

La dispersion natale chez le lièvre d'Europe : mise en évidence et quantification du phénomène

Yves Bray, Éric Marboutin, Bernard Mauvy & Régis Péroux

Contexte de l'étude

Dans son sens le plus banal, la notion de déplacement traduit l'aptitude des animaux à circuler dans leur habitat. La plupart du temps, les déplacements correspondent aux trajets entre lieux de repos et d'alimentation, ainsi qu'à des activités sociales et de reproduction, mais il existe aussi des déplacements, plus amples et moins fréquents, qui revêtent des caractéristiques particulières (migration, dispersion...). La recherche des ressources nécessaires à la survie ou à la reproduction des individus et de l'espèce constitue la principale raison de l'ensemble de ces déplacements qui représentent souvent une réponse à une contrainte imposée par un ou plusieurs facteurs écologiques d'un écosystème (Devillard, 2004).

La dispersion est un phénomène commun, notamment chez les jeunes, mais d'importance variable (Greenwood, 1980). Classiquement, on distingue la dispersion natale, qui concerne les jeunes émigrant de leur zone de naissance, soit très tôt, soit plus généralement à l'approche de leur maturité sexuelle, et la dispersion dite « de reproduction » qui concerne des animaux qui se sont déjà reproduits. Ce processus de dispersion a de profonds effets sur la taille, la composition, la structure génétique, la survie et l'organisation sociale d'une population (Stenseth & Lidicker, 1992) ; son étude revêt donc un caractère pluridisciplinaire (écologie, génétique, éthologie...). En agissant par différentes voies sur les flux démographiques — gain ou perte d'effectif, diffusion de gènes et de parasites — c'est notamment un élément clé de la dynamique des populations, plus particulièrement encore dans le contexte des métapopulations (ensemble de sous-unités démographiques en connexion dans l'espace et/ou le temps) et de l'écologie du paysage. Il est donc à la fois important pour les biologistes et pour les gestionnaires puisqu'il détermine en partie le taux d'accroissement des populations et surtout module leurs risques d'extinction (Clobert *et al.*, 2001). Les difficultés méthodologiques rencontrées jusque récemment pour l'étudier en font pourtant l'un des paramètres démographiques les moins bien connus, particulièrement chez le lièvre d'Europe, pour lequel il a été très peu documenté.

Chez cette espèce, la plupart des études sur les déplacements concernent la taille des domaines d'activité. Seules trois études fournissent des informations sur la dispersion, sans cependant traiter explicitement le sujet sous l'angle démographique. La première (Douglas, 1970) est fondée sur des lièvres marqués puis recapturés à l'aide de collets. Les deux autres (Pielowsky, 1972 ; Broekhuizen & Maaskamp, 1982) reposent sur des captures dans des filets et des retours de marques d'animaux repris soit dans des filets, soit à la chasse ou lors de collisions routières. Ces mesures d'éloignement par rapport au point de capture ont conduit les auteurs à conclure à un fort degré de sédentarité des populations observées même si, dans deux de ces études, des déplacements conséquents ont été notés chez certains jeunes, notamment des mâles. Les informations disponibles au sujet des déplacements accomplis par les très jeunes levrauts sont encore moins nombreuses, une seule étude ayant porté sur le comportement de levrauts non encore sevrés (Broekhuizen & Maaskamp, 1982).

Au cours du présent travail (Bray, 1998), des jeunes lièvres ont été suivis par télémétrie. Après avoir vérifié l'attachement des jeunes levrauts à leur site de naissance, une typologie des déplacements des lièvres juvéniles au cours de leurs premiers mois de vie a été réalisée afin d'étudier leur comportement de dispersion natale. Nous avons ensuite évalué, à l'échelle de la population, la proportion de jeunes manifestant ce comportement, et l'ampleur des déplacements qui s'y rapportent. Enfin, les effets de différents facteurs pouvant affecter la fréquence de ce phénomène ont été testés : le sexe et l'âge des levrauts, la période de l'année considérée et la densité de congénères au sein de la zone initialement fréquentée.

Site d'étude

Le terrain d'étude, d'une superficie de 16,6 km², est composé de deux communes – Chareil-Cintrat et Montord – situées dans le département de l'Allier, à environ 60 km au nord de Clermont-Ferrand. Le paysage est constitué d'une matrice agricole de type polyculture-élevage, avec un parcellaire morcelé (taille moyenne des parcelles de deux hectares), où prédominent les cultures céréalières et les herbages (respectivement 41 % et 25 % des terres cultivées).

Deux zones ont été distinguées, différenciant par leur statut cynégétique et leur abondance de lièvres mais présentant des caractéristiques paysagères semblables. La première, dénommée « réserve », d'une superficie de 4,3 km², est composée d'une réserve de chasse et des terrains adjacents, dans un rayon moyen de 300 m. La densité de lièvres est d'environ 50 individus par km², avant reproduction. La deuxième, d'une superficie de 12,3 km², est constituée des terrains « hors réserve » ; la densité de lièvres est d'environ 12 individus par km², avant reproduction. À la fois la densité en lièvres et la quiétude pendant la période de chasse diffèrent donc entre ces deux zones.

Les densités de lièvres ont été estimées en fin d'hiver, à l'aide de la méthode du « distance sampling » associée à la technique des échantillonnages par points avec un projecteur (Péroux *et al.*, 1997). L'échantillonnage a été de type systématique, avec 60 points de sondage répartis sur la totalité du terrain d'étude. L'ensemble des relevés a été répété au cours d'au moins trois nuits. Les distances de détection des animaux ont été mesurées à l'aide d'un télémètre à laser.

