UNIVERSITE D'ANGERS
UFR Sciences

Année : 2004
N° d'ordre : 627

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE l'UNIVERSITE d'ANGERS

Discipline : Ethologie

présentée et soutenue publiquement

par

BERZINS Rachel

Le 14 janvier 2005

EVOLUTION ONTOGENETIQUE DES RELATIONS INTERINDIVIDUELLES ET IMPORTANCE DE L'OLFACTION DANS LE MAINTIEN DE L'ORGANISATION SOCIALE CHEZ LE FURET (*Mustela furo*)

Directeur de thèse:

M. Thierry LODE

JURY :

M. Raymond NOWAK, Président
M. Jean-Jacques ROEDER, rapporteur externe
Mme Joan VAN BAAREN, rapporteur externe
M. Rémi HELDER, examinateur

ED 363

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier, Rémi Helder, directeur et créateur du CERFE, qui m'a encadrée tout au long de ces quatre années de travail. Merci pour son aide, son soutien et ses innombrables relectures et enfin pour son optimisme face à mes moments de découragement. Je lui témoigne toute ma gratitude pour avoir su créer un centre de recherche unique en son genre, qui permet à des étudiants venus de toute la France de travailler sur des animaux sauvages dans une ambiance chaleureuse et conviviale

Je remercie également mon directeur de thèse, Thierry Lodé, pour son encadrement et la confiance qu'il m'accordée au cours de ce travail.

Je remercie tous les membres du jury pour avoir accepté de lire mon travail, y apporter leur regard critique et ainsi contribuer à son amélioration. Je remercie particulièrement Jean-Jacques Roeder et Joan Van Baaren, qui ont accepté d'en être les rapporteurs, ainsi que Raymond Nowak, président du jury.

Ce travail de recherche a été entièrement réalisé au 2C2A-CERFE (Centre de Recherche et de Formation en Eco-éthologie de la Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise) de Boult-aux-Bois.
Ce travail n'aurait pu être mené à bien sans le soutien financier de la Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise, du Conseil Général des Ardennes, de la Direction Régionale à la Recherche et à la Technologie et du Conseil Régional de la Région Champagne-Ardenne qui m'a attribuée une bourse pour mes trois années de recherche.
Je remercie particulièrement M. Patrice Groff, ancien président de la 2C2A, sans qui le CERFE n'aurait pas vu le jour.

Je remercie également Charles de Gevigney, directeur du parc de Bel-Val, pour nous avoir laissé un libre accès au parc pour nos campagnes prolongées de capture et surtout pour nous avoir permis de construire dans l'enceinte du parc tous les enclos d'accueil des putois et furets. J'en profite pour remercier tout le personnel du parc, pour leurs multiples services et tout particulièrement Richard Raguet, pour s'être occupé de mes animaux pendant les vacances de Noël et David Pierrard, lors des campagnes de piégeage.

Un grand merci à Marie-Lazarine Poulle qui m'a été d'un soutien et d'une aide inestimable tout au long de ce travail. Merci de m'avoir fait bénéficier de ton expérience, merci également pour ta disponibilité, ta bonne humeur et tes nombreuses et patientes corrections.

Un merci tout particulier à Gilles Le Pape pour son accueil, sa patience et pour m'avoir éclairée sur bon nombre de traitements statistiques.

Un grand, grand merci à toute l'équipe du 2C2A-CERFE, je ne peux exprimer par ces quelques mots toute ma sympathie à vous tous, merci pour tous les services que vous avez pu me rendre au cours de ces années, pour votre soutien et votre amitié. Je remercie en particulier Nicolas Villerette, Vincent Pereboom, Carole Bodin, Caroline Henry, Marie-Hélène Guislain, Olivier Pays, Julie Baptiste, Diane Nedelec-Bellevenue, Estelle Germain, Anne-Lise Brison et Benjamin Girault.

Je remercie également toute l'équipe du laboratoire d'Ecologie Animale et plus particulièrement Alain Pagano et David Lesbarrères.

Je remercie Didier Desor pour son aide au niveau de certains traitements statistiques.

Je remercie également Sandrine Ruhette et François Léger de l'ONCFS, pour leur contribution aux campagnes de piégeage du putois qui ne sont même pas laissés avoir par nos ruses et subterfuges!

Je remercie également tous les habitants de Boult-aux-Bois pour leur bonne humeur, leur disponibilité et leur gentillesse. Je remercie particulièrement Brigitte Poteron pour m'avoir concédée une partie de son verger pour y installer tous mes enclos à furets et toute l'équipe du Centre d'Initiation à la Nature pour m'avoir permis de disposer du jardin du CIN et y installer tous mes enclos à l'abri des intempéries. Merci particulièrement à Philippe Vauchelet.

Je tiens enfin à remercier mes amis qui m'ont aidée de près ou de loin au cours de ce chemin et tout particulièrement mes parents qui m'ont soutenue tout au long de mon parcours et continuent à croire en mes choix.

Figure 1 : Jeune femelle furet de 15 semaines

A mes parents

A mes amis

EVOLUTION ONTOGENETIQUE DES RELATIONS INTERINDIVIDUELLES ET IMPORTANCE DE L'OLFACTION DANS LE MAINTIEN DE L'ORGANISATION SOCIALE CHEZ LE FURET (*Mustela furo*)

Avant – propos p.11

INTRODUCTION p.12

MATERIEL ET METHODES p.23

Provenance des furets et participation aux tests p.23
Enclos p.24
Méthodologie générale p.27
Dispositif de tests p.27
Principe des principaux tests utilisés p.28
Test d'habituation – discrimination p.28
Mode de prélèvement et de présentation des odeurs p.30
Test de préférence pour un individu p.31
Analyses statistiques p.31

PREMIERE PARTIE : ROLE DE LA MERE DANS LA RUPTURE DU NOYAU FAMILIAL ET TOLERANCE INTERINDIVIDUELLE

INTRODUCTION p.35

A . INFLUENCE DE LA MERE DANS LA RUPTURE DU NOYAU FAMILIAL ET PREFERENCE AFFILIATIVE ENTRE LES MEMBRES DE PORTEE

I . TESTS DE RECUPERATION DES JEUNES PAR LA MERE PENDANT L'ALLAITEMENT p.39

I .1 . Récupération des mâles et des femelles appartenant à la mère p.39

I.1.1. Méthodologie p.39
I.1.2. Résultats p.41

I.2. Récupération des jeunes appartenant ou non à la mère p.42

I.2.1. Méthodologie p.42
I.2.2. Résultats p.43

I.3. Conclusion p.44

II. TEST PREALABLE SUR LA CAPACITE DE DIFFERENCIATION OLFACTIVE DES FEMELLES VIS-A-VIS DES JEUNES p.45

II. 1. Méthodologie p.45

II. 2. Résultats p.47

II. 3. Conclusion p.48

III. RUPTURE DU NOYAU FAMILIAL : ROLE DE LA MERE ET PREFERENCE AFFILIATIVE p.49

III. 1. Méthodologie p.50

III.2. Analyses statistiques p.52

III.3. Résultats p.56

III.4. Conclusion p.62

B. TOLERANCE ENTRE JEUNES APRES ISOLEMENT

I. TEST PREALABLE SUR LA CAPACITE DE DIFFERENCIATION OLFACTIVE DES JEUNES p.65

I.1. Méthodes p.65

I.2. Résultats / Conclusion p.67

II. INFLUENCE DE L'ISOLEMENT SUR LA TOLERANCE INTERINDIVIDUELLE EN FONCTION DE LA FAMILIARITE DES INDIVIDUS p.68

II.1. Méthodologie p.69

II.1.1. Animaux p.69
II.1.2. Principe des tests, description des étapes et de leurs objectifs p.70

II.1.3. Principe des rencontres p.73
II.1.4. Comportements relevés lors des rencontres p.75
II.1.5. Considérations statistiques p.77

II.2. Résultats p.79

II.2.1. Comportements des mâles et des femelles aux différentes étapes p.79
II. 2.1.1. Etape 1 p.79
II.2.1.2. Etape 2 p.83
II.2.1.3. Etape 3 p.86
II.2.2. Evolution des comportements de la 18e à la 23e semaine p.89
II.2.3. Influence de l'isolement sur le comportement des mâles et des femelles âgés de 23 semaines p.90

III. RECONNAISSANCE DE FAMILIARITE EN PERIODE DE REPRODUCTION

III.1. Méthodologie p.92

III.2. Résultats p.94

III.3. Conclusion p.97

DISCUSSION p.98

DEUXIEME PARTIE : REPRODUCTION

A . COMMUNICATION OLFACTIVE ET IMPORTANCE DES DIFFERENTES SOURCES D'ODEURS CHEZ LE FURET EN PERIODE DE REPRODUCTION

INTRODUCTION p.111

I. IMPORTANCE DES ODEURS DES CONGENERES DE SEXE OPPOSE ET CAPACITE DE DISCRIMINATION OLFACTIVE DES FURETS ADULTES EN PERIODE DE REPRODUCTION p.115

I.1.Méthodologie p.115

I.1.1. Mode de prélèvement et de présentation des odeurs p.115
I.1.2. Test d'habituation – discrimination p.116
I.1.3. Analyses statistiques p.117

I.2. Résultats p.119

II. INFLUENCE DE LA FAMILIARITE OLFACTIVE SUR LES CONTACTS ETABLIS ENTRE LES MALES ET LES FEMELLES p.124

II.1. Méthodologie p.124

II.2. Résultats p.125

DISCUSSION p.126

B . INFLUENCE DU PARTENAIRE SEXUEL SUR LES "PARAMETRES" DE PORTEE

I. 1. Méthodes p.129

I.2. Résultats p.130

I.3. Conclusion p.133

DISCUSSION GENERALE p.135

TABLEAUX ET FIGURES p.141

BIBLIOGRAPHIE p.147

ANNEXES p.163

Annexe 1: Bilan du piégeage putois p.164

Annexe 2: Communication orale au XXe colloque Mustélidés de Papenburg, Allemagne (13 au 16 septembre 2001) p.169**A**

nnexe 3: Poster et article du Premier congrès international de management et de conservation de la biodiversité, Vouziers, France (du 4 au 7 juillet 2002) p.172

Annexe 4: Communication orale au 4th Symposium on Physiology and Behaviour of wild and zoo animals, Berlin, Allemagne (du 29 septembre au 2 octobre 2002) p.184

Annexe 5: Odour familiarity and mate preference in the ferret (*Mustela furo*) BERZINS Rachel, HELDER Rémi & LODE Thierry p.187

AVANT-PROPOS

Cette thèse devait porter sur la biologie de la conservation du vison d'Europe (*Mustela lutreola*). Une étude de la population existante en Charente-Maritime devait permettre de juger de son état et de la possible création d'un centre de sauvegarde et de reproduction en captivité. Devant les diverses difficultés rencontrées pour cette étude, le vison d'Europe étant une espèce protégée, nous avons préféré rediriger nos efforts sur le putois (*Mustela putorius*) et le furet (*Mustela furo*) afin de répondre à nos questions sur les modalités d'organisation sociale des petits mustélidés. Le putois s'est avéré très difficile à capturer (annexe 1), nous avons donc concentré tous nos efforts sur le furet.

Ces projets d'études et travaux menés au cours de l'année 2001 et 2002 ont fait l'objet d'un poster (annexe 3) et de deux présentations orales (annexes 2 et 4) à des colloques internationaux.

INTRODUCTION

L'étude de la structure et de l'organisation sociales des espèces animales fait l'objet de nombreux travaux en éthologie. En France, la grande majorité d'entre eux est conduite sur les insectes et les oiseaux. Les mammifères, représentés par moins d'espèces et plus difficiles à suivre sur le terrain, ont été moins étudiés. Parmi eux, les carnivores sont sans doute les plus difficiles à observer sur le terrain, en raison de leur faible densité, du fait de leur position en haut de l'échelle trophique, et de leurs moeurs nocturnes ou crépusculaires. Enfin, si les carnivores présentent une large variété de systèmes sociaux qui vont du mode de vie solitaire au mode de vie en groupes sociaux organisés, ce sont sur ces derniers qu'a porté la majorité des études. Or, seuls 10 à 15% des carnivores ont adopté ce mode de vie (Bekoff et al. 1984). Pourtant, l'étude des animaux dits "solitaires", comme la grande majorité des mustélidés, mais aussi des viverridés et des félidés, présente des enjeux importants et notamment au niveau de la conservation des espèces.

La structure sociale se définit par des paramètres démographiques, comme la taille et la composition des groupes, et par la répartition spatio-temporelle des individus. Les structures sociales identifiées s'échelonnent d'un mode de vie solitaire à un mode de vie social qui selon la composition des groupes peut être de nature polygyne (un mâle pour plusieurs femelles) ou de nature polyandre (une femelle pour plusieurs mâles). L'organisation sociale se définit, quant à elle, à partir de paramètres sociaux, comme la nature des interactions sociales et leur distribution au sein du groupe. Cette organisation varie ainsi du degré de socialité le moins complexe, c'est-à-dire le grégarisme qui résulte en une simple attraction réciproque d'individus, au plus élaboré, l'eusocialité, avec spécialisation d'individus au sein du groupe, comme chez un rongeur, le rat-taupe (Aron & Passera, 2000).

Cette déclinaison des systèmes sociaux en terme de structure et d'organisation est le fruit de la double influence, de facteurs génétiques et épigénétiques. Il s'agit pour les premiers des contraintes phylogénétiques propre à l'espèce et du développement ontogénétique des individus (bien que l'expérience vécue par l'animal à également son importance dans l'ontogénèse), et pour les seconds, des facteurs environnementaux, d'ordre écologique ou social, qui imposent leurs contraintes sur l'individu. Les facteurs écologiques sont principalement liés aux ressources, et plus précisément à leur accessibilité, leur mode de répartition, qui sont autant de variables susceptibles de modeler la structure sociale de

l'individu (Desor, 1999). L'ensemble de ces facteurs qui agit sur l'individu ne l'empêche nullement d'être autonome et de vivre dans un environnement qui lui est propre (Von Uexküll, 1956) et dans lequel il donnera une signification à certaines perturbations d'origine environnementale (Varela 1996). Ces perturbations peuvent être des signaux émis par des congénères, qui quand ils sont perçus peuvent entraîner une modification du comportement de l'animal récepteur des signaux. En conséquence, un animal qui mène une vie solitaire, de part les interactions, même indirectes via les marquages olfactifs, qu'il entretient avec ses congénères dans son environnement quotidien, maintient un réseau de relations sociales ne nécessitant pas obligatoirement de contacts physiques directs.

Aussi, tout mammifère doit entrer en contact avec un congénère de sexe opposé, lorsqu'il cherche à se reproduire. Cette phase nécessite une modification du comportement des animaux habituellement intolérants. Auparavant, un mammifère a nécessairement eu des contacts avec sa mère et les autres membres de sa portée, lors de ses premières semaines de développement qui constituent une phase cruciale de la vie de l'animal, dans la mesure où la nature et la fréquence des relations qu'il établit à cette période sont susceptibles d'avoir une influence sur celles qu'il aura plus tard avec ses congénères adultes. En effet, c'est au cours de cette phase sociale, que peuvent notamment naître des capacités de discrimination des membres apparentés. Ces capacités ont, en effet, pu évoluer parallèlement à la sélection de parentèle (que l'on ne retrouve véritablement que dans les organisations eusociales) vraisemblablement par des processus cognitifs préexistant tels que l'apprentissage par association, l'habituation et la discrimination (Tang-Martinez, 2001). De même, les capacités de reconnaissance et le favoritisme des individus apparentés peuvent avoir évolué indépendamment l'un de l'autre, comme l'a démontré Matéo (2002) en comparant les capacités de discrimination de deux espèces d'écureuils terrestres, dont l'une a un mode de vie solitaire (*Spermophilus lateralis*) et la seconde un mode de vie social (*Spermophilus beldingi*), les deux espèces ayant pourtant les mêmes capacités de discrimination des apparentés. Ainsi, la vie en groupe n'est pas une condition sine qua none à l'évolution des capacités de discrimination des individus.

Les relations mère-portée et la rencontre d'un partenaire sexuel, phases qui nécessitent l'établissement de relations sociales plus ou moins élaborées, ne permettent cependant pas de qualifier un animal de social. En effet, un animal est défini de la sorte, s'il coopère avec ses congénères (Sandell, 1989) dans des activités telles que l'élevage des jeunes, la recherche de nourriture ou la défense contres les prédateurs (Gittleman, 1989). L'ensemble de ces caractéristiques confère des avantages non négligeables aux animaux vivant en groupes

sociaux. En contrepartie, d'autres facteurs viennent s'opposer à ce mode de vie. Il s'agit de la diminution de la disponibilité alimentaire par individu, de l'augmentation des risques associés au parasitisme et aux transmissions de maladies, de l'augmentation des probabilités d'agression parmi les membres du groupe et enfin de l'augmentation des risques de prédation (Gittleman, 1989).

La structure sociale étant susceptible d'influencer le brassage génétique au sein des populations, de par le système de reproduction qui lui est associée (polygyne ou polygame), mérite que l'on s'y attarde dans la mesure où elle peut potentiellement expliquer le déclin de nombreuses espèces solitaires et menacées. Ainsi, dans l'ordre des mustélidés, on trouve des espèces phares comme le putois à pieds noirs (*Mustela nigripes*) et le vison d'Europe (*Mustela lutreola*) qui ont échappé de justesse à l'extinction pour la première (Reading & Clark, 1996, Primack 2000) et sont en voie de disparition pour la seconde (Lodé et al. 2001).

Les mustélidés font partie de ces espèces dites "solitaires" sur lesquelles peu de travaux ont été menés. Cette famille est pourtant la plus diversifiée de l'ordre des carnivores (Wozencraft, 1989) avec 67 espèces, qui se distribuent à travers l'Afrique, l'Eurasie et l'Amérique. L'organisation des mustélidés est basée sur une territorialité intrasexuelle (Powell, 1979, Sandell, 1989) c'est-à-dire, le maintien d'un territoire exclusif entre femelles et entre mâles, avec un possible recouvrement des domaines vitaux entre les deux sexes. La répartition des femelles serait basée sur la distribution des ressources alimentaires, tandis que la répartition des mâles le serait sur la distribution des femelles en période de reproduction (Erlinge & Sandell, 1986) et sur celles des ressources en dehors de cette période (Sandell, 1989).

Ainsi, le caractère individualiste des mustélidés et leur système de reproduction polygyne sont supposés préserver une forte diversité génétique en facilitant un partage égal de la reproduction parmi les animaux. On s'attend, ainsi, à ce que les individus se reproduisent au hasard à l'intérieur des populations (Lodé et al. 2003). Or, les mustélidés présentent un très faible niveau d'hétérozygotie (Lodé 1998, 1999) et un faible niveau de variation allozymique (Wayne & Koepfli, 1996). Lodé et al. (2003) supposent que cette forte homozygotie des populations est reliée à la compétition intrasexuelle des mâles, associée à des populations de petites tailles et dispersées. Les accouplements sont en effet favorisés au sein de domaines vitaux contigus en raison de la dominance d'un mâle qui s'accapare les femelles réceptives qui jouxtent son territoire (Lodé 2001).

Cependant, cette homozygotie est également susceptible d'être aggravée par des accouplements entre individus génétiquement proches, comme par exemple des frères et sœurs. Il est ainsi possible que des processus déterminants se jouent au cours des deux phases

sociales évoquées précédemment. Les relations interindividuelles au cours de l'élevage sont, en effet, susceptibles de moduler, d'une part, les futures relations des animaux et, notamment, leur répartition spatiale et d'autre part, les mécanismes de rapprochement des sexes en période de reproduction. Ces processus ne peuvent être mis en évidence qu'au travers d'un suivi à long terme des individus constituant une population, de leur naissance jusqu'à leur reproduction en passant par leur phase de dispersion.

Or, étant donné les mœurs secrètes et nocturnes des mustélidés solitaires, il est difficile d'envisager ce type de suivi sur des populations vivant en milieu naturel, comme le putois ou le vison d'Europe, dont les enjeux concernant leur conservation sont importants. Ceci nécessiterait la capture, l'équipement et le suivi télémétrique d'individus dans des populations qui sont d'ores et déjà dans un état préoccupant, voir critique. De plus, l'efficacité et le succès de telles opérations sont très dépendants du succès de capture des individus sur le terrain et, si l'on envisage des études en captivité, du taux de reproduction des individus captifs…soit deux paramètres très difficiles à contrôler ! Ainsi, dans le cadre de la conservation des espèces, l'on a souvent recours à des espèces de substitution dont le statut est moins alarmant et dont les caractéristiques biologiques et éthologiques se rapprochent des espèces menacées. A titre d'exemple, on peut citer l'utilisation du condor des Andes (*Vultur gryphus*) qui a permis de développer des techniques de relâchés efficaces dans le cadre de la réintroduction du condor de Californie (*Gymnogyps californianus*) (Wallace, 1990, Toone et Wallace 1994). Chez les mustélidés, l'utilisation du putois des steppes (*M.eversmanni*) a contribué au succès de la réintroduction du putois à pieds noirs (*M.nigripes*) (Miller & al. 1990a, 1990b, Biggins & al 1991). Ces alternatives sont donc appliquées afin de répondre plus efficacement et à moindre risque, au plan de conservation des espèces menacées de disparition. Dans cette optique, le furet peut être considéré comme une espèce de substitution pour étudier l'influence respective des facteurs génétiques et environnementaux sur la structure sociale d'espèces voisines peu connues car très difficiles à étudier, comme le putois (*Mustela putorius*) et le vison d'Europe (*Mustela lutreola*) menacé de disparition.

En effet, l'une des dernières études sur la phylogénie des mustélidés conclut que le furet serait issu d'une branche nord-africaine, aujourd'hui éteinte du putois, qui aurait divergé de la branche européenne vers la fin du Pléistocène moyen, lors de son immigration dans le nord de l'Afrique (Sato et al. 2003). De plus, le furet forme un syngaméon avec le putois d'Europe et le putois des steppes, c'est-à-dire une unité de groupe d'espèces interfécondes très inclusive ("the most inclusive unit of interbreeding species group", Templeton 1989). Les différences entre le furet domestique et ses congénères sauvages se traduisent surtout par une baisse des

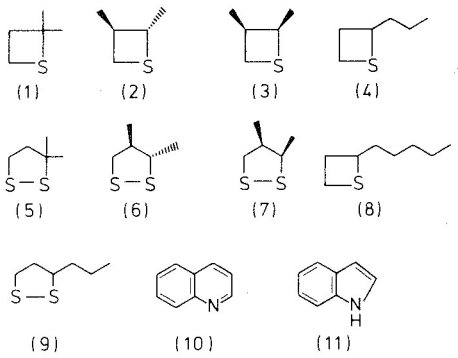
capacités de survie du furet en milieu naturel, la sélection ayant favorisé l'apparition de traits comme la docilité, l'absence de crainte face à l'homme ou un milieu nouveau, et une diminution de l'activité physique (Poole, 1972, Hemmer, 1990, Birks et Kitchener, 1999). Malgré ces modifications comportementales, et surtout vis-à-vis de l'homme, le furet semble néanmoins capable de se réadapter au milieu naturel. En effet, nombreux sont les furets captifs qui se sont échappés avec des conséquences plus ou moins importantes sur les populations naturelles de son proche cousin, le putois d'Europe. En Grande-Bretagne, les interactions entre les putois et les furets retournés à l'état sauvage ont été étudiées en détail (Birks et Kitchener, 1999). L'étude montre que, dans les zones où le putois est bien implanté, le furet a du mal à s'établir en raison de la compétition entre les deux espèces, en terme d'accès aux territoires, aux ressources et aux partenaires sexuels. Cependant, un phénomène d'introgression génétique, à l'origine de l'hybridation entre les deux espèces (Davison et al. 1999) est observable. Ainsi, même si ce phénomène d'hybridation se limite le plus souvent aux zones où la densité du putois est la plus faible (Birks et Kitchener 1999), il n'en est pas moins réel, ce qui tendrait à prouver que les deux espèces sont très proches physiologiquement et éthologiquement.

Les données acquises sur le furet en milieu naturel viennent soutenir le choix de cette espèce comme modèle des mécanismes de compréhension de l'organisation sociale des mustélidés. En effet, le furet a été introduit volontairement en Nouvelle-Zélande dans les années 1880 afin de contrôler les pullulations de lapins (Lavers & Clapperton, 1998). En l'absence de compétiteurs, cette population s'est parfaitement implantée. Il s'avère qu'en nature, le furet est un animal solitaire et nocturne, tout comme les autres mustélidés. De plus, les suivis télémétriques montrent que les populations férales adoptent une organisation spatiale et sociale, basée sur une territorialité intrasexuelle, comme de nombreuses espèces du genre *Mustela* (Powell, 1979, Lavers & Clapperton, 1998). Les domaines vitaux des mâles et des femelles se recoupent largement, pour des tailles moyennes de domaines estimées respectivement à environ 30ha pour les mâles et 12ha pour les femelles (Moors & Lavers, 1981), ces domaines atteignant en plaine environ 90 ha pour les mâles et 76 ha pour les femelles (Norbury et al. 1998). Il semble que seuls les mâles juvéniles soient tolérés par les mâles adultes, mais l'occupation des zones de recoupement reste différée dans le temps. Les mêmes observations ont été réalisées chez la martre des pins (*Martes martes*) (Balharry, 1993). Les femelles ont également des domaines vitaux bien délimités et qui se recoupent peu avec leurs voisines, mais il apparaît que cette tolérance fluctue selon les saisons et l'abondance de nourriture (Moors & Lavers, 1981, Norbury et al. 1998). Les femelles ont

MOLECULES COMPOSANT LES SECRETIONS ANALES DU FURET

Les molécules identifiées dans les sécrétions anales du furet contiennent du sulfure et sont une synthèse de thietane et de 1,2-dithiolane (Crump, 1980)

1/ - 2,2-dimethylthietane
2/ - trans-2,3-dimethylthietane
3/ - cis-2,3-dimethylthietane
4/ - 2-propylthietane
5/ - 3,3-dimethyl-1,2-dithiolane
6/ - trans-3,4-dimethyl-1,2-dithiolane
7/ - cis-3,4-dimethyl-1,2-dithiolane
8/ - 2-pentylthiethane
9/ - 3-propyl-1,2-dithiolane
10/ - quinoline
11/ - indole



d'après Crump, 1980

Figure 2: Molécules identifiées dans les sécrétions anales du furet

Selon Clapperton et al. (1988), les sécrétions anales des furets ont des profils de composés volatiles distincts individuellement et sexuellement, mais ne présentent pas de tendances saisonnières. Celles des femelles présentent de fortes concentrations de 2,3-dimethylthietane et/ou de 3,4-dimethyl-1,2-dithiolane. Celles des mâles ont souvent de forte concentration en indole. Le 2-propylthietane est un constituant majeur des sécrétions anales des mâles et des femelles. Les différences de concentration sont significatives et pourraient constituer un système de reconnaissance olfactive de l'identité sexuelle et individuelle.

Il est intéressant de noter que l'une des molécules présente dans les sécrétions des glandes anales du putois, révélée par chromatographie en phase gazeuse, est le cis-3,4-diméthyl-1,2-dithiolane (Lodé, 1990), molécule retrouvée chez le furet (7).

tendance à occuper leur territoire plus longtemps que les mâles qui présentent une plus forte mobilité. Les jeunes femelles ont également tendance à devenir résidentes plus tôt que les mâles qui restent souvent des individus en transit au cours de leur première hiver (Moors & Lavers 1981).

Par ailleurs, le cycle de vie du furet en captivité est identique dans notre hémisphère à celui du putois d'Europe en milieu naturel. La période de reproduction débute vers le début du mois de mars pour se terminer au mois d'août, avec un pic d'activité reproductrice au mois d'avril (Amstislavsky & Ternovskaya, 2000). A cette époque, l'activité testiculaire des mâles est importante, le diamètre des testicules double chez le putois (Audy, 1976), comme chez le furet. Les femelles présentent un fort gonflement de la vulve qui double ou triple de volume (Williams et al. 1992). Si les femelles ne s'accouplent pas, elles restent en chaleur et risquent alors de mourir d'hyperoestrogénisme (Williams et al. 1992, Boussarie, 1999). L'ovulation est provoquée par l'accouplement qui peut durer près de deux heures (Miller & Anderson, 1989, obs. pers.) La gestation de 42 jours (+/- 2 jours) (Boussarie, 1999), est identique à celle du putois (Roger et al. 1987) et a généralement lieu au cours du mois de mai. En juin, une moyenne de 7 petits naîtra en captivité, leur nombre se situant entre 4 et 8 en milieu naturel. Le sevrage a lieu entre la 6^{e} et la 8^{e} semaine (Shump & Shump 1978, Boussarie, 1999, Tremblay, 2000), la dispersion des jeunes se situant autour de la 12^{e} semaine, tout comme chez le putois (Roger et al. 1987). La période qui réunit la mère et ses petits représente la plus longue phase sociale de cette espèce solitaire, le père ne participant pas à l'élevage des jeunes. C'est donc vers le début du mois de septembre que les jeunes vont commencer à se disperser et tenter de s'établir sur un nouveau territoire. Enfin, les sécrétions des glandes anales du furet étudiées par chromatographie en phase gazeuse sont également très similaires à celles du putois (voir encart ci-contre, Figure 2), ce qui dénote une fois encore la proximité des deux espèces.

La similitude entre le furet et d'autres mustélidés, notamment le putois pour ce qui est du cycle reproducteur, du comportement et de la capacité du furet à vivre en milieu naturel en adoptant une structure sociale similaire, laisse à penser qu'il peut être considéré comme une espèce de substitution à l'étude de la structure sociale des Mustélidés et sur ses possibles conséquences sur le maintien du taux d'homozygotie de cette famille. Contrairement aux espèces sauvages, il se reproduit facilement en captivité et sa domestication rend sa manipulation facile. Enfin, comme le furet retourné à l'état sauvage réadopte le comportement de ses congénères du genre *Mustela,* on peut supposer qu'il est capable d'exprimer les

comportements de ses congénères sauvages tant que les conditions de captivité le lui permettent. L'étude du furet en captivité présente tout son intérêt pour accumuler des données très difficiles actuellement à collecter sur le terrain et combler ainsi certaines lacunes existantes sur les modalités de vie sociale des petits mustélidés réputés solitaires.

Il manque notamment des données sur les phases sociales, où les petits Mustélidés font preuve d'une tolérance plus prononcée à l'égard de leurs congénères, qui sont évidemment les plus difficiles à observer en milieu naturel de par la brièveté de ces relations et la discrétion de ces animaux. Ainsi très peu d'études se sont intéressées aux relations entretenues entre les membres des portées avant et après dispersion. Quelques très rares observations pourraient laisser supposer que les relations mères-jeunes se dégradent au fil de la croissance et que la mère rejette ses jeunes à un moment donné comme cela a été observé chez la fouine (*Martes foina*) (Lachat Feller, 1993). Elles sont cependant nécessairement à confirmer et aucune donnée n'est actuellement disponible sur l'évolution entre les jeunes d'une même portée.

De même, chez les Mustélidés, les relations entre individus familiers après dispersion n'ont, à cette date, fait l'objet d'aucune publication. Ceci nécessiterait en effet de capturer des jeunes à la sortie du nid, de les suivre sur des périodes suffisamment prolongées et de pouvoir observer les interactions entre les individus, ce qui paraît très difficilement réalisable en milieu naturel. D'autant plus que cela nécessiterait de comparer ces interactions à celles entre individus étrangers, afin de déterminer si une discrimination d'individus familiers et une adaptation du comportement de l'individu en conséquence, sont susceptibles d'émerger.

Par ailleurs, concernant les modalités de rapprochement des sexes, il est difficile de dire en milieu naturel si les individus s'aident des marquages olfactifs pour localiser et identifier des individus ou si les rencontres sont le fruit du hasard. Quant à la détermination des capacités olfactives chez le furet, les tests ont été uniquement réalisés sur le marquage anal alors que le furet présente deux autres formes de marquage que sont le marquage urogénital et le marquage corporel. Le premier est accompli par un frottement de la surface ventrale chez le mâle en passant sur des objets ou à même le sol, chez les femelles par un frottement de la vulve. Ce marquage peut être accompagné ou non d'émissions d'urine (Clapperton, 1989). Il est possible que les glandes préputiales soient la source des sécrétions déposées (Clapperton et al 1987). Le marquage corporel consiste, quant à lui, en un frottement de la face antérieure de l'animal, principalement à l'aide des joues, du cou, des flancs et du menton, mais on ne sait pas si les glandes de la peau sont les sources des sécrétions utilisées lors des frottements (Clapperton, 1989). Rien n'est connu sur leur importance et les réactions qu'ils peuvent susciter chez le furet, et notamment en période de reproduction, quand les individus sont les

plus susceptibles d'employer ses marquages pour rencontrer leur partenaire. Enfin, concernant le marquage anal, l'âge auquel les furets sont susceptibles de reconnaître leurs congénères, de même que l'âge auquel les furets sont susceptibles d'être différenciables olfactivement de leurs congénères sont inconnus.

Dans ce contexte, la présente étude a eu pour objectif de s'intéresser à l'évolution des relations mère-jeunes et jeunes-jeunes avant dispersion, à la tolérance interindividuelle après dispersion et aux mécanismes olfactifs mis en jeu lors du rapprochement des sexes en période de reproduction.

Une soixante de furets ont été suivis de leur naissance à leur reproduction, période pendant laquelle des séries d'expériences ont été menées.

Dans un premier temps, les mécanismes d'éclatement du noyau familial et le rôle de la mère dans ce processus ont été abordés à travers l'évolution des relations interindividuelles pendant l'élevage des jeunes. L'objectif était d'identifier les mécanismes précurseurs de la dispersion et ses éventuelles conséquences sur la répartition possible des jeunes après séparation. Il s'agirait donc de déterminer quel est le degré de tolérance interindividuelle entre les membres des portées en période de dispersion.

L'influence de l'isolement social, assimilé à la dispersion des jeunes en milieu naturel, a ensuite été abordée en relation avec les capacités de reconnaissance des apparentés chez le furet. En effet, bien que le furet soit en milieu naturel une espèce solitaire, il est fort possible qu'il soit capable de discriminer des membres apparentés. Il s'est donc agit de déterminer si après isolement, les furets se montrent plus tolérants envers des individus avec qui ils ont été élevés par rapport à des individus non familiers.

Enfin, l'étude des capacités olfactives du furet et de l'importance accordée aux différents marquages de congénère de sexe opposé, a permis d'identifier les mécanismes mis en jeu lors du rapprochement des sexes en période de reproduction. L'influence de la familiarité olfactive d'individus non apparentés et de la familiarité d'individus apparentés a ainsi été testée.

L'ensemble de ces données sur l'évolution ontogénétique des relations interindividuelles avant et après dispersion, ainsi que les mécanismes de rapprochement des sexes en période de

reproduction, en fonction de la familiarité et de la parenté des individus, a été collecté et analysé dans le cadre de cette étude pour mettre en évidence, des mécanismes directement reliés à la structure spatiale des furets et à ses modalités de maintien et de fluctuation. L'extrapolation de ces données aux situations des petits mustélidés sauvages peut permettre d'identifier des facteurs susceptibles d'aggraver le taux d'homozygotie de certaines populations de petits mustélidés.

MATERIEL ET METHODES

PROVENANCE DES FURETS ET PARTICIPATION AUX TESTS

Nous nous sommes procurés 22 animaux de 10 mois auprès de particuliers pour démarrer cette recherche au début de l'année 2003:

- 10 femelles et 2 mâles albinos provenaient du Loir-et-Cher (41) (individus non apparentés)
- 6 mâles (1 albinos et 5 putoisés) et 3 femelles (1 albinos et 2 putoisées) provenaient des Ardennes (08) (formant deux portées; une de trois mâles et une femelle et une autre de trois mâles et deux femelles)
- Une femelle putoisée acquise l'année précédente provenait du parc animalier de Sainte-Croix (57).

Les liens de parenté des animaux étaient connus. Cela a permis d'éviter des rencontres entre individus apparentés en temps voulu.

Ces 22 animaux, âgés de 10 mois, ont été utilisés dans le cadre de l'étude des capacités de discrimination olfactive du furet et de l'utilisation de ces capacités dans un contexte de choix préférentiel en période de reproduction entre individus non apparentés adultes (p.115 à 125) et sur l'influence du partenaire sexuel sur les paramètres de portées (p.129 à 133) (mars à avril 2003).

Suite aux accouplements entre ces individus, neuf des quatorze femelles ont mené une portée à terme de sept petits en moyenne (Tableau 1). Soixante petits ont ainsi vu le jour entre le 21 et le 24 mai 2003.

Tableau 1 : Nombre de mâles et de femelles mis au monde par les neuf femelles qui ont mené une portée à terme

Femelles	F1	F2	F3	F4	F6	F9	F11	F12	F14
Nb petits	7	9	8	6	5	6	8	4	7
Nb mâles / Nb femelles	5 / 2	5 / 4	4 / 4	4 / 2	4 / 1	2 / 4	3 / 5	2 / 2	5 / 2

Toutes les femelles et leurs petits, à l'exception de F2, ont participé aux expériences sur l'influence de la mère dans la rupture du noyau familial et la tolérance interindividuelle (juillet

à septembre 2003) (p.39 à 63). L'influence de l'isolement sur le comportement des jeunes en fonction de la familiarité de leurs congénères a ensuite été expérimentée sur l'ensemble des jeunes (septembre à octobre 2003) (p.65 à 91) . Enfin, à 44 semaines (mars 2004), les jeunes arrivés à maturité sexuelle ont participé aux expériences sur l'influence de la parenté dans la préférence pour le partenaire sexuel (p.92 à 97).

ENCLOS

Les furets ont séjourné dans trois types d'enclos selon la saison, l'âge et les expériences auxquelles ils ont participé. Ils étaient nourris de croquettes pour chat *ad libidum*.

Enclos de 1m x 1m x 0,5m (n=20, enclos de type I)

Ces enclos individuels grillagés sur leur partie supérieure et inférieure et sur un côté permettaient à deux individus de se côtoyer sans contact physique possible (Figure 3). Ils ont été utilisés pour accueillir :

- Les mâles en période de reproduction, dont l'intolérance croissante en cette saison provoque bagarres et blessures.
- Les femelles en gestation et ce jusqu'au sevrage des jeunes.

Chaque individu disposait d'une boîte de transport comme boîte nichoir, d'une gamelle d'eau et de croquettes. En cas d'intempéries, les enclos étaient recouverts de plaques de plexiglas transparentes. Les enclos abritant les mâles étaient séparés des enclos abritant les femelles d'une vingtaine de mètres, en estimant que la distance et le mélange des odeurs qui pouvait émaner de l'ensemble des enclos ne permettaient pas aux furets de se familiariser à un individu en particulier. Le fond était tapissé de foin et nettoyé 2 fois par semaine.

Ces enclos ont également permis d'isoler des juvéniles pendant 20 jours consécutifs. Dans ce cas précis, une planche de bois séparait les deux compartiments juxtaposés et non plus du grillage.

Figure 3: Enclos de 1 m²

Enclos de 4m x 2m x 2m (n=8, enclos de type II)

Ces enclos avaient été à la base conçus pour accueillir des putois capturés en milieu naturel. Entièrement grillagés, une épaisse couche de sable tapissait le sol de ces enclos agrémentés de rondins, de souches et de tuyaux PVC. Les animaux disposaient d'une boîte nichoir en bois (0,5 m x 0,4 m x 0,4 m) remplie de foin. Une bâche plastique recouvrait un tiers de l'enclos pour garder un espace à l'abri des intempéries (Figure 4).

En dehors de la période de reproduction, ces enclos ont accueilli des jeunes femelles et des jeunes mâles issus de différentes portées, ainsi que des femelles et des mâles adultes. Chaque enclos comptait jusqu'à 6 individus pour les mâles et jusqu'à 9 individus pour les femelles. Les cages étaient nettoyées tous les 15 jours.

Figure 4: Enclos de 8 m²

Enclos de 10m x 10m x 1,70m (n=2, enclos de type III)

Les parois en tôle ondulée de ces deux grands enclos à ciel ouvert étaient enfoncées profondément dans le sol pour prévenir toute tentative fuite. L'ensemble était protégé par d'immenses filets pour protéger les animaux contre la prédation exercée par les oiseaux de proies. Chaque enclos était divisé en quatre par des canisses en plastique recouvertes d'épaisses bâches plastiques opaques et enfoncées profondément dans le sol offrant un espace de 25m² à chaque portée (Figures 5 & 6). Chacun de ces compartiments était divisé en quatre espaces communicants comprenant chacun deux boîtes nichoirs remplies de foin, soit huit au total permettant à chaque individu de disposer d'une boîte nichoir individuelle à souhait. Les gamelles d'eau et de croquettes étaient enterrées au centre de chaque compartiment et couvertes d'une plaque de plexiglas sur pied amovible.

Ces enclos ont accueilli des portées, privées ou non de leur mère, pour l'étude de l'influence maternelle sur l'éclatement du noyau familial.

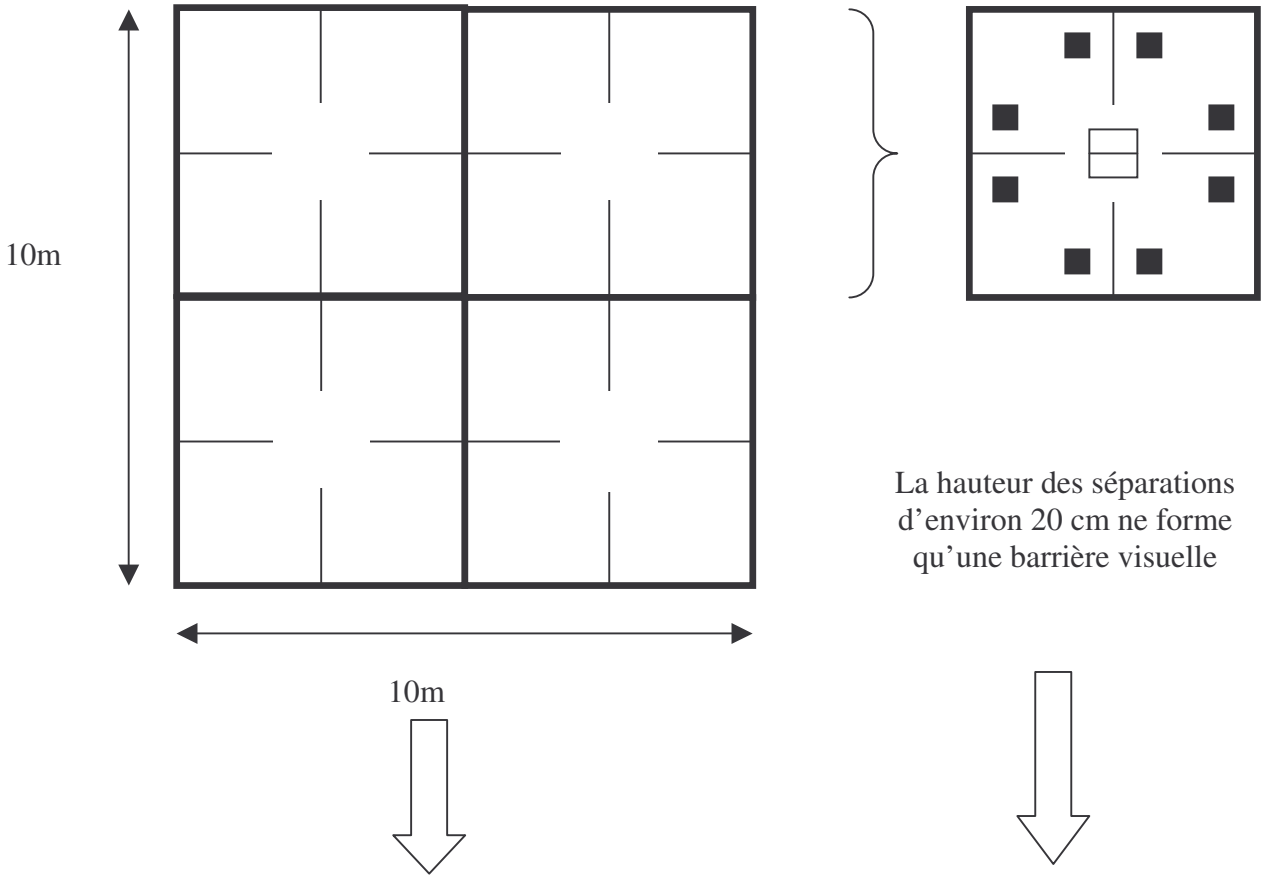


Figure 5: Enclos de 100m²

Figure 6: Compartiment de 25m²

METHODOLOGIE GENERALE

Toutes les expériences ont été filmées à l'aide de deux types de caméras :

- des caméras de vidéo-surveillance
- une caméra CANON (3CCD Digital Vidéo Camcorder XM1 pal) montée sur pied

Les bandes étaient ensuite recopiées sur cassettes VHS. Le dépouillement des séquences était ensuite reporté sur des feuilles de relevées préparées à cet effet. Selon, les expériences réalisées, les comportements des individus, leur durée et leur position au sein des dispositifs étaient relévés.

DISPOSITIFS DE TESTS

Les tests d'olfaction par habituation – discrimination et de préférence pour un individu se sont déroulés dans le dispositif schématisé ci-dessous.

.

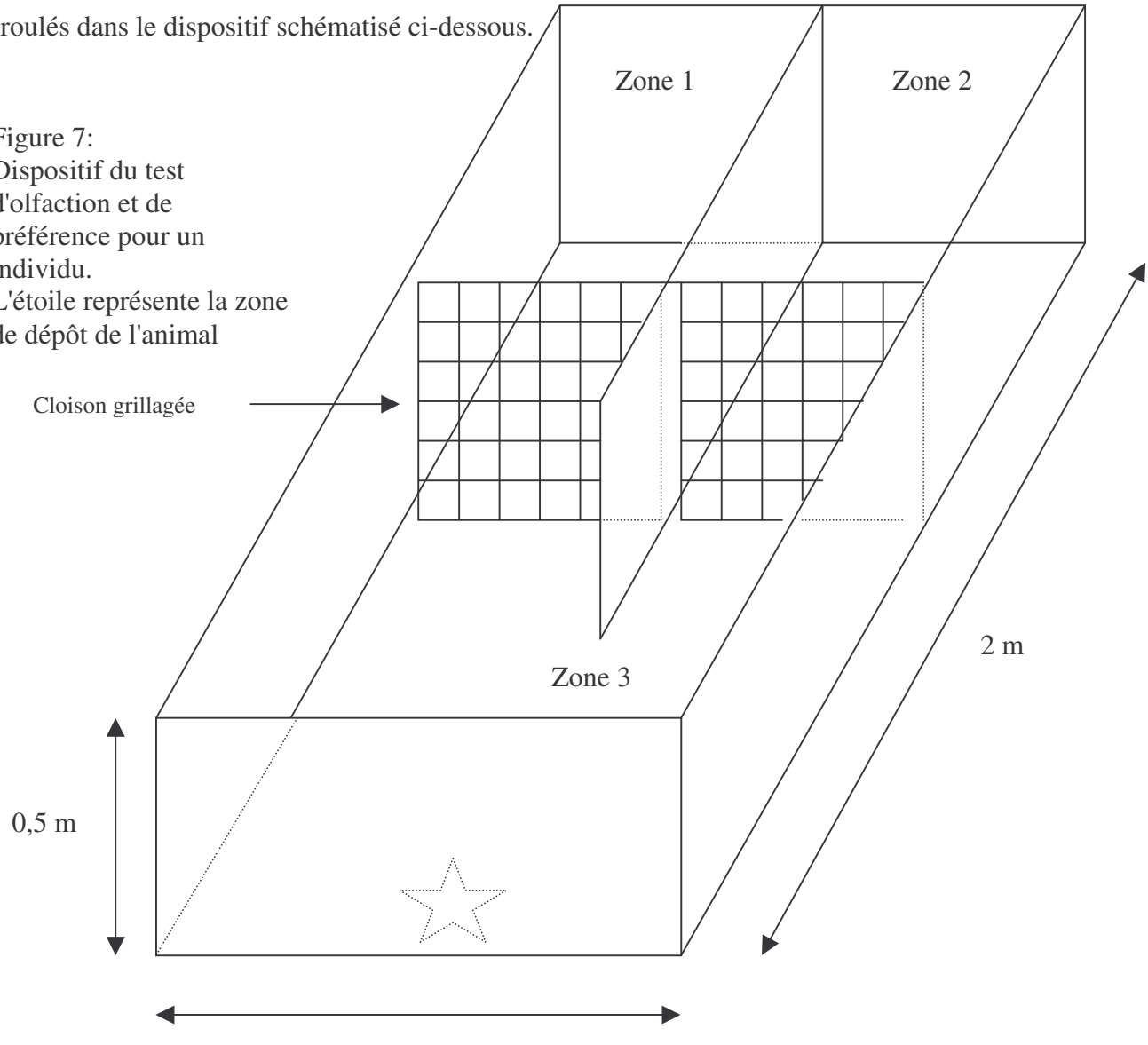


Figure 7:
Dispositif du test d'olfaction et de préférence pour un individu.
L'étoile représente la zone de dépôt de l'animal

Selon les tests réalisés certaines zones étaient condamnées. Dans ce cas, les cloisons grillagées étaient recouvertes d'une plaque de plexiglas opaque, pour ne pas distraire les animaux.

La zone 3 a été divisée en deux pour les accouplements en prolongeant la plaque de plexiglas jusqu'à la limite du dispositif. Les zones utilisées seront précisées dans les parties méthodologies où les expériences seront expliquées plus en détail.

PRINCIPE DES PRINCIPAUX TESTS UTILISES

Test d'habituation – discrimination

Ce test a été utilisé sur trois types de sujets à différentes périodes:

- des mâles et femelles adultes en période de reproduction pour tester leurs capacités de discrimination de trois sources odorantes de congénères de sexe opposé (mars/avril 2003)
- des femelles adultes pour s'assurer que le marquage anal de jeunes furets de 12 semaines était différenciable (fin août 2003)
- de jeunes furets de 15 semaines pour tester leur capacité à différencier le marquage anal de leur frère et sœur de celui d'un autre jeune furet étranger (début septembre 2003)

Le test d'habituation – discrimination comprend deux phases (Figure 8):

La phase d'habituation consiste à présenter au sujet une odeur A pendant un temps prédéterminé. La durée de l'exposition peut varier d'une expérience à l'autre selon l'espèce, l'âge ou encore l'intérêt de l'individu pour l'odeur proposée, mais pour une expérience donnée, la durée reste fixe jusqu'à la fin de l'expérience. Cette odeur A est présentée plusieurs fois au même individu (généralement de trois à quatre fois) de manière à ce que cette odeur A devienne familière au sujet testé. Cette phase d'habituation peut être rapide et se dérouler sur une même journée, avec un laps de temps prédéfini entre chaque présentation ou s'étendre sur plusieurs jours successifs à raison d'une présentation par jour. L'habituation à l'odeur A se traduit par une baisse du temps total de flairage entre la première et la dernière présentation (Figure 8).

