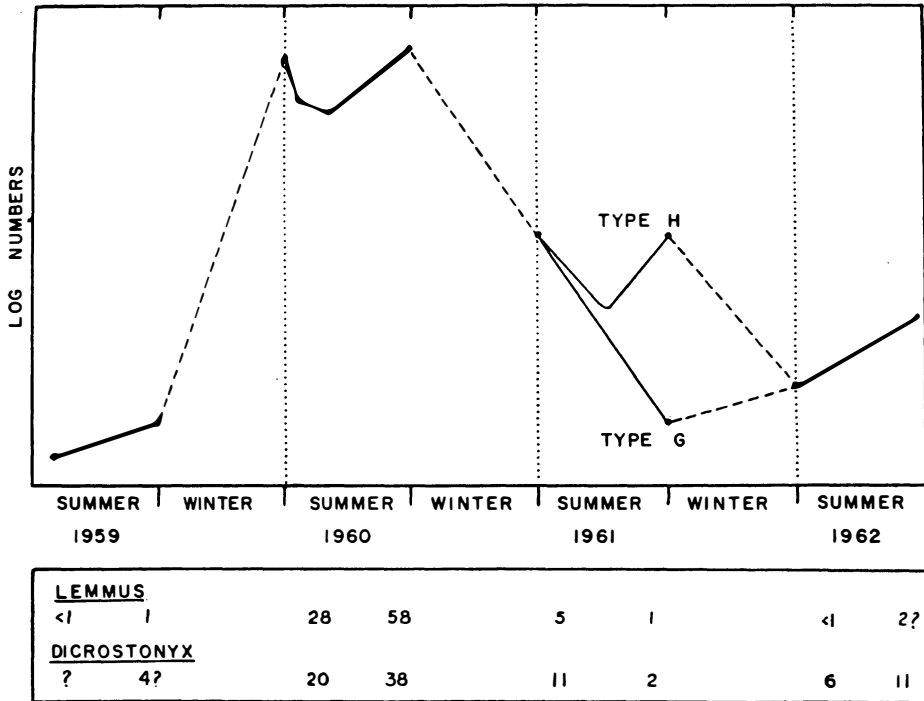


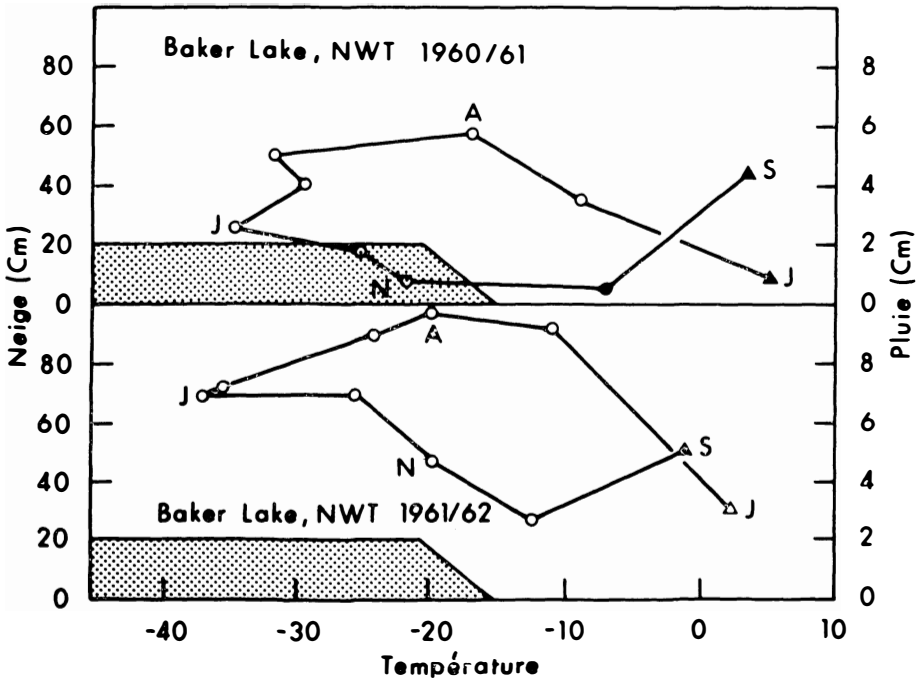
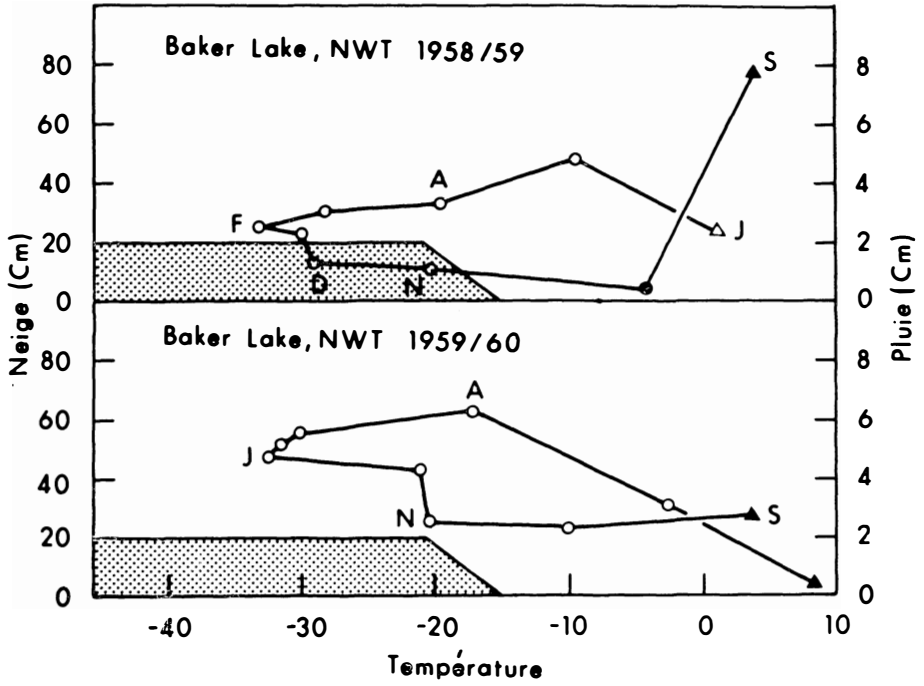
Fig. 1. — Changements généraux de densité dans la population de Lemmings de Baker Lake, T.N.O., 1959-1962 (d'après Krebs, 1964 a).

