

Influence des conditions climatiques sur le comportement du Lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) en semi-liberté

Jérôme Théau et Jean Ferron

Résumé : Le comportement du Lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) a été observé au cours d'un cycle annuel afin de comprendre l'influence de facteurs climatiques. Les comportements de six individus ont été observés à l'aide d'une caméra vidéo dans un enclos de 1350 m², situé dans un boisé et muni d'une station météorologique informatisée. La température (°C), l'humidité relative (%), la vitesse du vent (km/h) ainsi que la pression barométrique (hPa) ont été enregistrées toutes les 5 min durant la période d'échantillonnage. Soixante douze h d'observations par mois ont permis de mettre en évidence l'influence de ces variables sur les comportements d'alimentation, de déplacement, de toilettage et de repos. Les résultats montrent une influence marquée du climat sur les comportements des individus. Ceux-ci sont plus fréquents lorsque l'humidité relative est élevée ou en augmentation. Les déplacements et l'alimentation sont plus fréquents lorsque la température est faible ou en diminution ainsi que lorsque la pression barométrique est en augmentation. La vitesse du vent agit négativement sur les comportements du Lièvre d'Amérique. Ces différentes tendances, discutées en rapport avec la biologie de l'espèce, montrent que les contraintes énergétiques rencontrées par cette espèce dans un climat rigoureux l'obligent à adopter une stratégie comportementale flexible.

Abstract: Snowshoe hare (*Lepus americanus*) behavior has been analyzed over a 1-year period to understand the influence of climatic factors. Six animals were observed with a video camera in a 1350-m² outdoor enclosure located in a wood stand and equipped with a computerized weather station. Temperature (°C), relative humidity (%), wind speed (km/h), and barometric pressure (hPa) were recorded every 5 min during the entire study period. Every month, 72 h of observation were recorded to correlate those factors with feeding, locomotion, grooming, and resting behavior. Results indicate a marked influence of climatic conditions on hare behavior patterns. All patterns are more frequent when relative humidity is high or increasing. Locomotion and feeding are more common when temperature is low or decreasing, or when barometric pressure is increasing. Wind speed has a negative effect on the frequency of all behavioral patterns. Those effects are discussed in relation to hare biology. It appears that energetic constraints associated with harsh weather conditions have forced the snowshoe hare to adopt a flexible behavioral strategy.

Introduction

L'aire de répartition du Lièvre d'Amérique couvre principalement le Canada et s'étend jusqu'à la limite des arbres (Bittner et Rongstad 1983), l'espèce étant ainsi confrontée à des hivers relativement rigoureux. Cette espèce est peu résistante à la sous-nutrition puisqu'une perte de poids de 15 à 35 % lui est fatale (Pease et al. 1979). Les individus emmagasinent très peu de réserves énergétiques et, en se nourrissant régulièrement sur de courtes périodes, optent pour une stratégie de conservation d'énergie plutôt que de stockage sous forme de graisses (Thomas 1987). Cette stratégie énergétique oblige donc le Lièvre d'Amérique à subir lors de l'hiver un stress physiologique important. Des changements de coloration et de densité du pelage lui assurent une adaptation aux saisons et une isolation thermique relativement effi-

caces (Hart et al. 1965). Cependant, il doit continuellement maintenir sa balance énergétique en s'alimentant régulièrement. C'est donc en adaptant sa stratégie comportementale que le Lièvre d'Amérique arrive à maintenir une bonne condition physique tout au long de l'année et en particulier l'hiver.

L'étude des effets des conditions climatiques sur la dynamique des populations de Lièvre d'Amérique (Meslow et Keith 1971) n'a pas montré d'influences importantes du climat sur des paramètres comme la survie des juvéniles ou le début de la reproduction. Seuls les hivers rigoureux semblent réduire la survie des adultes, compensée par une augmentation de la taille des portées la saison suivante. Bider (1961), s'intéressant au choix du couvert végétal selon la saison, a notamment observé que les individus utilisaient les peuplements de feuillus en régénération pour se nourrir, plutôt que les buissons ou les conifères isolés, préférés comme abri lors de conditions climatiques défavorables. Quant aux études éthologiques de cette espèce, elles se sont intéressées principalement aux aspects sociaux des comportements comme la hiérarchie de dominance ou l'impact de la densité des individus sur les interactions sociales (Graf 1985; Ferron et Ouellet 1989; Ferron 1993; Quenette et al. 1997).

La réaction à l'échelle individuelle du Lièvre d'Amérique aux variations ponctuelles des conditions climatiques reste à

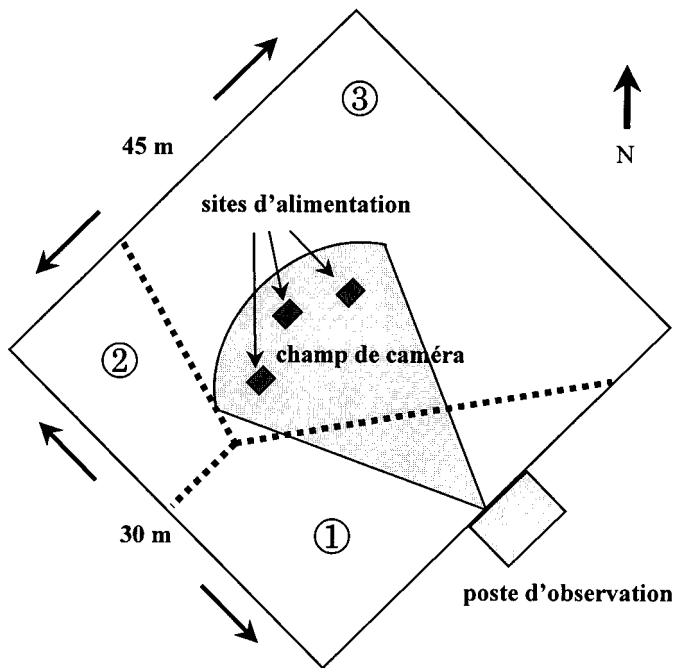
Reçu le 28 juin 1999. Accepté le 25 janvier 2000.

J. Théau¹ et J. Ferron.² Département de biologie, de chimie et des sciences de la santé, Université du Québec à Rimouski, 300, allée des Ursulines, Rimouski, QC G5L 3A1, Canada.

¹Adresse actuelle : Centre d'études nordiques, Université Laval, Sainte-Foy, QC G1K 7P4, Canada.

²Auteur correspondant (courrier électronique : jean_ferron@uqar.quebec.ca).

Fig. 1. Schéma de l'enclos (non à l'échelle) incluant les divers types de couverts végétaux, les sites d'alimentation et le champ de la caméra durant la période d'étude.



- ① Zone sans couvert arborescent
- ② Zone de chablis
- ③ Zone boisée

élucider. L'objectif de cette étude est d'analyser la stratégie comportementale adoptée par cette espèce pour répondre à diverses conditions climatiques. Pour ce faire, les comportements de repos, de toilettage, d'alimentation et de déplacement d'un groupe de six lièvres ont été observés, en enclos, durant 1 année. Les fréquences des différents comportements ont été corrélées à la température, l'humidité relative, la vitesse du vent, la pression barométrique et à d'autres facteurs calculés à partir de ces derniers. Des analyses connexes ont également été effectuées afin d'identifier d'autres facteurs pouvant influencer les relations comportements – facteurs climatiques. Les corrélations entre les paramètres climatiques, les différences comportementales entre les individus du groupe ainsi que l'influence de la période de la journée ont ainsi été testées.