Capture des animaux et suivi télémétrique

Au stade levraut

Dans le présent travail, le terme « levraut » désigne uniquement les individus âgés de moins d'un mois et demi environ, donc le plus souvent non encore sevrés (sevrage généralement vers l'âge de cinq semaines). La

capture de très jeunes levrauts constitue en elle-même le principal obstacle à surmonter pour étudier le lièvre durant son premier mois de vie. Dans les 24 à 48 premières heures qui suivent leur naissance, les levrauts s'écartent de quelques mètres autour du site de mise bas puis durant les jours qui suivent, ils ne paraissent plus se déplacer qu'une seule fois par 24 heures, pour rejoindre leur mère sur le lieu d'allaitement. Ces déplacements furtifs, sont effectués sur de très courtes distances et peu après le crépuscule, ce qui rend ces animaux très discrets et donc très difficiles à détecter.

Deux méthodes ont été mises en œuvre pour capturer des levrauts. La première repose sur la mise en place d'un réseau d'agriculteurs/informateurs, chargés de capturer les levrauts qu'ils pourraient apercevoir durant leurs travaux agricoles. La seconde méthode consiste à rechercher visuellement les levrauts durant leur période d'activité, c'est-à-dire les deux heures suivant le crépuscule. Munis d'un projecteur et d'une paire de jumelles, à bord d'un véhicule ou à partir de points fixes, les observateurs scrutent les espaces dégagés entourant tout lièvre de taille adulte se tenant durablement immobile, comportement évoquant celui d'une hase dans les minutes qui précèdent l'allaitement de ses levrauts. Les levrauts détectés ont été capturés, immédiatement après l'allaitement, à l'aide d'une épuisette et d'un projecteur relié à une batterie portable. Durant les trois années d'étude, le réseau d'informateurs a permis la capture de 25 levrauts, dont 80 % âgés de moins de 10 jours. Les recherches au crépuscule à l'aide de projecteurs n'ont été réalisées régulièrement que durant la dernière année ; elles ont alors permis de capturer trois levrauts supplémentaires, âgés de 12 à 18 jours.

Sur les 28 levrauts capturés, 26 ont été munis de colliers émetteurs et de marques auriculaires. Ce marquage a été effectué à l'aide de barrettes métalliques numérotées et recouvertes d'adhésif réfléchissant permettant leur repérage de nuit. Les levrauts marqués ont été suivis par radio-pistage, de jour et de nuit, mais aussi au crépuscule, au moyen d'un appareil optique à amplification de lumière résiduelle et, lorsque nécessaire, d'un projecteur.

Outre l'étude de la mobilité des jeunes, ces observations avaient pour objet de recueillir davantage d'information sur l'activité des levrauts et les relations mère/jeunes, notamment au moment de l'allaitement.

Au stade juvénile émancipé

Durant les trois années d'étude, des lièvres juvéniles et adultes ont été capturés d'avril à octobre à l'aide de cages-pièges, afin de disposer de jeunes lièvres nés à différentes périodes de l'année mais tous âgés de un à trois mois au début du suivi. La technique de capture à l'aide de cages pièges non appâtées s'est avérée bien adaptée à ce type d'étude (Bray & Léonard, 2000). Par rapport à des captures à l'aide de filets, elle permet en particulier de relâcher les lièvres précisément sur la zone qu'ils fréquentent et de capturer majoritairement des jeunes.

Les lièvres capturés ont été sexés, pesés et, pour les individus pesant moins de deux kilogrammes, la longueur du crâne a été mesurée à l'aide d'un pied à coulisse. La distinction entre adultes et jeunes, a d'abord été effectuée par palpation d'une patte antérieure et recherche du cartilage de conjugaison sur le cubitus (signe de Stroh). L'âge des jeunes a ensuite été estimé à partir de la longueur du crâne, quand celle-ci était inférieure ou égale à 80 mm (Bray *et al.*, 2003), ou à partir de la masse corporelle dans les autres cas. Pour cela un second modèle a été établi en utilisant comme référence l'âge de lièvres tués à la chasse sur ce même territoire d'étude, estimé à partir du poids de leur cristallin. Afin d'éviter tout risque de confusion avec un jeune, les quelques adultes munis d'émetteurs ont tous été choisis parmi les animaux capturés avant la fin du mois de juin. Le cartilage de conjugaison du cubitus n'étant en effet plus toujours décelable chez les jeunes au-delà de l'âge de 6 mois, dès le mois de juillet les premiers jeunes, nés fin janvier, pourraient ainsi être confondus avec un adulte.

Sur les 215 lièvres capturés, 109 juvéniles, tous âgés de moins de 110 jours, et cinq lièvres adultes ont été équipés de colliers émetteurs ainsi que de marques auriculaires en plastique recouvertes d'adhésif réfléchissant de

différentes couleurs, permettant leur identification individuelle.

Chaque semaine, deux localisations ont été réalisées au cours des mêmes 24 heures, l'une de jour et l'autre de nuit, jusqu'à l'arrêt de l'émetteur ou la mort de l'animal. La recherche des animaux venant d'accomplir un déplacement de grande amplitude a été réalisée à partir d'un réseau de 104 points régulièrement espacés de 1,5 à deux kilomètres, choisis en fonction du relief, et répartis dans un rayon de 15 km autour du terrain d'étude. Une antenne à huit brins, fixée à l'extrémité d'un mât pneumatique de neuf mètres installé à bord un véhicule tout terrain a été utilisée.

