

UNIVERSITÉ MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THESE

pour obtenir le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ MONTPELLIER II

Formation Doctorale : Biologie de l'Evolution et Ecologie
Ecole Doctorale : Biologie des Systèmes intégrés – Agronomie - Environnement

Carole BODIN

PARTAGE DE L'ESPACE ET RELATIONS DE VOISINAGE DANS UNE
POPULATION CONTINENTALE DE BLAIREAUX EUROPEENS
(*Meles meles*)

présentée et soutenue publiquement

Le 20 décembre 2005

RAPPORTEURS

Jean-Jacques ROEDER, CNRS, CEPE
Jean-Marc WEBER, KORA (Suisse)

JURY

Doyle MCKEY
Simon BENHAMOU
Marie-Lazarine POULLE
Jean-Jacques ROEDER
Georges JANEAU

Président, UM2, CEFE
Directeur de thèse, CNRS, CEFE
Co-Directrice de thèse, 2C2A-CERFE
Rapporteur, CNRS, CEPE
Examineur, INRA-CEFS

REMERCIEMENTS

Le présent travail n'aurait pas pu avoir lieu sans Monsieur Patrice GROFF, président, jusqu'il y a peu, de la Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise (2C2A), grâce à qui le Centre de Recherche et de Formation en Eco-éthologie (CERFE) existe depuis 1999. Il n'aurait pas eu lieu non plus sans le financement que m'a accordé la 2C2A. Je tiens tout d'abord à exprimer mes plus sincères remerciements à ces personnes.

Je tiens à remercier de la même manière le docteur Simon BENHAMOU et le docteur Marie-Lazarine POULLE, qui ont bien voulu tous deux encadrer ce long travail de doctorat. C'est grâce à leur investissement dans l'étude, leur aide et leur soutien permanent dans le travail de réflexion comme de terrain, leurs corrections, leurs conseils et leurs recommandations pertinentes, que j'ai pu mener à bien ce travail.

Mes remerciements vont aussi naturellement au docteur Rémi HELDER, directeur du 2C2A-CERFE, qui m'a accueilli au sein de son équipe nouvellement formée. Merci infiniment Rémi pour tes remarques judicieuses, pour m'avoir fait découvrir le logiciel ArcView et ses difficultés, pour les vols en ULM à la recherche des animaux perdus, et pour ton aide et ta présence constante.

J'adresse mes remerciements et toute ma reconnaissance au docteur Jean-Jacques ROEDER et au docteur Jean-Marc WEBER, qui ont accepté d'être les rapporteurs de ce travail, ainsi qu'à l'ensemble des membres du jury, pour avoir bien voulu lire ce travail et en proposer des améliorations.

Mes remerciements vont également à :

- L'office National des Forêts et la Direction Départementale de l'Agriculture et de la Forêt, qui nous ont fourni les autorisations nécessaires pour travailler et piéger dans la Forêt Domaniale de la Croix-aux-Bois, ainsi que pour capturer, équiper de collier-émetteurs et transporter les blaireaux.

- Monsieur Charles de GEVIGNEY, directeur du Parc de Bel-Val, qui nous a ouvert les portes de ce parc magnifique, dans lequel une partie du travail de terrain a été effectuée.

Je dois l'étude de la structure génétique de la population à Pauline HUBERT, qui a réalisé ces analyses dans le cadre de son DEA, sous la direction du docteur Hélène GACHOT-NEVEU, au CNRS-CEPE. Merci par ailleurs à Hélène GACHOT-NEVEU pour avoir bien voulu corriger les parties de ce travail qui concernent la génétique.

Ce travail n'aurait bien sûr pas pu être réalisé sans l'aide précieuse de plusieurs stagiaires. Je suis particulièrement reconnaissante à Pauline HUBERT, Julie BAPTISTE et Yannick BIRKLY, qui ont allié sérieux, persévérance, sens des responsabilités et esprit d'initiative à une bonne humeur et un enthousiasme permanent et contagieux, malgré des horaires anarchiques et un travail pas toujours facile.

De nombreuses personnes ont eu la gentillesse de m'apporter leur aide directe ou indirecte dans la réalisation du travail de terrain. J'adresse ainsi mes remerciements à :

- Eric RAFFENAUD et Michel BAUDON, agents techniques de l'ONF, pour m'avoir fait partager leurs connaissances de la forêt de la Croix-aux-Bois, et pour leur amitié ;
- aux animateurs et naturalistes du Centre d'Initiation à la Nature de Boulton-aux-Bois (malheureusement fermé aujourd'hui), qui m'ont fait découvrir la vie secrète et le monde passionnant du Blaireau. Un merci tout particulier à Edouard BAUDON, qui m'a appris les secrets des traces et des signes de présence, et avec qui j'ai réalisé mes plus beaux affûts ;
- à Luc ROBINET, lieutenant de loup, et tout son équipage, qui nous ont invité à participer à deux journées de déterrage et qui ont accepté que nous emmenions les animaux vivants dans le cadre des délocalisations à grande distance. Merci pour leur gentillesse, leur accueil et leur bonne humeur.

Dans le cadre de notre petite enquête sur l'évolution de la population de blaireaux, je tiens à remercier Pierre DEOM (rédacteur de la Hulotte), Edouard BAUDON (CIN), Benoît STROYEMEYER (CIN), Michelle BROSSE (DDAF) et Luc ROBINET.

Sans oublier tous ceux et celles qui m'ont soutenu et supporté tout au long de cette thèse et, notamment, tous les membres du CERFE, permanents ou de passage, qui sont devenus des amis très proches. Merci surtout à Vincent, reparti vers un lointain Québec, pour sa grande amitié et son immense gentillesse. Mes amis, mes parents et ma famille bien sur, avec un merci particulier à ma maman pour ces longues relectures et son aide précieuse, et à Jeanne pour ces encouragements quotidiens.

SOMMAIRE

LISTE DES FIGURES	8
LISTE DES TABLEAUX	9

A- INTRODUCTION

.....	10
-------	----

B- PARTAGE DE L'ESPACE : APPROCHE CONCEPTUELLE ET METHODOLOGIQUE

I- Le concept de domaine vital	16
1- Nomadisme et sédentarité	16
2- Territoire et domaine vital.....	17
II- Caractérisation statistique du domaine vital	18
1- Indépendance des données de localisation.....	18
2- Principales méthodes d'estimation du domaine vital.....	20
<i>a- Exemple d'une méthode non statistique :</i> <i>le Polygone Convexe Minimum</i>	20
<i>b- Méthodes statistiques</i>	21
III- Organisation spatiale	24
1- Territoires et mosaïque de Dirichlet.....	24
2- Recouvrement spatial : étude de l'espace partagé	26

C- MATERIEL ET METHODES

I- Terrains d'étude	29
1- La région : l'Argonne ardennaise.....	29
2- Le parc de Bel-Val et ses environs.....	31
3- La Croix-aux-Bois.....	32
II- Identification et observation des blaireaux	33
1- Capture des individus	33
<i>a- Collets à arrêtoir</i>	33
<i>b- Cages-pièges</i>	35
2- Manipulation	36
3- Observations au terrier	39
4- Evaluation de la proximité génétique.....	39

III- Détermination de l'utilisation et du partage de l'espace	40
1- Matériel utilisé	40
<i>a- Emetteurs</i>	40
<i>b- Récepteurs, antennes et véhicules équipés</i>	40
<i>c- Evaluation de l'incertitude de mesure</i>	41
2- Protocole de radio-télémetrie	44
<i>a- Définition des groupes</i>	44
<i>b- Détermination des domaines vitaux</i>	44
<i>c- Détermination des déplacements au cours d'une nuit d'activité</i>	45
3- Analyse des données	46
<i>a- Masse corporelle et taille des animaux</i>	46
<i>b- Estimation de l'effectif des groupes</i>	46
<i>c- Traitement des données de radio-localisation à distance</i>	47
<i>d- Caractérisation des domaines vitaux</i>	47
<i>e- Indices de recouvrement des domaines d'activité</i>	48
<i>f- Caractérisation de l'habitat</i>	50
IV- Expérimentation de retour au gîte	51
1- Principes et contraintes de l'expérimentation	51
2- Types de délocalisation	52
<i>a- Contrôles</i>	52
<i>b- Dans un domaine vital de voisins</i>	52
<i>c- Au-delà des domaines vitaux des voisins</i>	53
3- Animaux délocalisés	53
<i>a- Recapture des individus marqués</i>	53
<i>b- Individus issus de déterrage</i>	54
<i>c- Transport et relâché</i>	54
4- Suivi des animaux délocalisés	55
<i>a- Déplacements nocturnes</i>	55
<i>b- Localisations diurnes des gîtes temporaires</i>	55
5- Analyse des trajets	55

D- RESULTATS

I- Animaux suivis	58
1- Succès de capture	58
2- Caractéristiques des animaux capturés	59
<i>a- Sexe-ratio et taux de recapture</i>	59
<i>b- Masse corporelle et taille des animaux</i>	60
<i>c- Animaux suivis par radio-télémetrie</i>	62
II- Organisation des groupes	63
1- Définition et composition des groupes	63
<i>a- Utilisation des terriers et définition des groupes</i>	63
<i>b- Composition des groupes</i>	65
2- Structure génétique de la population	67
3- Occupation individuelle de l'espace et utilisation de l'habitat	68
<i>a- Superficie et forme des domaines vitaux</i>	68
<i>b- Utilisation de l'espace</i>	72

<i>c- Utilisation des habitats</i>	75
4- Partage de l'espace.....	78
<i>a- Partage de l'espace au sein d'un groupe</i>	78
<i>b- Activité individuelle exclusive</i>	80
<i>c- Partage de l'espace entre groupes voisins</i>	81
III- Représentation spatiale des relations de voisinage	82
1- Animaux délocalisés	82
2- Analyse des trajets	83
<i>a- Déplacements spontanés</i>	83
<i>b- Délocalisations contrôles</i>	84
<i>c- Délocalisations dans le domaine vital d'un groupe voisin</i>	85
<i>d- Délocalisations au-delà des domaines vitaux des voisins</i>	88
3- Comparaison des différents types de délocalisation	92
 E- DISCUSSION 	
I- Contraintes méthodologiques liées au piégeage	93
1- Succès et aléas du piégeage	93
2- Représentativité de l'échantillon.....	94
II- Structure génétique de la population et organisation sociale	95
1- Structure génétique de la population.....	96
2- Variabilité des groupes et déplacements des animaux.....	96
III- Utilisation de l'habitat et partage de l'espace	97
1- Utilisation de l'habitat.....	97
2- Partage de l'espace et territorialité.....	99
IV- Mise en évidence d'une représentation du voisinage par l'expérimentation de retour au gîte	104
1- Une expérimentation tributaire des aléas du piégeage.....	105
2- Mise en évidence du stress, effet sur les animaux délocalisés.....	105
3- Capacité d'orientation à grande distance, gradients environnementaux.....	106
4- La représentation spatiale que les blaireaux se font de leur voisinage	107
 F- CONCLUSION GENERALE 	
.....	109
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	113

ANNEXE 1 : Détail des captures.....	125
ANNEXE 2 : Composition des groupes	128
- Annexe 2a : Bel-Val	
- Annexe 2b : la Croix-aux-Bois	
ANNEXE 3 : Domaines vitaux et aires d'intense activité annuels.....	129
ANNEXE 4 : Domaines vitaux saisonniers	130
ANNEXE 5 : Aires d'intense activité saisonnières	131
ANNEXE 6 : Indices de recouvrement.....	132
 ABSTRACT	 133

LISTE DES FIGURES

- Figure 1** : Construction d'une mosaïque de Dirichlet
- Figure 2** : Exemple de recouvrement entre domaines déterminés par la méthode du MCP
- Figure 3** : Exemple de biais lié au calcul du recouvrement entre des domaines vitaux
- Figure 4** : Situation géographique des terrains d'étude
- Figure 5** : Collet à arrêtir placé dans une coulée
- Figure 6** : Cage-piège placée dans un buisson
- Figure 7** : Immobilisation d'un blaireau dans une cage-piège à l'aide d'un peigne métallique
- Figure 8** : Identification individuelle d'un adulte à l'aide d'un collier-émetteur
- Figure 9** : Identification individuelle d'un mâle juvénile à l'aide d'une boucle auriculaire
- Figure 10** : Erreur de position des localisations
- Figure 11** : Aire d'incertitude des localisations
- Figure 12** : Importance de la position relative des récepteurs
- Figure 13** : Illustration du mode de calcul des indices de recouvrement d'activité
- Figure 14** : Nombre de nuits-pièges, de blaireaux capturés et recapturés, à l'aide des cages
- Figure 15** : Masse corporelle des blaireaux capturés, selon le sexe et l'âge
- Figure 16** : Longueur tête + corps des blaireaux capturés, selon le sexe et l'âge
- Figure 17** : Masse corporelle des blaireaux de plus d'un an selon la date
- Figure 18** : Période de suivi des blaireaux capturés
- Figure 19** : Terriers principaux et terriers secondaires des groupes de la Croix-aux-Bois
- Figure 20** : Domaines vitaux individuels des blaireaux suivis à Bel-Val
- Figure 21** : Domaines vitaux individuels des blaireaux suivis à la Croix-aux-Bois
- Figure 22** : Evolution saisonnière de la superficie des domaines vitaux individuels
- Figure 23** : Exemple d'évolution saisonnière d'un domaine vital individuel
- Figure 24** : Mosaïque de Dirichlet basée sur les terriers principaux
- Figure 25** : Position des terriers principaux dans les domaines vitaux des groupes
- Figure 26** : Exemple d'évolution saisonnière des aires centrales d'activité
- Figure 27** : Déplacements spontanés par rapport aux aires d'intense activité
- Figure 28** : Déplacements spontanés par rapport à l'habitat
- Figure 29** : Aires d'intense activité individuelles par rapport à l'habitat
- Figure 30** : Localisation des zones de recouvrement intra-groupe
- Figure 31** : Trajets réalisés par les blaireaux délocalisés en conditions contrôles

Figure 32 : Trajets réalisés par les blaireaux délocalisés dans le domaine d'un groupe voisin

Figure 33 : Trajet réalisé par Ingmar délocalisé dans le domaine d'un groupe voisin

Figure 34 : Illustration de la construction du secteur de retour

Figure 35 : Trajets réalisés par les blaireaux délocalisés à grande distance

Figure 36 : Trajets réalisés par les blaireaux délocalisés à moyenne distance

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Densité des populations de blaireaux dans diverses régions d'Europe

Tableau 2 : Résultats des sessions de piégeage

Tableau 3 : Utilisation des terriers et appartenance à un groupe

Tableau 4 : Effectifs estimés des groupes de Bel-Val

Tableau 5 : Effectifs estimés des groupes de la Croix-aux-Bois

Tableau 6 : Effectif annuel minimal estimé du groupe CaB1 de 1994 à 2004

Tableau 7 : Superficie des aires d'intense activité individuelles

Tableau 8 : Comparaison entre les nombres observés et théoriques de localisations en forêt

Tableau 9 : Superficie saisonnière et annuelle des domaines vitaux des groupes

Tableau 10 : Indices de recouvrement entre paires d'individus appartenant à un même groupe

Tableau 11 : Indices de non-recouvrement

Tableau 12 : Caractéristiques des trajets

A- INTRODUCTION

Dans l'ordre des Carnivores, comme pour la plupart des vertébrés supérieurs, les déplacements des individus adultes sont généralement cantonnés toute l'année à un espace particulier, leur domaine vital. La superficie de celui-ci dépend en grande partie des besoins métaboliques de l'animal et de son régime alimentaire (Gittleman & Harvey, 1982). L'espacement entre les individus est ainsi d'autant plus important que la disponibilité des ressources alimentaires est faible (Gittleman & Harvey, 1982).

Pour la majorité des espèces de carnivores, la densité est faible et l'espacement entre les individus est obtenu par un partage de l'espace en domaines vitaux exclusifs, menant ainsi à un mode de vie solitaire basé sur une territorialité intra-sexuelle (Sandell, 1989). Mâles et femelles occupent des territoires défendus contre les congénères du même sexe. Ceux des mâles recouvrent ceux de plusieurs femelles, mais les contacts entre individus sont limités aux relations entre les partenaires sexuels en période d'accouplement et aux relations entre la mère et ses jeunes avant la dispersion. C'est, notamment, le mode de vie adopté par la plupart des mustélidés (Powell, 1979).