Matériel et méthodes

Échantillonnage

Enclos

Cette recherche a été effectuée à St-Anaclet, Qué. (48°31'N, 68°24'W), de mai 1997 à avril 1998, dans un enclos de 30 × 45 m, situé dans un boisé (fig. 1). La végétation était constituée d'une zone boisée principalement en thuyas (*Thuja occidentalis*) et en épinettes noires (*Picea mariana*), d'une zone de chablis accidentée et riche en abris ainsi que d'une zone ouverte herbacée. Les prédateurs terrestres et aériens avaient un accès limité à l'enclos grâce à une clôture métallique, à un fil électrifié placé à sa base et à un

réseau de câbles tendus à 2,5 m du sol, ce qui ne les a pas empêchés de roder autour et de tenter d'y pénétrer.

Facteurs climatiques

Une station météorologique informatisée (Weather Monitor II™, Davis Instrument, Hayward, Calif.), située dans l'enclos, permettait de recueillir la température, l'humidité relative, la vitesse du vent ainsi que la pression barométrique toutes les 5 min durant la période de l'étude. D'autres facteurs ont été calculés à partir de ces données météorologiques et utilisés dans les analyses. « Δ humidité relative », « Δ température » et « Δ pression barométrique » représentent l'écart du facteur climatique concerné entre le début et la fin de chaque sous-période de 3 h (voir paragraphe Séquences d'enregistrement ci-dessous).

Individus

Six individus adultes capturés dans la région d'étude ont été observés (quatre mâles et deux femelles). En hiver 1997, une femelle est morte. Un mâle préalablement acclimaté dans un enclos de rétention a aussitôt été introduit afin de maintenir une densité constante. Afin de limiter l'effet de la compétition pour la nourriture, les individus ont été nourris ad libitum sous forme de granulés pour lapins. Ils se sont également alimentés de la végétation naturelle de l'enclos. Chaque lièvre était marqué, toutes les 5 semaines en moyenne, à l'aide d'une teinture à cheveux (Clairol™ Nice'n Easy n° 124). Afin de faciliter les observations, la végétation a été tondue à plusieurs reprises dans le champ d'observation. Afin de maintenir une densité constante, les levrauts étaient retirés de l'enclos dès leur sevrage, au bout de 4 semaines environ.

Comportements

Quatre catégories de comportements ont été définies : le toilettage (nettoyage à l'aide des pattes antérieures, par léchage ou grattage par les pattes postérieures), le repos (le lièvre est immobile avec les pattes ramenées sous le corps ou, plus rarement, couché sur le flanc), l'alimentation (l'individu mange tout en se relevant plus ou moins à la verticale sur ses pattes arrières à intervalles irréguliers pour observer les alentours) et le déplacement (l'individu se déplace sans interagir avec les autres ou pour fuir une agression par un autre individu). Les comportements sociaux agressifs et non agressifs n'ont pas été inclus dans cette analyse, car leur fréquence était trop faible.

Séquences d'enregistrement

Les observations comportementales ont été effectuées à partir d'enregistrements vidéos à l'aide d'une caméra (Video camera recorder CCD V220 Sony™) et d'un magnétoscope (Time lapse vidéo cassette recorder VT-L2000 AR Hitachi™). Le système vidéo localisé dans le poste d'observation (fig. 1) a permis de programmer des séquences à différentes périodes de la journée. Le champ de vision, constant tout au long de l'étude, était situé au centre de l'enclos, au niveau de la zone d'alimentation afin de limiter les effets dus aux clôtures. Pour les séquences nocturnes, un projecteur à lampe au sodium contrôlé par une cellule photoélectrique permettait d'éclairer la zone filmée.

Six séquences de 12 h chacune ont été enregistrées par mois, soit 72 séquences pour toute la période d'étude. Chaque séquence enregistrée dans la même journée était constituée de quatre sous-périodes de 3 h : au lever du soleil (1 h 30 min avant et après), en milieu de journée, au coucher du soleil (1 h 30 min avant et après) et au milieu de la nuit. Les périodes du lever et du coucher du soleil ont été choisies car elles coïncident avec les pics d'activité de cette espèce (Théau 1999). Les deux autres périodes ont été choisies afin d'étudier leurs comportements hors des pics d'activité.

Le comportement de chaque individu présent dans le champ de vision a été noté toutes les 5 min, de façon synchronisée avec les

Tableau 1. Relations entre les fréquences par 100 h d'observations des comportements du Lièvre d'Amérique et les facteurs climatiques.

	Repos	Toilettage	Alimentation	Déplacement
Température (°C)	0,75*	0,74*	-0,70*	-0,88**
Humidité relative (%)	ns	ns	0,94*	0,91*
Vitesse du vent (km/h)	ns	-0,73*	-0,71*	-0,73*
Δ température	-0,64*	ns	-0,66*	-0,60*
Δ pression barométrique	0,87**	0,79**	0,90**	0,94**
Δ humidité relative	0,78*	0,73**	0,88**	0,64*

Nota : Les coefficients de corrélation de Spearman et de Pearson (en gras) sont notés * ($p < 0,05$) et ** ($p < 0,01$); ns, non significatifs.

données météorologiques, à l'aide d'un gestionnaire de bases de données (Access[®] de Microsoft[®]) programmé à cet effet.

Analyse des données

Influence des facteurs climatiques sur le comportement

Des tests de corrélation paramétriques de Pearson (r) ou non paramétriques de Spearman (r_s) ont été utilisés, selon que la corrélation était linéaire ou monotone, afin de tester la présence de relations entre les facteurs climatiques et les comportements. Ces tests ont été effectués en utilisant les fréquences des comportements des six individus regroupés, ramenées par 100 h d'observations. Afin de regrouper les données climatiques brutes sur une échelle plus synthétique, des classes ont été définies pour chacun des facteurs climatiques.

Nous avons utilisé une analyse en composantes principales (ACP) afin de visualiser les relations entre les nombreuses variables. Nous avons appliqué l'ACP à une matrice de corrélation des fréquences relatives des quatre catégories de comportements et d'une moyenne des différents facteurs climatiques. Ces éléments ont été calculés par sous-période. Une rotation de la matrice selon la variance maximale a été utilisée afin de déterminer le pourcentage de variance expliquée pour chaque axe principal.

Analyses connexes

Des analyses connexes ont également été effectuées afin d'identifier certains facteurs externes pouvant être impliqués dans les relations entre les comportements et les facteurs climatiques. Nous avons tout d'abord analysé les corrélations entre les facteurs climatiques afin d'évaluer leur dépendance. Un test de corrélation de Spearman sur les moyennes journalières des facteurs climatiques a été utilisé. Nous avons ainsi compilé et analysé 370 jours de données climatiques (facteurs climatiques enregistrés toutes les 5 min).

Ensuite, nous avons analysé les réponses comportementales individuelles face aux facteurs climatiques (température, humidité relative et vitesse du vent) afin d'évaluer le degré de similitude entre les individus. Des tests du χ^2 ont alors été effectués sur les fréquences des comportements ramenées par 100 h d'observation, par individu et selon chacune des classes établies pour les facteurs climatiques. Les tests du χ^2 ont été effectués sur toute l'année en ne conservant que les périodes où le marquage permettait une identification individuelle fiable (59 % des données totales). En cas de différences individuelles, des tests supplémentaires ont été réalisés en séparant les données selon la période de reproduction (avril-septembre) et de non reproduction (octobre-mars) (adapté de Ferron 1993), ce qui représente respectivement 31 et 28 % des données totales.

Enfin, nous avons analysé l'influence de la période de la journée sur les fréquences des comportements. Une Anova à un facteur suivie de tests de comparaisons multiples, selon la méthode de Bonferroni, ont été utilisés pour tester les différences entre les fréquences relatives des comportements du groupe d'individus et les quatre sous-périodes du jour (lever du soleil, jour, coucher du

soleil et nuit). L'approche de Conover (1980) qui consiste à comparer une ANOVA non paramétrique sur les rangs à une ANOVA paramétrique lorsque les résidus ne correspondent pas aux conditions d'application a été utilisée pour ces tests. Les résultats de l'Anova paramétrique étaient retenus lorsque les deux tests donnaient les mêmes résultats.