Bien que Krebs ait admis que les conditions atmosphériques aient pu avoir quelque influence sur le nombre des Lemmings, il a spécifiquement refusé d'admettre que le « mauvais temps » ait été une cause suffisante pour provoquer ce cycle. J'ai réexaminé les données météorologiques de Krebs et suis arrivé à des conclusions contraires. La température et le degré d'enneigement, jointes à quelques déductions que l'on peut en tirer sur la biologie des Lemmings me semblent fournir une explication adéquate des événements décrits. Des expériences sur le terrain et au labora-

toire seront cependant nécessaires pour apporter la preuve de mon point de vue, et c'est dans ce but que j'ai entrepris, avec mes élèves, une série de recherches, actuellement en cours.

Les figures 2-5 représentent les climatogrammes modifiés du Baker Lake (N.W.T.) pendant l'hiver de 1958-1959 (de septembre à juin). Dans ces graphiques, les précipitations sont indiquées sur l'axe vertical, tandis que la moyenne de la température quotidienne est indiquée sur l'axe horizontal. Un triangle est utilisé pour représenter la pluie, et un cercle pour représenter *la quantité de neige sur le sol* durant le dernier jour du mois. Les symboles ouverts signifient qu'une précipitation d'une sorte seulement a été enregistrée durant un mois. Quand pluie et neige ont été enregistrées toutes deux, j'ai marqué sur la courbe la précipitation qui me semblait biologiquement la plus importante par un symbole plein. La partie ombrée de chaque graphique représente la limite arbitraire des conditions que je considère comme critiques pour les petits Mammifères subnivéens. Cette « ligne de démarcation » va de -15° C sans neige, à -20° C avec 20 cm de neige ; elle suit ensuite la ligne de 20 cm de neige indépendamment d'une baisse continue de température. La ligne de 20 cm est basée sur les données de Pruitt relatives à ce qui constitue la couche minimale de neige stable, mais il n'existe aucune preuve que ces lignes de démarcation soient droites (peut-être auraient-elles dû être courbes). On ne sait pas non plus à partir de quelle température le froid constitue un « stress » sérieux pour les Lemmings. Pour cette raison l'étendue de la « zone critique » indiquée sur le graphique doit être considérée comme approximative. La surface de cette zone critique a été plutôt sous-estimée que surestimée et sa délimitation pourrait éventuellement être étendue davantage vers la droite (du côté des plus hautes températures) sur le graphique.

