

# Fluctuations de populations chez l'hermine (*Mustela erminea* L.) \*

par Sylvain DEBROT

*Institut de Zoologie, Université de Fribourg, Péroilles, CH-1700 Fribourg*

L'étude, réalisée en Suisse, de deux populations d'hermines par capture-recapture, accompagnée de l'analyse de leur régime alimentaire, a montré l'étroite dépendance de ce petit carnivore vis-à-vis du campagnol terrestre *Arvicola terrestris scherman*. Cette relation proie-prédateur est confirmée par la mise en évidence de fluctuations cycliques parallèles, à une échelle locale, pendant plus de 25 ans. L'examen des variations de populations, par l'intermédiaire des statistiques de chasse, sur des superficies plus étendues, a révélé des fluctuations apériodiques dont les causes possibles sont discutées.

## INTRODUCTION

Les changements de densité des populations font partie intégrante de l'évolution naturelle des écosystèmes qui les abritent. La « marche suicidaire » des lemmings, les allusions bibliques aux envahissements par les rongeurs, ou les fréquents dégâts occasionnés aux cultures par les campagnols ne sont que les aspects les plus spectaculaires de ces pullulations. En fait, les écologistes s'accordent à penser que toute population est fondamentalement fluctuante, et que seules des conditions particulières peuvent entraîner une relative stabilité ou, au contraire, l'apparition de fluctuations plus ou moins marquées et régulières. Il s'agit donc de clairement distinguer les variations apériodiques de celles qui émanent d'oscillations régulières.

Notre propos est d'illustrer, par l'examen successif de populations de taille croissante, étudiées sur des surfaces concentriques (niveaux terrain d'étude, district, canton, pays), l'ambivalence existant entre ces deux types de fluctuations. Dans ce but, nous suggérons l'hypothèse suivante : le mode de fluctuation mis en évidence est fonction de la surface d'investigation et de sa diversité en milieux. Lorsque l'étude concerne une population homogène à évolution cyclique, sa périodicité et l'amplitude de ses variations pourront être mises en évidence. Par contre, si les données sont récoltées sur une surface où évoluent plusieurs populations

---

\* Ce travail fait partie d'une thèse de doctorat, réalisée sous la direction du Professeur C. Mermod, à l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel. Il a bénéficié d'un subside du Fonds national suisse de la recherche scientifique (requête n° 3.685-76).

fluctuant indépendamment, la périodicité sera absorbée par la superposition des cycles et la courbe résultante pourra éventuellement révéler des variations aperiodiques.

## METHODES

Nous ferons appel, dans ce travail, à des données officielles (Statistiques de chasse et lutte contre les campagnols) et à des données personnelles (Debrot, 1982), récoltées dans le cadre de l'étude de deux populations d'hermines (*Mustela erminea* L.).

### a) *Statistiques de chasse.*

En Suisse, la chasse est placée sous la juridiction des cantons, dont les autorités, dans la majorité des cas, délivrent aux particuliers des permis de chasse, valables pour la saison sur l'ensemble du territoire cantonal. Dans un rapport annuel, ces mêmes autorités publient des statistiques de chasse indiquant le nombre de permis délivrés, le nombre d'animaux tirés par espèce et par district, les efforts de protection ou de réintroduction effectués, etc. L'Office fédéral des forêts reprend ces statistiques cantonales, pour une publication de synthèse couvrant l'ensemble du territoire helvétique.

Nous avons établi des courbes de population basées sur le nombre d'animaux tirés annuellement, pour trois niveaux successifs : les districts du Locle et du Val de Ruz, le canton de Neuchâtel, et la Confédération (fig. 1). Dans ce dernier cas, il n'a pas été tenu compte des cantons à chasse affermée, sur lesquels la pression de chasse n'est pas comparable avec celle des cantons à chasse par permis.

### b) *Estimation des populations proie.*

La dynamique de population de la proie principale (*Arvicola terrestris scherman* Shaw) a été établie d'après les résultats d'une enquête menée auprès des communes de la région de la Brévine et basée sur les primes à la destruction allouées aux agriculteurs pour chaque animal capturé (Debrot, 1981).