Le logiciel SYSTAT[®] (version 7.0.1 pour Windows[®]) a été utilisé pour effectuer les analyses statistiques (Wilkinson 1996). Les conditions d'application pour les tests paramétriques ont été vérifiées pour chacun de ces tests.

Résultats

Influence des facteurs climatiques sur les comportements

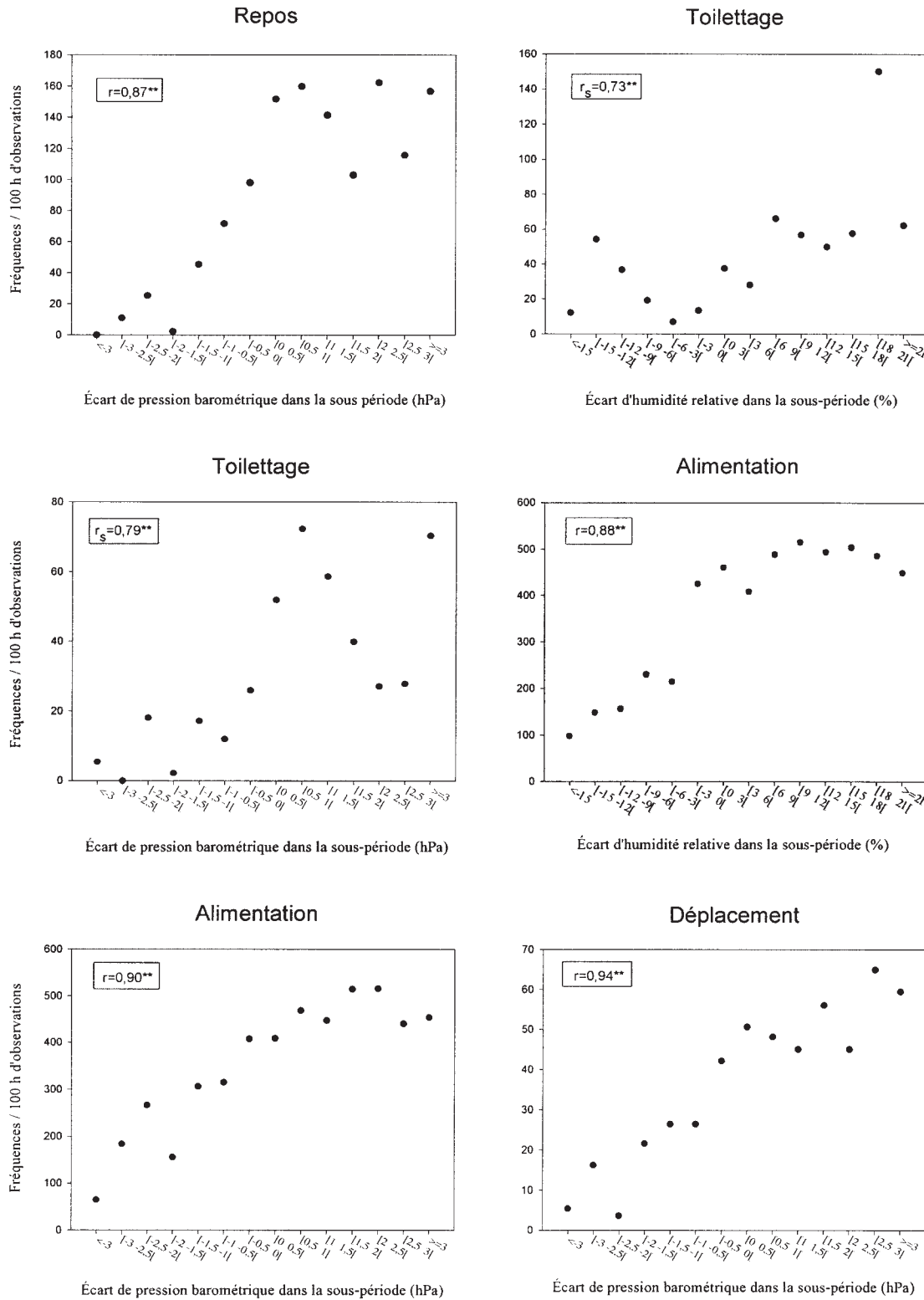
Les comportements sont influencés de façon différente par chaque facteur climatique. Le comportement de repos ne présente pas de corrélation significative avec la vitesse du vent et l'humidité relative (tableau 1). Par contre, on observe une corrélation positive ($p < 0,05$) entre la température et ce comportement. De plus, les lièvres diminuent leur fréquence de repos ($p < 0,05$) lorsque la température augmente à l'intérieur de la sous-période d'observation de 3 h (Δ température). Par contre, le repos est positivement et plus fortement corrélé avec les écarts de pression barométrique (Δ pression barométrique) ($p < 0,01$) et d'humidité (Δ humidité relative) ($p < 0,05$) à l'intérieur des sous-périodes (tableau 1; fig. 2).

Le toilettage est corrélé positivement ($p < 0,05$) avec la température, tout en présentant une diminution dans les valeurs maximales (fig. 3). Ce comportement ne présente pas de relation significative avec l'écart de température observé durant la sous-période. La tendance observée par rapport à la vitesse du vent est négative ($p < 0,05$) (tableau 1). Le toilettage est toutefois corrélé de façon positive avec les écarts de pression barométrique ($p < 0,01$) et d'humidité relative ($p < 0,01$) à l'intérieur des sous-périodes (tableau 1; fig. 2).

L'alimentation est corrélée significativement avec tous les facteurs climatiques (tableau 1; figs. 2 et 3). L'humidité relative ($p < 0,05$), l'écart de pression barométrique ($p < 0,01$) ainsi que l'écart d'humidité relative ($p < 0,01$), à l'intérieur des sous-périodes, apparaissent comme les facteurs les plus fortement corrélés, ceux-ci présentant des relations linéaires positives. Par contre, la température ($p < 0,05$), l'écart de température ($p < 0,05$) et la vitesse du vent ($p < 0,05$) ont une influence négative sur ce comportement.

Le déplacement est également corrélé de façon significative avec tous les paramètres climatiques (tableau 1; figs. 2 et 3). Il présente des corrélations positives avec l'écart de pression barométrique ($p < 0,01$), l'humidité ($p < 0,05$) et

Fig. 2. Relations entre les fréquences des comportements du Lièvre d'Amérique et les écarts des principaux facteurs climatiques durant les sous-périodes. Les coefficients de corrélation de Spearman (r_s) ou de Pearson (r) sont notés * ($p < 0,05$) ou ** ($p < 0,01$).



l'écart d'humidité relative ($p < 0,05$), ainsi que des relations négatives avec la température ($p < 0,01$), l'écart de température ($p < 0,05$) et la vitesse du vent ($p < 0,05$).

L'analyse en composantes principales permet de visualiser les interactions entre les différents facteurs. Les trois pre-

miers axes de l'analyse expliquent 57,51 % de la variance totale (fig. 4). L'axe principal 1, 20,39 % de la variance totale, est créé par l'opposition entre l'écart de température ($\Delta temp.$) et l'écart d'humidité relative ($\Delta humid.$). L'axe principal 2, 18,13 % de la variance totale, est généré par les

comportements de repos et de toilettage ainsi que par la température. L'axe principal 3, 18,99 % de la variance totale, est caractérisé par l'opposition entre la vitesse du vent et les comportements d'alimentation et de déplacement. La différence de pression barométrique (Δ press.) ainsi que l'humidité relative caractérisent également cet axe en s'opposant à la vitesse du vent. Selon l'axe 1, on remarque que les comportements de déplacement et d'alimentation sont assez fortement inter-reliés et sont associés aux variations de pression barométrique. Selon l'axe 2, on remarque l'inter-relation entre les comportements de toilettage et de repos et leur corrélation avec la température. C'est l'influence positive de ce facteur climatique sur les deux comportements qui se dégage selon cet axe. Selon l'axe 3, on note l'influence négative de la vitesse du vent sur tous les comportements, ainsi que l'opposition de ce facteur avec l'humidité relative et les variations de pression barométrique.