Caractérisation du processus de dispersion

Ce travail s'appuie sur la définition de la dispersion proposée par Howard (1960) qui la considère comme le déplacement d'un animal entre son lieu de naissance et l'endroit où il s'installe pour se reproduire (dans le cas où il survit et trouve un partenaire), et sur une typologie des modes d'occupation de l'espace proposée pour les micro-mammifères (Mc.Shea & Madison, 1992). Nous avons analysé les déplacements de 87 individus (sur 109 juvéniles équipés d'émetteurs) suivis plus de trente jours et ayant dépassé l'âge de deux mois. Des « trackogrammes » permettent de visualiser les localisations successives (exemples dans les figures 3 et 5). Au regard de leurs déplacements, les lièvres ont ensuite été classés dans l'un des quatre principaux modes d'occupation de l'espace proposés par Mc.Shea & Madison (1992) : « stationnaire », « excurseur », « glisseur » et « disperseur » (figure 1).

L'ampleur des déplacements se rapportant à ces différents modes d'occupation de l'espace a été estimée par la distance (DISP) séparant le lieu de capture de chaque juvénile (supposés proches du lieu de naissance) de l'endroit où il se trouvait à la date du 1^{er} mars suivant l'année de sa naissance, lieu supposé de sa reproduction. La moyenne arithmétique des coordonnées des dix dernières localisations enregistrées a alors été utilisée pour définir ce dernier lieu. Pour les animaux morts avant

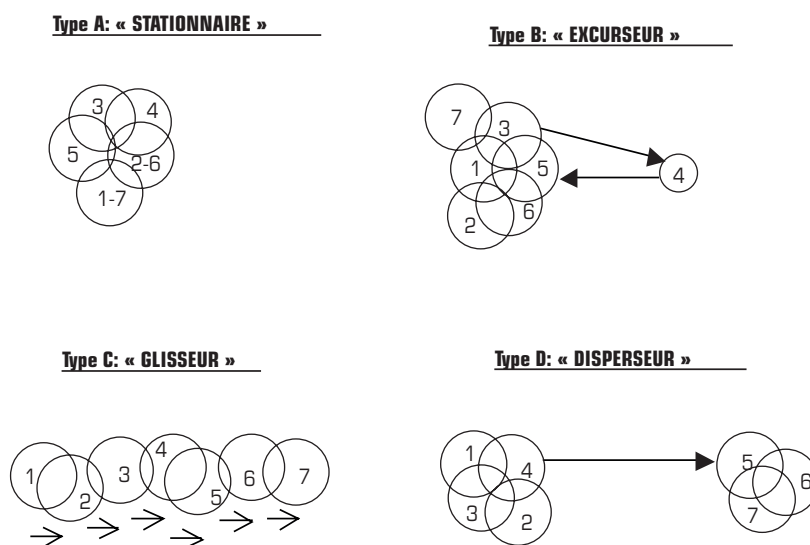


Figure 1 : Représentation schématique des différents modes retenus pour décrire l'occupation de l'espace par les lièvres juvéniles (inspirée de W.J. McShea & D.M. Madison, 1992).

Type A : les lièvres occupent des zones successives qui se chevauchent largement. **Type B :** *idem* A, mais les animaux font parfois des excursions engendrant des déplacements d'une amplitude inhabituelle. **Type C :** les lièvres occupent des zones successives faiblement chevauchantes, ce qui les conduit à s'éloigner graduellement de leur lieu de capture. **Type D :** un déplacement important et à sens unique amène les individus à occuper successivement deux zones totalement distinctes.

cette date, DISP a été mesurée en utilisant les dix dernières localisations enregistrées avant la mort sauf pour les individus classés dans le type disperseur (cf. figure 1) et ayant survécu moins d'un mois sur la seconde aire d'activité. Pour ces derniers, DISP a été estimée par la distance entre le lieu de capture et la moyenne des coordonnées de toutes les localisations postérieures au départ.

Dans un second temps, les jeunes lièvres ont été classés en deux catégories : les « philopatriques », se reproduisant à proximité de leur lieu de naissance (correspondant aux modes « stationnaire » et « excurseur ») et les « dispersant », qui s'en sont éloignés (correspondant aux modes « disperseur » et « glisseur »).

L'influence du sexe et de la zone d'origine de l'animal sur la proportion d'individus se dispersant a été analysée par ajustements successifs à des modèles log-linéaires. De plus, pour les juvéniles classés dans le mode « disperseur », la spécificité du déplacement de départ, et son caractère ponctuel dans le temps, ont permis d'enregistrer la date approximative de départ de chacun et d'en déduire leur âge à cet instant. L'occurrence des départs

a ainsi pu être analysée en ajoutant les variables âge et période aux deux variables explicatives précédentes. Cette analyse a été réalisée à l'aide de modèles linéaires généralisés de type « *Generalized Estimating Equations* », intégrant le fait que l'on analyse des données répétées pour un même individu (un même lièvre étant suivi, avant ou après départ, à plusieurs âges et durant plusieurs périodes). Cependant, les variables âge et période étant auto corrélées, une analyse préliminaire a dû être réalisée pour sélectionner celle de ces deux variables ayant le plus fort effet sur la proportion de départs. Son effet a ensuite été étudié en présence de ceux des deux autres variables (sexe et zone d'origine).

Principaux résultats

Déplacements néo-natals

Dès leur plus jeune âge, les levrauts présentent des facultés de déplacement étonnantes – de l'ordre de 100 m dès l'âge de 4-5 jours – bien qu'ils reviennent constamment à proximité immédiate du lieu de leur découverte. Ce lieu s'est souvent révélé être proche, voire confondu, avec celui où la hase venait

chaque soir les allaiter, du moins tant qu'elle et ses jeunes n'y avaient pas été dérangés. Compte tenu du très jeune âge de plusieurs des levrauts suivis, il paraît en outre probable que ce lieu était également très proche du site de mise bas.