### c) *Piégeage et régime alimentaire.*

Deux populations d'hermines ont été étudiées par capture-recapture de 1976 à 1981, la première sur une surface de 1875 ha dans la vallée de la Brévine, la seconde sur une station d'étude de 616 ha au Val de Ruz (fig. 1). Les dynamiques respectives des populations ont été analysées selon des calendriers de captures (Debrot et Mermod, 1981).

Le régime alimentaire des hermines des deux stations a été déterminé par l'identification des proies dont les restes sont retrouvés dans les fèces (Debrot *et al.*, 1982).

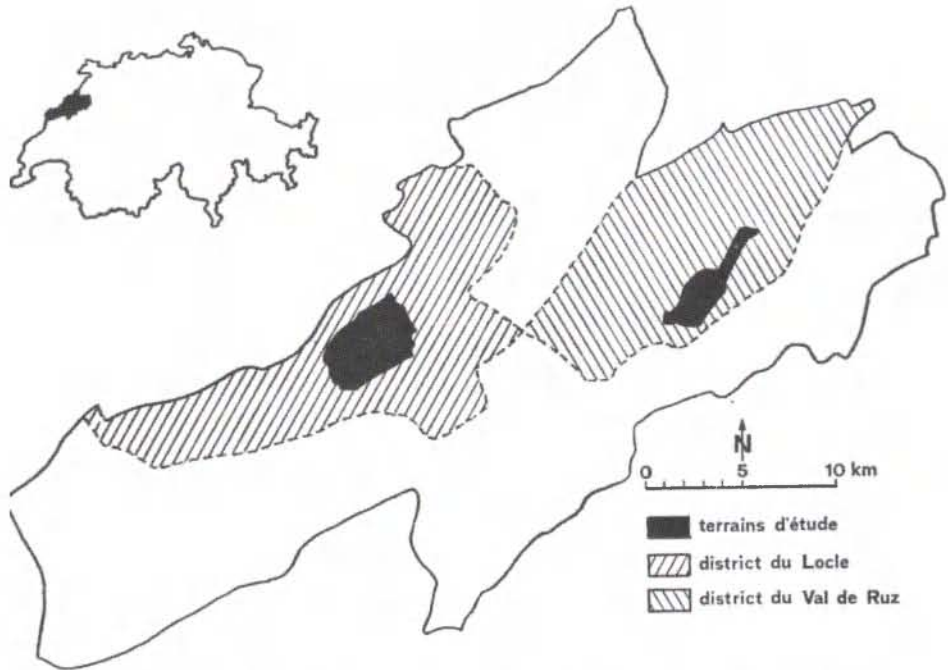


Fig. 1. — Le canton de Neuchâtel : régions d'étude et situation en Suisse.

## RESULTATS

### a) *Relations trophiques et périodicité.*

Dans un travail précédent (Debrot, 1981), nous avons décrit les phases de déclin et de faible densité de la population d'hermines, sur la station de la Brévine, de 1976 à 1980. L'étude parallèle du régime alimentaire saisonnier a clairement montré qu'elles se nourrissaient presque exclusivement de campagnols terrestres lorsque ceux-ci étaient abondants. Leur chute de population suivit la disparition presque totale de leur proie favorite et a coïncidé avec un changement radical de leur régime alimentaire. Il a été également établi que, dans cette région, les campagnols terrestres présentaient des variations cycliques de population et que les périodes avaient été régulièrement de 5 ans au cours des 25 dernières années (fig. 2).

Il restait à démontrer que cette étroite dépendance de l'hermine envers le campagnol terrestre n'avait pas seulement existé pendant la période étudiée, mais qu'elle correspondait à un lien proie-prédateur stable. Nous avons alors comparé la statistique de chasse des hermines dans le district du Locle avec celle des captures subventionnées d'*A. t. scherman* (Debrot, 1981) : chaque maximum de la population estimée de campagnols précède d'une année un maximum de la population estimée d'hermines (fig. 2).