Le mode de vie de groupe est réservé à quelques rares espèces de Carnivores, qui ont cependant fait l'objet de nombreux travaux de recherche, afin de comprendre l'origine de la socialité (voir, par exemple, Schaller, 1972 sur le Lion *Panthera leo*, Messier, 1985 sur le Loup *Canis lupus*, ou Creel & Creel, 1991 sur le Lycaon *Lycaon pictus*, et les revues de Packer, 1986 et de Gittleman, 1989). La principale caractéristique de ces espèces est que les individus chassent à plusieurs des proies de grande taille, qu'ils ne pourraient chasser seuls (Frame *et al.*, 1980 ; Gittleman, 1989). De plus, la vie de groupe s'accompagne de relations de socialité, nécessaires à la cohésion du groupe, et d'autres types de comportements de coopération sont mis en évidence, par exemple pour l'élevage des jeunes (Jennions & Macdonald, 1994) ou la défense du territoire (Packer *et al.*, 1990). De ce fait, on considère généralement que ce mode de vie, qui permet l'exploitation de proies de grandes tailles, a pu se maintenir grâce à une compensation des « coûts » de la vie en groupe, telle que la compétition pour les ressources alimentaires ou les partenaires sexuels, par les « bénéfices » de la socialité, apportés par la coopération (Caraco & Wolf, 1975 ; Pulliam, 1976 ; Davies & Houston, 1981 ; Pulliam & Caraco, 1984 ; Gittleman, 1989). Il est en tout cas difficile d'expliquer l'évolution de la socialité chez les Carnivores car le degré de socialisation

n'apparaît pas lié à la phylogénie. Ainsi par exemple, on trouve dans le même genre *Panthera* le Lion qui a développé un haut degré de socialité dans un environnement de savane, et une espèce très proche, le Tigre, qui est solitaire.

Ce n'est qu'à partir des années 1980, parallèlement au développement de la technique de radio-télémétrie, que le mode de vie d'espèces plus cryptiques (comparées aux grands carnivores sociaux) a été étudié plus en détail. Ces études, développées notamment par des équipes britanniques sur le Renard roux *Vulpes vulpes* (Macdonald, 1979 ; Voigt & Macdonald, 1984) et le Blaireau européen *Meles meles* (Neal, 1977 ; Kruuk, 1978a,b, 1989 ; Harris & Cresswell, 1987 ; Hofer, 1988), ont mis en évidence un troisième type de mode de vie chez les carnivores, adopté par des espèces dont les individus se déplacent et recherchent leur nourriture de manière solitaire mais dont les domaines vitaux individuels se recouvrent fortement. Macdonald (1983) définit ces groupes, formés de « chasseurs solitaires », comme des « groupes spatiaux ».

Les espèces qui vivent en groupes spatiaux sont caractérisées par une grande variabilité intra-spécifique de leur mode de partage de l'espace et de leur organisation sociale (Bekoff *et al.*, 1981 ; Macdonald, 1983 ; Johnson *et al.*, 2000). C'est le cas du Renard roux et du Blaireau européen chez qui la superficie du domaine vital est très variable selon les populations (Macdonald, 1981 in Baker *et al.*, 1998 ; Kruuk & Macdonald, 1985) ; de la Hyène tachetée (*Crocuta crocuta*) dont le type d'organisation socio-spatiale varie entre de petites associations de courte durée et des grands groupes matriarcaux stables (Kruuk, 1972 ; Bearder & Randall, 1978) ; de la Hyène brune (*Hyaena brunnea*) dont le système d'appariement peut passer de la promiscuité (mâles nomades avec femelles en clans) à de la polygynie multi-mâles (Owens & Owens, 1996) ; ou encore d'autres espèces pour lesquelles le patron de marquage olfactif est variable selon les populations (*Canis aureus* : Macdonald, 1979 ; *Crocuta crocuta* : Kruuk, 1972 ; Bearder & Randall, 1978 ; Loutres *sp.* Kruuk & Hewson, 1978).

Au contraire des Carnivores sociaux qui chassent en groupe, les Carnivores qui vivent en « groupes spatiaux » ont la particularité de ne pas montrer de bénéfices apparents, liés à la coopération, de la vie en groupe (Macdonald, 1983 ; Woodroffe & Macdonald, 2000). Ils sont, par ailleurs, caractérisés par la diversité de leur régime alimentaire (comprenant insectes, fruits, lombrics, petits mammifères, carcasses) et un opportunisme alimentaire plus marqué que celui des « chasseurs en groupes » ou des Carnivores solitaires (Gittleman & Harvey, 1982 ; Johnson *et al.*, 2000). Macdonald (1983) et Carr & Macdonald (1986) posent comme

hypothèse que la formation des groupes spatiaux chez ces espèces généralistes et opportunistes est une conséquence du mode d'exploitation de ressources distribuées de façon hétérogène (en parcelles). L'exploitation de ce type de ressources nécessiterait, en effet, l'utilisation d'un domaine vital de superficie supérieure à celle du plus petit domaine vital qui peut subvenir aux besoins alimentaires d'un animal résident. De ce fait, en période d'abondance des ressources, l'individu résident peut tolérer d'autres congénères sur son domaine vital, ce qui conduit à la formation d'un « groupe spatial », dont les membres n'auront pas nécessairement de contacts sociaux entre eux. La socialité est donc facultative chez ces espèces et elles sont de ce fait considérées comme étant, du point de vue adaptatif, des espèces intermédiaires entre les carnivores solitaires et les carnivores sociaux. Une distribution hétérogène des ressources constituerait une condition écologique favorable qui, en diminuant les contraintes de la formation de groupes, permettrait l'évolution des carnivores solitaires vers les carnivores sociaux, pour lesquels les bénéfices de la vie en groupe sont ensuite devenus très importants (Macdonald, 1983). Dans ce cas, cependant, le passage des « carnivores solitaires » aux « carnivores sociaux coopératifs » qui, les uns comme les autres, sont relativement spécialisés du point de vue alimentaire et social, se ferait alors par l'intermédiaire d'un stade « carnivores généralistes » caractérisé par des espèces opportunistes au niveau alimentaire et social.

On peut alors se demander si l'évolution ne conduit pas plutôt à passer d'espèces généralistes vers les espèces plus spécialistes, et ainsi si les « carnivores à socialité facultative » ne pourraient pas être à l'origine des carnivores solitaires et des carnivores sociaux, plutôt que leur intermédiaire. Carnivores sociaux et solitaires se seraient alors spécialisés à partir des carnivores opportunistes, potentiellement capables de « basculer » vers l'un ou l'autre de ces modes de vie, en raison d'une flexibilité comportementale qui leur permet de s'accommoder aux conditions de l'environnement. En effet, en condition d'abondance des ressources alimentaires et en forte densité de population, le Blaireau européen ou le Renard roux, par exemple, forment de grands groupes, dont les membres semblent développer des relations sociales plus élaborées que pour des populations en faible densité, ou lorsque les ressources alimentaires sont plus rares (Cheeseman *et al.*, 1987 ; Neal & Cheeseman, 1996). De même, l'organisation sociale de populations de hyènes brunes diffère et montre plus ou moins de complexité selon le type et la disponibilité des ressources alimentaires utilisées, (Owens & Owens, 1996). Il semblerait donc que les « carnivores à socialité facultative » réagissent à une amélioration des conditions du milieu par un

accroissement de la tolérance entre congénères, permettant alors l'établissement de groupes spatiaux, tandis que, dans les mêmes conditions, les « chasseurs solitaires » conservent un mode de partage de l'espace exclusif et se contentent de réduire la superficie de leurs domaines vitaux (Johnson *et al.*, 2000).

La socialité des carnivores est-elle alors réellement un but évolutif dont le premier stade serait le mode de vie solitaire ? Ne serait-elle pas plutôt la conséquence de conditions environnementales particulières qui, à partir des carnivores généralistes, peuvent conduire certaines espèces à se spécialiser vers la capture d'un type particulier de proies en adoptant un mode de vie solitaire ou, au contraire, un mode de vie social, qui permet la chasse en groupe ? L'étude intra- et inter-spécifique du mode de partage de l'espace chez les carnivores généralistes s'avère particulièrement pertinente pour apporter des éléments de réponse à cette question et pour identifier les conditions environnementales et/ou comportementales qui sous-tendent l'émergence de groupes chez les carnivores, ainsi que pour comprendre les mécanismes évolutifs mis en jeu.

Les connaissances actuelles sur ces espèces à socialité facultative sont surtout basées sur le lien entre le type de ressources alimentaires exploitées, le mode de partage de l'espace et les variations de l'organisation sociale (par exemple chez le blaireau : Kruuk & Parish, 1982 ; Cresswell & Harris, 1988 ; da Silva *et al.*, 1993 ; Woodroffe & Macdonald, 1993 ; Kowalczyk *et al.*, 2003a). Le mode de partage de l'espace est généralement traité sous la forme du simple pourcentage de recouvrement de surface entre domaines vitaux (revue dans Kernohan *et al.*, 2001), qui apporte donc peu d'éléments concernant les probabilités d'interaction entre membres d'un même groupe et groupes différents. De même, les relations sociales et spatiales entre groupes voisins (tolérance face aux visiteurs ou aux dispersants, familiarisation entre voisins), les modalités de la dispersion, les relations de parenté inter-groupes et l'intégration d'individus étrangers au groupe sont rarement évoquées. Dans ce contexte, notre étude a pour objectif d'apporter une contribution à la compréhension des mécanismes d'évolution de la socialité chez les Carnivores, à travers la détermination des caractéristiques du partage de l'espace entre membres d'un même groupe spatial et entre groupes spatiaux voisins, chez le Blaireau européen.

Cette espèce s'avère être un modèle particulièrement intéressant pour l'étude du mode de partage de l'espace chez les espèces opportunistes (Stopka & Johnson, 2000). Elle a en effet une vaste aire de répartition (Griffiths & Thomas, 1993) et se rencontre donc dans des habitats variés et des conditions de ressources alimentaires contrastées. Elle présente, de plus,

une grande variabilité de son organisation spatiale et sociale d'une population à l'autre. Le Blaireau européen peut, en effet, vivre seul (Pigozzi, 1987 in Do Linh San, 2002a), en couple (Martin-Franquello & Delibes, 1985 in Do Linh San, 2002a) ou en groupe comportant jusqu'à une vingtaine d'adultes des deux sexes (Cheeseman *et al.*, 1987 ; Neal & Cheeseman, 1996). Enfin, les contacts sociaux entre membres d'un groupe spatial semblent relativement développés chez le Blaireau (Woodroffe, 1993 ; Macdonald *et al.*, 2002), au contraire, par exemple, de ceux observés chez le Renard roux (Macdonald *et al.*, 1980).

Les groupes de blaireaux sont généralement considérés comme familiaux (Neal, 1977 ; Kruuk, 1989 ; Hainard, 1997) et territoriaux (Kruuk, 1978a ; Kruuk & Parish, 1982) mais quelques études génétiques ont montré que la consanguinité observée était moindre qu'attendue si des membres de groupes familiaux se reproduisaient entre eux (Woodroffe *et al.*, 1997). Les membres d'un groupe de blaireaux, comme dans certaines populations de hyènes brunes, de chacals, de renards, de chats harets, se déplacent et recherchent leur nourriture de manière solitaire dans un domaine vital commun au groupe (Kruuk, 1989 ; Macdonald, 1983). Cependant, les membres d'un groupe de blaireaux ont la particularité de se regrouper, toute l'année, dans un même lieu de repos, un terrier commun au groupe, qui abrite également la reproduction et l'élevage des jeunes (Roper, 1992). Ce « terrier principal » est le théâtre de comportements sociaux tels le toilettage mutuel et les jeux (entre jeunes ou adultes), qui ont lieu le soir avant que les blaireaux ne partent rechercher seuls leur nourriture. Aucun comportement de coopération n'a cependant été mis en évidence chez cette espèce, ni pour l'élevage des jeunes, ni pour le creusement du terrier, ni pour le marquage du domaine vital utilisé par le groupe. De plus, il semblerait qu'il n'existe pas de hiérarchie sociale entre les membres d'un groupe (Macdonald *et al.*, 2002), contrairement à ce qui est observé dans les groupes de hyènes (*Crocuta crocuta*, Bearder & Randall, 1978 ; *Hyaena brunnea*, Owens & Owens, 1996) ou de chacals (*Canis aureus*, Macdonald, 1983). Les membres d'un même groupe de blaireaux ont des domaines vitaux qui se recouvrent de manière importante (Kruuk, 1978a ; Kruuk & Parish, 1982). Il semble que l'organisation sociale des blaireaux est moins stable et les animaux moins territoriaux lorsque la densité de population diminue et/ou lorsque, dans un habitat hétérogène, la disponibilité des ressources alimentaires est difficilement prévisible (Cresswell & Harris, 1988).

Enfin, les travaux portant sur le blaireau ont pour la plupart été effectués dans les populations des îles britanniques (Stopka & Johnson, 2000), où la densité est particulièrement forte. Très peu d'études ont été conduites en Europe continentale, où les blaireaux semblent avoir une organisation sociale et spatiale plus souple, plus variable, et plus à même de nous

faire comprendre de quelle manière ils réagissent, en terme de partage de l'espace et d'organisation sociale et spatiale, aux variations de leur environnement.

L'étude que nous avons conduite sur une population de blaireaux du nord-est de la France a pour objectif de préciser les modalités et les mécanismes du partage de l'espace entre individus et entre groupes, chez une espèce qui peut vivre en groupes spatiaux, ainsi que d'étudier l'organisation sociale des groupes. Le premier chapitre est une revue bibliographique des concepts et des méthodes employés pour définir comment les mammifères terrestres utilisent et se partagent l'espace. Le travail de terrain repose essentiellement sur le suivi par radio-télémétrie de blaireaux appartenant à plusieurs groupes, associé à des observations directes et à une analyse de la variabilité génétique de la population. Afin d'affiner l'analyse du partage de l'espace, entre des membres d'un même groupe et des groupes voisins, nous avons développé un indice de recouvrement, basé sur l'intensité de l'utilisation de l'espace au sein du domaine vital. Nous avons de plus mis en place une expérimentation de retour au gîte afin de déterminer, au travers de leurs capacités d'orientation, quelles connaissances peuvent avoir les blaireaux de l'organisation spatiale des domaines vitaux des groupes voisins. Nous tenterons d'ouvrir la discussion sur les possibles mécanismes de la formation des groupes et sur la place des espèces de carnivores généralistes dans l'évolution de la socialité.

B- PARTAGE DE L'ESPACE : APPROCHE CONCEPTUELLE ET METHODOLOGIQUE

I- Le concept de domaine vital

1- Nomadisme et sédentarité

Pour les espèces erratiques (ou nomades), les déplacements des individus ne sont limités que par la distribution spatiale des habitats favorables, où ils concentrent l'essentiel de leur activité. En revanche, un animal sédentaire restreint de lui-même ses déplacements, au moins de manière temporaire, sur un espace limité, bien plus petit que l'aire potentiellement disponible d'habitat favorable. Cet attachement à une région particulière implique donc que l'animal fasse preuve de capacités d'orientation et la sédentarité dans ses formes les plus développées n'est alors que l'apanage d'espèces particulièrement évoluées comme les hyménoptères et les vertébrés supérieurs, en particulier les mammifères et les oiseaux (Benhamou, 1998). Chez ces espèces sédentaires, il existe donc toute l'année un partage de l'espace entre les individus d'une même population.