La phase de discrimination consiste alors à présenter simultanément à l'animal l'odeur familière A et une odeur inconnue B. On considère que le sujet est capable de distinguer les

deux odeurs, si le temps passé à flairer l'odeur B est plus long que le temps passé à flairer l'odeur A (Halpin 1986).

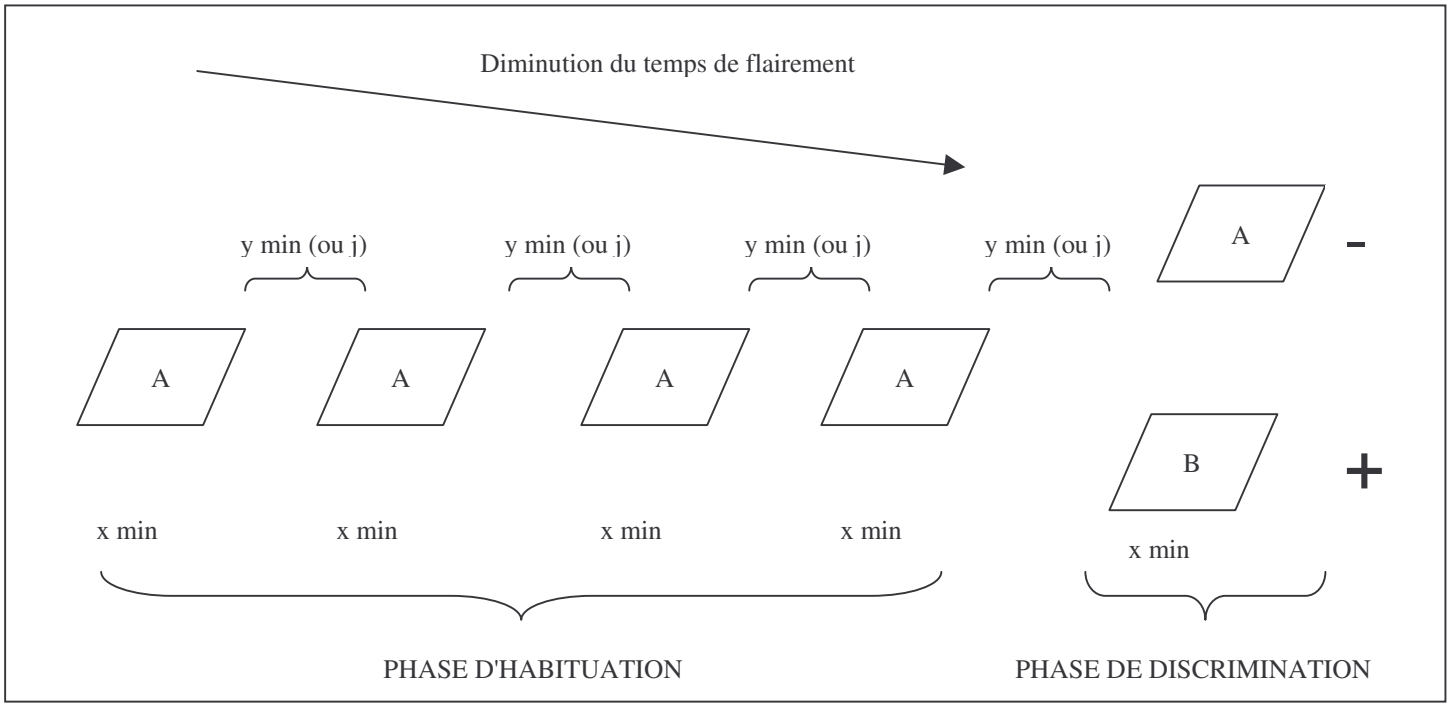


Figure 8 : Principe du test d'habituation - discrimination

Plusieurs précautions ont été prises:

- Si les animaux étaient soumis à plusieurs tests consécutifs (Deuxième partie), le côté de présentation des odeurs familières A et non familières B était inversé pour chaque nouvelle odeur testée. Si une seule odeur était testée, le côté de présentation de l'odeur familière et non familière était alterné à chaque passage d'individu.
- Une odeur fraîche était utilisée à chaque essai.
- Au cours de la période d'habituation, l'odeur du donneur était présentée en réplicat sur deux carrés de Plexiglas séparés de 50cm. Cette méthode habitue les furets à la présence simultanée de deux sources odorantes comme au jour du test de discrimination et permet de contrôler l'absence d'une préférence spatiale avant le jour de la discrimination. De plus, la présentation simultanée de deux stimuli est plus sensible que si un seul stimulus est présenté à la fois (Johnston & Bullock 2001). Dans ce cas, les temps passés à flairer les papiers filtre de droite et de gauche avec le nez situé à moins d'1 cm du papier au cours d'une présentation étaient cumulés pour obtenir un temps total de flairage sur les quatre tests d'habituation.

NB: Cependant ceci n'a pas été effectué dans le cas des femelles adultes exposées à l'odeur des jeunes furets en raison des difficultés de prélèvement des odeurs sur les petits furetons (odeur A présenté sur un seul carré de Plexiglas).

- Après chaque passage, le dispositif était complètement nettoyé à l'éthanol et laissé à sécher avant le passage du sujet suivant.

Mode de prélèvement et de présentation des odeurs

Des carrés de papier filtre de 2cm de côté étaient préparés en prenant soin de ne pas les contaminer par l'odeur humaine. Ces filtres vierges étaient ensuite stockés dans un sachet hermétique en vue des prélèvements sur les furets.

Le prélèvement des odeurs sur les individus adultes nécessitait deux manipulateurs. Le premier maintenait l'animal tandis que le second frottait la zone concernée par le prélèvement.

- Le marquage anal a été récolté en frottant doucement le papier filtre sur l'anus de l'animal.
- Le marquage urogénital a été récolté en tapotant le papier filtre sur la région urogénital de l'animal. Une attention particulière a été prise lors de la collecte de ces deux types de marquage sur les femelles afin de ne pas toucher la région urogénitale ou l'anus selon l'échantillon récolté étant donné la contiguïté des deux zones.
- Le marquage corporel a été récolté en frottant le papier filtre 10 fois du coin des lèvres jusqu'en haut de l'épaule de l'animal.

L'ensemble de ces manipulations (de la préparation des papiers filtre jusqu'à leur utilisation) était effectué avec des gants en latex pour éviter la contamination par l'odeur humaine et une nouvelle paire de gant était utilisée à chaque nouveau prélèvement sur les individus. Les prélèvements étaient réalisés le matin, chaque filtre était référencé et stocké individuellement dans des sachets zippés hermétiques et utilisé dans les 7h suivant leur récolte.

Test de préférence pour un individu

Ce test a été réalisé à deux reprises. Le premier a eu lieu en avril 2003 entre individus non apparentés génétiquement, le second en avril 2004 entre individus apparentés génétiquement (frère vs sœurs ; sœur vs frères; mère vs fils).
Ce test a été réalisé dans le dispositif en plexiglas (Figure 7). Le sujet testé était placé en zone 3 au niveau de l'étoile, après avoir déposé deux de ses congénères de sexe opposé, l'un en zone 1, l'autre en zone 2. Seul l'animal testé avait la possibilité de se déplacer librement dans la zone 3 et entrer en contact avec le partenaire de son choix. Séparés par une cloison grillagée, ils pouvaient se flairer et se lécher à travers les mailles. L'un était olfactivement familier au sujet de l'expérience, l'autre non (la définition du procédé de familiarisation sera précisée dans chaque cas dans les chapitres concernés par ce test).
Afin de rendre compte de la préférence du sujet pour l'un de ses deux congénères, deux paramètres ont été pris en compte (1) Le temps total passé dans les 50cm près du grillage de séparation, orienté visuellement vers le partenaire ou le corps le long du grillage en position d'attente ou faisant des aller-retour devant le grillage (comportement spatial) (2) le temps engagé par l'individu à flairer et lécher son partenaire à travers le grillage (contact sensoriel).

ANALYSES STATISTIQUES

Les données recueillies n'étaient pas normalement distribuées. Même après transformation, il y avait toujours hétéroscédasticité. Nous avons donc utilisé des tests non paramétriques (test de Mann-Whitney, test de Wilcoxon pour échantillons appariés, tests de Friedman pour mesures répétées). Les comparaisons deux à deux après les analyses portant sur plus de deux groupes ont été réalisées en utilisant la méthode non paramétrique proposée par Siegel & Castellan (1988). Toutes les figures représentent la médiane et les écarts interquartiles inférieurs et supérieurs.

Figure 9 : Furets femelles de 8 mois partageant la même boîte nichoir

PREMIERE PARTIE

ROLE DE LA MERE DANS LA RUPTURE DU NOYAU FAMILIAL ET TOLERANCE INTERINDIVIDUELLE

INTRODUCTION

La première partie de ce travail se focalise sur les mécanismes comportementaux qui pourraient expliquer l'adoption d'un mode de vie solitaire chez le furet. Dans la mesure où la rupture du noyau familial représente la phase de transition entre les mœurs sociales et les mœurs solitaires du furet, l'étude s'intéresse aux comportements entre les individus avant et après cette rupture. Comme le soulignait déjà Bekoff (1977) "*knowledge of the behavioral interactions that occur before dispersal may provide a key to understanding both interspecific and intraspecific differences in social organization and dispersal patterns*".

L'un des facteurs favorables au développement des systèmes sociaux est la philopatrie (Waser & Jones 1983, Creel & Macdonald, 1995). La philopatrie peut être définie comme "la tendance qu'ont les animaux à rester ou à retourner dans leur site de naissance" (Aron & Passera, 2000) ou "l'attachement au lieu de naissance" selon Campan & Scapini (2002). Comme le soulignait Waser & Jones (1983), la philopatrie est synonyme d'attachement à un site plutôt qu'à des individus ou à un groupe de congénères. La philopatrie est en conséquence tout à fait applicable aux animaux dits solitaires. Comme le précisent les auteurs *"An individual that forages alone may decrease its rate of interaction with conspecifics, but it need not to decrease the number of individuals recognized and may still live within a complex social network*". La philopatrie est un phénomène largement répandu. Les tendances philopatriques sont principalement observées dans la descendance femelle (Michener, 1980, Liberg & Von Schantz, 1985, Rogers, 1987, Pusey & Packer, 1987, Ims 1989, Van Staaden & al. 1994, Ratnayeke et al. 2002), tandis que les mâles auraient tendance à se disperser plus loin que les femelles (Greenwood, 1980, Dobson, 1982). La dispersion et la philopatrie influençant directement l'organisation sociale et les modalités de reproduction (Waser & Jones 1983, Bekoff et al. 1984, Moore et al. 1984), il paraît judicieux d'en comprendre leurs mécanismes, particulièrement chez les animaux solitaires sur lesquels peu de travaux ont été menés.

Il est cependant possible que les relations entre les membres au sein d'un groupe ou d'une lignée influencent également leur dispersion ou au contraire leur philopatrie (Léna et al. 1998, Purdue et al. 2000). Ainsi, selon le degré de tolérance interindividuelle entre les parents et leurs descendants ou entre les frères et sœurs, deux options s'offrent aux individus. Soit une forme de tolérance peut s'organiser entre les membres apparentés et les individus peuvent

alors s'établir près de leur lieu de naissance et instaurer une attitude tolérante vis-à-vis de leurs congénères. Dans ce contexte, les liens mère - enfants peuvent être très importants, et particulièrement les liens mère - filles, qui sont par exemple l'unité fondamentale de l'organisation sociale de nombreux sciuridés terrestres et qui est la base de l'évolution d'autres unités sociales (Michener, 1980). Soit au contraire, l'intolérance intraspécifique contraint les animaux à s'éloigner du domaine de naissance et ils ne pourront plus se tolérer par la suite. L'agression entre congénères est en effet l'une des causes proximales avancées pour expliquer le départ des juvéniles. Dans cette optique, des individus sont forcés à abandonner le noyau familial en raison d'une augmentation de l'agressivité à leur égard, par d'autres membres de la portée ou du groupe (Downhower & Armitage, 1981) ou par leur incapacité à entrer en compétition avec eux pour accéder aux ressources (Christian, 1970, Whitworth & Southwick, 1984, Pusey & Packer 1987, Gese et al. 1996, Cant et al. 2001, Ferreras et al. 2004). Le comportement des parents, la mère et/ou le père peuvent également être mis en cause dans le processus de rupture du noyau familial et contraindre les jeunes à le quitter (Cockburn et al. 1985, Holzenbein & Marchinton, 1992, Wolff, 1992).

Le but de cette recherche est de déterminer si les relations interindividuelles (mère/jeunes – jeunes/jeunes) avant et après la rupture du noyau familial peuvent favoriser la philopatrie chez le furet, la tolérance interindividuelle étant considérée comme favorable à son apparition.

Que sait-on sur l'éclatement du noyau familial chez le furet ? Aucune étude n'a été réalisée à ce sujet sur cette espèce. Par contre, chez le putois ou chez les hybrides putois x furet, l'éclatement du noyau familial a été étudié par Poole (1970, in Blandford, 1987). Selon cet auteur, il paraît peu vraisemblable que l'agressivité soit en cause dans les mécanismes de séparation dans la mesure où les petits ne montrent ni d'hostilité les uns envers les autres, ni envers leur mère. Il s'agirait selon lui d'une simple perte de contact. Par contre, selon Eibl-Eibesfeldt (1984) l'augmentation des relations agonistiques entre les membres de la portée pousse les individus à se séparer. Il note "*les groupes familiaux se dissolvent souvent quand les jeunes grandissent et une hostilité se développe à l'intérieur de la famille, comme chez le putois ou parce que la mère renvoie ses jeunes*". Les mécanismes avancés par ces deux auteurs sont donc très contradictoires.

Le premier objectif de l'étude est donc de savoir si le comportement de la mère est responsable de la rupture du noyau familial et/ou si son comportement à l'égard des petits est

favorable à l'apparition des prémices d'une vie sociale, c'est-à-dire à un certain degré de tolérance entre les individus favorable à une philopatrie. Chez les espèces solitaires où la dispersion est relativement précoce, comme chez le furet, on peut supposer que la mère joue un rôle primordial dans la rupture du noyau familial, premièrement en raison de ses habitudes solitaires antérieures, modifiées par l'activité hormonale pendant la gestation et l'allaitement et deuxièmement en raison du comportement des jeunes vis-à-vis de leur mère.
Pour répondre à cet objectif, les relations entre la mère et ses jeunes seront analysées dès la période d'allaitement, puis entre la 9^{e} et la 15^{e} semaine, c'est-à-dire autour de la période de rupture du noyau familial qui a lieu vers la 12^{e} semaine en milieu naturel. La tolérance sociale entre la mère et ses jeunes sera déterminée par l'analyse de la proximité spatiale des individus.

Le second objectif de l'étude est de déterminer le degré de tolérance interindividuelle entre les jeunes, avant séparation des membres des portées. Les affinités entre frères et sœurs seront analysées entre la 9^{e} et la 15^{e} semaine afin de déterminer s'il existe des associations préférentielles entre les mâles, entre les femelles ou entre les mâles et les femelles, par analyse de la proximité spatiale entre les individus. L'affinité spatiale est en effet un bon estimateur de la tolérance sociale (Gamboa, 1991). Le degré de tolérance entre les individus sera également déterminé après une période d'isolement social assimilée à la séparation post-dispersion en milieu naturel, via des mécanismes de discrimination. Ainsi, le comportement des mâles et des femelles vis-à-vis de congénères familiers (les frères ou sœurs avec lesquels ils ont été élevés) et de congénères non familiers sera analysé lors de rencontres sur des animaux isolés et non isolés. Ceci permettra de déterminer si l'isolement assimilé à la dispersion affecte le comportement des furets et si la familiarité "passée" des individus influence leurs comportements aux retrouvailles. Le mécanisme abordé dans notre recherche est donc la reconnaissance d'individus par familiarisation directe (ou reconnaissance par association) (Tang-Martinez, 2001). C'est-à-dire que la familiarité des furets est issue de leur association au sein de la portée depuis leur naissance. Enfin, en période de reproduction, le comportement (proximité spatiale et contact sensoriel) entre individus de sexe opposé sera analysé en fonction de la parenté des individus après une séparation de six mois.
Si la philopatrie existe, il faut en effet qu'elle puisse se maintenir, et ce maintien passe vraisemblablement par une tolérance plus prononcée des jeunes individus à l'égard de leurs apparentés après rupture du noyau familial.

Ainsi, les mécanismes de rupture du noyau familial et le potentiel philopatrique du furet sont les deux aspects qui vont être traités dans cette première partie à travers l'ensemble de ces analyses de relations interindividuelles.

A . INFLUENCE DE LA MERE DANS LA RUPTURE DU NOYAU FAMILIAL ET PREFERENCE AFFILIATIVE ENTRE LES MEMBRES DE PORTEE

I . TESTS DE RECUPERATION DES JEUNES PAR LA MERE PENDANT L'ALLAITEMENT

Ces tests ont été réalisés sur les neuf portées nées entre le 22 et le 24 mai 2003.

I.1. Récupération des mâles et des femelles appartenant à la mère

Ce premier test avait pour objectif de déterminer si en période d'allaitement, la mère était capable de différencier le sexe de ses petits dès l'âge de 2 semaines et si cette capacité lui permettait de favoriser précocement ses filles lors de la récupération des jeunes qui s'aventurent à l'extérieur du nid.
Le principe était de proposer à la mère de ramener ses jeunes au nid et d'observer quel était le sexe des petits qui étaient ramenés en premier.

I .1 .1. Méthodologie

Principe
Les tests de récupération sur la progéniture des neuf femelles ont été réalisés à deux reprises sur les petits âgés de deux puis trois semaines. Dans l'éventualité d'un choix aléatoire à deux semaines, il a été en effet choisi de renouveler ce test une semaine plus tard afin de vérifier un éventuel changement de comportement de la mère. Deux séquences de récupération pour chacune des neuf femelles ont ainsi été réalisées. L'expérience se déroulait dans les enclos de 1m x 1m de la façon suivante:
Tandis que la mère était maintenue à l'écart, deux mâles et deux femelles étaient choisis au hasard dans sa portée. Les petits restants étaient maintenus éloignés le temps de l'expérience. Les quatre petits étaient ensuite alignés au hasard, à proximité de l'entrée du nid, après les avoir identifiés à l'aide d'une marque au crayon gras sur le dos. La mère était ensuite

rapidement replacée dans l'enclos toujours enfermée dans la boîte nichoir. La porte lui était ensuite ouverte et la séquence de récupération filmée jusqu'à ce que tous les petits soient ramenés au nid par la mère. L'ordre de récupération des petits était relevé sur une feuille lors du dépouillement des enregistrements.

Tests statistiques

Lors du dépouillement des bandes vidéos, le sexe des petits était relevé selon l'ordre dans lequel ils étaient ramenés au nid par la mère. Deux séries de séquences de type "Mâle – Femelle – Femelle - Mâle" ont ainsi été obtenues pour chacune des neuf mères.

Pour chaque séquence, un test binomial a été utilisé sur le sexe du premier petit récupéré, afin de vérifier si ce choix correspondait à un tirage aléatoire sur les neuf séquences totalisées. Si le premier petit était choisi au hasard par la mère, il y avait toutes les chances pour qu'il en soit de même pour les suivants. Il n'était donc pas nécessaire de poursuivre le raisonnement.

Ces tests ont donc permis de déterminer si les mères récupéraient les petits au hasard ou si elles tenaient compte de leur sexe pour les ramener au nid.

I.1.2. Résultats

Tableau 2: Ordre de récupération des petits par les mères pour les deux sessions présentant deux mâles et deux femelles issus de la même portée (F : femelle ; M : mâle) et résultats des tests binomiaux

Mères	1e test (2 sem)	2e test (3 sem)
F1	**F** M M F	**M** M F F
F2	**M** M F F	**F** M F M
F3	**F** M M F	**M** M F F
F4	**F** F M M	**M** M F F
F6	**M** F	**M** F
F9	**M** M F F	**F** F M M
F11	**F** F M M	**F** F M M
F12	**F** F M M	**F** M M F
F14	**M** M F F	**M** F F M
Total M en 1ère position	M =4	M = 5
Total F en 1ère position	F = 5	F = 4
Résultat des tests binomiaux (p=…)	0,5	0,5

NB: F6 n'ayant qu'une seule femelle, seul un couple de petits lui a été présenté.

Le choix du petit récupéré se fait totalement au hasard, donc indépendamment de son sexe aussi bien à deux qu'à trois semaines (tests binomiaux, p=0,5).

Etant donné la nature aléatoire de ces premiers résultats, il a été jugé nécessaire de vérifier si la mère était au moins susceptible de récupérer ses petits par rapport à des petits qui lui étaient étrangers.

I.2. Récupération de jeunes appartenant ou non à la mère

L'objectif de ce second test était donc de déterminer si la mère était capable de différencier ses propres jeunes de ceux d'une autre portée et ainsi ramener préférentiellement les siens au nid. Le principe était donc de proposer à la mère de ramener des jeunes au nid (mâles ou femelles) et d'observer quelle était l'affiliation des petits ramenés en premier.

I .2 .1. Méthodologie

L'expérience se déroulait à l'identique, mais dans ce cas, deux petits de la mère et deux petits de taille homogène à la première, mais issus d'une autre portée, étaient présentés. Les petits étaient tirés aléatoirement au sein des portées, il pouvait donc s'agir de mâles ou de femelles. Cette expérience a été répétée deux fois, sur les petits âgés de quatre puis cinq semaines, ce qui a permis de totaliser deux séquences de récupération, pour chacune des neuf femelles.

Lors du dépouillement des bandes vidéos, l'affiliation des petits était relevé selon l'ordre dans lequel ils étaient ramenés au nid par la mère. Deux séries de séquences de type "Etranger – Propre petit – Etranger – Propre petit" ont ainsi été obtenues pour chacune des neuf mères.
Pour chaque séquence, un test binomial a été utilisé sur l'affiliation du premier petit récupéré, afin de vérifier si ce choix correspondait à un tirage aléatoire sur les neuf séquences totalisées, selon le même principe que le premier test.

I.2.2. Résultats

Tableau 3: Ordre de récupération des petits par les mères pour les deux sessions présentant deux jeunes de sa portée et deux jeunes d'une portée étrangère (E : étranger; S : sien) et résultats des tests binomiaux

Mères	1e test (4 sem)	2e test (5 sem)
F1	**S** E E S	**S** E S E
F2	**E** E S S	**E** E S S
F3	**E** E S S	x
F4	**E** S E S	**E** S E S
F6	**S** E E S	**E** S S E
F9	**E** S S E	**E** E S S
F11	**E** E S S	x
F12	**E** E S S	**S** S E E
F14	**S** S E E	**S** S E E
Total S en 1ère position	S = 3	S = 3
Total E en 1ère position	E = 6	E = 4
Résultat des tests binomiaux (p=…)	0,25	0,5

NB: il manque la dernière séquence de récupération des femelles F3 et F11 car les femelles ne sont pas parvenues à ramener leurs petits jusqu'au nid. A l'âge de 5 semaines, les jeunes ne se laissent plus facilement transporter par leur mère qui abandonne la partie devant leur manque de coopération.

Quelques doutes pouvaient être émis quant au choix du premier petit à l'âge de quatre semaines, puisqu'il y avait plus de chance pour que le premier petit récupéré soit étranger à la mère. Mais le duplicat du test à cinq semaines vient confirmer que le choix de la mère se fait indépendamment de l'affiliation des petits puisque son choix correspond à un tirage aléatoire.

I . 3. Conclusion

Les mères n'accordent donc pas de priorité particulière à leurs femelles ou à leurs mâles. D'ailleurs elles récupèrent tout aussi bien des petits qui leur sont étrangers que les leurs, sans distinction. En période d'allaitement, les femelles ramènent donc leurs jeunes indépendamment de leur sexe ou de leur affiliation.

II . TEST PREALABLE SUR LA CAPACITE DE DIFFERENCIATION OLFACTIVE DES FEMELLES VIS-A-VIS DES JEUNES

Le but de ce test est de savoir si le marquage anal des jeunes est différenciable à l'âge de 12 semaines, en d'autres termes que les furets ont une odeur individuelle qui pourrait permettre de les différencier, sans pour autant parler de reconnaissance individuelle. Ainsi, un adulte, en l'occurrence la mère, aurait la possibilité de discriminer olfactivement ses jeunes lors des expériences qui ont eu lieu de la 9^{e} à la 15^{e} semaine, dans le cadre des expériences sur la rupture du noyau familial

II. 1. Méthodologie

Un test d'habituation / discrimination a été réalisé sur dix femelles adultes, dont huit étaient mères. Afin de limiter le stress des femelles que je retirais temporairement de leur progéniture, j'ai fait en sorte d'écourter autant que possible la durée du test (Figure 10, ci-dessous), soit un temps total de 1h05mn avec:

- Un temps d'exposition (x) à l'odeur = 5 min
- Un temps de latence entre les présentations (y) = 15 min
- Un nombre de présentation pour la phase d'habituation = 3

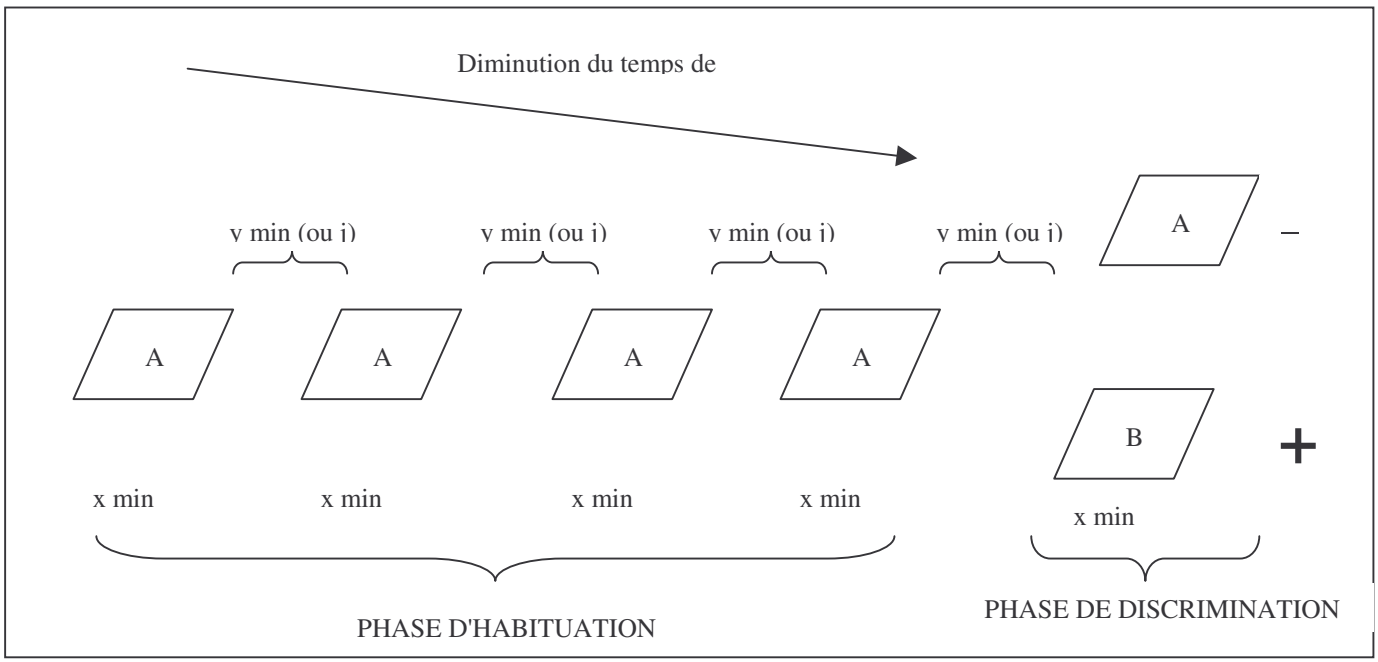


Figure 10 : Principe du test d'habituation - discrimination

Le sujet est placé dans l'enceinte de plexiglas de 1m x 0,5m (Figure 11).

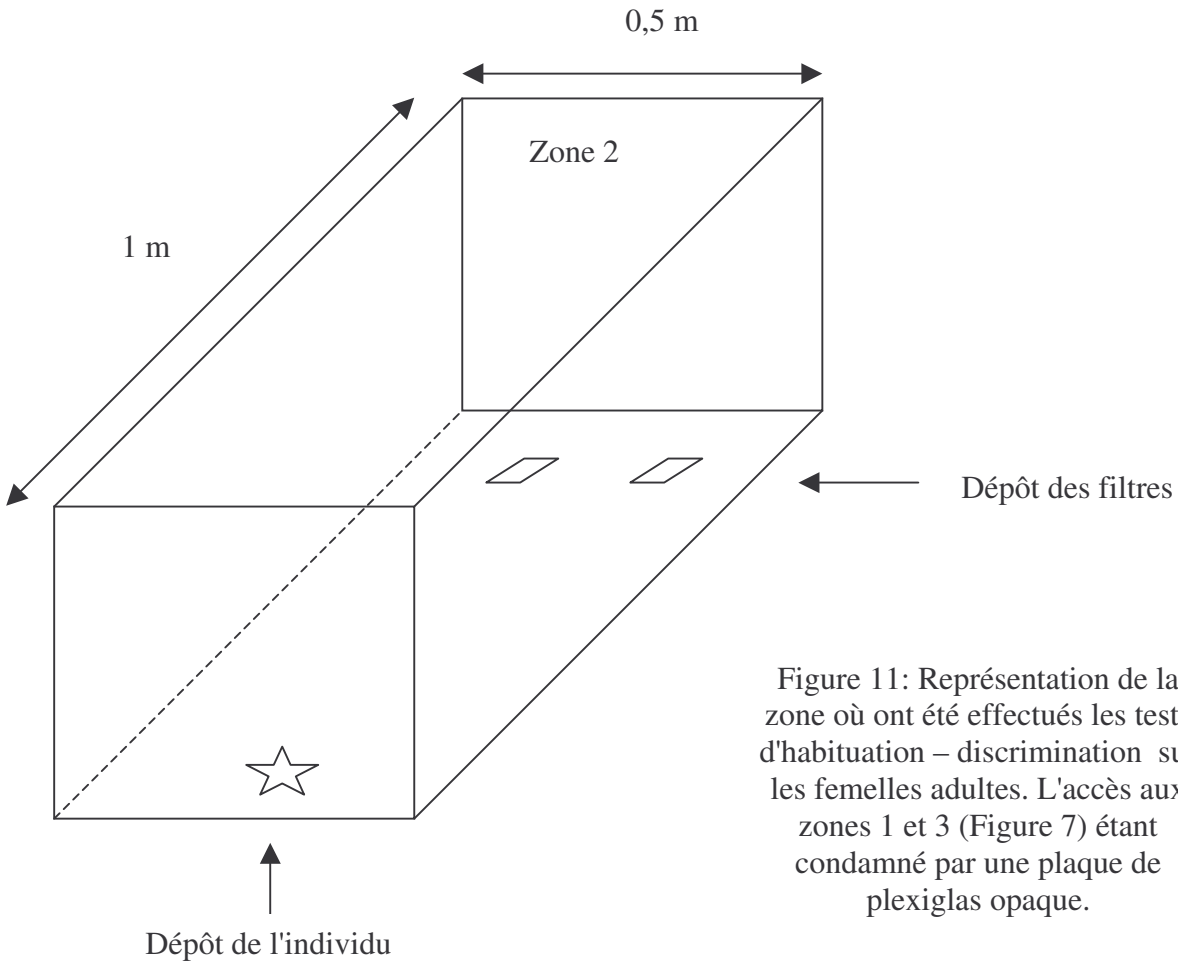


Figure 11: Représentation de la zone où ont été effectués les tests d'habituation – discrimination sur les femelles adultes. L'accès aux zones 1 et 3 (Figure 7) étant condamné par une plaque de plexiglas opaque.

Lors de la phase d'habituation, seul un filtre imprégné du marquage anal d'un jeune mâle de 12 semaines étranger à la femelle, était placé au centre du dispositif et présenté à la femelle. Le choix de ne présenter qu'une seule odeur a été fait en raison des difficultés de prélèvements des odeurs sur les petits par un manipulateur seul. La présentation de deux odeurs aurait en effet nécessité de doubler le nombre de prélèvement. Trois présentations se sont révélées suffisantes pour que les femelles se familiarisent à l'odeur A. Lors de la phase de discrimination, deux filtres, l'un imprégné de l'odeur connue A, l'autre du marquage anal d'un des frères de l'individu A, étaient présentés à la femelle. Il a été supposé que si les mâles présentent des odeurs individuelles à 12 semaines, il en serait de même chez les femelles dans la mesure où le développement de ces dernières est plus rapide que celui des mâles (Shump & Shump, 1978). Seul le marquage des mâles a donc été testé.

Les positions des filtres familier et non familier étaient inversées au passage de chaque nouvelle femelle (n=10), pour éliminer les risques d'une préférence spatiale, bien que le dispositif était à priori suffisamment étroit pour éviter ce type de biais. Le désintérêt des femelles pour le filtre vierge n'a pas été testé, dans la mesure où cela avait déjà été testé au printemps précédent (2ème partie).

Un test de rang de Wilcoxon pour échantillons appariés a été réalisé afin de juger de la capacité des femelles adultes à distinguer le marquage anal d'un mâle devenu familier par une procédure d'habituation de celui d'un mâle non familier, issus d'une même portée.

II. 2. Résultats

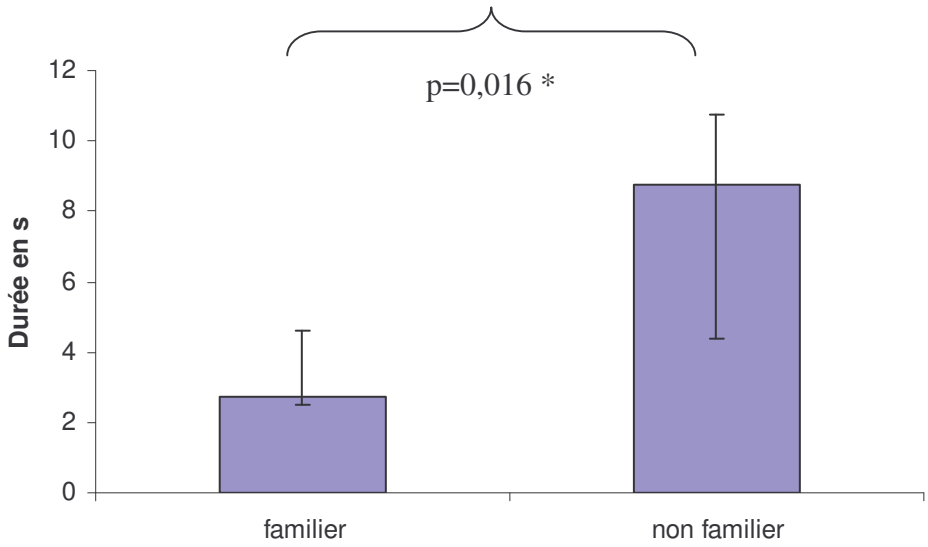


Figure 12: Durée de flairage (médiane et interquartiles inférieur et supérieur en seconde) du marquage anal de deux mâles issus d'une même portée, dont l'un est familier aux femelles, suite à une procédure d'habituation

Les femelles passent plus de temps à flairer le filtre imprégné de l'odeur non familière (Wilcoxon pour échantillons appariés (z=-2,402, p=0,016), Figure 12). On peut donc en déduire que les jeunes furets ont des sécrétions anales qui leur sont propres.

II. 3. Conclusion

Les jeunes mâles âgés de 12 semaines sont différenciables olfactivement par l'odeur de leur sécrétions anales, via un procédé de familiarisation. C'est sans doute également le cas des jeunes femelles. Comme le soulignaient Clapperton et al. (1988), cette différenciation rend probable un système de reconnaissance olfactive individuelle qui pourrait éventuellement permettre à la mère, dans notre cas, de se comporter différemment selon l'identité de ses jeunes. Cependant, la seule chose que l'on peut déduire de cette expérience est que si un jeune individu étranger est introduit dans une portée, la mère pourra le différencier olfactivement de ses propres jeunes auxquels elle est déjà olfactivement familiarisée.

III . RUPTURE DU NOYAU FAMILIAL : ROLE DE LA MERE ET PREFERENCE AFFILIATIVE

L'objectif est de déterminer si la mère se comporte différemment selon le sexe de ses jeunes, après sevrage, en adoptant un comportement plus tolérant envers ses filles que ses fils, quand les jeunes gagnent en indépendance et se déplacent librement dans les enclos, la philopatrie étant le plus souvent observée chez les femelles (Michener, 1980, Liberg & Von Schantz, 1985, Rogers, 1987, Pusey & Packer, 1987, Ims 1989, Van Staaden & al. 1994, Ratnayeke et al. 2002).

Le second objectif est de déterminer si des préférences affiliatives se manifestent entre les jeunes entre la 9^{e} et la 15^{e} semaine. Notre hypothèse est que les femelles et les mâles vont avoir tendance à former des groupes unisexes qui vont s'affirmer au fil de leur croissance, en raison de l'évolution des comportements (jeux, combats amicaux…) des mâles et des femelles qui se différencient avec l'âge et qui sont alors susceptibles d'entraîner une ségrégation des individus en fonction de leur sexe au sein des enclos.

Le principe des tests repose sur l'analyse de la proximité spatiale (Lehner 1996, Pajor et al. 2000) entre les membres des portées (mâle-mâle, femelle-femelle, mâle-femelle, mère-fils, mère-fille) en présence et en absence de la mère. Ce type d'expérience (suppression d'individu adulte (mère et/ou père) et comparaison avec un groupe en condition normale) a été peu pratiqué (Wolff, 1993) mais est pourtant riche d'enseignements sur le rôle des parents dans la dispersion des jeunes, mais aussi sur leurs influences sur les relations sociales entre jeunes (Holmes, 1994). Ainsi, Brody & Armitage (1985) ont pu constater que même en l'absence de la mère, les jeunes mâles de marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris*) se dispersent. De même, Nilsson (1989) a démontré que même en l'absence des parents les jeunes des mésanges nonette (*Parus palustris*) se dispersent. Au contraire, Holzenbein & Marchinton, (1992) ont pu constater que la suppression de la mère résulte en une philopatrie des mâles chez le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*). Enfin Wolff (1992) a pu constater que le fait d'enlever les adultes résulte en une philopatrie des descendants de sexe opposé chez la souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*). Il semble donc que la seule présence des parents puisse constituer un stimulus suffisant pour que les juvéniles se dispersent. Mais est-ce également le cas chez les espèces solitaires ?

III. 1. Méthodologie

Cette expérience s'est déroulée entre la 8ème et la 16ème semaine, la dispersion des jeunes se situant autour de la 12ème semaine en milieu naturel.

Composition des enclos

A sept semaines, huit portées accompagnées de leur mère sont transférées de leur enclos de naissance (Figure 13) dans les deux enclos de type III (Figure 14).

Figure 13: Enclos de 1 m²

Figure 14: Compartiment de 25 m² des enclos de type III

Les portées sont réparties dans les quatre compartiments des deux grands enclos A & B de façon à équilibrer la sexe ratio globale entre les deux (Tableau 4).

Tableau 4: Composition des portées réparties dans les enclos A (portées avec leur mère) et B (portées sans leur mère) ; x M = nombre de mâles / x F = nombre de femelles, dans chaque compartiment. Les totaux donnent le nombre total de mâles et de femelles vivant avec et sans leur mère.

Enclos		A (avec mère)	B (sans mère)
Compartiments	1	mère F1 + 4 M / 2 F	5 M / 2 F
	2	mère F3 + 4 M / 4 F	3 M / 4 F
	3	mère F9 + 2 M / 2 F	2 M / 2 F
	4	mère F4 + 3 M / 2 F	4 M / 1 F
Total		13 M / 10 F	14 M / 9 F

Les mères ont été retirées de l'enclos B, quatre jours avant le début de l'expérience, quand les jeunes étaient âgés de 8 semaines et demie. Ainsi, quatre portées étaient privées de leur mère (enclos B) tandis que les quatre autres étaient laissées en sa présence (enclos A), pendant la période expérimentale.

Les sessions d'observations se sont déroulées de la 9ème à la 15ème semaine de manière hebdomadaire. Les huit portées étaient filmées dans la journée. En milieu naturel, la dispersion a lieu au cours de la 12ème semaine, les sessions étaient ainsi également distribuées autour de cette période charnière, trois sessions avant et trois sessions après la période de dispersion.

Dispositif

Chaque enclos était équipé de deux caméras de vidéosurveillance fixées à un échafaudage permettant de filmer la totalité d'un compartiment dans chaque enclos simultanément. Les caméras étaient reliées à un système d'enregistrement, un magnétoscope et un téléviseur situés dans un local à 250 m des enclos. Des lignes blanches divisaient l'enclos en 16 zones de taille égale pour faciliter la localisation des jeunes au sein de l'enclos lors du dépouillement des bandes d'enregistrements vidéo.

Principe

Une session d'observation se déroulait de la façon suivante : Avant le début de chaque enregistrement, chaque animal était marqué à l'aide d'un crayon gras sur le dos de manière à différencier les mâles des femelles sur les bandes d'enregistrements vidéo. Toutes les boîtes nichoirs étaient ensuite retirées des enclos pour obliger les furets à se déplacer. (NB : Un test préliminaire avait été réalisé sans retirer les boîtes-nichoirs, mais comme les furets dorment plus de 16h par jour (Tremblay, 2000 et obs. pers.) et sont rarement actifs tous ensemble, il a été impossible de mener l'expérience sans leur retirer les boîtes-nichoirs). Tandis que les boîtes-nichoirs étaient retirées par l'expérimentateur, une seconde personne démarrait l'enregistrement. Le temps était pris en compte deux minutes après le départ de l'expérimentateur du second enclos et chaque portée était filmée pendant 35 min. A la fin de ces 35 min, les boîtes–nichoirs étaient restituées et les deux échafaudages étaient déplacés dans les seconds compartiments et ainsi de suite jusqu'aux quatrièmes compartiments.

Les bandes d'enregistrements vidéo étaient ensuite analysées. A raison d'une demi-heure d'enregistrement par portée et par semaine, ceci représente 28h d'enregistrement à analyser. Pour chaque session (semaine 9 à semaine 15 incluse, soit n=7) et chaque portée (n=8), une

"photographie" de la position de chaque individu était reportée sur une représentation schématique des enclos toutes les 30 secondes, en distinguant les mâles des femelles. Cette analyse représente 3360 "photographies" pour l'ensemble de l'expérience.

NB : Au cours de la 9ème semaine, les mâles n'ont pas pu être distingués des femelles pour deux portées de l'enclos A, en raison d'une mauvaise visibilité des marquages de couleur permettant normalement de différencier les deux sexes sur les enregistrements.

III. 2. Analyses statistiques

Par portée et par session, 60 "photographies" espacées de 30s étaient donc obtenues. Cependant, il a été jugé suffisant de n'utiliser que les "photographies" des 15e, 18e, 21e, 24e, 27e et 30e minutes pour juger des effets escomptés. Ces six "photographies" ont été choisies pour les raisons suivantes:

(1) L'effet perturbateur de l'expérimentateur qui est venu retirer les boîtes nichoirs est estimé avoir disparu au bout de 15 minutes.

(2) Trois minutes étaient largement suffisantes aux furets pour traverser l'enclos et couvrir la distance séparant les deux points les plus éloignés.

(3) Les furets ne passaient généralement pas plus de 3 min sur une même activité, sauf quand ils mangeaient.

Pour ces six "photographies", les distances entre mâles (MM), entre femelles (FF), entre mâles et femelles (MF), entre la mère et ses fils (mère-fils) et entre la mère et ses filles (mère filles) ont été mesurées à la règle sur les feuilles de relevés des distances interindividuelles représentant schématiquement les enclos (Figure 15).

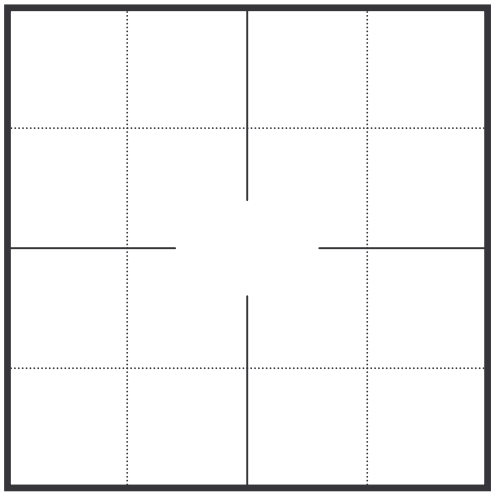


Figure 15 : Représentation schématique d'un enclos pour une "photographie"

Sur ces représentations schématiques, une distance interindividuelle de 1cm représente en réalité une distance de 86 cm entre les individus dans les grands enclos.

Par "photographie", on obtient donc par portée, le nombre de mesures de distances interinviduelles suivant (Tableau 5):

Tableau 5: Composition des portées et nombres de distances interindividuelles (MM, FF, MF, mère-fils, mère-fille) obtenus par "photographie" pour chaque portée, soit par session (= 6 "photographies") le nombre de mesures de distances interindividuelles indiqué entre parenthèses.

Enclos	Portées	Composition de la portée	Distance MM	Distance FF	Distance MF	Mère-fils	mère-fille
A (présence de la mère)	P1	4 M / 2 F	6 (36)	1 (6)	8 (48)	4 (24)	2 (12)
	P3	4 M / 4 F	6 (36)	6 (36)	16 (72)	4 (24)	4 (24)
	P9	2 M / 2 F	1 (6)	1 (6)	4 (24)	2 (12)	2 (12)
	P4	3 M / 2 F	3 (18)	1 (6)	6 (36)	3 (18)	2 (12)
B (absence de la mere)	P14	5 M / 2 F	10 (60)	1 (6)	10 (60)		
	P11	3 M / 4 F	3 (18)	6 (36)	12 (72)		
	P12	2 M / 2 F	1 (6)	1 (6)	4 (24)		
	P6	4 M / 1 F	6 (36)	0	4 (24)		

Les médianes de ces mesures de distances interindividuelles ont été calculées pour chaque session et leur analyse a permis de déterminer:

- ❶ s'il existait des affinités préférentielles entre les membres des portées qui se seraient révélées par des différences de distances interindividuelles entre mâles (MM), entre femelles (FF) et entre mâles et femelles (MF) en présence ou en absence de la mère, semaine après semaine. Pour cela, des tests de Friedman pour échantillons appariés (les distances entre mâles MM, entre femelles FF et entre mâles et femelles n'étant pas indépendantes les unes des autres) ont été réalisés (selon Siegel & Castellan, 1988) pour chaque session (semaine 9 à semaine 15) sur les portées en présence de la mère et sur les portées en absence de la mère, soit quatorze tests au total (enclos A x 7 sessions et enclos B x 7 sessions).

- ❷ si les mâles étaient plus proches de leur mère que les femelles au fil des semaines. Des tests de Wilcoxon pour échantillons appariés ont ainsi été réalisés sur les médianes des mesures de distances interindividuelles entre la mère et ses fils et entre la mère et ses filles pour chaque portée de l'enclos A pour comparer les distances

séparant la mère de ses fils aux distances séparant la mère de ses filles, de la semaine 10 à la semaine 15, soit 6 tests au total.

- ❸ si les affinités préférentielles entre les mâles (MM), entre les femelles (FF) et entre les mâles et les femelles (MF) évoluaient de la semaine 9 à la semaine 15, en présence et en absence de la mère. Pour cela, des tests de Friedman pour échantillons appariés ont été réalisés sur les trois types de distances interindividuelles (MM, FF et MF) dans les enclos en présence et dans les enclos en absence de la mère, soit six tests au total (enclos A x 3 types de distances interindividuelles et enclos B x 3 types de distances interindividuelles).

- ❹ si la présence/absence de la mère et/ou l'évolution temporelle du comportement des petits avaient un effet sur les distances interindividuelles entre mâles (MM), entre femelles (FF) et entre mâles et femelles (MF). Des analyses de variance ANOVA pour mesures répétées ont été réalisées pour les trois types de distances interindividuelles (MM, FF et MF), soit trois tests au total.

Enfin, une dernière analyse a permis de déterminer ❺ si la mère avait un effet attractif ou répulsif sur ses jeunes. Pour cela, la méthode décrite ci-après a été appliquée.

Des droites partant de la mère, passant par chacun des jeunes et s'arrêtant à la limite de l'enclos ont été tracées (Figure 16). Le carré théorique formé par les points localisés au milieu des droites entre la mère et les limites de l'enclos couvre 25% de la surface totale. Ainsi, si les jeunes sont distribués aléatoirement dans l'enclos, 25% d'entre eux doivent être dans le carré centré sur la mère et 75% à l'extérieur de celui-ci, selon le schéma représenté ci-dessous (Tableau 6).

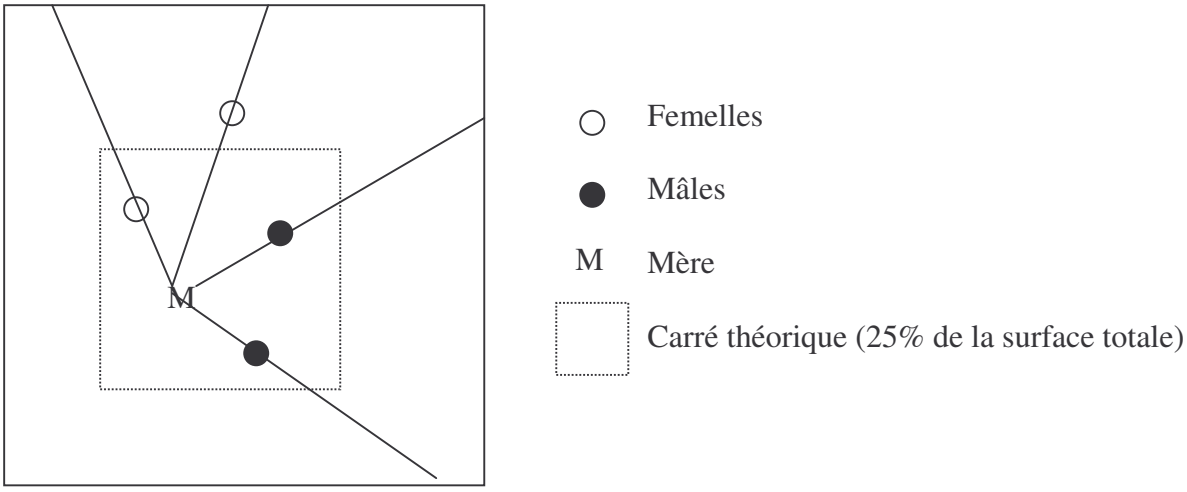


Figure 16 : Exemple de"photographie" de la position des individus de la portée de la femelle F3 de l'enclos I3 à la 15^{e} minute.

Tableau 6: Exemple de distribution des petits observés au sein de l'enclos par rapport à une distribution aléatoire.