Corrélations entre les facteurs climatiques

D'après les liens existant entre les quatre paramètres climatiques retenus dans l'analyse, seule l'humidité relative présente une corrélation significative et négative avec la température ($r_s = -0,10$; $p < 0,05$) et la pression barométrique ($r_s = -0,19$; $p < 0,05$).

Différences comportementales individuelles

Les individus ne réagissent pas tous de la même façon aux différents paramètres climatiques considérés. La saison de reproduction semble expliquer, en partie, ces différences (tableau 2). En effet, alors que les lièvres présentent des différences individuelles à l'année par rapport à la vitesse du vent, en rapport avec tous les comportements, on ne trouve plus de différences individuelles pour les comportements de repos et de toilettage en période de non reproduction.

On observe également, à l'année, des différences individuelles de réaction à la température, pour tous les comportements. Par contre, ces différences n'apparaissent plus en saison de reproduction, sauf pour le comportement d'alimentation. En saison de non reproduction, seul le comportement de toilettage ne présente plus de différences individuelles en rapport avec la température.

Finalement, la réaction comportementale des lièvres à l'humidité relative ne présente aucune différence significative inter-individuelle à l'année.

Différences comportementales selon la période de la journée

La fréquence des comportements observés diffère selon la période de la journée, sauf quand on compare l'aurore au crépuscule (tableau 3). Les quatre catégories de comportements étudiées sont moins fréquentes le jour par rapport au lever et au coucher du soleil, ainsi qu'à un moindre degré par rapport à la nuit, sauf pour le toilettage. Le jour, les lièvres sont retrouvés sous couvert ou en dehors du champ de la caméra. Durant la nuit (fig. 5), certains comportements sont moins fréquents qu'à l'aurore et qu'au crépuscule. Ainsi, le repos, le toilettage et le déplacement sont moins fréquents qu'au lever du soleil, alors que le toilettage, l'alimentation et le déplacement se sont moins manifestés qu'au coucher du soleil.

Fig. 3. Relations entre la fréquence des comportements de toilettage, d'alimentation et de déplacement du Lièvre d'Amérique et les principaux facteurs climatiques. Les coefficients de corrélation de Spearman (r_s) ou de Pearson (r) sont notés * ($p < 0,05$) ou ** ($p < 0,01$).

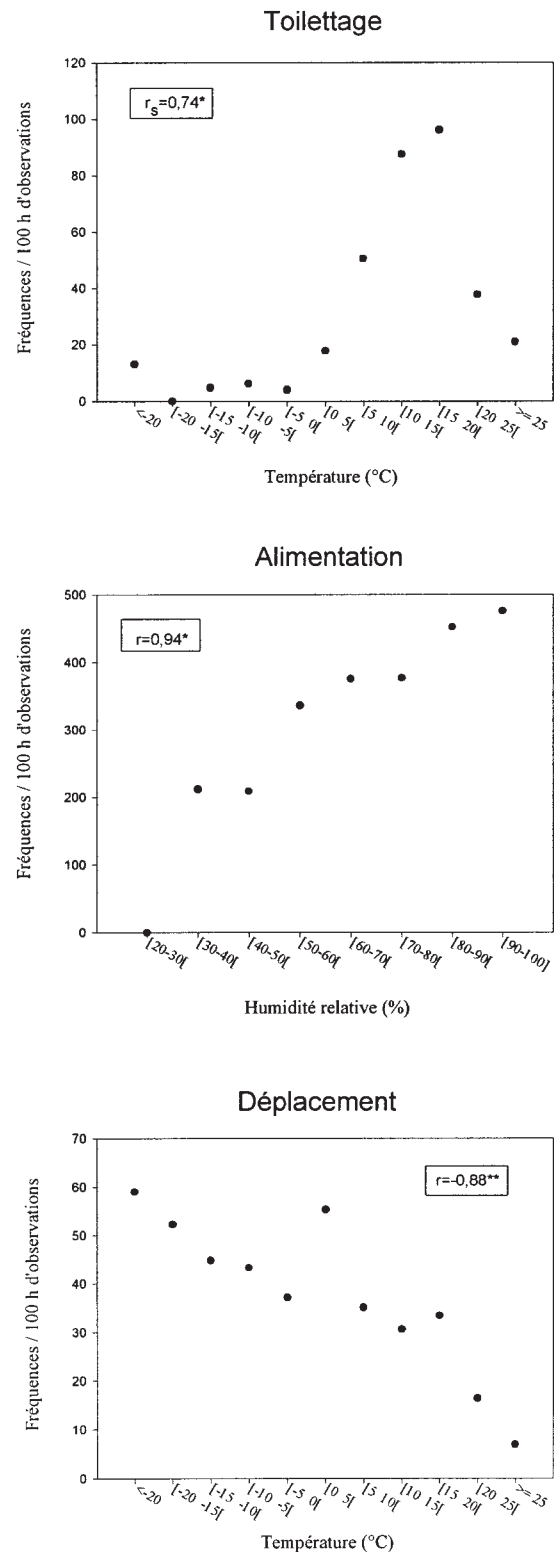


Fig. 4. Analyse en composantes principales des fréquences relatives des différents comportements du Lièvre d'Amérique et des paramètres climatiques.