Deux réserves doivent être exprimées au sujet des données brutes. Premièrement, il est difficile de mesurer la profondeur de la neige avec précision dans la toundra parce que sa surface est constamment balayée par le vent. Ainsi, les enregistrements ont parfois montré que l'épaisseur de la neige peut augmenter d'un montant supérieur à la quantité tombée pendant tout le mois. Cette anomalie est produite par le fait que la neige s'accumule d'une manière inégale aux différents endroits où on mesure son épaisseur. Deuxièmement, l'épaisseur de la neige à la fin du mois peut être beaucoup plus grande, ou beaucoup moins grande, qu'elle ne fut durant le jour le plus froid du mois. Cela est particulièrement important pendant l'automne quand l'épaisseur de la couche augmente. Pendant cette période les conditions auxquelles les animaux sont exposés peuvent être plus dures que celles indiquées par les chiffres. Compte tenu de ces imperfections, nous



pouvons passer aux figures 2 à 5 relatives aux changements dans les nombres de Lemmings tels que les a observé Krebs (*op. cit.*).

Remarquons qu'au mois de septembre 1958 (Figure 2) il y a eu d'abondantes précipitations, et que de la pluie, mêlée de neige, est tombée en octobre. Cela veut dire que la nourriture d'hiver fut probablement de qualité inférieure et que le sol a dû être recouvert d'une croûte de glace (la « gololeditsa » de Formozov, 1946). Les points correspondants aux mois de novembre et de décembre se trouvent dans la zone critique : cela suggère que la mortalité fut grande au début de l'hiver. Le mois de mai 1959 fut froid, avec une moyenne de -10° C. (et un minimum à -26° C.). Juin fut froid aussi avec un extrême de -13° C. Sur la base de ces chiffres, on aurait pu prédire une réduction de la population printanière, un début de reproduction retardé, et l'impossibilité pour les Lemmings d'atteindre des effectifs élevés pendant l'été. Krebs trouva effectivement que les Lemmings furent peu nombreux pendant l'été de 1959, le premier de son étude, et il calcula que la reproduction avait commencé à la date tardive du 12 juin (Krebs, 1964 a ; tableau 12).

La figure 3 est un climatogramme des années 1959-60. Notons qu'il y eut peu de pluie en septembre, et qu'octobre fut frais et sec. Cela aurait dû contribuer à une bonne préservation des valeurs nutritives des plantes. Notons aussi qu'aucun des points ne tombe dans la zone critique. En fait, la neige s'accumula rapidement en décembre à une hauteur deux fois plus grande que le niveau critique. Sur ces bases, on pouvait prédire une mortalité hivernale insignifiante et une possibilité certaine de reproduction en hiver. Notons ainsi que les mois de mai et juin furent comparativement chauds (moyenne de -8° C. au mois de mai et moyenne de $+2,5^{\circ}$ C. au mois de juin), ce qui permettait de prédire une croissance rapide des Lemmings au printemps et un commencement de leur reproduction à une date précoce. En fait, Krebs a observé une reproduction abondante en hiver, un début de reproduction printanière précoce (le 29 mai), le maximum de poids en juillet, et les densités les plus fortes en août 1960.

Krebs a aussi noté que la reproduction cessa tôt pendant cette année de pullulation (1960). Ce phénomène ne semble pas être lié aux conditions extérieures mais à un vrai mécanisme intrinsèque

Fig. 2-5. — Climatogrammes des quatre hivers pendant lesquels Krebs travailla à Baker Lake, T.N.O. Les valeurs correspondant aux chutes de pluie ou à l'épaisseur de la couche de neige, au sol, ont été portées en ordonnée et les températures en abscisse. Les triangles représentent les chutes de pluies mensuelles ; les cercles, l'épaisseur de la couche de neige au sol à la fin du mois. Des symboles ouverts ont été mis lorsque des précipitations d'une seule sorte seulement ont été enregistrées, et des symboles pleins lorsque de la neige était présente sur le sol à la fin du mois, mais que de la pluie était tombée durant le mois. Les mois ont été figurés par leur première lettre, en commençant par septembre (S) et en terminant par juin (J).

qui règle le niveau de la population, probablement en relation avec l'interaction sociale (Christian et Davis, 1964).