	Distribution observée	Distribution aléatoire ou théorique
Nombre de jeunes dans la ½ proche de la mère	3 (75%)	1 (25%)
Nombre de jeunes dans la moitié éloignée de la mère	1 (25%)	3 (75%)

Le nombre de petits dans la moitié proche de la mère a ainsi été comptabilisé aux 15e, 18e, 21e, 24e, 27e et 30e minutes pour chacune des quatre portées de l'enclos A, de la semaine 10 à la semaine 15. La médiane de ces six valeurs a été calculée et a été ramenée à un pourcentage de petits dans la moitié proche de la mère pour chacune des portées de la semaine 10 à la semaine 15. Un test de Friedman pour mesurées répétées (Siegel & Castellan, 1988) a ensuite été réalisé pour déterminer s'il y avait une évolution de la répartition autour de la mère au fil des semaines.

Le graphique issu de ces données a ensuite permis de juger si les jeunes étaient le plus souvent proches ou éloignés de leur mère.

III. 3. Résultats

❶ Au sein des enclos A (présence de la mère) et B (absence de la mère), les distances interindividuelles entre mâles, entre femelles et entre mâles et femelles ne diffèrent pas significativement entre elles quelle que soit la semaine considérée (tests de Friedman, $p>0,05$) (Tableau 7, Figures 17 et 18).

Tableau 7: Résultats des tests de Friedman pour la comparaison des distances interindividuelles (MM, FF et MF) semaine après semaine.

	Présence de la mère (enclos A)			Absence de la mère (enclos B)		
	FS	ddl	p	FS	ddl	p
Sem 9	4	2	0,17	0,67	2	1
Sem 10	0,67	2	1	0,25	2	1
Sem 11	1,5	2	0,65	3,5	2	0,36
Sem 12	1,5	2	0,65	4,5	2	0,36
Sem 13	2	2	0,43	2,67	2	0,53
Sem 14	1,5	2	0,65	0,67	2	1
Sem 15	1,5	2	0,65	0,67	2	1

Aucune affinité préférentielle ne se manifeste. Les mâles sont aussi distants les uns des autres que les femelles et que les mâles et les femelles entre eux quelle que soit la semaine considérée et que la mère soit présente (Figure 17) ou non (Figure 18).

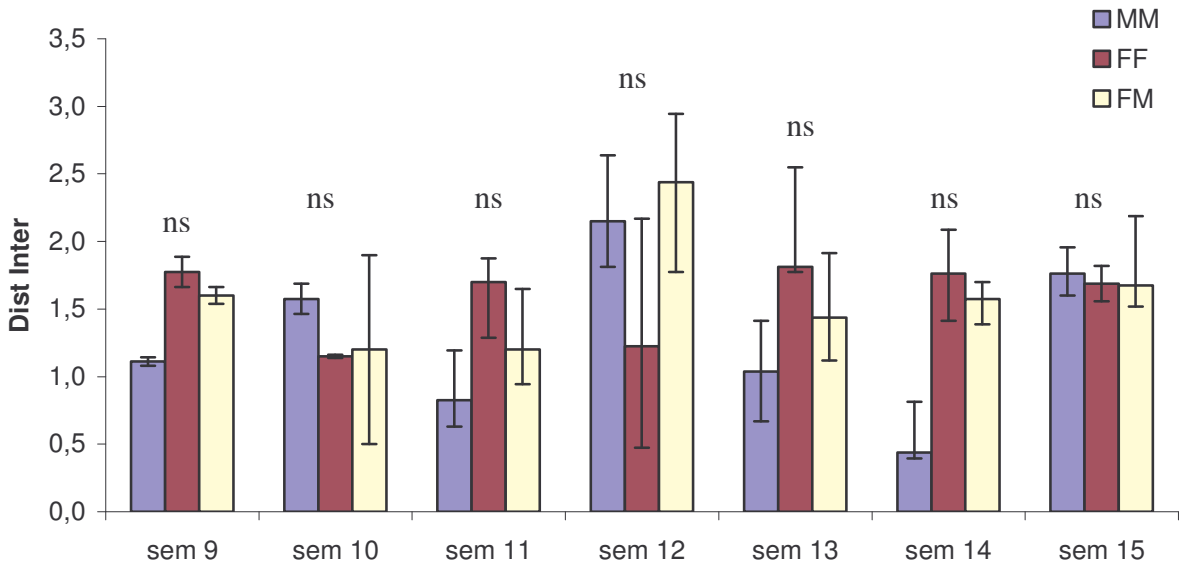


Figure 17: Comparaison des distances entre mâles, entre femelles et entre mâles et femelles semaine après semaine en présence de la mère (Enclos A)

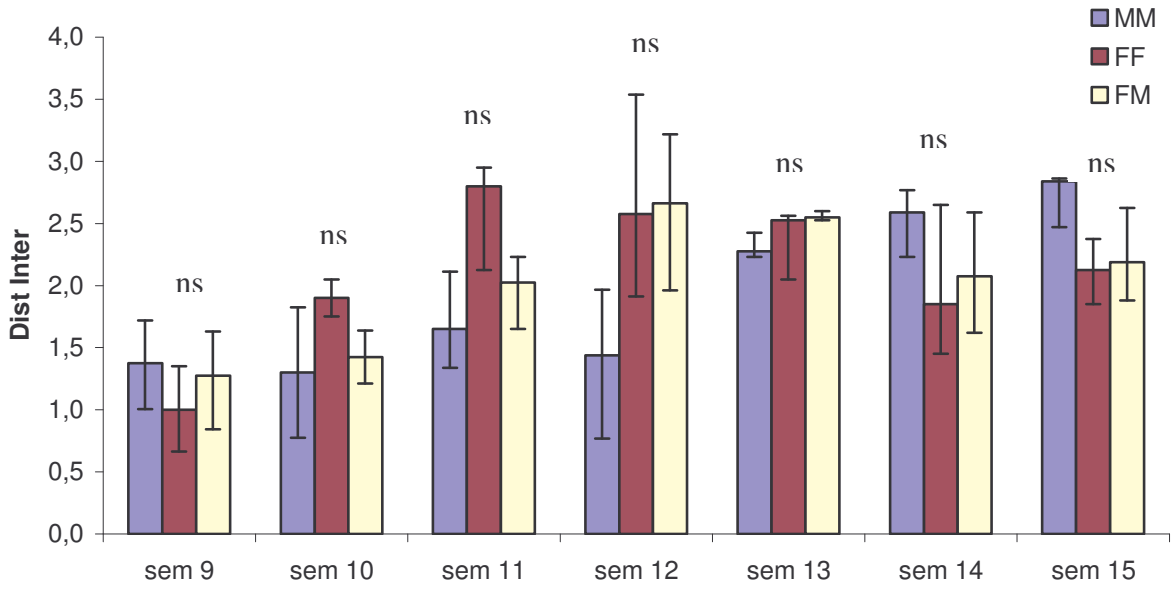


Figure 18: Comparaison des distances entre mâles, entre femelles et entre mâles et femelles semaine après semaine en absence de la mère (Enclos B)

❷ Les distances entre les mères et leurs fils ne sont pas significativement différentes des distances entre les mères et leurs filles (test de Wilcoxon pour échantillons appariés, $p > 0,05$, Figure 19 et Tableau 8) quelle que soit la semaine. Cependant, les mâles ont toujours tendance à être plus proche de leur mère que les femelles.

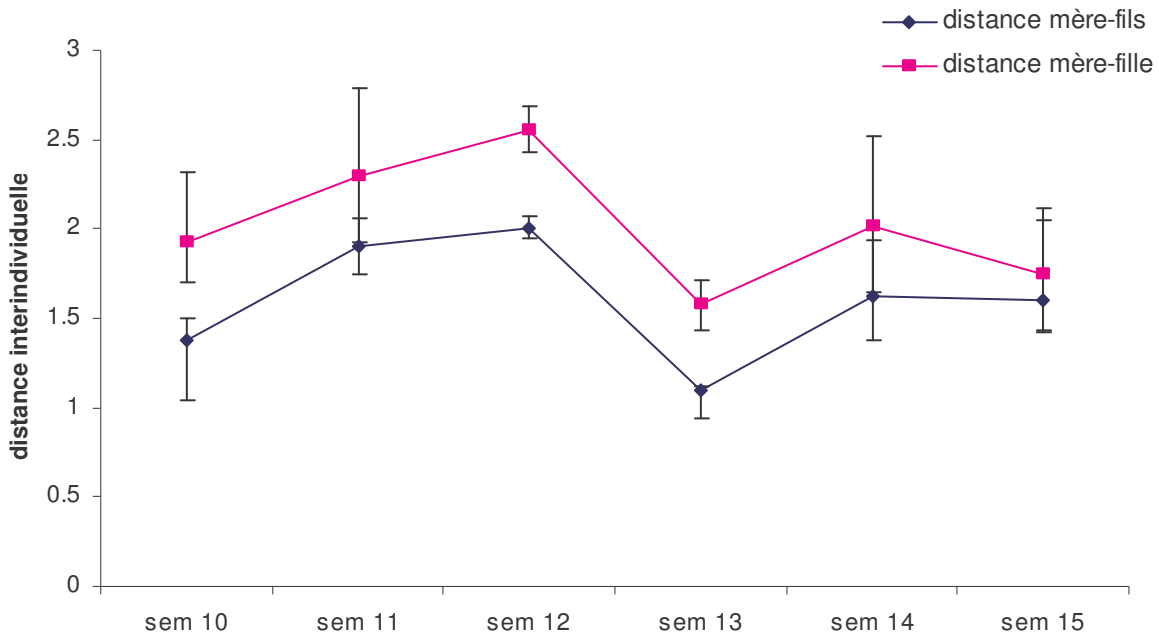


Figure 19: Comparaison et évolution des distances (médianes et interquartiles) mères - fils aux distances mères – filles de la semaine 10 à la semaine 15.

Tableau 8: Résultats des tests de Wilcoxon pour échantillons appariés

semaines	U	p
10	1	0,14
11	2	0,27
12	0	0,07
13	0	0,11
14	0	0,07
15	0	1

❸ De même que la mère soit présente ou absente, les distances entre mâles, les distances entre femelles et les distances entre mâles et femelles n'évoluent pas au fil des semaines (tests de Friedman, p>0,05) (Tableau 9 et Figures 20, 21 et 22).

Tableau 9: Résultats des tests de Friedman sur l'évolution des distances interindividuelles entre mâles (MM), entre femelles (FF) et entre mâles et femelles (MF) au cours des semaines

	Présence de la mère			Absence de la mère		
	FS	ddl	p	FS	ddl	p
MM	5,4	6	0,25	5,25	6	0,26
FF	1,6	6	0,81	1,87	6	0,76
MF	3,8	6	0,43	5,8	6	0,21

Aucune modification des affinités, jugées par les distances interindividuelles (MM, FF et MF), n'apparaît au cours du temps que ce soit entre les mâles (Figue 14), entre les femelles (Figure 15) ou entre les mâles et les femelles (Figure 16) que la mère soit présente ou non.

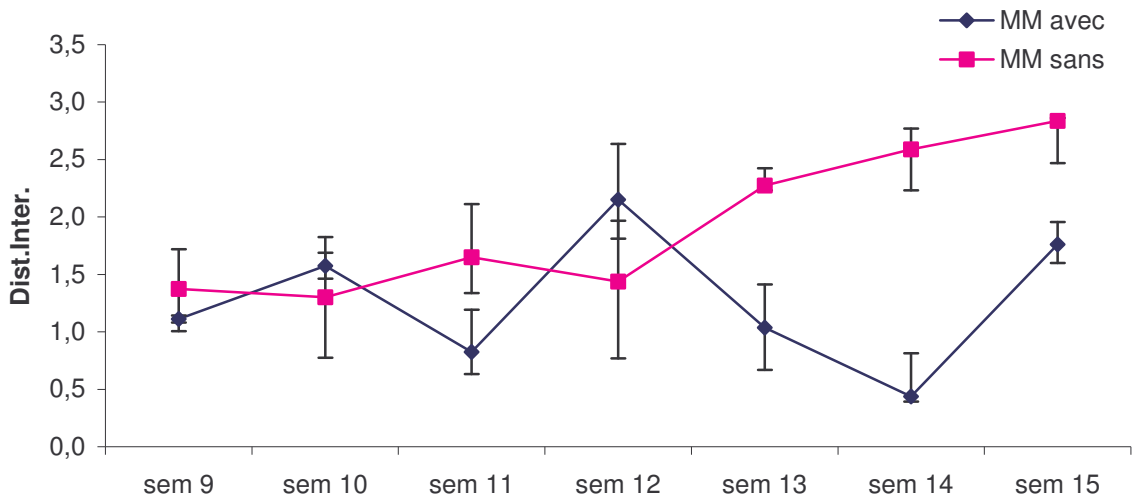


Figure 20: Evolution des distances (médianes et interquartiles) entre mâles en présence et en absence de la mère de la semaine 9 à la semaine 15

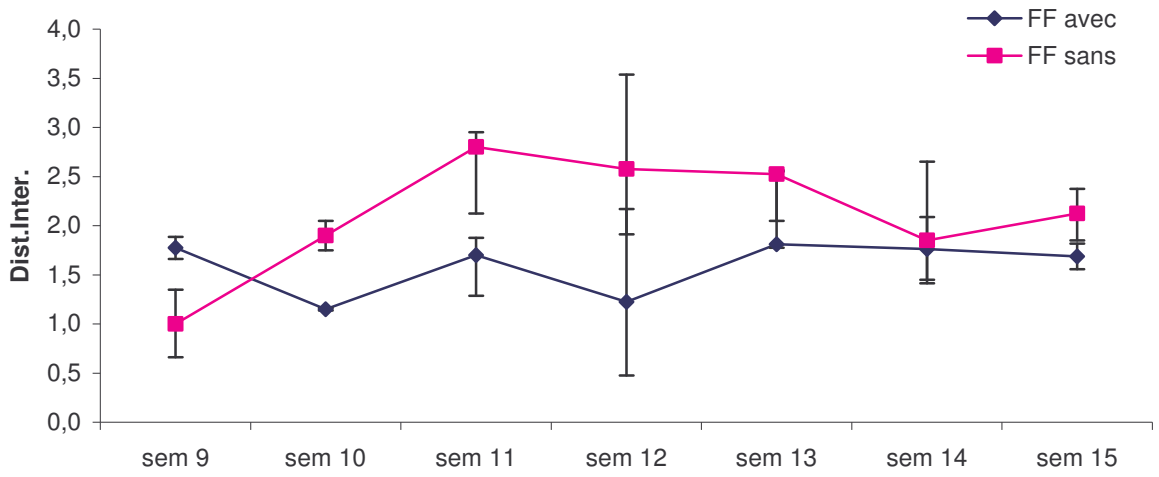


Figure 21: Evolution des distances (médianes et interquartiles) entre femelles en présence et en absence de la mère de la semaine 9 à la semaine 15

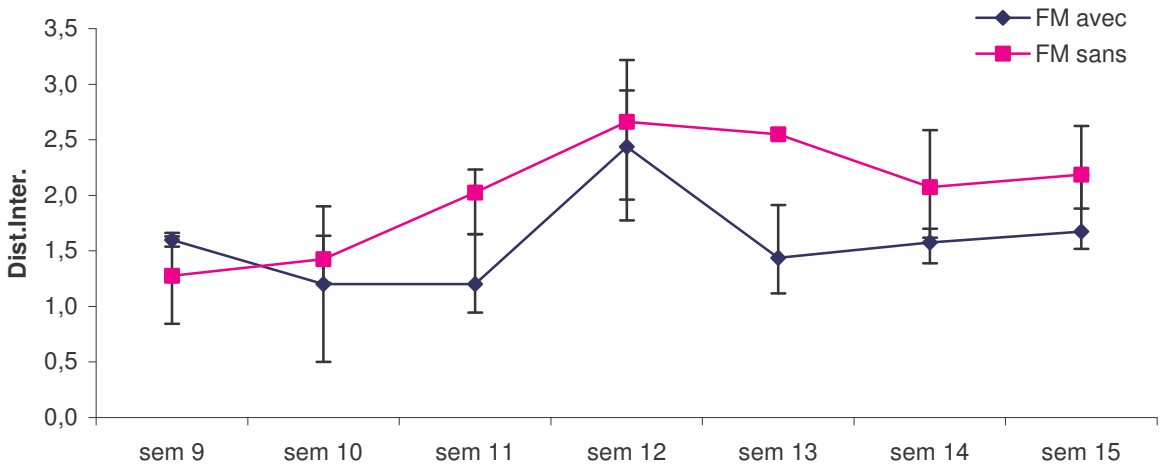


Figure 22: Evolution des distances (médianes et interquartiles) entre mâles et femelles en présence et en absence de la mère de la semaine 9 à la semaine 15

❹ L'analyse de variance pour les distances entre femelles (FF) et entre mâles et femelles (MF) ne révèle aucun effet particulier. Par contre, pour les distances entre mâles (MM), l'analyse de variance révèle un effet intéressant: une interaction de la mère et du temps (Tableau 10 & Figure 23).

Tableau 10: Résultats de l'ANOVA sur mesures répétées pour juger des effets de la mère, du temps et de l'interaction (mère x temps).

	Effet mère			Effet semaine			Effet mère x semaine		
	F	ddl	p	F	ddl	p	F	ddl	p
MM	7,77	1	0,07	0,98	6	0,47	**3,12**	**6**	**0,03**
FF	0,14	1	0,75	0,98	6	0,48	0,5	6	0,78
MF	0,06	1	0,83	1,05	6	0,44	1,32	6	0,32

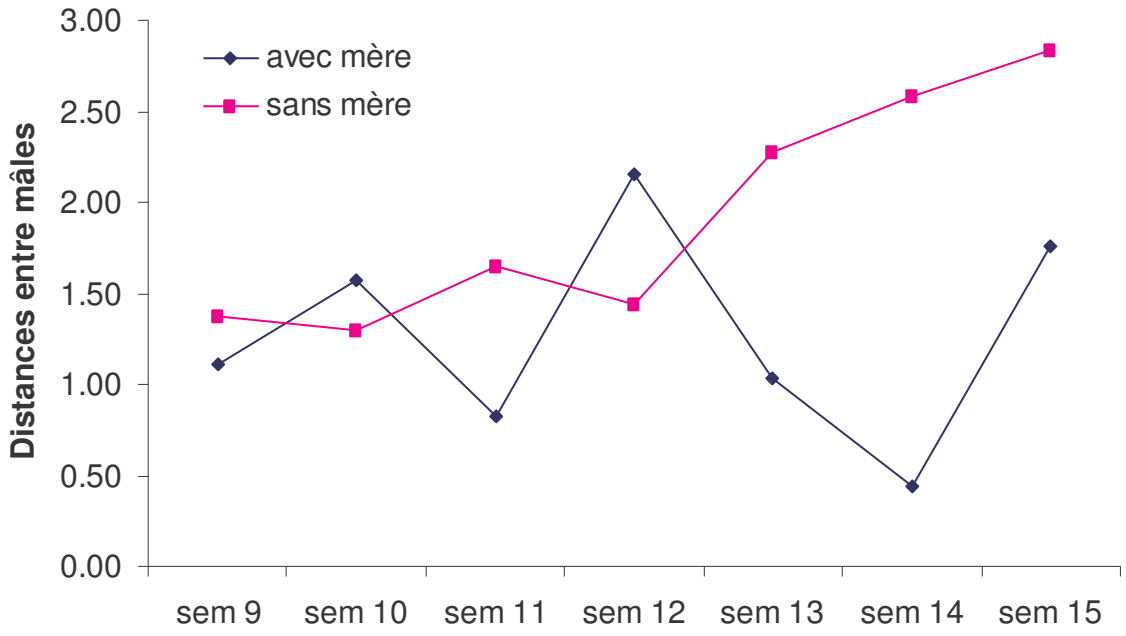


Figure 23: Evolution des distances médianes entre mâles (MM) des portées en présence et en absence de la mère.

Alors qu'en absence de la mère, les distances entre mâles augmentent dès la 13^{e} semaine, sa présence retarde l'augmentation des distances entre les mâles qui ne se manifeste qu'à partir de la 15^{e} semaine.

❺ Le pourcentage de petits dans la moitié proche de la mère n'évolue pas de manière importante au fil des semaines (Friedman, FS= 7,5, ddl = 5, p = 0,186).

Par contre, on peut constater que dans 21 cas sur 24 (87,5% des cas), plus de 25% des jeunes se concentrent autour de la mère, alors qu'une répartition aléatoire voudrait que moins de 25%

d'entre eux se situent dans cette zone (Figure 24). De plus, parmi ces trois points où moins de 25% des jeunes sont dans la zone la plus proche de la mère, deux se situent au cours de la semaine 11 et 12, qui correspondent au 8 et 15 août 2002, c'est-à-dire en période de canicule. On peut donc interpréter ces deux points par le fait qu'en ces périodes de grosses chaleurs les jeunes étaient moins enclins à rechercher la chaleur corporelle et donc le contact de leurs congénères. Les mères ne semblent donc pas rejeter leurs petits, que ce soit les mâles ou les femelles, puisque la majorité d'entre eux se concentrent autour d'elles.

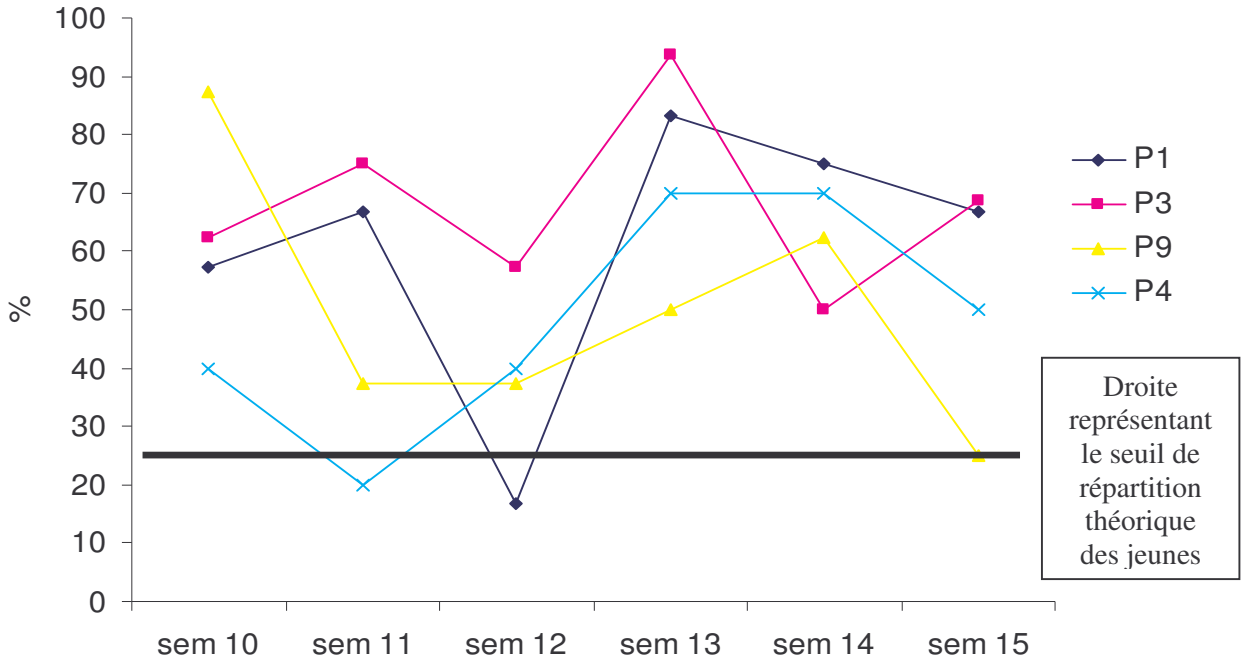


Figure 24: Evolution du nombre de petits (%) dans la moitié proche de la mère au fil des semaines pour chacune des portées

III . 4. Conclusion

❶ Aucune affinité préferentielle n'existe entre les jeunes. Les mâles sont aussi distants les uns des autres que les femelles ou que les mâles et les femelles et ❸ ces affinités intra- (MM & FF) et inter-sexuelles n'évoluent pas au fil des semaines que la mère soit présente ou non.

❹ Par contre, la présence de la mère a une influence sur les distances entre mâles qui se manifeste à partir de la 13^{e} semaine. Sa présence retarde de deux semaines l'augmentation des distances entre les mâles. En son absence, les distances entre mâles augmentent dès la

semaine 13 alors qu'en sa présence cette augmentation ne se manifeste qu'à partir de la semaine 15. ❺ L'effet attracteur que la mère exerce que ses petits pourrait en être responsable dans la mesure où les jeunes se concentrent autour de la mère. ❷ De plus, son effet attracteur paraît plus important sur les mâles que sur les femelles, au moins jusqu'à la semaine 14, puisque jusqu'à cette période, les mâles ont toujours tendance à être plus proches de leur mère que les femelles.

Quand la mère est présente, les petits se concentrent autour d'elle ❺. Or, comme l'a montré l'analyse ❹ les distances interindividuelles ne sont pas significativement différentes ni entre les femelles, ni entre les mâles et les femelles, ni entre les mâles (jusqu'à la semaine 13 pour ces derniers) en présence et en absence de la mère. On peut donc en déduire qu'en absence de la mère, les jeunes doivent également avoir tendance à se regrouper entre eux et rechercher le contact de leurs congénères.

B. TOLERANCE ENTRE JEUNES APRES ISOLEMENT

En milieu naturel, les possibilités de croisement entre les portées avant dispersion sont supposées minimes voire nulles. En conséquence, il paraît peu probable qu'en milieu naturel, des individus familiers ne soient pas également apparentés. De plus, le but n'étant pas d'étudier les mécanismes de reconnaissance de parenté chez le furet mais l'implication des relations entre les membres d'une portée avant dispersion dans les potentielles relations interindividuelles ultérieures, il n'a pas été jugé nécessaire de réaliser des adoptions croisées (cross-fostering). Dans le cadre de ces expériences, il a donc été choisi de n'étudier que les relations entre individus familiers et apparentés versus des individus non familiers non apparentés.

Enfin, l'organisation sociale des petits mustélidés étant basée sur une territorialité intrasexuelle, seules les relations entre individus de même sexe ont été étudiées, dans la mesure où ces relations apparaissent comme les plus conflictuelles et en conséquence dirigeant en partie la structure sociale adoptée.

I. TEST PREALABLE SUR LA CAPACITE DE DIFFERENCIATION OLFACTIVE DES JEUNES

Des tests de capacité de discrimination olfactive ont été menés afin de vérifier la capacité de petits âgés de 15 semaines à discriminer olfactivement un individu familier apparenté d'un individu non familier non apparenté, au préalable des expériences sur l'isolement.

I.1. Méthodologie

Des tests ont été menés afin de déterminer si les jeunes furets étaient capables de distinguer le marquage anal de deux de leurs congénères de même âge, dont l'un leur était familier (une frère ou un sœur), l'autre étranger. Ces expériences ont été réalisées sur 26 jeunes âgés de 15 semaines (14 mâles et 12 femelles). Afin de limiter autant que possible le stress des jeunes animaux, que nous n'avions encore soumis à aucune expérience, j'ai modifié le test habituel

d'habituation / discrimination de la façon suivante. J'ai directement présenté à un individu deux odeurs : l'une provenait de l'un de ses frères ou sœurs, l'autre d'un jeune de même âge et de même sexe mais issu d'une portée étrangère au sujet. J'ai considéré que le sujet était déjà familiarisé à l'odeur de son frère (ou sœur) dans la mesure où il vivait avec lui depuis sa naissance, au moment de l'expérience. Si le sujet passait plus de temps à flairer le marquage anal de l'individu inconnu, j'ai considéré qu'il devait être capable de distinguer olfactivement deux individus, dont l'un lui était familier, par leur marquage anal.

L'expérience ne durait donc que 5 min par individu et se déroulait dans la zone 2, comme décrit pour les femelles précédemment (Figure 25, ci-dessous). La position des filtres familier et non familier était inversée à chaque nouveau sujet pour éliminer les risques de préférence spatiale.

Puisque les deux filtres imprégnés d'odeur étaient présentés simultanément, il n'a pas été jugé nécessaire de tester le comportement des jeunes face à un filtre vierge.

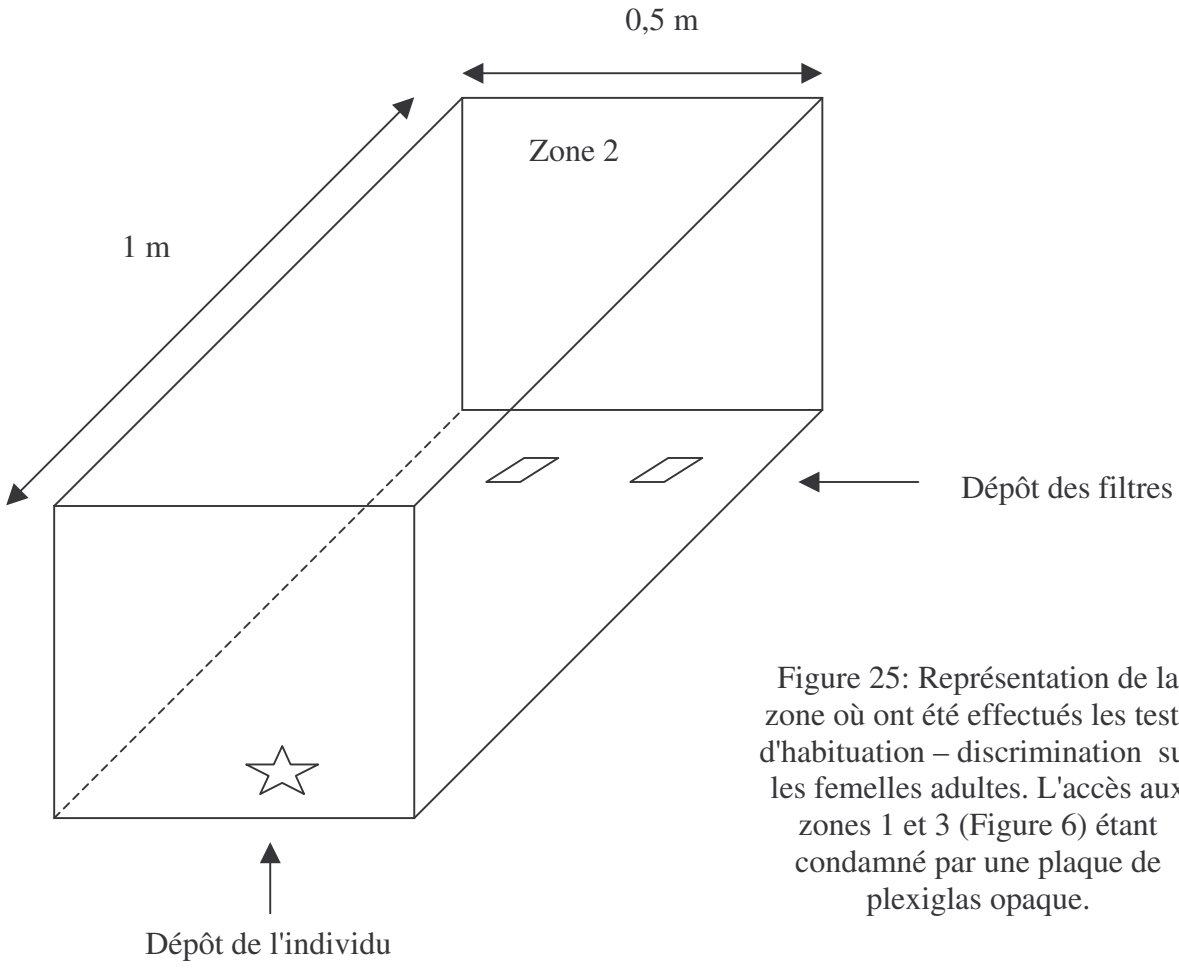


Figure 25: Représentation de la zone où ont été effectués les tests d'habituation – discrimination sur les femelles adultes. L'accès aux zones 1 et 3 (Figure 6) étant condamné par une plaque de plexiglas opaque.

Un test de rang de Wilcoxon pour échantillons appariés pour chacun des sexes (mâles confrontés à des odeurs de mâles, femelles à des odeurs de femelles) a été réalisé.

I.2. Résultats / Conclusion

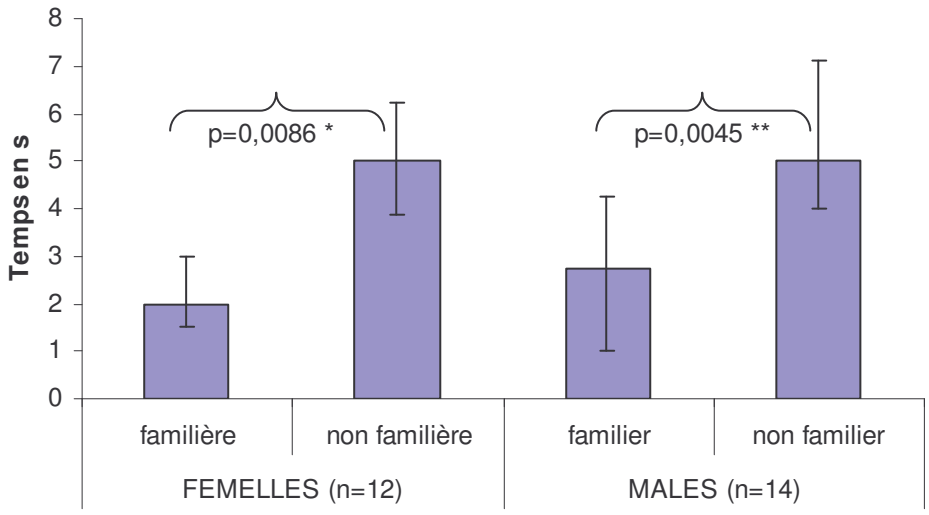


Figure 26: Temps de flairage (médiane et interquartile inférieur et supérieur en seconde) du marquage anal de congénères de même âge et de même sexe familier et non familier pour des furets âgés de 15 semaines

A l'âge de 15 semaines, les mâles et les femelles passent plus de temps à flairer le filtre imprégné du marquage anal d'un congénère non familier que celui d'un congénère familier (avec lequel ils partagent habituellement leur enclos) (tests de Wilcoxon pour échantillons appariés: mâles : z=-2,841, p=0,0045 et femelles : z=-2,627, p=0,0086, Figure 26). On peut donc en déduire que les jeunes furets doivent être capables de distinguer olfactivement un individu familier (leur frère ou leur sœur) d'un individu non familier de même sexe et de même âge via leur marquage anal.

II. INFLUENCE DE L'ISOLEMENT SUR LA TOLERANCE INTERINDIVIDUELLE EN FONCTION DE LA FAMILIARITE DES INDIVIDUS

En milieu naturel, les mœurs solitaires du furet laissent supposer une difficulté de l'espèce à faire perdurer des contacts sociaux avec ses congénères. Ainsi, l'hypothèse est qu'un isolement prolongé "désocialise" le furet, dans le sens où l'isolement va affecter le comportement des individus vis-à-vis de leurs congénères qui se manifestera par une apparition de comportements agressifs et particulièrement chez les femelles. En effet, des observations à caractère anecdotique ou non laissent supposer que chez plusieurs espèces de mustélidés, les mâles sont plus tolérants que les femelles. Par exemple, Norbury et al. (1998) reportaient l'existence de terriers partagés par deux furets adultes mâles, l'un d'entre eux ayant même été retrouvé de nouveau en compagnie d'un mâle plusieurs mois après. Ce type d'association n'a été observé qu'entre mâles. Suite à leurs études sur les fluctuations du domaine vital chez la martre américaine (*Martes americana*), Phillips et al. (1998) avançaient que les femelles étaient plus sensibles à de forte densité de population pour expliquer leur changement de domaine vital. Mais, cela ne pourrait-il pas sous-entendre que les femelles seraient simplement plus intolérantes envers leurs congénères que les mâles? Chez la martre des pins (*Martes martes*), Balharry (1993) a observé deux mâles subadultes occupant partiellement le territoire d'un mâle adulte. Enfin, sur les deux incidents "agressifs" observés par ce dernier auteur, l'un a concerné deux femelles adultes, dont l'une s'approchait du terrier de l'autre. L'ensemble de ces observations amène à émettre l'hypothèse que si des interactions agonistiques sont observées après isolement, elles seront d'autant plus manifestes chez les femelles.

Le second objectif est de déterminer si la période d'association précédent l'isolement des membres de la portée influence les relations sociales ultérieures des jeunes furets aux retrouvailles. En d'autres termes, est ce que les furets se montrent plus amicaux vis-à-vis des individus avec lesquels ils ont été élevés que des individus qui leur sont étrangers. En milieu naturel, l'étendue des domaines vitaux exclusifs des femelles (76 ± 48 ha) (Norbury et al. 1998) rend peu probable que les jeunes issus d'une portée soient adoptés et élevés par une femelle autre que leur propre mère. Afin de se rapprocher de ces conditions naturelles, aucune adoption croisée n'a été effectuée. Le seul mécanisme abordé dans notre recherche est donc la reconnaissance d'individus par familiarisation directe (ou reconnaissance par association)

puisque dans le cadre de notre expérience la familiarité entre les individus est issue de l'élevage en commun des frères et sœurs par leur mère depuis leur naissance jusqu'au sevrage et même au-delà. En effet, les individus de même sexe, les frères d'un côté et les sœurs de l'autre, n'ont pas été séparés de leurs congénères jusqu'au déroulement des expériences à l'âge de 20 semaines.

II.1. Méthodes

II.1.1. Animaux

Les jeunes des neuf portées (Tableau 11), nés entre le 22 et le 24 mai 2003, ont participé aux expériences de l'influence de l'isolement sur la tolérance interindividuelle en fonction de la familiarité.

Tableau 11: Nombre de jeunes mâles et de jeunes femelles constituant les neuf portées utilisées pour les rencontres

Mères	Nombre de mâles	Nombre de femelles	Nombre de petits
F1	4	2	6
F2	2	2	4
F4	3	2	5
F6	4	1	5
F3	4	4	8
F9	2	2	4
F11	3	4	7
F14	5	2	7
F12	2	2	4
Somme	29	21	50

Les jeunes de chacune des portées ont vécu avec leurs frères et sœurs depuis leur naissance. Dans notre cas, la **familiarité entre individus est donc issue de l'association ininterrompue des jeunes d'une même portée depuis leur naissance jusqu'aux expériences**. Les individus sont donc soit familiers et apparentés, soit non familiers et non apparentés.

A l'âge de 20 semaines, seuls les petits de F1 (4 mâles / 2 femelles), de F14 (4 mâles / 2 femelles), de F3 (1 mâle / 4 femelles) et de F11 (4 femelles) ont été maintenus isolés de tout

congénère dans les enclos de type I (1m x 1m) pendant 20 jours consécutifs. Les individus restant ont été maintenus avec leurs congénères de même sexe dans les enclos de type II (4m x 2m).

II.1.2. Principe des tests, description des étapes et de leurs objectifs (Figure 27)

L'étude est basée sur l'analyse comparative de rencontres entre individus de même sexe qui sont soit familiers apparentés (ensemble depuis leur naissance), soit non familiers non apparentés (qui ne sont jamais entrés en contact les uns avec les autres). Ces rencontres se déclinent en trois étapes.

Etape 1 : Rencontres entre individus âgés de 18 semaines non isolés

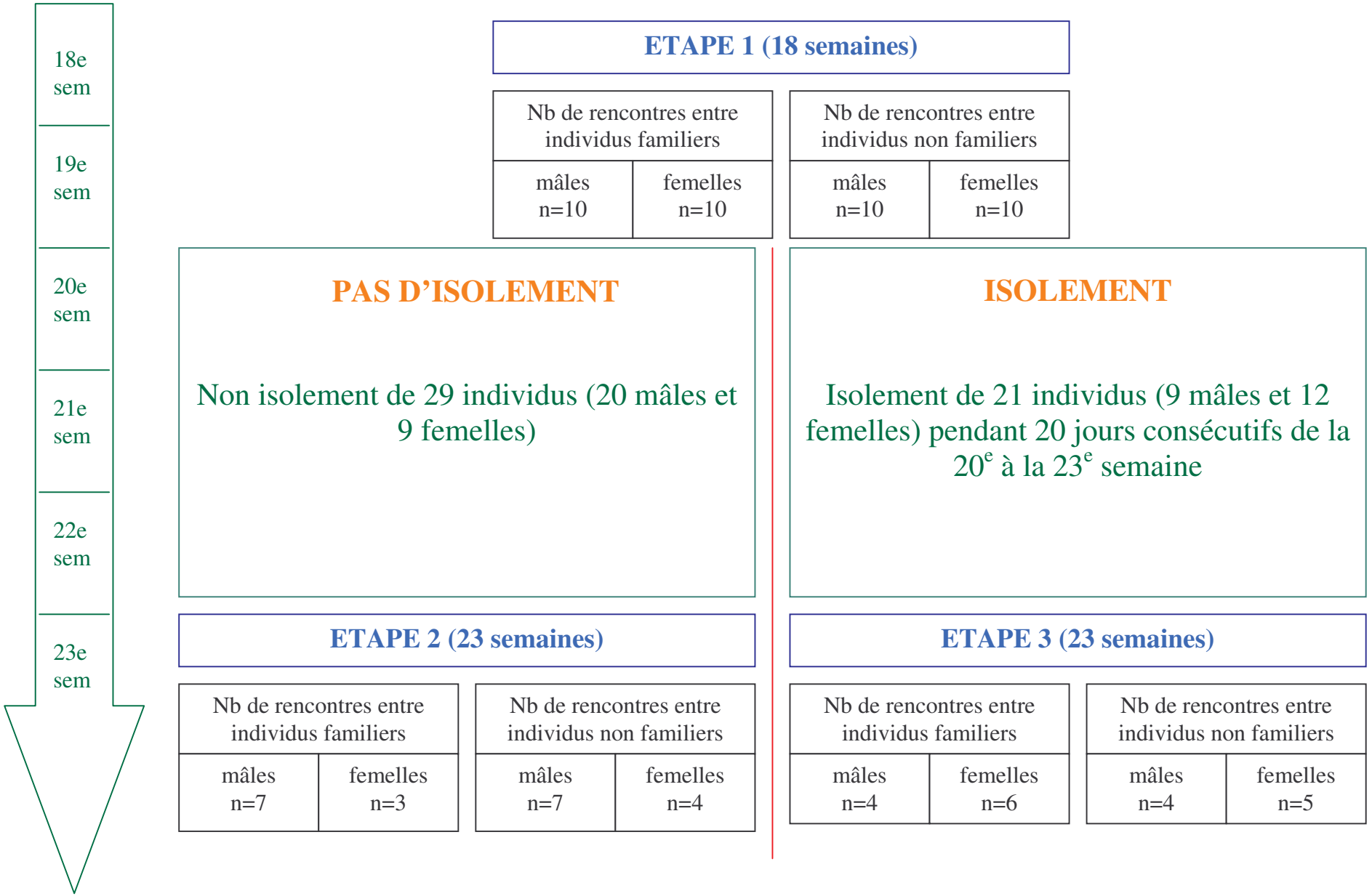
Cette première étape avait pour objectif d'observer les comportements engagés entre des furets familiers et non familiers et ❶ d'en dégager les séquences comportementales décrites au paragraphe II.1.4 et ❷ de comparer la durée des différentes séquences comportementales selon la familiarité du congénère pour des furets mâles et femelles âgés de 18 semaines.

Dans cette série, toutes les femelles des neuf portées ont rencontré une femelle familière le premier jour et une femelle non familière le lendemain. Il en est de même pour tous les mâles des portées de F1, F9, F12, F14 et F2. Les mâles des portées de F3, F4, F6 et F11 n'ont participé qu'à une seule rencontre, soit face à un congénère familier, soit face à un congénère non familier. Dix rencontres par séries ont ainsi été totalisées, soit 40 rencontres au total.
L'ordre des rencontres s'est fait au hasard selon la présence et la "capture" de l'animal dans les grands enclos à ciel ouvert. Cependant pour les rencontres entre individus non familiers, si le premier furet était prélevé dans l'enclos A, le second était prélevé dans l'enclos B, pour s'assurer de l'absence d'une familiarité olfactive entre les deux animaux.

Etape 2 : ***Rencontres entre individus âgés de 23 semaines non isolés***

Cinq semaines plus tard, à l'âge de 23 semaines, une nouvelle série de rencontres a été réalisée sur les individus non isolés de leurs congénères. Cette deuxième étape avait pour objectif ❶ de comparer la durée des différentes séquences comportementales selon la familiarité du congénère pour des furets mâles et femelles âgés de 23 semaines et ❷ de comparer les

Figure 27 : Organigramme représentant les différentes étapes de l'étude de la tolérance interindividuelle en fonction de la familiarité et de l'isolement des individus



comportements des furets observés à l'âge de 18 semaines (étape 1) à ceux observés à l'âge de 23 semaines (étape 2), afin de déterminer si le comportement des mâles et des femelles avait évolué avec l'âge des individus.

Comme à l'étape 1, les femelles des portées F2, F9 et F12 ont rencontré une femelle familière le premier jour et une femelle non familière le lendemain. Il en est de même pour les mâles des portés de F2, F6, F9, et F12. Les femelles des portées de F4 et F6 et les mâles des portées de F11, F3 et F4 n'ont participé qu'à une rencontre face à un congénère non familier. Le nombre de rencontres a dû être réduit à 7 entre mâles familiers et à 7 entre mâles non familiers, à 3 entre femelles familières et à 4 entre femelles non familières. L'ordre des rencontres est également le fruit du hasard selon les mêmes modalités que celles décrites à l'étape 1.

Etape 3 : Rencontres entre individus âgés de 23 semaines, mais isolés pendant 20 jours consécutifs de la 20^{e} à la 23^{e} semaine,

A l'âge de 23 semaines, une nouvelle série de rencontres a été réalisée sur les individus isolés de leurs congénères pendant 20 jours consécutifs, de la 20^{e} à la 23^{e} semaine. Cette étape avait pour objectif ❶ de comparer la durée des différentes séquences comportementales selon la familiarité du congénère pour des furets mâles et femelles âgés de 23 semaines mais préalablement isolés pendant 20 jours et ❷ de déterminer l'effet de l'isolement sur le comportement des mâles et des femelles face à des congénères familiers et non familiers et pour cela comparer les comportements observés des furets non isolés âgés de 23 semaines (étape 2) à ceux observés sur les furets isolées de même âge (étape 3).

Dans cette série, comme pour les étapes 1 et 2, tous les mâles et les femelles isolés ont rencontré un individu familier le premier jour et un individu non familier le lendemain. L'ordre des rencontres s'est fait au hasard selon le numéro attribué aux individus. Le nombre de rencontres a dû être réduit à 4 entre mâles familiers et à 4 entre mâles non familiers, à 6 entre femelles familières et à 5 entre femelles non familières.

Ainsi, les étapes ont permis de comparer

❶ les comportements des mâles face à des congénères familiers aux comportements des mâles face à des congénères non familiers

❷ les comportements des femelles face à des congénères familières aux comportements des femelles face à des congénères non familières

❸ les comportements des mâles aux comportements des femelles face à des congénères familiers

❹ les comportements des mâles aux comportements des femelles face à des congénères non familiers

II.1.3. Principe des rencontres

Les rencontres se sont déroulées dans une arène grillagée (1,20m x 70m x 60m) filmée par deux caméras de vidéosurveillance reliées à un enregistreur et un téléviseur (Figure 28).

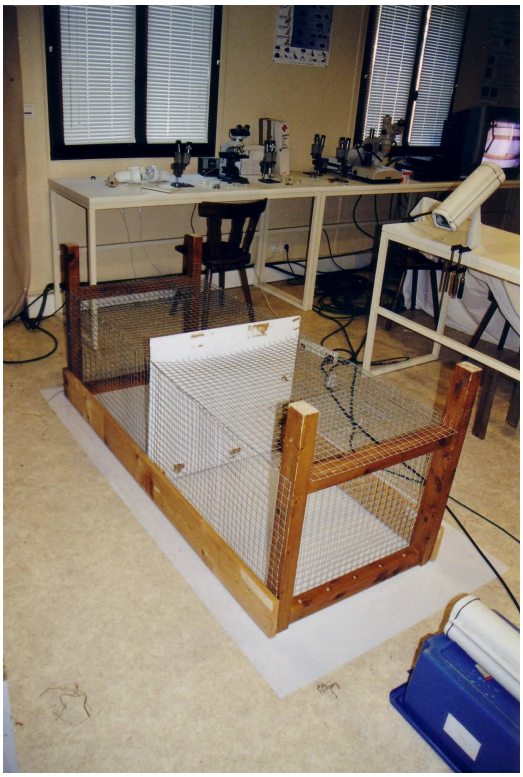


Figure 28 : Dispositif de test

Le dispositif était posé sur une grande plaque de plexiglas permettant un nettoyage facile à l'alcool après chaque rencontre. L'arène était préalablement divisée en son centre en deux zones de taille égale par une plaque opaque plastifiée. Les animaux étaient déposés de chaque

côté de l'arène et laissés seuls pendant 2 minutes le temps qu'ils s'accoutument au dispositif (Figure 29).

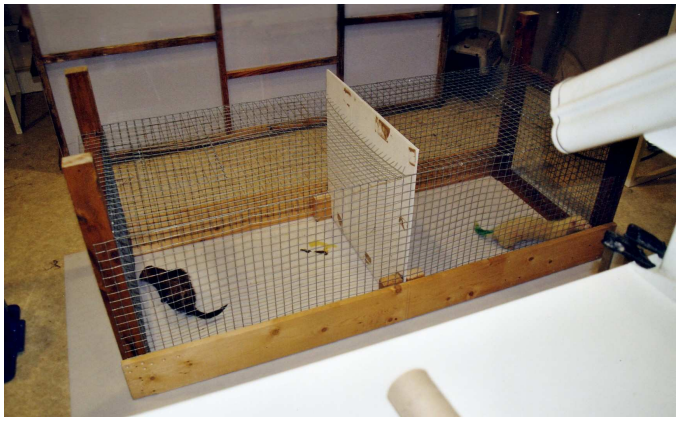


Figure 29 : Phase d'habituation (2mn)

Si les individus présentaient le même phénotype, ils étaient au préalable marqués, d'un trait de couleur différente sur le dos, afin de faciliter leur identification lors de la lecture des bandes d'enregistrements vidéo. L'enregistrement débute après la mise en place des deux furets de chaque côté de l'arène. Au bout des 2 minutes d'habituation, la séparation est retirée et les animaux sont alors laissés en présence de leur congénère pendant 15 minutes, sous surveillance vidéo, afin d'intervenir en cas de problème (Figure 30). L'expérimentateur suit la rencontre sur le téléviseur hors du champ de vision des furets.