Pour les levrauts dont le suivi a duré au moins de 15 à 40 jours (n = 7), les aires d'activité n'ont jamais excédé trois hectares. Sur l'ensemble des 26 levrauts marqués et pour la totalité de leurs périodes de suivis respectifs, aucun déplacement à plus de 250 m du lieu de capture n'a été décelé (fig. 2).

Déplacements des juvéniles émancipés

À partir du seul examen de leur trackogramme, 84 juvéniles (sur 87 étudiés) ont facilement pu être classés dans l'un des quatre modes d'occupation de l'espace pré-définis (figure 3 et tableau 1). Deux catégories (« stationnaire » et « disperseur ») regroupent à elles seules près de 85 % des cas. Pour les trois animaux qui n'ont pu être classés, deux

sont morts trop rapidement après un déplacement important, et le troisième a réalisé dix déplacements d'assez grande amplitude (plus de 400 m) qui l'ont conduit à occuper successivement deux zones distinctes, mais avec un aller-retour entre les deux.

Les distances d'éloignement par rapport au point de capture (DISP) varient selon le mode d'occupation de l'espace (figure 4) :

- 52 % des jeunes classés dans le mode « stationnaire » sont restés à moins de

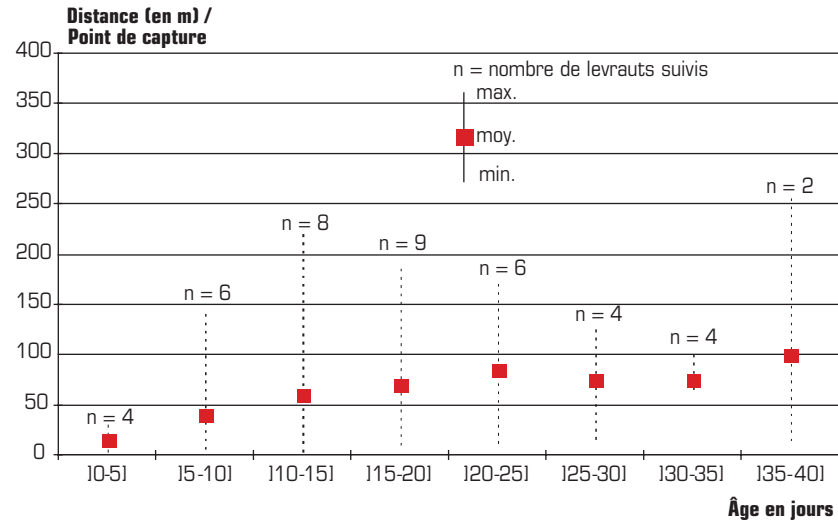


Figure 2 : Évolution de l'éloignement des levrauts par rapport à leur point de capture selon leur âge.

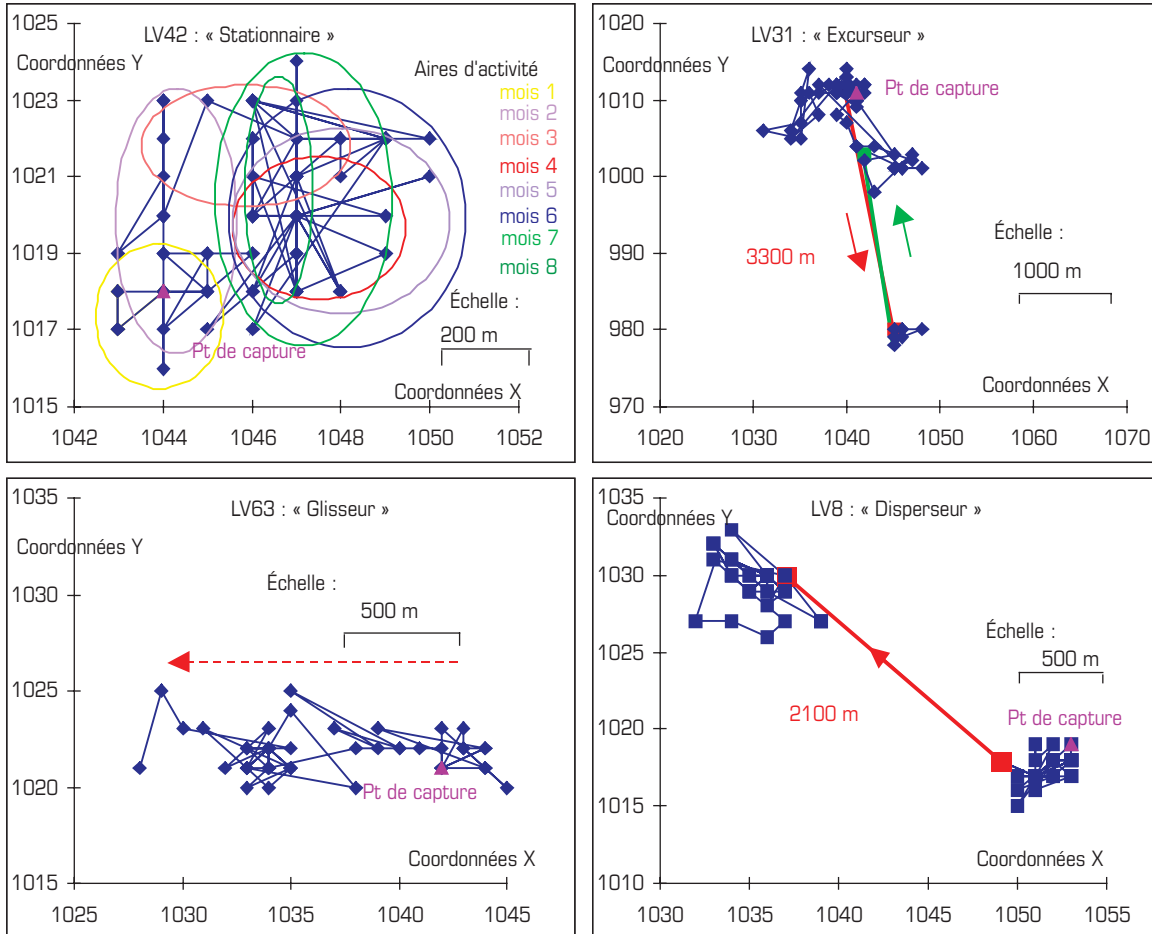


Figure 3 : Exemples de trackogrammes représentatifs des quatre modes d'occupation de l'espace retenus dans l'étude.