La portion limitée de l'habitat utilisé par un animal sédentaire correspond à son domaine vital. Burt (1943), Jewell (1966) et Gittleman & Harvey (1982) l'ont défini comme l'aire totale utilisée par un animal pendant une période donnée, au cours de ses activités « habituelles ». Ces dernières comprennent la recherche de nourriture, la reproduction et l'élevage des jeunes (Burt, 1943). Cependant, le domaine vital ne doit pas être limité à une notion de surface, mais être à même de mettre en évidence la distribution des activités de l'animal dans l'espace, c'est-à-dire le pourcentage de temps que l'animal consacre aux différentes zones de son domaine vital, selon son activité. Le domaine vital correspond alors à une structure spatio-temporelle, caractérisée par des sites d'intense activité entourés de zones moins souvent utilisées. Ainsi, chez les mammifères terrestres, jusqu'à la moitié de la surface globale peut correspondre à des zones où l'animal passe moins de 5% de son temps, et qu'il ne visite qu'occasionnellement (Bovet, 1992 ; Benhamou, 1998). Cela implique que 95% de ses déplacements routiniers sont concentrés sur une surface bien plus petite que l'aire totale utilisée. Le domaine vital peut alors être défini de manière probabiliste comme l'aire minimale utilisée par un animal au cours d'une période donnée et contenant un pourcentage

donné (généralement 95%) de son activité globale (Hayne, 1949 ; Calhoun & Casby, 1958 ; Jennrich & Turner, 1969 ; Anderson, 1982). Les zones d'intense activité peuvent ensuite être mises en évidence de la même manière, en ne prenant en compte que l'aire minimale comprenant par exemple 50% du temps d'activité de l'animal. Ainsi définis, ni le domaine vital, ni les zones d'intense activité, ne sont nécessairement d'un seul tenant.

Comme les comportements de recherche de nourriture et d'alimentation représentent généralement la plus grande partie du temps d'activité d'un animal, la structure spatiale et temporelle du domaine vital reflète essentiellement ces comportements. La sédentarité, même temporaire, permet à un animal, à l'aide de ses capacités d'orientation, de la connaissance de cet environnement restreint et des informations acquises sur les ressources alimentaires, de rechercher sa nourriture ou d'échapper à un prédateur de manière plus efficace qu'un animal nomade, puisque les zones exploitées lui sont familières.

2- Territoire et domaine vital

Le concept - spatial - de domaine vital se distingue cependant de celui - social - de territoire. Après Howard (1920) et Noble (1939), qui définissent le territoire comme toute aire défendue, Wilson (1975) définit ce concept comme « une surface occupée plus ou moins exclusivement par un animal ou un groupe, par le biais de la répulsion, à travers la défense et l'avertissement ». Dans cette définition, l'auteur regroupe tous les types de territoires, d'un extrême (domaine vital entièrement défendu) à l'autre (l'aire défendue est extrêmement limitée, et peut représenter seulement la portée d'un coup de bec autour du nid, par exemple chez certains oiseaux coloniaux). Les territoires sont généralement défendus contre des congénères de la même espèce, mais ils peuvent l'être aussi contre d'autres espèces (Maher & Lott, 1995), et la territorialité a ainsi un fort impact sur la dynamique des populations pour les espèces agressives. De même, les ajustements du territoire, si celui-ci n'est pas de taille inflexible, ont des conséquences sur la démographie, la régulation et l'organisation spatiale de la population locale (Adams, 2001).

Chez les mammifères terrestres territoriaux, le dépôt de marques olfactives, qui peut être plus intense à la périphérie de l'espace défendu, informe les congénères de la présence d'un territoire. Chez le Blaireau européen, Kruuk (1978a) et Roper *et al.* (1986, 1993) ont ainsi montré que la distribution des latrines représentaient les frontières des territoires. Ce comportement de marquage olfactif n'est cependant pas limité aux seules espèces territoriales, mais est commun à toutes les espèces de mammifères terrestres. La présence de sa propre

odeur dans le domaine vital revêt alors une grande importance pour l'animal résident, puisqu'elle pourrait lui indiquer l'amplitude de son propre domaine, avoir une fonction de sécurisation et également d'orientation et, ainsi, assurer sa sédentarité (revue dans Benhamou, 1998).

II- Caractérisation statistique du domaine vital

1- Indépendance des données de localisation

Déterminer la taille, la forme et la structure interne d'un domaine vital, c'est-à-dire la structure spatio-temporelle des activités d'un animal, nécessite de localiser l'individu considéré au cours de ses diverses activités. Ces localisations peuvent être issues de capture-marquage-recapture, mais il est plus judicieux qu'elles soient réalisées sans interférence avec le comportement de l'animal en le localisant à distance grâce à un émetteur (système VHF, GPS ou Argos). Les localisations sont réalisées uniquement au cours des phases d'activité de l'animal considéré, le repos n'étant pas considéré comme une activité.

Les localisations que l'on peut obtenir d'un animal correspondent à un échantillon de l'ensemble des emplacements occupés, ce dernier formant le domaine vital. La caractérisation statistique du domaine vital doit donc reposer en principe sur des localisations indépendantes (ou non autocorrélées). L'autocorrélation entre localisations successives se manifeste dans la pratique lorsque le délai entre deux mesures est insuffisant. Cependant, contrairement à ce qui est souvent affirmé (Harris *et al.*, 1990b), cette indépendance n'est vraiment nécessaire à l'estimation d'un domaine vital par des méthodes statistiques que si le nombre de localisations est faible ou si des tests statistiques (conformité avec une loi normale bivariée par exemple) doivent être réalisés. D'une manière générale en effet, l'existence d'autocorrélation entre les données introduit un biais dans le calcul de la moyenne, qui correspond alors au centre de l'échantillon et non au centre réel de la distribution, tandis que la variance d'échantillonnage tend à sous-estimer la variance réelle. Lorsque le nombre de données augmente, en considérant un temps d'acquisition plus long, la moyenne et la variance de l'échantillon convergent alors progressivement vers les valeurs réelles de la distribution, bien que l'autocorrélation persiste puisqu'il n'y a pas de diminution de la fréquence d'acquisition. Au contraire, si on augmente la fréquence d'acquisition afin de disposer d'un plus grand nombre de données, la moyenne et la variance mesurées restent similaires, et donc

biaisées, le plus grand nombre de données ainsi obtenu étant compensé par une augmentation conjointe de l'autocorrélation. Dans le cas particulier du domaine vital, un nombre insuffisant de données autocorrélées se traduit donc notamment par un biais sur l'emplacement du centre d'activité et par une sous-estimation de la taille du domaine vital. Ce problème disparaît dès que l'échantillon atteint un effectif suffisant, c'est à dire permettant une bonne convergence asymptotique de la moyenne et de la variance, ces dernières étant mesurées sur leurs valeurs réelles. Cette façon de procéder garantit que l'ensemble de la distribution a pu être échantillonnée de manière représentative. Il importe donc d'obtenir des données de localisation sur une période suffisamment longue.

Procéder à un test statistique en utilisant des données autocorrélées, même en nombre suffisant pour que la moyenne et la variance soient correctement estimées, reste cependant problématique. Il en résulte, en effet, une surestimation artificielle de la taille de l'échantillon, qui conduit à des rejets surnuméraires de l'hypothèse nulle considérée. Le non-rejet de l'hypothèse nulle, basée sur des données autocorrélées, reste alors valable, alors que son rejet demeure douteux. C'est pourquoi, même s'il n'est pas absolument nécessaire de disposer de données indépendantes pour estimer une distribution statistique et, en particulier, un domaine vital, il est néanmoins recommandé de travailler à partir de données indépendantes. Dans le domaine spatial, l'autocorrélation peut être perçue comme une forme particulière d'inertie : un animal (ou plus généralement un mobile) se déplace à une vitesse finie, qui peut être relativement lente par rapport à la fréquence d'acquisition des données, et toute localisation tend alors naturellement à être proche de la précédente. Cette tendance s'estompe cependant progressivement lorsque les localisations sont plus espacées dans le temps. Elle finit par disparaître lorsque l'animal a eu potentiellement le temps d'occuper chaque localisation possible, en se déplaçant à sa vitesse habituelle. Il en va de même avec les directions des déplacements. En effet, la tendance à aller de l'avant, manifestée par la plupart des animaux, constitue également une forme d'inertie directionnelle, et peut alors, dès que les données sont recueillies sur un temps court, donner l'aspect d'un trajet orienté à des trajets de recherche aléatoire (Benhamou, 2004). Afin d'obtenir un échantillon de données indépendantes, des données autocorrélées doivent donc être sous-échantillonnées.

Une estimation de l'intervalle de temps nécessaire pour que des localisations successives soient indépendantes a été réalisée sur diverses espèces à l'aide du rapport t^2/r^2 proposé par Schoener (1981), où t^2 est la moyenne des carrés des distances entre les localisations successives et r^2 la moyenne des carrés des distances entre chaque localisation et le centre d'activité (barycentre de l'ensemble des localisations). La valeur critique du rapport

t^2/r^2 est calculée d'après les formules données par Swihart & Slade (1985). Pour le Renard roux *Vulpes vulpes*, l'indépendance est obtenue dès que 120 minutes séparent deux localisations successives (Harris *et al.*, 1990b). En utilisant cette méthode, Carey *et al.* (1989) et McNay *et al.* (1994) doivent cependant espacer leurs localisations d'environ 15 et 45 jours respectivement pour que celles-ci soient indépendantes et d'autres auteurs n'ont pas réussi à éliminer l'autocorrélation entre localisations quel que soit l'intervalle de temps choisi (De Solla *et al.*, 1999 ; Rooney *et al.*, 1998). En fait, l'indépendance des données est influencée par le mode d'utilisation de l'espace de l'espèce considérée. En effet, si un animal utilise plusieurs zones relativement éloignées, le centre d'activité calculé ne correspond pas à la zone centrale réelle du domaine vital. De même pour des animaux qui migrent. Le calcul du rapport t^2/r^2 est, dans ce cas, dépourvu de signification biologique. Il est donc nécessaire de tester l'indépendance des données pour des domaines vitaux utilisés de manière homogène et stables dans le temps (Swihart & Slade, 1997), quitte à découper le suivi en périodes correspondant à l'utilisation des diverses zones par l'animal.

2- Principales méthodes d'estimation du domaine vital

a- Exemple d'une méthode non statistique :

Le Polygone Convexe Minimum

Une des méthodes les plus utilisées pour estimer la superficie et la forme du domaine vital d'un animal à partir de données de radio-localisation est celle du Polygone Convexe Minimum (MCP). Il s'agit d'une méthode déterministe, qui considère le domaine vital minimal comme le polygone formé en reliant tous les points les plus extérieurs (Mohr, 1947). Elle est encore actuellement souvent choisie par les auteurs, justifiée par sa simplicité et par l'avantage que lui confère sa fréquente utilisation pour permettre les comparaisons entre études (Harris *et al.*, 1990b). Cependant, cette méthode est entachée de défauts dont, paradoxalement, celui de ne pas être suffisamment puissante pour permettre les comparaisons, en raison de sa sensibilité au nombre de localisations et aux points excentrés (Seaman *et al.*, 1999). Par ailleurs, elle ne permet pas de calculer de centre d'activité, ni de considérer la structure interne du domaine vital, c'est-à-dire la répartition spatiale de l'activité de l'animal considéré. Cette méthode nécessite, de plus, au moins une centaine de points pour être représentative (Harris *et al.*, 1990b ; Doncaster & Macdonald, 1991). White & Garrot (1990) montrent aussi que la superficie d'un domaine vital estimé à l'aide d'un MCP tend à augmenter sans cesse avec le nombre de localisations, sans que l'on parvienne à atteindre une

asymptote. Par ailleurs, les domaines vitaux estimés de cette manière contiennent souvent de grandes zones qui ne sont, en fait, pas visitées par l'animal. C'est le cas, par exemple, d'un domaine vital dont la forme réelle est en croissant : avec la méthode du MCP il apparaît sous la forme d'un polygone convexe alors que tout le secteur correspondant à la partie intérieure du croissant n'est pas utilisé par l'individu suivi.

b- Méthodes statistiques

b1- Modèles circulaires et elliptiques

Les modèles probabilistes permettent de caractériser, de manière continue, la structure interne du domaine vital à partir des données de localisation, discrètes par nature. Une première approche statistique a été développée par Hayne (1949), sous la forme d'un modèle circulaire. Dans ce cas, le barycentre des localisations est défini comme étant le centre d'activité du domaine vital et le modèle considère que l'intensité de l'utilisation de l'espace décroît plus ou moins régulièrement en s'éloignant de ce point. La structure interne du domaine vital est alors représentée sous la forme d'une série de cercles concentriques autour du centre d'activité et la superficie de ce domaine correspond à l'aire du cercle contenant 95% du temps d'activité de l'animal considéré. La notion de centre d'activité constitue cependant un simple concept mathématique, qui ne correspond pas nécessairement à l'emplacement d'un gîte (Hayne, 1949; Smith *et al.*, 1973). Alors que le modèle de Hayne (1949) consiste à ajuster empiriquement une loi ad-hoc sur la distance au centre d'activité, Calhoun & Casby (1958) élaborent un modèle plus général, dans lequel une loi normale bivariée circulaire est ajustée aux données de localisation. Jennrich & Turner (1969) et Mazurkiewicz (1969, 1970) améliorent le modèle en l'affranchissant de la contrainte d'isotropie et en concevant le domaine vital comme une série d'ellipses concentriques autour du centre d'activité. Ces modèles ont l'avantage de permettre une estimation facile et relativement fiable de l'aire du domaine vital, sans présenter tous les désavantages inhérents aux estimations déterministes, notamment l'extrême sensibilité à la taille de l'échantillon et aux points excentrés. Ils présentent cependant plusieurs inconvénients dont, notamment, le fait de ne considérer qu'un seul centre d'activité et une distribution de l'activité symétrique, ce qui ne correspond pas à ce qui est le plus souvent observé chez les mammifères. Ces modèles basés sur une distribution normale bivariée imposent ainsi beaucoup de contraintes aux données, et malgré l'avantage d'être très généraux, ils ne s'appliquent bien à aucun cas en particulier.

b2- Méthode des quadrats

La méthode des quadrats (Siniff & Tester, 1965) est basée sur l'histogramme de la distribution des localisations, c'est-à-dire le nombre de localisations d'un animal dans chaque maille de la zone d'étude. Dans sa forme la plus simpliste, les quadrats occupés sont seulement comptabilisés afin d'estimer l'aire totale du domaine vital. Cette approche est déterministe et ignore la distribution de l'intensité d'utilisation de l'espace, ce qui pose alors les mêmes problèmes que la méthode du MCP. En revanche, en tenant compte de la distribution de l'activité sous la forme d'un histogramme bivarié, la méthode des quadrats correspond finalement à une méthode statistique descriptive, appliquée à l'étude du domaine vital. Cet histogramme reflète assez fidèlement la structure interne du domaine vital et permet de déterminer la superficie et la forme du domaine vital, ainsi que la superficie, le nombre et la position des aires d'intense activité, à l'aide du plus petit sous-ensemble possible de quadrats comprenant respectivement 95 et 50% des localisations (e.g. Benhamou, 1996). Cette méthode requiert cependant un échantillon de localisations suffisant pour que la majorité des quadrats potentiellement utilisables ait été visitée au moins une fois par l'animal au cours de l'étude (Benhamou, 1998 ; Kernohan *et al.*, 2001). De plus, elle présente l'inconvénient d'être purement empirique et peu généralisable.

b3- Modèles non paramétriques

La nécessité de représenter les domaines vitaux sans qu'une forme particulière de distribution soit imposée, tout en conservant un certain pouvoir de généralisation, a amené Ford & Krumme (1979), Dixon & Chapman (1980), Anderson (1982) et Don & Rennolls (1983) à développer des modèles basés sur des statistiques non paramétriques. Ils sont intermédiaires entre l'approche statistique purement empirique, trop inféodée aux données de localisation (MCP et quadrats) et les modèles probabilistes paramétriques (modèles circulaires et elliptiques), trop contraignants pour représenter fidèlement la distribution de l'activité d'un individu donné. Certains de ces modèles ont été largement utilisés, en particulier la méthode de la moyenne harmonique développée par Dixon & Chapman (1980). Worton (1987) a finalement montré qu'il s'agissait simplement d'un cas particulier d'une méthode générale, appelée méthode du « kernel » (graine) et déjà bien connue en statistique univariée. Worton (1987, 1989, 1995) l'a alors appliquée en mode bivarié aux données de localisation.