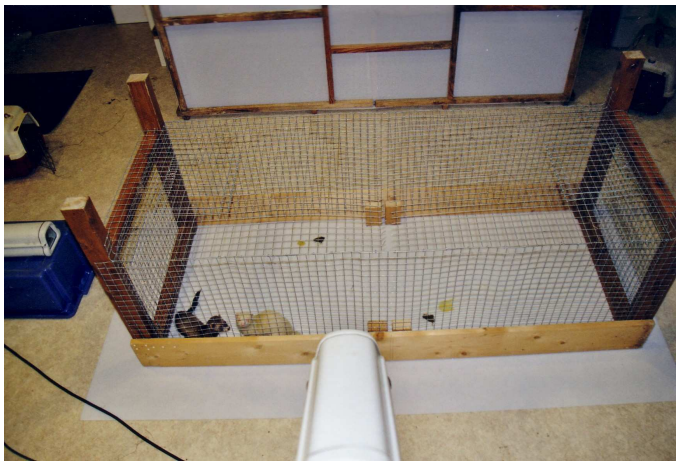


Figure 30 : Phase de rencontre (15mn)

II.1.4. Comportements relevés lors des rencontres

Les rencontres (n = 80 x 15 min = 20h) ont été analysées en détail en relevant la durée totale des comportements suivants, au cours de chacune des rencontres de 15mn :

❶ **Flairage anal (FA)**: L'individu flaire son congénère sous la base de sa queue. Il est fréquent que les animaux flairent simultanément la région anale de leur partenaire ce qui entraîne les animaux dans un mouvement circulaire (Poole 1966).

❷ **Flairage corporel (FC)**: L'individu flaire le corps de son congénère, le plus souvent sur la partie antérieure entre les épaules, au niveau du cou et des joues. Ce comportement peut être effectué simultanément par les deux individus.

❸ **Interaction amicale (IA)**: correspond à ce que définit Poole (1966) sous le terme de "ritual agression":

"Ritual aggression commences when the occupant gently bites the neck of the intruder and attempts to mount the latter by positioning its forelimbs behind the intruder's shoulders and finally straddling it with its hind feet as well. The intruder may either continue to explore with the occupant in this position or it may roll on to its back and playfully paw and bite the underside of the neck and muzzle of its opponent; this has been termed inhibited chin biting and it results in the occupant being dislodged…The occupant may make renewed attempts to mount the intruder, which continues exploring and attempting to ignore the occupant, either by turning its head away or by dancing in front of it. A polecat dances by facing towards its adversary and repeatedly springing into the air from all four feet simultaneously, whilst its head weaves from side to side and its jaws snap threateningly".

Finalement, une interaction amicale *"takes the form of a token attack on another polecat and normally elicits a similar token form of retaliation. Biting is comparatively gentle and brief and the outcome of the contest is amicable so that this form of aggression does not have the ultimate effect of intimidating or terrorising, the opponent. Even when ritual aggression leads to low intensity fighting this does not normally result in the intimidation of one of the contestants".*

L'interaction amicale est une séquence comportementale posée qu'il est aisé de suivre à l'œil nu. Elle est d'une durée très variable allant de quelques secondes à plusieurs minutes.

NB: les interactions amicales ne sont synonymes ni de jeu, ni d'amitié particulière.

❹ **Interaction agressive (IAG)**: L'agresseur tente de saisir le cou de son opposant sans forcément lâcher prise, malgré le roulement sur le dos de l'agressé. L'agressé peut alors manifester des signes de peur, comme des cris ou des émissions de sécrétions anales. Quand l'attaque prend fin, les deux furets se séparent et évitent ensuite le contact de leur congénère dans l'enceinte (voir Répulsion). L'acte d'agression est très rapide et impossible à suivre à l'œil nu. Chez les femelles (où seules ces interactions ont été observées) les interactions agressives sont relativement courtes (généralement inférieures à 20s), mais peuvent se répéter un certain nombre de fois au cours d'une période de 15 minutes comme l'a observé Poole (1966).

❺ **Interaction neutre (IN)**: Les interactions sont qualifiées de neutres quand la proximité des deux individus impliquent un contact corporel sans flairage, ni engagement dans une séquence d'interaction amicale ou agressive. Le plus souvent les deux animaux se retrouvent côte à côte au gré de leur déplacement dans l'arène et restent ainsi immobiles au contact l'un de l'autre.

❻ **Répulsion (Rp)**: Si au gré de leur déplacement, les deux furets se retrouvent face à face ou qu'un des deux furets croise le chemin de son congénère et qu'au moins l'un des deux refuse le contact (le plus souvent suite à une interaction amicale de longue durée ou agressive), on peut observer un mouvement de recul marché ou sauté, soit d'un furet ou des deux simultanément.

Dès qu'un de ces comportements était observé sur les enregistrements, les temps indiqués sur le téléviseur par le compteur du système d'enregistrement en début et fin de séquence étaient notés sur une feuille de relevés. Au terme des 15 minutes, des durées totales de flairage anal (FA), de flairage corporel (FC), de répulsion (Rp), d'interaction amicale (IA), d'interaction agressive (IAG) et d'interaction neutre (IN) entre les deux individus sont ainsi obtenues pour chaque rencontre organisée.

II.1.5. Considérations statistiques

En raison de l'implication simultanée de deux animaux dans les séquences d'interactions (amicales, neutres et agressives), on obtient une durée identique pour les deux participants. En conséquence, l'individu statistique est ici la paire de furets et non l'individu. Cependant, les très petits effectifs des rencontres des étapes 2 et 3 rendent l'utilisation des tests statistiques inappropriée, et notamment dans le cadre de l'analyse des interactions amicales et agressives, qui présentent de grande disparité dans leur durée et leur apparition, d'une rencontre à l'autre, contrairement aux temps de flairages et aux interactions neutres. En conséquence, seule l'étape 1 a été sujette à une analyse statistique (test de Mann-Whitney). Les étapes 2 et 3 (ainsi que l'étape 1 pour les analyses comparatives) sont présentées sous forme de secteurs qui présentent pour le premier le pourcentage de temps moyen consacré aux différents comportements (=temps de contact) sur les 15 mn de rencontre suivi d'une représentation, toujours sous forme de secteurs des temps moyens (exprimés en %) impartis aux différents comportements observés au cours de ce temps de contact. Il a été choisi de présenter le temps moyen et non le temps médian des évènements. En effet, pour les flairages et les interactions neutres, la durée moyenne et médiane des séquences sont équivalentes, leur utilisation pour la représentation graphique et leur analyse sont donc aussi appropriées l'une que l'autre. Par contre, les interactions amicales et agressives présentent de grande disparité de durée d'une rencontre à l'autre. En conséquence, l'utilisation de la médiane, qui est dans certains cas de valeur nulle, occulte de la représentation graphique l'existence de ces interactions amicales et agressives, ce qui n'est pas le cas de la moyenne. Leur représentation sous forme de secteur est donc fournie à titre informatif. L'analyse des interactions amicales et agressives est issue des tableaux qui détaillent les différentes classes de temps observées et consacrées à ces deux types d'interactions.

Enfin, un tableau récapitulatif (Tableau 12a et 12b) des durées (médianes et interquartiles inférieures et supérieures en seconde) consacrées aux différentes séquences comportementales au cours de chacune des étapes donne un aperçu de l'homogénéité des résultats obtenus lors des rencontres entre les différentes classes d'individus (mâles familiers / mâles non familiers / femelles familières / femelles non familières).

Etape 1: Durée moyenne (%) des contact entre mâles familiers pendant les 15 minutes de rencontre (n=10)

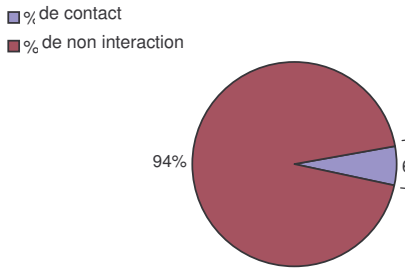


Figure 31a

MALES FAMILIERS

Etape 1 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les mâles au cours des 55 s de contact passé en moyenne avec des congénères familiers

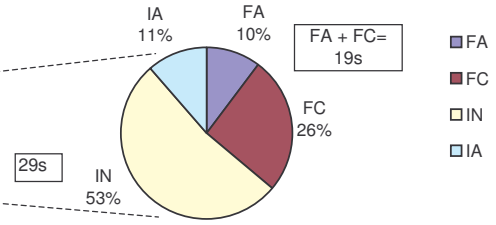


Figure 31b

Etape 1: Durée moyenne (%) des contacts entre mâles non familiers pendant les 15 minutes de rencontres (n=10)

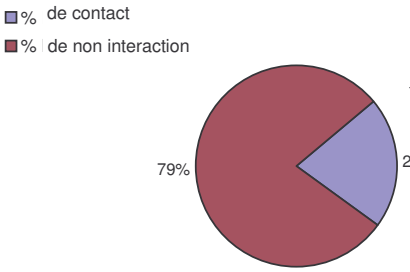


Figure 31c

MALES NON FAMILIERS

Etape 1: Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les mâles au cours des 3 mn 10 s de contact passé en moyenne avec des congénères non familiers

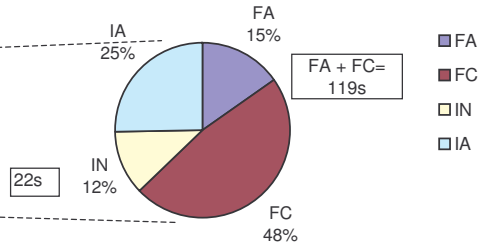


Figure 31d

Etape 1: Durée moyenne (%) des contacts entre femelles familières pendant les 15 minutes de rencontre (n=10)

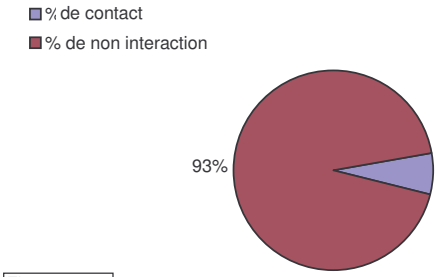


Figure 31e

FEMELLES FAMILIERES

Etape 1 : Temps moyen consacré aux différents comportements (en %) par les femelles au cours des 59 s de contact passé en moyenne avec des congénères familières

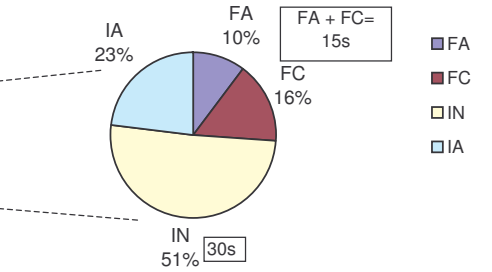


Figure 31f

Etape 1: Durée moyenne (%) des contacts entre femelles non familières pendant les 15 minutes de rencontre (n=10)

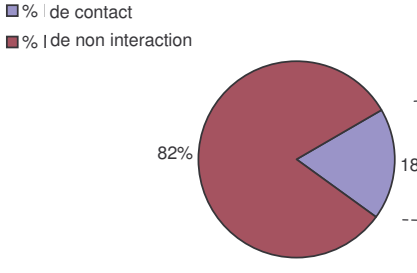


Figure 31g

FEMELLES NON FAMILIERES

Etape 1: Temps moyen consacré aux différents comportements (en %) par les femelles au cours des 2 mn 46 s de contact passé en moyenne avec des congénères non familières (n=10)

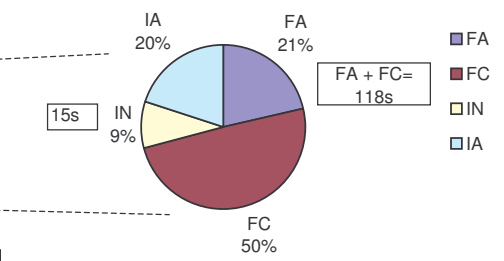


Figure 31h

II.2. Résultats

II.2.1. Comportements des mâles et des femelles aux différentes étapes

II. 2.1.1. Etape 1 : Individus non isolés âgés de 18 semaines (Figure 31 a,b,c,d,e,f,g,h)

Analyse des temps de contact

Face à des congénères familiers, la durée moyenne des contacts est de 55s pour les mâles (6% du temps total de rencontre, Fig. 31a) et de 59s pour les femelles (7% du temps total de rencontre, Fig. 31e). Face à des congénères non familiers, la durée moyenne des contacts est de 3mn10 pour les mâles (21% du temps total, Fig 31c) et de 2mn46 pour les femelles (18% du temps total, Fig. 31g). Les durées moyennes de contact des mâles et des femelles augmentent donc face à des individus non familiers.

Analyse des comportements

Cette augmentation des temps de contact face à des congénères non familiers est à mettre en relation d'une part avec l'augmentation des temps de flairage anal et corporel du congénère, qui passe de 19s (Fig. 31b) à 119s (Fig. 31d) en moyenne pour les mâles et de 15s (Fig. 31f) à 118s (Fig. 31h) en moyenne pour les femelles. Cette augmentation des temps de flairage entre un congénère familier et non familier est significativement différente (Mann-Whitney, $p<0,05$) à la fois pour le flairage anal et le flairage corporel des mâles (Figure 32) et des femelles (Figure 33). Les interactions neutres restent stables chez les mâles et diminuent chez les femelles. Elles passent de 29s en moyenne avec un congénère familier à 22s en moyenne avec un congénère non familier chez les mâles (MW, $p=0,45$, Figure 32) et de 30s en moyenne face à des congénères familières à 15s en moyenne face à des congénères non familiers chez les femelles, cette différence étant significativement différente (MW, $p=0,03$, Figure 33).

Tableau 12a et 12b : Médianes et écarts interquartiles inférieurs et supérieurs (en seconde) de la durée totale des différents comportements observés lors des rencontres de 15 mn entre les individus de même sexe familiers et non familiers au cours des étapes 1, 2 et 3.

Comportements	ETAPE 1		ETAPE 2		ETAPE 3	
	Mâles familiers	Mâles non familiers	Mâles familiers	Mâles non familiers	Mâles familiers	Mâles non familiers
	n = 10	n = 10	n = 7	n = 7	n = 4	n = 4
FA	5 (4 – 7)	30 (22 – 36)	7 (5 – 12)	33 (23 – 36)	16 (12 – 21)	17 (12 – 21)
FC	10 (6 – 13)	78 (62 – 106)	22 (17 - 26)	70 (53-129)	56 (46 – 61)	67 (53 – 87)
IN	20 (17 – 37)	18 (7 – 36)	63 (42 – 83)	34 (16 – 39)	21 (16 – 32)	31 (27 – 40)
IA	0 (0 – 6)	4 (0 – 13)	3 (0 – 8)	204 (105 – 274)	354 (243 – 408)	4 (0 – 49)

Comportements	ETAPE 1		ETAPE 2		ETAPE 3	
	Femelles familières	Femelles non familières	Femelles familières	Femelles non familières	Femelles familières	Femelles non familières
	n = 10	n = 10	n = 3	n = 4	n = 6	n = 5
FA	6 (1 – 8)	32 (25 – 39)	7 (5 – 9)	27 (19 – 34)	11 (9 – 17)	20 (13 –31)
FC	6 (4 – 12)	81 (63 – 94)	27 (20 – 28)	60 (48 – 65)	31 (27 – 38)	43 (40 – 43)
IN	20 (13 – 40)	8 (5 – 15)	21 (16 – 51)	21 (15 – 32)	23 (8 – 29)	4 (3 –11)
IA	0 (0 – 6)	12 (3 – 44)	/	11 (7 – 20)	94 (17 – 142)	0 (0 – 0)
IAG	/	/	/	/	0 (0 – 0)	16 (4 – 67)

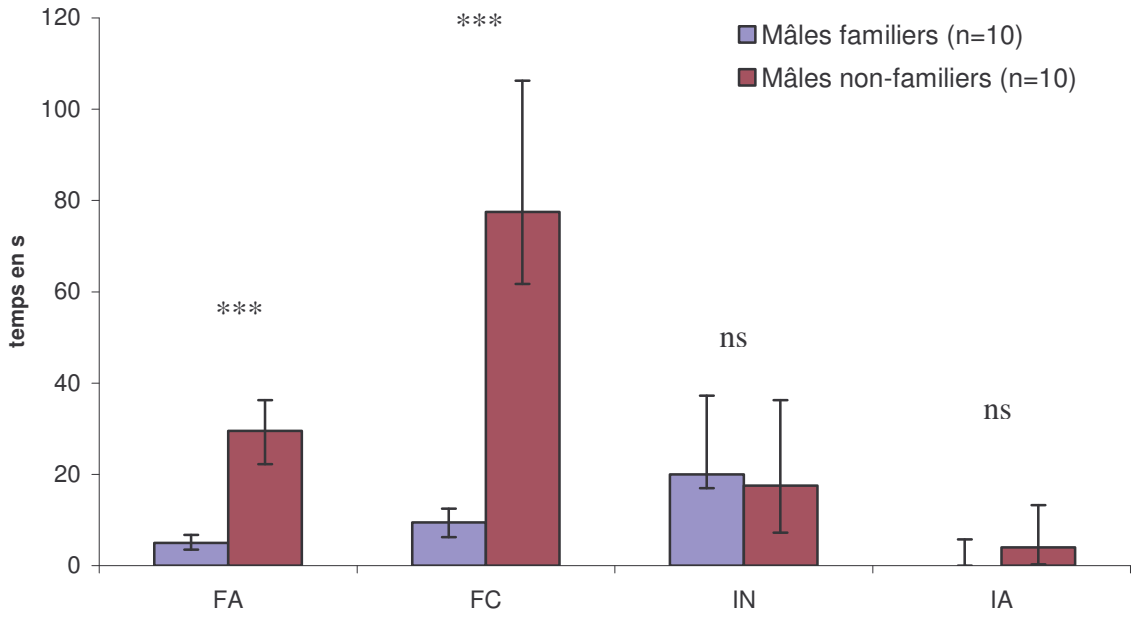


Figure 32 : Comparaison de la durée (médianes et interquartiles inférieurs et supérieurs en secondes) des différents comportements entre mâles familiers et non familiers non isolés lors de l'étape 1

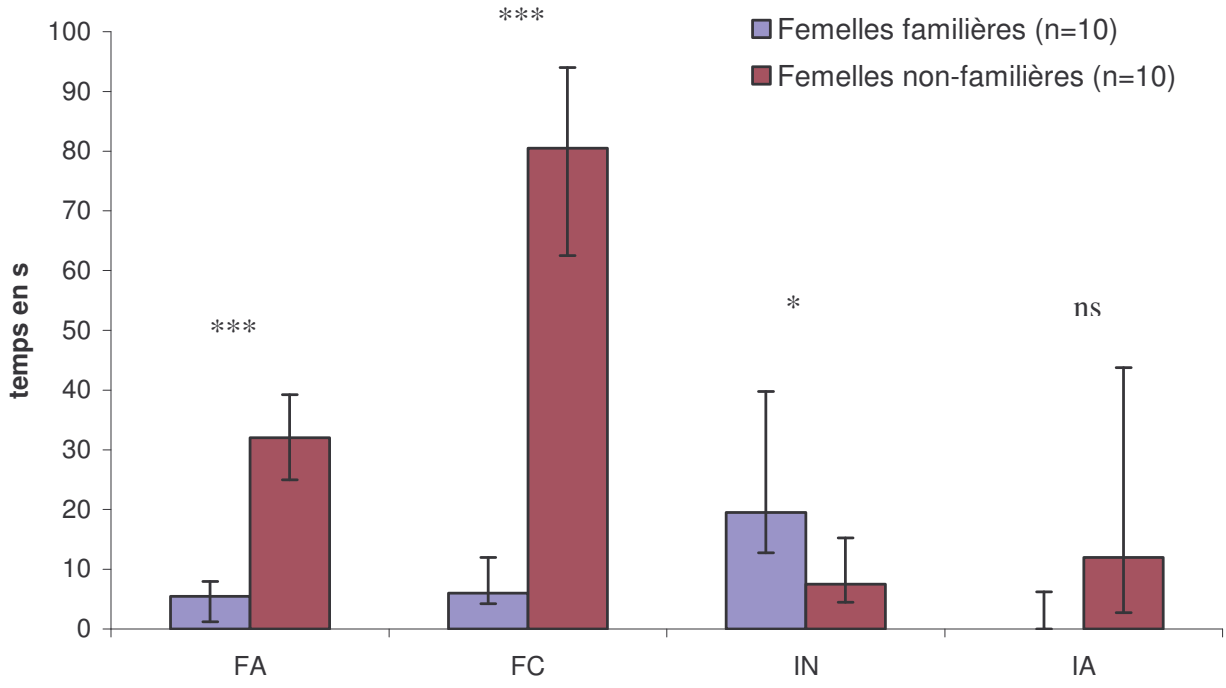


Figure 33 : Comparaison de la durée (médianes et interquartiles inférieurs et supérieurs en secondes) des différents comportements entre femelles familières et non familières non isolés lors de l'étape 1

Analyse détaillée des interactions amicales (Tableau 13)

Au cours des rencontres, les furets n'ont pas toujours manifesté d'interactions amicales contrairement aux flairages qui ont été observés au cours de chacune d'entre elles. Il existe en conséquence une certaine disparité des résultats concernant l'observation des séquences d'interactions amicales entre les rencontres. L'analyse qui suit représente donc le nombre total de rencontres où des séquences d'interactions amicales (exprimées en pourcentage) ont pu être observées entre les deux individus. Ces rencontres ont ensuite été classées selon la durée moyenne des interactions amicales observées qui étaient soit brèves (<40 s), soit courtes (comprises entre 40s et 100s), soit longues (> 100s). Le pourcentage de rencontres observées dans chaque classe de temps est ensuite indiqué suivi, à titre indicatif, de leur durée moyenne en seconde.

Tableau 13: Analyse détaillée des rencontres amicales de l'étape 1

Rencontres entre	Nb de rencontres	Nb de rencontres où des IA ont été observées et % correspondant	% des rencontres observées dans chaque classe de temps suivi de la durée moyenne des interactions amicales observées		
			Brèves < 40s	40s < courtes <100s	Longues > 100s
Mâles familiers	10	4 soit 40%	100% (16 s)	x	x
Mâles non familiers	10	7 soit 70%	71% (6 s)	x	29% (224 s)
Femelles familières	10	4 soit 40%	50% (6 s)	50% (63 s)	x
Femelles non familières	10	8 soit 80%	50% (8 s)	37,5% (51 s)	12,5% (146 s)

Les mâles interagissent de manière amicale près de deux fois plus avec des congénères non familiers (70%) que familiers (40%), mais cette différence n'est pas significativement différente (MW, p = 0,25, Figure 32). Avec des congénères familiers, ils interagissent toujours brièvement et avec des congénères non familiers, ils interagissent brièvement (71% à des cas) ou longuement (29% des cas).

Les femelles interagissent de manière amicale deux fois plus avec des congénères non familières (80%) que familières (40%), mais cette différence n'est pas statistiquement différente (MW, p = 0,09, Figure 33). Avec des congénères familières, les interactions sont brèves (50% des cas) ou courtes (50% des cas). Avec des congénères non familières, les interactions sont brèves (50% des cas), courtes (37,5% des cas) ou longues (12,5% des cas).

Comparaison du comportement des mâles aux comportements des femelles à 18 semaines

A 18 semaines, les temps de contact des mâles et des femelles sont relativement équivalents face à des congénères familiers et non familiers. Face à des congénères non familiers, la durée des interactions amicales augmente chez les mâles comme chez les femelles. Les proportions de temps imparties à ces deux types d'interactions (IA et IN) sont également relativement identiques entre les mâles et les femelles qu'ils soient face à des congénères familiers ou non familiers. Les mâles et les femelles passent également plus de temps à flairer des congénères non familiers que les congénères familiers qui partagent habituellement leur enclos.

A 18 semaines, mâles et femelles ont donc des comportements très similaires face à des congénères familiers et non familiers.

II.2.1.2. Etape 2 : Individus non isolés âgés de 23 semaines (Figure 34 a,b,c,d,e,f,g,h)

Analyse des temps de contact

Face à des congénères familiers, la durée moyenne des contacts est de 1mn40 pour les mâles (11% du temps total, Fig. 34a) et de 1mn06 pour les femelles (7% du temps total, Fig. 34e). Face à des congénères non familiers, la durée moyenne des contacts est de 6mn27 pour les mâles (43% du temps total, Fig. 34c) et de 2mn11 pour les femelles (15% du temps total, Fig. 25g). Les durées moyennes de contact augmentent donc d'un facteur 4 pour les mâles (11 à 43%) et d'un facteur 2 pour les femelles (7% à 15%) face à un congénère non familier.

Etape 2 : Durée moyenne (%) des contacts entre mâles familiers pendant les 15 minutes de rencontre (n=7)

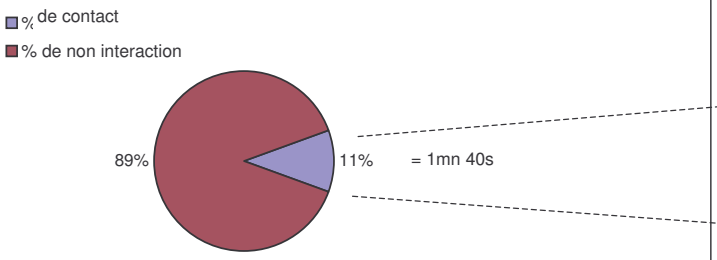


Figure 34a

MALES FAMILIERS

Etape 2 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les mâles au cours des 1mn 40s de contact passé en moyenne avec des congénères familiers

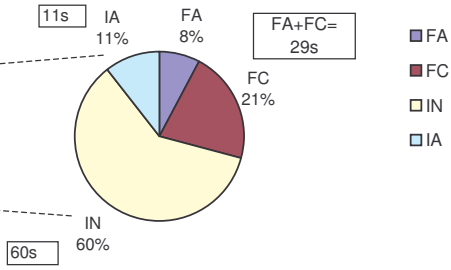


Figure 34b

Etape 2 : Durée moyenne (%) des contacts entre mâles non familiers pendant les 15 minutes de rencontres (n=7)

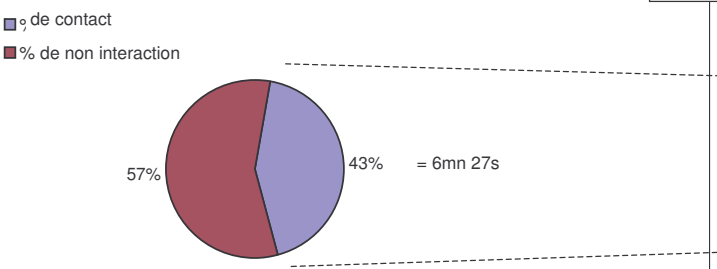


Figure 34c

MALES NON FAMILIERS

Etape 2 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les mâles au cours des 6mn 27s de contact passé en moyenne avec des congénères non familiers

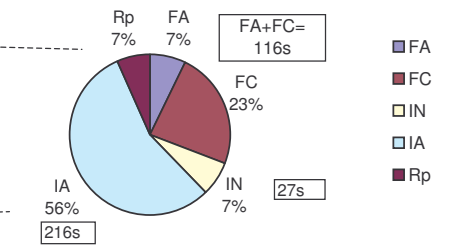


Figure 34d

Etape 2 : Durée moyenne (%) des contacts entre femelles familières pendant les 15 minutes de rencontre (n=3)

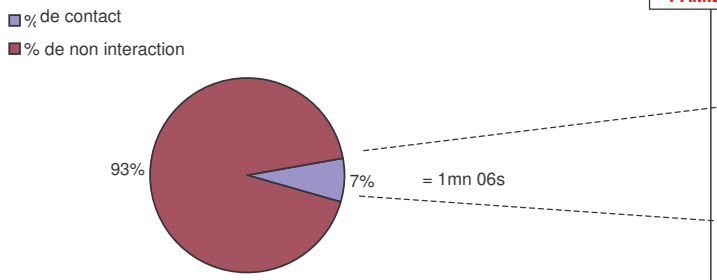


Figure 34e

FEMELLES FAMILIERES

Etape 2 : Temps moyen consacré aux différents comportements (en %) par les femelles au cours des 1mn 06s de contact passé en moyenne avec des congénères familières

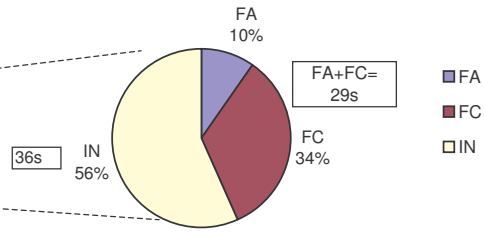


Figure 34f

Etape 2 : Durée moyenne (%) des contatcs entre femelles non familières pendant les 15 minutes de rencontre (n=4)

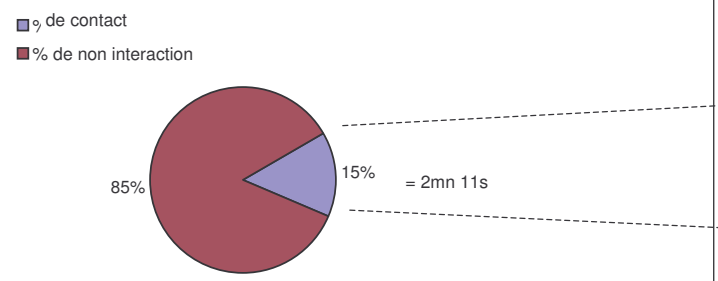


Figure 34g

FEMELLES NON FAMILIERES

Etape 2 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les femelles au cours des 2mn 11s d'interaction moyenne avec des congénères non familières

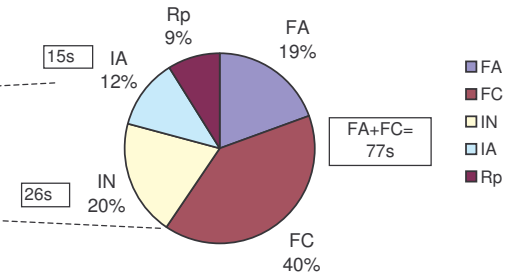


Figure 34h

Analyse des comportements:

Pour les mâles, à 23 semaines, l'augmentation des temps de contact face à des congénères non familiers est principalement causée par l'augmentation des interactions amicales qui passent de 11s (Fig. 34b) à 116s (Fig. 34d) en moyenne. Les interactions neutres diminuent de 60s à 27s en moyenne. Il en est de même pour les femelles, les interactions amicales passent de 0s (Fig. 34f) à 15s en moyenne (Fig. 34h) face à des congénères non familières. Les interactions neutres restent relativement stables et passent de 36s à 26s en moyenne. Le temps moyen accordé aux flairages augmente pour les mâles et les femelles face à des congénères non familiers et passe de 29s à 116s en moyenne pour les mâles (Fig. 34b & 34d) et de 29s à 77s en moyenne pour les femelles (Fig. 34f & 34h).

Analyse détaillée des interactions amicales (Tableau 14)

Le tableau suivant est basé sur le même principe que celui décrit à l'étape 1.

Tableau 14: Analyse détaillée des interactions amicales de l'étape 2

Rencontres entre	Nb de rencontres	Nb de rencontres où des IA ont été observées et % correspondant	% des rencontres observées dans chaque classe de temps suivi de la durée moyenne des interactions amicales observées		
			Brèves < 40s	40s < courtes <100s	Longues > 100s
Mâles familiers	7	4 soit 57%	75% (6 s)	25% (56 s)	x
Mâles non familiers	7	7 soit 100%	29% (21 s)	x	71% (292 s)
Femelles familières	3	0 soit 0%	x	x	x
Femelles non familières	4	3 soit 75%	100% (21 s)	x	x

A 23 semaines, les mâles interagissent de manière amicale près de deux fois plus avec des congénères non familiers (100%) que familiers (57%). Les interactions sont majoritairement

brèves (75%) face à des mâles familiers et majoritairement longues face à des mâles non familiers (71%). Chez les femelles, alors que les interactions amicales étaient absentes face à des congénères familières, elles apparaissent face à des congénères non familières dans 75% des rencontres, mais leurs durées restent toujours brèves.

Comparaison du comportement des mâles aux comportements des femelles à 23 semaines

A 23 semaines, les mâles passent plus de temps en contact avec leurs congénères que les femelles, leurs temps de contact étant principalement consacrés à des séquences d'interactions amicales et d'autant plus quand il s'agit de congénères non familiers. A 23 semaines, les femelles montrent un faible taux d'engagement dans des interactions amicales par rapport aux mâles.

II.2.1.3. Etape 3 : Individus isolés âgés de 23 semaines (Figure 35 a,b,c,d,e,f,g,h)

Analyse des temps de contact

Face à des congénères familiers, la durée moyenne des contacts est de 6mn34 pour les mâles (44% de temps total, Fig. 35 a) et de 2mn45 pour les femelles (18% du temps total, Fig. 35c). Face à des congénères non familiers, la durée moyenne des contacts est de 2mn 16 pour les mâles (19% du temps total, Fig. 35b) et de 2mn09 pour les femelles (14% du temps total, Fig 35d). Les durées moyennes de contact des mâles diminuent donc d'environ de moitié face à un congénère non familier (44% à 19%), tandis qu'elles restent relativement identiques pour les femelles (18% à 14%).

Analyse des comportements

Pour les mâles, les temps de flairage anal et corporel passent de 36s en moyenne face à un congénère familier (Fig.35b) à 71s en moyenne face à un congénère non familier (Fig.35d). La durée moyenne des interactions neutres reste stable (28s et 29s). En contrepartie, la durée moyenne des interactions amicales diminue de 296s en moyenne face à un congénère familier à 37s en moyenne face à un congénère non familier.

Comme chez les mâles, la durée moyenne des flairages anal et corporel des femelles augmente face à une congénère non familière, mais légèrement passant de 50s (Fig.35f) à 67s (Fig.35h) en moyenne. Les interactions neutres diminuent, passant de 20s en moyenne face à une congénère familière à 6s en moyenne face à des congénères non familières. De même, la

Etape 3: Durée moyenne (%) des contacts entre mâles familiers pendant les 15 minutes de rencontre (n=4)

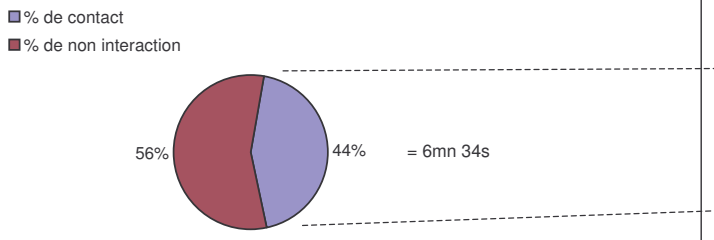


Figure 35a

MALES FAMILIERS

Etape 3: Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les mâles au cours des 6mn 34s de contact passé en moyenne avec des congénères familiers

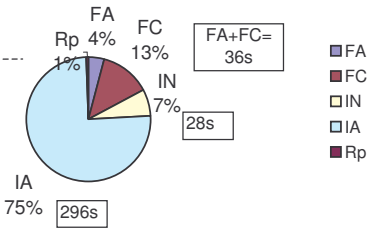


Figure 35b

Etape 3 : Durée moyenne (%) des contacts entre mâles non familiers pendant les 15 minutes de rencontres (n=4)

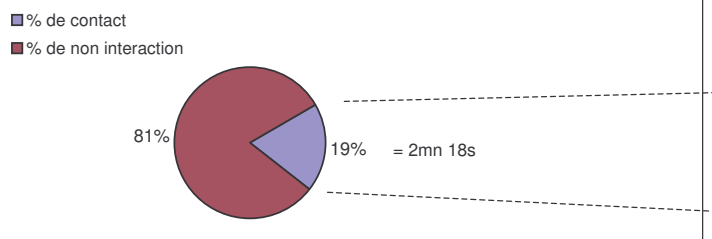


Figure 35c

MALES NON FAMILIERS

Etape 3: Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les mâles au cours des 2mn 18s de contact passé en moyenne avec des congénères non familiers

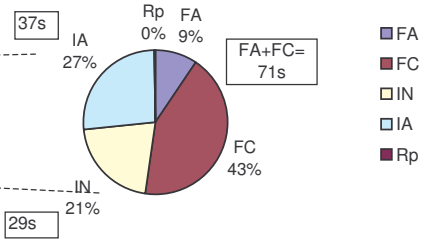


Figure 35d

Etape 3 : Durée moyenne (%) des contacts entre femelles familières pendant les 15 minutes de rencontre (n=6)

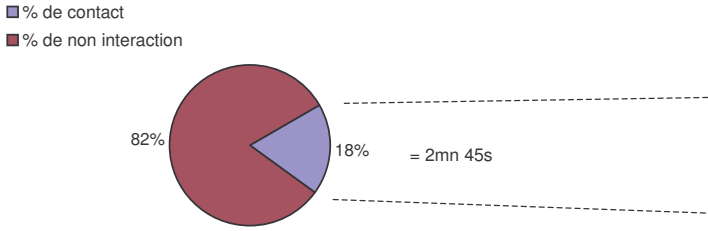


Figure 35e

FEMELLES FAMILIERES

Etape 3: Temps moyen consacré aux différents comportements (en %) par les femelles au cours des 2mn 45s de contact passé en moyenne avec des congénères familières

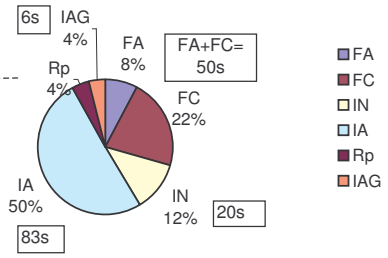


Figure 35f

Etape 3 : Durée moyenne (%) des contact entre femelles non familières pendant les 15 minutes de rencontre (n=5)

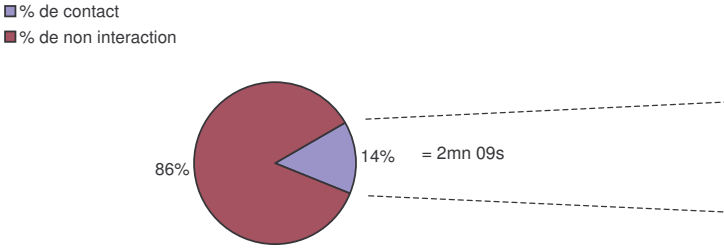


Figure 35g

FEMELLES NON FAMILIERES

Etape 3: Temps moyen consacré aux différents comportements (en %) par les femelles au cours des 2mn 09s de contact passé en moyenne avec des congénères familières

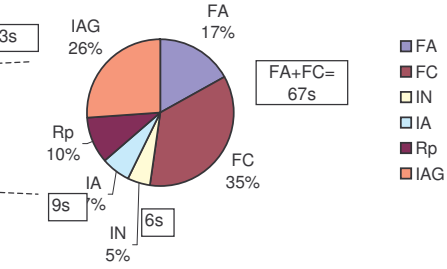


Figure 35h

durée moyenne des interactions amicales chute de 83s en moyenne face à des congénères familières à 9s en moyenne face à des congénères non familières qui laissent alors la place à des interactions agressives qui augmentent de 6s en moyenne face à une femelle familière à 33s en moyenne face à une femelle non familière.

Analyse détaillée des interactions amicales et agressives (Tableau 15)

Tableau 15 : Analyse détaillée des interactions amicales et agressives de l'étape 3

Rencontres entre	Nb de rencontres	Nb de rencontres où des IA et des IAG ont été observées et % correspondant	% des rencontres observées dans chaque classe de temps suivi de la durée moyenne des interactions amicales et agressives observées		
			Brèves < 40s	40s < courtes <100s	Longues > 100s
Mâles familiers	4	4 soit100%	25% (5 s)	x	75% (395s)
Mâles non familiers	4	2 soit 50%	50% (7 s)	x	50% (175 s)
Femelles familières	6	IA= 5 (83%)	20% (6 s)	20% (50 s)	60% (148 s)
		IAG= 1(17%)	100% (39 s)	x	x
Femelles non familières	5	IA=1 (20%)	100% (42 s)	x	x
		IAG=4 (80%)	50% (10 s)	50% (75 s)	x

Les mâles interagissent amicalement deux fois moins avec des congénères non familiers (50%) que des congénères familiers (100%). Face à des congénères familiers, ils interagissent plutôt longtemps (75% des cas) ou brièvement (25% des cas). Face à des congénères non familiers, ils interagissent soit brièvement (50% des cas), soit longuement (50% des cas).
Les femelles interagissent de manière amicale 4 fois plus avec des congénères familières (83%) que non familières (20%), tandis qu'elles interagissent de manière agressive 4 fois plus avec des congénères non familières (80%) que familières (17%). Les interactions agressives sont en moyenne de durée équivalente face à une congénère familière (39s) et non familière

(42,5s). Les interactions amicales face à une congénère familière sont brèves (20%), courtes (20%) mais le plus souvent longues (60%) tandis que face à une congénère non familière elles sont brèves (39s).

Comparaison du comportement des mâles aux comportements des femelles après isolement à 23 semaines

Après isolement, face à des congénères familiers, les temps moyens de contact des mâles sont plus importants (6mn34) que ceux des femelles (2mn45), tandis que face à des congénères non familiers les temps de contact des mâles (2mn16) et des femelles (2mn19) sont relativement équivalents. Quand les interactions amicales se prolongent, celles des mâles durent plus longtemps que celles des femelles. Après isolement, la différence la plus marquante entre les sexes est l'apparition d'interactions de nature agressive qui n'ont été observées que chez les femelles.

II.2.2. Evolution des comportements de la 18^{e} à la 23^{e} semaine (comparaison de l'étape 1 à l'étape 2)

Face à des congénères familiers, la durée moyenne des contacts augmente pour les mâles de la 18ème à la 23ème semaine (55s à 1mn40 respectivement) (Fig 31a & Fig 34a) et reste stable pour les femelles (59s à 18 semaines et 1mn06 à 23 semaines) (Fig. 31c & 34c). Face à des congénères non familiers, la durée moyenne des contacts double pour les mâles de la 18ème à la 23ème semaine (3mn10 à 6mn27) (Fig. 31b et 34b) et reste relativement stable pour les femelles (2mn46 à 18 semaines et 2mn11 à 23 semaines) (Fig. 31d & 34d).

Comparaison de l'évolution du comportement des mâles à celui des femelles

Alors qu'à 18 semaines, le comportement des mâles et des femelles était similaire face à des congénères familiers et des congénères non familiers, on remarque qu'à 23 semaines le comportement des mâles et des femelles ne suit plus les mêmes tendances. Les mâles tendent à entrer plus facilement en contact avec leurs congénères de même sexe pour des interactions de longue durée et particulièrement face à des congénères non familiers. Alors que la fréquence et la durée des interactions sont moins marquées chez les femelles.

II.2.3. Influence de l'isolement sur le comportement des mâles et des femelles âgés de 23 semaines (comparaison de l'étape 2 à l'étape 3)

Face à des congénères familiers, la durée moyenne des contacts des mâles non isolés était de 1mn40 (Fig 34a), elle est de 6mn34 (Fig. 35a) pour les mâles isolés. La durée des contacts est donc multipliée par quatre après isolement, elle correspond alors au temps de contact observé entre les mâles non familiers non isolés âgés de 23 semaines (6mn27) (Fig. 34c). Pour les femelles non isolées, le temps de contact moyen est de 1mn06 (Fig. 34e) et passe à 2mn45 (Fig.35e) chez les femelles isolées. Elle est donc multipliée par deux après isolement, et comme pour les mâles, la durée de contact correspond alors à celle des rencontres entre femelles non familières non isolées de 23 semaines (2mn11, Fig 34g).

Face à des congénères non familiers, la durée moyenne des contacts diminue de plus de moitié pour les mâles isolés par rapport aux mâles non isolés (6mn27 à 2mn18, Fig. 34b et 35b) et restent stables pour les femelles (2mn 11 à 2mn09, Fig. 34g et 35g) qu'elles soient isolées ou non isolées.

Une interprétation hâtive conclurait que les mâles et les femelles considèrent après isolement leurs congénères "anciennement" familiers comme des congénères non familiers puisqu'on retrouve les mêmes temps de contact qu'au cours des rencontres entre congénères non familiers non isolés de même âge. Cependant, il semble qu'après isolement, les mâles et les femelles se comportent différemment selon la familiarité de leur partenaire. Le temps de contact des femelles se répartit entre des interactions de nature agressive et amicale dont les proportions diffèrent selon la familiarité du congénère. Ainsi, les femelles se montrent plus agressives et moins amicales vis-à-vis de femelles non familières que familières. Il est par contre difficile d'interpréter la baisse du temps de contact chez les mâles vis-à-vis des congénères non familiers après isolement, alors qu'il a jusqu'à présent toujours augmenté face à un individu non familier. Une des hypothèses qui expliquerait que les mâles sont moins enclins à entrer en contact avec des congénères non familiers que familiers après une période d'isolement, serait le désintéressement des mâles face à des individus inconnus, qui s' exprime par une baisse du taux d'interaction. L'augmentation des temps de flairage des congénères non familiers chez les femelles comme chez les mâles confirme qu'ils pourraient distinguer un congénère "anciennement" familier d'un congénère inconnu.

Cependant, contrairement aux individus non isolés (Tableau 14), la *durée* des interactions amicales entre mâles isolés est plus importante face à des individus familiers (75% des rencontres où des interactions amicales ont été observées (RIAO) d'une durée moyenne de 395s, Tableau 15) et plus petite face à des individus non familiers (50% de RIAO d'une durée moyenne de 175s et 50% d'une durée moyenne de 7s, Tableau 15) ce qui corroborent les résultats des temps moyens de contact.

Contrairement aux individus non isolés (Tableau 14), la *durée* des interactions amicales entre femelles est plus importante, mais uniquement face à des femelles familières (60% des RIAO d'une durée moyenne de 148s, 20% des RIAO d'une durée moyenne de 50s, Tableau 15), alors qu'elles sont de durée équivalente face à des congénères non familières (100% des RIAO d'une durée moyenne de 42s, Tableau 15) .

La différence la plus frappante par rapport à l'étape 2, est l'apparition d'interactions agressives chez les femelles isolées qui se manifestent particulièrement face à des femelles non familières.

III. RECONNAISSANCE DE FAMILIARITE EN PERIODE DE REPRODUCTION

Afin de compléter notre approche sur la discrimination de familiarité, une série de tests sur de jeunes furets inexpérimentés âgés de 10 mois a été menée en période de reproduction. Si des mécanismes de reconnaissance de familiarité se confirment, il est intéressant de vérifier si ces mécanismes sont susceptibles d'entrer en jeu lors des contacts entre individus en période de reproduction. Chez le furet, les distances de dispersion sont très variables, mais ne sont pas différentes entre les mâles et les femelles (Byrom, 2002, Caley & Morriss 2001), contrairement à ce qui est souvent décrit chez les Mammifères (Greenwood 1980). Il n'est donc pas improbable que des frères et sœurs aient des territoires juxtaposés. Une dispersion biaisée en faveur d'un sexe étant souvent interprétée comme un mécanisme d'évitement de consanguinité, on peut supposer que l'absence d'une dispersion biaisée est, dans le cas du furet, compensée par des mécanismes de reconnaissance de familiarité, donc fort probablement de parenté.

L'hypothèse proposée est qu'en période de reproduction, les individus issus d'une même portée et avec lesquels ils ont été élevés, s'intéressent préférentiellement à des congénères inconnus même après une longue période de séparation.

III.1. Méthodologie

Un individu non familier non apparenté et un individu familier et apparenté, duquel il avait été séparé pendant 6 mois étaient présentés simultanément au sujet testé dans le dispositif en Plexiglas (voir rappel de la méthode page ci-contre):

- aux femelles, un de leurs frères et un mâle non apparenté de même âge (1ère série: n=12) étaient proposés.
- aux mâles, une de leurs sœurs et une femelle non apparentée de même âge (2ème série: n=9)
- aux mères, un de leurs fils et un mâle non apparenté de même âge (3ème série: n=8)
- aux fils, leur mère et une femelle étrangère de même âge (4ème série: n=12)

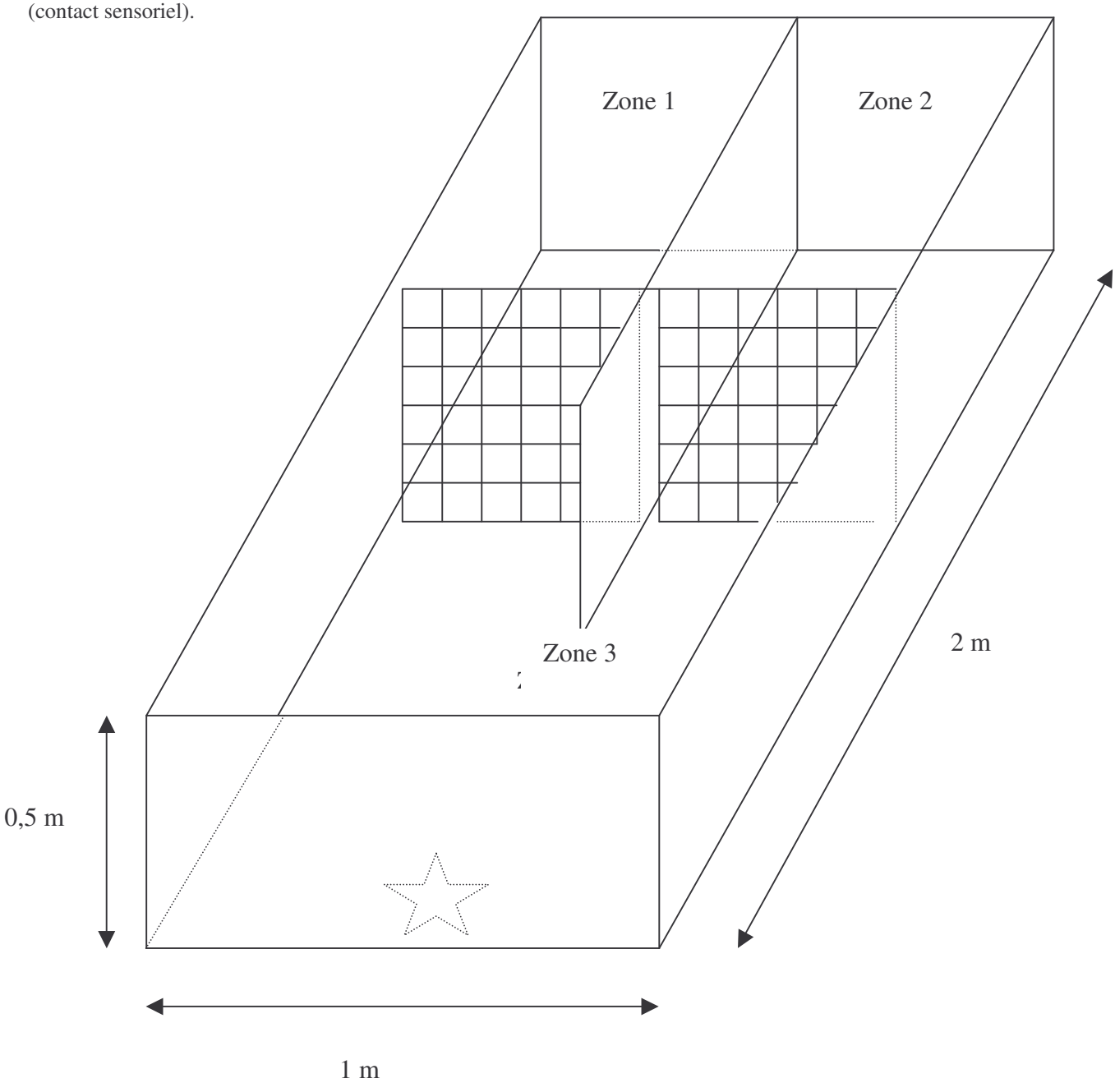
Pour chaque série, la position de l'individu apparenté et non apparenté était alternée au passage de chaque individu. Les rencontres ont été organisées de manière à ce que chaque couple ne se rencontre qu'une seule fois (si un mâle a été présenté à une de ses sœurs au cours

RAPPEL METHODES : Test de préférence spatiale des partenaires

Le sujet testé est placé en zone 3 au niveau de l'étoile, après avoir déposé deux de ses congénères de sexe opposé, l'un en zone 1, l'autre en zone 2. Seul l'animal testé avait la possibilité de se déplacer librement dans la zone 3 et entrer en contact avec le partenaire de son choix. Séparés par une cloison grillagée, ils pouvaient se flairer et se lécher à travers les mailles. L'un était apparenté au sujet de l'expérience, l'autre non.