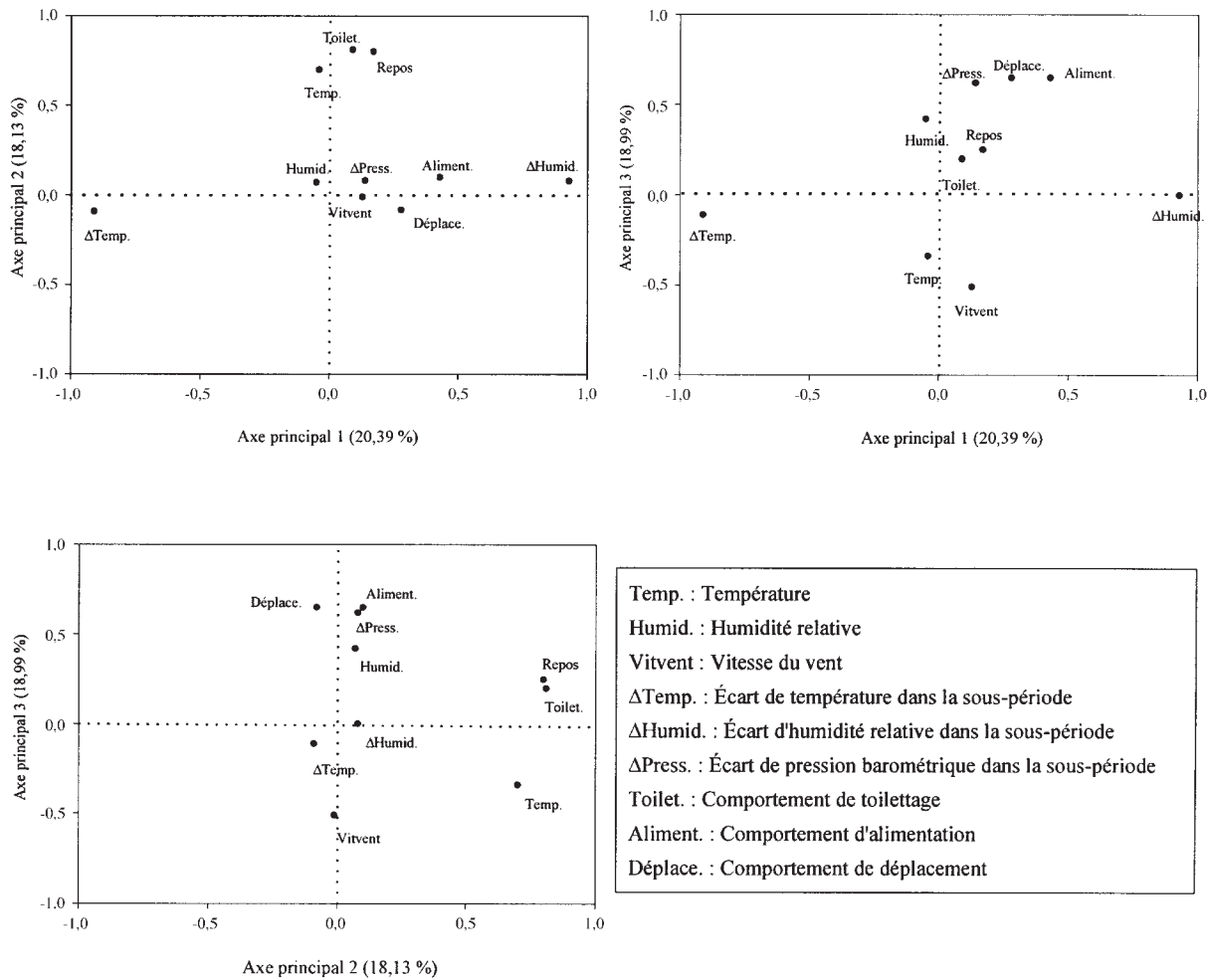


Tableau 2. Différences comportementales individuelles des Lièvres d'Amérique sur l'année, la période de reproduction et la période de non reproduction.

	Repos	Toiletage	Alimentation	Déplacement
Température (°C)				
Année	**	**	**	**
Reproduction	ns	ns	**	ns
Non reproduction	**	ns	**	**
Humidité relative (%)				
Année	ns	ns	ns	ns
Reproduction	Non significatif à l'année			
Non reproduction	Non significatif à l'année			
Vitesse du vent (km/h)				
Année	**	**	**	**
Reproduction	**	**	**	**
Non reproduction	ns	ns	**	**

Nota : Résultats du test du χ^2 sont notés ** ($p < 0,01$); ns, non significatif.

Discussion

Influence des conditions climatiques sur les comportements

Température

La présence d'un pic de toilettage entre 10 et 20°C coïncide avec les températures printanières et automnales. Les

manipulations effectuées sur les individus lors des marquages nous ont permis d'observer la présence de tiques en grand nombre pendant le printemps. Le comportement de toilettage, principalement le grattage, était donc très fréquent, ce qui pourrait expliquer, en partie, la relation observée. Homolka (1986) et Ferron (1974) ont également mis en évidence une fréquence de toilettage plus élevée au printemps et en été qu'en hiver chez le Lièvre d'Europe (*Lepus*

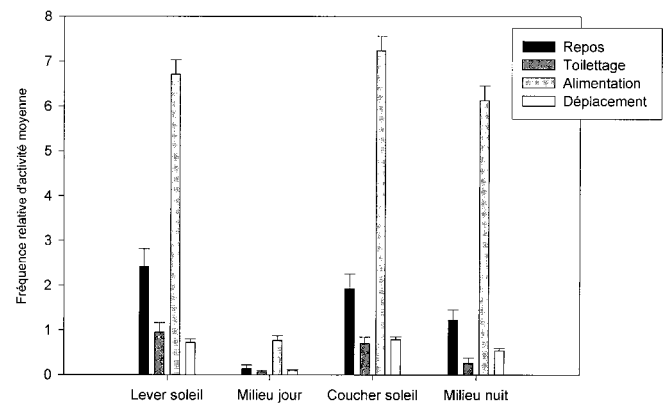
Tableau 3. Différences comportementales du Lièvre d'Amérique selon les quatre sous-périodes d'échantillonnage quotidiennes.

	Lever soleil	Jour	Coucher soleil	Nuit
Lever soleil	—			
Jour	(R-T-A-D) ⁺	—		
Coucher soleil	ns	(R-T-A-D) ⁻	—	
Nuit	(R-T-D) ⁺	(R-A-D) ⁻	(T-A-D) ⁺	—

Nota : Les comportements sont mentionnés lorsque les résultats de l'Anova avec l'approche de Conover sont significatifs ($p < 0,05$). R, repos; T, toilette; A, alimentation; D, déplacement; + et - indiquent le sens de la relation de la colonne par rapport à la ligne concernée.

europaeus) et chez l'Écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*) respectivement. De plus, le printemps et l'automne correspondent aux périodes de l'année où interviennent les mues chez le Lièvre d'Amérique. L'entretien particulier du pelage lors de ces périodes pourrait également expliquer les fréquences élevées de toilette observées.

Dans leur étude effectuée sur le métabolisme du Lièvre d'Amérique, Hart et al. (1965) ont montré que le changement de pelage entre les saisons lui assure une isolation thermique supérieure de 20 à 35 % l'hiver, par rapport à l'été. En s'appuyant entre autres sur la similarité de l'apport calorique et de l'énergie métabolisée entre l'été et l'hiver, cette étude conclut que les modifications de la qualité isolante du pelage, associées à des modifications comportementales, compensent les besoins métaboliques liés aux changements de température entre les saisons. Leur aire d'étude était située dans la région d'Ottawa dont le climat est relativement plus clément que pour la nôtre, située dans l'est du Québec. Aussi, contrairement à cette étude qui a comparé l'apport calorique estival et hivernal en se basant sur deux périodes de 3 semaines, notre étude effectuée sur 1 année complète, suggère que les individus s'alimentent beaucoup plus fréquemment l'hiver que l'été ainsi que lorsque les températures sont en baisse. Dans leur étude, Hart et al. (1965) ont montré que les capacités physiologiques et morphologiques du lièvre lui permettent de survivre dans des environnements très froids. Cependant, la réaction métabolique des individus aux changements de température a été testée de façon indépendante aux autres facteurs climatiques intervenant en nature. L'association d'autres facteurs climatiques comme le vent, peut accentuer de façon très importante l'effet de la température, principalement lorsque celle-ci est basse. Les coûts métaboliques associés à de telles conditions n'ont pas été analysés dans cette étude mais semblent être primordiaux dans la stratégie comportementale du lièvre, comme nous le verrons dans la partie concernant la vitesse du vent. Dans une étude chez le Lièvre arctique (*Lepus arcticus*), Gray (1993) mentionne notamment que les individus s'alimentent à des températures inférieures à -30°C seulement lorsque la vitesse du vent est faible ou nulle. Nos observations à des températures extrêmement froides semblent confirmer cette tendance. En effet, une analyse complémentaire de nos résultats indique que la fréquence des comportements d'alimentation, à des températures inférieures à -20°C diminue avec l'accroissement de la vitesse du vent. Le taux horaire d'alimentation passe en effet de 5,3 à 4,6 et à 3,7 pour des vitesses de vent nulles, inférieures à 5 km/h et supérieures à 5 km/h respectivement.

Fig. 5. Fréquences des comportements du Lièvre d'Amérique selon les quatre sous-périodes d'échantillonnage quotidiennes.