De même que pour la méthode des quadrats, la méthode du kernel repose sur une grille, dans laquelle il s'agit d'estimer à chaque maille la valeur d'une fonction d'activité correspondant à la densité des localisations. Chaque localisation est pour cela considérée

comme le centre (la graine) d'une distribution normale bivariée circulaire (ou elliptique), c'est-à-dire qu'une localisation donnée ne correspond pas à un emplacement particulier mais à une variable aléatoire, dont la probabilité d'occurrence la plus élevée se situe au niveau de la localisation effectivement enregistrée. La valeur de l'activité attribuée à chaque quadrat est estimée comme la moyenne des valeurs (au centre du quadrat) des distributions centrées sur toutes les localisations. Il est finalement possible de calculer les contours des aires minimales comprenant un pourcentage donné de l'activité, classiquement 95% et 50% pour le domaine vital total et les aires d'intense activité. Ces contours peuvent être irréguliers et disjoints et différents centres d'activité peuvent être mis en évidence. Un des avantages de cette méthode est qu'elle ne nécessite pas un très grand nombre de localisations, puisqu'il est généralement recommandé d'utiliser au minimum trente localisations indépendantes, cinquante localisations au moins étant cependant préférable (Seaman *et al.*, 1999). Un nombre de données inférieur à 30 tend, en effet, à surestimer la superficie du domaine vital avec la méthode du kernel (Seaman *et al.*, 1999), au contraire de ce qui est observé pour la plupart des autres méthodes (Millspaugh, 1995 in Kernohan *et al.*, 2001). Un facteur important dans l'estimation du domaine vital par la méthode du kernel est le paramètre de lissage, qui correspond à l'écart-type de la distribution normale bivariée centrée sur chaque localisation. Son influence sur les résultats obtenus est en effet critique (Silverman, 1986 ; Worton, 1995). Avec une valeur trop faible de ce paramètre, il en résulte un domaine vital formé de nombreux pics d'utilisation séparés par des « vides » non utilisés par l'animal. Au contraire, une valeur trop grande de ce paramètre entraîne un effet de brouillage qui rend impossible la mise en évidence de la structure interne du domaine vital. Le meilleur moyen d'estimer cette valeur, lorsque la distribution des localisations est polymodale, semble de recourir à la méthode de « least squares cross-validation » (Seaman *et al.*, 1999).

D'après Kernohan *et al.* (2001), une méthode d'estimation des domaines vitaux doit réunir plusieurs conditions : l'échantillon nécessaire à une estimation représentative doit être inférieur à 50 localisations, la sensibilité à l'autocorrélation des données doit être faible, la méthode doit prendre en compte la densité des localisations, être de préférence de type non paramétrique afin de s'affranchir de contraintes liées à une distribution particulière, permettre le calcul de plusieurs centres d'activité et, enfin, être peu sensible aux localisations excentrées. Il apparaît alors que la méthode du kernel est bien l'une des mieux appropriées.

III- Organisation spatiale

1- Territoires et mosaïque de Dirichlet

Lorsque les domaines vitaux sont entièrement défendus, c'est-à-dire quand ils ont le statut de territoire, la distribution spatiale de l'activité est fortement contrainte par l'existence de frontières rigides. Des approches statistiques, et notamment la méthode du kernel, peuvent s'appliquer pour décrire la distribution spatiale de l'activité, mais elles ne rendent pas compte de l'utilisation exclusive de l'espace. Afin de comprendre de quelle manière les territoires s'organisent entre eux, il faut tester s'ils correspondent à des modèles particuliers de partage de l'espace et, notamment, à des mosaïques. Chez le Blaireau européen, il a été montré que l'organisation spatiale des territoires de groupes pouvait correspondre à une mosaïque de Dirichlet.

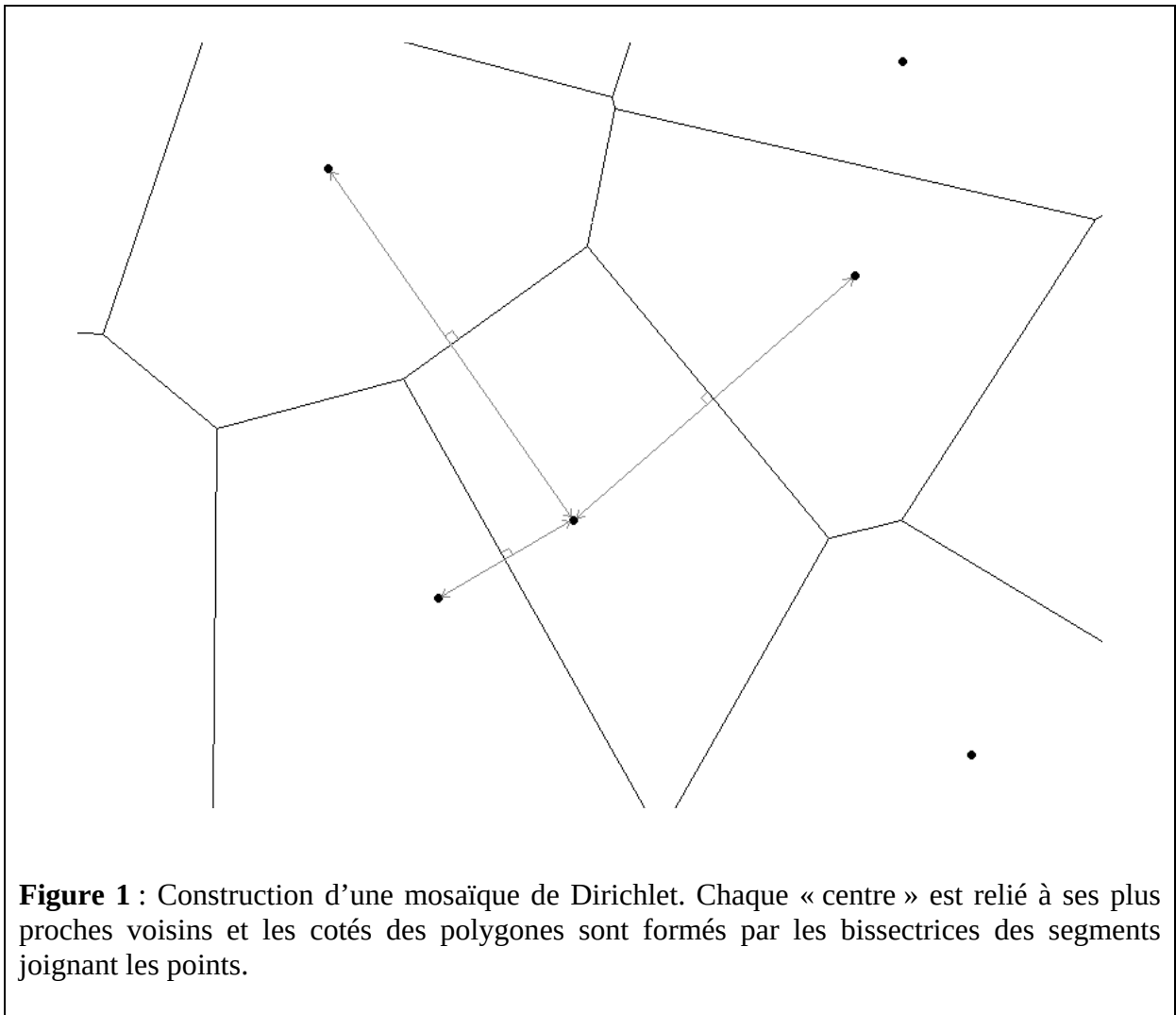


Figure 1 : Construction d'une mosaïque de Dirichlet. Chaque « centre » est relié à ses plus proches voisins et les cotés des polygones sont formés par les bissectrices des segments joignant les points.

Etant donné une série de « centres » distribués dans l'espace, une mosaïque de Dirichlet correspond à l'ensemble des polygones convexes contigus, contenant chacun un « centre » et un seul, et dont la propriété est que tout point dans le polygone est plus près de son « centre » qu'il ne l'est de n'importe quel autre. Dans une telle mosaïque, les cotés d'un polygone correspondent donc aux bissectrices des segments joignant les « centres » les plus proches (figure 1). Dans le cadre des territoires, ce modèle est applicable lorsque les territoires sont contigus et exclusifs, c'est-à-dire sans espaces vides ni recouvrement. La mosaïque de Dirichlet constitue donc une formalisation très rigoureuse du partage de l'espace sous forme de territoires, lorsque les individus en présence sont de même force. Sa principale faiblesse est qu'elle n'est pas généralisable à des individus de forces inégales, ce qui impliquerait que les frontières puissent être d'avantage « poussées » par l'individu le plus fort (ou le groupe le plus grand), vers le centre d'un polygone occupé par un individu plus faible.

Chez le blaireau, Doncaster & Woodroffe (1993), puis Doncaster (2001), ont montré que la distribution dans l'espace des terriers principaux configure la superficie et la forme des territoires. Ils ont, pour cela, déterminé les frontières réelles des territoires en cartographiant les latrines frontalières, définies comme telles lorsqu'elles sont utilisées par au moins deux groupes contigus, et montré que ces frontières correspondaient aux prédictions d'une mosaïque de Dirichlet construite à partir des terriers principaux. Leurs résultats suggèrent l'importance de la distribution des terriers principaux dans l'organisation spatiale des territoires et, par extension, dans l'organisation sociale des groupes de blaireaux. En revanche, Blackwell & Macdonald (2000) ont testé l'idée inverse selon laquelle les frontières des territoires formeraient une mosaïque de Dirichlet et ils ont recherché si les terriers principaux correspondaient ou non aux « centres » de cette mosaïque. Ils concluent que les territoires des groupes de blaireaux suivent bien le modèle de Dirichlet, ce qui implique un partage de l'espace « équitable » entre groupes de force égale et qui, en soi, est déjà surprenant, mais que les terriers principaux n'apparaissent pas comme les centres de la mosaïque. L'hypothèse de l'importance de la localisation des terriers principaux sur l'organisation des groupes de blaireaux est alors rejetée, mais la signification biologique des « centres » ainsi obtenus reste à déterminer. Quel que soit le rôle du terrier principal, il semble cependant que, dans certains cas particuliers d'une territorialité très forte, les groupes de blaireaux se partageraient bien l'espace sous la forme de mosaïques de Dirichlet.

2- Recouvrement spatial : étude de l'espace partagé

Le partage de l'espace s'effectue rarement d'une manière complètement exclusive chez les carnivores, pour lesquels l'organisation spatiale la plus fréquemment observée est celle d'une territorialité intra-sexe (Powell, 1979). Chez les espèces vivant en groupes dont les membres se déplacent seuls, tel le Blaireau européen, on peut distinguer deux niveaux dans l'organisation spatiale : celui des individus au sein du groupe et celui des groupes entre eux. Certaines zones sont alors exploitées par plusieurs individus d'un même groupe, voire par plusieurs groupes, et il se pose alors la question d'estimer ce recouvrement des domaines vitaux, entre les individus comme entre les groupes.

Pour la plupart des auteurs, la mesure du partage de l'espace repose simplement sur le calcul du pourcentage du domaine vital que représente la surface partagée (Kernohan *et al.*, 2001). Litvaitis & Harrison (1989) calculent ainsi un indice de recouvrement entre deux domaines vitaux en divisant l'aire partagée par l'aire du plus petit domaine. De même, pour décrire le partage de l'espace entre groupes de blaireaux ou de renards roux voisins, Ferrari (1997) et Baker *et al.* (2000) considèrent, pour chaque groupe, le pourcentage de surface partagée avec d'autres groupes. Le gros désavantage de ces indices est de ne pas tenir compte de la structure interne du domaine vital, c'est-à-dire du fait que l'activité n'a pas la même intensité dans les différentes zones occupées. Ce problème est d'autant plus critique lorsque les domaines vitaux sont déterminés à l'aide de la méthode du MCP, ce qui est le plus souvent le cas. En effet, des indices de recouvrement élevés peuvent alors correspondre à des surfaces rarement visitées par les animaux (figure 2) et ne décrivent donc pas le partage effectif de l'espace.

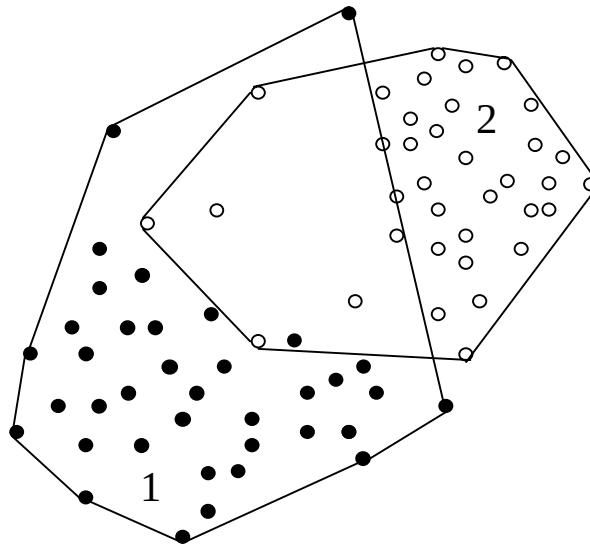
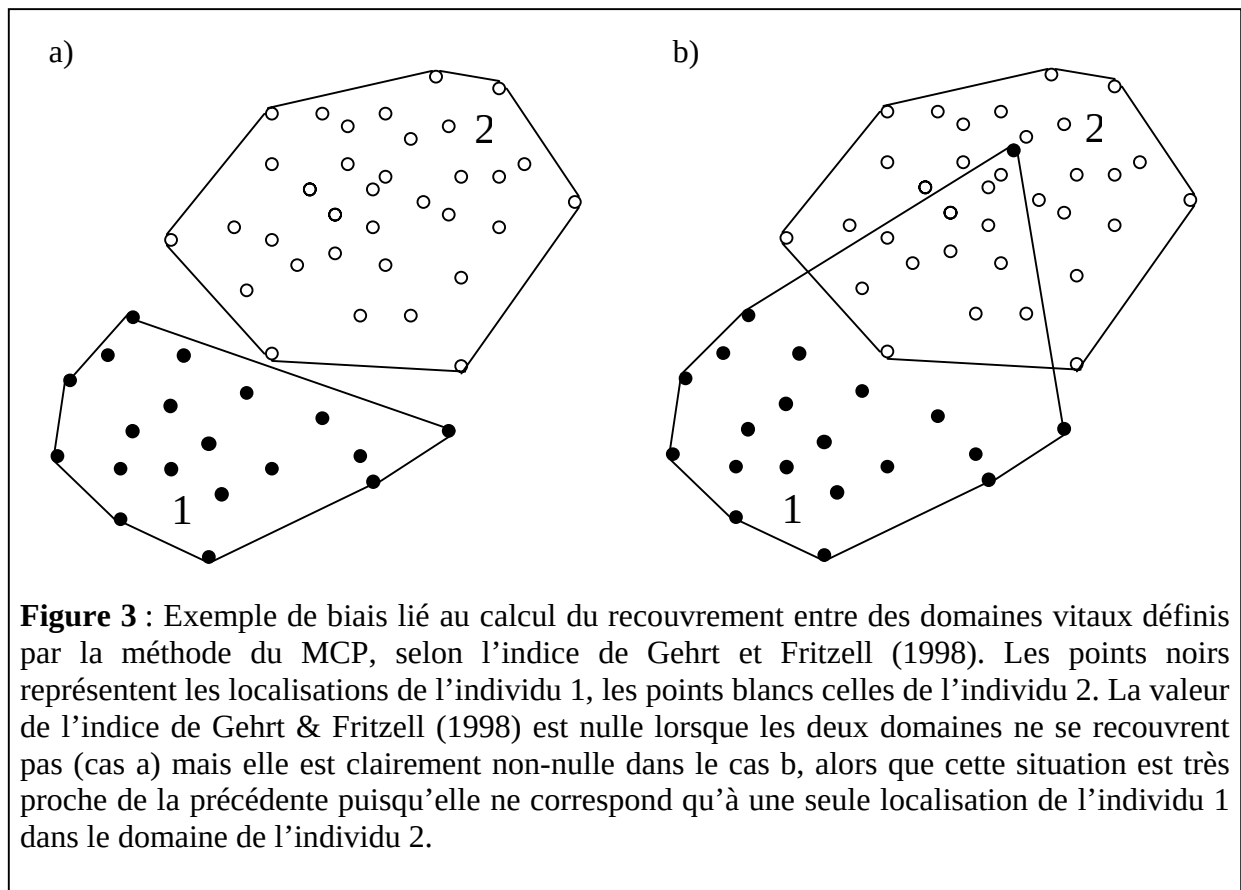


Figure 2 : Exemple de recouvrement entre deux domaines vitaux déterminés par la méthode du MCP. Chaque point correspond à une localisation. L'indice de recouvrement basé sur les surfaces est élevé alors que la zone de recouvrement est peu utilisée par les deux individus.