Dans le cadre de cette expérience, les furets étaient séparés de leurs frères ou sœurs depuis 6 mois (de 24^{e} à la 48^{e} semaine).

Afin de rendre compte de la préférence du sujet pour l'un de ses deux congénères, deux paramètres ont été pris en compte (1) Le temps total passé dans les 50cm près du grillage de séparation, orienté visuellement vers le partenaire ou le corps le long du grillage en position d'attente ou faisant des aller-retour devant le grillage (comportement spatial) (2) le temps engagé par l'individu à flairer et lécher son partenaire à travers le grillage (contact sensoriel).



de la 1ère série de test, cette dernière n'était pas présentée à son frère au cours de la 2ème série de test).

Un test de rang de Wilcoxon pour échantillons appariés (présence simultanée des individus apparentés et non apparentés) a été utilisé sur les deux paramètres retenus (occupation spatiale et contact sensoriel) pour déterminer si les individus préféraient rester à proximité et entrer en contact avec des individus apparentés ou non apparentés de sexe opposé.

III.2. Résultats

Aucune différence significative, ni dans le temps passé à proximité des individus, ni dans le temps passé en contact direct avec eux, n'a été trouvée. Les furets passent donc autant de temps face à un individu apparenté que non apparenté après 6 mois de séparation.

Mâles face à une sœur / une femelle non apparentée

Les mâles passent autant de temps à proximité des femelles apparentées et non apparentées (Wilcoxon pour éch. app. z = -0,059 ; p = 0,95) de même que le temps passé en contact sensoriel avec chacune d'elles ne diffère pas significativement (Wilcoxon pour éch. app. z = -1,364 ; p = 0,173) (Figure 36).

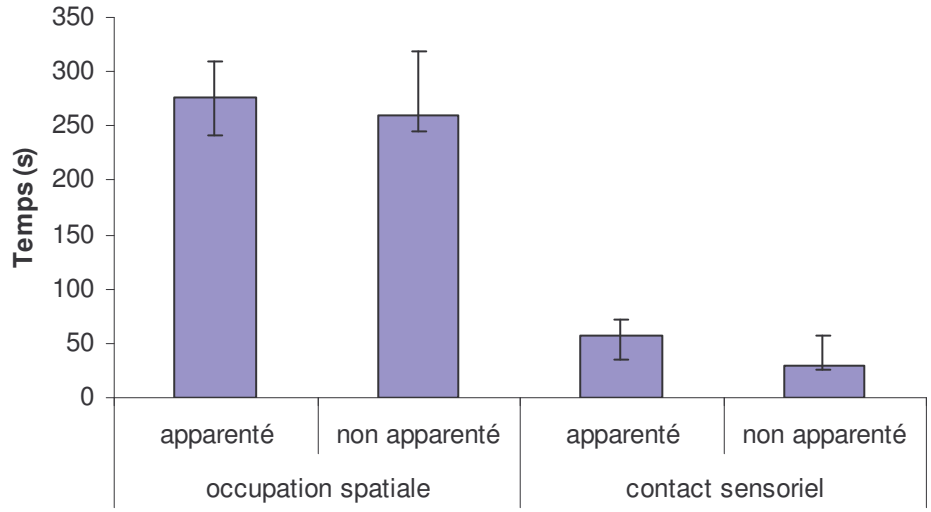


Figure 36: Temps passé (médiane et interquartiles en seconde) par les mâles (n=9) face à une femelle apparentée et une femelle non apparentée

Femelles face à un frère / un mâle non apparenté

Les femelles passent autant de temps à proximité des mâles apparentés et non apparentés (Wilcoxon pour éch. app. z = -0,314 ; p = 0,75) de même que le temps passé en contact sensoriel avec chacun d'eux ne diffère pas significativement (Wilcoxon pour éch. app. z = -0,089 ; p = 0,93) (Figure 37).

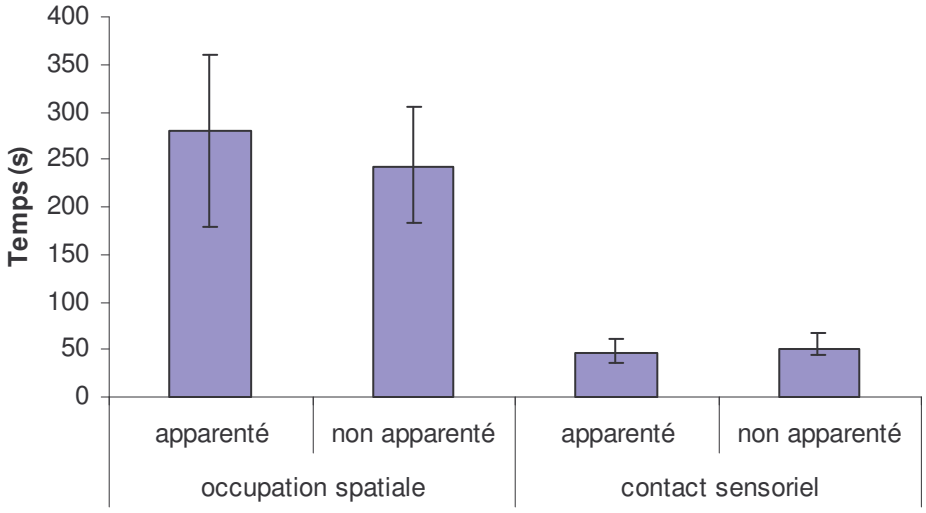


Figure 37: Temps passé (médiane et interquartiles en seconde) par les femelles (n=12) face à un mâle apparenté et un mâle non apparenté

Mères face à un fils / un mâle non apparenté

Les mères passent autant de temps à proximité de leur fils qu'un mâle non apparenté (Wilcoxon pour éch. app. z = -0,56 ; p = 0,58) de même que le temps passé en contact sensoriel avec chacun d'eux ne diffère pas significativement (Wilcoxon pour éch. app. z = -1,40 ; p = 0,161) (Figure 38).

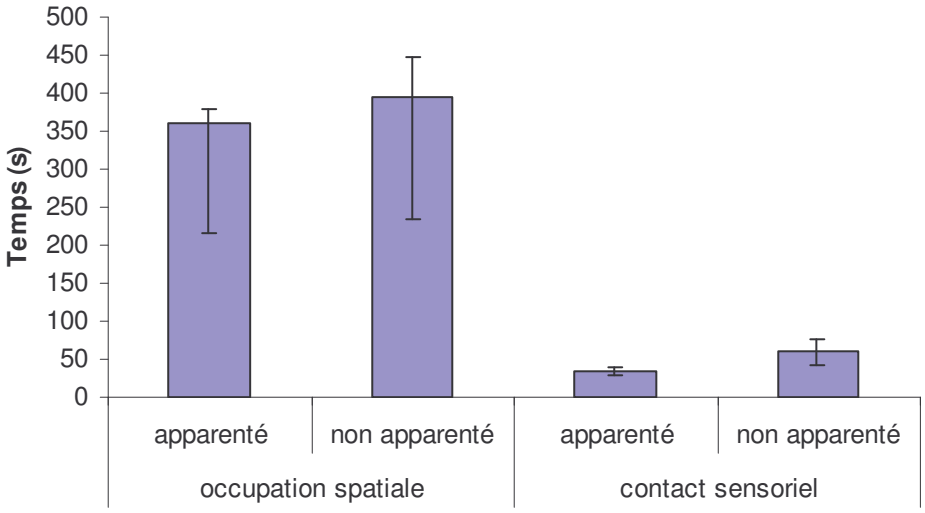


Figure 38: Temps passé (médiane et interquartiles en seconde) par les mères (n=8) face à un fils et un mâle non apparenté

Mâles face à leur mère / une femelle non apparentée

Les mâles passent autant de temps à proximité de leur mère que d'une femelle non apparentée (Wilcoxon pour éch. app. z = -1,334 ; p = 0,182) de même que le temps passé en contact sensoriel avec chacune d'elles ne diffère pas significativement (Wilcoxon pour éch. app. z = -0,94 ; p = 0,349) (Figure 39)

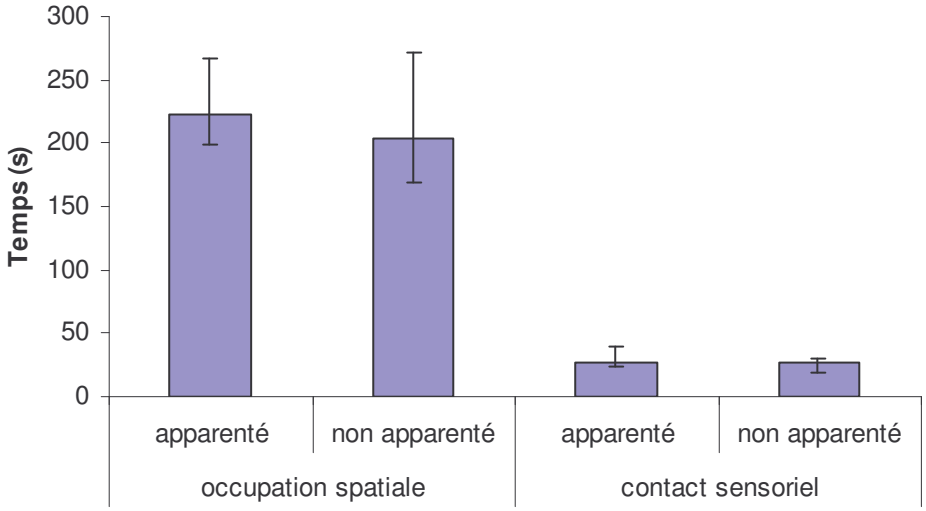


Figure 39: Temps passé (médiane et interquartiles en seconde) par les mâles (n=12) face à leur mère et une femelle non apparenté

III. 3 . Conclusion

Dans la mesure où un véritable choix sexuel aboutissant à un accouplement n'a pas été testé, on peut déduire de cette expérience que l'apparentement des individus ne les empêche pas d'entrer en contact avec leurs congénères apparentés en période de reproduction, après une longue période de séparation.

De plus, l'absence de choix dans le cadre de cette expérience ne prouve en rien que les furets ne reconnaissent pas olfactivement les individus familiers et apparentés avec lesquels ils ont vécu pendant 20 semaines, 6 mois plus tôt.

DISCUSSION

Mécanismes de rupture du noyau familial et tolérance entre les individus avant dispersion

Aucun signe d'agression n'a été observé dans notre expérience entre la mère et ses jeunes, ni entre les jeunes. De plus, les mères ne montrent aucune préférence envers leur descendance femelle par rapport à leur descendance mâle pendant l'allaitement ou la période de sevrage.
Un comportement agressif et différentiel de la mère ne semble donc pas responsable de la dispersion de ses jeunes et plus précisément de la dispersion des mâles chez le furet.
Pendant l'allaitement, la mère récupère aussi bien ses fils que ses filles. Les mères se comportent même envers de jeunes étrangers de façon identique qu'envers leurs propres jeunes. Ces résultats suggèrent deux explications. Soit, aucun signal ne permet à la mère de différencier le sexe ou l'affiliation des jeunes, soit la mère a cette capacité mais agit plus par instinct maternel et récupère tous les jeunes trouvés près du nid quel que soit leur sexe ou le lien de parenté qui les unit. Il a été démontré que les mères des écureuils terrestres de Belding (*Spermophilus beldingi*) ne révèlent leur capacité de discrimination des jeunes qui leur sont familiers qu'à partir de la période de sevrage. Avant cette période, les mères récupèrent tous les jeunes sans aucune discrimination (Holmes, 1984). Le même comportement a été observé chez le campagnol des prairies (*Microtus ochrogaster*) (Hayes et al. 2004). L'une des explications possibles est qu'en période d'allaitement, les jeunes n'ont pas encore développé d'odeurs individuelles. En conséquence, le comportement différentiel ne pourrait se manifester que plus tard, après le sevrage, comme cela a été observé chez les mères des écureuils terrestres de Richardson qui montrent plus de comportement de cohésion avec leur femelle que leur mâle (Michener et Sheppard, 1972), mais aussi chez le campagnol (*Microtus pennsylvanicus*) (Ferkin, 1989) et chez le tamia (*Tamia striatus*) (Loew, 1999).
Cependant, même après la période de sevrage, nos résultats montrent que les mères n'agissent pas différemment envers leurs mâles et leurs femelles. Aucun test sur le comportement des femelles adultes vis-à-vis de jeunes étrangers n'a été réalisé, mais il est arrivé à trois reprises qu'un jeune réussisse à franchir les séparations. Nous les avons retrouvés endormi avec leur "nouvelle" mère et sa portée dans la même boîte nichoir. Bien que la mère soit capable de différencier un individu familier d'un individu non familier par leur marquage anal, elle n'utilise pas cette capacité pour agir différemment envers les petits. Ces observations

supportent l'idée que la mère pourrait aisément accepter un jeune étranger, sans montrer un quelconque signe d'agression à son égard, même après sevrage. Les mères jouaient un rôle de cohésion pour les deux sexes, les mâles ayant même tendance à être plus proches d'elles. Michener (1980) observait également que les mâles de l'écureuil terrestre de Richardson (*Spermophilus richardsonni*) étaient physiquement plus proches de leur mère que les femelles. Cette tolérance n'est pas surprenante si l'on s'intéresse de plus près au comportement des mères après le sevrage. Les mères ont rarement été observées en train de jouer avec leurs jeunes. Elles semblaient au contraire indifférentes à leur égard et avaient plutôt tendance à se déplacer seules dans les enclos, à moins de ne provoquer un effet de suivi en masse par leurs petits. Puisque les mères ne montraient aucun signe d'agression directe envers leurs jeunes, ils pouvaient alors concentrer leurs activités autour d'elles, comme les résultats le démontrent. Si la mère avait été agressive, les jeunes auraient cherché à l'éviter, tout en recherchant le contact avec leurs frères et sœurs ou bien l'isolement. Dans les deux cas, une telle concentration des jeunes autour de leur mère n'aurait pas été observée. Il a été démontré que le sevrage est plus relié à un changement de comportement de la mère que de ses jeunes (Malm et Jensen, 1997, Martin 1986), il n'est donc pas surprenant que les jeunes continuent à chercher le contact avec leur mère après le sevrage, tant que cette dernière accepte leur présence à ses côtés. De plus, la période de reproduction est trop éloignée pour inciter la mère à rejeter ou abandonner ses jeunes comme cela a été suggéré chez le lynx roux (Kitchings et al. 1984) et l'ours brun (Dahle & Swenson, 2003). Finalement, aucune raison ne semble inciter les jeunes à quitter le territoire maternel tant que les ressources en nourriture sont fournies.

Comme aucune différence n'a été trouvée en terme de proximité spatiale entre jeunes, qu'ils soient en présence ou en absence de leur mère, et que lorsque la mère est présente les jeunes se concentrent autour d'elle, on peut en déduire qu'en son absence les jeunes recherchent aussi le contact de leurs congénères. De plus, aucune préférence affiliative n'a été observée entre les mâles, entre les femelles ou entre les mâles et les femelles, il semble donc que les jeunes recherchent un contact indépendamment du sexe de leur congénère.

Si ce n'est pas l'agression de la mère ou des congénères, quelle pourraient être alors les causes proximales qui déclenchent le départ des jeunes?

L'hypothèse du déclic ontogénétique ("ontogenetic switch") (Holekamp et al. 1984, Holekamp, 1986, Nunes & Holekamp, 1996, Nunes et al. 1996, 1998, 1999, Ims & Hjerman, 2001, Dufty & Belthoff, 2001) en d'autres termes, l'atteinte d'une certaine masse corporelle ou d'une certaine masse graisseuse peut être discutée au regard des résultats obtenus. A partir de

la 13^{e} semaine, on voit que la distance entre les mâles en absence de la mère commence à augmenter. Cette augmentation est aussi observable entre les mâles en présence de la mère à partir de la 15^{e} semaine. Ces observations confirment à la fois, que l'attraction de la mère à un effet inhibiteur ou retardateur sur l'augmentation des distances entre les mâles et qu'un certain état "physiologique" a peut-être été atteint et qui inciterait les mâles à s'éloigner de leurs congénères. Vargas & Anderson (1998) observaient également chez le furet à pattes noires (*Mustela nigripes*) que les comportements exploratoires des mâles étaient les plus élevés à l'âge de 16 semaines et interprétaient cette observation comme étant probablement le résultat d'un besoin d'indépendance et de dispersion.

La faiblesse du lien social a également été proposée pour expliquer le départ du noyau familial de plusieurs espèces (de Canidés et de Sciuridés: Bekoff, 1977, renard roux (*Vulpes vulpes*): Harris & White, 1992, renard d'élevage (*Vulpes vulpes*): Aloha et Manonen, 2002). "*In fact, in red foxes, marmots, and captive coyotes (Canis latrans), there is a strong tendency for individuals to avoid one another and to show increasing independence just prior to the time of dispersal, with no increase in any type of social contac*t" (Bekoff, 1977). Dans ce cas, les animaux ont des difficultés à former des liens sociaux durables avec les autres membres de la portée et seraient en conséquence plus enclins à quitter le noyau familial. Ceci peut toucher certains membres de la portée, un dominant comme un dominé (Bekoff, 1977) ou affecter tout les membres d'une portée qui préfèrent limiter la fréquence de leurs contacts en s'espaçant autant que possible les uns des autres (Aloha et Manonen, 2002). D'après Bekoff (1977), les raisons sont sans doute ontogénétiques. Bien que les furets aient tendance à rechercher la proximité de leurs congénères et ne se montrent pas agressifs les uns envers les autres, il n'en demeure pas moins qu'on ne peut parler de véritable cohésion sociale. Les furets ne présentent par exemple pas de comportements de toilettage réciproque, comportement qui peut participer au maintien d'une certaine tolérance entre les individus d'un groupe (Ferron, 1980).

Pour résumer, l'agression entre la mère et ses jeunes ou entre les jeunes ne peut être la raison de leur émigration puisque tant que la mère est présente, elle semble avoir un rôle de cohésion sur sa portée. Les hypothèses proximales du déclic ontogénétique ou celles en relation avec la faiblesse du lien social pourraient être avancées en ce qui concerne le furet en milieu naturel. Il est évident que les limites de l'enclos modifie la perception de ce que peut représenter le milieu extérieur pour les furets dans le cadre des expériences décrites et que ces observations ne sont pas transposables à ce qui peut se passer réellement en milieu naturel, mais elles peuvent néanmoins apporter des éléments de réponse.

Sous une approche fonctionnelle, les causes ultimes de dispersion les plus souvent évoquées sont l'évitement d'accouplements consanguins, la compétition pour l'accès à un partenaire sexuel et la compétition pour les ressources (Greenwood, 1980, Dobson, 1982, Holekamp, 1984, Pusey & Wolf, 1996, McNutt 1996, Harvey & Ralls, 1986, Pusey, 1987, Wolff, 1992, Gundersen & Andreassen, 1998). Ces facteurs agiraient en synergie sur l'individu (Dobson et Jones, 1985) et il est donc difficile de faire la part entre ses trois facteurs. Cependant, dans le cas du furet, on peut vraisemblablement rejeter la compétition entre congénères pour accéder à un partenaire sexuel, dans la mesure où en milieu naturel, les furets se dispersent bien avant d'atteindre leur maturité sexuelle. En captivité, la compétition pour les ressources n'entre pas en jeu, puisque les furets disposaient de nourriture à volonté. Il reste donc l'évitement de la consanguinité, qui est l'une des hypothèses proposées pour expliquer une dispersion biaisée des mâles, qui partent généralement plus tôt et plus loin que les femelles. On ne peut affirmer par le résultat de ces expériences que les mâles se disperseraient pour éviter des accouplements consanguins, mais en tout cas la mère n'intervient pas dans ce processus qu'elle pourrait exprimer par une agressivité particulière à leur égard qui les forcerait à partir.

Finalement, qu'est ce qui pourrait pousser les furets à se disperser ou quel pourrait être le processus de dispersion ?

En milieu naturel, les distances de dispersion varient largement d'une étude à l'autre mais ne sont pas sexuellement biaisées. Caley & Morris (2001) ont montré que la distance de dispersion était environ de 1,2 km en moyenne et que 90% des distances de dispersion n'excédaient pas 5km. Byrom (2002) trouve des distances de dispersion beaucoup plus importantes, les furets se dispersant en moyenne à 5km de leur lieu de naissance. La dispersion non biaisée en faveur d'un sexe n'est pas vraiment surprenante à la vue de nos résultats puisque nous n'avons trouvé aucun comportement différentiel qui pourrait suggérer une différence des distances de dispersion entre les mâles et les femelles. Selon Dévillard (2003), le faible niveau de socialité pourrait aussi agir en faveur d'une dispersion non biaisée.

La grande variation des distances de dispersion entre les populations étudiées laisse supposer l'importance des facteurs environnementaux tels que la disponibilité alimentaire ou la distribution des gîtes, dans le schéma de dispersion des mustélidés solitaires. La limitation des ressources alimentaires pourrait jouer un rôle majeur dans le processus de dispersion (Naidenko 2001), surtout chez les carnivores solitaires. La recherche de nourriture est une activité solitaire chez les mustélidés, même chez les plus sociaux, comme le blaireau européen (*Meles meles*) (Neal & Cheeseman, 1996). Ce comportement alimentaire individuel peut être

observé très tôt, dès le sevrage, quand la mère apporte des proies au terrier. Ainsi, les jeunes putois adoptent des tactiques individuelles relativement tôt pour s'emparer des proies apportées par la mère (Lodé 1989). La recherche d'emplacement individuel pour consommer les proies a aussi été observée chez les jeunes de la genette (*Genetta genetta*) à l'approche de la dispersion, alors qu'au cours des 4 premiers mois de vie, la cohésion entre les jeunes est forte (Roeder, 1980, Roeder, 1984). De plus, il a été démontré que les putois exploitent des sources de nourriture localement abondante jusqu'à épuisement des proies de manière très individualiste (Lodé 1993). Après le sevrage, la mère doit quitter sa portée pour se nourrir. Son absence pourrait inciter les jeunes à se disperser et quitter le territoire maternel, comme nos résultats le laissent supposer. On peut alors y voir un phénomène relativement passif, où les individus se séparent en explorant le milieu alentour, la tendance plus marquée à explorer les environs pouvant être déclenchée par un déclic ontogénétique et favorisée par la faiblesse des liens sociaux. La recherche de nourriture en solitaire pourrait empêcher la persistance des associations entre jeunes. Mais ce comportement n'explique pas à lui seul les mœurs solitaires des mustélidés, comme le furet, puisque certains d'entre eux, comme le blaireau, partagent leur terrier tout en recherchant seuls leur nourriture. La rupture précoce du noyau familial semble interdire le maintien de forts liens sociaux.

Pourtant, avant dispersion, aucun comportement ne laisse présager d'une intolérance des jeunes à l'égard de leurs congénères familiers. Au contraire, tout porte à croire que tant que le contact social est maintenu, la tolérance reste de mise entre les individus. En captivité, de jeunes individus apparentés ou non-apparentés, laissés ensemble, ne montrent aucun signe d'agressivité. Il est donc légitime de se demander si la rupture du noyau familial met réellement fin à toute tolérance possible entre les individus ou si l'association des jeunes de la naissance à leur dispersion, soit environ trois mois en milieu naturel, permettra le maintien d'un niveau de tolérance entre membres apparentés. Cette tolérance en cas de rencontre entre membres apparentés pourrait ainsi permettre le maintien d'un certain degré de philopatrisme chez les jeunes.

Evolution des relations de tolérance interindividuelle avant et après dispersion (/isolement) selon la familiarité des partenaires

Quand un furet, mâle ou femelle, rencontre un congénère de même sexe non familier une interaction amicale s'engage. Poole (1966) parlait d'agression rituelle, mais ce terme apporte

une connotation agressive qui ne transparaît pas lors des interactions. Ce comportement apparaît plutôt comme une sorte d'évaluation au corps à corps des deux partenaires, d'un rapport de force. Ce comportement est couramment observé entre deux furets qui ne se connaissent pas et en dehors de la période de reproduction (Poole 1966). Ces interactions avec des congénères non familiers restent amicales, tant que les deux protagonistes vivent tous deux au contact de congénères.

Cependant, des nuances sont à apporter selon l'âge, le sexe, l'isolement et la familiarité des individus. Alors que les mâles et les femelles avaient des comportements très similaires face à des congénères familiers ou non familiers à 18 semaines, en grandissant, le comportement des mâles évolue. A 23 semaines, les interactions amicales entre mâles se prolongent et particulièrement entre des mâles non familiers, alors que la durée des interactions amicales demeure inchangée chez les femelles. Cette propension des mâles à plus interagir avec leurs congénères est sans doute d'origine hormonale. Selon Stockman et al. (1986), le comportement des mâles furets se différencie de celui des femelles en raison d'une exposition prolongée à des androgènes pendant une longue période postnatal. Le taux de testostérone des mâles est également significativement plus élevé que celui des femelles à six et dix semaines (Baum et al. 1985).

L'isolement, qui peut être assimilé à la dispersion du furet en milieu naturel, influence également les interactions engagées lors des rencontres entre les partenaires. Chez les mâles comme chez les femelles, la *durée* des interactions face à des congénères "anciennement" familiers va alors être identique à celle rencontrée entre des congénères non familiers. Ceci corrobore les travaux de Poole (1973) qui montraient que les mâles se comportaient vis-à-vis d'anciens compagnons de cage comme face à des étrangers après seulement 48 heures de séparation. Cependant, la *nature* de ces interactions est différente selon le sexe et la familiarité des individus. En effet, l'isolement semble contribuer à une intolérance exacerbée des femelles vis-à-vis de leurs congénères. Seules les femelles maintenues isolées ont montré des signes d'agressivité, et d'autant plus envers des femelles non familières, dont les interactions ont pris une tournure agressive dans la majorité des cas. Ces observations réalisées sur un nombre relativement limité de rencontres incitent à la prudence quant à la généralisation du phénomène. Mais dans le cadre de ces expériences, chez les femelles, l'isolement semble intensifier la nature agressive des interactions et particulièrement à l'encontre des femelles non familières, ce qui n'est pas le cas des mâles, mais cette tendance nécessite confimation. Cette plus grande tolérance des femelles furettes envers des femelles familières après une période d'isolement relativement courte suggère un potentiel

philopatrique chez les femelles de cette espèce, comme le propose Ferkin (1988) chez le campagnol des prairies (*Microtus ochrogaster*). Chez le putois, Lodé (2001) a démontré que le degré de parenté des femelles était deux fois plus important que celui des mâles, laissant présager un philopatrisme chez les premières. Ce philopatrisme pourrait donc être favorisé par le maintien d'un certain degré de tolérance entre proches parentes. Cependant, la territorialité intrasexuelle, observée en milieu naturel serait néanmoins maintenue en raison du caractère intolérant des femelles qui pourrait être une caractéristique phylogénétique de ce sexe. En effet, bien que les conditions de captivité ne peuvent être transposables aux véritables conditions rencontrées en milieu naturel, le caractère d'exclusivité territoriale des femelles, expliquées en terme de défense des ressources alimentaires (Sandell, 1989, Powell, 1979, Davies 1991) ou de facilité d'accès à des partenaires sexuels sont à exclure dans le cas présent. Puisque chaque animal dispose de nourriture à volonté et que les expériences ont eu lieu en dehors de la période de reproduction, le caractère phylogénétique du comportement agressif des femelles peut être retenu. Ceci conforte la thèse de Balharry (1993) qui soutient l'importance du caractère phylogénétique du comportement solitaire des Mustélidés. Même s'il ne rejette pas l'importance de la distribution des ressources alimentaires ou de phénomènes liés à la dispersion pour expliquer l'organisation socio-spatiale de la martre, Balharry souligne l'importance des facteurs phylogénétiques qui déterminent, selon lui, une intolérance des congénères à l'âge adulte. Il conclut en ces termes "*This hypothesis (phylogenetic) predicts that irrespective of the pattern of resource availability, group formation will not occur. The fact that (a) all species of the subfamily Mustelinae show the same solitary pattern of dispersion as described here for Martes martes whilst (b) using resources very similar to those of some of the group-living carnivores, suggests that phylogeny may be much more important in defining social structure than has been hitherto believed*". Ce fait est cité par Johnson et al. (2000) qui reprenant la conclusion de Balharry (1993) soulignent que la fouine maintient une territorialité intrasexuelle rigide, bien qu'elle occupe des habitats identiques et a un régime alimentaire similaire à ceux du renard roux ou du chat, qui eux forment des groupes en milieu urbain.

Les interactions agressives n'ont pas été observées chez les mâles dans le cadre de ses expériences qui se sont déroulées sur des furets âgés de 23 semaines, soit bien avant l'atteinte de leur maturité sexuelle. Cependant, le penchant agressif des mâles se manifeste en période de reproduction (Poole 1966, 1973). A l'âge de 10 mois (fin février), les mâles qui partageaient leurs enclos avec leurs congénères de même sexe ont d'ailleurs été séparés, en raison des morsures qu'ils s'infligeaient au niveau de la nuque. Les animaux étaient souvent

observés en position de lutte, c'est-à-dire qu'un mâle en chevauchait un deuxième en maintenant fermement sa nuque dans sa gueule, sans lâcher prise lors des déplacements. Il semble donc que l'entrée en période de reproduction met un terme aux relations amicales que pourraient entretenir les mâles en dehors de la période de reproduction.

Quelles conclusions peuvent être tirées concernant les capacités de discrimination de parenté chez le furet?

Comme il a été précisé le mécanisme testé dans le cadre de cette expérience est la discrimination d'individus par familiarisation directe, c'est à dire que la période d'association des furets jusqu'à leur dispersion, a permis aux furets de réagir différemment face à leurs congénères selon l'expérience sensorielle qu'ils en ont eu pendant leur jeunesse. Ce type de reconnaissance est fréquemment rencontré et permet à de nombreuses espèces de moduler leur comportement en fonction de la familiarité des individus (Puppe, 1998, Stookey & Gonyou, 1998, voir Matéo, 2003 pour une revue complète sur les écureuils terrestres et autres rongeurs, Hare, 2004). Les furets utilisent vraisemblablement des signaux olfactifs pour discriminer leur partenaire, puisque à 15 semaines, il a été démontré que les furets sont capables de différencier olfactivement le marquage anal d'un congénère familier (avec lequel ils vivent) du marquage anal d'un congénère qui leur est complètement étranger.

La période d'isolement dans le cadre de cette expérience est de 20 jours. Il serait intéressant de déterminer si cette mémoire olfactive perdure pour des périodes d'isolement plus importantes, mais l'on peut supposer que ce soit le cas. Todrank et al. (1999) ont démontré que les interactions sociales au sein de la portée avant dispersion sont nécessaires, mais suffisantes, à la discrimination de l'odeur d'individus proches (deux frères par exemple) même après 9 mois de séparation. Chez le chien domestique, Hepper (1994) a montré qu'après 2 ans de séparation, les individus répondaient préférentiellement à l'odeur d'un de leurs congénères apparentés avec lequel ils avaient vécu jusqu'au sevrage qu'à l'odeur d'un congénère inconnu. Enfin, chez la genette, Roeder (1984) a démontré que les femelles étaient encore capables de discriminer le marquage d'un congénère familier après 9 semaines de séparation. Par contre, le campagnol des prairies (*Microtus ochrogaster*) se comporte de manière identique face à un congénère apparenté et non apparenté, après seulement 20 jours de séparation (Paz-Y-Mino & Tang-Martinez, 1999). Cependant, il est nécessaire de prendre en compte, la durée de l'association post-natale qui peut également influencer la nature des rapports entre individus familiers après des périodes de séparation identiques (Gavish et al. 1984).

Cependant, il est possible que cette association post-natale ne soit pas nécessaire à la reconnaissance des individus apparentés chez le furet. Pour répondre à cette question, il aurait fallu procéder à une adoption croisée afin de déterminer si le furet est capable de reconnaître ses congénères apparentés par familiarisation indirecte, c'est-à-dire sans n'avoir jamais été au contact de ses frères et sœurs. Mais la mise en œuvre de cette expérimentation aurait nécessité un nombre de portées bien plus important. Ce mécanisme de reconnaissance par familiarisation indirecte a été démontré chez plusieurs espèces de rongeurs comme la souris à pattes blanches (Grau, 1982), le rat (Hepper, 1987), l'écureuil terrestre de Belding (Holmes 1986a et 1986b), le castor (Sun & Müller-Schwarze, 1997) ou encore le hamster doré (Heth et al. 1998, Matéo & Johnston, 2000). Cette capacité peut ainsi permettre aux animaux d'entretenir des contacts privilégiés ou au moins non agonistiques, avec des congénères apparentés même s'ils ne les ont jamais rencontrés et qui leur sont en conséquence non familiers. Un gradient des relations agonistiques proportionnel au degré de parenté et de familiarité des individus peut alors être observé dans le sens Apparenté - Familier / Apparenté - Non Familier / Non Apparenté - Familier / Non Apparenté - Non Familier, où les animaux privilégient la parenté de leurs congénères dans les relations amicales qu'ils établissent. L'existence de ce système de reconnaissance sophistiqué amène à des considérations sur la théorie de la sélection de parentèle, dont Hamilton (1964) fut le précurseur et à l'évitement de la consanguinité et de ses effets délétères (Hoogland, 1982, Keller & Waller, 2002) qui peuvent être en relation avec l'organisation sociale des espèces considérées. Par exemple, chez l'écureuil terrestre de Belding, seules les femelles se montrent plus amicales envers des demi-sœurs "paternelles" non familières. Par contre, les mâles ne manifestent pas cette différence de comportement pour des demi-frères "paternels" non familiers (Holmes, 1986). Or, en milieu naturel, seules les femelles vivent en groupes sociaux et manifestent un favoritisme social à l'égard de proches parentes. La manifestation de cette capacité de reconnaissance uniquement chez les femelles est peut être donc à mettre en relation avec l'importance accordée à leurs congénères de même sexe au sein du groupe (Holmes, 1986).

En conclusion, on peut avancer que la philopatrie est un phénomène concevable chez le furet en raison de l'absence d'agressivité entre les membres de la portée (mères et jeunes) avant dispersion. Certaines hypothèses ont été avancées sur les hypothétiques raisons de leur départ (déclic ontogénétique, faiblesse du lien social, recherche solitaire de nourriture qui rompt le contact social) mais ceci nécessiterait confirmation. L'isolement, consécutif à la dispersion, semble exacerber le caractère intolérant des femelles, mais il est surtout observé à l'encontre

des femelles non familières. Ce résultat vient supporter l'hypothèse d'une possible philopatrie des femelles. Chez les mâles, cette philopatrie paraît également concevable, au moins avant l'entrée en période de reproduction.

DEUXIEME PARTIE

REPRODUCTION

A . COMMUNICATION OLFACTIVE ET IMPORTANCE DES DIFFERENTES SOURCES D'ODEURS CHEZ LE FURET EN PERIODE DE REPRODUCTION

INTRODUCTION

Les modalités de communication (lieux, nature des signaux, fréquence et détection) sont étroitement liées aux structures sociales des espèces (Roeder, 1985). Le marquage olfactif est un comportement rencontré chez de nombreux mammifères terrestres. Les fécès, l'urine et les sécrétions glandulaires sont autant de signaux de communication chimique qui ont l'avantage de persister dans le temps. Chez les mustélidés, leurs caractéristiques (lieu de dépôt, présence/absence d'allomarquage, statut social de l'émetteur) et leurs significations probables (auto-communication, maintenance territoriale) diffèrent selon le degré de territorialité des espèces (Roeder, 1984, De Monte, 1990).

La détection des signaux olfactifs déposés par des congénères ou par l'individu lui-même dans l'environnement lui permet d'y ajuster son activité. Il est également possible que ces activités de marquage contribuent à la ségrégation spatio-temporelle de l'activité des mâles et des femelles chez le putois (Lodé 1996, Marcelli et al. 2003). Les marquages olfactifs peuvent en effet informer un individu sur l'occupation de territoires contigus par d'autres congénères (Gorman, 1984, Murdock & Randall, 2001) ce qui peut lui permettre d'éviter des confrontations directes avec l'occupant (Gosling 1982, Gosling & McKay, 1990). De tels mécanismes d'évitement sont vraisemblables si les animaux donnent un sens particulier aux odeurs laissées par leurs congénères dans l'environnement. Le sens donné à ces odeurs par l'animal et l'importance qui leur est accordée suscitera alors une réaction de sa part qui sera elle-même dépendante d'au moins trois facteurs, à savoir l'espace, le temps et les caractéristiques propres à l'individu, comme son âge, son sexe et ses expériences vécues. Ainsi un animal ne réagira pas de la même façon si l'odeur d'un congénère est perçue à l'intérieur ou à l'extérieur de son domaine vital (Poole, 1973, Sliwa & Richardson, 1998). La réponse du récepteur du signal peut également être influencée par son activité hormonale soumise au cycle des saisons. Par exemple, un marquage véhiculant des informations sur l'état sexuel de son émetteur (Gese & Ruff, 1997, Wolff et al, 1992, Lazaro-Perea et al. 1999, Swaisgood et al. 2000) pourra stimuler l'activité d'un animal sexuellement mature ou au contraire ne susciter aucune réaction de la part d'un animal immature.

Chez les espèces solitaires, la communication olfactive doit avoir un rôle clé dans la rencontre des partenaires sexuels en période de reproduction. Il a été démontré chez le furet (Clapperton 1989) et chez l'hermine (Erlinge et al. 1982) que certaines activités de marquage différaient entre les mâles et les femelles et variaient en période de reproduction. Clapperton et al. (1988) ont également démontré que les furets sont capables de différencier l'odeur du marquage anal d'un individu familier de celle d'un congénère non familier. Les résultats présentés dans la première partie de ce travail fournissent des informations complémentaires sur l'apparition des odeurs individuelles, puisqu'il a été démontré que les femelles sont capables de distinguer le marquage anal d'individus familiers et non familiers âgés de 12 semaines. De même, les jeunes furets âgés de 15 semaines sont capables de distinguer le marquage anal d'un individu non familier de celui d'un congénère familier.

Cependant, les furets réalisent deux autres types de marquage associés au dépôt d'odeurs urogénitale et corporelle (Clapperton 1989). On ne dispose d'aucune information à propos des informations qu'elles peuvent véhiculer et notamment si elles ont les mêmes propriétés que celle du marquage anal, à savoir qu'elles permettent de différencier deux individus, un familier et un non familier. En raison de la rareté des rencontres entre furets en dehors de la période de reproduction, l'hypothèse est que si ces marquages véhiculent des informations plus précises sur l'individu, elles doivent être d'autant plus importantes pour les mâles et les femelles en période de reproduction, quand ils cherchent à s'accoupler et peut-être choisir leur partenaire sexuel (Andersson, 1994). Ces odeurs peuvent en effet leur fournir des informations clés. En effet, tout comme le putois, le système de reproduction du furet peut être qualifié de polygynie dispersée en raison du mode de vie individualiste des femelles (Lodé et al. 2003). Cependant, les domaines vitaux des femelles recoupent le domaine vital d'au moins un mâle, de manière plus ou moins importante (Moors et Lavers, 1981). Les femelles ont donc la possibilité de devenir familières aux odeurs déposées par un ou plusieurs mâles et se fier à ces signaux olfactifs pour juger de leur qualité, au moment des rencontres. Ainsi, les femelles pourraient préférer des mâles résidents (Reece-Engel, 1988) et familiers (Randall et al. 2002) en tant que partenaire sexuel. Il a été démontré chez certains rongeurs que le marquage peut être utilisé comme signal pour juger les capacités compétitives des partenaires potentiels (Johnston et al. 1997, Rich & Hurst 1998, 1999). De ce fait, si les femelles de mustélidés sont capables de discriminer les odeurs des mâles et si elles montrent une préférence pour tel partenaire en fonction de leurs marquages olfactifs, nous pouvons émettre l'hypothèse qu'une sélection sexuelle des femelles peut avoir lieu contrairement à ce que le fort dimorphisme sexuel de cette espèce suggère (Moors, 1980, Weckerly, 1998, Lodé,

2003). Une facilitation du comportement reproducteur face à un partenaire olfactivement familier à en effet était démontrée chez de nombreuses espèces de rongeurs (la gerbille, *Meriones unguiculatus*, Daly 1977, le lemming *Lemmus trimucronatus*, Coopersmith & Banks 1983) mais aussi chez les primates (le loris pygmé *Nycticebus pygmaeus*, Fisher et al 2003). Cependant peu d'études ont été réalisées chez les carnivores à ce sujet. Seul, Poole (1974) avait démontré que les mâles d'hybrides (putois x furet) étaient plus intéressés par une femelle non familière qu'une femelle familière dans un contexte de choix sexuel, mais dans son expérience les femelles familières partageaient l'enclos des mâles.

Dans ce contexte notre objectif est de 1/ tester les capacités de discrimination des mâles et des femelles pour les odeurs émises par des individus de sexe opposé lors des marquages anal, urogénital et corporel 2/ comparer l'intérêt des mâles et des femelles pour les trois odeurs émises et 3/ tester l'utilisation éventuelle de ces capacités de discrimination dans un contexte de choix afin de déterminer si la familiarité olfactive pourrait influencer les contacts établis entre deux congénères de sexe opposé en période de reproduction.

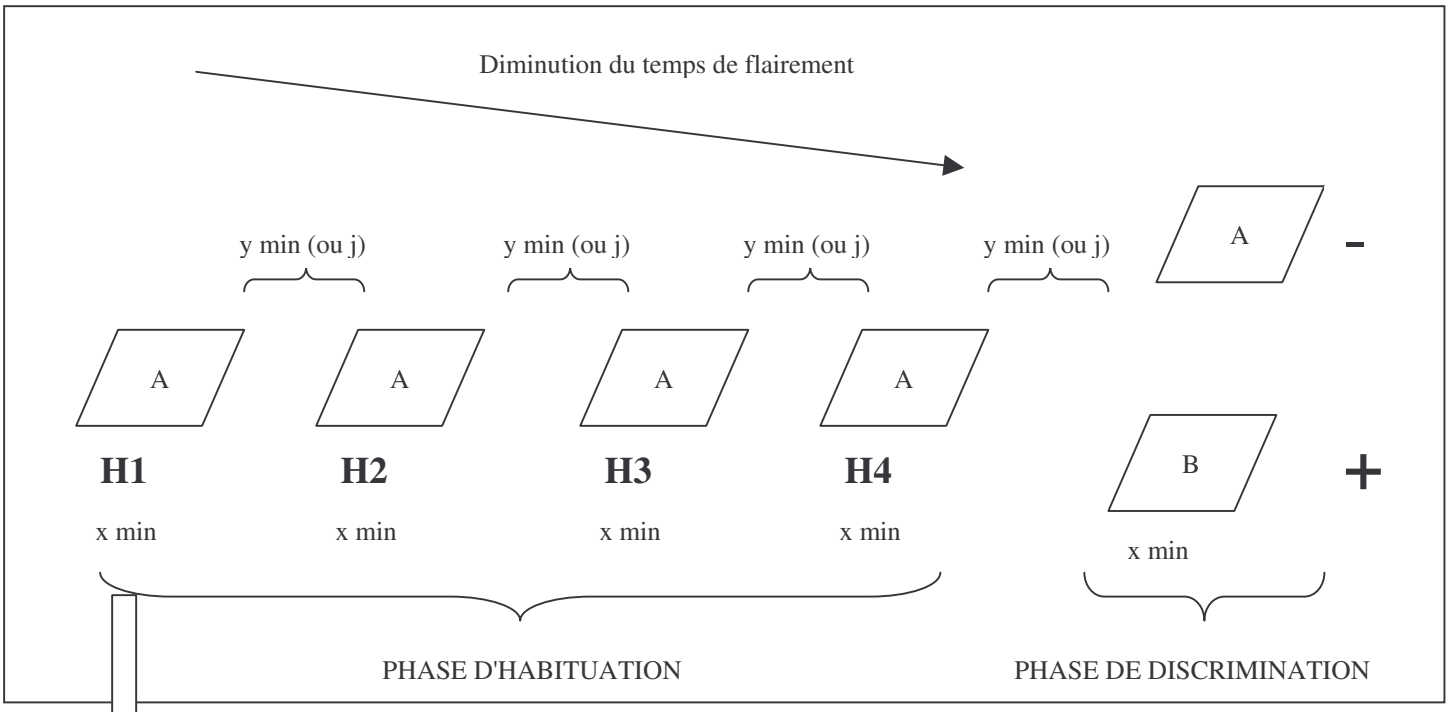


Figure 40: Rappel du principe du test d'habituation - discrimination

La première présentation H1 de la phase d'habituation a permis d'obtenir:

des temps passés par les mâles à flairer les filtres imprégnés du marquage anal ①
corporel ②
femelles urogénital ③ } des

des temps passés par les femelles à flairer les filtres imprégnés du marquage anal ④
corporel ⑤
des mâles urogénital ⑥ }

I . IMPORTANCE DES ODEURS DES CONGENERES DE SEXE OPPOSE ET CAPACITE DE DISCRIMINATION OLFACTIVE DES FURETS ADULTES EN PERIODE DE REPRODUCTION

Trois tests d'habituation / discrimination (Rappel du principe Figure 40 ci-contre) ont été effectués sur les odeurs des marquages anal, corporel et urogénital produits par des congénères de sexe opposé sur des furets pour :

❶ comparer l'intérêt de chacune de ces odeurs entre les mâles et les femelles (comparaisons ① à ④, ② à ⑤ et ③ à ⑥)

❷ comparer l'intérêt suscité par ces trois odeurs sur les mâles et sur les femelles (comparaisons ①, ② et ③ chez les mâles et comparaisons ④, ⑤ et ⑥ chez les femelles)

❸ tester sur chacune de ces odeurs, la capacité des furets à distinguer une odeur familière d'une odeur non familière (phase de discrimination, comparaison de A et B)

Les comparaisons sont effectuées sur les temps passés à flairer les filtres imprégnés de l'odeur collectée sur les animaux.

I.1. Méthodologie

1.1.1. Prélèvement et présentation des odeurs

Le prélèvement des odeurs sur les individus adultes a été réalisé comme décrit p.30 sur des carrés de papier filtre de 2 cm de côté.

Les filtres étaient ensuite fixés à l'aide de Patafix sur des carrés de plexiglas de 20cm de côté fixés au fond du dispositif, avant le passage de l'individu. Les bords noirs des carrés permettaient de bien visualiser la zone de flairage lors du dépouillement des enregistrements vidéo (Figure 41a&b)

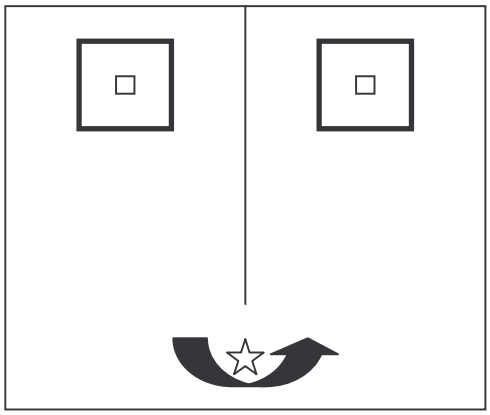


Figure 41a et 41b : Présentation des odeurs, la flèche représente l'accès de l'individu testé. L'étoile représente l'endroit où l'animal était déposé à la main par l'expérimentateur.

1.1.2. Test d'habituation – discrimination

Les tests ont été menés sur un total de 8 mâles et de 14 femelles, mais toutes les femelles n'ont pas participé à l'ensemble des tests. Le nombre d'individus utilisés pour chaque test d'odeur est précisé dans les figures 42, 43 et 44.

Quand par exemple, l'odeur du marquage anal d'un individu x était testé sur un individu y, l'odeur du marquage urogénital et corporel de l'individu x n'était pas testé sur l'individu y pour éviter tout risque d'habituation croisée. Il a en effet été démontré que certains marquages produits par un individu peuvent avoir une base odorante commune qui permet à d'autres congénères de le reconnaître sur la base de marquage de différentes provenances (Johnston & Jernigan, 1994, Johnston et Bullock, 2001). En d'autre terme, quand un nouveau marquage était testé, l'odeur d'un individu n'était plus utilisée sur le même sujet.

Ces tests ont été les premiers tests d'habituation / discrimination réalisés sur les furets. Les temps d'exposition, les temps de latence et le nombre de présentations ont été choisis selon les différentes informations trouvées dans la littérature (Roeder, 1980, Tang-Martinez et al. 1993, Johnston et al.1997, Swaisgood et al. 1999) avec :

- Un temps d'exposition (x) à l'odeur = 15 min
- Un temps de latence entre les présentations (y) = 1 journée
- Un nombre de présentation pour la phase d'habituation = 4

Un test d'habituation-discrimination pour une source odorante était séparé des autres par un ou deux jours d'arrêt. Tous les individus étaient testés le même jour à chaque étape.

Les odeurs ont été testées dans l'ordre suivant : marquage anal, corporel et urogénital par tirage aléatoire.

Deux contrôles ont été réalisés pour s'assurer de l'indifférence des furets à l'égard du papier filtre vierge utilisé comme support de présentation aux différents marquages odorants. Le premier a été réalisé avant de démarrer les tests effectifs, le second avant les tests sur le marquage urogénital. Les temps passés à flairer les papiers filtres étaient de l'ordre de quelques secondes (Tableau 16), ils ont donc été jugés insignifiants sur les 15 minutes consacrées au test. Puisque le papier filtre vierge ne suscite aucune curiosité particulière et ne biaise pas le temps passé à flairer les différentes odeurs proposées, on peut considérer que ce matériel est un support adéquat à la présentation des différents marquages.

Tableau 16: Durée (s) de flairage des filtres vierges par les mâles et les femelles au cours des contrôles 1 et 2.

Durée de flairage de filtre vierge (médiane et interquartile) en s	Contrôle 1	Contrôle 2
par les mâles	3 (0 – 5,25)	6 (4,5 – 8,5)
par les femelles	0,5 (0- 3,25)	2 (1 - 3)

Le premier contrôle a également permis de familiariser les furets au dispositif de test.