En septembre et octobre 1960 les températures furent modérées et les pluies abondantes (Figure 4), ce qui suggère la possibilité de formation d'une croûte de glace, et d'une excessive pénétration d'eau dans les matières nutritives produisant ainsi une diminution de leur valeur alimentaire. Notons qu'une fois encore les points pour novembre et décembre se trouvent dans la zone critique, et que le point pour janvier est juste au-delà de la « ligne de démarcation ». Ainsi, on aurait pu prédire une grande mortalité durant les premiers mois de l'hiver 1960. Notons aussi que le mois de juin fut presque aussi chaud, mais plus pluvieux que le mois de juin 1960 : cependant le mois de mai fut tout aussi froid, mais plus enneigé, que le mois de mai 1959. La population ayant continué à décliner durant l'été de 1961, bien que juin ait été favorable en général, on peut supposer qu'un mois de mai froid et neigeux entrave gravement la reproduction estivale. En d'autres termes, mai au Baker Lake est un mois critique pour les Lemmings.

Krebs a remarqué que ses collaborateurs Eskimos cessèrent de lui envoyer des Lemmings vivants après le 15 décembre 1960 bien qu'ils continuèrent de lui faire parvenir des exemplaires « trouvés morts ». Cela pourrait être interprété comme la preuve d'une grande mortalité en hiver, quoique Krebs ne l'ait pas fait. Il ne considère pas le manque de nourriture comme pouvant être la cause de cette mortalité, parce que les cadavres que lui envoyaient les Eskimos avaient encore des réserves adipeuses. Cependant, Howard (1951) a démontré que « pendant une famine causée par de grands froids » les petits animaux exposés à des gelées périssent sans avoir perdu beaucoup de poids, parce qu'ils sont incapables de mobiliser leurs réserves de nourriture assez vite. Sealander (1951) a observé le même phénomène chez *Peromyscus*.

La figure 5 est un climatogramme pour la dernière année des études de Krebs. Notons que bien que le mois de septembre ait été froid et pluvieux, la neige tomba de bonne heure dans la saison et aucune des températures relevées ne se situa dans la zone critique. Les conditions de mi-hiver paraissaient donc avoir été favorables à la survie et à la reproduction sous la neige, bien que le mois de janvier ait été très froid. On aurait pu alors prédire une pullulation de Lemmings pour l'été 1962. Mais le mois de mai fut beaucoup plus froid que durant les années précédentes (moyenne de -13°C) et une couche de neige demeura sur le sol jusqu'à la fin du mois. Juin dut évidemment être un mois de grandes inondations, causées par la fonte des neiges et par les pluies (2,5 cm de pluie relevés). Il dut donc y avoir un retard de la végétation et de la reproduction des Lemmings.

Krebs nota des reproductions hivernales en décembre, janvier, mars, avril et mai, au moins parmi les *Dicrostonyx* mâles. Il a aussi remarqué que la reproduction d'été commença seulement le 14 juin, date la plus tardive observée durant les quatre années de son étude. Quand Krebs termina son travail en août 1962 aucune pullulation ne s'était produite. Les figures 6 et 7 reprennent les données précédentes en permettant la comparaison des diverses années. On remarquera les points importants suivants : le mois de septembre 1959 qui a précédé l'année de pointe fut plus sec que les autres mois de septembre des trois autres années. Les points pour le mois d'octobre se répartissent en deux groupes. L'un correspond à des conditions favorables : le temps froid et plus sec rend improbable la formation de croûtes de glace ce qui favorise la préservation de la végétation ; de plus, l'augmentation rapide de l'épaisseur de la couche de neige (au moins jusqu'à un minimum critique) est favorable au Microtinés. L'autre groupe correspond à des conditions défavorables : le temps plus doux, accompagné de chutes de pluie modérées, facilite la formation de croûtes de glace, ce qui est défavorable à la bonne conservation de la végétation ; de surcroît, peu de neige subsiste