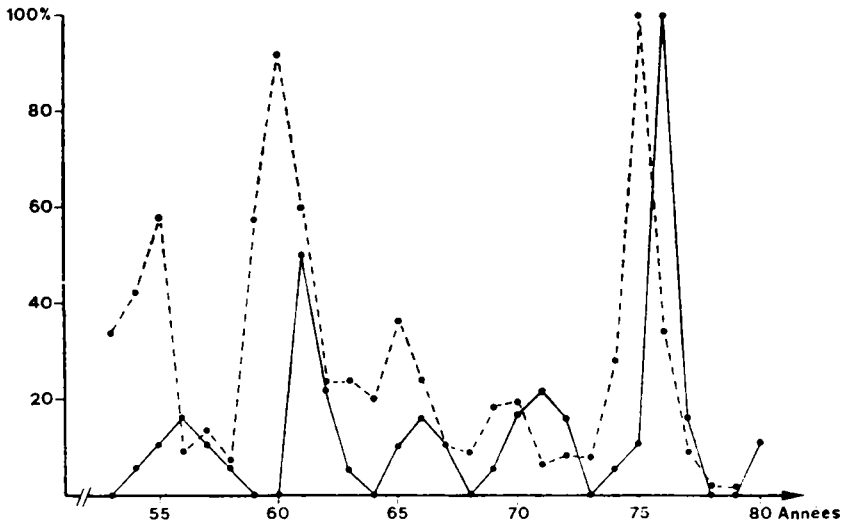


Fig. 2. — Fluctuations périodiques de la population de campagnols terrestres *Arvicola terrestris scherman* (en trait interrompu) dans la région de la Brévine (selon les captures indemnisées par les communes) et de la population d'hermines *Mustela erminea* (en trait continu) dans le district du Loche (selon les statistiques de chasse), exprimées en pour-cent de la valeur maximale observée.

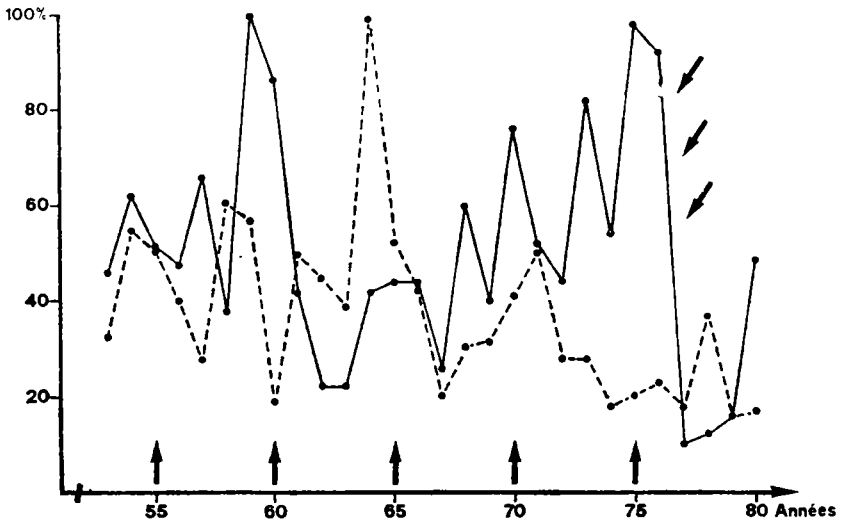


Fig. 3. — Fluctuations des populations de chat domestique *Felis catus* (en trait interrompu) et de renard *Vulpes vulpes* (en trait continu) dans le district du Loche, d'après les statistiques de chasse, exprimées en pour-cent de la valeur maximale observée. Les flèches verticales indiquent les années de pullulation du campagnol terrestre *Arvicola terrestris scherman*, les flèches obliques l'épizootie de rage.