Nos résultats montrent également que les conditions chaudes ou lorsque la température est en augmentation ne favorisent pas la manifestation des comportements d'alimentation et de déplacement chez le lièvre. Dans ces conditions extrêmes, les pertes d'eau par évaporation peuvent être importantes. Le refroidissement par évaporation lié à la respiration est très efficace chez le lièvre, puisqu'il peut dissiper jusqu'à 100 % de la chaleur produite par cette voie (Hart et al. 1965). En limitant leurs comportements coûteux en énergie comme l'alimentation et le déplacement, les animaux limitent leurs pertes en eau. Dans une étude sur le Lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*), réalisée en climat méditerranéen, Villafuerte et al. (1993) ont montré une diminution de l'activité générale à des températures extrêmes. Il faut également mentionner un autre facteur, d'ordre expérimental, pouvant expliquer une diminution de fréquence des comportements d'alimentation et de déplacement, l'été. Pendant cette période de l'année, la végétation étant disponible sur l'ensemble de l'enclos, le comportement d'alimentation est, par conséquent, plus dispersé spatialement qu'en hiver, où l'alimentation est davantage concentrée au niveau des mangeoires, situées dans le champ de la caméra.

Le comportement de déplacement tend, tout comme celui d'alimentation, à être plus fréquent à basse qu'à haute température. L'ACP montre que ces deux comportements sont corrélés de façon identique aux facteurs climatiques ainsi qu'entre eux. Ceci peut s'expliquer par le fait que dans la quête de nourriture, les déplacements accompagnent nécessairement les comportements d'alimentation. On peut donc interpréter de la même façon l'influence des facteurs climatiques sur le déplacement et sur l'alimentation.

La fréquence du repos suit la tendance inverse. Ainsi, les individus se reposent plus lorsque les conditions ne favorisent pas le déplacement et l'alimentation, et inversement. Les individus semblent cependant réagir à très court terme aux variations de température ($\Delta\text{temp.}$), de la même façon que pour le déplacement et l'alimentation. Ainsi, le repos est beaucoup plus fréquent lorsque la température est en baisse et inversement. Il faut cependant noter que l'enclos présente beaucoup plus de zones d'abris, favorables au repos, à l'extérieur de la zone filmée, tels que des cavités sous des souches ou des roches. Une utilisation accrue de ces abris lors d'intempéries (faibles températures, pression barométrique en diminution) pourrait donc expliquer, en partie, les faibles fréquences de repos observées dans le champ de la caméra lors de ces conditions climatiques. Les fréquences obtenues pour le repos sont donc à interpréter avec précaution.

Vitesse du vent

La vitesse du vent réduit la fréquence des comportements de toilette, de déplacement et d'alimentation du Lièvre d'Amérique quelle que soit la période de l'année. Ce facteur climatique occasionne des pertes de chaleur par convection d'autant plus élevées que les individus sont exposés. C'est le cas notamment pour les comportements de toilette, de déplacement et d'alimentation. En réduisant la fréquence de ces comportements lors de conditions défavorables, les individus limiteraient ainsi leurs pertes de chaleur (Gray 1993).

Plusieurs études s'accordent pour dire que le vent occasionne une réduction de l'activité, l'hiver, chez plusieurs espèces de lagomorphes. Bider (1961) a observé cet effet sur le déplacement du Lièvre d'Amérique dans une région comparable à la nôtre du point de vue climatique. Homolka (1986) a enregistré, chez le Lièvre d'Europe, une réduction dans la fréquence des comportements autres que le repos. Gray (1993) mentionne que, quelle que soit la température, le Lièvre arctique ajuste ses comportements en fonction de la vitesse du vent. Il adopte des postures face au vent et utilise des abris naturels ou creusés afin de réduire le plus possible ses pertes de chaleur. Dans notre étude, des Lièvres d'Amérique ont également été observés à plusieurs reprises dans des postures faisant face au vent lors de tempêtes de neige, afin de réduire la zone exposée.

Notre étude, basée sur un suivi d'une année, suggère que le vent réduit également la fréquence des comportements même quand les températures sont plus élevées. Pendant le printemps et l'été, la présence de couvert arborescent pourrait jouer un rôle important dans la réduction de l'impact du vent sur l'activité et les comportements des individus. En effet, Bider (1961) considère l'effet du vent comme négligeable pendant l'été et le printemps, car le feuillage atténue cet effet au sol. Par contre, dans la présente étude, le couvert végétal n'était pas présent sur toute la surface de l'enclos, et la zone d'observation était donc exposée au vent, ce qui pourrait expliquer l'apparente contradiction entre nos résultats et ceux de Bider (1961). Ceci semble confirmé par une étude effectuée en Espagne, chez le Lapin de garenne. En effet, Villafuerte et al. (1993) ont observé une réduction de l'activité due au vent pendant l'été et le printemps sur un terrain relativement découvert. Il en ressort que le vent aurait un impact moindre l'été et au printemps qu'à l'hiver, mais

qu'il ne doit pas être sous-estimé pendant les mois chauds, principalement lorsque le couvert arborescent est limité.

Humidité relative

L'influence de l'humidité relative sur le comportement de lagomorphes n'a fait l'objet d'aucune étude à ce jour, si ce n'est le travail de Villafuerte et al. (1993) qui n'ont observé aucun impact significatif de ce facteur sur l'activité générale du Lapin de garenne. Ce facteur intervient toutefois dans la régulation de la balance hydrique chez plusieurs espèces. En effet, des études portant sur des micro-mammifères (Gentry et Odum 1957; Marten 1973; Doucet et Bider 1974; Vickery et Bider 1978, 1981) ont toutes mis en évidence une augmentation de l'activité, à des niveaux différents, par temps pluvieux et humide. Ces espèces au métabolisme très élevé privilégient ces conditions pour être actifs. En effet, par temps humide, le gradient d'humidité entre l'environnement et les poumons, saturés à 100 % d'humidité relative, est réduit. Ceci limite donc les pertes en eau. Le Lièvre d'Amérique doit également compenser au niveau comportemental un métabolisme relativement élevé, c'est pourquoi il favoriserait les conditions humides pour s'alimenter et se déplacer.

De plus, les individus réagissent aux variations d'humidité relative à l'intérieur des sous-périodes d'observation de 3 h, puisque tous les comportements sont plus fréquents lorsque celle-ci est en hausse que lorsqu'elle est stable ou en diminution. Ce patron comportemental leur permettrait ainsi d'optimiser leur stratégie d'économie d'énergie en réagissant non seulement par rapport au niveau absolu d'humidité mais également aux fluctuations de celle-ci.