Il est donc plus intéressant de calculer un indice de recouvrement basé non pas sur le partage de surfaces, mais sur l'intensité avec laquelle les zones partagées sont utilisées. Une approche de ce type a été proposée par Gehrt & Fritzell (1998), sous la forme d'un indice de recouvrement simple, calculé comme le rapport $(n_1 + n_2) / (N_1 + N_2)$, où n_1 et n_2 sont le nombre de localisations des animaux 1 et 2 dans la zone de recouvrement, et N_1 et N_2 le nombre total de localisations de ces animaux. Il s'avère néanmoins que cet indice fournit des valeurs différentes pour des cas, en réalité, similaires (figure 3).

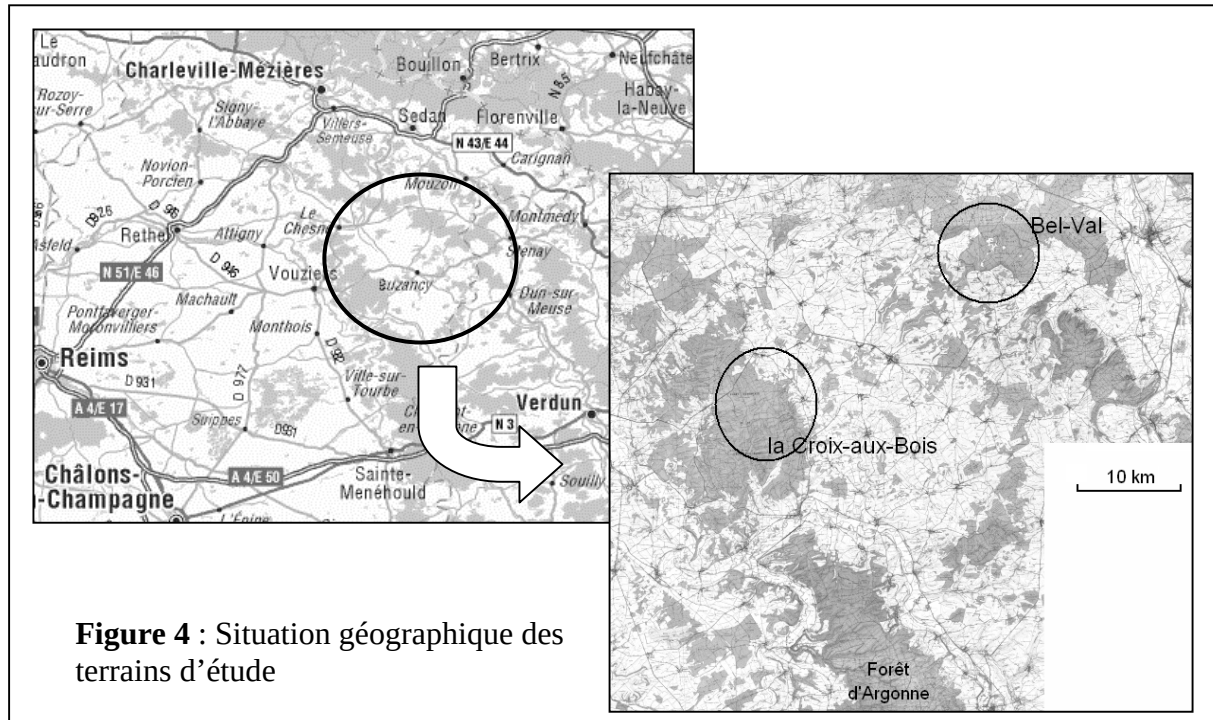
Nous avons donc préféré développer notre propre indice de recouvrement des activités, basé sur l'intensité de l'utilisation de l'espace, telle qu'elle est estimée par la méthode du kernel. Le principe de calcul de cet indice consiste à déterminer, en tout point du terrain d'étude, quelle est l'intensité d'utilisation de l'espace par les individus concernés et à sommer les valeurs minimales d'intensité sur l'ensemble de la zone.



C- MATERIEL ET METHODES

I- Terrains d'étude

1- La région : l'Argonne ardennaise



L'étude a lieu dans le nord-est de la France dans le département des Ardennes, et plus précisément dans la région naturelle de l'Argonne (figure 4). Cette région est soumise à un climat de type continental : des hivers rigoureux et des étés assez chauds. L'ensoleillement est cependant faible (environ 1650 heures par an), la température moyenne mensuelle se situe entre -2 et 25°C et la pluviométrie est de 800 à 1000 mm par an, également répartie sur l'ensemble de l'année. Le sol est formé d'une roche particulière à la région, friable et siliceuse, la gaize. Fortement rurale, la région se compose d'un paysage de bocage formé de haies, petits bois aux essences mélangées, pâtures et prairies de fauche (35 % de la superficie du terrain d'étude), et de parcelles agricoles de taille moyenne (pour 32%, en blé, maïs, luzerne et colza). Enfin, 31% du territoire sont couverts par quelques grands massifs forestiers de plusieurs milliers d'hectares, qui font par ailleurs de l'Argonne ardennaise une région productrice de bois. La densité humaine est très faible, elle est de 15 habitants au km² en moyenne et de seulement 7 habitants au km² dans certains secteurs.

La densité des populations de blaireaux dans le nord-est de la France et dans les pays frontaliers est relativement faible, puisque, dès les années 1950, les blaireaux ont fortement souffert des campagnes de destruction des renards dans le cadre de la lutte contre la rage. Ces gazages systématiques des terriers, pratiqués à l'aide de chloropicrine, ont été particulièrement intensifs au début des années 1970, puis interdits en 1991. Blaireaux et renards partageant souvent le même terrier, le gazage a sans doute majoritairement nuit aux premiers, et ce n'est qu'à partir du milieu des années 1980 que les populations de blaireaux, qui avaient atteint un niveau dramatiquement bas dans certaines régions, augmentent de nouveau progressivement. Cette augmentation a probablement eu lieu à partir de groupes provenant de terriers impossibles à gazer, en raison de leur topographie et de la structure du sol, par exemple dans les talus crayeux des plaines champenoises. Par ailleurs, dans le nord-est de la France, le blaireau semble avoir profité des opérations d'agrainage des sangliers, qui lui assurent notamment un apport régulier de maïs au cours de l'hiver.

A partir du recensement des terriers et des affûts réalisés sur nos terrains d'étude, on peut considérer qu'il existe un terrier principal à peu près tous les 2 km² dans les zones forestières les plus denses en blaireaux. Les effectifs moyens des groupes de blaireaux semblent se situer autour de 1 à 3 adultes pas toujours accompagnés de jeunes, et autour de 2 à 4 animaux, adultes et jeunes compris. Ces informations nous permettent alors d'estimer grossièrement la densité de la population de blaireaux en Argonne ardennaise à 1-2 adultes/km², sans doute compris entre 0,25 au minimum et 3 au maximum adultes par km². Cette densité est comparable à celles relevées sur la plupart des terrains d'étude en Europe continentale, mais en revanche nettement inférieure aux densités mises en évidence en Grande Bretagne (tableau 1).

Tableau 1 : Densité des populations de blaireaux dans diverses régions d'Europe.

Région	Nombre d'adultes par km ²	Sources
Bialowieza	0,06 à 0,16	Kowalczyk <i>et al.</i> , 2000
Sud de l'Espagne	0,2 à 1	Revilla & Palomares, 2002 Rodriguez <i>et al.</i> , 1996
Belgique et Luxembourg	0,28 à 0,44	Bauduin <i>et al.</i> , 1999 Schley <i>et al.</i> , 2004
Suisse	0,5	Ferrari, 1997
Centre de la France	0,5	Lambert, 1990
Ouest de la France	1,6	Mouchès, 1981
Faubourgs de Bristol (Angleterre.)	4,4 à 7,5	Cheeseman <i>et al.</i> , 1988 Cresswell & Harris, 1988
Sud de l'Angleterre	16 à 25	Woodroffe <i>et al.</i> , 1995 Stewart <i>et al.</i> , 2001

La collecte de données a eu lieu sur deux terrains d'étude. Elle a débutée sur celui de Bel-Val puis, en raison des difficultés rencontrées pour suivre les blaireaux sur ce terrain, elle s'est poursuivie sur celui de la Croix-aux-Bois, distant du premier d'une vingtaine de kilomètres.

2- Le parc de Bel-Val et ses environs

En 2001 et 2002, le travail de terrain s'est déroulé dans le parc de Bel-Val et ses alentours (figure 4). Il s'agit d'un terrain privé de 600 hectares, voué à la chasse au grand gibier et à la formation cynégétique. Il est ceint d'une clôture grillagée de 3 m de haut qui empêche le passage des ongulés. Une population importante de sangliers *Sus scrofa*, de nombreux cerfs *Cervus elaphus*, des daims *Dama dama* ainsi que quelques chevreuils *Capreolus capreolus* et mouflons *Ovis ammon* évoluent en semi-liberté dans l'enceinte du parc. Les carnivores franchissent aisément la clôture et circulent donc librement entre l'intérieur et l'extérieur. La plupart des espèces présentes dans la région peuvent être rencontrées : renard *Vulpes vulpes*, chat forestier *Felis sylvestris*, blaireau *Meles meles*, putois *Mustela putorius*, martre *Martes martes* et fouine *Martes foina* (ainsi que probablement belette *Mustela nivalis* et hermine *Mustela erminea*).

La végétation se compose d'environ 80% de hêtraie-chênaie et 15% de prairie. Trois étangs couvrent les 5% restants. Une route goudronnée circulaire et de nombreux chemins permettent d'accéder aux différents secteurs du parc, dans lequel il n'existe cependant pas d'habitation. Les activités humaines comprennent l'entretien forestier, l'approvisionnement des ongulés sauvages en foin et ensilage de maïs sur des sites d'agrainage, la gestion de ces

ongulés par la chasse, et enfin l'accueil d'une dizaine de groupes de visiteurs par an, pour des formations cynégétiques et des animations scientifiques. Il s'ajoute à cela le travail de collecte de données de l'équipe du 2C2A-CERFE. En dehors des périodes de chasse, le dérangement occasionné par l'homme est ainsi peu important pour les populations animales présentes dans le parc.

Le parc de Bel-Val se situe en bordure d'un grand massif forestier, qui se prolonge au nord et à l'est, et dont la surface totale approche les 6000 hectares. Il est composé principalement de forêt mélangée de feuillus (chênes *Quercus sp.* et hêtre *Fagus sylvatica* notamment), gérée dans le cadre de la production de bois. Le sud et l'ouest du parc sont plus bocagers, mais une longue bande de forêt subsiste, bien que fragmentée, et s'allonge vers le sud-ouest. Le réseau de routes et de chemins dans les alentours du parc de Bel-Val est relativement limité mais, dans l'ensemble, les différents secteurs sont accessibles en voiture. Certaines zones cependant, notamment au nord et au sud-est, sont plus difficiles d'accès, tout particulièrement en hiver où certains chemins ne sont plus praticables. Ces zones correspondent souvent à un relief formé de combes profondes et de plateaux, le parc de Bel-Val et ses alentours étant relativement vallonnés.

3- La Croix-aux-Bois

A partir d'avril 2003, nous avons travaillé sur un autre terrain d'étude, le massif forestier de la Croix-aux-Bois. Situé à l'ouest de Bel-Val, à quelques kilomètres au nord de la Forêt d'Argonne, il s'étend sur plus de 8000 hectares, et les blaireaux ont été essentiellement suivis sur une zone d'environ 2000 hectares (figure 4). Le couvert forestier (forêt domaniale et communale) est composé principalement de feuillus, dominés par les chênes et les hêtres, avec quelques parcelles exclusivement plantées de résineux. Le nord-est de la zone, autour des villages de Boult-aux-Bois et Briquenay, est quand à lui bocager, formé de pâtures et de prairies de fauche entourant quelques parcelles de maïs et des petits bois de feuillus. Dans cette zone, l'accès en voiture se fait par quatre voies principales parallèles, toutes orientées plus ou moins nord-sud et reliées entre elles par une seule route départementale au nord et un chemin forestier sinueux au sud. Deux secteurs vallonnés ne disposent par ailleurs pas de chemins carrossables. Ainsi, si la circulation routière est relativement importante sur la route départementale au nord, elle est plus restreinte au nord-est, et limitée à quelques véhicules de forestiers, chasseurs, et promeneurs sur le reste du terrain. Les principales activités humaines concernent les chantiers forestiers (abattage sélectif et débardage peuvent durer plusieurs mois

sur une parcelle), ainsi que la chasse au grand gibier (sangliers et chevreuils) qui peut avoir lieu sur l'ensemble de la zone d'octobre à février. Les travaux agricoles sont relativement limités par la nature des activités (pâtures).

II- Identification et observation des blaireaux

1- Capture des individus

Les blaireaux ont été capturés pour être marqués et équipés de colliers-émetteurs. Nous avons au préalable obtenu de la part de la préfecture des Ardennes une autorisation temporaire de capture de cette espèce à des fins scientifiques. En effet, le blaireau n'étant plus classé dans la liste des espèces « nuisibles », sa capture par piégeage n'est pas autorisée. Nous nous sommes inspirés des méthodes de piégeage connues (Cheeseman *et al.*, 1987 ; Pigozzi, 1988 ; Tuytens, comm. pers.), ajustées au cours de l'étude en fonction de notre propre expérience.

Deux types de pièges ont été utilisés : des collets à arrêtoir et des cages. Le choix des sites de piégeage a été fonction de la fréquentation des lieux par les blaireaux, mais aussi de la nécessité de limiter le stress des animaux capturés et les risques de blessures. Les pièges ont ainsi été posés à proximité des terriers et des coulées régulièrement utilisés par les blaireaux, mais à l'écart de zones fréquentées par l'homme ou les animaux domestiques. Nous avons également pris en compte les facilités d'accès aux sites de piégeage, en raison du poids des cages et du matériel nécessaire à la manipulation d'un animal et afin de pouvoir contrôler les pièges à distance, en évitant ainsi de laisser les traces de notre présence à chaque relevé. Les pièges ont été désarmés les jours de grand froid, à cause des risques d'hypothermie pour l'animal et de gel du mécanisme du piège, ainsi que les jours de chasse en battue (environ un jour par semaine d'octobre à février) afin de ne pas risquer de capturer de chien.

a- Collets à arrêtoir

Il n'existe qu'un seul modèle de collet à arrêtoir, homologué pour la capture du renard. Il se compose d'un câble métallique de 95 cm de longueur disposé en boucle fermée par un dispositif anti-retour qui empêche la réouverture de la boucle une fois l'animal pris. Deux arrêtoirs métalliques inamovibles, placés à 65 et 25 cm de l'extrémité de la boucle, limitent respectivement, d'une part l'ouverture de la boucle (ouverture maximale de 20 cm de

diamètre) et, d'autre part, sa fermeture, évitant alors l'étranglement de l'animal capturé. L'autre extrémité du câble est munie d'un émerillon qui permet la rotation du collet autour de son point d'attache et empêche la torsion du câble par les mouvements de l'animal capturé. De plus, afin de faciliter la pose des collets, nous fixons le long du câble (avant la boucle) une tige rigide de gros fil électrique.