1.1.3. Analyses statistiques

Des tests non paramétriques ont été utilisés en raison des petits effectifs. Les tests n'ont pas été dupliqués puisque le principe du test d'habituation-discrimination est basé sur un processus de familiarisation, qui ne peut plus être efficace si le processus est répété plusieurs fois.

Validation de la procédure de test

❶ Le contrôle de l'éventuelle préférence spatiale des individus pour un côté du dispositif a été testé sur le temps médian passé par les mâles et les femelles à flairer les filtres de droite et de gauche au cours des quatre tests d'habituation (H1 à H4), pour chaque source odorante à l'aide des tests de rang de Wilcoxon pour échantillons appariés, soit 6 tests au total.

❷ Un test de Kruskall-Wallis a été utilisé pour tester l'unicité du comportement des mâles et des femelles sur le temps passé à flairer chaque source d'odeurs au cours de la période d'habituation.

❸ La répétition de la même procédure ne semble pas affecter l'intérêt général des furets pour les tests puisque le temps passé à flairer les différentes sources d'odeurs ne diminue pas avec le temps (Tableau 18, p.122). Le temps passé à flairer les différentes sources d'odeurs semble donc être un bon indicateur de l'intérêt des furets pour ces odeurs.

Analyses de l'intérêt et de la discrimination des trois odeurs

❶ Le succès de la phase d'habituation de chaque odeur testée, qui doit révéler une diminution du temps de flairage entre la première et la quatrième présentation, a été analysé à l'aide d'un test de Friedman (selon Siegel & Castellan, 1988) pour mesures répétées car tous les individus étaient soumis à la même procédure à chaque essai. A la suite de la détection d'un effet significatif, les différences entre la première présentation H1 et les trois suivantes (H2 à H4) étaient testées par une procédure de comparaisons multiples de Bonferroni.

❷ La discrimination des odeurs a été analysée en utilisant les tests de rang de Wilcoxon pour échantillons appariés, car les odeurs familières et non familières étaient présentées simultanément.

❸ La différence d'intérêt portée aux trois odeurs du sexe opposé proposées lors de la première étape des tests d'habituation (H1) a été testée en comparant le temps passé à les flairer chez les mâles (comparaison ①, ②, ③, Figure 40) et chez les femelles (comparaison ④, ⑤, ⑥ Figure 40) à l'aide d'un test de Kruskall-Wallis. Si le test menait à une différence significative, les différences entre les paires de stimuli étaient testées par une procédure de comparaison multiple (correction de Bonferroni).

❹ Des tests de Mann-Whitney ont été utilisés pour comparer l'intérêt de chaque source d'odeurs entre les mâles et les femelles, au cours du premier jour d'habituation (marquage anal: comparaison ① à ④, marquage corporel : comparaison ② à ⑤ et marquage urogénital : comparaison ③ à ⑥, figure 40).

I. 2. Résultats

Validation de la procédure de test

❶ Pendant les quatre jours d'habituation, le temps passé à flairer l'odeur du filtre de droite ne différait pas significativement du temps passé à flairer l'odeur du filtre de gauche quels que soient l'odeur et le sexe du sujet (tests des rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés, $p>0,05$). Ainsi, aucune préférence spatiale n'a été détectée avant la phase de discrimination.

❷ Aucune différence significative n'a été trouvée ni entre les mâles, ni entre les femelles pour chaque odeur testée (tests de Kruskall-Wallis, n.s), donc aucun mâle et aucune femelle n'a réagit différemment de ses congénères de même sexe quant au temps passé à flairer les différentes odeurs proposées.

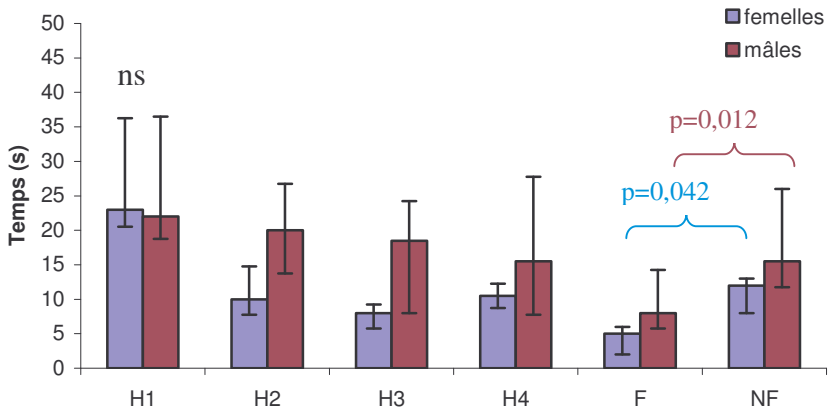


Figure 42: Temps (s) (médiane et écarts interquartiles) passé par les femelles (n=8) et les mâles (n=8) furets à flairer l'odeur anal de congénères de sexe opposé. Phase d'habituation: H1 à H4= odeur d'un même animal, Phase de discrimination: F (odeur familière de la phase d'habituation) et NF (odeur non familière)

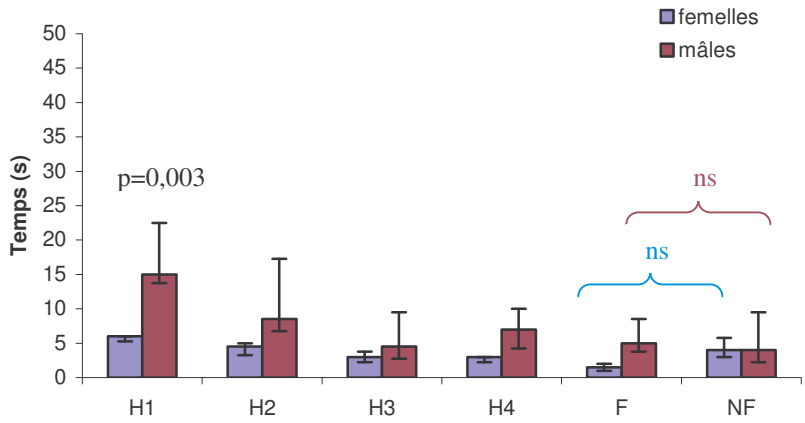


Figure 43: Temps (s) (médiane et écarts interquartiles) passé par les femelles (n=5) et les mâles (n=8) furets à flairer l'odeur corporelle de congénères de sexe opposé. Phase d'habituation: H1 à H4= odeur d'un même animal, Phase de discrimination: F (odeur familière de la phase d'habituation) et NF (odeur non familière)

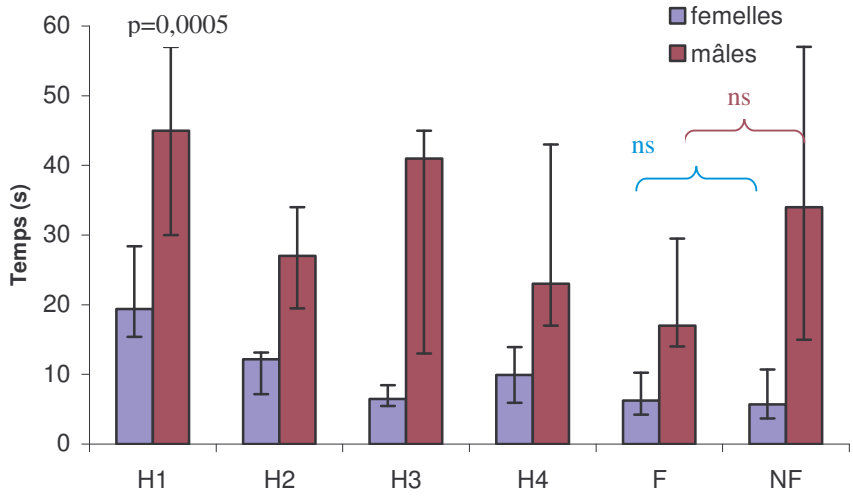


Figure 44: Temps (s) (médiane et écarts interquartiles) passé par les femelles (n=8) et les mâles (n=8) furets à flairer l'odeur urogénitale de congénères de sexe opposé. Phase d'habituation: H1 à H4= odeur d'un même animal, Phase de discrimination: F (odeur familière de la phase d'habituation) et NF (odeur non familière)

Analyses de l'intérêt et de la discrimination des trois odeurs

❶ Les phases d'habituation aux différentes odeurs présentées ne se sont pas toujours déroulées avec le succès escompté, car bien que le temps passé à flairer les filtres de H1 à H4 diminue (Figure 42, 43 et 44), cette baisse n'est pas significative dans tous les cas (Tableau 17). Ainsi, les femelles diminuent significativement leur temps de flairage entre H1 et H4 pour les marquages anal et urogénital des mâles, mais pas pour le marquage corporel, auquel elles n'accordent d'ailleurs que peu ou pas d'intérêt. Au contraire, les mâles diminuent significativement leur temps de flairage entre H1 et H4 pour le marquage corporel, mais pas pour le marquage anal et urogénital des femelles. Il demeure néanmoins qu'il y a bien une diminution du temps de flairage entre le premier et le dernier filtre présenté même si cette baisse n'est pas significative.

Tableau 17: Résultats des tests pour mesures répétées de Friedman suivis d'une procédure de comparaisons multiples pour tester le succès de la phase d'habituation des mâles et des femelles pour les trois odeurs (anales, corporelles et urogénitales) de congénère de sexe opposé. H1 / H4 = baisse du temps de flairage de H1 à H4

marquages	sexe	FS	p	Comparaisons 2 à 2
anal	mâles	4,16	0.24	
	femelles	14,51	0,0023	H1/H4 significative
corporel	mâles	13,39	0,0038	H1/H4 significative
	femelles	4,76	0,19	
urogénital	mâles	5,19	0,16	
	femelles	17,84	0,0005	H1/H4 significative

❷ Les mâles et les femelles passent significativement moins de temps à flairer le marquage anal familier que le marquage anal non familier des congénères de sexe opposé (Wilcoxon pour échantillons appariés, mâles : z= -2,524, p=0,012 ; femelles : z= -2,033, p=0,042, Figure 42 F vs.NF). Par contre, aucune capacité de discrimination n'a été détectée ni chez les mâles, ni chez les femelles pour les marquages corporel et urogénital du sexe opposé (Wilcoxon pour échantillons appariés, $p > 0,05$, Figures 43 & 44, F vs. NF).

Parmi les trois odeurs testées, seul le marquage anal permet aux mâles et aux femelles de discriminer un individu familier d'un individu non familier.

❸ Les trois sources odorantes de congénère de sexe opposé n'ont pas la même importance pour les mâles et les femelles. En effet, les mâles passent significativement plus de temps à flairer le marquage urogénital que le marquage corporel des femelles, tandis que les femelles passent significativement plus de temps à flairer les marquage anal et urogénital des mâles que leur marquage corporel (Tableau 18).

Tableau 18: Résultats des tests de Kruskall Wallis suivis d'une procédure de comparaisons multiples pour l'évaluation de l'intérêt des odeurs anal (a), corporel (c) et urogénital (u) de congénères de sexe opposé révélée par le temps passé sur les premiers filtres présentés H1 lors de la phase d'habituation de chacune des odeurs présentées.

sexe	marquages	médiane (interquartile inf et sup.) en s	H	p	Comparaisons 2 à 2	
mâles	anal	22 (18,8 – 36,5)	8,07	0,012	Pa/u	n.s
	corporel	15 (13,8 – 22,5)			Pa/c	n.s
	urogénital	45 (30 – 57)			Pu/c	*
femelles	anal	23 (20,5 – 36,3)	13,53	0,0012	Pa/u	n.s
	corporel	6 (5,3 – 6)			Pa/c	*
	urogénital	17 (13 – 26)			Pu/c	*

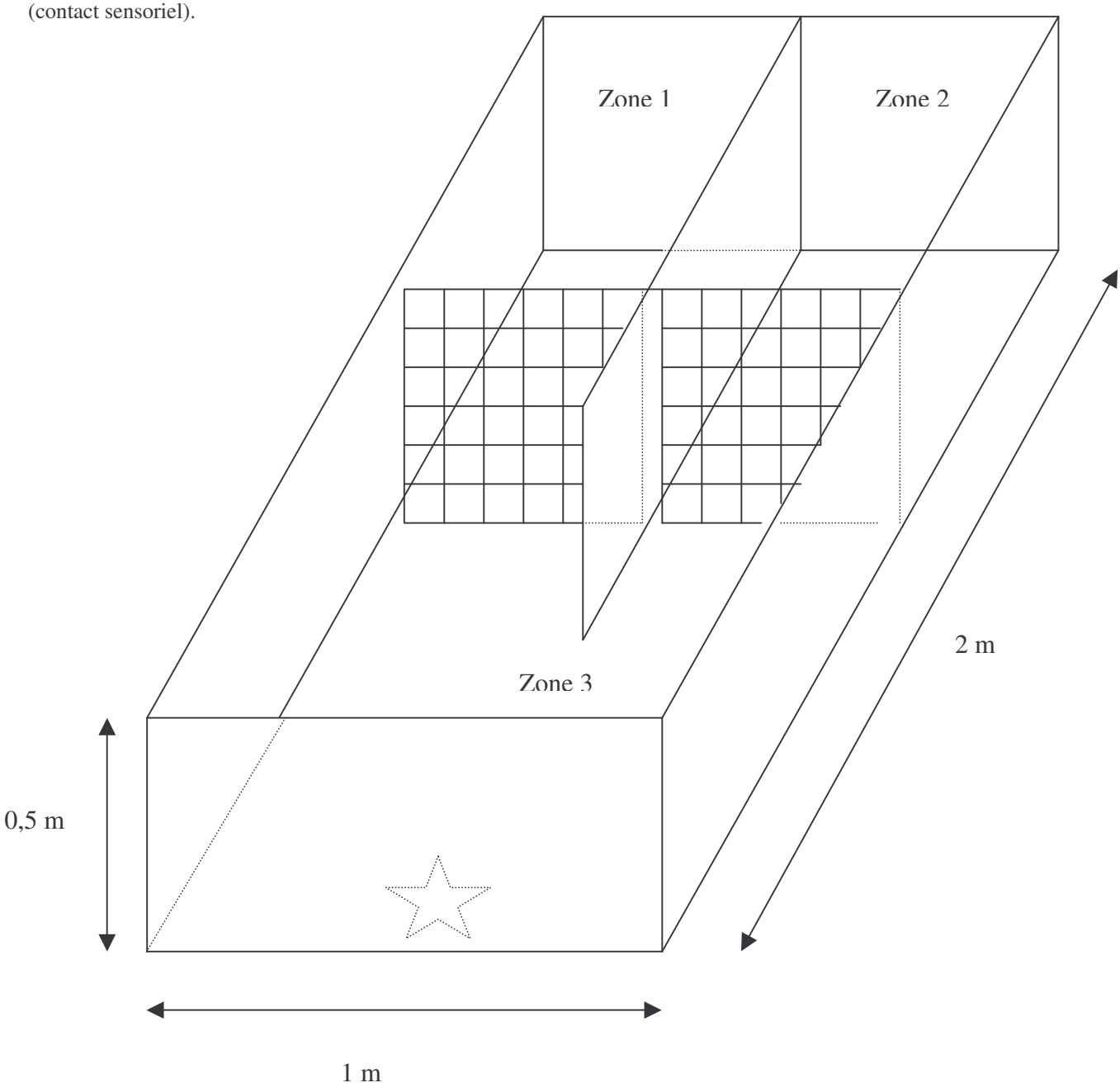
❹ La comparaison des temps passés à flairer la première présentation H1 entre les mâles et les femelles pour chaque odeur proposée, montre que deux d'entre elles ne suscitent pas le même intérêt pour les mâles et les femelles. Il s'agit des odeurs corporelle et urogénitale. Ainsi, les mâles sont significativement plus intéressés par l'odeur corporelle (Figure 43, première présentation, Mann-Whitney, U = 9,5, p=0,003) et urogénitale (Figure 44, première présentation, Mann-Whitney, U = 5, p=0,0005) du sexe opposé que les femelles. Seul, le marquage anal des individus de sexe opposé intéresse autant les mâles que les femelles (Figure 42, première présentation, Mann-Whitney, U=37, p=0.19).

RAPPEL METHODES : Test de préférence spatiale des partenaires

Le sujet testé est placé en zone 3 au niveau de l'étoile, après avoir déposé deux de ses congénères de sexe opposé, l'un en zone 1, l'autre en zone 2. Seul l'animal testé avait la possibilité de se déplacer librement dans la zone 3 et entrer en contact avec le partenaire de son choix. Séparés par une cloison grillagée, ils pouvaient se flairer et se lécher à travers les mailles. L'un était apparenté au sujet de l'expérience, l'autre non.

Dans le cadre de cette expérience, les furets étaient non apparentés.

Afin de rendre compte de la préférence du sujet pour l'un de ses deux congénères, deux paramètres ont été pris en compte (1) Le temps total passé dans les 50cm près du grillage de séparation, orienté visuellement vers le partenaire ou le corps le long du grillage en position d'attente ou faisant des aller-retour devant le grillage (comportement spatial) (2) le temps engagé par l'individu à flairer et lécher son partenaire à travers le grillage (contact sensoriel).



II . INFLUENCE DE LA FAMILIARITE OLFACTIVE SUR LES CONTACTS ETABLIS ENTRE LES MALES ET LES FEMELLES

Cette expérience proposait aux femelles puis aux mâles deux partenaires de sexe opposé dont l'un était olfactivement familier, l'autre non, afin de déterminer quel individu était le plus attractif. Dans le cadre de cette expérience, toutes les rencontres ont été réalisées entre des individus non apparentés. Cette expérience a été menée dans le dispositif en Plexiglas (2 x 1 x 0,5m) voir schéma de rappel ci-contre.

II.1.Méthodologie

La phase de familiarisation a consisté en des échanges successifs d'enclos pendant des périodes de 12h de mâles et de femelles et ce pendant 10 jours consécutifs. Ainsi, les mâles et les femelles ont été familiarisés à un individu particulier de sexe opposé pour toutes les odeurs qu'il est susceptible de produire (fécès, urine, marquage anal, corporel et urogénital). Ensuite, les furets ont eu le choix de rester près du congénère olfactivement familier ou d'un congénère non familier et avoir des contacts sensoriels avec le partenaire de leur choix (voir rappel de la méthode p.123).

L'individu non familier était complètement étranger au sujet testé, dans la mesure où le sujet n'avait jamais été en contact direct (physique) ou indirect (olfactif) avec l'individu. Cependant, en raison du nombre limité d'individus, quand le test de préférence a été réalisé sur les mâles, ils avaient déjà rencontré physiquement la femelle à laquelle ils avaient été olfactivement familiarisés, pendant 15 mn la veille, lors du test de préférence des femelles en question. Il a été choisi de donner priorité aux femelles car selon la littérature (Andersson, 1994), elles sont les plus susceptibles d'effectuer un choix.
Les tests se sont déroulés le 4 et 5 avril 2003. Les femelles étaient dans le pic de la période de reproduction (fort gonflement de la vulve).
Les paramètres spatial et comportemental ont donc été pris en compte pour déterminer l'influence de la familiarité olfactive sur les préférences entre les deux partenaires.

Un test de rang de Wilcoxon pour échantillons appariés (présence simultanée des individus familier et non familier) a été utilisé sur les deux paramètres pour déterminer la préférence des individus pour l'un des deux individus.

II.2. Résultats

Les femelles passent significativement plus de temps près du mâle olfactivement familier et ont plus de contact sensoriel avec le mâle olfactivement familier que le mâle non familier. Au contraire, les mâles ne montrent pas de préférence significative ni dans le temps passé de chaque côté du dispositif ni dans les contacts sensoriels, avec l'une ou l'autre femelle (Figure 45 et Tableau 19).

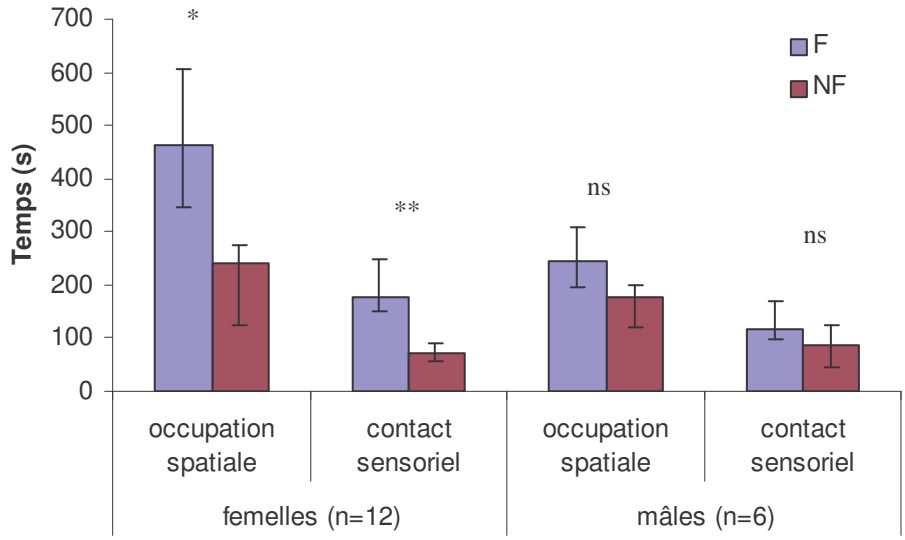


Figure 45: Temps (s) passé par les mâles et les femelles furets dans les 50 cm près du grillage près de l'individu familier (F) et non familier (NF) de sexe opposé (occupation spatiale) et en contact sensoriel avec le congénère familier et non familier de sexe opposé.

Tableau 19 : Résultats des tests de Wilcoxon pour échantillons appariés pour la détermination de la préférence sexuelle des mâles et des femelles furets.

marquages	sexe	Z	p
occupation spatiale	mâles	-1,363	0,34
	femelles	-2,667	0,019
contact sensoriel	mâles	-1,782	0,35
	femelles	-2,834	0,004

DISCUSSION

Le marquage olfactif par dépôt de sécrétions de la glande anale est régulièrement pratiqué par les mâles et les femelles furets sur l'ensemble de leur domaine vital tout au long de l'année (Clapperton et al. 1989). Les résultats du test d'habituation / discrimination montre que seul le marquage anal permet aux mâles et aux femelles de discriminer un individu familier d'un individu non familier. Le marquage anal doit donc vraisemblablement être important pour le furet. Ces observations et ce résultat laissent en effet supposer que le marquage anal est avant tout utilisé comme un moyen d'"auto-communication" qui permet au furet de se familiariser à son environnement. L'utilisation de marquage en tant que procédé de familiarisation de l'animal à son environnement est d'ailleurs démontré chez d'autres mammifères (Roeder, 1984, Wolff & al. 2002, Thomas & Kaczmarek,, 2002, Mech & al. 2003) et notamment chez la martre (De Monte & Roeder, 1990). Ce marquage agit finalement comme un signal olfactif qui peut avoir pour conséquence directe de signaler aux intrus que le domaine dans lequel il pénètre est déjà occupé par un congénère. C'est la fonction que l'on a accordée au marquage anal de l'hermine et de la belette (Erlinge et al. 1982). De nombreux mammifères augmentent leurs activités de marquage en période de reproduction (Andersson, 1994). De plus, il a été démontré qu'en cette période les furets sont plus attirés par les odeurs du marquage anal du sexe opposé (Clapperton, 1988). Ce marquage doit donc être particulièrement important, puisqu'il semble pouvoir informer un animal non seulement du sexe de son émetteur, mais aussi de son identité à savoir si cette odeur est familière ou non. Cette forme d'identification pourrait avoir une influence sur le comportement engagé entre les partenaires en période de reproduction, et notamment celui des femelles. En effet, les résultats montrent que ces dernières sont plus enclines à entrer en contact avec des congénères olfactivement familiers que des congénères inconnus. Or, en milieu naturel, les domaines vitaux des mâles et des femelles se recoupent (Moors & Lavers, 1981), on peut donc supposer que les mâles et les femelles qui ont des domaines vitaux qui se chevauchent pendant l'année sont familiers aux odeurs déposées par leurs voisins. Le processus de familiarisation utilisé dans le cadre de cette expérience peut être assimilé à cette fréquence de détection de marquages de congénères déposés dans le territoire au cours de l'année. Ainsi, lors de rencontre physique entre les deux partenaires, ils sont donc, d'après les résultats, capables d'associer l'individu à son odeur si celle-ci leur est familière, en conséquence de quoi les rapports entre les partenaires pourraient être facilités. La familiarité peut en effet promouvoir le comportement sexuel entre les mâles

familiers et les femelles en facilitant les comportements d'accouplement (gerbille *Meriones unguiculatus*, Daly 1977; lemming *Lemmus trimucronatus*, Coopersmith et Banks 1983, rat-kangourou *Dipodomys merriami*, Randall 1991, hamster doré *Mesocricetus auratus*, TangMartinez et al.1993; campagnol *Microtus pennsylvanicus*, Parker et al.2001; loris pygmé *Nycticebus pygmaeus*, Fisher et al. 2003). Dans le cas des mustélidés les plus solitaires, comme le putois, l'hermine ou le furet, la familiarité olfactive pourrait jouer le même rôle. En effet, la période de reproduction est la seule période où les mâles et les femelles se tolèrent, la femelle pourrait donc plus facilement accepter un mâle olfactivement connu comme partenaire sexuel. La préférence des femelles pour des mâles olfactivement familiers pourrait ainsi expliquer le succès des associations temporaires (consortships) des mâles putois résidents comparés aux mâles nomades pendant la période de reproduction (Lodé 2001).

Les résultats montrent aussi que les mâles et les femelles accordent un intérêt similaire aux marquages anal et urogénital. Cependant, le marquage urogénital du sexe opposé suscite plus d'intérêt chez les mâles que chez les femelles. Le marquage urogénital pourrait donc être une odeur fortement attractive ou stimulante pour les mâles. De plus, il est suggéré que le marquage urogénital associé à l'urine de certains mammifères peut véhiculer des informations sur l'état reproducteur des femelles (Roeder, 1980, de Monte 1990, Swaisgood et al. 1999, 2000, Johnston, 2003). Cette supposition est étayée par le fait que les putois et les visons sont capables de discriminer pendant la saison de reproduction l'urine de leurs congénères mâles de celui des femelles (Sokolov et al. 1984). Il est donc fort probable que le marquage urogénital ait un rôle dans la formation des couples. Sachant qu'en période de reproduction, les mâles furets se déplacent beaucoup plus que pendant le reste de l'année (Moors & Lavers, 1981) tout comme le putois (Brzezinski et al. 1992, Lodé 2001) ou le vison (Gerell, 1970) ou que la taille du domaine vital des mâles augmente chez l'hermine (Erlinge & Sandell, 1986) ou la belette (Erlinge 1995), il est donc probable que la détection des marquages anal et urogénital de congénères de sexe opposé stimule et guide les furets dans leur quête reproductrice. L'état d'excitation sexuelle des mâles en cette période pourrait d'ailleurs expliquer leur difficulté à s'habituer à l'odeur urogénitale et anale des femelles pendant les phases d'habituation.

Une forte différence d'intérêt pour le marquage corporel de congénère de sexe opposé a été observée entre les sexes. En effet, les mâles sont beaucoup plus intéressés par cette odeur que les femelles, qui ne sont peu ou pas attirées par elle. Cette odeur semble même n'avoir aucun sens pour les femelles, ce qui pourrait expliquer l'échec de la phase d'habituation du marquage corporel chez les femelles et le faible temps qu'elles passent à flairer cette odeur. Comme pour

le frottement urogénital, Clapperton (1989) démontrait que le frottement des flancs, associé au dépôt des odeurs corporelles du cou, des joues et des flancs, augmentait pendant la période de reproduction, mais seulement chez les mâles et était également plus fréquemment pratiqué aux limites de leur territoire. La différence d'intérêt entre les mâles et les femelles en devient moins surprenante, si effectivement ce marquage est surtout pratiqué par les mâles en période de reproduction et que cette odeur ne véhicule à priori aucune information particulière pour les femelles. Il est aussi assumé que le marquage corporel est utilisé pour intimider les adversaires et agit comme un signal de menace (Erlinge et al. 1982, Clapperton 1989) mais cela ne peut être confirmé par les résultats obtenus.

En résumé, le marquage anal est le seul qui permet aux furets mâles et femelles de discriminer un individu familier d'un individu non familier. Il pourrait avant tout être un moyen de familiariser l'environnement dans lequel évolue l'animal. Les fonctions qui lui sont attribuées comme la défense territoriale en découleraient. Le marquage urogénital des individus de sexe opposé intéresse fortement les mâles. La détection de ce marquage olfactif pourrait les stimuler dans leur recherche de partenaire sexuel, s'il véhicule par exemple des informations sur l'état reproducteur des femelles. Enfin, le marquage corporel n'a à priori de sens que pour les mâles. Enfin, seules les femelles sont plus attirées par un mâle olfactivement familier, ce qui pourrait faciliter leur comportement reproducteur. Si la préférence des femelles pour un mâle olfactivement familier se traduit effectivement par une préférence sexuelle pour ce mâle, les conséquences de ce choix en terme de succès reproducteur pourraient être avantageuses pour les femelles. En effet, les mâles olfactivement familiers sont à priori également des mâles territoriaux et résidents, c'est-à-dire qu'ils ont réussi à s'imposer par rapport à d'autres mâles. Il est donc probable que leur état physique général soit meilleur que celui des autres mâles, ce qui peut avoir des conséquences positives sur la survie de la descendance du couple.

B . INFLUENCE DU PARTENAIRE SEXUEL SUR LES "PARAMETRES" DE PORTEES

Drickammer et al. (2000) ont démontré que les femelles de souris domestique (*Mus musculus domesticus*) donnent naissance à des portées plus viables et plus performantes (en terme de construction de nid et de dominance) si elles ont eu la possibilité de choisir librement leur partenaire sexuel. Plus récemment, Gowaty et al. 2003 ont démontré que le succès reproducteur des mâles de cette même espèce pouvait également être affecté si ces derniers ne s'accouplaient pas avec leurs femelles préférées. Les portées issues d'accouplements avec des partenaires non désirés étaient plus petites et les petits présentaient un taux de survie plus faible et de moindre performance par rapport à des jeunes issus de portées où le mâle avait pu choisir sa partenaire.

Dans la mesure où les femelles étaient familiarisées olfactivement à un mâle particulier et que les femelles préfèraient rester au contact de ce mâle olfactivement familier, ce comportement pourrait être assimilé à un choix préférentiel des femelles pour ce mâle en tant que partenaire sexuel (White & Galef 1999, Couldridge & Alexander 2001, Fisher et al.2003). Le but est de vérifier si l'imposition d'un partenaire à priori moins désirable pour une femelle affecte certains paramètres de portées.

I. 1. Méthodes

Les 14 femelles ont été divisées en deux lots. Un mâle olfactivement familier a été imposé à la moitié d'entre elles (lot 1) et la seconde moitié à un mâle olfactivement non familier (lot 2). Chaque couple était placé face à face dans le dispositif en plexiglas. Ils étaient séparés par une paroi grillagée franchissable uniquement par les femelles. Elles pouvaient donc si elles souhaitaient entrer en contact avec le mâle ou le quitter en rejoignant leur compartiment.

I.2. Résultats

Accouplements

Tous les accouplements ont eu lieu entre le 10 et le 12 avril 2003.

Toutes les naissances ont eu lieu entre le 41^{e} et le 43^{e} jour de gestation entre la nuit du 21 au 22 mai et la nuit du 23 au 24 mai 2003. Les jeunes avaient donc tout au plus 2 jours d'écart.

Le premier comptage a été effectué le 27 mai. Les résultats sont consignés ci-dessous (Tableaux 20 et 21).

Tableau 20: Nombre de petits par femelles issus des accouplements avec des mâles familiers et non familiers

Femelles	Mâles		Nombre de petits	Nb mâles / Nb femelles
	Familier	Non familier		
F1	M1		7	5 / 2
F3	M2		8	4 / 4
F4	M2		6	4 / 2
F5	M6		/	/
F7	M7		0	0
F8	M7		0	0
F9	M3		6	2 / 4
		Médiane	**6**	
		Médiane sans F7 et F8	**6,5**	
F2		M10	9	5 / 4
F6		M8	5	4 / 1
F10		M3	0	0
F11		M4	8	3 / 5
F12		M6	4	2 / 2
F13		M1	11 (Autopsie)	5 / 6
F14		M10	7	5 / 2
		Médiane	**7**	
		Médiane sans F10	**7,5**	

Tableau 21: Nombre de petits par mâles issus des accouplements avec des femelles familières et non familières

Mâles	Nombre de petits obtenus avec une femelle familière	Nombre de petits obtenus avec une femelle non familière	Nombre moyen de petits obtenus par mâles
M1	7	11	9
M2	8 6		7
M3	6	0	3
M4		8	8
M6		4	4
M7	0 0		0
M8		5	5
M10		9 7	8
Médiane	**6**	**7**	**6**
Médiane sans les portées où n=0	**6,5**	**7,5**	**7**

Bilan des gestations et des naissances

Sur 14 femelles, neuf ont mené une portée à terme (4 avec un mâle familier et 5 avec un mâle non familier). Trois femelles ont fait des pseudo-gestations (F7, F8 et F10). L'échec de l'accouplement des femelles F7 et F8 est peut-être à mettre en relation avec le mâle M7, qui a été proposé aux deux femelles. Concernant F10, il est probable que cette femelle avait des problèmes reproducteurs (stérilité) car l'année précédente les tentatives d'accouplement s'étaient également soldées par un échec. Une seule femelle (F5) a refusé de s'accoupler avec tous les mâles qui lui ont été proposés (4 au total, un familier et trois non familiers). La

femelle F13 est malheureusement morte d'une toxémie de gestation, d'après l'autopsie. Elle portait 11 embryons.
Pour les femelles, la taille des portées n'est pas significativement différente entre celles issues de mâles olfactivement familiers et celles issues de mâles non familiers (MW, U= 15, p= 0,38 toutes portées comprises et U=10, p=0,66 en ôtant les pseudo gestations).

Afin de déterminer si le nombre de petits était différent entre les mâles et les femelles, un test de Mann-Whitney a été réalisé sur le nombre de petits des femelles dont le partenaire s'est accouplé au moins deux fois (F1, F3, F4, F7, F8, F9, F2, F10, F13, F14) au nombre moyen de petits des mâles qui se sont donc accouplés deux fois (M1, M2, M3, M7, M10). Les résultats du test montre que le nombre de petits n'est pas différent entre les mâles et les femelles (MW, U= 23,5, p = 0,85).

Suivi des petits

Le suivi des jeunes a été réalisé à raison d'une visite et d'un comptage tous les 2 à 3 jours du 27 mai au 4 juillet 2003. Dès la deuxième visite (29 mai), un petit manquait dans les portées de F2 et de F3, soit une semaine après leur naissance. Le 6 juin, un jeune mâle de F4 disparaissait. Aucun autre cas de mortalité ne fut à déplorer avant le 28 juin où quatre petits de la portée de F2 succombaient en l'espace de 6 jours. Plus tard dans les enclos de type III, une femelle de F11 et une femelle de F9 ont été retrouvées mortes. La mortalité juvénile s'élève donc à 14,5% au terme de deux mois d'existence. Tous les autres petits ont survécu par la suite jusqu'à l'âge adulte.
Il est fort probable que la mère soit liée à la disparition de certains petits, surtout en bas âge. Un petit à moitié consommé a en effet été retrouvé dans une boîte-nichoir lors d'un comptage. Les portées de F2 et de F11 sont celles qui présentaient les jeunes les plus petits et les moins vigoureux, par rapport à d'autre portée de taille similaire. On a pu observer des différences importantes entre des jeunes de même sexe issus de deux portées différentes, comme le montrent les photos ci-dessous. Nous n'avons pas jugé nécessaire de peser les petits pour comparer leurs poids en fonction du partenaire familier ou non familier de leur mère, car il aurait fallu étudier le phénomène sur des portées de taille identique dans chacun des cas, la taille et le poids des petits étant forcément corrélés à la taille de la portée.

Figures 46 & 47 : Différence de taille entre des mâles de la portée de F6 (n=5) et de F2 (n=10)

I.3. Conclusion

Il serait trop spéculatif de tirer des conclusions sur la viabilité et les performances des jeunes sur un nombre de portée aussi faible. De multiples facteurs doivent entrer en jeu dans la survie des individus, comme la taille des portée, l'état physiologique de la mère et son comportement, la qualité de son lait, la résistance des individus et encore bien d'autres paramètres. En tout cas, le nombre de jeunes par portées aussi bien chez les femelles que chez les mâles ne semble pas être affecté par la familiarité olfactive entre les deux partenaires.

DISCUSSION GENERALE

Cette étude a permis de préciser la structure sociale du furet par une approche éthologique de l'évolution ontogénétique de leurs relations inter-individuelles. Les conditions de captivité ont permis de s'affranchir d'un certain nombre de paramètres qui peuvent difficilement être contrôlés en milieu naturel. Les expériences menées en captivité ont ainsi permis de mettre en évidence l'existence de facteurs intrinsèques à l'espèce qu'il aurait été difficile d'observer en milieu naturel. Ces données ont été obtenues sur une soixantaine d'individus en captivité et ne prétendent pas pouvoir être extrapolées directement aux populations férales de furet. Néanmoins, certaines des voies possibles d'évolution des relations entre apparentés depuis la naissance jusqu'à l'âge adulte mises en évidence, apportent un éclairage nouveau à la compréhension de mécanismes à l'origine de la structure sociale et du système de reproduction des mustélidés. Elles peuvent également permettre d'identifier les situations qui confortent le fort degré d'homozygotie constaté dans certaines de leurs populations.
Une des clés de compréhension semble résider dans l'apparente modification radicale des relations inter-individuelles entre l'âge juvénile et l'âge adulte chez le furet.

Les observations faites au cours de cette étude ont en effet permis de montrer que la mère ainsi que ses petits sont capables de discriminer le marquage anal d'un jeune qui leur est familier, en l'occurrence un membre apparenté, de celui d'un jeune qui leur est étranger. Pourtant, des jeunes furets étrangers à la portée étaient bien acceptés non seulement par la mère, mais aussi par tous les membres de la portée d'accueil puisque les petits étaient retrouvés endormis en compagnie de tout ou partie de la portée. L'intégration de jeunes individus étrangers au groupe laisse ainsi supposer une forte tolérance sociale dans les relations femelles - jeunes et jeunes - jeunes chez cette espèce. La mère présente d'ailleurs un réelle attractivité sur les jeunes qui concentrent leurs activités autour d'elle. De plus, tant que les individus ne sont pas séparés de leurs congénères, aucun acte d'agression n'est relevé, ni entre la mère et ses jeunes, ni entre les frères et sœurs. Les furets dormaient d'ailleurs tous ensembles dans les mêmes boîtes-nichoirs, bien que le nombre de boîtes mis à leur disposition leur permettait de se répartir individuellement s'ils le souhaitaient. Si, comme le suggère Wilson (1982) et Biben (1983), le type et le taux d'interactions sociales entre les membres d'une portée sont révélateurs du système social des individus adultes, les furets sembleraient donc pouvoir vivre en groupes sociaux.

Cependant malgré cette sociabilité apparente, l'analyse de la proximité spatiale entre les membres constitutifs des portées (mère et jeunes) autour de la période de rupture du noyau familial n'a révélé aucune préférence affiliative entre eux, que la mère soit présente ou non. Selon Vieira & Otta (1998) qui ont travaillé sur le hamster doré, cette absence d'affinité préférentielle entre les individus (de même sexe ou non) est révélatrice de mœurs solitaires. Il s'avère, en fait, que l'émergence de comportements individualistes, notamment dans la quête de nourriture, voit le jour très tôt dans l'ontogénèse, les individus ayant progressivement tendance à consommer leur proie à l'écart de leurs congénères. Cela a été observé chez les jeunes de plusieurs espèces de carnivores solitaires comme le putois (Lodé 1989) ou la genette (Roeder, 1984). Dans la présente étude, les furets transportaient très souvent leurs croquettes un peu plus loin que le point de distribution, pour les consommer à l'écart de leurs congénères. Le fait que la recherche de nourriture et la prise alimentaire soient des actes individuels chez le furet, ne joue pas en faveur du maintien d'un contact social après éclatement du noyau familial chez cette espèce.

Ce manque de cohésion sociale n'empêche cependant pas le maintien d'une reconnaissance interindividuelle sur la durée. En effet, après l'isolement social qu'ils ont vécu pendant 20 jours consécutifs et qui est assimilé à la dispersion, les furets se sont montrés encore capables de différencier leurs anciens congénères, avec qui ils ont été élevés, des autres. Cependant, une différence de comportement entre les mâles et les femelles a été observée. En effet, après isolement social, il a été constaté, certes sur un petit nombre de rencontres, que les femelles font preuve d'une intolérance exacerbée envers leurs congénères, et particulièrement à l'égard de femelles non familières envers qui elles ont montré des comportements agressifs. Il pourrait s'agir pour les femelles d'une sélectivité de parentèle qui serait cependant relativement labile dans la mesure où des actes agressifs envers des femelles familières ont tout de même été observés après 20 jours d'isolement. Il est donc probable qu'une séparation prolongée aurait mis un terme à toute entente cordiale entre les femelles quel que soit leur lien de parenté. Ratnayeke et al. (2002) ont ainsi montré chez le raton-laveur que la nature des interactions spatiales et temporelles des femelles semble indépendante de la variation de l'apparentement génétique. Le comportement des femelles furets est à opposer à celui des mâles qui, hors période de reproduction, ne se sont jamais montrés agressifs envers leurs congénères, qu'ils soient familiers (donc apparentés dans notre cas) ou pas. A ce propos, Norburry et al. (1998) ont reporté le partage d'un même terrier à plusieurs reprises par des mâles furets adultes en milieu naturel, ce qui va dans le sens des résultats de cette étude sur l'existence d'une tolérance entre les mâles. Après séparation, ces derniers préféraient tout de

même entrer en contact avec des congénères familiers que non familiers, envers qui ils montraient une certaine indifférence.

Ainsi, la plus grande tolérance des femelles vis-à-vis de femelles familières et l'indifférence des mâles vis-à-vis de mâles non familiers, mis en évidence dans cette étude semblent propices à l'émergence d'un partage de l'espace chez les furets adultes. Ce partage de l'espace pourrait notamment s'observer entre femelles apparentées philopatriques, comme c'est le cas dans l'étude mené par Ims (1989) chez le campagnol roux (C*lethrionomys rufocanus)* et dans celles de Van Staaden et al. (1994) sur l'écureuil terrestre de Richardson (*Spermophilus richardsonii*).

Le partage de l'espace pourrait également avoir lieu entre individus apparentés (mâles et femelles) après dispersion. Ce cas de figure a d'autant plus de chance de se produire que les individus s'éloignent peu les uns des autres et restent à proximité du domaine maternel. Or, chez les carnivores, les distances de dispersion semblent dépendre, notamment, de la disponibilité des ressources alimentaires (Bekoff et al. 1984). Selon ces auteurs, quand les ressources alimentaires sont peu disponibles, la dispersion est souvent plus prononcée, car les animaux doivent partir poussés par la faim. Ainsi, en revanche, si les ressources alimentaires sont abondantes, il est envisageable que les jeunes femelles et les jeunes mâles furets se dispersent à proximité du territoire maternel et gardent un contact entre eux. Dans ce cas, le risque d'homozygotie est réel, puisque les tests expérimentaux conduits sur des furets adultes familiers ou non familiers au cours de la présente étude ont montré, d'une part, que la parenté n'interdit pas les contacts entre individus de sexe opposé et, d'autre part, que les femelles entrent plus facilement en contact avec des mâles olfactivement familiers qu'avec les autres en période de reproduction.

Cependant, hors situation de captivité, le risque d'accouplement entre individus apparentés est atténué par le fait que les mâles se dispersent et explorent des domaines plus vastes que ceux des femelles, de part leurs besoins énergétiques plus importants mais aussi en raison de l'augmentation de leur activité exploratoire. Celle-ci se manifeste dès l'âge de 13 semaines en absence de la mère et à l'âge de 15 semaines en sa présence. Cette propension à explorer les alentours, plus manifeste chez les mâles, a également été observée chez les écureuils terrestres (Holekamp & Sherman, 1989) et le furet à pattes noires (Vargas & Anderson, 1998). Il est possible que cette phase soit provoquée par un déclic ontogénétique (Holekamp, 1986) qui trouve son origine dans l'atteinte d'une certaine masse graisseuse ou corporelle (Nunes et al. 1998). De plus, d'après Moors & Lavers (1981), les mâles ont du mal à s'établir sur un territoire au cours de leur première année et ont tendance à rester en transit. De ce fait, ils

semblent moins susceptibles de rester près du domaine vital de leurs sœurs. De plus, en milieu naturel la mortalité juvénile des furets est très forte - leur espérance de vie est en effet évaluée à moins d'un an (Caley et al. 2002) – de ce fait, le fort taux de renouvellement de l'espèce présente une limitation naturelle aux possibilités d'accouplements consanguins. Enfin, un dernier élément est susceptible de venir s'opposer à ce type d'accouplements: il s'agit de la compétition intrasexuelle qui s'instaure entre les mâles pour avoir accès aux femelles réceptives. Cette compétition se manifeste par une forte agressivité entre eux (Poole 1966). Lors des observations conduites, en captivité, dans la présente étude, en période de reproduction, les mâles se mesuraient constamment les uns aux autres jusqu'à ce qu'il soit décidé de les séparer. L'accès aux femelles réceptives qui peut ainsi être dépendant du statut de dominance des mâles et, en conséquence, de leur âge (Sandell, 1986, Palomarès 1993, Koprowski, 1993, Yamane, 1998, Lodé 2001) limiterait l'accès des plus jeunes d'entre eux aux femelles et en conséquence, les accouplements consanguins. Cependant, il n'est pas improbable que les femelles s'accouplent avec plusieurs mâles, la polyandrie est en effet plus fréquente qu'on l'a longtemps supposé et a été récemment mise en évidence chez plusieurs espèces de mammifères comme le campagnol (*Microtus pennsylvanicus*) (Berteaux et al. 1999), le rat kangourou (*Dipodomys spectabilis*) (Winters et Waser, 2003) ou encore le vison d'Amérique (*Mustela vison*) (Thom et al. 2004).

Finalement, en faisant la synthèse des données disponibles, on peut donc s'attendre à un recouvrement spatial des domaines vitaux entre des femelles apparentées et des mâles, qui, eux, ne le sont pas nécessairement. Cependant, le recouvrement spatial des domaines vitaux des femelles, à l'origine d'une flexibilité du système social des carnivores dits "solitaires", est modulé par la disponibilité et la distribution des ressources alimentaires (Bekoff, 1984). Ainsi, comme l'ont suggéré Moors & Lavers (1981), les femelles furets se montreraient plus sociables, avec de large recouvrement de leurs domaines vitaux, quand les ressources alimentaires sont abondantes. De même, Pierce et al. (1999) ont décrit chez le puma (*Puma concolor*) qu'une augmentation de l'abondance de leurs proies a eu pour conséquence des recouvrements entre leurs domaines vitaux autrefois contigus. La disponibilité et la distribution des ressources alimentaires modulent également le taux de recouvrement des domaines vitaux des femelles chez le renard roux (*Vulpes vulpes*) (Cavallini, 1996). Enfin, selon Powell (1994) les mustélidés ne seraient pas territoriaux quand l'abondance des proies est inhabituellement élevée. Le raton laveur (*Procyon lotor*) se montre également plus sociable au niveau de zones où la nourriture est abondante (Sharp & Sharp, 1956). A l'inverse, chez la mangouste égyptienne (*Herpestes ichneumon*), une disponibilité alimentaire

défavorable pourrait compromettre le maintien de larges groupes (Palomares & Delibes, 1993). De façon générale, l'abondance de nourriture semble permettre une plus ou moins temporaire tolérance entre individus, y compris chez les espèces dont les territoires sont réputés exclusifs. C'est le cas également des grizzlys (*Ursus arctos horribilis*) qui se rassemblent par plusieurs dizaines lors de la remontée des saumons, alors que ces animaux sont connus pour leurs mœurs solitaires. Cependant, si le furet, comme le putois, exploite des ressources localisées et de façon individualiste (Lodé, 1993, 2000), il paraît peu probable que les liens sociaux puissent se maintenir, tant que les animaux ne toléreront pas le partage de leurs ressources.

Ainsi, l'action conjuguée des facteurs évoqués au cours des précédents paragraphes – tolérance inter-individuelle, recouvrement spatial, disponibilité alimentaire – influencerait la sociabilité des individus et, en conséquence, le degré d'homozygotie susceptible de caractériser les populations. Les différences observées du niveau des variations allozymiques des espèces pourraient ainsi être, en partie, expliquées par la plus ou moins forte influence de ces variables au sein des populations de mustélidés. Il apparaît ainsi qu'une augmentation de la disponibilité des ressources alimentaires entraînant une réduction des distances de dispersion et une proximité spatiale des femelles apparentées peut conduire à un fort degré d'homozygotie des populations. Pour ce faire, il faut cependant qu'elle soit associée à un faible taux de mortalité des juvéniles et une "carence" de gros mâles âgés susceptibles d'empêcher les jeunes mâles de s'installer à proximité des femelles qui leur sont apparentées. Celles-ci seraient en effet susceptibles, du fait de leur familiarité d'origine, renforcée par leur marquage anal, de les accepter ensuite comme reproducteurs. Cet enchaînement possible de circonstances peut permettre d'expliquer le degré élevé d'homozygotie constaté dans certaines populations de mustélidés. Cependant, il nécessite d'être étayé par davantage de données issues, notamment de travaux de terrain.

Une perspective intéressante serait d'approvisionner artificiellement une population de furets en milieu naturel, tout en limitant autant que possible la mortalité des jeunes individus. Le suivi de cette population à long terme, par radio-pistage ou par capture-marquage-recapture, associé à une analyse génétique des populations permettrait de vérifier nos observations concernant la tendance philopatrique des furets et son avenir à long terme. De plus, cela permettrait de déterminer lesquels des facteurs phylogénétiques ou écologiques ont le plus d'influence pour restreindre l'apparition des comportements sociaux chez le furet. Il paraît

donc nécessaire d'allier différentes techniques d'études, complémentaires entre elles, pour avoir une approche globale du fonctionnement de l'organisation spatiale des espèces, comme le soulignaient Burton & Krebs (2003) dans leur études sur l'espacement du lièvre américain (*Lepus americanus*).

Enfin, la reconnaissance de parenté mériterait une analyse plus approfondie. Il faudrait notamment tester les capacités de reconnaissance du furet à plus long terme (>20 jours), suite au seul mécanisme de reconnaissance par familiarisation directe, mais aussi déterminer si le furet est capable de reconnaître des individus apparentés par familiarisation indirecte (Tang-Martinez, 2001) et, pour cela, réaliser des adoptions croisées. En effet, si les femelles se montrent toujours tolérantes vis-à-vis de femelles familières et "anciennement" familières après une période de séparation beaucoup plus longue, et que cette reconnaissance dicte leur comportement à l'égard de leurs congénères, il est possible que des conditions écologiques favorables favorisent leur proximité.