Tableau 1 : Répartition des 87 lièvres juvéniles suivis, selon leur mode d'occupation de l'espace, leur sexe et leur zone d'origine.

Zone	Sexe	Mode d'occupation de l'espace				
		Stationnaire	Excuseur	Glisseur	Disperseur	Non classé
Réserve	Femelle	20	0	1	6	0
	Mâle	15	1	4	7	0
Hors réserve	Femelle	9	1	0	6	2
	Mâle	2	0	3	9	1
Total		46	2	8	28	3
Proportion		53 %	2 %	9 %	32 %	3 %

250 m de leur point de capture et 92 % à moins de 500 m. Un seul d'entre eux présentait en février une aire d'activité dont le centre arithmétique était à plus de 600 m du point de capture, mais il s'est par la suite rapproché à moins de 500 m de celui-ci ;

– pour les deux « excurseurs », DISP s'élevait à 680 m dans un cas (mais son aire d'activité, très vaste, incluait le point de capture) et à 460 m dans l'autre ;

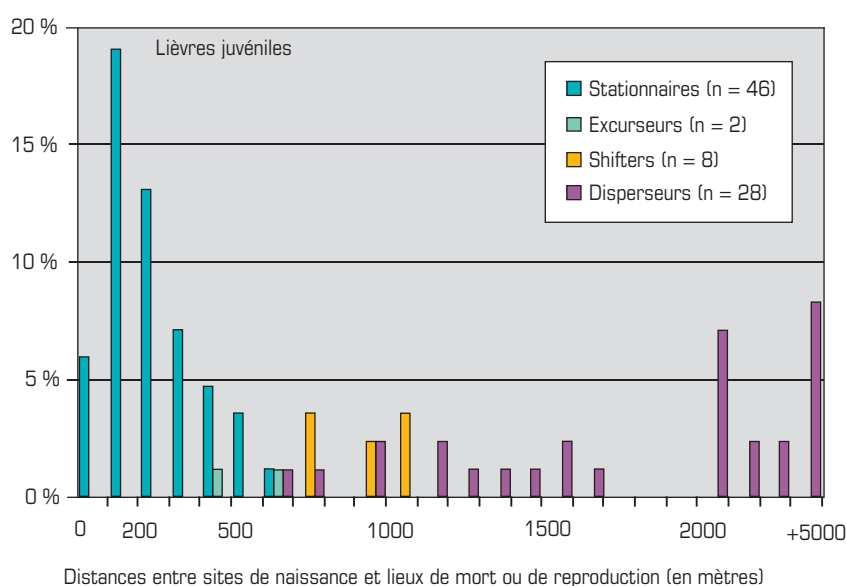
– pour les 8 « glisseurs », DISP était comprise entre 750 et 1 050 m ;

– les valeurs de DISP des 28 « disperseurs » sont présentées dans le tableau 2. Le plus fort éloignement par rapport au lieu de capture a été de 17 km.

Phénologie de la dispersion

L'analyse des proportions d'animaux de type philopatride (57 % ; n = 84) ou de type dispersant (43 % ; n = 84) montre que la proportion de dispersant est plus élevée chez les mâles (56 % ; n = 41) que chez les femelles (30 % ; n = 43), et qu'elle est par ailleurs plus élevée dans la zone chassée (60 % ; n = 30), c'est-à-dire la moins densément peuplée, que dans la réserve (33 % ; n = 54).

Au sein de la catégorie des « disperseurs », l'analyse des effets respectifs de l'âge et de la période de l'année sur l'occurrence des déplacements de départ montre que l'effet de l'âge l'emporte nettement sur celui de la période, l'effet de cette dernière n'atteignant d'ailleurs pas le seuil de signification. Les jeunes ayant manifesté un comportement de départ l'ont tous fait à un âge compris entre 90 et 200 jours, 70 % de ces départs se produisant entre les âges de 120 et de 180 jours.


Figure 4 : Distribution de fréquence des distances d'éloignement des jeunes lièvres (n = 84) par rapport au point de capture, selon quatre modes pré-définis d'occupation de l'espace

Contrairement aux résultats notés à partir de l'ensemble des dispersants (« disperseurs » + « glisseurs »), la proportion des jeunes lièvres de type « disperseur » ne varie pas significativement selon le sexe, en revanche, et comme précédemment, ce type de comportement est plus fréquent sur la zone hors réserve (15 juvéniles sur 30 capturés) que sur la zone en réserve (13 sur 54).