Avant d'être utilisés, les collets sont bouillis au moins une heure dans une infusion de thé très noir, afin d'être débarrassés de toute odeur humaine et pour que le métal revête un aspect plus mat. Ils sont ensuite manipulés exclusivement avec des gants préalablement frottés de plantes odorantes et, en période de gel, plongés dans un bain de paraffine bouillante, qui forme un film protecteur. Les collets sont placés le matin, dans des coulées bien fréquentées par les blaireaux, à proximité des terriers ou des sites d'alimentation. Ils sont fixés à l'aide d'un mousqueton à un piquet métallique d'environ 1 mètre de long, entièrement enfoncé dans le sol. La tige rigide permet de positionner le collet, boucle ouverte au maximum, base de la boucle située à 15-20 cm du sol et l'ensemble camouflé au mieux (figure 5). Il est important que les collets soient posés à plus d'un mètre de tout obstacle dangereux ou autour duquel l'animal pourrait l'enrouler (jeunes arbres, branches tombées, grillage...).



Figure 5 : Collet à arrêtoir placé dans une coulée (photo 2C2A-CERFE).

Afin de limiter le temps passé par l'animal dans le piège, les collets à arrêtoirs sont relevés en milieu de nuit et juste avant l'aube par les trois personnes nécessaires pour immobiliser et manipuler un blaireau. Les collets sont tendus pendant trois à quatre nuits consécutives et les sessions de piégeage sont espacées de quelques jours.

b- Cages-pièges

b1- Description et mise en place

Les cages-pièges utilisées ont été construites sur mesure, en grillage métallique galvanisé épais à maille carrée de 3,5 cm, par l'entreprise MCL⁽¹⁾ à partir des indications données par plusieurs auteurs (Pigozzi, 1988 ; Ferrari, comm. pers.). Il s'agit de parallélépipèdes de section carrée de 35 cm de côté et de 115 cm de long, comportant une porte tombante, plaquée sur le haut de la cage en position ouverte, et bloquée par un dispositif anti-retour une fois fermée. L'animal doit entrer dans le piège pour atteindre l'appât disposé au fond. La fermeture du piège est provoquée par la tension d'un fil de nylon invisible relié à la porte, tendu en triangle à 30-40 cm de la paroi distale. Les cages sont installées à proximité des terriers, des zones où les indices de présence montrent un passage fréquent et des sites d'alimentation connus. Elles sont enterrées de quelques centimètres, pour assurer leur stabilité et dissimuler le grillage de la base à l'aide de terre bien tassée. La cage est recouverte de quelques branches, écorces et autres végétaux trouvés sur place ou elle est en partie cachée dans un buisson, jusqu'à se fondre au mieux dans le paysage (figure 6). Les cages-pièges sont bloquées en position ouverte et appâtées quelques jours. Elles sont armées dès que des indices montrent que des blaireaux y entrent, puis relevées quotidiennement au lever du jour, au cours de sessions de piégeage d'une à deux semaines consécutives.



Figure 6 :
Cage-piège placée dans un buisson
(photo 2C2A-CERFE).

¹ MCL, BP 69, 59536 Wavrin Cédex

b2- Choix des appâts.

Selon les recommandations de divers auteurs (Harris & Cresswell, 1987 ; Pigozzi, 1988), nous avons dans un premier temps utilisé comme appâts des cacahuètes seules ou mélangées à du miel. Faute de succès avec ce type d'appât, nous en avons testé de nombreux autres (Bodin, 2001). Les appâts carnés (aliments pour chat, poisson frais ou en conserve) ont permis quelques captures, mais présentaient l'inconvénient de se décomposer dans le piège ou de disparaître rapidement, consommés par des limaces ou enterrés par des scarabées. Leur utilisation a alors été restreinte aux mois d'hiver. A partir de 2003, nous avons appâté les pièges avec du maïs en grains pour l'alimentation animale. Cet appât, d'utilisation facile dans les pièges, a permis la capture de plusieurs blaireaux sur le terrain d'étude de la Croix-aux-Bois, mais n'a eu aucun succès à Bel-Val. L'efficacité du piégeage avec ce type d'appât s'est cependant estompée avec le temps, si bien que nous en avons essayé d'autres, et notamment divers fruits connus pour être appréciés des blaireaux : raisins, pommes, poires, cerises, mirabelles et autres prunes (Janeau, comm. pers.), mais sans succès.

2- Manipulation



Figure 7 : Immobilisation d'un blaireau dans une cage-piège à l'aide d'un peigne métallique (photo 2C2A-CERFE).

Pour être immobilisé, un blaireau pris au collet est attrapé, par une personne munie de gants métalliques, par l'arrière du cou et le bas du dos afin d'être maintenu plaqué au sol tandis qu'une deuxième personne lui injecte un anesthésique. Dans les cages-pièges, l'animal est immobilisé contre le fond de la cage à l'aide d'un « peigne » métallique glissé entre les mailles du piège grillagé (figure 7). Sa masse est estimée à partir de sa corpulence pour décider de la dose d'anesthésique à injecter (l'erreur moyenne, estimée après la pesée a été, dans notre cas, de $1,8 \pm 1,5$ kg, N=30). La contention chimique est effectuée à l'aide d'hydrochloride de kétamine, un anesthésique d'une grande sécurité d'emploi, notamment en raison de sa toxicité quasi nulle (Beck, 1976 ; Ramsden *et al.*, 1976). La kétamine entraîne

une analgésie profonde, surtout somatique, et couplée à un sommeil très superficiel, sans narcose. Pour une contention de 30 à 45 minutes, 15 à 25 mg/kg de solution sont administrés en intra-musculaire, soit en pratique environ 0,2 ml/kg d'ImalgèneTM 1000 injectés préférentiellement dans les muscles lombaires ou, à défaut, dans la face externe de la cuisse ou dans les muscles du cou.

Les animaux anesthésiés sont muselés puis déposés sur un tapis qui les isole du sol. Si nécessaire, ils sont en plus protégés du froid par une couverture. La pesée est effectuée en soulevant l'animal placé dans une nacelle en tissu avec un peson d'une précision de 250 grammes. La mesure de la longueur de la tête et du corps, sans la queue, est réalisée à l'aide d'un mètre-ruban. Le sexe est déterminé par examen des organes génitaux et l'âge est estimé par observation de la dentition. Selon Hancox (1988) et da Silva & Macdonald (1989), on peut définir ainsi trois classes d'âge : juvéniles, subadultes et adultes. Avant 1 an, les incisives des juvéniles ont une forme caractéristique, dite en fleur de lys, qui disparaît ensuite par usure. Les animaux de moins de huit mois sont par ailleurs reconnaissables à leur taille, leur masse, leur pelage et leur morphologie générale. La date de première capture joue ainsi un rôle non négligeable dans l'estimation de l'âge. Entre un et deux ans, les blaireaux subadultes montrent une dentition généralement complète et peu abîmée, des crocs pointus, très blancs (voire presque transparents sur les plus jeunes) et rarement cassés, ainsi qu'une faible quantité de tartre. Après deux ans, la dentition des blaireaux, alors adultes, peut avoir un aspect variable, les crocs sont souvent cassés ou manquants, les incisives sont usées et certaines absentes et les gencives comme les dents sont abîmées par le tartre. Le statut reproducteur des mâles sexuellement matures est déterminé par l'observation de la position des testicules, abdominaux chez les individus sexuellement inactifs et descendus dans le scrotum pour les animaux reproducteurs. Pour les femelles, l'état reproducteur est visible en période d'œstrus par l'observation de la vulve et par l'observation des mamelles en fin de gestation et en période d'allaitement. Tous les animaux sont marqués par injection sous la peau d'un transpondeur électronique (Pet-iD, UK) dont la lecture se fait à une distance de quelques centimètres lors des recaptures. Des échantillons de poils et de tissu sont prélevés sur chaque animal capturé et sur les cadavres retrouvés, pour l'analyse de la structure génétique de la population. Les poils sont conservés au sec dans des enveloppes de papier et les fragments d'oreille dans de l'alcool à 70°, à température ambiante.

Les animaux adultes sont équipés d'un collier-émetteur⁽²⁾ pesant 150 grammes, soit environ 1,5% de la masse moyenne d'un blaireau adulte. Des bandes de papier réfléchissant coloré, agencées de façon à permettre une identification individuelle lors d'observations directes, sont collées sur les colliers (figure 8). Ces derniers doivent être relativement serrés pour que les blaireaux, dont le cou épais se termine par une tête fine, ne les perdent pas. Un collier n'est jamais posé sur un individu qui n'a pas atteint sa taille adulte, en raison du risque de gêne ou de blessures qu'il pourrait occasionner au cours de la croissance. Les jeunes de moins de trois ou quatre mois, dépendants de leur mère et encore peu puissants, sont simplement maintenus à la main sans être anesthésiés et marqués à l'aide d'une boucle auriculaire⁽³⁾, à l'oreille gauche pour les mâles et droite pour les femelles, numérotée et visible de nuit grâce à du papier réfléchissant coloré (figure 9). Les boucles sont posées à l'aide d'une pince et coupées pour être remplacées par un collier si l'animal est recapturé à l'âge adulte.



Figure 8 : Identification individuelle d'un adulte à l'aide d'un collier-émetteur (photo 2C2A-CERFE).



Figure 9 : Identification individuelle d'un mâle juvénile à l'aide d'une boucle auriculaire (photo 2C2A-CERFE).

A l'issue des diverses manipulations, les animaux anesthésiés sont enfermés dans une cage de contention (30 x 35 x 60 cm) contenant de la paille, emmenés dans un local chaud et sec, dans l'obscurité et au calme. Ils sont gardés au moins douze heures, le temps que se dissipent totalement les effets de l'anesthésie, puis sont relâchés de nuit sur leur lieu de capture.

² Televilt, TVP Positioning AB, Bandygatan 2, SE-71134 Lindesberg, Suède

³ tip-tag, Chevillot®, Z.I. St-Antoine, 81011 Albi Cédex 9

3- Observations au terrier

Les estimations des effectifs minimums des groupes sont faites à l'aide d'observations réalisées lors d'affûts, aux terriers qui abritent des individus marqués. Ces affûts sont réalisés à la tombée de la nuit, lorsque les blaireaux sortent ensemble de leur terrier et passent plusieurs dizaines de minutes à se toiletter seuls ou mutuellement, à jouer avec les jeunes ou entre adultes, avant de partir rechercher leur nourriture. Selon Hofer (1988), au moins trois affûts fructueux, c'est-à-dire ayant permis l'observation de blaireaux, sont nécessaires pour estimer l'effectif minimum d'un groupe de blaireaux.

Les affûts sont réalisés toute l'année mais de manière beaucoup plus fréquente au printemps et en été, afin d'estimer le nombre de jeunes produit par le groupe. Des caméras ou des appareils photos automatiques ont également été installés à proximité des entrées de terriers les plus fréquentées. Les lieux d'affûts sont entretenus en balayant régulièrement les feuilles et les brindilles bruyantes sur un chemin d'approche vers une placette discrète, au pied d'un arbre ou au creux d'un buisson, à une trentaine de mètres du terrier. L'observateur s'y installe, silencieux et immobile, trente minutes environ avant la sortie des blaireaux, habillé de vêtements sombres. Il s'équipe d'une lampe et de jumelles et si possible de jumelles thermiques, qui permettent de repérer les animaux sans éclairer les lieux. L'affût débute entre 19 et 21h pour finir au plus tard vers 23h, selon les observations réalisées.

4- Evaluation de la proximité génétique

La proximité génétique a été évaluée à partir des échantillons prélevés sur les blaireaux capturés et sur les cadavres retrouvés dans la zone d'étude, en utilisant la technique d'amplification aléatoire de l'ADN (RAPD), adaptée à l'ADN de blaireau. Un total de 77 amorces a été testé, pour en retenir huit, qui permettaient l'amplification de 113 marqueurs génétiques. La présence/absence de ces marqueurs est déterminée pour chaque individu. Une analyse quantitative est ensuite réalisée, pour estimer le taux d'homozygotie de la population, et une analyse qualitative en estimant la variabilité génétique, 1) au niveau de la population globale, 2) aux niveaux intra- et inter- sous-groupes (selon le terrain d'étude et selon le terrier), et 3) inter-individuels. A ce dernier niveau, la distance euclidienne entre chaque couple (diade) d'individus est calculée, puis la proximité génétique est représentée à l'aide d'une classification hiérarchique. L'observation de regroupements d'individus plus apparentés entre eux qu'avec le reste de la population (« clusters ») révélerait l'existence de groupes isolés génétiquement les uns des autres. Enfin, la comparaison des distances euclidiennes avec

les distances géographiques séparant deux animaux permet d'estimer le taux et les distances de dispersion et d'identifier les caractéristiques (age et sexe) des dispersants.

III- Détermination de l'utilisation et du partage de l'espace

1- Matériel utilisé

a- Emetteurs

Le mode d'utilisation de l'espace par les blaireaux a été estimé par radio-télémetrie des animaux capturés et équipés de colliers-émetteurs. Ces colliers comprennent une batterie prévue pour fonctionner 20 à 30 mois, un radio-émetteur de modèle TXH-2 ou TXH-3, une antenne, et le collier proprement dit, en plastique épais souple, d'environ 3,5 centimètres de large. Les signaux sont émis sur une fréquence comprise entre 151,000 et 152,999 MHz, avec au moins 0,020 MHz d'écart entre chaque fréquence afin d'éviter les phénomènes de parasitisme entre deux émetteurs trop proches. Les émetteurs sont équipés d'un capteur d'activité : le délai entre deux émissions successives passe d'une seconde pour un animal en mouvement à 1,5 secondes pour un animal immobile. Deux types d'antennes ont été testés : interne (dans le collier) ou externe. Les antennes externes sont positionnées à l'horizontale sur le dos de l'animal, pour ne pas gêner ses mouvements sous terre. Les antennes internes ont souvent dû être coupées pour ajuster le collier au cou de l'animal et la réception du signal a alors été amoindrie. Cependant, comme il s'est avéré que les blaireaux cassaient ou s'arrachaient mutuellement les antennes lorsqu'elles étaient externes, entraînant une diminution importante de la qualité et de la distance de réception du signal, nous avons préféré équiper les blaireaux de colliers à antenne interne, dont il reste toujours une longueur permettant une réception suffisante.

b- Récepteurs, antennes et véhicules équipés

Deux types de récepteurs ont été utilisés dans cette étude : le RX-900 de marque *Televilt*, et le FT-817 de marque *Yaesu*. Le RX-900 est programmable, comporte de nombreuses fonctions dont, notamment, le réglage du gain précis et facile d'utilisation. Le FT-817 est plus léger, moins sensible aux parasites, et sa distance de détection des signaux est plus grande. Nous avons donc privilégié ce dernier modèle dès son achat en 2004.

Les antennes directionnelles utilisées sont de type Yagi à 4 éléments. Une antenne portable⁽⁴⁾, légère, aux brins flexibles et pliables, permet la recherche, à pied, des animaux au repos dans leur gîte. Les localisations à distance sont réalisées à partir d'un véhicule tout terrain équipé d'une antenne directionnelle en tubes d'aluminium (150 x 100 cm) fixée sur un mat télescopique. Ce mat, monté sur roulements à billes, est vissé dans l'habitacle entre les sièges avant, traverse le toit, et permet d'élever l'antenne à 3 mètres de haut. La direction dans laquelle le signal émis par le collier est le plus fort est recherchée en tournant le mat depuis l'intérieur de la voiture, puis relevée de l'extérieur du véhicule à l'aide d'un compas de visée. La recherche d'individus qu'on ne parvient plus à localiser sur le terrain d'étude s'effectue en sillonnant lentement la région, à bord d'un véhicule équipé d'une antenne omnidirectionnelle⁽⁵⁾ de 140 cm de haut, captant les signaux émis par les colliers dans toutes les directions, et dont le socle aimanté permet de la fixer sur le toit. Pour ce type de recherche, nous avons également eu recours à un ULM (aéroplane Ultra Léger Motorisé) portant une antenne Yagi à 3 éléments (en tube d'aluminium, 100 x 75 cm) sous l'aile droite. L'ULM survole le terrain à une altitude d'environ 500 mètres et une vitesse de 60 à 100 km/h. Du ciel, le signal est reçu à une distance plus grande que depuis le sol car il n'est pas arrêté ou dévié par le relief. La surface couverte en une heure de vol est d'environ 120 km², soit 10 à 20 fois plus que ce qui peut être couvert en une nuit depuis une voiture. Les localisations effectuées à partir d'un ULM sont cependant peu précises (de l'ordre de 20 à 50 hectares). Elles sont utilisées pour identifier la zone dans laquelle l'animal doit être ensuite localisé plus précisément à partir du sol. Quatre vols de ce type ont pu être réalisés.

c- Evaluation de l'incertitude de mesure

L'évaluation de l'incertitude de mesure dans le cadre de l'utilisation de la technique de radio-télémétrie prend en compte l'aire d'incertitude de la localisation ainsi que l'erreur de position (Withey *et al.*, 2001). L'aire d'incertitude correspond à celle construite autour de la localisation, estimée notamment à partir de l'erreur angulaire réalisée sur chaque azimuth (Saltz, 1994). L'erreur de position, c'est-à-dire la distance entre la localisation estimée et la position réelle de l'émetteur, peut être directement mesurée lors de tests (White & Garrot, 1990).