Afin de déterminer si les autres carnivores communs dans cette région dépendaient de la même manière d'*A. t. scherman*, nous avons également établi les courbes de dynamique de population (fig. 3), extraites des mêmes statistiques, pour le renard (*Vulpes vulpes*) et le chat domestique (*Felis catus*).

b) *Cas intermédiaire.*

La comparaison des statistiques de chasse pour les districts voisins du Locle et du Val de Ruz montre que les maxima des populations estimées ne correspondent pas entre ces deux régions (fig. 4). Le coefficient de corrélation  $|r| = 0,022$  traduit l'indépendance de ces deux courbes. Dans le premier district, qui s'étend sur une région du Haut Jura (1 000 à 1 300 m), les intervalles entre chaque maximum sont régulièrement de 5 ans, alors qu'ils varient de 3 à 7 ans dans le second district, qui comprend une vallée (700 à 800 m) entourée de montagnes (1 000 à 1 400 m). L'étude par capture-recapture des hermines de cette vallée a révélé que leur population était restée remarquablement stable de 1978 à 1981 (Debrot, 1982).

La courbe de population (fig. 4) établie sur la base des statistiques de chasse

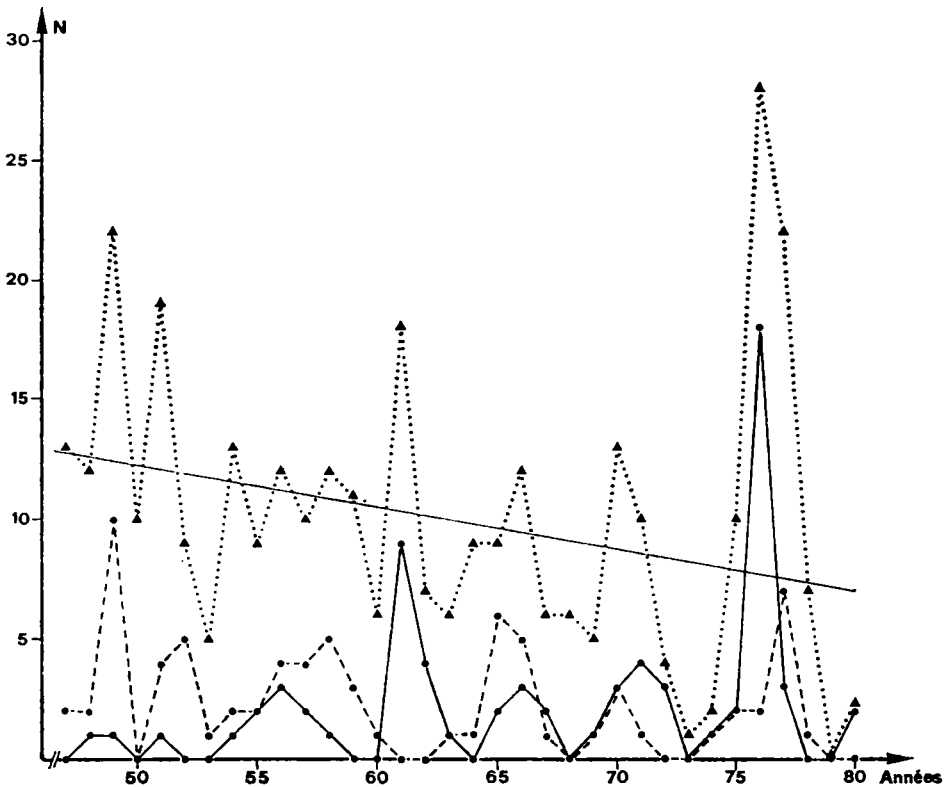


Fig. 4. — Statistiques de chasse de l'hermine *Mustela erminea* : district du Locle (trait continu), district du Val-de-Ruz (trait interrompu) et canton de Neuchâtel (en pointillé) La droite indique la tendance (droite des moindres carrés) au niveau cantonal de 1947 à 1980.