Mode d'occupation de l'espace par les adultes

Les déplacements des lièvres adultes ont été étudiés à partir des individus suivis plus de trois mois à ce stade d'âge pendant la saison de reproduction. Il s'agit de trois animaux capturés à l'âge adulte et de neuf lièvres marqués jeunes et ayant survécu suffisamment longtemps. Concernant ces derniers, tous ont constamment été localisés, au cours de leur

vie d'adulte, à proximité immédiate ou à l'intérieur de l'aire d'activité qu'ils avaient occupé à la fin de leur phase juvénile, qu'il s'agisse d'individus ayant initialement manifesté un mode d'occupation de l'espace de type « disperseur » (n = 4) ou de type « glisseur » (n = 1). Ceux initialement classés comme « stationnaires » (n = 4) n'ont pas davantage réalisé de déplacements importants à l'âge adulte ; certains (comme le lièvre n° 78) ont cependant parfois effectué quelques excursions (figure 5). Les trois individus capturés à l'âge adulte ont tous présentés des modes d'occupation de l'espace de type stationnaire, un seul d'entre eux ayant effectué une excursion ponctuelle d'une amplitude de 500 m.

Les distances séparant les barycentres des aires d'activité du premier et dernier mois de suivi sont en moyenne de

Tableau 2 : Distribution des distances de dispersion (en km) des 28 juvéniles classés dans le mode « disperseur ».

DISP en Km	0,75 à 1	1 à 2	2 à 3	3 à 4	4 à 5	Plus de 5
Nombre (%)	3 (11 %)	8 (29 %)	6 (21 %)	2 (7 %)	2 (7 %)	7 (25 %)

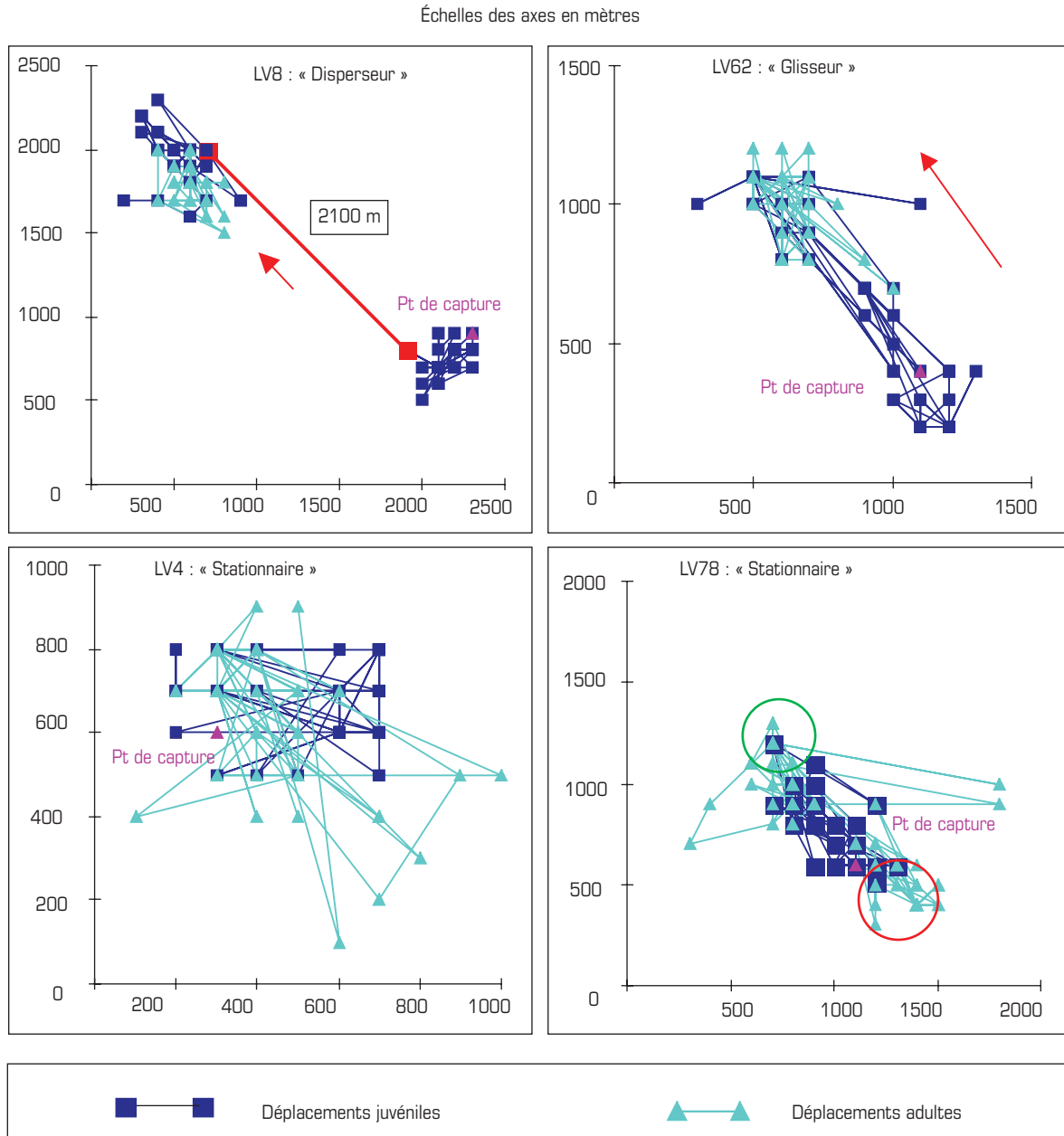


Figure 5 : Trackogrammes de quatre lièvres suivis au stade juvénile puis au stade adulte. Pour l'individu LV78, le cercle vert correspond au premier mois de suivi et le cercle rouge au dernier mois de suivi en tant qu'adulte.