Nous avons estimé l'incertitude et mesuré l'erreur de position de nos localisations à partir d'une série de 46 localisations d'émetteurs immobiles dont la position était connue.

⁴ Televilt, modèle 4FL : 800 g, 112 x 112 cm

⁵ Televilt, modèle O-5/8M

Biangulations et triangulations sont construites à l'aide de 109 azimuts, réalisées sur la Croix-aux-Bois à partir de colliers test et d'animaux localisés à distance dans un terrier puis dont la position était vérifiée en se rendant sur place. L'estimation des localisations à partir des azimuts et le calcul des aires d'incertitude sont réalisés à l'aide de la méthode du maximum de vraisemblance sur le logiciel LOASTM (6) (Maximum Likelihood Estimator : MLE ; Lenth, 1981). L'estimation de la localisation d'un animal par cette méthode permet de prendre en compte, pour chaque azimut, une erreur angulaire fixe, la distance à laquelle se situe l'animal, et l'angle existant entre les azimuts. Elle a, par ailleurs, l'avantage de décrire l'aire d'incertitude de la localisation sous la forme d'un polygone pour les biangulations et d'une ellipse pour les triangulations.

L'écart type de l'erreur entre les azimuts estimés et réels a une valeur de 13°, alors que la distance moyenne ($\pm$ écart-type) entre les points de réception et les émetteurs était de 305 (± 87) mètres. L'incertitude des localisations estimées à partir de ces erreurs angulaires se situe autour de 5 hectares ($5,1 \pm 4$ ha) et seules sept localisations (15%) sont associées à une aire supérieure à 10 hectares. La mesure des erreurs de position montre que les estimations sont, en moyenne, à moins de 100 mètres des positions réelles (86 ± 34 m) et l'erreur de position la plus grande est de 150 mètres. L'incertitude et l'erreur de position de nos localisations, lorsque les émetteurs sont portés par les blaireaux en mouvement et que les azimuts sont relevés successivement, sont sans doute supérieures à ces mesures réalisées sur des colliers immobiles.

Par ailleurs, un petit chien équipé d'un émetteur, réalisant un parcours connu, a été localisé par biangulation ou triangulation en simultané. Un total de 36 localisations obtenues à partir de 110 azimuts a ainsi été traité de la même manière que les localisations-tests sur des émetteurs fixes. L'écart type de l'erreur d'azimuts, pour un émetteur mobile, présente ici une valeur de 20°, pour une distance moyenne d'un peu plus de 300 mètres entre l'émetteur et les points de réception. L'incertitude moyenne est, dans ce cas, de 12 ha (± 10) et l'erreur de position moyenne de 102 m (± 49).

La comparaison des deux séries d'essais montre que, pour des distances de réception inférieures à 500 mètres, on peut considérer que les blaireaux sont en moyenne localisés à environ à 100 mètres de leur position réelle (figure 10). La superficie de l'aire d'incertitude augmente avec la distance de réception et lorsque l'animal est mobile (figure 11). Lors de la localisation des animaux, les distances de réception habituelles se situent en moyenne autour

⁶ Location Of A Signal, Ecological Software Solutions, www.ecostats.com

de 300 mètres. On peut alors estimer que l'incertitude moyenne se situe autour d'une douzaine d'hectares.

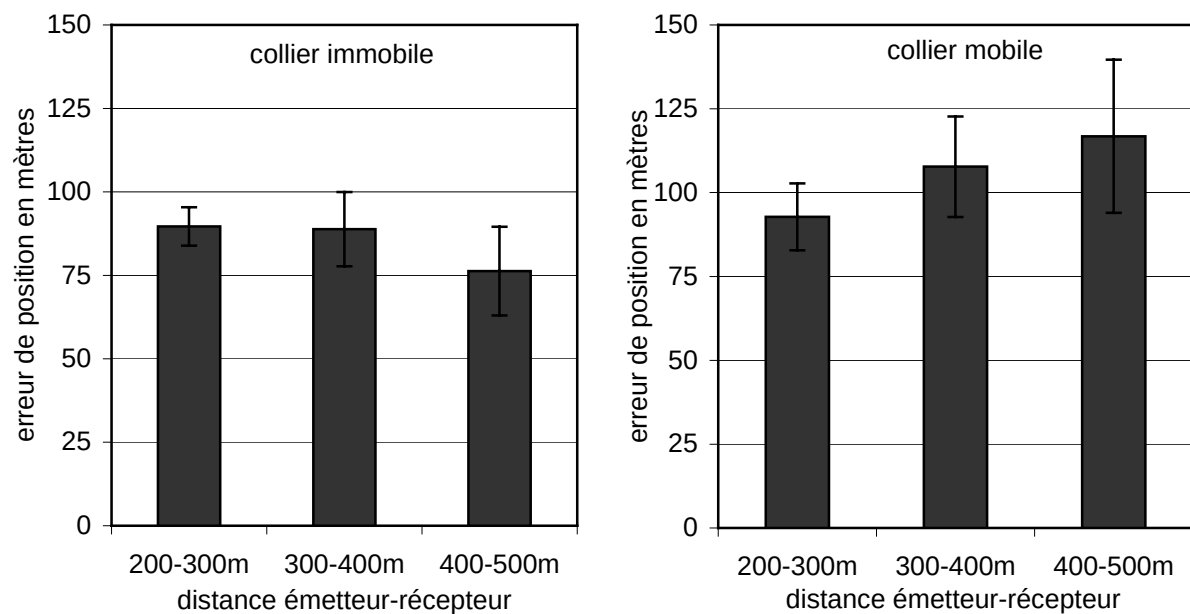


Figure 10 : Distance moyenne ($\pm$ erreur-type) entre la localisation d'un collier-émetteur estimée par radio-télémetrie et sa localisation effective sur le terrain, en fonction de trois classes de distance entre l'émetteur et le récepteur et en fonction de la mobilité du collier (collier immobile, N=46, collier mobile, N = 37).

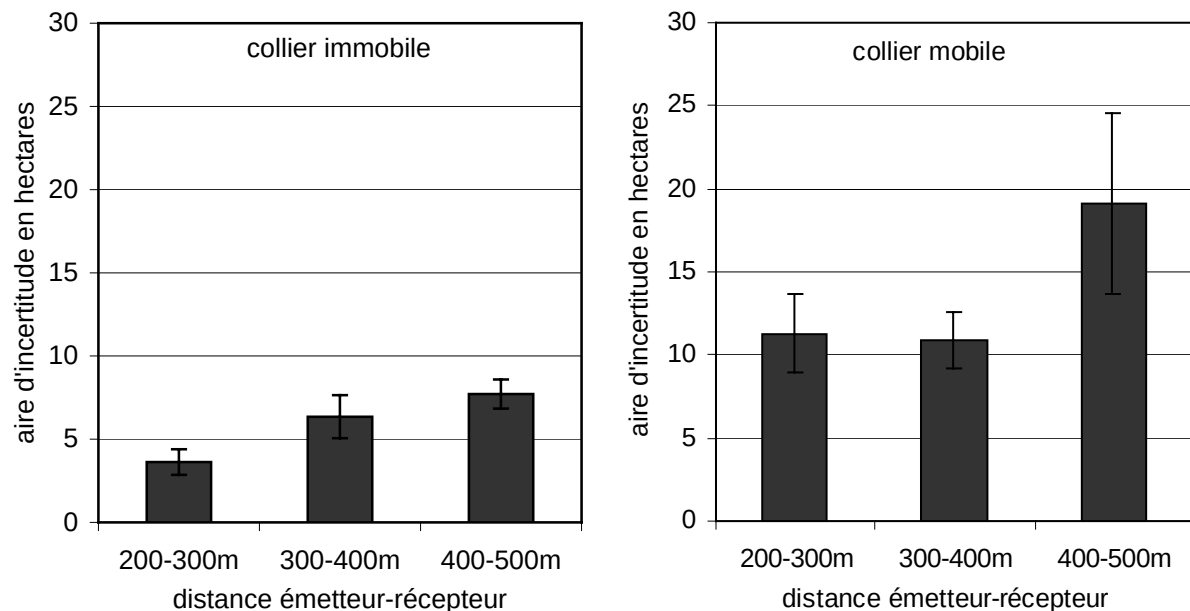


Figure 11 : Aire d'incertitude moyenne ($\pm$ erreur-type) autour de la localisation d'un collier-émetteur estimée par radio-télémetrie, en fonction de trois classes de distance entre l'émetteur et le récepteur et en fonction de la mobilité du collier (collier immobile, N=46, collier mobile, N = 37).

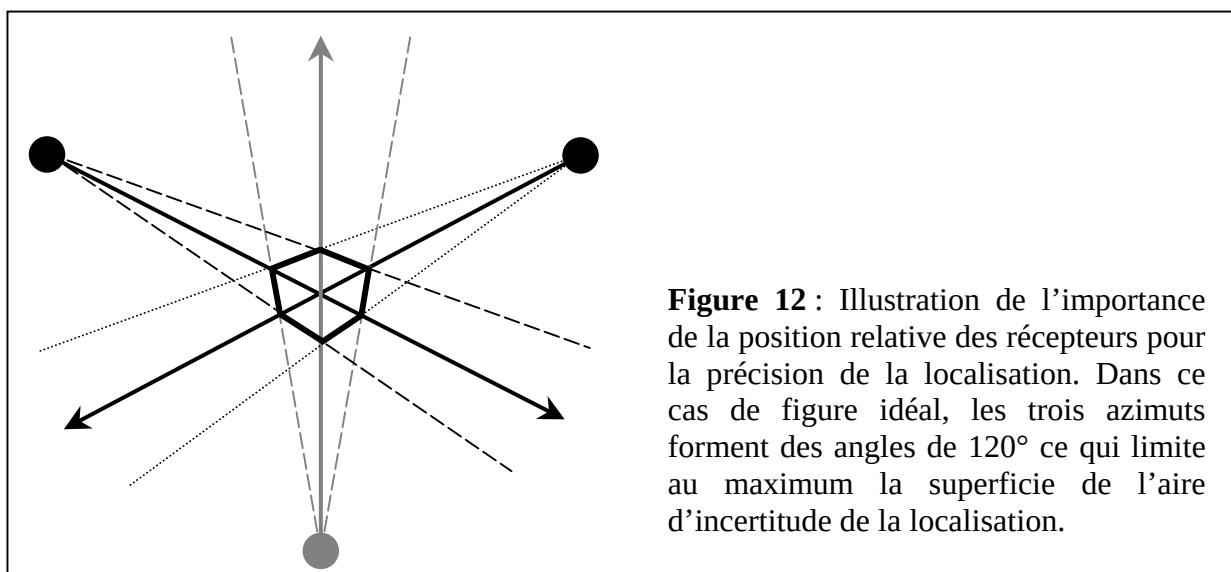
2- Protocole de radio-télémétrie

a- Définition des groupes

Deux à quatre fois par semaine, les animaux équipés de colliers-émetteurs sont radio-localisés dans la journée, c'est-à-dire lors de leur période de repos. La recherche s'effectue à pied jusqu'à trouver le terrier, dont les coordonnées géographiques sont relevées à l'aide d'un récepteur GPS (Global Positioning System). En accord avec de nombreux auteurs, nous considérons que les individus utilisant un même terrier principal appartiennent à un même groupe (par exemple, Harris, 1982 ; Roper & Shepherdson, 1985 ; Wilson *et al.*, 2003b).

b- Détermination des domaines vitaux

Au cours de leurs activités, les blaireaux sont localisés à distance par bi- ou triangulation, à partir du véhicule équipé, par une personne qui se déplace rapidement d'un point de réception à l'autre. Les coordonnées de chaque point de réception sont relevées à l'aide d'un récepteur GPS. Afin de limiter les erreurs dues au déplacement de l'animal, le temps qui sépare la première direction de la dernière ne doit pas être supérieur à 15 minutes. Par ailleurs, l'erreur globale de la localisation est théoriquement minimale lorsque les trois azimuts sont séparés par des angles de 120° (90° pour une biangulation), tout en se situant au plus près de l'animal (figure 12). Cependant, les contraintes de temps et les caractéristiques du terrain d'étude ont souvent rendu impossible de respecter ces angles idéals de 120° , qui nécessitent de tourner rapidement autour de l'animal. Nous avons alors choisi de considérer correctes, et donc de conserver, les triangulations dont les trois directions forment des angles de 40° au minimum, pour un animal éloigné de 200 à 400 mètres environ. Une personne expérimentée réalise ce type de triangulation en 6 à 10 minutes.



D'après les recommandations de Seaman *et al.* (1999), nous avons choisi d'utiliser 45 localisations actives par animal et par saison, en définissant les saisons telles que :

- « Hiver » : décembre à février : baisse d'activité hivernale, gestation et mise bas, 1^e période d'accouplement,
- « Printemps » : mars à mai : reprise de l'activité après l'hiver, élevage des jeunes au terrier,
- « Été » : juin à août : sevrage des jeunes,
- « Automne » : septembre à novembre : accumulation de réserves de graisse, 2^e période d'accouplement.

Ces 45 localisations saisonnières correspondent à 15 localisations par animal et par mois, effectuées au cours de deux à trois nuits de travail par semaine, au cours desquelles tous les individus sont localisés les uns après les autres, chaque tour étant renouvelé une à trois fois dans la nuit selon la difficulté à trouver les blaireaux équipés de colliers-émetteurs. En réalité, nous n'avons pas toujours pu totaliser 15 localisations par animal et par mois puisque, dans le cadre de l'expérimentation de retour au gîte, plusieurs nuits par semaine étaient parfois consacrées au suivi du trajet d'animaux délocalisés. Finalement, sur l'ensemble de la période de suivi, chaque individu est localisé en moyenne deux fois tous les six jours et les localisations successives sont espacées en moyenne de 2,2 heures au cours d'une même nuit. Le choix du premier animal à localiser est aléatoire et celui des suivants est fonction de leur distance au premier, de manière à localiser en peu de temps des animaux géographiquement proches. De cette manière, sur un mois, chaque individu est localisé aux différentes heures de sa période d'activité et la distribution des localisations dans le temps permet de limiter l'autocorrélation spatiale des données. La longueur des saisons considérées et le nombre de localisations collectées au cours de ces périodes permettent de plus de limiter les effets d'une éventuelle autocorrélation résiduelle sur l'estimation des domaines vitaux. Enfin, ce protocole nous permet de suivre une dizaine d'individus sur un même terrain d'étude.

c- Détermination des déplacements au cours d'une nuit d'activité

Pour déterminer un trajet, les différents azimuts sont relevés simultanément par deux ou trois personnes en contact radio (biangulation ou triangulation). L'erreur liée au déplacement potentiel de l'animal entre deux prises d'azimut est ainsi supprimée et il est, par ailleurs, possible d'effectuer de longues séries de localisations consécutives, espacées de seulement quelques minutes. De plus, le fait d'être plusieurs pour localiser un individu permet

de réduire le dérangement occasionné par les va-et-vient d'un véhicule entre les points de réception, ce qui assure une meilleure fiabilité du suivi lorsque l'animal concentre son activité sur de petites zones. Enfin, à plusieurs, il est plus facile de suivre un animal qui effectue des déplacements rapides, au cours desquels les risques de le perdre sont grands. La contrainte la plus importante provient du fait que les deux ou trois personnes impliquées doivent travailler simultanément et ne peuvent alors plus se relayer dans le travail nocturne, ce qui implique une plus courte durée de suivi, quatre nuits au maximum. Les blaireaux dont nous avons estimé les déplacements spontanés ont été suivis une nuit complète, du moment où ils quittaient leur terrier le soir, jusqu'à leur retour définitif au gîte le matin.