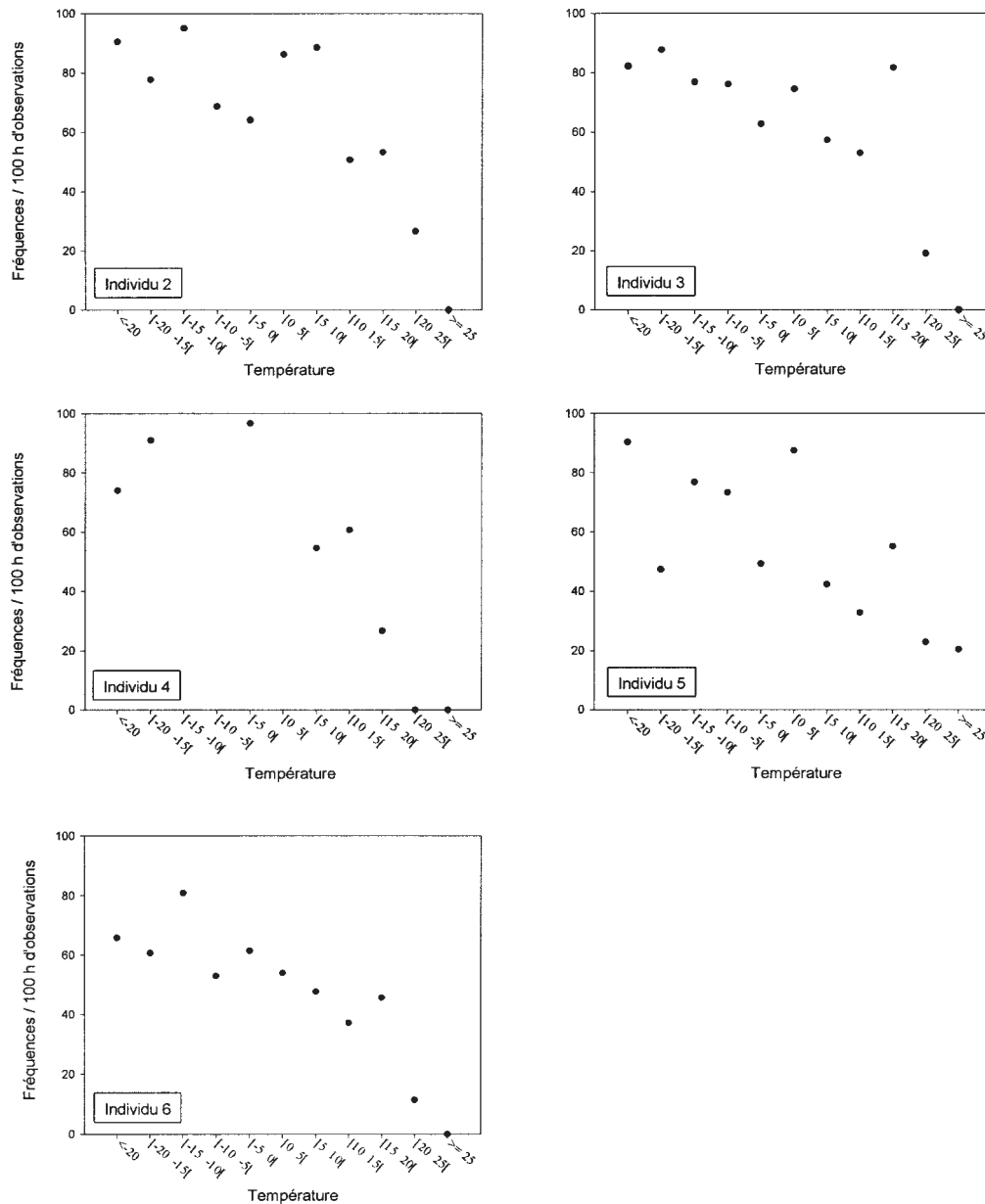
Pression barométrique

L'influence de la pression barométrique sur le comportement a été peu étudiée chez les lagomorphes, et les recherches existantes n'ont pas mis en évidence d'impact significatif de ce facteur sur l'activité générale (Kline 1965; Villafuerte et al. 1993). De même, Doucet et Bider (1974) n'ont trouvé aucune influence de la pression barométrique sur la Musaraigne cendrée (*Sorex cinereus cinereus*). Par contre, Marten (1973) a observé un effet positif chez la Souris de true (*Peromyscus truei*) et un effet négatif chez le Campagnol à dos roux (*Clethrionomys gapperi*) et le Campagnol des champs (*Microtus pennsylvanicus*). Chez le Lynx ibérique (*Lynx pardinus*) (Beltrán et Delibes 1994) et le Renard roux (*Vulpes fulva*) (Ables 1969), une corrélation négative entre la pression barométrique et l'activité a été montrée. Même si ces études mettent en évidence la capacité de ces espèces à détecter les changements de pression et à anticiper ainsi les intempéries, elles ne fournissent aucune interprétation quant aux mécanismes physiologiques mis en jeu.

Dans notre étude, les variations de la pression barométrique semblent influencer les patrons comportementaux des individus. En effet, le changement de pression à l'intérieur des sous-périodes d'observation de 3 h a un effet positif sur les fréquences de tous les comportements étudiés. Les individus semblent réagir aux chutes de pression, qui accompagnent le mauvais temps, en diminuant la fréquence de tous leurs comportements et en l'augmentant lorsque la pression barométrique est stable ou en augmentation.

Fig. 6. Patrons d'alimentation individuels du Lièvre d'Amérique en relation avec la température. Les individus 1 et 7 ne sont pas considérés, car ils n'ont pas été présents durant toute la période d'étude.

Alimentation



Cependant, comme l'a montré Marten (1973) et tel que nos résultats l'indiquent, la pression barométrique est un facteur très fortement corrélé aux autres paramètres climatiques. Dans notre étude, la pression barométrique est corrélée négativement avec l'humidité relative qui est elle-même corrélée négativement avec la température. Il est donc difficile d'isoler l'impact d'un seul de ces paramètres. Les patrons comportementaux observés résultent de l'interaction entre ces différents paramètres climatiques, ce qui constitue un des facteurs additionnels à considérer dans notre étude.

Impacts de facteurs additionnels

Si le groupe de lièvres observé réagit aux différents paramètres climatiques selon des tendances assez nettes, d'autres

facteurs tels que les différences interindividuelles, la période de la journée et la dépendance de certains comportements ou paramètres climatiques entre eux, influencent les comportements des individus.

Différences comportementales individuelles

Plusieurs variables sociales et biologiques telles que la hiérarchie, le statut reproducteur, le sexe des individus ou le comportement anti-prédateur peuvent expliquer les différences interindividuelles.

Une hiérarchie de dominance est présente, en enclos, durant toute l'année (Graf 1985; Ferron et Ouellet 1989; Ferron 1993). Une étude effectuée simultanément à la nôtre sur le même groupe de lièvres a cependant montré que le statut

hiérarchique n'influçait pas le comportement alimentaire (Burger 1999). La présence des lièvres aux mangeoires ne dépend ni de leur statut social, ni de celui des autres lièvres présents sur le site d'alimentation au même moment. Les périodes d'alimentation dans la journée ne sont pas liées au statut social des lièvres. Dans notre étude, la hiérarchie sociale a donc eu une influence très limitée sur le comportement alimentaire des lièvres, ceci étant probablement lié à la faible compétition pour la ressource alimentaire.

Le statut reproducteur des lièvres semble également jouer un rôle dans les différences comportementales individuelles observées. En effet, les réactions individuelles à certains facteurs climatiques présentent des différences à l'année, qui ne sont plus significatives en les considérant selon la saison de reproduction (tableau 2).

Les différences comportementales liées au sexe des individus constituent également un facteur à considérer. En effet, Graf (1985) ainsi que Ferron et Ouellet (1989) ont observé qu'en période de reproduction les femelles dominent les mâles, alors que l'inverse survient en période de non reproduction. Cependant, le faible effectif dont nous disposions ne nous a pas permis d'analyser ce paramètre.

Enfin, les variations comportementales interindividuelles pourraient également jouer un rôle dans la stratégie anti-prédatrice chez le lièvre. En effet, Pépin et Cargnelutti (1994) suggèrent que, chez le Lièvre d'Europe, ces variations des patrons d'activité entre les individus confondraient les prédateurs.

Même si ces différences interindividuelles sont significatives (tableau 2), les individus réagissent parfois de manière comparable. Ainsi, le patron d'alimentation de chaque individu selon la température conserve les mêmes tendances, mais à des niveaux différents (fig. 6).

Différences comportementales liées à la période de la journée

Des changements de fréquences des différents comportements selon la période de la journée ont également été enregistrés dans notre étude. Le jour, les individus sont beaucoup moins actifs que la nuit ainsi qu'au lever et coucher du soleil. Cependant, comme les données ont été prélevées par séquence de 12 h comprenant quatre sous-périodes de 3 h par jour, et qu'un nombre équivalent d'observations a été effectué pour chaque partie de la journée, ce facteur n'induit donc pas de biais dans notre analyse.