170 m pour ces 12 adultes. Elles sont inférieures à 200 m pour 10 d'entre eux, comprise entre 200 m et 300 m pour un individu, et égale à 875 m pour le dernier. Pour le lièvre n° 78, suivi cinq mois en tant que juvénile et 11 mois en tant qu'adulte, cette grande distance ne correspond pas à un éloignement progressif de son lieu

de capture (figure 5). Il se trouve que ses aires d'activité correspondant à ses premier et dernier mois de suivi en tant qu'adulte étaient situées à chaque extrémité de son domaine vital. Après 450 jours de suivi, ce lièvre se trouvait en fait toujours à moins de 500 m de son lieu de naissance.

Conclusions et perspectives

Cette étude, ciblée sur le phénomène de dispersion, a permis de décrire pour la première fois le comportement de dispersion natale chez le lièvre d'Europe, d'en estimer la fréquence et d'en chiffrer l'amplitude.

Alors que tous les levrauts sont restés à proximité de leur lieu de naissance, au moins jusqu'aux deux premières semaines suivant leur sevrage et qu'aucun cas de dispersion de reproduction n'a été noté chez les adultes, l'analyse des modes d'occupation de l'espace des lièvres juvéniles a montré que plus de 40 % d'entre eux se sont dispersés à une distance notable (en moyenne 4,5 km) avant de se reproduire. Les trois-quarts de ces individus dispersant ont réalisé un déplacement de type « départ », rapide et sans retour, qui les a conduit à s'installer, pour 90 % d'entre eux, à plus d'un kilomètre de leur site de naissance. Le quart restant ne s'en est éloigné que progressivement d'environ un kilomètre.

La proportion de juvéniles se dispersant s'est avérée plus élevée chez les mâles, conformément à ce qui est classiquement attendu chez les espèces polygames, où il y a compétition pour l'accès aux femelles qui défendent alors préférentiellement les ressources (Greenwood, 1980). Sous plusieurs aspects, le mode de reproduction du lièvre d'Europe paraît effectivement se rapprocher de ce type.

Par ailleurs, aucun comportement de « départ » n'a été observé avant l'âge de 3 mois, la grande majorité de ces départs se produisant entre l'âge de 4 et 6 mois, alors que les jeunes acquièrent une corpulence d'adulte. Cette observation pourrait traduire le fait qu'ils deviennent alors des compétiteurs potentiels avec des animaux résidents.

La densité des individus dans la zone d'origine s'est également avérée être un facteur important : la proportion d'individus se dispersant est presque deux fois plus élevée dans la zone la moins densément peuplée. Un possible biais dans l'estimation de cette proportion peut cependant être au moins partiellement à l'origine de ce résultat. En effet, la schématisation utilisée pour décrire les modes d'occupation de l'espace a pu, en simplifiant la réalité, déformer un peu l'image du processus de dispersion, notamment en ne permettant pas d'identifier des animaux ayant changé de groupe social sans avoir eu à s'éloigner beaucoup de leur lieu de capture, ce qui doit également être considéré comme une forme de dispersion. Or, comme les domaines

vitaux sont plus petits dans la zone la plus densément peuplée – 42 ha en moyenne hors réserve contre 27 ha en réserve (Bray, 1998) – il est possible que ce biais soit plus important dans la « réserve » et que le taux de dispersion y soit en conséquence davantage sous-estimé que dans la zone chassée. L'effet de la densité pourrait alors avoir plus d'incidence en termes de distance de dispersion que de taux. Pielowski (1972) retrouve également une plus forte proportion de lièvres à plus d'un kilomètre de leur lieu de marquage dans une zone fortement chassée et ayant subi une réduction d'effectif de moitié. Cet auteur attribue cependant cette différence à la chasse, qu'il suspecte être un facteur de dérangement. L'incidence d'un tel effet dû à la chasse n'est toutefois pas confirmé dans la présente étude, où l'occurrence des départs des individus classés dans le type « disperseur » n'est pas apparue liée à la variable période alors qu'une modalité de cette variable intégrait pourtant toute la saison de chasse.

Afin de conserver le maximum d'informations lors de l'analyse statistique, l'ensemble des animaux ayant été suivis durant au moins un mois et ayant atteint l'âge de deux mois avant ou pendant ce suivi ont été conservés. Ce choix a, là encore, pu conduire à une sous-estimation du taux de dispersion. Il est en effet probable que, parmi les animaux suivis le moins longtemps et classés comme stationnaires, quelques individus auraient ultérieurement manifesté un comportement de dispersion s'ils avaient survécu plus longtemps. Notons cependant que le taux de dispersion reste similaire lorsqu'il est estimé pour les seuls juvéniles ayant survécu jusqu'au printemps suivant leur année de naissance.

Si une relation négative entre taux de dispersion et densité est confirmée à l'avenir et si le nombre d'immigrants ne compense pas toujours les départs, un tel différentiel de dispersion pourrait alors entretenir, sinon expliquer au moins en partie, les fortes hétérogénéités spatiales de densité classiquement observées chez le lièvre, souvent même à des échelles très locales (de l'ordre du kilomètre par exemple).

En outre, si l'ampleur et la fréquence de la dispersion des jeunes lièvres

s'avéraient être souvent aussi importantes que celles mesurées dans cette première étude, ce phénomène pourrait non seulement expliquer les capacités pionnières de l'espèce mais aussi avoir des conséquences importantes pour sa gestion en étant au cœur des notions « d'entité démographique » et donc « d'unité de gestion ». Les résultats présents plaident en effet plutôt en faveur d'une gestion concertée sur des surfaces suffisamment grandes pour intégrer l'essentiel du phénomène de dispersion (sans toutefois dépasser l'échelle, encore le plus souvent incon nue, à partir de laquelle on peut identifier des ruptures de fonctionnement démographique). Par ailleurs, l'intérêt des réserves de chasse se trouve conforté par ce phénomène de dispersion, une partie significative des jeunes nés dans ces réserves s'en éloignant ainsi et venant alimenter les terrains périphériques. Même s'il était confirmé que la proportion d'individus se dispersant est plus faible dans le contexte social et démographique des réserves, ce rôle de diffusion de leurs excédents démographiques sur les terrains qui les entourent resterait quantitativement important eu égard au différentiel de densité existant généralement entre ces zones et leur périphérie.