TABLEAUX ET FIGURES

Liste des tableaux

Tableau 1 : Nombre de mâles et de femelles mis au monde par les neuf femelles qui ont mené une portée à terme p.23

Tableau 2 : Ordre de récupération des petits par les mères pour les deux sessions présentant deux mâles et deux femelles issus de la même portée et résultats des tests binomiaux p.41

Tableau 3 : Ordre de récupération des petits par les mères pour les deux sessions présentant deux jeunes de sa portée et deux jeunes d'une portée étrangère et résultats des tests binomiaux p.43

Tableau 4 : Composition des portées réparties dans les enclos A (portées avec leur mère) et B (portées sans leur mère) p.50

Tableau 5 : Composition des portées et nombres de distances interindividuelles (MM, FF, MF, mère-fils, mère-fille) obtenus par "photographie" pour chaque portée p.53

Tableau 6 : Exemple de distribution des petits observés au sein de l'enclos par rapport à une distribution aléatoire p.55

Tableau 7 : Résultats des tests de Friedman pour la comparaison des distances interindividuelles (MM, FF et MF) semaine après semaine p.56

Tableau 8 : Résultats des tests de Wilcoxon pour échantillons appariés p.58

Tableau 9 : Résultats des tests de Friedman sur l'évolution des distances interindividuelles entre mâles (MM), entre femelles (FF) et entre mâles et femelles (MF) au cours des semaines p.59

Tableau 10 : Résultats de l'ANOVA sur mesures répétées pour juger des effets de la mère, du temps et de l'interaction (mère x temps) p.61

Tableau 11 : Nombre de jeunes mâles et de jeunes femelles constituant les neuf portées utilisées pour les rencontres p.69

Tableau 12a et 12b : Médianes et écarts interquartiles inférieurs et supérieurs (en seconde) de la durée totale des différents comportements observés lors des rencontres de 15 mn entre les individus de même sexe familiers et non familiers au cours des étapes 1, 2 et 3 p.78

Tableau 13 : Analyse détaillée des rencontres amicales de l'étape 1 p.82

Tableau 14 : Analyse détaillée des rencontres amicales de l'étape 2 p.85

Tableau 15 : Analyse détaillée des interactions amicales et agressives de l'étape 3 p.88

Tableau 16 : Durée (s) de flairage des filtres vierges par les mâles et les femelles au cours des contrôles 1 et 2 p.117

Tableau 17 : Résultats des tests pour mesures répétées de Friedman suivis d'une procédure de comparaisons multiples pour tester le succès de la phase d'habituation des mâles et des femelles pour les trois odeurs (anales, corporelles et urogénitales) de congénère de sexe opposé p.121

Tableau 18 : Résultats des tests de Kruskall Wallis suivis d'une procédure de comparaisons multiples pour l'évaluation de l'intérêt des odeurs anal (a), corporel (c) et urogénital (u) de congénères de sexe opposé révélée par le temps passé sur les premiers filtres présentés H1 lors de la phase d'habituation de chacune des odeurs présentées p.122

Tableau 19 : Résultats des tests de Wilcoxon pour échantillons appariés pour la détermination de la préférence sexuelle des mâles et des femelles p.125

Tableau 20 : Nombre de petits par femelles issus des accouplements avec des mâles familiers et non familiers p.130

Tableau 21 : Nombre de petits par mâles issus des accouplements avec des femelles familières p.131

Liste des figures

Figure 1 : Jeune femelle furet de 15 semaines p.5

Figure 2 : Molécules identifiées dans les sécrétions anales du furet p.18

Figure 3 : Enclos de 1 m² p.24

Figure 4 : Enclos de 8 m² p.25

Figure 5: Enclos de 100m² p.26

Figure 6: Compartiment de 25m² p.26

Figure 7 : Dispositif du test d'olfaction et de préférence pour un individu p.27

Figure 8 : Principe du test d'habituation – discrimination p.29

Figure 9 : Furets femelles de 8 mois partageant la même boîte nichoir p.32

Figure 10 : Principe du test d'habituation – discrimination p.45

Figure 11 : Représentation de la zone où ont été effectués les tests d'habituation – discrimination sur les femelles adultes p.46

Figure 12 : Durée de flairage (médiane et interquartiles inférieur et supérieur en seconde) du marquage anal de deux mâles issus d'une même portée, dont l'un est familier aux femelles, suite à une procédure d'habituation p.47

Figure 13 : Enclos de 1 m² p.50

Figure 14 : Compartiment de 25 m² des enclos de type III p.50

Figure 15 : Représentation schématique d'un enclos p.52

Figure 16 : Exemple de"photographie" de la position des individus de la portée de la femelle F3 de l'enclos I3 à la 15e minute p.55

Figure 17 : Comparaison des distances entre mâles, entre femelles et entre mâles et femelles semaine après semaine en présence de la mère (Enclos A) p.57

Figure 18 : Comparaison des distances entre mâles, entre femelles et entre mâles et femelles semaine après semaine en absence de la mère (Enclos B) p.57

Figure 19 : Comparaison et évolution des distances (médianes et interquartiles) mères - fils aux distances mères – filles de la semaine 10 à la semaine 15 p.58

Figure 20 : Evolution des distances (médianes et interquartiles) entre mâles en présence et en absence de la mère de la semaine 9 à la semaine 15 p.59

Figure 21 : Evolution des distances (médianes et interquartiles) entre femelles en présence et en absence de la mère de la semaine 9 à la semaine 15 p.60

Figure 22 : Evolution des distances (médianes et interquartiles) entre mâles et femelles en présence et en absence de la mère de la semaine 9 à la semaine 15 p.60

Figure 23 : Evolution des distances médianes entre mâles (MM) des portées en présence (courbe bleue) et en absence (courbe rose) de la mère p.61

Figure 24 : Evolution du nombre de petits (%) dans la moitié proche de la mère au fil des semaines pour chacune des portées p.62

Figure 25 : Représentation de la zone où ont été effectués les tests d'habituation – discrimination sur les femelles adultes. L'accès aux zones 1 et 3 (Figure 6) étant condamné p.66

Figure 26 : Temps de flairage (médiane et interquartile inférieur et supérieur en seconde) du marquage anal de congénères de même âge et de même sexe familier et non familier pour des furets âgés de 15 semaines p.67

Figure 27 : Organigramme représentant les différentes étapes de l'étude de la tolérance interindividuelle en fonction de la familiarité et de l'isolement des individus p.71

Figure 28 : Dispositif de test p.73

Figure 29 : Phase d'habituation (2mn) p.74

Figure 30 : Phase de rencontre (15mn) p.74

Figure 31a : Etape 1 : Durée moyenne (%) des contacts entre mâles familiers pendant les 15mn de rencontre (n=10) p80

Figure 31b : Etape 1 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les mâles au cours des 55s de contact passé en moyenne avec des congénères familiers p.80

Figure 31c : Etape 1 : Durée moyenne (%) des contacts entre mâles non familiers pendant les 15mn de rencontre (n=10) p.80

Figure 31d : Etape 1 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les mâles au cours des 3mn 10s de contact passé en moyenne avec des congénères non familiers p.80

Figure 31e : Etape 1 : Durée moyenne (%) des contacts entre femelles familières pendant les 15mn de rencontre (n=10) p.80

Figure 31f : Etape 1 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les femellles au cours des 59s de contact passé en moyenne avec des congénères familières p.80

Figure 31g : Etape 1 : Durée moyenne (%) des contacts entre femelles non familières pendant les 15mn de rencontre (n=10) p.80

Figure 31h : Etape 1 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les femelles au cours des 2mn 46s de contact passé en moyenne avec des congénères non familières p.80

Figure 32 : Comparaison de la durée (médianes et interquartiles inférieurs et supérieurs en secondes) des différents comportements entre mâles familiers et non familiers non isolés lors de l'étape 1 p.81

Figure 33 : Comparaison de la durée (médianes et interquartiles inférieurs et supérieurs en secondes) des différents comportements entre femelles familières et non familières non isolés lors de l'étape 1 p.81

Figure 34a : Etape 2 : Durée moyenne (%) des contacts entre mâles familiers pendant les 15mn de rencontre (n=7) p.84

Figure 34b : Etape 2 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les mâles au cours des 1mn 40s de contact passé en moyenne avec des congénères familiers p.84

Figure 34c : Etape 2 : Durée moyenne (%) des contacts entre mâles non familiers pendant les 15mn de rencontre (n=7) p.84

Figure 34d : Etape 2 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les mâles au cours des 6mn 27s de contact passé en moyenne avec des congénères non familiers p.84

Figure 34e : Etape 2 : Durée moyenne (%) des contacts entre femelles familières pendant les 15mn de rencontre (n=3) p.84

Figure 34f : Etape 2 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les femellles au cours des 1mn 06s de contact passé en moyenne avec des congénères familières p.84

Figure 34g : Etape 2 : Durée moyenne (%) des contacts entre femelles non familières pendant les 15mn de rencontre (n=4) p.84

Figure 34h : Etape 2 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les femelles au cours des 2mn 11s de contact passé en moyenne avec des congénères non familières p.84

Figure 35a : Etape 3 : Durée moyenne (%) des contacts entre mâles familiers pendant les 15mn de rencontre (n=4) p.87

Figure 35b : Etape 3 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les mâles au cours des 6mn 34s de contact passé en moyenne avec des congénères familiers p.87

Figure 35c : Etape 3 : Durée moyenne (%) des contacts entre mâles non familiers pendant les 15mn de rencontre (n=4) p.87

Figure 35d : Etape 3 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les mâles au cours des 2mn 18s de contact passé en moyenne avec des congénères non familiers p.87

Figure 35e : Etape 3 : Durée moyenne (%) des contacts entre femelles familières pendant les 15mn de rencontre (n=6) p.87

Figure 35f : Etape 3 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les femellles au cours des 2mn 45s de contact passé en moyenne avec des congénères familières p.87

Figure 35g : Etape 3 : Durée moyenne (%) des contacts entre femelles non familières pendant les 15mn de rencontre (n=5) p.87

Figure 35h : Etape 3 : Temps moyen consacré aux différents comportements (%) par les femelles au cours des 2mn 09s de contact passé en moyenne avec des congénères non familières p.87

Figure 36 : Temps passé (médiane et interquartiles en seconde) par les mâles face à une femelle apparentée et une femelle non apparentée p.94

Figure 37 : Temps passé (médiane et interquartiles en seconde) par les femelles face à un mâle apparenté et un mâle non apparenté p.95

Figure 38 : Temps passé (médiane et interquartiles en seconde) par les mères face à un fils et un mâle non apparenté p.96

Figure 39 : Temps passé (médiane et interquartiles en seconde) par les mâles face à leur mère et une femelle non apparenté p.96

Figure 40 : Rappel du principe du test d'habituation – discrimination p.114

Figure 41a et 41b : Présentation des odeurs, la flèche représente l'accès de l'individu testé p.116

Figure 42 : Temps (s) (médiane et écarts interquartiles) passé par les femelles (n=8) et les mâles (n=8) furets à flairer l'odeur anal de congénères de sexe opposé p.120

Figure 43 : Temps (s) (médiane et écarts interquartiles) passé par les femelles (n=5) et les mâles (n=8) furets à flairer l'odeur corporelle de congénères de sexe opposé p.120

Figure 44 : Temps (s) (médiane et écarts interquartiles) passé par les femelles (n=8) et les mâles (n=8) furets à flairer l'odeur urogénitale de congénères de sexe opposé p.120

Figure 45 : Temps (s) passé par les mâles et les femelles furets dans les 50 cm près du grillage près de l'individu familier (F) et non familier (NF) de sexe opposé (occupation spatiale) et en contact sensoriel avec le congénère familier et non familier de sexe opposé p.125

Figure 46 et 47 : Différence de taille entre des mâles de la portée de F6 (n=5) et de F2 (n=10) p.133

BIBLIOGRAPHIE

1. Ahola, L. & Mononen, J. 2002. Family break-up in farmed silver foxes (*Vulpes vulpes*) housed in enlarged cage systems as families. Acta ethologica, 4: 125-127.

2. Amstislavsky, S. & Ternovskaya, Y. 2000. Reproduction in mustelids. Animal Reproduction Science, 60-61: 571-581.

3. Andersson, M. B. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp.599.

4. Aron, S. & Passera, L. 2000. Les sociétés animales. Eds De Boeck Université, 1ère édition, pp.336.

5. Audy, M.C. 1976. Le cycle saisonnier du mâle des Mustélidés européens. General and comparative endocrinology, 30: 117-127.

6. Balharry, D. 1993. Social organization in martens: an inflexible system? Symp. zool. Soc. Lond., 65: 321-345.

7. Baum, M.J., Erskine, M.S., Stockman, E.R. & Lundell, L.A. 1985. Endocrine control of behavioural sexual differentiation in male ferret. In R. Gilles & J. Balthazart (Eds.), Comparative neurobiology (pp 142-148). Heidelberg: Springer.

8. Bekoff, M. 1977. Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioral phenotypes. The American Naturalist, 111: 715-732.

9. Bekoff, M., Daniels, T.J. & Gittleman, J.L. 1984. Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores. Ann. Rev. Ecol. Syst., 15: 191-232.

10. Berteaux, D., Bêty, J., Rengifo, E. & Bergeron, J.-M. 1999. Multiple paternity in meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) investigating therole of the female. Behavioral Ecology and Sociobiology, 45: 283-291.

11. Biben, M. 1983. Comparative ontogeny of social behaviour in three south american canids, the maned wolf, crab-eating fox and bush dog: implications for sociality. Animal Behaviour, 31: 814-826.

12. Biggins, D.E., Hanebury, L, Miller, B.J., Powell, A. & Wemmer, C. 1991. Release of Siberian ferrets (Mustela eversmanni) to facilitate reintroduction of black-footed ferrets. U.S. Fisch and Wildlife Service Report. Fort Collins, Colorado: U.S.Fish and Wildlife Servie, National Ecology Research Center.

13. Birks, J.D.S. & Kitchener, A.C. 1999. The distribution and status of the polecat *Mustela putorius* in Britain in the 1990s. The Vincent Wildlife Trust. London. pp.152.

14. Blandford, P.R.S. 1987. Biology of the polecat, *Mustela putorius* : a literature review. Mammal Review, 17 (4) : 155-198.

15. Boussarie, D. 1999. Le furet. Le point Vétérinaire, vol. 30, numéro spécial « Nouveaux animaux de compagnie ».

16. Brody, A.K. & Armitage, K.B. 1985. The effects of adult removal on dispersal of yearling yellow-bellied marmots. Canadian Journal of Zoology, 63: 2560-2564.

17. Brzezinski, M., Jedrzejewski, W. & Jedrzejewska, B. 1992. Winter home ranges and movements of polecats *Mustela putorius* in Bialowieza Primeval Forest, Poland. Acta Theriologica,, 37: 181–191.

18. Burton, C. & Krebs, C.J. 2003. Influence of relatedness on snowhare spacing behaviour. Journal of Mammalogy, 84: 1100-1111.

19. Byrom, A.E. 2002. Dispersal and survival of juvenile feral ferrets, *Mustela furo*, in New Zealand. Journal of Applied Ecology, 39: 67-78.

20. Caley, P. & Morriss, G. 2001. Summer/autumn movements, mortality rates and density of feral ferrets (*Mustela furo*) at a farmland site in North Canterbury. New Zealand Journal of Zoology, 25(1): 53-60.

21. Caley, P., McElrea, L.M. & Hone, J. 2002. Moratlity rates of feral ferrets (*Mustela furo*) in New Zealand. Wildlife research, 29: 323-328.

22. Campan, R. & Scapini, F. 2002. Ethologie, Eds De Boeck Université. pp.737.

23. Cant, M.A., Otali, E. & Mwanguhya, F. 2001. Eviction and dispersal in co-operatively breeding banded mongooses (*Mungos mungo*). Journal of Zoology. London, 254: 155-162.

24. Cavallini, P., 1996. Variation in the social system of the red fox. Ethology, Ecology & Evolution, 8: 323-342.

25. Christian, J.J. 1970. Social subordination, population, density and mammalian evolution. Science, 168: 84-90.

26. Clapperton, B. K., Fordham, R.A. & Sparksman, R.I. 1987. Preputial glands of the ferret *Mustela furo*. Journal of Zoology, London, 212: 356-361.

27. Clapperton, B. K., Minot, E.O. & Crump, D.R. 1988. An olfactory recognition system in the ferret. Animal Behaviour, 36: 541–553.

28. Clapperton, B. K. 1989. Scent-marking behaviour of the ferret. Animal Behaviour, 38: 436–446.

29. Cockburn, A., Scott, M.P. & Scotts, D.J. 1985. Inbreeding avoidance and male-biased natal dispersal in Antechinus spp. (Marsupiala: Dasyuridae). Animal Behaviour, 33: 908–915.

30. Coopersmith, C. B. & Banks, E. M. 1983. Effects of olfactory cues on sexual behaviour in the brown lemming, *Lemmus trimucronatus*. Journal of Comparative Psychology, 97: 120–126.

31. Couldridge, V. C. K. & Alexander, G. J. 2001. Does the time spent near a male predict female mate choice in a Malawian cichlid? Journal Fish. Biol. 59: 667–672.

32. Creel, S. & Macdonald, D. 1995. Sociality, group size and reproductive suppression among Carnivores. Advances in the study of behaviour, Vol.24: 203-

33. Crump, D.R. 1980. Anal gland secretion of the ferret (*Mustela putorius* forma *furo*) Journal of Chemical Ecology, 6 (4): 837-844.

34. Dahle, B. & Swenson J.E. 2003. Familiy breakup in brown bears: are young forced to leave? Journal of Mammalogy, 84 (2): 536-540.

35. Daly, M. 1977. Some experimental tests of the functional significance of scent-marking by gerbils (*Meriones unguiculatus*). J. Comp. Physiol. Psychol., 91: 1082–1094.

36. Davison, A., Birks, J.D.S., Griffiths, H.I., Kitchener, A.C., Biggins, D. & Butlin, R.K. 1999. Hybridization and the phylogenetic relationship between polecats and domestic ferrets in Britain. Biological Conservation, 87: 155-161.

37. De Monte, M. 1990. Communications olfactives chez la martre (*Martes martes* L.): Etude des variations du marquage olfactif en fonction de modifications de l'environnement physique et social. Thèse de l'Université de Strasbourg.

38. De Monte, M. & Roeder, J.J., 1990. Les modalités de communication chez la martre (*Martes martes*). Mammalia, 54: 13-24.

39. Desor, D. 1999. Le comportement social des animaux: de l'art de vivre ensemble chez les fourmis, les rats, les loups et les autres. Presses Universitaires de Grenoble, Grenoble, pp: 7-12. pp.245.

40. Dévillard, S., Allainé D., Gaillard J.M. & Pontier D. 2003. Does social complexity lead to sex-biased dispersal in polygynous mammals ? A test on ground-dwelling sciurids. Behavioural Ecology, 15 (1) : 83-87.

41. Dobson, F.S. 1982. Competition for mates and predominant juvenile males dispersal in mammals. Animal Behaviour, 30: 1182-1192.

42. Dobson, F.S. & Jones, W.T. 1985. Multiples causes of dispersal, The American Naturalist, 126: 855-858.

43. Downhower, J.F. & Armitage, K.B. 1981. Dispersal of yearling yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). Animal Behaviour, 29: 1064-1069.

44. Drickammer, L. C., Adair Gowaty, P. & Holmes, C. M. 2000: Free female mate choice in house mice affects reproductive success and offspring viability and performance. Animal Behaviour, 59: 371–378.

45. Dufty, A.M. & Belthoff, J.R. 2001. Proximates mechanisms of natal dispersal: the role of body condition and hormones. In: Dispersal (J.Clobert, E.Danchin, A.A. Dhondt and J.D. Nichols, eds.) Oxford University Press, New York. pp223-234.

46. Eibl-Eibesfeldt, I. 1984. Ethologie, biologie du comportement, 3e édition, Eds Scientifiques Naturalia et Biologia. pp. 799.

47. Erlinge, S., Sandell, M. & Brinck, C. 1982. Scent-marking and its territorial significance in stoats. Animal Behaviour, 30: 811–818.

48. Erlinge, S. & Sandell, M. 1986. Seasonal changes in the social organization of male stoats, *Mustela erminea*: an effects of shifts between two decisive resources. Oikos, 47: 57-62

49. Erlinge, S. 1995. Social organization in European small mustelids. Hystrix, 7: 5–15.

50. Ferkin, M.H. 1989. Adult-weanling recognition among captive meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). Behavior, 118: 114-124.

51. Ferkin, M.H. 1988. The effect of familiarity on social interactions in meadow voles, Microtus pennsylvanicus: a laboratory and field study. Animal Behaviour, 36: 1816-1822.

52. Ferreras, P., Delibes, M., Palomares F., Fedriani, J.M., Calzada, J., & Revilla, E. 2004. Proximate and ultimate causes of dispersal in the Iberian lunx *Lynx pardinus*, Behavioral Ecology, 15, 1: 31-40.

53. Ferron, J. 1980. Le comportement cohésif de l'écureuil roux (*Tamiasciuris hudsonicus*). Biology of Behavior 5: 119-138.

54. Fisher, H. S., Swaisgood, R. R. & Fitch-Snyder, H. 2003. Odor familiarity and female preferences for males in a threatened primate, the pygmy loris *Nycticebus pygmaeus*: applications for genetic management in small populations. Naturwissenschaften, 90: 509–512.

55. Gavish, L., Hofmann, J.E. & Getz, L.L. 1984. Sibling recognition in the prairie vole, Microtus ochrogaster. Animal Behaviour, 32: 362-366.

56. Gerell, R. 1970. Home ranges and movements of the mink (*Mustela vison* Schreber) in southern Sweden. Oikos, 21: 160–173.

57. Gese, E.M., Ruff, R.L. & Crabtree, R.L. 1996. Social and nutritional factors influencing the dispersal of resident coyotes. Animal Behaviour, 52: 1025-1043

58. Gamboa, G.J., Reeve, H.K.& Holmes, W.G. 1991. Conceptual issues and methodology on kin-recognition research: a critical discussion. Ethology, 88: 109-127.

59. Gittleman, J.L. 1989. Carnivore group living: comparative trends, in: Carnivore behaviour, ecology and evolution, vol.1, eds J.L.Gittleman, p.183-207.

60. Gorman, M.L. 1984. Scent marking and territoriality. Acta Zoologica Fennica, 171: 49-53.

61. Gosling & MacKay. 1990. Competitors assessment by scent-marking: an experimental test. Behavioral Ecology and Sociobiology, 26:415-420.

62. Gosling, L.M. 1982. A reassessment of the function of scent-marking in territories. Zeitschrift für Tierpsychology, 64: 89-118.

63. Gowaty, P.A., Drickamer, L.C. & Schmid-Holmes, S. 2003. Male house mice produce fewer offspring with lower variability and poorer performance when mated with females they do not prefer. Animal Behaviour, 65: 95-103.

64. Grau, H.J. 1982. Kin recognition in white-footed deer mice (*Peromyscus leucopus*). Animal Behaviour, 30: 497-505.

65. Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Animal Behaviour, 28: 1140-1162.

66. Gundersen, G. & Andreassen, H.P. 1998. Causes and consequences of natal dispersal in root voles, *Microtus oeconomus*. Animal Behaviour, 56: 1355-1366.

67 Halpin, Z. T. 1986. Individual odors among mammals: origins and functions. Advances in the study of behaviour, 16: 39–70.

68 Hamilton, W.D. 1964. The gentical evolution of social behaviour I & II. Journal of Theoretical Biology, 7: 1-52.

69. Hare, J.F. 2004, kin discrimination by asocial Franklin's ground squirrels (*Spermophilus franklinii*): is there a relationship between kin discrimination and ground squirrel sociality? Ethology, Ecology & Evolution, 16: 157-169.

70. Harris, S. & White, P.C.L. 1992. Is reduces affiliative rather than increased agonistic behaviour associated with dispersal in red foxes ? Animal Behaviour, 44: 1085-1089

71. Harvey, P.H. & Ralls, K. 1986. Do animal avoid incest ?, Nature, 320: 575-576.

72. Hayes, L.D., O'Bryant, E., Christiansen, A.M. & Solomon, N.G. 2004. Temporal changes in mother-offspring discrimination in the prairie vole (*Microtus ochrogaster*). Ethology, Ecology & Evolution, 16: 145-156.

73. Hemmer H. 1990. Domestication : the decline of environmental appreciation, Cambridge University Press, 2nd edition, pp 208.

74. Hepper, P.G. 1987. The discrimination of different degrees of relatedness in the rat: evidence for a genetic identifier? Animal Behaviour, 35: 549-554.

75. Hepper, P.G. 1994. Long-term retention of kinship recognition established during infancy in the domestic dog. Behavioral Processes, 33: 3-14.

76. Heth, G. Todrank, J. & Johnston, R.E. 1998. Kin recognition in golden hamsters: evidence for phenotype matching. Animal Behaviour, 56: 409-417.

77. Holekamp K.E. 1984. Natal dispersal in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*), Ecological Monographs, 16: 21-30.

78. Holekamp K.E., Smale L., Simpson, H.B. & Holekamp, N.A. 1984. Hormonal influences on natal dispersal in free-living Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). Hormones and Behavior, 18: 465-83.

79. Holekamp, K.E. & Sherman, P. 1989. Why do groun squirrels disperse? American Scientist, 77: 232-239.

80. Holekamp K.E. 1986. Proximal causes of natal dispersal in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). Ecological Monographs, 56 (4): 365-391.

81. Holmes, W.G. 1984. Ontogeny of dam-young recognition on captive Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). Journal of Comparative Psychology, 98: 246-256.

82. Holmes, W.G. 1986a. Identification of paternal half-siblings by captive Belding's ground squirrels. Animal Behaviour, 34: 321-327.

83. Holmes, W.G. 1986b. Kin recognition by phenotype matching in female Belding's ground squirrels. Animal Behaviour, 34: 38-47.

84. Holmes, W.G. 1994. The development of littermate preferences in juvenile Belding's ground squirrels. Animal Behaviour, 48: 1071-1084.

85. Holzenbein, S. & Marchinton, R.L. 1992. Social integration of maturing-male white-tailed deer in the adult population. Journal of Mammalogy, 73: 326-334

86. Hoogland, J.L. 1982. Prairie dog avoid extreme inbreeding. Science, 215: 1639-1641.

87. Ims, R.A. & Hjermann, R.A & Hjermann, D.O., 2001, Condition-dependent dispersal. In: Dispersal (J.Clobert, E.Danchin, A.A. Dhondt and J.D. Nichols, eds.) Oxford University Press, New York. pp: 209-222.

88. Ims, R.A. 1989. Kinship and origins: effects on dispersal and space sharing in *Clethrionomys rufocanus*. Ecology, 70: 607-616.

89. Jonhson, D.D., Macdonald, D.W. & Dickman, A.J. 2000. An analysis and review of models of the sociobiology of the Mustelidae, Mammal Review, 30: 171-196

90. Johnston, R. E. & Bullock, T. A. 2001. Individual recognition by use of odours in golden hamsters: the nature of individual representations. Animal Behaviour, 61: 545–557.

91. Johnston, R.E. & Jernigan, P. 1994. Golden hamsters recognize individuals, not just individual scents. Animal Behaviour, 48: 129-136.

92. Johnston, R.E., Sorokin, E.S. & Ferkin, M.H. 1997. Female voles discriminate males' over-marks and prefer top-scent males. Animal Behaviour, 54: 679-690.

93. Johnson, R.E. 2003. Chemical communication in rodents: from pheromones to individual recognition. Journal of Mammalogy, 84(4): 1141-1162.

94. Keller, L.F. & Waller, D.M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. TREE 17 (5): 230-241.

95. Kitchings, J.T. & Story, J.D. 1984. Movements and dispersal of bobcats in east Tennessee. Journal of Wildlife Management, 48(3): 957-961.

96. Koprowski, J.L. 1993. Alternative reproductive tactics in male eastern gray squirrels:" making the best of a bad job". Behavioral Ecology, 4: 165-171.

97. Lachat Feller , N. 1993. Eco-éthologie de la fouine (*Martes foina* Erxleben, 1777) dans le Jura suisse, Thèse Université de Neufchâtel

98. Lavers, R.B.& Clapperton, B.K. 1998. The ferret in: The handbook of New Zealand mammals, eds. Carolyn M. King, Oxford University Press, Auckland, pp320-330

99. Lazaro-Perea, C., Snowdon, C.T. & Arruda, M.F. 1999. Scent-marking behaviour in wild groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 46: 313-324.

100. Lehner, P.N. 1996. The handbook of ethological methods. Cambridge University Press, 672 pp.

101. Léna, J-P., Clobert, J. de Fraipont, M., Lecomte, J. & Guyot, G. 1998. The relative influence of density and kinship on dispersal in the common lizard. Behavioral Ecology, 9 (5): 500-507.

102. Liberg & Von Schantz, 1985. Sex-biased philopatry and dispersal in birds and mammals: the oedipus hypothesis. American Naturalist, 126: 129-135.

103. Lodé, T., 1990. Reconnaissance du congénère et comportement sexuel chez un mustélidé: le putois. Bull.Soc.Sc.Nat.Ouest de la France, 12 (3): 105-110.

104. Lodé T. 1989. Ontogénèse des comportements de prédation et rôle de l'expérience alimentaire précoce chez *Mustela putorius*, Mammalia, 53: 497-509.

105. Lodé, T. 1993. Stratégies d'utilisation de l'espace chez le putois européen *Mustela putorius* L. dans l'Ouest de la France. Rev. Ecol. (Terre Vie), 48: 305-322.

106. Lodé, T. 1996: Conspecific tolerance and sexual segregation in the use of space and habitats in the European polecat. Acta Theriologica 41, 171–176.

107. Lodé, T. 1999. Allozymic variation in the European polecat from western France. Acta Theriologica, 44 (2): 215-218.

108. Lodé, T.1998. Genetic heterozygosity in polecat populations from Western France. Hereditas, 129: 259-261.

109. Lodé, T. 2000. Functional response and area-restricted search in a predator:seasonal exploitation of anurans by the European polecat. Austral Ecology, 25: 223-231.

110. Lodé, T. 2001. Mating system and genetic variance in a polygynous mustelid, the European polecat. Genes and Genetic Systems. 76, 221–227.

111. Lodé T, Cormier, J.-P. & Le Jacques D. 2001. Decline in endangered species as an indication of anthropic pressures: the case of European mink western population. Environmental Management, 28: 727-735.

112. Lodé, T. 2003. Sexual dimorphism and trophic constraints: Prey selection in the European polecat (*Mustela putorius*). Ecoscience, 10 (1): 17-23.

113. Lodé, T, Pereboom, V. & Berzins, R. 2003. Implications of an individualistic lifestyle for species conservation: lessons from jealous beasts. Comptes Rendues de Biologie. 326, S30–S36.

114. Loew, S.S. 1999. Sex-biased dispersal in eastern chipmunks, *Tamias striatus*, Evolutionary ecology, 13, 6: 557-577.

115. MacNutt, J.W. 1996, Sex-biased dispersal in African wild dogs, *Lycaon pictus,* Animal Behaviour, 52: 1067-1077.

116. Malm, K. & Jensen, P. 1997. Weaning and parent-offspring conflict in the domestic dog. Ethology 103: 653-664.

117. Marcelli, M., Fusillo, R. & Boitani, L. 2003. Sexual segregation in the activity patterns if European polecats (*Mustela putorius*). Journal of Zoology, Lond. 261, 249–255.

118. Martin, P. 1986. An experimental study of weaning in the domestic cat. Behaviour 99: 221-249.

119. Mateo, J.M. & Johnston, R.E. 2000. Kin recognition and the 'armpit effect': evidence of self-referent phenotype matching. Proc. R. Soc. Lond. 267: 695-700.

120. Mateo, J.M. 2002. Kin-recognition abilities and nepotism as a function of sociality. Proc. R. Soc. Lond. B., 269: 721-727.

121. Mateo, J.M. 2003. Kin recognition in ground squirrels and other rodents. J.of Mammalogy, 84 (4): 1163-1181

122. Mech, S.G., Dunlap, A.S. & Wolff, J.O. 2003. Female prairie voles do not choose males based on their frequency of scent-marking. Behavioral Processes, 61: 101-108.

123. Michener, G.R. & Sheppard, D. 1972. Social behaviour between adult female Richardson's ground squirrels and their own and alien young. Canadian Journal of Zoology, 50: 1343-1349

124. Michener, G.R., 1980. Ontogeny of spatial relationships and social behaviour in juvenile Richardsons' ground squirrels. Canadian Journal of Zoology, 59: 1666-1676.

125. Miller, B. et al. 1990. Development of survival skills in captive-raised siberian polecats (*M.eversmanni*) I:Locating prey. Journal of Ethology, 8: 89-94

126. Miller, B. et al. 1990. Development of survival skills in captive-raised siberian polecats (*M.eversmanni*) II.Predator avoidance. Journal of Ethology, 8: 95-104

127. Miller, B.J.,& Anderson, S.H. 1989. Courtship patterns in induced oestrous and natural oestrous domestic ferrets *(Mustela putorius furo*). Journal of Ethology, 7 : 65-73.

128. Moore, J. & Ali, R. 1984. Are dispersal and inbreeding avoidance related? Animal Behaviour, 32: 94-112.

129. Moors, P. J. & Lavers, R. B. 1981. Movements and home range of ferrets (*Mustela furo*) at Puke puke lagoon, New Zealand. New Zealand Journal of Zoology, 8: 413–423.

130. Moors, P. J. 1980. Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora): the roles of food habits and breeding systems. Oikos, 34: 147-158.

131. Murdock, H.G. & Randall, J.A. 2001. Olfactory communication and neighbor recognition in giant kangaroo rats. Ethology, 107: 149-160.

132. Naidenko, S.V. 2001. Aggression in lynx adult-cub relations: can it be a reason for the dissolution of litters?. Ethology Ecology & Evolution 13: 283-295.

133. Neal, E. & Cheeseman, C. 1996. Badgers. T& AD Poyser Natural History. 271pp.

134. Nilsson, J.A. 1989. Family flock break-up: Spontaneous dispersal or parental agression? Animal Behaviour, 40: 1001-1002.

135. Norbury, G.L., Norbury, D.C. & Heyward, R.P. 1998. Space use and denning behaviour of wild ferrets (*Mustela furo*) and cats (*Felis catus*). New Zealand Journal of Ecology 22(2) : 149-159.

136. Nunes, S. & Holekamp, K.E. 1996. Mass and fat influence the timing of natal dispersal in Belding's ground squirrels. Journal of Mammalogy, 77: 807-817.

137. Nunes, S., Ha, C.-D. T., Garrett, P.J., Mueke, E.-M., Smale, L. & Holekamp, K.E. 1998. Body fat and time of year interact to mediate dispersal behaviour in ground squirrels. Animal Behaviour, 55: 605-614.

138. Nunes, S., Duniec, T.R., Schweppe, S.A. & Holekamp, K.E. 1999. Energetic and endocrine mediation of natal dispersal behaviour in Belding's ground squirrels, Hormones and Behavior, 35, 2: 113-124.

139. Pajor, E.A., Kramer, D.L. & Fraser D. 2000. Regulation of contact with offspring by domestic sows: temporal patterns and individual variation. Ethology, 106: 37-51.

140. Palomares, F. 1993. Individual variations of male mating tactics in Egyptian mongooses (*Herpestes ichneumon*): can body mass explain the differences? Mammalia, 57: 317-324.

141. Palomares, F & Delibes, M. 1993. Social organization in the Egyptian mongoose: group size, spatial behaviour and inter-individual contacts in adults. Animal Behaviour, 45: 917-925.

142. Parker, K. J., Phillips, K. M. & Lee, T. M. 2001. Development of selective partner preferences in captive male and female meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. Animal Behaviour, 61: 1217–1226.

143. Paz-Y-Mino, G. & Tang-Martinez Z. 1999. Effects of isolation on sibling recognition in prairie voles, *Microtus ochrogaster*. Animal Behaviour, 57: 1091-1098.

144. Paz-Y-Mino, G., Leonard, S.T., Ferkin, M.H. & Trimble, J.F. 2002. Self-grooming and sibling recognition in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, and prairie voles, *M.ochrogaster*. Animal Behaviour, 63: 331-338.

145. Phillips, D.M., Harrison, D.J. & Payer, D.C. 1998. Seasonal changes in home-range area and fidelity of martens. Journal of Mammalogy, 79 (1): 180-190.

146. Pierce, B.M., Bleich, V.C., Wehausen, J.D. & Bowyer, R.T. 1999. Migratory patterns of mountain lions: implications for social regulation and conservation. Journal of Mammology, 80: 986-992.

147. Poole, T.B. 1966. Aspects of aggressive behaviour in polecats. Zeitschrift für Tierpsychologie, 24: 351-369.

148. Poole, T.B. 1972. Some behavioural differences between the European polecat, *Mustela putorius*, the ferret, *M.furo*, and their hybrids. Journal of Zoology, London, 166: 25-35.

149. Poole, T.B. 1973. The aggressive behaviour of individual male polecats (*Mustela putorius*, *M. furo* and hybrids) towards familiar and unfamiliar opponents. Journal of Zoology, London, 170: 395-414.

150. Poole, T. B. 1974. The effects of oestrus condition and familiarity on the sexual behaviour of polecats (*Mustela putorius* and *M.furo* x *M.putorius* hybrids). Journal of Zoology, London, 172: 357–362.

151. Powell, R. A. 1979. Mustelid spacing patterns: variations on a theme by *Mustela*. Zeitschrift für Tierpsychologie, 90: 153–165.

152. Powell, R.A. 1994. Structure and spacing of Martes populations. In: Buskirk, S.W., Haresatd, A., Raphael, M. and Powell, R. (Editors), Biology and conservation of martens, sables, and fishers, pp. 101-121. Cornell University Press, Ithaca, NY.

153. Primack, R.B. 2000. A primer of conservation biology. Second edition. Sinauer associates, INC. Sunderland, Massachussetts, USA. pp.319.

154. Puppe, B., 1998, Effects of familiarity and relatedness on agonistic pair relationships in newly mixed domestic pigs, Applied Animal Behaviour Science, 58: 233-239.

155. Purdue, J.R., Smith, M.H. & Patton, J.C.. 2000. Female philopatry and extreme spatial genetic heterogeneity in white-tailed deer. Journal of Mammalogy, 81(1): 179-185.

.

156. Pusey, A.E. & Packer, C. 1987. The evolution of sex-biased dispersal in lions. Behavior 101: 275-310

157. Pusey, A.E. & Wolf, M. 1996. Inbreeding avoidance in animals. TREE, 11: 201-206

158. Pusey, A.E. 1987. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. TREE 10: 295-299

159. Randall, J. A. 1991. Sandbathing to establish familiarity in the Merriam's kangaroo rat, *Dipodomys merriami*. Animal Behaviour, 41: 267–275.

160. Randall, J. A., Mekkala, E.R., Cooper, L.D. & Barfield, J. 2002. Familiarity and flexible mating strategies of a solitary rodent, *Dipodomys ingens*. Animal Behaviour, 64: 11-21.

161. Ratnayeke, S., Tuskan, G.A. & Pelton, M.R. 2002. Genetic relatedness and female spatial organization in a solitary carnivore, the raccoon, *Procyon lotor*. Molecular Ecology, 11: 1115-1124

162. Reece-Engel, C. 1989. Female choice of resident male rabbits Oryctolagus cuniculus. Animal Behaviour, 36: 1241-1242.

163. Rich, T.J. & Hurst, J.L. 1998. Scent marks as reliable signals of the competitive ability of mates. Animal Behaviour, 56: 727-735.

164. Rich, T.J. & Hurst, J.L. 1999. The competing countermarks hypothesis: reliable assessment of competitive ability by potential mates. Animal Behaviour, 58: 1027-1037.

165. Roeder, J.-J. 1980. Marking behaviour and olfactory recognition in genets (*Genetta genetta* L., Carnivora-Viverridae). Behaviour, 72 (3-4): 200-210.

166. Roeder, J.-J. 1985. Structures sociales et modalités de communication, Comportements, n°2. Eds CNRS, Paris.

167. Roeder, J.-J. 1984. Contribution à l'étude des modalités de communication chez la genette: *Genetta genetta* L., Evolution ontogénétique et phylogénétique des systèmes de communication, Université Louis Pasteur de Strasbourg

168. Rogers, L.L. 1987. Effects of food supply and kinship on social beahbior, movements and population growth of black bears in northeastern Minnesota. Wildlife Monographs, 97: 1-72.

169. Roger, M., Delattre, P. & Herrenschmidt, V. 1988. Le putois (*Mustela putorius* Linnneaus, 1758). Enclyclopédie des carnivores de France, S.F.E.P.M., 38pp.

170. Sandell, M. 1986. Movement patterns of male stoats *Mustela erminea* during the mating season: differences in relation to social status. Oikos, 47: 63-70.

171. Sandell M. 1989. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores, dans: Carnivore behaviour, ecology and evolution, vol.1, eds J.L.Gittleman, p.164-182

172. Sato, J.J., Hosoda, T., Wolsan, M., Tsuchiya, K., Yamamoto, M. & Susuki, H. 2003. Phylogenetic relationships and divergence time among mustelids (mammalian: carnivore) based on nucleotide sequences of the nuclear interphotoreceptor retinoid binding protein and mitochondrial cytochrome b genes. Zoological Sciences 20: 243-264.

173. Sharp, W.M. & Sharp, L.H. 1956. Nocturnal movements and behavior of wild raccoons at a winter feeding station. Journal of Mammalogy, 34(2): 170-177.

174. Shump, A.U. & Shump, K.A. Jr. 1978. Growth and development of the European ferret (*Mustela putorius*). Laboratory animal science, 28 (1) : 89-91.

175. Sliwa, A. & Richardson, P.R.K. 1998. Responses of aardwolves, *Proteles cristatus*, Sparrman 1783, to translocated scent marks. Animal Behaviour, 56: 137-146.

176. Siegel, S. & Castellan, N.J. 1988. Non parametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill, New York, 1988

177. Sokolov, V. E., Lyapuniva, K. L., Zaumyslova O. Y., Kotenkova, E. V., Surov, A.V., Vasilieva, N.Yu., Serbeniyk, M. A., Galanina, T. V., Prikhodko, V. I., Rozhniv, V.V. & Zinkevich, E. P. 1984. Chemical communication of some species of rodents, ungulates and carnivores. Acta Zoologica Fennica, 171: 67–69.

178. Stookey, J.M. & Gonyou, H.W., 1998. Recognition in swine: recognition through familiarity or genetic relatedness? Applied Animal Behaviour Science 55: 291-305.

179. Stockman, E.R., Callaghan, R.S., Gallagher, C.A. & Baum, M.J., 1986, Sexual differentiation of play behavior in the ferret, Behavioral Neuroscience, 100: 563-568.

180. Sun, L. & Muller-Schwarze, D. 1997. Sibling recognition in the beaver: a field test for phenotype matching. Animal Behaviour 54: 493-502.

181. Swaisgood, R.R., Lindburg, D.G. & Zhou, X. 1999. Giant pandas discriminate individual differences in conspecific scent. Animal Behaviour, 57: 1045-1053.

182. Swaisgood, R.R., Lindburg, D.G., Zhou, X. & Owen, M.A. 2000. The effects of sex, reproductive condition and context on discrimination of conspecifics odours by giant pandas. 60: 227-237.

183. Tang-Martinez, Z., Mueller, L. L. & Taylor, G. T. 1993. Individual odours and mating success in the golden hamster, *Mesocrocetus auratus*. Animal Behaviour, 45: 1141–1151.

184. Tang-Martinez, Z. 2001. The mechanisms of kin discrimination and the evolution of kin recognition on vertebrates: a critical re-evaluation. Behavioral process, 53: 21-40

185. Templeton, A.R. 1989. The meaning of species and speciation : A genetic perspective. pp2-27. in D.Otte & J.A.Endler, eds. Speciation and its consequences. Sinauer, MA

186. Thom, M.D., Macdonald, D.W., Mason, G.J., Pedersen, V. & Johnson, P.J. 2004. Female american mink, Mustela vison, mùate multiply in a free-choice environement. Animal Behaviour, 67: 975-984.

187. Thomas, S.A. & Kaczmarek, B.K. 2002. Scent-marking behaviour by male prairie voles, *Microtus ochrogaster*, in response to the scent of opposite- and same-sex conspecifics. Behavioural Processes, 60: 27-33.

188. Todrank, J., Heth, G. & Johnston, R.E. 1999. Social interaction is necessary for discrimination between and memory for odours of close relatives in golden hamsters. Ethology, 105: 771-782.

189. Toone, W.D. & Wallace, M.P. 1994. The extinction in the wild and reintroduction of the California condor. Pp 411-419 in Creative conservation: interactive management of wild and captive animals. G.Mace, P.Olney & Feistner, A. (eds.) Chapman and Hall, London.

190. Tremblay, M. 2000. Le furet. Edition : Le Jour. Canada. pp.148

191. Van Staaden, M.J., Chesser, R.K. & Michener, G.R. 1994. Genetic correlation and matrilineal structure of population of *Spermophilus richardsonii*. Journal of Mammalogy, 75: 573-582.

192. Varela, F.J. 1996. Invitation aux sciences cognitives. Paris. Seuil. pp123.

193. Vargas, A. & Anderson, S.H. 1998. Black-footed ferret (*Mustela nigripes*) behavioural development: aboveground activity and juvenile play. Journal of .Ethology, 16: 29-41.

194. Vieira, M.L. & Otta, E. 1998.Play fighting in juvenile golden hamsters (*Mesocricetus auratus*): effects of litter size and analysis of social interaction among males. Behavioural processes 43: 265-273.

195. Von Uexküll, J. 1956. Mondes animaux et monde humain. Seconde édition française (2004), eds. Denoël. pp.188

196. Wallace, M. 1990. The California condor: current efforts for its recovery. Endangered Species Update 8(1): 32-35.

197. Waser, P.M. & Jones, W.T. 1983. Natal philopatry among solitary mammals. The Quaterly review of Biology, 58: 355- 390.

198. Waybe, R.K. & Koepfli, K-P., 1996. Demographic and historical effects on genetic variation of carnivores. Pp: 453-484. in: Carnivores behaviour, ecology and evolution, vol.2, eds. J.L. Gittleman. Conell University Press. pp.644.

199. Weckerly, F.W. 1998. Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. Journal of Mammalogy, 79(1): 33-52.

200. Williams, E.S., Thorne, E.T, Kwiatkowski, D.R., Lutz K. & Anderson, S.L. 1992. Comparative vaginal cytology of the estrous cycle of black-footed ferrets (*Mustela nigripes*), Siberian polecats (*M.eversmanni*), and domestic ferrets (*M.putorius furo*). J.Vet.Diagn. Invest. 4 : 38-44.

201. Wilson, S.C. 1982. The development of social behaviour between sibling and non-siblings of the voles *M.ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*, Animal Behaviour, 30: 426-437

202. Winters, J.B. & Waser, P.M. 2003. Gene dispersal and outbreeding in a philopatric mammal. Molecular ecology, 12 (8): 2251-2259.

203. White, D. J. & Galef, Jr. B. G. 1999. Affiliative preferences are stable and predict mate choices in both sexes of Japanese quails, *Cortunix japonica*. Animal Behaviour, 58: 865–871.

204. Whitworth, M.R. & Southwick, C.H. 1984. Sex differences in the ontogeny of social behavior in pikas: possible relationships to dispersal and territoriality. Behavioral Ecology and Sociobiology, 15: 175-182

205. Wolff, J.O. 1992. Parents suppress reproduction and stimulate dispersal in opposite-sex juvenile white-footed mice. Nature, 359: 409-410

206. Wolff, J.O. 1993. What is the role of adults in mammalian juvenile dispersal? Oikos, 68 (1): 173-176.

207. Wolff, J.O., Mech, S.G. & Thomas, S.A. 1992. Scent marking in female prairie voles: a test of alternative hypothesis. Ethology, 108: 483-494.

208. Wozencraft, W.C. 1989. The phylogeny of the recent Carnivora, in : Carnivore behavior, ecology and evolution, vol.1, eds J.L. Gittleman. 495-535.

209. Yamane, A. 1998. Male reproductive tactics and reproductive success of the group-living feral cat (*Felis catus*). Behavioral process, 43: 239-249.

ANNEXES

ANNEXE 1

BILAN DU PIEGEAGE PUTOIS

Une campagne de piégeage a été menée en continue dans l'enceinte du parc de Bel-Val (600ha) de mars 2001 à janvier 2002. Une trentaine de chatières ont été installée sur le terrain, au fur et à mesure de leur acquisition. Divers procédés de piégeages ont été mis en œuvre, comme l'illustrent les photos ci-dessous. Les pièges étaient relevés tous les matins.