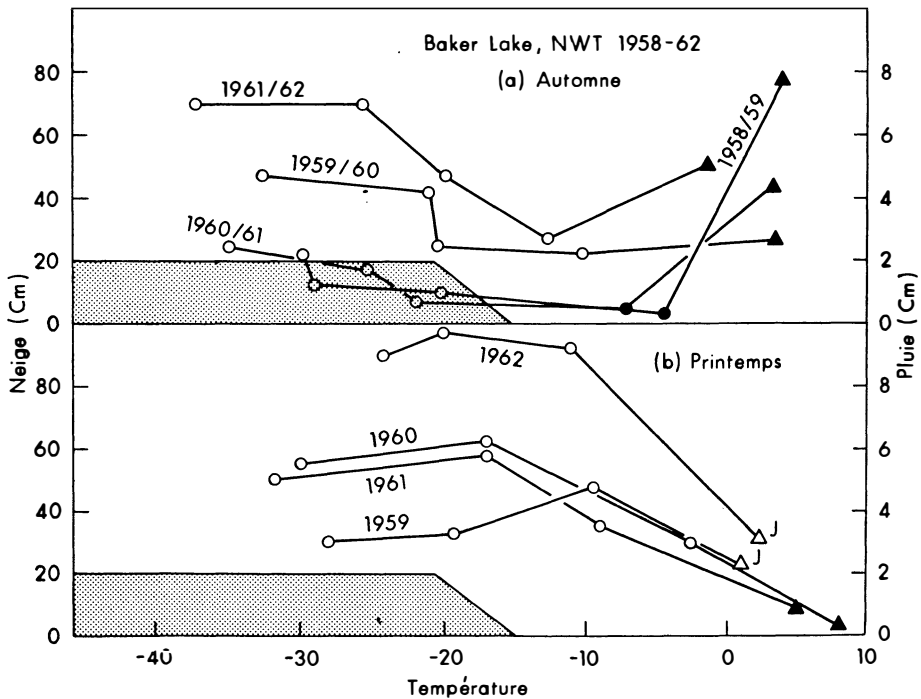


Fig. 6-7. — Conditions d'automne et de printemps au Baker Lake, T.N.O., 1958-1959 à 1961-1962. Symboles identiques à ceux des figures 2-5.

sur le sol à la fin du mois pour protéger les animaux des températures probablement suffisamment basses pour produire un « stress » thermique fatal. Les points des mois de novembre et de décembre se répartissent aussi en deux groupes : l'un d'eux se situe en dedans et l'autre en dehors de la zone du « stress » thermique. Les points du mois de janvier se situent tous en dehors de la zone critique comme indiqué sur la figure, mais durant les deux hivers qui précédèrent les deux étés de basse population, ces points se sont situés sur la ligne de démarcation.

Passant aux conditions du printemps, il semble qu'il ne se passa rien de remarquable durant les mois de mars et d'avril. Les points représentatifs des températures moyennes correspondantes sont groupés sensiblement dans la même portion du graphique et quoique l'épaisseur de la neige ait varié, elle fut toujours supérieure à la profondeur critique de 20 cm. Cela ne fut pas le cas en mai. Il est à noter que le mois de mai 1960 fut de beaucoup le plus chaud, tandis que le mois de mai 1962 fut nettement le plus froid des quatre années considérées ; il fut aussi spécialement remarquable par les grandes quantités de neige recouvrant encore le sol. Les Lemmings atteignirent leur nombre maximum après le mois de mai chaud de 1960, mais leur densité n'augmenta pas après le mois de mai froid et neigeux de 1962, bien que l'hiver de 1961-1962 ait semblé devoir leur être favorable. Les points pour le mois de juin sont de nouveau partagés en deux groupes — mais le mois de juin fut chaud en 1960, l'« année de pointe », tout comme en 1961, année de déclin continu.

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

Dans cet article j'ai essayé de suggérer que les populations de Microtinés sont maintenues à de bas niveaux par des conditions adverses de leur milieu. Cependant, la fécondité de ces animaux est si grande que dès que survient un relâchement du mécanisme de contrôle imposé par l'habitat ils peuvent atteindre leur nombre maximum en quelques mois. Les Lemmings en sont capables, en tous cas, après une période de reproduction hivernale, suivie d'une période de reproduction normale en été. En ce qui concerne les Microtinés forestiers, deux séries successives de mises-bas pendant l'été sont peut-être nécessaires.

Il semble qu'il y ait deux périodes critiques chaque année, en automne et au printemps. Durant la période critique automnale une grande partie de la toundra n'est pas propice aux Lemmings parce que les températures du sol et de l'air sont au-dessous de 0° C et parce qu'il n'y a pas de couche de neige isolante. Cependant, des micromilieus favorables existent, par exemple, dans des « creux » où la première neige s'accumule. Je suggère que l'ordre de grandeur de la population qui survit à l'hiver dépend direc-

tement du nombre de ces micromilieus favorables. Dans cette façon de voir, la « capacité limite » de l'habitat ne dépend donc directement ni de la quantité de nourriture, ni de la densité de la population.