Dépendance des données

En plus de tenir compte des corrélations entre les paramètres climatiques, il faut également considérer la dépendance des différents comportements entre eux. Comme on l'a vu précédemment, le déplacement et l'alimentation sont corrélés entre eux, tout comme le toilettage et le repos. Les individus se toilettent lorsqu'ils se reposent. Il faut donc être prudent et ne pas interpréter ces comportements uniquement de façon indépendante.

Les paramètres climatiques ont une influence importante sur les patrons comportementaux du Lièvre d'Amérique. Sa stratégie énergétique l'obligeant à se nourrir régulièrement, il doit profiter des conditions favorables afin de maintenir sa balance énergétique à l'année. Une humidité relative élevée ou en augmentation favorise les comportements coûteux en énergie alors que, pour la température, ces relations sont in-

versées. Les individus réagissent également aux variations de pression barométrique en étant plus actifs lorsque celles-ci sont en augmentation plutôt qu'en diminution. Le vent constitue également un facteur important puisqu'il limite la fréquence de la majorité des comportements. D'un point de vue pratique, cette étude montre l'importance de la réaction comportementale ponctuelle du Lièvre d'Amérique face aux conditions climatiques. Notre étude pourrait permettre de mieux comprendre la réaction de cette espèce à des modifications drastiques de son microclimat lors de pratiques forestières notamment (Théau 1999). En effet, les coupes sont connues pour affecter le microclimat en modifiant notamment les conditions de température, d'humidité relative et d'exposition au vent et aux précipitations (Naud 1996). Il serait intéressant d'expérimenter des pratiques sylvicoles en tenant compte de ces facteurs. L'influence des changements climatiques inter-annuels, tels que la rigueur de l'hiver, sur le budget comportemental du Lièvre d'Amérique pourrait également être mieux comprise et apporter des éléments intéressants dans l'étude de la dynamique des populations. Enfin, ces résultats pourraient être utilisés afin d'améliorer l'interprétation de comptages sur itinéraires. Ce type de recensement étant très ponctuel, il est fortement influencé par les conditions climatiques existantes lors du comptage (Kline 1965). Nos résultats pourraient permettre de contribuer à diminuer la variabilité liée à ce bruit de fond en développant des facteurs de correction ou en standardisant davantage la méthodologie employée.

Remerciements

Nous remercions Véronique St-Louis, Mathieu Côté, Marie-Claude Richer, Pierre Etcheverry, Francis Bélisle, Yves Lemay et Jean-Marc Duguay pour leur aide sur le terrain ainsi que Pierre Bélanger pour ses conseils informatiques et Alain Caron pour son aide dans le traitement statistique des données. Nous remercions également M. Proulx d'avoir autorisé la construction de l'enclot sur son terrain et pour en avoir facilité l'accès tout au long de l'étude. Nous sommes également reconnaissants envers le Dr Jean-Yves Gautier et deux correcteurs anonymes qui ont commenté des versions antérieures du manuscrit.

Bibliographie

- Ables, E.D. 1969. Activity studies of red foxes in southern Wisconsin. *J. Wildl. Manage.* **33** : 145–153.
- Beltrán, J.F., et Delibes, M. 1994. Environmental determinants of circadian activity of free-ranging Iberian Lynxes. *J. Mammal.* **75** : 382–393.
- Bider, J.R. 1961. An ecological study of the hare *Lepus americanus*. *Can. J. Zool.* **39** : 81–103.
- Bittner, S.L., et Rongstad, O.J. 1983. Snowshoe hare and allies. *Dans Wild mammals of North America, biology management and economics.* The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Md. pp. 146–163.
- Burger, S. 1999. Influence du comportement social du lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) sur son comportement d'alimentation. Mémoire de Diplôme de 2^e cycle en Gestion de la faune, Département de biologie, de chimie et de sciences de la santé, Université du Québec à Rimouski, Rimouski.

- Conover, W.J. 1980. Practical nonparametric statistics. 2^e éd. John Wiley and Sons, Toronto, Ont.
- Doucet, G.J., et Bider, J.R. 1974. The effects of weather on the activity of the masked shrew. *J. Mammal.* **55** : 348–363.
- Ferron, J. 1974. Étude éthologique de l'écureuil roux d'Amérique (*Tamiasciurus hudsonicus*). Thèse de doctorat, Université de Montréal, Montréal, Qué.
- Ferron, J. 1993. How do population density and food supply influence social behaviour in the snowshoe hare (*Lepus americanus*)? *Can. J. Zool.* **71** : 1084–1089.
- Ferron, J., et Ouellet, J.-P. 1989. Le comportement social dans un petit groupe captif de lièvres d'Amérique (*Lepus americanus*). *Nat. Can.* **116** : 17–26.
- Gentry, J.B., et Odum, E.P. 1957. The effects of weather on the winter activity of old-field rodents. *J. Mammal.* **38** : 72–77.
- Graf, R.P. 1985. Social organization of snowshoe hares. *Can. J. Zool.* **63** : 468–474.
- Gray, D.R. 1993. Behavioural adaptations to arctic winter: shelter seeking by arctic hare (*Lepus arcticus*). *Arctic*, **46** : 340–353.
- Hart, J.S., Pohl, H., et Tener, J.S. 1965. Seasonal acclimatization in varying hare (*Lepus americanus*). *Can. J. Zool.* **43** : 731–744.
- Homolka, M. 1986. Daily activity pattern of the European hare (*Lepus europaeus*). *Folia Zool.* **35** : 33–42.
- Kline, P.D. 1965. Factors influencing roadside counts of cottontails. *J. Wildl. Manage.* **29** : 665–671.
- Marten, G.G. 1973. Time patterns of *Peromyscus* activity and their correlations with weather. *J. Mammal.* **54** : 169–187.
- Meslow, E.C., et Keith, L.B. 1971. A correlation analysis of weather versus snowshoe hare population parameters. *J. Wildl. Manage.* **35** : 1–15.
- Naud, R.C. 1996. Climatologie. *Dans Manuel de foresterie*. Chap. 2. Presses de l'Université Laval, Québec. pp. 100–131.
- Pease, J.L., Vowles, R.H., and Keith, L.B. 1979. Interaction of snowshoe hares and woody vegetation. *J. Wildl. Manage.* **43** : 43–60.
- Pépin, D., et Cargnelutti, B. 1994. Individual variations of daily activity patterns in radiotracked European hares during winter. *Acta Theriol.* **39** : 399–409.
- Quenette, P.Y., Ferron, J., et Sirois, L. 1997. Group foraging in snowshoe hares (*Lepus americanus*): aggregation or social group? *Behav. Processes*, **41** : 29–37.
- Théau, J. 1999. Impacts de facteurs environnementaux sur l'activité et le comportement du lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*). Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Rimouski.
- Thomas, V.G. 1987. Similar winter energy strategies of grouse, hares and rabbits in northern biomes. *Oikos*, **50** : 206–212.
- Vickery, W.L., et Bider, J.R. 1978. The effect of weather on *Sorex cinereus* activity. *Can. J. Zool.* **56** : 291–297.
- Vickery, W.L., et Bider, J.R. 1981. The influence of weather on rodent activity. *J. Mammal.* **62** : 140–145.
- Villafuerte, R., Kufner, M.B., Delibes, M., et Moreno, S. 1993. Environmental factors influencing the seasonal daily activity of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in a Mediterranean area. *Mammalia*, **57** : 341–347.
- Wilkinson, L. 1996. SYSTAT 6.0 for Windows. SPSS Inc., Chicago, Ill.