L'ampleur et la fréquence de la dispersion chez le lièvre n'étant connus qu'à travers cette seule étude, il reste important d'en cerner la validité externe ainsi que de mieux comprendre le déterminisme de ce phénomène, en l'étudiant à nouveau dans des contextes démographiques et des environnements différents. L'étude de populations telles que celles de lièvres, sinon subdivisées, au moins fortement structurées dans l'espace, nécessite d'estimer à la fois les flux d'animaux entrants et d'animaux sortant de zones géographiquement proches mais présentant des densités de population très différentes. Ce n'est qu'après de telles études qu'il sera possible d'intégrer ces flux dans des modèles spatialisés de dynamique des populations afin de mieux appréhender leur impact sur le fonctionnement des populations et ainsi aider à leur gestion.

ABSTRACT

Natal dispersal in European hare: evidence and quantification

Yves Bray, Éric Marboutin, Bernard Mauvy & Régis Péroux

■ Up to now, natal dispersal has never been described for the European hare (*Lepus europaeus*). In the present work, the movements of 26 young leverets (less than 40 days old), 87 juveniles (less than 110 days old at the beginning of their monitoring) and 5 adults for comparison, were studied by radiotelemetry. The distance of dispersal was estimated as the linear distance from an individual's birthplace (i.e. approximately its capture point) to its point of location during the spring in the year after its birth (next reproductive season).

■ Activity areas of young leverets were small (< 3 ha) and no movement greater than 250 m from its birthplace was observed during the first six weeks. Movement patterns of juveniles were defined by trackograms and a classification previously used in small-mammal dispersal studies. Philopatric young (55 % of the studied young) were animals classified "Stationary" or "Explorer", while "Shifters" and "Dispersers" (32 %, i.e. animals showing one-way movements) made up the dispersal part of the population (45 %). Dispersal distance was greater than 2 km for 60 % of the dispersers and greater than 5 km for 25 % of them. Dispersal always occurred between the age of 90 to 200 days. Dispersal was sex biased (56 % of dispersers in males, vs. 30 % in females) and occurred more frequently in the part of the study area with the lowest hare density.

■ We thus advocate to pay more attention to dispersal in studies on hare dynamics, in interpretations of spatial distribution of hare densities and particularly in the organisation of hunting yield management systems.

Remerciements

Nous remercions tous les chasseurs et les agriculteurs des communes de Charreil-Cintrat et de Montord pour leur aide et leur accueil exceptionnellement chaleureux. Nous remercions aussi tout particulièrement Thomas Chambard et Alexandre Pouzineau pour l'excellent travail de terrain qu'ils ont réalisés et André Lartiges pour toute l'aide qu'il nous a apportée. Enfin, un grand merci à Eve Corda qui a réalisé les analyses statistiques les plus ardues.

BIBLIOGRAPHIE

- Bray Y. (1998) — Vers une meilleure connaissance des flux démographiques chez le Lièvre d'Europe. Mémoire de DSER. Université de Bourgogne, Dijon, France
- Bray Y., Champely S. & D. Soyez (2002) — Age determination in leverets of European hare *Lepus europaeus* based on body measurements. *Wildl. Biol.*, 8, 1: 31-39
- Bray Y. & Y. Léonard (2000) — Efficacy and selectivity of hare (*Lepus europaeus*) "Box traps". *Game Wildl. Sci.*, 17, 4: 219-240
- Broekhuizen S. & F. Maaskamp (1980) — Behaviour of does and leverets of the European hare (*Lepus europaeus*) whilst nursing. *J. Zool., London*, 191: 487-501
- Broekhuizen S. & F. Maaskamp (1982) — Movement, home range and clustering in the European hare (*Lepus europaeus* Pallas) in the Netherlands. *Z. Säugetierkunde*, 47: 22-32
- Clobert J., Danchin E., Dhondt A.A. & J.D. Nichols (2001) — Dispersal, Oxford University Press, 2001, Oxford, pp 452
- Devillard S. (2004) — Importance des échelles spatio-temporelles dans la variabilité et l'évolution de la dispersion chez les mammifères. Thèse. Université Claude Bernard, Lyon 1, France
- Douglas M.J.W. (1970) — Movements of hares (*Lepus europaeus*) in high country in New-Zealand. *N.Z. J. of Science*, 13(2): 287-305
- Greenwood P.J. (1980) — Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals, *Anim. Behav.*, 28: 1140-1162
- Howard W. (1960) — Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *Amer. Midland Nat.* 63: 151-161
- McShea W.J. & D.M. Madisson (1992) — Alternative approaches to the study of small mammal dispersal : insights from radiotelemetry. *In* : Animal Dispersal, Nils Chr. Stenseth and William Z. Lidicker, Jr eds, Chapman & Hall, London: 319-332
- Péroux R., Mauvy B., Lartiges A., Bray Y. & E. Marboutin (1997) — Point transect sampling: a new approach to estimate densities or abundance of European hare. *Game and Wildlife Science*, 14 : 525-529
- Pielowsky Z. (1972) — Home range and degree of residence of the European hare, *Acta Theriol.*, XVII(9): 93-103
- Stenseth N.C. & Lidicker W.Z. Jr. Eds (1992) — Animal Dispersal, Chapman & Hall, 1992, London, pp 365