pour le canton de Neuchâtel présente des fluctuations en « dents de scie », avec un maximum important en 1976-1977. D'autre part il apparaît, au travers de cette courbe, une tendance générale à la diminution : tendance (pente de la droite des moindres carrés) =  $-0,17$  hermines/an, entre 1947 et 1980.

c) *Variations acycliques.*

La figure 5, établie à partir des statistiques fédérales de chasse, donne le nombre de petits Mustélinés (hermines et belettes ne sont pas distinguées) tirés chaque année dans les cantons à chasse par permis. Aucune périodicité de courte

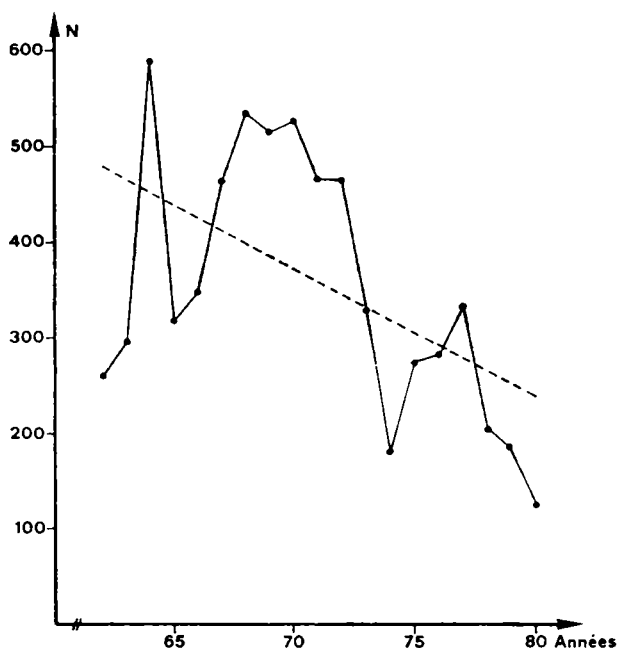


Fig. 5. — Statistiques de chasse des petits Mustélinés (*Mustela nivalis* et *M. erminea*) en Suisse. La droite indique la tendance (droite des moindres carrés) de 1962 à 1980.

durée ne ressort de cette courbe. Par contre, on observe une période d'augmentation, de 1962 à 1968, comprenant un pic en 1964 qui est uniquement dû à la valeur enregistrée dans un canton (Tessin), puis une diminution marquée, dès 1970, malgré une courte phase d'augmentation de 1975 à 1977. La tendance générale au niveau fédéral est de  $-13,2$  individus/an, entre 1962 et 1980.

## DISCUSSION

a) *Fluctuations périodiques.*

Quelques auteurs ont remarqué, par des observations directes sur le terrain ou par des relevés de traces, que les populations d'hermines pouvaient présenter

des fluctuations de nature cycliques (Kallio, 1975 ; Ostbye *et al.*, 1975). Ces variations ont en général été attribuées à des facteurs dépendant de la densité, essentiellement aux fluctuations de la nourriture disponible (Vershinin, 1972). Fitzgerald (1977) a montré qu'en hiver, *Mustela frenata* et *M. erminea* consommaient intensivement *Microtus montanus*, un campagnol à populations cycliques. La durée de son étude et les méthodes utilisées ne lui ont toutefois pas permis d'observer si les populations des prédateurs fluctuaient parallèlement à leur proie. Une telle relation ressort clairement de la comparaison des dynamiques de population d'*A. t. scherman* et de *M. erminea* (fig. 2) dans le district du Locle. Elle confirme la conclusion que nous avons tirée de l'étude du régime alimentaire pendant la phase de forte population et de son évolution au cours des phases de déclin et de faible densité, conclusion qui soulignait les relations causales étroites existant entre la proie et le prédateur (Debrot, 1981).