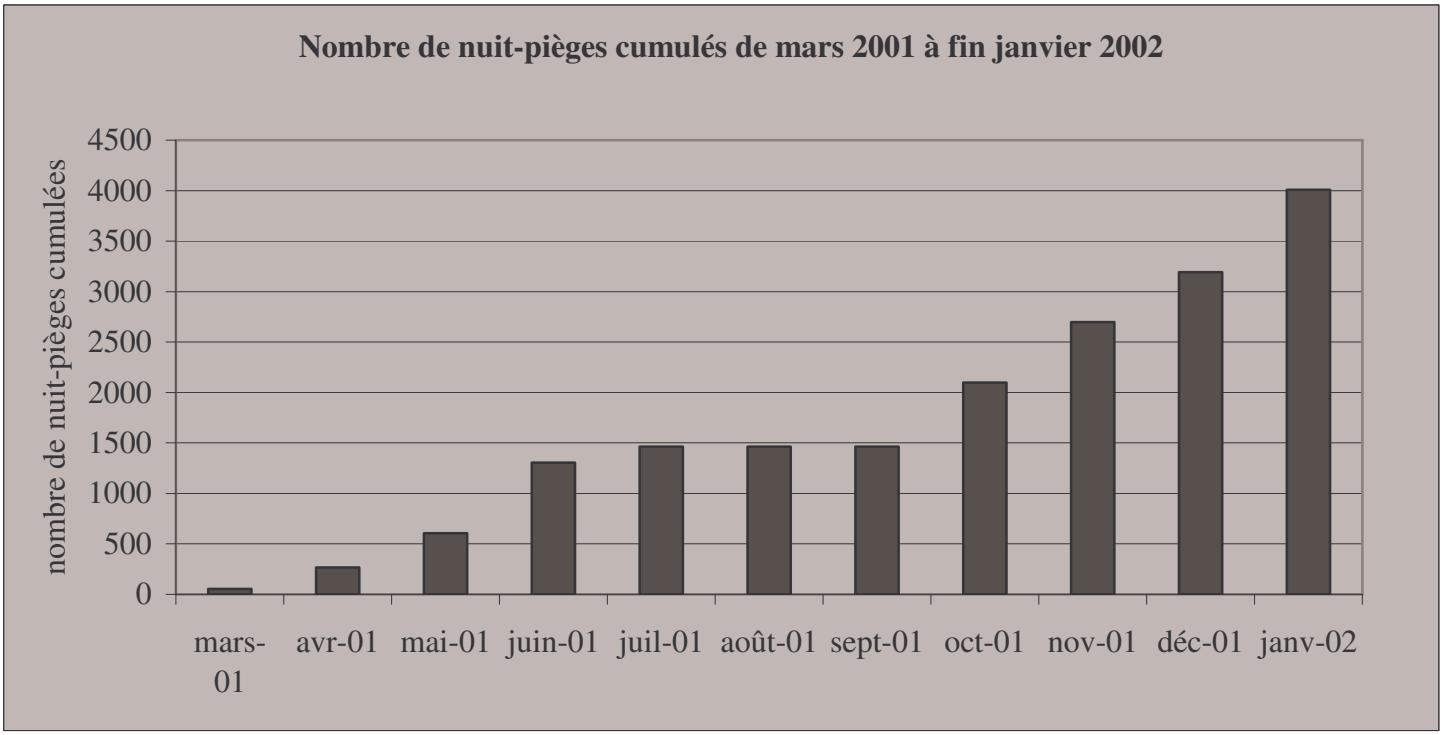
Jardinet

Piège à appât

Pièges en coulée avec entretien des sentiers

Piège sur passerelle

Résultat du piégeage:



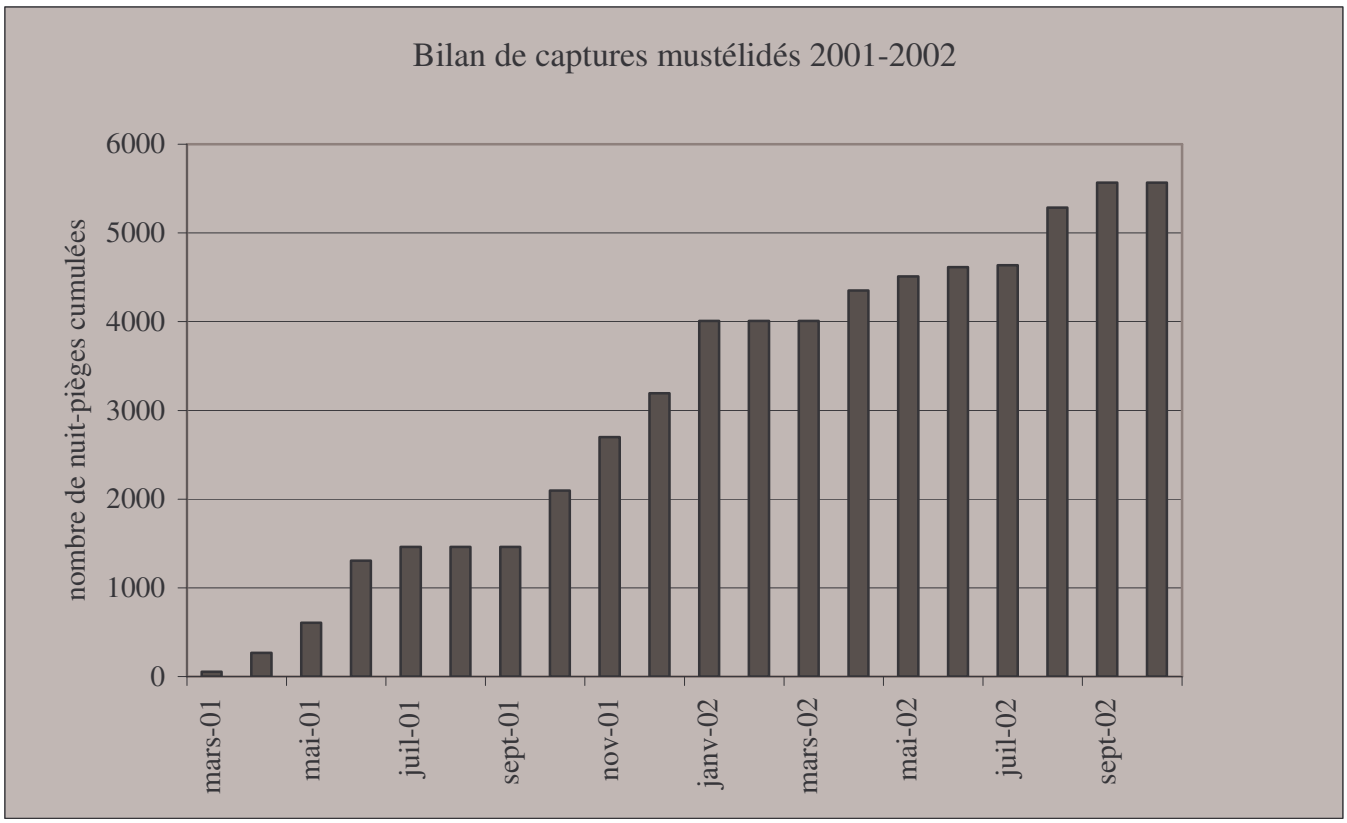
Nombre de putois capturés :

Date de captures	Sexe
18 juin	Mâle
23 juin	Mâle
19 octobre	Mâle
26 octobre	Mâle
8 novembre	Mâle
9 décembre	Mâle

Au total, six mâles putois ont été capturés sur les 4007 nuits-pièges cumulées de mars 2001 à fin janvier 2002 sur le parc de Bel-Val.

BILAN PIEGEAGE 2002

Le piégeage s'est poursuivie en 2002 dans l'objectif de capturer des femelles putois



En septembre 2002, 5566 nuits-pièges étaient cumulées.

Nombre de captures supplémentaires pour l'année 2002

Date de captures	Sexe
14, 28, 29 avril et le 11 août	Mâle âgé
12 août	Mâle de l'année
24 août	Femelle de l'année
12 septembre	Mâle
11 février 2003	Mâle

A côté du piégeage effectué au sein du parc, nous avons tenté une autre méthode de piégeage (méthode par quadrat, Birks et Kitchener, 1999) en collaboration avec une équipe de l'ONC, mais aucune capture n'a été réalisée, ni sur notre secteur ni dans le leur (Dombes). De même les associations de piégeurs avec lesquels nous étions restés en contact ne nous ont jamais signalés de capture de femelles au cours de l'année 2002 (appel seulement pour 2 mâles).

Devant les difficultés rencontrées pour la capture des putois, nous avons décidé pour l'année 2003 de travailler uniquement sur le furet qui se présente comme un modèle de choix à l'étude de l'organisation sociale des petits mustélidés. Ceci a facilité, d'une part les expériences car les animaux étaient manipulables et actifs de jour et a permis d'autre part, d'obtenir les portées tant attendues.

ANNEXE 2:

COMMUNICATION ORALE AU COLLOQUE
MUSTELIDES DE PAPENBURG, ALLEMAGNE
(du 13 au 16 septembre 2001)

Présentation orale au XXème colloque Mustélidés de Papenburg (Allemagne du 13 au 16 septembre 2001)

« Comparisons of biological and behavioral traits between the endangered European mink and the European polecat »

Cet article compare des données récoltées par capture/recapture de vison d'Europe (Charente-Maritime) et de putois d'Europe (Loire-Atlantique)

Résumé de l'article paru dans le fascicule du colloque:

In Mustelids, the social organisation is mainly based on intrasexual territoriality. However, the breeding period seems to influence the use of space, with specifically an increase in male movement as they look for receptive females. Because males compete for mates, mating can also affects level of social tolerance among individuals. Through a capture-recapture design, this study performed in 1999 aims to examine variations in tolerance, i.e. whether European mink and European polecat social organisation is modified between the breeding and non-breeding periods. The data are evaluated by estimating the simultaneous presence of several individuals in the study sectors and, by evaluating the individuals' degree of sedentariness. In *M lutreola* populations, the sex-ratio of adults only reached 0.55 emphasizing the dominance of mature females while in the polecat population adult females (53.1%) slightly exceeded adult males, the sex-ratio reaching 0.88. The social organisation of these two mustelid species is affected by mating period but the preliminary results of this study show the similarity of the social organisation of these two species; information which should have a major impact when we look at the critical situation of the French European mink population. Indeed, the polecat could be used as a model for an eventual reintroduction operation, as this sort of procedure has been done with other species.

Auteurs: BERZINS Rachel [(1) & (2)], GUIRAL Gilles [(3)], HELDER Rémi [(2)], LODE Thierry [(1)],
[(1)]Laboratoire d'Ecologie Animale, Université d'Angers, France
[(2)] Centre de Recherches et de Formation en Eco-éthologie, Boult-aux-Bois, France
[(3)]Communauté de Communes de Haute-Saintonge, France

Ci après le résumé de l'intervention orale distribué aux participants.

ANNEXE 3:

POSTER ET ARTICLE PARU AU 1er CONGRES INTERNATIONAL DE MANAGEMENT ET DE CONSERVATION DE LA BIODIVERSITE DE VOUZIERS, FRANCE

(du 4 au 7 Juillet 2002)

Parution de son résumé dans les Comptes Rendus Biologies, Académie des Sciences, Paris, 2003, Tome 326, suppl.1

Et de l'article

LODE T., PEREBOOM V. & BERZINS R., 2003, Implications of individualistic lifestyle for species conservation: lessons from jealous beasts, Comptes Rendus Biologies, Tome 326, suppl.1

ANNEXE 4

COMMUNICATION ORALE AU 4TH INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PHYSIOLOGY AND BEHAVIOUR OF WILD AND ZOO ANIMALS, BERLIN, ALLEMAGNE

(29 septembre au 2 octobre 2002)

Participation orale au 4th International Symposium on Physiology and Behaviour of wild and zoo Animals, at Berlin, Germany, (September 29th- October 2nd, 2002)
Résumé de la présentation paru dans "Advances in Ethology 37 (2002, Supplement to Ethology

"The influence of odor familiarity on the female polecat mate choice"

BERZINS Rachel [1&2], HELDER Rémi [2] & LODE Thierry [1]

(1) Laboratoire d'Ecologie Animale – Université d'Angers – France

(2) Centre de Recherche et de Formation en Eco-éthologie – Boult-aux-Bois – France

ANNEXE 5

Odour familiarity and mate preference in the ferret (*Mustela furo*)

BERZINS Rachel, HELDER Rémi & LODE Thierry

Accepté sous réserve de modifications dans Ethology

ODOUR FAMILIARITY AND MATE PREFERENCE IN THE FERRET (*Mustela furo*)

BERZINS Rachel [(1) & (2)], HELDER Rémi [(2)] & LODE Thierry [(1)]

[(1)] Laboratory of Animal Ecology, Université d'Angers, 49050 Angers cedex, France

[(2)] 2C2A-CERFE, 08240 Boult-aux-Bois, France

Corresponding author: Rachel Berzins, 2C2A-CERFE, 08240 Boult-aux-Bois, France.

E-mail: rachel.berzins@wanadoo.fr

thierry.lode@univ-angers.fr

remi.helder@wanadoo.fr

Manuscript: 5268 words

Abstract: 225 words

Abstract

The strong sexual dimorphism in favour of males in the ferret could facilitate males to force females to mate and therefore extinct the female role in sexual selection. We hypothesize that 1) opposite sex conspecific odours do not have the same relevance for males and females during the breeding period because of their divergence of interest, 2) females were able to discriminate male odours and used their ability to choose an olfactory familiar male as sexual partner. By using a habituation-discrimination test, we investigated ferret interest for three odours of the opposite sex conspecific, the anal, corporal and urogenital scents. By the analysis of the habituation phase, we found that anal odour had the same relevance for both sexes, whereas urogenital and corporal scents of opposite sex conspecific were more interesting for males than for females. The habituation-discrimination test did not reveal any discrimination ability. However, after an olfactory familiarisation phase, we found that females preferred to be in spatial proximity and had more chemosensory investigation with an olfactory familiar male, whereas males did not have any preference. Males seemed to be the searching sex, while females seemed to be the choosey one, as proposed by the sexual selection theory, with a female preference for an olfactory familiar male. Females could thus exercise a choice despite male physical strength of this strong sexually dimorphic species.

Introduction

According the theory of sexual selection, intrasexual competition has led to large male body size whereas reproductive purposes have favoured female small size (Andersson 1994). Such evolutive difference has led to a sexual dimorphism that tends to increase with species body size. On this subject, small Mustelids represent a particular case because of their strong sexual dimorphism in relation to their size, as the polecat or the ferret (Lodé 2003). This Mustelid characteristic could largely enable males to force females to mate without another alternative for the latter. However, in the very sexually dimorphic Otarid and Phocid families, pre and post mating mechanisms of female sexual choice have been suggested (Goldsworthy et al. 1999; Amos et al. 2001). Furthermore in Mustelids, although mating is rather forceful and suggests that females cannot refuse to mate, observations prove that unwilling females behave so as to make the male to give up its sexual harassment (Poole 1974; Thom et al. 2004). So females appear to be able to refuse a male and suggest that she can actively choose their sexual partner before mating occurs. Thus, despite an unfavourable sexual dimorphism, females could execute a choice. It has been demonstrated that free female choice lead to more viable and competitive offspring (Drickammer et al. 2000). So, on which criterion could female Mustelids choose their sexual partner? Mustelids have a social organisation based on intrasexual territoriality (Powell 1979). They lead an individualistic life style with a spatio-temporal segregation of their activities (Lodé 1996; Lodé et al. 2003; Marcelli et al. 2003). This encounter infrequency leads Mustelids to favour chemical communication that persists in space and time, via scent-marking activities. During the breeding period, this chemical communication could lead Mustelids to meet their sexual partner and provide them some key information for mate choice (Andersson 1994). Indeed, the ferret and polecat mating system is called a dispersed polygyny because of the females' individualistic life style (Lodé 2002). However, female home ranges overlap at least one male home range, more or less extensively

(Moors & Lavers 1981). So females have the possibility to become familiar with at least one male's odour deposits and thus may rely on those olfactory cues to judge its quality, when they meet for mating purpose. Thus, females could favour territorial and familiar males. It has been demonstrated that in some Rodent species scent-marking can be used as a cue to judge competitive ability of potential mates (Johnston et al. 1997; Rich & Hurst 1998, 1999). So, if female Mustelids are able to discriminate male odours and if they show a mate preference based on these olfactory cues, we can hypothesize that a female's sexual selection can occur contrary to what the strong sexual dimorphism suggests. Small Mustelids performed three types of scent-marking, associated to the deposit of anal, urogenital and corporal odours, which vary in space and time (Erlinge et al. 1982; Clapperton 1989). We hypothesize that odour deposits during scent-marking actions do not have the same relevance for males and females because of their divergence of interest in the sexual selection context. Males need to locate females, although females may choose their mate. In this context, our objective is (1) to compare the interest of each odour source between males and females and their discrimination abilities (2) to test the use of this ability in a sexual choice context. Sexual differences could explain the intersexual behaviour variation during the breeding period described in Mustelids in the wild and confirm the sexual selection process for each sex.

Methods

Sexually mature (10-mos-old) ferrets were bought from two private breeders. Six males and 3 females came from the Ardennes, France and 2 males and 11 females came from Loire-et-Cher, France. Family relationships were known and taken into account when performing experiments so as not to offer a ferret an odour from a sibling. Females were housed individually or together (3 maximum) depending on their affinity and males were housed individually in wooden enclosure (1 m long x 1 m wide x 0,5 m high) with hay as bedding and a pet carrier as a nest. Female enclosures were located 20 m away from male enclosures, outdoor. Water and food (cat food) were provided *ad libidum*. The breeding period of the ferret spreads from mid-February to August, with a peak during March and April. All experiments were lead from March to mid-April 2003. They were conducted in some Plexiglas apparatus covered by transparent Plexiglas plaques to record the experiments using a video camera (CANON 3CCD Digital Video Camcorder XM1 pal). In the first experiment, ferrets were confronted with odours of opposite sex conspecifics in habituation-discrimination tests. In the second experiment, a preference test was conducted to test the sexual preference of ferrets familiarized to the overall odours of one opposite sex conspecific.

Experiment 1

Anal scent was collected by gently rubbing a filter paper (2 x 2 cm) on the anus of the animal. Urogenital scent was collected by gently dabbing a filter paper (2 x 2 cm) on the urogenital region. Particular care was taken for the collect on females to not touch the vulva and the anus according to the sample. Corporal scent was collected by rubbing a filter paper 10 times from the corner of the lips to the bottom of the neck. The use of latex gloves for each sample prevented human scent contamination. All filter paper were stored individually in hermetic plastic bag and used in the following 7 h. Individuals were used as both scent donors and test

subjects. Scent donors were distributed between individuals so as to use their odour on only one subject per odour trial. When a new odour was tested, the odour of one individual was not used anymore on the same subject. Odours were tested in the following order: anal scent, corporal scent and urogenital scent. A habituation-discrimination paradigm (Halpin 1986) was used to test the capacity of ferrets to distinguish individual differences in three biological odours produced by opposite sex conspecifics during the breeding period in a Plexiglas apparatus (1 x 1 x 0,5 m high).

The habituation-discrimination test

Before the beginning of experiments, each ferret had passed 15 min in the apparatus to acclimatise them to it. Two control tests were performed with blank filter paper. The first one was realized at the beginning of all tests, the second one was realized before the urogenital odour test, to control for the indifference towards the blank filter paper. An eventual spatial preference for one side was tested on the mean time passed investigating the right and the left filter papers during the four-habituation tests.

The habituation-discrimination test consisted of two phases. During the first phase, the odour of one opposite-sex conspecific animal was presented during 15 min for 4 consecutive days to a ferret. Each time passed investigating the filter paper with the nose at less than 1 cm was cumulated during the 15 min of the test. The time spent investigating the familiar odour should decrease from the first to the fourth trial. A fresh scent of the same animal was presented each day to the subject. The same odour was presented on two different Plexiglas squares separated by 50 cm to habituate the ferret to the presence of two odour sources and to control for a spatial preference before the discrimination day. Moreover, a two-stimulus presentation may be a more sensitive test than a one-stimulus test (Johnston & Bullock 2001). The second phase took place the fifth day when the familiar odour and an unfamiliar one,

from a stranger conspecific, were presented to the animal. It was assumed that the animal could discriminate the two odours, if it spent more time investigating the unfamiliar one (Halpin 1986). For each individual, the side of the familiar and unfamiliar odours was reversed for each odour discriminated. We do not duplicate trials since the habituation-discrimination test is based on a familiarisation phase that cannot be effective if the process is repeated several times. The apparatus was completely cleaned with some ethanol and let dry before the next trial. Thus, a habituation-discrimination test for one odour source lasted 5 d separated from the other ones by one or two days off. Number of individuals used for each tested odour is given in Figs 1, 2 and 3.

Statistical analysis

Non-parametric tests were used because time passed investigating each odour sources were not normally distributed in both sexes. For each odour source, two-tailed Wilcoxon signed-rank tests for matched pair were used to control for the eventual spatial preference on the mean time spent investigating the odour on the left and on the right side during the four-habituation trials. The Kruskall-Wallis one-way ANOVA test was used to test the unicity of males and females on the time passed investigating the four-habituation trials of each odour source. Following detection of significant difference between individuals, differences between pairs were tested for significance using multiple comparison procedures (Bonferroni correction). Results from the habituation tests were analysed using the Friedman non-parametric repeated measures ANOVA (controls, first and four habituation trials of anal, corporal and urogenital scents), because all individuals were submitted to the same procedure from the control test to the fourth habituation day, for each trial. Following detection of significant stimulus effects, differences between pairs of trials were tested for significance using multiple comparison procedures (Bonferroni correction). Comparison between

investigation times of the blank filter paper and first habituation trial permitted to test the indifference towards the blank filter paper and eliminate the odours not interesting for ferrets. Comparison between investigation times of the first habituation trials and the fourth habituation trials permitted to evaluate the habituation phase. The Kruskall-Wallis one-way ANOVA was used to test the hypothesis of equal time spent by males and females investigating the three odour sources (anal, corporal and urogenital scents) during the first habituation trial. If the Kruskall-Wallis yielded significant differences, differences between pairs were further tested by a multiple comparison Bonferroni test, with adjusted p values, to compare the interest of the tested odours between and within sexes. Odours discrimination was analysed using Wilcoxon signed-rank test for matched pairs, because of the simultaneous presentation of the odours, with Bonferroni adjusted p values. For all statistical analysis, we used StatView, STV 22136 package and show data as median and interquartile ranges. Our predictions were that males and females were not equally interested in all odour sources of opposite sex conspecific and discrimination abilities were supposedly sexually different for urogenital and corporal odours.

Results

During the four habituation trials, the time spent investigating the odour on the right did not differ significantly from the time spent investigating the odour on the left whatever the odour and the sex of subjects (Wilcoxon signed-rank for matched pair test, $p > 0,05$ in all cases). Thus, no spatial preference was detected prior to the discrimination phase. No significant differences have been found between males, nor between females on the time spent investigating each tested odour, so no males or females reacted differently from one another. The repetition of the same procedure did not seem to affect the general interest of ferret for the test since the time investigating the first trials of the different odour sources did not

decrease thread tests (Figs 1, 2 and 3, histograms 1). So the time spent investigating the different odours seemed to be a good indicator of ferret interest for these odours.

Males and females spent significantly less time investigating the blank filter paper than the first trial of the three odour sources, except females that did not spend a different amount of time investigating the blank filter paper than the first trial of corporal scent (Figs 1, 2 and 3, Table 1). Thus, males and females were indifferent to the blank filter, so it was a suitable material to present the different odour source and females were not interested in the male corporal odour. Regarding the habituation phase, there was a decrease of the investigation time between the first and the fourth trial (Figs 1, 2 and 3) but it was not statistically significant for all of them. Females spent significantly more time investigating the scent of the first than the fourth trial for both the anal and the urogenital scent, but this was not the case for the corporal odour (Table 1). On the contrary, males spent significantly more time investigating the first than the fourth trial of the corporal odour, but not those of anal scent and urogenital scent (Table 1) whom the investigation times did not decrease significantly.

The three odour sources of the opposite sex did not have the same relevance for males and females (Kruskall-Wallis: $H=23,22$; $p = 0,0003$). Only the anal scent of the opposite sex conspecific interested males as much as females (multiple comparison procedure, $p>0,005$). Males spent more time investigating urogenital odours of opposite sex conspecific than females ($p<0,005$) and more time investigating the corporal odour of opposite sex conspecific, consequently of the female disinterest in the male corporal odour. Males did not spend a significantly different amount of time investigating the anal and the corporal odours ($p>0,005$), nor the anal and the urogenital odours ($p>0,005$) of opposite sex conspecifics. But, males were significantly more interested in the urogenital than the corporal odour of females ($p<0,005$). Females did not spend a different amount of time investigating the anal and the urogenital odour of opposite sex conspecific ($p>0,005$).

Males and females did not spend a different amount of time investigating the familiar and the unfamiliar odour of the urogenital and the corporal odours (Wilcoxon signed rank test, ns, with an adjusted significant level at $p < 0,017$). However, males spent significantly more time investigating the unfamiliar than the familiar anal odour of females ($z= -2,524$; $p= 0,012$), but this difference was not significant for females ($z= -2,033$; $p=0,042$). So, only male ability for the discrimination of female anal odour has been demonstrated, but since the habituation phase was not conclusive, we could not conclude on this point.

Experiment 2

Expt 2 was conducted in a Plexiglas apparatus (2 x 1 x 0,5 m high) divided in three parts. The first part (1 x 1 x 0,5 m) allowed the test subject to have chemosensory contact through a wire-netting separation with two opposite sex conspecifics, separated from each other by an opaque Plexiglas plaques. So, these two individuals had a space of 1 x 0,5 x 0,5 m each.

Preference test

The familiarisation phase consisted of 12h-successive-exchanges of male and female enclosures during ten consecutive days. Thus, males and females were familiarized to a particular opposite sex conspecific for all the odours that it can produce (faeces, urine, anal, urogenital and corporal scent-markings). Then, ferrets were given the choice between the familiar conspecific and an unfamiliar conspecific in the Plexiglas apparatus. The unfamiliar conspecific was completely unknown to the test subject, so it never had any direct (physical) or indirect (olfactory) contact with the test subject. On the contrary, one of the three scents of the olfactory familiar individuals could have been already sniffed during the first experiment, but because of the 10 d familiarisation process, we assume that there is no consequence on the future choice. Because of the same number of males and females, we had to give the priority

to one of the sex for the day test. We choose to give this priority to females because according our hypothesis they were more likely to make a choice. Therefore, when the affiliative preference test was realized on the males, they had already physically met their olfactory familiar female during 15 min the previous day. Males and females were in breeding period and females presented a strong swelling of the vulva. We recorded two parameters (1) The total amount of time spent within 50 cm near the mesh-netting, visually oriented towards the partner or the body stated along the mesh-netting awaiting or going back and forth in front of it (spatial behaviour) (2) The time engaged in sniffing and licking the partner through the mesh-netting (chemosensory investigation). The Wilcoxon signed-rank for matched pair test (simultaneous presence of the familiar and unfamiliar individuals) with Bonferroni adjustements was used on the two parameters, the spatial behaviour and the chemosensory behaviour, to test for the sexual preference of individuals between the unfamiliar and the familiar opposite sex conspecifics. Since males could compete for multiple access to females and females were supposed to choose their sexual partner, we expected that only females passed more time near their olfactory familiar male.

Results

As expected, females spent significantly more time on the side of their olfactory familiar male (Wilcoxon signed rank test, $z = -2{,}667$, $p = 0{,}008$) and had significantly more chemosensory behaviour (Wilcoxon signed rank test, $z = -2{,}834$, $p = 0{,}003$) with their familiar male than with the unfamiliar one. On the contrary, males showed no significant difference nor in the time spent on each side nor in the time spent in chemosensory behaviour (Wilcoxon signed rank test, ns, with adjusted significance level at $p < 0{,}025$) with the familiar and the unfamiliar female (Fig 4).

Discussion

Our study is the first to demonstrate that odours of opposite sex conspecific do not have the same relevance for males and females during the breeding period and that females have an affiliative preference for an olfactory familiar male in Mustelids. Since it has been demonstrated that affiliative preference is closely related to the sexual partner preference (White & Galef 1999; Couldridge & Alexander 2001; Fisher et al.2003) we can assume that it is also the case for female ferrets. These two observations corroborate the theory of sexual selection and reveal the compromise between males and females: although a strong sexual dimorphism is favourable to the former, females could choose their sexual partner. Poole (1974) demonstrated that males were more interested in unfamiliar females than familiar ones in a breeding context but in his experiment familiar individuals were cage-mates. In our study, we attempt to imitate what can happen in the field by the olfactory familiarisation process that can be assimilated to the meeting of conspecific scent-marking in the wild during the year. Indeed, scent-marking is one of the mechanisms by which the spacing pattern is achieved in Mustelids (Powell 1989; Moors & Lavers 1981). Moreover, since male and female home ranges overlapped considerably (Moors & Lavers 1981), we can assume that males and females can become familiar to the different odours of their opposite sex conspecific at the breeding season.

Clapperton (1989) found that in the ferret, anal-drag frequency was performed all year and at the same frequency by males and females. So, anal scent-marking seemed to be an olfactory signature matching the resident to its occupied area, as it was also described in the stoat and the weasel (Erlinge et al. 1982). Our results confirm the general interest in anal scent for both sexes during the breeding season revealed by the relevance of this scent-marking for male and female ferrets. Furthermore, both sexes grant a similar interest to anal and urogenital scent, but the urogenital scent of opposite sex is more interesting for males than for females. This

difference of interest supports the hypothesis that males are probably the searching sex, because of the strong attraction that female urogenital odours have on them. This assumption is supported by the fact that both polecat and mink males can discriminate during the rut the urine of the conspecific males from that of conspecific females (Sokolov et al. 1984). Moreover, our results on the attractive effect of the female urogenital scent on males were in accordance with the increase of male displacement in the ferret during the breeding season, whereas female movements were very restricted (Moors & Lavers 1981). The same observations have been made on the polecat (Brzezinski et al. 1992; Lodé 2001) and the mink (Gerell 1970). The increase of male home range has also been described in the stoat (Erlinge & Sandell 1986) and the weasel (Erlinge 1995) during the breeding season. Thus, this attractive stimulus could provoke the departure of males to search for receptive females, the tracking of female urogenital scent-markings leading them to mating opportunity. Thus, males can increase the number of sexual partners that lead females to make a choice between familiar and unfamiliar males.

A strong sexual difference on the relevance of corporal odour has been detected. Males were much more interested in this opposite sex scent than females. It has been suggested that corporal scent is used to intimidate the opponent and acts as a threat signal (Erlinge et al. 1982; Clapperton 1989). If males are unable to discriminate sexual variation of this scent, it is likely that they perceive and assimilate this female corporal odour as the one of an opponent. So the time passed by male investigating the corporal odour could confirm this assumption. The corporal scent-marking of males, which increases during the breeding period (Clapperton 1989), could be used in an intrasexual competition context to signal their presence to other males.

Sexual arousal could explain the habituation failure of males for the urogenital and anal scent of opposite sex conspecifics. For females, it could however be explained by the very little

interest they have for the corporal odour of males. Therefore, the habituation-discrimination test may not be the most appropriate test to use during the breeding period to reveal some discrimination abilities of ferrets. Indeed, the affiliative preference test proved that females were able to differentiate between two individuals by only using some chemical cues. Two hypotheses can be presented: (1) Only females are able to discriminate a familiar from an unfamiliar opposite sex conspecific or (2) both sexes have this ability but only females used it to choose their preferred sexual partner. The first hypothesis seems unlikely. Indeed, our results showed that males were probably able to discriminate female anal odour. Moreover, male and female ferrets were more attracted by the odour of anal sac secretion of opposite sex conspecific (Clapperton 1988) and chemical analysis of the composition of anal gland secretions demonstrated that male and female ferret anal gland secretions were indistinguishable except during the breeding season (Crump 1980). So, the absence of male preferential choice could be explained by the divergence of interest of males and females in a breeding context. Males have no reason to prefer an olfactory familiar female to an unfamiliar one compared with females. By increasing the number of sexual partner, males increase their reproductive success. The consortship success of resident male polecats compared with roaming male polecats during the breeding season (Lodé 2001) could be explained by the females' preference for the olfactory familiar male. Indeed, familiarity may promote sexual behaviour between familiar males and females in facilitating mating behaviour (*Meriones unguiculatus*, Daly 1977; *Lemmus trimucronatus*, Coopersmith & Banks 1983; *Dipodomys merriami*, Randall 1991; *Mesocricetus auratus*, Tang-Martinez et al. 1993; *Microtus pennsylvanicus*, Parker et al. 2001; *Nycticebus pygmaeus*, Fisher & al. 2003). In the case of the more individualistic species of Mustelids, such as the polecat, the stoat or the ferret, olfactory familiarity may play the same role. Indeed, breeding season is the only period where males and females tolerate each other, so the female could more easily accept an olfactory

known male as a sexual partner. The anal scent-marking activities performed all year and distributed all over the home range (Clapperton 1989) could help this female familiarisation. Our results suggest that in a species with a strong sexual dimorphism such as the ferret, where males are the searching sex, females seem to be the choosey one, with olfactory familiarity promoting their tolerance and their preference towards olfactory familiar male during the breeding season.

Acknowledgments

We are grateful for the financial and logistic support from the French "Direction Régionale à la Recherche et à la Technologie", the "Conseil Régional Champagne-Ardenne" and the "Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise". We thank Marie-Lazarine Poulle and two anonymous referees for constructive comments on the manuscript.

Literature cited

Amos, W., Worthington Wilmer, J. & Kokko, H. 2001: Do female grey seals select genetically diverse mates? Anim. Behav. **62**, 157–164.

Andersson, M. B. 1994: Sexual selection, Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.

Brzezinski, M., Jedrzejewski, W. & Jedrzejewska, B. 1992: Winter home ranges and movements of polecats *Mustela putorius* in Bialowieza Primeval Forest, Poland. Acta Theriologica **37**, 181–191.

Clapperton, B. K. 1989: Scent-marking behaviour of the ferret. Anim. Behav. **38**, 436–446.

Clapperton, B. K., Minot, E.O. & Crump, D.R. 1988: An olfactory recognition system in the ferret. Anim. Behav. **36**, 541–553.

Coopersmith, C. B. & Banks, E. M. 1983: Effects of olfactory cues on sexual behaviour in the brown lemming, *Lemmus trimucronatus*. J. Comp. Psychol. **97**, 120–126.

Couldridge, V. C. K. & Alexander, G. J. 2001: Does the time spent near a male predict female mate choice in a Malawian cichlid? J. Fish Biol. **59**, 667–672.

Crump, D. R. 1980: Anal gland secretion of the ferret (*Mustela putorius* forma *furo*). J. Chem. Ecol. **6**, 837–844.

Daly, M. 1977: Some experimental tests of the functional significance of scent-marking by gerbils (*Meriones unguiculatus*). J. Comp. Physiol. Psychol. **91**, 1082–1094.

Drickammer, L. C., Adair Gowaty P. & Holmes, C. M. 2000: Free female mate choice in house mice affects reproductive success and offspring viability and performance. Anim. Behav. **59**, 371–378.

Erlinge, S. 1995: Social organization in European small mustelids. Hystrix **7**, 5–15.

Erlinge, S. & Sandell, M. 1986: Seasonal changes in the social organization of male stoats, *Mustela erminea*: an effect of shifts between two decisive resources. Oikos **47**, 57–62.

Erlinge, S., Sandell, M. & Brinck, C. 1982: Scent-marking and its territorial significance in stoats. Anim. Behav. **30**, 811–818.

Fisher, H. S., Swaisgood, R. R. & Fitch-Snyder, H. 2003: Odor familiarity and female preferences for males in a threatened primate, the pygmy loris *Nycticebus pygmaeus*: applications for genetic management in small populations. Naturwissenschaften **90**, 509–512.

Gerell, R. 1970: Home ranges and movements of the mink (*Mustela vison* Schreber) in southern Sweden. Oikos **21**, 160–173.

Goldsworthy, S. D, Boness, D. J. & Fleischer, R. C. 1999: Mate choice among sympatric fur seals: female preference for conphenotypic males. Behav. Ecol. Sociobiol. **45**, 253–267.

Halpin, Z. T. 1986: Individual odors among mammals: origins and functions. Adv. Study Behav. 16, 39–70.

Johnston, R. E. & Bullock, T. A. 2001: Individual recognition by use of odours in golden hamsters: the nature of individual representations. Anim. Behav. 61, 545–557.

Johnston, R. E., Sorokin, E. S. & Ferkin, M. H. 1997: Female voles discriminate males' over-marks and prefer top-scent males. Anim. Behav. 54, 679–690.

Lodé, T. 1996: Conspecific tolerance and sexual segregation in the use of space and habitats in the European polecat. Acta Theriologica **41**, 171–176.

Lodé, T. 2001: Mating system and genetic variance in a polygynous mustelid, the European polecat. Genes Genet. Syst. **76**, 221–227.

Lodé, T, Pereboom, V. & Berzins, R. 2003: Implications of an individualistic lifestyle for species conservation: lessons from jealous beasts. C. R. Biol. 326, S30–S36.

Lodé, T. 2003: Sexual dimporphism and trophic constraints: prey selection in the European polecat (*Mustela putorius*). Ecoscience **10**, 17–23.

Marcelli, M., Fusillo, R. & Boitani, L. 2003: Sexual segreagation in the activity patterns if European polecats (*Mustela putorius*). J. Zool. **261**, 249–255.

Moors, P. J. & Lavers, R. B. 1981: Movements and home range of ferrets (*Mustela furo*) at Puke puke lagoon, New Zealand. N. Z. J. Zool. **8**, 413–423.

Parker, K. J., Phillips, K. M. & Lee, T. M. 2001: Development of selective partner preferences in captive male and female meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. Anim. Behav. **61**, 1217–1226.

Poole, T. B. 1974: The effects of oestrus condition and familiarity on the sexual behaviour of polecats (M.P and M.f x P.p hybrids). J.Zool. 172, 357–362.

Powell, R. A. 1979: Mustelid spacing patterns: variations on a theme by Mustela. Z. Tierpsychol. 90, 153–165.

Randall, J. A. 1991: Sandbathing to establish familiarity in the Merriam's kangaroo rat, *Dipodomys merriami*. Anim. Behav. **41**, 267–275.

Rich, T. J. & Hurst, J. L. 1998: Scent marks as reliable signals of the competitive ability of mates. Anim. Behav. **56**, 727–735.

Rich, T. J. & Hurst, J. L. 1999: The competing countermarks hypothesis: reliable assessment of competitive ability by potential mates. Anim. Behav. **58**, 1027–1037.

Sokolov, V. E., Lyapuniva, K. L., Zaumyslova O. Y., Kotenkova, E. V., Surov, A.V., Vasilieva, N.Yu., Serbeniyk, M. A., Galanina, T. V., Prikhodko, V. I., Rozhniv, V.V. & Zinkevich, E. P. 1984: Chemical communication of some species of rodents, ungulates and carnivores. Acta Zool. Fenn. **171**, 67–69.

Tang-Martinez, Z., Mueller, L. L. & Taylor, G. T. 1993: Individual odours and mating success in the golden hamster, *Mesocrocetus auratus*. Anim. Behav. **45**, 1141–1151.

Thom, M. D., Macdonald, D. W., Mason, G. J., Pedersen, V. & Johnson, P. J. 2004: Female American mink, *Mustela vison*, mate multiply in a free-choice environment. Anim. Behav. **67**, 975–984.

Trivers, R. L. 1972: Parental investment and sexual selection. In B. Campbell, ed., Sexual selection and the descent of man. Heinemann, London.

White, D. J. & Galef, Jr. B. G. 1999: Affiliative preferences are stable and predict mate choices in both sexes of Japanese quails, *Cortunix japonica*. Anim. Behav. **58**, 865–871.

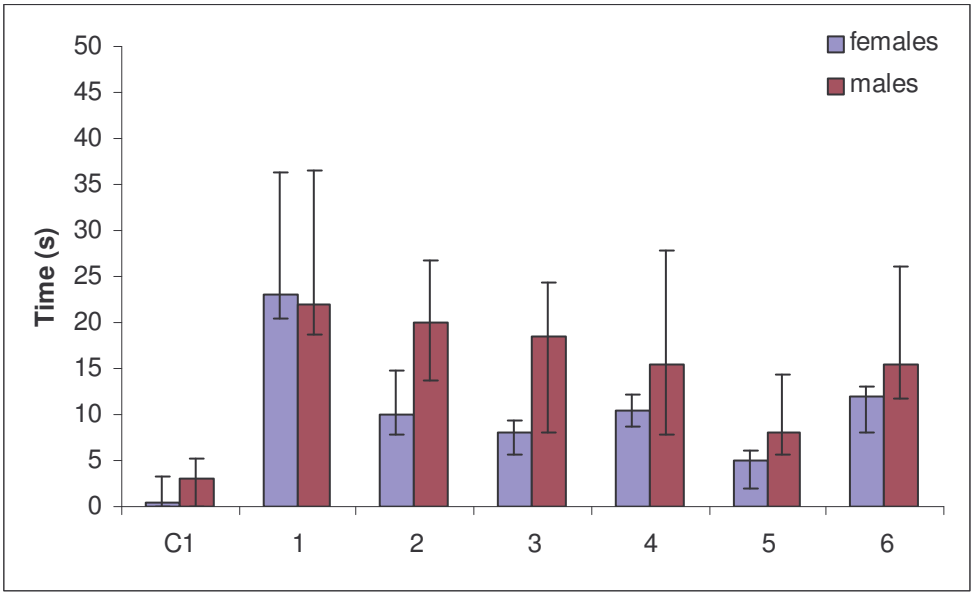


Fig. 1 : Time (s) (median and interquartile ranges) spent by female (n=8) and male (n=8) ferrets investigating anal scent from opposite sex conspecifics during the habituation – discrimination test. C1 : Control 1 contained no odour. Trials 1 to 5 anal scent from the same animal, Trial 6 : anal scent from a different animal.

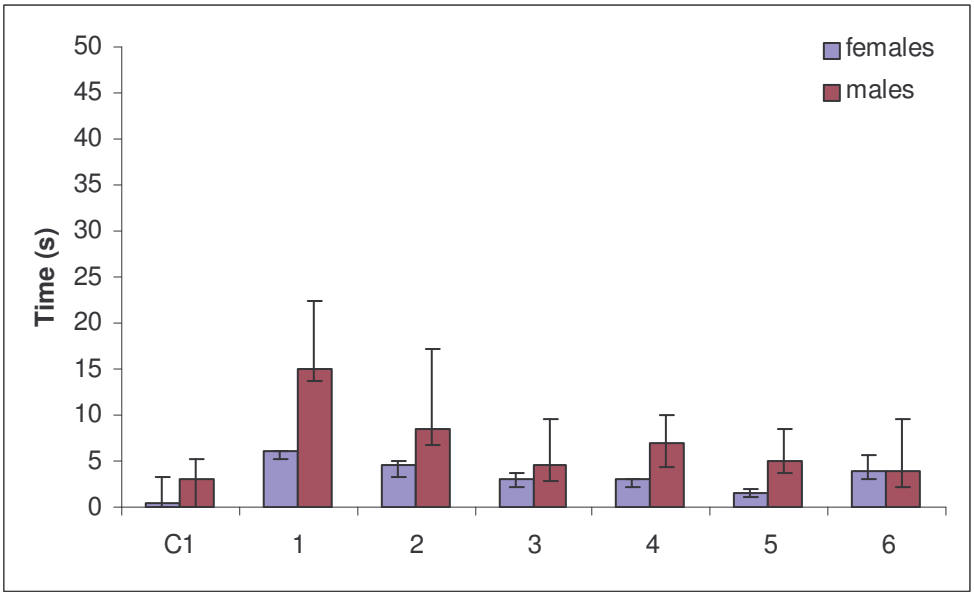


Fig. 2 : Time (s) (median and interquartile ranges) spent by female (n=5) and male (n=8) ferrets investigating corporal scent from opposite sex conspecifics during the habituation – discrimination test. C1 : Control 1 contained no odour. Trials 1 to 5 corporal scent from the same animal. Trial 6 : corporal scent from a different animal.

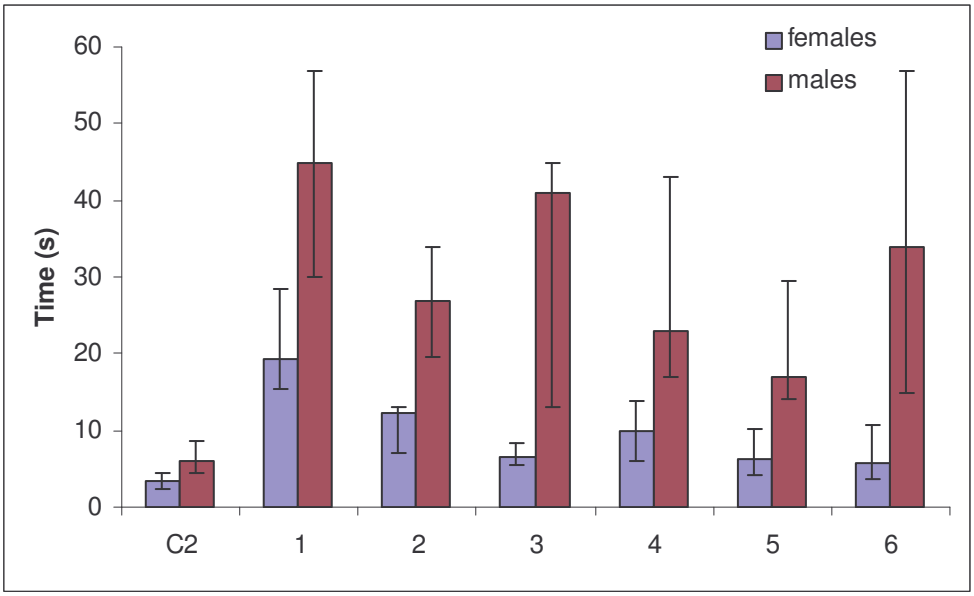


Figure 3 : Time (s) (median and interquartile ranges) spent by female (n=13) and male (n=7) ferrets investigating urogenital scent from opposite sex conspecifics during the habituation – discrimination test. C2 : Control 2 contained no odour. Trials 1 to 5 urogenital scent from the same animal. Trial 6 : urogenital scent from a different animal.

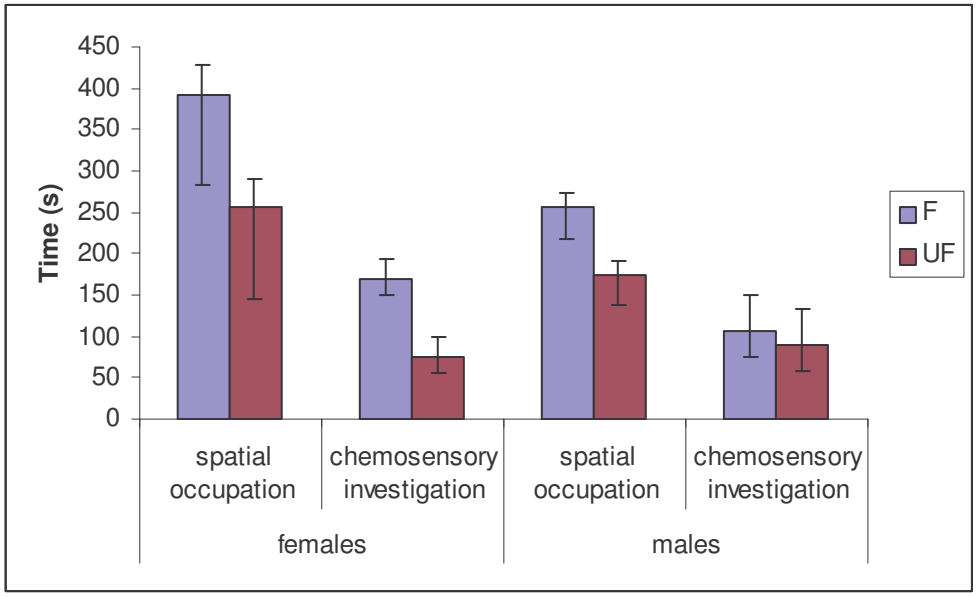


Figure 4 : Time (s) (median and interquartile ranges) spent by male and female ferrets within the 50 cm of the mesh-netting near the olfactory familiar (F) and unfamiliar (UF) opposite sex conspecific (spatial occupation) and in chemosensory investigation with the olfactory familiar (F) and unfamiliar (UF) opposite sex conspecific

scents	sex	χ	p	Pairwise comparison	
anal	males	12,25	<0.0022	pC1/H1	0,0029
				pH1/H4	0,1005
	females	16,00	<0.0003	pC1/H1	< 0,0001
				pH1/H4	< 0,0001
corporal	males	12,60	0,0018	pC1/H1	< 0,0001
				pH1/H4	0,0007
	females	4,11	0,128		
urogenital	males	12,29	0,0021	pC2/H1	0,0024
				pH1/H4	0,1581
	females	19,36	<0,0001	pC2/H1	< 0,0001
				pH1/H4	0,0019

Table 1: Results from the Friedman repeated measures tests with multiple comparison procedure with an adjusted significant level at $p < 0,0167$ to test the effect of the filter paper (C1/H1 and C2/H1) and the habituation effect from the first to the fourth trial (H1/H4) for males and females for anal, corporal and urogenital scents of the opposite sex conspecific.

C1 : control 1, C2 : control 2, H1 and H4 : habituation trial 1 and 4.

EVOLUTION ONTOGENETIQUE DES RELATIONS INTERINDIVIDUELLES ET IMPORTANCE DE L'OLFACTION DANS LE MAINTIEN DE L'ORGANISATION SOCIALE CHEZ LE FURET (*Mustela furo*)

Les modalités de l'organisation sociale des carnivores solitaires sont mal connues. Le but de cette recherche est d'identifier les mécanismes proximaux responsables de l'adoption et du maintien d'un mode de vie solitaire chez les petits mustélidés avec pour modèle d'étude, le furet (*Mustela furo*). Afin d'évaluer l'influence du sexe, de l'âge et de la présence de la mère sur le comportement des furets, une étude détaillée de l'évolution ontogénétique des relations interindividuelles au sein de portées a été menée de leur naissance à leur dispersion. L'analyse de leur distribution spatiale au sein de grands enclos a mis en évidence l'absence d'affinités préférentielles aussi bien entre les jeunes qu'entre la mère et ses jeunes mais aussi son rôle de cohésion. Ces observations révèlent une forte tolérance et une absence d'agressivité mais aussi la faiblesse du lien social au sein des portées. L'augmentation de la distance entre les mâles en période de dispersion laisse aussi supposer l'existence d'un déclic ontogénétique. L'étude des capacités de discrimination olfactive des furets a démontré, via un procédé d'habituation-discrimination, que les furets sont capables de discriminer le marquage anal d'un individu familier d'un individu non familier. Cette capacité pourrait notamment être utilisée par les femelles qui préfèrent la proximité de mâles olfactivement familiers en période de reproduction. En effet, l'étude du comportement des furets envers des congénères familiers et non familiers a mis en évidence, qu'après une période d'isolement, les femelles se montrent plus agressives que les mâles à l'égard de congénères non familiers de même sexe. La synthèse de ces travaux montre que l'organisation sociale des petits mustélidés serait dépendante de facteurs phylogénétiques et écologiques, la période d'isolement consécutive à la dispersion se présentant comme une phase clé dans la modification des relations interindividuelles entre l'âge juvénile et l'âge adulte.

ONTOGENETIC EVOLUTION OF FERRET RELATIONSHIPS AND IMPORTANCE OF OLFACTION IN SOCIAL ORGANISATION MAINTENANCE OF THE FERRET (Mustela furo)

Social organization modalities of solitary carnivores are not well known. The aim of this study is to identify proximate mechanisms responsible for the adoption and maintenance of a solitary life in small mustelids, using the ferret (*Mustela furo*) as a model. To assess the influence of sex, age and mother presence on ferret behavior, a detailed study of the ontogenetic evolution of interindividual relationships within litter has been completed from their birth through their dispersion. The analysis of their spatial distribution inside large enclosures demonstrated an absence of preferential affinities between young just as well between mother and young, but also her cohesive role. These observations have revealed a strong tolerance and an absence of aggressiveness but also the weakness of social bond within litters. The increase of distances between males during dispersal period let also suppose the existence of an ontogenetic switch. The study of the olfactory discrimination abilities of ferret by a habituation discrimination procedure has demonstrated that ferrets are able to discriminate the anal odor of a familiar individual from an unfamiliar one. Females who prefer proximity of olfactory familiar male could use this ability during the breeding period. Indeed, the study of ferret behavior towards familiar and unfamiliar conspecifics has demonstrated, after an isolation period, that females are more aggressive than males towards same-sex unfamiliar conspecifics. The synthesis of these experiments shows that the social organization of small mustelids is dependant of phylogenetic and ecological factors, with the isolation period following dispersal being a key phase in the modification of interindividual relationships between juvenile and adult age.

MOTS-CLES : Furet (Mustela furo) – Mustélidés – Organisation sociale – Olfaction – Evolution ontogénétique – Reproduction

Discipline : Ethologie

BERZINS Rachel
Laboratoire d'Ecologie Animale – UMR Paysages et Biodiversité
Université d'Angers – Faculté des Sciences
Campus Belle-Beille
2 Boulevard Lavoisier
49045 ANGERS Cedex