Par ailleurs, de la période automnale dépend aussi la qualité de la nourriture accessible aux animaux sous la neige. Si la couche de neige est suffisante pour servir de protection, et la nourriture de qualité adéquate, la reproduction peut continuer sous la neige, chez les Lemmings en tout cas.

La seconde période critique se situe au printemps — à peu près à l'époque de la fonte des neiges. De nouveau, le nombre des micromilieus-refuges, est réduit, cette fois par l'inondation dans les points bas. Pendant ce temps, la reproduction est toujours interrompue, et la mortalité peut-être élevée. Si la période défavorable se prolonge, la croissance et la reproduction des animaux qui ont survécu à l'hiver sont retardées.

Ainsi, pour produire une « explosion » de la population chez les Lemmings, quatre conditions sont nécessaires : (1) la végétation doit être gelée de bonne heure dans la saison pour que sa valeur nutritive soit préservée ; (2) la période critique automnale doit être courte, pour permettre à un nombre maximum d'animaux d'atteindre l'hiver ; (3) les chutes de neige doivent être suffisantes pour que la température sous la neige ne tombe pas sensiblement au-dessous de 0° C, rendant ainsi possible la reproduction hivernale ; et enfin (4) le printemps doit venir tôt et rapidement. Il doit y avoir une importante sublimation de la neige, plutôt que des fontes génératrices d'inondations. La végétation nouvelle doit apparaître tôt pour apporter aux animaux les calories et les protéines qui leur sont nécessaires pour croître et se reproduire.

La fin de la pullulation serait liée à l'intervention de deux facteurs. En premier lieu, la reproduction d'été est probablement limitée par un mécanisme régulateur dépendant de la densité (« density-dependent mechanism ») qui met fin à l'augmentation du nombre des individus. En second lieu, les animaux en excès sont incapables de trouver un micromilieu adéquat leur permettant de passer la période critique automnale. La densité de la population est alors fixée par la « capacité limite » du milieu.

SUMMARY

In this paper I have suggested that the populations of Lemmings are normally held at low levels by adverse environmental factors, chiefly factors associated with snow. However, the fertility of these animals is so great that if there is a temporary relaxation in the environmental control mechanism, a population

peak can be produced in a few months — a period of winter breeding, followed by a normal summer reproductive period.

There appear to be two critical periods in the year. The fall critical period begins with « thermal overturn » and ends with the « hiemal threshold ». Pruitt (1957) has shown that the former occurs at about the same date each year because it is a function of latitude whereas the latter may be quite variable. During the critical period much of the tundra becomes unsuited to Lemmings because both soil and air temperatures are below 0°C and no insulating blanket of snow is present. There will, however, be favorable microhabitats — in the hollows where the first early snow accumulates for example — and I suggest that the size of the overwintering population depends directly upon the number of such favorable microhabitats, i.e. the « carrying capacity » is not related either to food supply or population density.

The autumn period probably also governs the quality of the food available to the animals during the winter. Given a sufficient snow cover and food of adequate quality, Lemmings reproduce under the snow.

The second critical period occurs in the spring at about the time of the melting of the snow. Again, the number of secure microhabitats may be reduced, this time by flooding of the lower sections. At that time of year reproduction invariably stops, and many deaths may occur. If the unfavorable period is prolonged, growth of the overwintered animals and the beginning of summer breeding are both delayed.

Thus to produce a Lemming outbreak the following sequence of events should occur : 1) vegetation should be quick-frozen in order to preserve its nutrient value ; 2) the fall critical period should be short in order to permit the maximum number of animals to enter the winter ; 3) snowfall should be sufficient to ensure that the subnivean temperature does not fall much below 0°C, so that winter breeding can occur ; 4) spring should come early and quickly with much sublimation of the snow, rather than melting, and green vegetation should appear early to give the animals the energy and protein source necessary for growth and reproduction.

The outbreak are terminated by two factors. First, summer reproduction is dampened presumably as a result of social stress, thus putting an end to population increase. Second, the excess animals are unable to find a secure microhabitat at the fall critical period and the population density is once more reduced to the carrying capacity of the environment.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à exprimer ses remerciements à M. J. Meunier et à Mme Issakoff pour leur aide dans la traduction du texte anglais en français. Le Docteur André Steiner, du Département de Zoologie de l'Université de l'Alberta, a bien voulu

relire la version finale et a formulé d'utiles suggestions au sujet du texte. D'intéressantes idées ont été échangées avec mes chercheurs au cours de multiples discussions. Le Conseil National de la Recherche du Canada assiste financièrement mes études sur les Microtinés de la taïga.