Il est bien connu que les rapaces se dispersent lorsque la nourriture fait défaut dans une région (Remmert, 1980). Cependant, des déplacements d'une telle amplitude ne sont pas possibles pour les mammifères carnivores. Ainsi, lors de la disparition de la proie favorable, il ne leur reste qu'une alternative : la réduction de la population ou le changement de régime alimentaire. Dans le premier cas, l'espèce peut survivre jusqu'à la prochaine pullulation de la proie dominante par la répartition entre quelques individus seulement des ressources alimentaires encore disponibles. Cette stratégie, qui est essentiellement suivie par les sténophages à haut degré de spécialisation, semble être rendue encore plus efficace chez *M. erminea* par la dissolution des structures territoriales, permettant sans doute l'économie des dépenses de maintenance du territoire (Debrot, non publié). Au contraire, d'autres carnivores réduisent leur dépendance vis-à-vis d'*A. t. scherman* en exploitant efficacement d'autres ressources de nourriture. Cette stratégie, qui est plutôt l'apanage des « généralistes » euryphages, semblent avoir été adoptée par le renard et le chat domestique dans le district du Locle. Ceci se traduit par l'absence de corrélation existant entre les maxima de population du campagnol terrestre et les fluctuations des populations estimées des deux carnivores (fig. 3). Une telle relation de dépendance proie-prédateur a cependant déjà été observée en URSS par Tikhvinskaya et Gorshkov (1971), qui ont mis en relation les oscillations d'*A. terrestris* avec les fluctuations du nombre de fourrures de renard commercialisées.

#### b) Variations aperiodiques.

Les courbes d'estimation des populations d'hermines sur les districts du Locle et du Val de Ruz (fig. 4) révèlent l'absence de synchronisation entre leurs fluctuations. Ainsi, la dynamique très irrégulière des hermines sur l'ensemble du canton de Neuchâtel peut être considérée comme l'illustration de la combinaison de plusieurs populations fluctuant indépendamment : chaque pic est l'expression du maximum atteint par l'une d'elles dans une région du canton. Si on extrapole cette interprétation sur une plus large échelle, l'intégration d'un plus grand nombre de populations indépendantes devrait absorber toutes les fluctuations à court terme. C'est en effet ce qui se passe (à l'exception du pic dû aux données du Tessin en 1964) sur le territoire helvétique. Les variations qui y sont observées ne sont pas, jusqu'à preuve du contraire, de nature cyclique, bien qu'il ne soit pas exclu que des études à long terme puissent révéler des cycles à grande période, tels que ceux observés par Bakeev (1971) chez *Mustela sibirica*. Celui-ci décrit en effet des cycles de 10 à 20 ans sur une période de 80 ans.

Des variations non cycliques de populations d'hermines ont été mentionnées de longue date, partout où elles ont été recherchées pour leur fourrure. En effet, la discrétion de ces petites carnivores et la faible densité de leurs populations en ont fait une espèce difficile à observer et surtout à étudier quantitativement. Ainsi, la grande majorité des renseignements à disposition des chercheurs provenait de l'exploitation commerciale de la fourrure hivernale. De plus, les fluctuations importantes ont été particulièrement remarquées dans la mesure où elles revêtaient une importance économique. Aspisov et Popov (1940), Lavrov (1944 et 1956), Kopein (1970) ont fait état de très brusques diminutions de population, sur la base du nombre de fourrures récoltées sur de larges superficies. Les causes de ces fluctuations sont recherchées essentiellement dans des facteurs indépendants de la densité : variations climatiques, impact de la chasse ou des activités de piégeage, modifications de l'environnement, parasitisme ou biais dû à la méthode d'échantillonnage. Les fluctuations révélées par les statistiques fédérales de chasse sont de même nature. Il est difficile d'établir la raison de ces variations, et surtout des diminutions générales observées tant au niveau du territoire helvétique que de celui du canton de Neuchâtel. Il est toutefois raisonnable de penser qu'elles sont bien réelles et non imputables à des erreurs d'échantillonnage. Les mêmes statistiques ont en effet montré que d'autres Mustélidés tels que la fouine *Martes foina* sont en nette augmentation (+ 56,6 individus/an sur une moyenne de près de 900 animaux tirés chaque année).

Lavrov (1944) a noté qu'il y avait une relation inverse entre la densité des populations d'hermines (nombre de fourrures récoltées par les trappeurs) et le taux d'infection par le Nématode parasite des sinus frontaux *Skrjabingylus nasicola*. Il en conclut que le parasitisme doit être considéré comme un facteur de contrôle des populations. Un examen plus détaillé de la dynamique du taux d'infection par *S. nasicola*, en relation avec le régime alimentaire et la densité de population, nous a conduit à développer une hypothèse alternative (Debrot et Mermod, 1981) selon laquelle la fréquence d'infection et la densité de population sont les conséquences du changement de régime alimentaire.

Si les fluctuations apériodiques ne semblent pas être imputables au parasitisme, ni aux méthodes d'échantillonnage seules, leurs causes peuvent cependant être variées et multiples. L'arrivée d'une substance toxique nouvelle dans l'environnement peut, par exemple, perturber fondamentalement l'équilibre d'une espèce : le déclin de population observé chez *Lutra lutra* à la fin des années 50 en Grande-Bretagne semble avoir été provoqué par la dieldrine, une substance utilisée en agriculture, qui a également été tristement responsable de la mort de renards et de blaireaux (*Meles meles*) et de la perturbation de la population de ce dernier (Wood, 1979). De même, une épizootie de rage a des conséquences spectaculaires sur les populations de renard (fig. 3).

On peut trouver un autre exemple de brusque chute de population due à une perturbation du système hermine-proie en considérant l'apparition de la myxomatose en Grande-Bretagne en 1953 : Day (1968) a mis en évidence l'importance des lagomorphes dans l'alimentation des hermines anglaises ; or cette dépendance est étroite ainsi que le soulignent King et Moors (1979), puisque le nombre d'hermines observées est significativement plus élevé avant qu'après l'épidémie (Hewson, 1972). Il est intéressant de noter à ce propos que *Mustela nivalis* n'a pas montré la même évolution puisqu'elle a été plus abondante après l'arrivée de la myxomatose (Hewson, 1972 ; King, 1980).



## CONCLUSION

L'examen de populations d'hermines sur des surfaces de taille croissante a permis de mettre en évidence des fluctuations de nature différente. A un niveau local, dans un milieu relativement homogène, et en présence d'un système proie-prédateur particulier, il a été possible d'observer des fluctuations cycliques régulières. Au fur et à mesure que la surface d'investigation s'agrandit et par conséquent se diversifie, les oscillations périodiques s'estompent et il apparaît des fluctuations acycliques imputables à des causes complexes, difficiles à élucider.

## REMERCIEMENTS

Il m'est particulièrement agréable de remercier le Prof. C. Mermod, qui a suivi et guidé ce travail avec beaucoup de compétence et d'intérêt. Je remercie également l'Office fédéral des forêts, section forêts et chasse, ainsi que l'Inspectorat cantonal de la chasse et de la pêche pour la mise à disposition des statistiques de chasse.

## SUMMARY

This capture-recapture study of two stoat populations in Switzerland, together with analyses of food habits, has shown the close dependence existing between this carnivore and the water vole *Arvicola terrestris scherman*. These prey-predator relationships are confirmed by cyclic fluctuations observed over 25 years, in a local area. Aperiodic fluctuations were revealed by the examination of hunting statistics covering a larger region. The causes of these variations of populations are discussed in connection with the literature.