BIBLIOGRAPHIE

- CAMPBELL, R.S. and J.T. CASSADY (1954). — Moisture and protein in forage on Louisiana forest ranges. *Journ. Range Mgt.*, 7 : 41-2.
- CHITTY, D. (1960). — Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Can. Journ. Zool.*, 38 : 99-113.
- CHRISTIAN, J.J. and DAVIS, D.E. (1964). — Endocrines, behavior and population. *Science*, 146 : 1550-60.
- CLOUGH, GARRETT C. (1965). — Lemmings and population problems. *Amer. Sci.*, 53 : 199-212.
- CURRY-LINDAHL, Kai (1962). — The irruption of Norway Lemmings in Sweden during 1960. *Jour. Mammal.*, 43 : 171-84.
- DEGERBOL, M. and U. MOHL-HANSEN (1943). — Remarks on the breeding conditions and moulting of the collared Lemming (*Dicrostonyx*). *Med. om Gronland.*, Bd. 131 Nr. 11 : 1-40.
- DUNAeva, T.N. (1948). — Sravnitel'nyy obzor ekologii tundrovyykh polevok poluostrova Yamala. *Trudy Inst. Geog. Acad. Sci. U.R.S.S.*, 41 : 78-155.
- DYMOND, J.R. (1947). — Fluctuations in animal populations with special reference to those of Canada. *Trans. Roy. Soc. Can.*, 41 : 1-34.
- ELTON, C. (1942). — *Voles, mice and Lemmings : problems in population dynamics*. Oxford U.P.
- FORMOZOV, A.N. (1933). — The crop of cedar nuts, invasions into Europe of the Siberian nutcracker (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchus* Brehm) and fluctuations in numbers of the squirrel (*Sciurus vulgaris* L.). *J. Anim. Ecol.*, 2 : 70-81.
- FORMOZOV, A.N. (1946). — *Snow cover as an integral factor of the environment and its importance in the ecology of mammals and birds*. English Translation : Boreal Inst. Univ. of Alta. Occas. Publ. No. 1. (1964).
- HART, J.S. (1956). — Seasonal changes in the insulation of the fur. *Can. Journ. Zool.*, 34 : 53-57.
- HAYWARD, J.S. (1965). — Microclimate temperature and its adaptive significance in six geographic races of *Peromyscus*. *Can. Journ. Zool.*, 43 : 341-49.
- HELLMERS, Henry (1940). — A study of monthly variations in the nutritive value of several natural winter deer foods. *Jour. Wildl. Man.*, 4 : 315-25.
- HOWARD, W.E. (1951). — Relation between low temperature and available food to survival of small rodents. *Jour. Mammal.*, 32 : 300-12.
- JENKINS, D., WATSON, A. and MILLER, G.R. (1963). — Population studies on red grouse *Lagopus lagopus scoticus* (Lath.) in north-east Scotland. *Journ. Anim. Ecol.*, 32 : 317-76.
- JOHNSON, H.M. (1951). — Preliminary ecological studies of microclimates inhabited by the smallest Arctic and Subarctic mammals. *Proc. Alaska Sci. Conf.*, 2 : 125-31.
- KALELA, O. (1957). — Regulation of reproduction rate in Subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.). *Ann. Acad. Sci. Fenn.*, A 4 (34) : 1-60.
- KALELA, O. (1961). — Seasonal change of habitat in the Norwegian Lemmings, *Lemmus lemmus* (L.). *Ann. Acad. Sci. Fenn.*, A 4 (55) : 1-72.

- KOSHKINA, T.V. (1957). — Sravnitel'naya ekologiya ryzhikh polevok v severnoy taige. *Byul. MOIP otd. biol. vyp.*, 37 (52) : 3-65.
- KOSHKINA, TV. and KHALANSKII, A.S. (1962). — O razmnozhenii norvezhskogo lemminga (*Lemmus lemmus* L.) na Kol'skom poluostrove. *Zool. Zhur.*, 41 : 604-15.
- KREBS, C.J. (1964). — Spring and summer phenology at Baker Lake, Keewatin, N.W.T., during 1959-1962. *Can.Fld. Nat.*, 78 : 25-27.
- KREBS, C.J. (1964 a). — The lemming cycle at Baker Lake, Northwest Territories, during 1959-1962. *Arctic Institute of North America, Tech. Papers*, 15 : 1-104.
- MORAN, P.A.P. (1954). — The statistical analysis of game-bird records II. *Jour. Anim. Ecol.*, 23 : 35-37.
- NEGUS, N.C., GOULD, E. and CHIPMAN, R.K. (1961). — Ecology of the rice rat *Oryzomys palustris* (Harlan), on Breton Island, Gulf of Mexico with a critique of the social stress theory. *Tulane Studies Zool.*, 8 : 95-123.
- PITELKA, Frank A. (1957). — Some aspects of population structure in the short-term cycle of the brown Lemming in northern Alaska. *Symp. Quant. Biol.*, 22 : 237-51.
- PITELKA, Frank A. (1957 a). — Some characteristics of microtine cycles in the Arctic. *Oregon State College Biol. Colloquium*, 73-88.
- POOLE, W.E. (1960). — Breeding of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in relation to the environment. *CSIRO Wildl. Res.*, 5 : 21-43.
- PRUITT, W.O. Jr. (1957). — Observations on the bioclimate of some taiga mammals. *Arctic*, 10 : 131-38.
- PRUITT, W.O. Jr., (1960). — Animals in the snow. *Sci. Amer.*, 202 : 61-68.
- QUAY, W.B. (1960). — The reproductive organs of the collared Lemming under diverse temperature and light conditions. *Jour. Mammal.*, 41 : 74-89.
- SCHOLANDER, P.F., WALTERS, V., HOCK, R. and IRVING, L. (1950). — Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bull.*, 99 : 225-36.
- SCHOLANDER, P.F., WALTERS, V., HOCK, R. and IRVING, L. (1950 a). — Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bull.*, 99 : 237-58.
- SCHOLANDER, P.F., WALTERS, V., HOCK, R. and IRVING, L. (1950 b). — Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. *Biol., Bull.*, 99 : 259-71.
- SCHULTZ, Arnold M. (1964). — The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles II. Ecosystem variables in relation to arctic microtine rodents. In : *Grazing in Terrestrial and Marine Ecosystems* (D.J. Crisp, Ed.), 57-68.
- SCHWARTZ, S.S. (1963). — Puti prisposobleniya nazemnykh pozvonochnykh zhivotnykh k usloviyam sushchestvovaniya v subarktike. Tom 1, Mammals. *Trudy Inst. Biol. Ural Fil. Acad. Sci. U.R.S.S.*, 33 : 1-132.
- SEALANDER, J.A. (1951). — Survival of *Peromyscus* in relation to environmental temperature and acclimatation at high and low temperatures. *Amer. Midl. Nat.*, 46 : 257-311.
- SEISKARI, P. (1962). — On the winter ecology of the capercaillie, *Tetrao urogallus*, and the black grouse, *Lyrurus tetrix*, in Finland. *Papers on Game Research*, 22.
- SHELFORD, V.E. (1943). — The abundance of the collared Lemming (*Dicrostonyx groenlandicus* (Tr.) var. *richardsoni* Mer.) in the Churchill area, 1929-40. *Ecology*, 24 : 472-84.
- SHIVONEN, L. (1957). — The problem of the short-term fluctuations in the numbers of Tetraonids in Europe. *Papers on Game Research*, 19.

- SIVONEN, L. (1962). — Die schneemenge als überwinterungsökologischer faktor. *Proc. Finnish Acad. Sci. and Lett.*, 111-25.
- THOMPSON, D.Q. (1955). — The 1953 Lemming emigration at Point Barrow, Alaska. *Arctic*, 8 : 37-45.
- THOMPSON, D.Q. (1955 a). — The role of food and cover in population fluctuations of the brown Lemming at Point Barrow, Alaska. *Trans. North Amer. Wildl. Conf.*, 20 : 166-76.
- THOMPSON, W.R. (1929). — On Natural Control. *Parasitology*, 21 : 269-81.
- VERME, L.J. (1962). — Mortality of white-tailed deer fawns in relation to nutrition. *Proc. National White-tailed Deer Dis. Symp.*, 1 : 15-28.
- WYNNE-EDWARDS, V.C. (1962). — *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Edinburgh and London, Oliver and Boyd.