## BIBLIOGRAPHIE

- ASPISOV, D.I., et V.A. POPOV, 1940. — Factors determining fluctuations in the numbers of ermines. In C.M. KING (Ed.), 1980 : cf. *infra*.
- BAKEEV, Y.N., 1971. — The distribution and population dynamics of the Siberian kolinsky in the western part of its range in the USSR. In C.M. KING (Ed.), 1980 : cf. *infra*.
- DAY, M.G., 1968. — Foods habits of British stoats (*Mustela erminea*) and weasels (*Mustela nivalis*). *J. Zool.*, 155 : 485-497.
- DEBROT, S., 1981. — *Trophic relations between the stoat (Mustela erminea) and its prey, mainly the water vole (Arvicola terrestris scherman)*. Worldwide Furbearer Conf. Proc., Frostburg, Maryland, August 1980. Vol. II : 1259-1289.
- DEBROT, S., 1982. — *Ecologie de Mustela erminea L. : dynamique des composantes structurales, trophiques et parasitaires de deux populations*. Thèse de doctorat, non publiée, Université de Neuchâtel, Suisse. 279 p.
- DEBROT, S., G. FIVAZ, C. MERMOD et J.-M. WEBER, 1982. — *Atlas des poils de Mammifères d'Europe*. Institut de Zoologie (Ed.), Université de Neuchâtel, Suisse. 208 p.

- DEBROT, S., et C. MERMOD, 1981. — *Cranial helminth parasites of the stoat and other mustelids in Switzerland*. Worldwide Furbearer Conf. Proc., Frostburg, Maryland, August 1980. Vol. II : 690-705.
- FITZGERALD, B.M., 1977. — Weasel predation on cyclic population of the montane vole (*Microtus montanus*) in California. *J. Anim. Ecol.*, 46 : 367-397.
- HEWSON, R., 1972. — Changes in the number of stoats, rats and little owls in Yorkshire as shown by tunnel trapping. *J. Zool.*, 168 : 427-429.
- KALLIO, P., 1975. — Kevo, Finland. In: *Structure and function of tundra ecosystems* (T. ROSSWALL and O.W. HEAL, Eds), *Ecol. Bull.*, 20 : 193-223.
- KING, C.M. (Ed.), 1975. — *Biology of Mustelids, some soviet research : volume 1*. British Lib. Lend. Div., Boston Spa. 266 p.
- KING, C.M. (Ed.), 1980. — *Biology of Mustelids, some soviet research : volume 2*. Sciences Information Division, Dpt. Scientific and Industrial Research, Wellington, New Zealand. 214 p.
- KING, C.M., 1980. — Population biology of the weasel *Mustela nivalis* on British game estates. *Holarctic Ecol.*, 3 : 160-168.
- KING, C.M., et P.J. MOORS, 1979. — On co-existence, foraging strategy and the biogeography of weasels end stoats (*Mustela nivalis* and *M. erminea*) in Britain. *Oecologia*, 39 : 129-150.
- KOPEIN, K.I., 1970. — The effect of hunting on the sex ratio and population density of ermine. In C.M. KING (Ed.), 1980 : cf. *supra*.
- LAVROV, N.P., 1944. — Effect of helminth invasions and infectious diseases on variations in numbers of the ermine (*Mustela erminea* L.). In C.M. KING (Ed.), 1975 : cf. *supra*.
- LAVROV, N.P., 1956. — Characteristics and causes of the prolonged depression in numbers of the ermine in forest-steppe and steppe zones of USSR. In C.M. KING (Ed.), 1975 : cf. *supra*.
- OSTBYE, E., 1975. — Hardangervidda, Norway. In: *Structure and function of tundra ecosystems* (T. ROSSWALL and O.W. HEAL, Eds), *Ecol. Bull.*, 20 : 225-264.
- REMMERT, H., 1980. — *Arctic animal ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York : 250 p.
- TIKHVINSKAYA, M.V., et P.K. GORSHKOV, 1971. — (The trophic relations of foxes and *Arvicola terrestris* L. in different landscape regions of the Tatar ASSR). *Bull. Mosk. Obshch. Isp. Prir. Otd. Biol. SSSR*, 76 : 33-43. En russe.
- VERSHININ, A.A., 1972. — The biology and trapping of the ermine in Kamchatka. In C.M. KING (Ed.), 1980 : cf. *supra*.
- WOOD, M.S. (Ed.), 1979. — *Second report of the Joint Otter Group*. S.P.N.C., Lincoln, England : 58 p.