3- Analyse des données

a- Masse corporelle et taille des animaux

L'existence d'une variation selon le sexe et/ou l'âge dans les diverses mesures relevées sur les animaux (masse corporelle et longueur de la tête et du corps) est testée par des tests non paramétriques de Mann et Whitney. Lorsqu'un animal a été pesé ou mesuré plusieurs fois, la moyenne des mesures est utilisée pour les comparaisons. Tous les tests sont mis en œuvre au seuil $\alpha=0,05$.

b- Estimation de l'effectif des groupes

L'effectif des groupes est estimé pour chaque affût ayant permis d'observer au moins un animal, qu'il soit marqué ou non. Lorsque au moins deux animaux d'un même terrier sont marqués et qu'au moins l'un d'eux est observé lors de l'affût, nous calculons d'abord la proportion d'animaux marqués observés (nombre d'animaux marqués observés divisé par le nombre total d'animaux marqués de ce groupe). L'effectif du groupe est estimé en divisant le nombre total d'animaux (marqués et non marqués) observés au cours de l'affût par la proportion d'animaux marqués observés au cours de ce même affût. Nombre de jeunes et nombre d'adultes sont estimés indépendamment puis additionnés pour obtenir l'effectif du groupe.

En revanche, s'il n'y a pas d'animaux marqués dans le groupe ou si aucun animal marqué n'est observé, l'effectif minimum est estimé en additionnant le nombre maximum d'adultes non marqués observés simultanément, le nombre d'adultes marqués (s'il y en a) de ce terrier, et l'estimation du nombre minimum de jeunes, réalisée de la même manière. Pour chaque groupe, les estimations obtenues pour tous les affûts sont moyennées par année.

c- Traitement des données de radio-localisation à distance

Les azimuts obtenus par radio-télémétrie des animaux équipés de colliers-émetteurs sont transformés en localisations estimées à l'aide du logiciel LOASTM, en utilisant la méthode du MLE (Lenth, 1981). L'erreur angulaire choisie est de 13 degrés, soit l'écart-type des erreurs angulaires mesurées en localisant des émetteurs de position connue. Les localisations associées à une aire d'incertitude trop importante sont éliminées du jeu de données. Comme nous traçons toutes les localisations sur le terrain au fur et à mesure de leur réalisation et que les localisations qui ne répondraient pas aux critères de distances ou d'angles nécessaires à une bonne précision sont recommencées, peu de données sont éliminées après traitement par le logiciel LOASTM.

d- Caractérisation des domaines vitaux

Les caractéristiques des domaines vitaux sont estimées par la méthode du kernel fixe à l'aide du Système d'Information Géographique ArcView⁽⁷⁾ complété par les extensions « Spatial Analyst » et « Home Range », à partir des radio-localisations et des éventuelles observations directes des animaux. Le paramètre de lissage est estimé à l'aide de la méthode de « least squares cross-validation » (h_{lscv} ; Seaman *et al.*, 1999). L'aire du domaine vital est déterminée comme la surface minimale comprenant 95% de l'activité et les aires d'intense activité comme celle comprenant 50% de l'activité. Les domaines vitaux des groupes sont ensuite définis comme l'aire globale couverte par les domaines vitaux individuels des membres d'un même groupe.

Au cours de leur période de suivi par radio-télémétrie, certains individus sont passés d'une période d'utilisation régulière d'un terrier principal à une période d'utilisation de plusieurs terriers secondaires, pour enfin être régulièrement localisés dans un terrier principal différent du premier. Selon nos critères, ils ont donc changé de groupe. Dans ce cas, nous avons estimé leur domaine vital pour chacune de ces trois périodes, définies comme « initiale », « intermédiaire » et « finale ». Durant la période « intermédiaire » où l'animal utilise des terriers secondaires situés dans les domaines vitaux des deux groupes mais aucun terrier principal, il est considéré n'appartenir à aucun groupe.

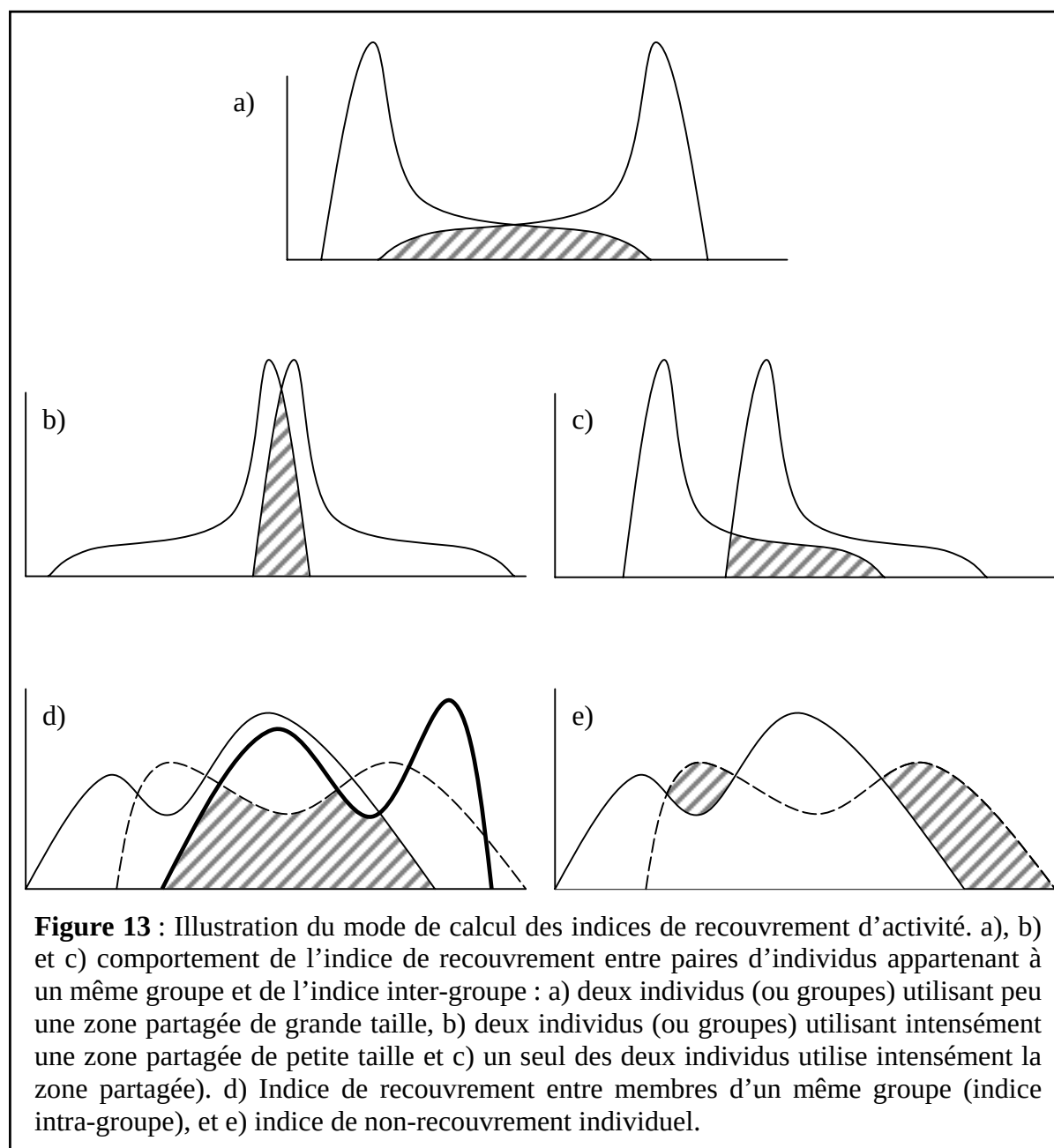
⁷ Environmental Systems Research Institute, www.esri.com

e- Indices de recouvrement des domaines d'activité

Afin de tenir compte de l'intensité de fréquentation des différents secteurs des domaines vitaux, nous avons préféré développer notre propre indice de recouvrement, calculé à partir des estimations des domaines vitaux par la méthode du kernel. Cet indice permet d'appréhender le partage de l'espace entre deux individus, entre tous les membres d'un même groupe, ainsi qu'entre groupes voisins. Nous avons choisi la méthode du kernel parce qu'elle permet d'obtenir une estimation continue de la distribution de l'activité de l'animal, et l'indice de recouvrement n'est alors pas biaisé par la nature discrète des séries de localisations. Cet indice, dont le principe est de ne prendre en compte que la fréquentation la plus faible, à chaque maille d'une grille, entre deux ou plusieurs individus, caractérise donc une interaction potentielle entre les individus concernés. Ainsi, si seules des zones de grande taille mais peu visitées se recouvrent (correspondant aux queues de distribution de l'activité), la valeur de l'indice sera faible, conformément à la probabilité que les animaux se rencontrent dans cette zone (figure 13a). Au contraire, l'indice sera élevé lorsque les zones de recouvrement sont intensément utilisées par tous les animaux considérés, même si les aires concernées sont petites (figure 13b). Toutefois, en raison de l'utilisation des minimum, cet indice présente l'inconvénient de ne pas distinguer les cas où seul un des deux animaux utilise très peu la zone et l'autre intensément (figure 13c), et où les deux animaux utilisent peu la zone (figure 13a). Cependant, étant donné que pour ces deux cas, l'interaction potentielle entre les deux individus reste faible, puisque liée à l'activité de l'animal le moins présent, cette particularité est finalement peu gênante dans nos analyses.

Une grille de cellules de 20 x 20 m est appliquée sur la zone d'étude. La partie occupée par les différents domaines vitaux concernés se présente sous la forme d'une matrice de 252 lignes par 250 colonnes. A chaque cellule de cette matrice est associée, pour chaque individu, sa probabilité de présence estimée à l'aide de la méthode du kernel (à partir de l'ensemble des localisations de chaque animal, sans prise en compte des saisons), c'est-à-dire sa fréquentation estimée par lissage de la densité des localisations. Les cellules sont groupées par classes d'intensité de fréquentation cumulée de 5% et la dernière classe (de 95 à 100% de fréquentation cumulée) est ignorée, en conformité avec l'estimation du domaine vital, représenté par 95% de l'activité totale. L'intensité de fréquentation de chaque cellule d'une classe donnée est alors définie comme la valeur 0,05 divisée par le nombre de cellules concernées. Pour les individus qui ont changé de groupe, seuls les domaines initiaux et finaux

sont pris en compte et, du point de vue du traitement des données, ces domaines sont considérés comme correspondant à deux individus différents.



Entre deux individus, l'indice du recouvrement des fréquentations est calculé en recherchant la valeur de fréquentation la plus faible pour chaque cellule de la matrice, puis en sommant ces valeurs sur l'ensemble de la matrice. L'indice obtenu est nul lorsque deux individus ne partagent aucun espace et vaut 0,95 pour deux individus ayant exactement la même fréquentation de l'espace. L'indice est donc corrigé, pour varier de 0 à 1, en divisant l'indice brut par 0,95. L'indice de recouvrement est ainsi calculé pour tous les couples possibles d'individus appartenant à un même groupe.

Sur ce même principe de sommation de l'activité minimale, nous calculons l'indice de recouvrement pour l'ensemble des membres d'un même groupe (figure 13d). La méthode est également étendue pour mesurer le recouvrement entre couples de groupes voisins. Pour cela, l'intensité moyenne de fréquentation de l'espace de chaque groupe a d'abord été calculée pour chaque cellule de la matrice (moyenne des activités de tous les membres du groupe considéré). Il suffit ensuite d'appliquer la méthode de fréquentation minimale (y compris la correction par 0,95) entre deux groupes, de la même manière que fait pour deux individus.

Nous calculons, pour chaque animal, un indice de non-recouvrement par tous ses congénères suivis (son propre groupe et les membres des groupes voisins) sur la base d'un principe similaire. Pour cela, nous sommons les fréquentations de tous les autres blaireaux sur chaque cellule et regardons si cette somme est supérieure ou non à celle de l'individu considéré pour cette cellule. Nous appliquons alors la méthode de la somme des fréquentations minimales sur l'ensemble des cellules. L'indice de non-recouvrement pour l'individu considéré est alors égal à 1 moins la somme des fréquentations minimales divisée par 0,95 (figure 13e). Il varie de 0 à 1.

f- Caractérisation de l'habitat

Trois principaux types de végétation sont retenus dans le cadre de l'analyse de l'utilisation de l'habitat par les blaireaux : le milieu forestier, les pâtures et prairies de fauche, et les cultures. Leur cartographie est réalisée à l'aide du SIG ArcView, en se basant tout d'abord sur les données fournies par CORINE LandCover⁽⁸⁾, précisées ensuite d'après une vue aérienne de la région⁽⁹⁾, les cartes IGN au 25000^e des secteurs concernés et nos connaissances du terrain. Pour chaque groupe, nous calculons la proportion de chacun des trois types d'habitat considérés dans un cercle de 2,5 km de rayon centré sur le terrier principal. En effet, pour un groupe de blaireaux, le terrier principal est le point de départ obligatoire des périodes de recherche de nourriture, qui peuvent avoir lieu dans n'importe quelle direction puisque chaque individu se déplace seul ; et 2,5 km est la longueur maximale relevée au cours de cette étude entre le terrier et la bordure estimée du domaine vital. Afin de déterminer si les blaireaux suivis montrent des préférences en terme d'habitat, le nombre observé de localisations dans chaque type d'habitat est comparé au nombre théorique calculé en considérant que la répartition des points dans chaque type d'habitat est fonction de la superficie relative de chacun dans le cercle.

⁸ Institut Français pour l'Environnement, www.ifen.fr

⁹ BD ORTHO®, IGN

IV- Expérimentation de retour au gîte

1- Principes et contraintes de l'expérimentation

Une expérimentation de retour au gîte consiste à délocaliser un animal à une distance variable de son gîte et à suivre ensuite ses déplacements. Dans le cadre de cette étude, elle est mise en place pour évaluer, au travers de leurs capacités d'orientation, quelles connaissances peuvent avoir les blaireaux de l'organisation spatiale des domaines vitaux des groupes voisins. Ce type d'expérimentation s'appuie sur deux grands principes :

- un animal délocalisé, quelle que soit la distance et le lieu de relâché, cherche à retrouver au plus vite son gîte d'origine pour s'y abriter.
- les capacités de retour au gîte d'un animal délocalisé, ne disposant pas d'informations particulières liées au déplacement passif effectué vers le lieu de relâché, dépendent seulement des informations locales qu'il peut recueillir sur le lieu de relâché et dans les zones traversées ensuite au cours de son trajet.

Ainsi, un animal mettra en œuvre, pour revenir à son gîte, des processus qui devraient être fort différents selon qu'il a été expérimentalement délocalisé dans son propre domaine vital ou à plus ou moins grande distance de celui-ci. Si l'animal connaît le lieu de relâché (comme c'est a priori le cas lors de délocalisations à l'intérieur de son domaine vital), on suppose qu'il dispose de repères locaux familiers lui permettant de réaliser un trajet relativement rectiligne vers son gîte. On suppose qu'au contraire, s'il est relâché sans aucun repère dans un lieu totalement inconnu, il ne peut réaliser qu'un trajet de recherche aléatoire et n'est pas capable de retrouver son gîte autrement que par hasard, sauf s'il dispose de capacités d'orientation à grande distance, basées sur de vastes champs de gradients environnementaux, comme mis en évidence notamment chez les oiseaux (revue dans Papi & Wallraff, 1992).

Nous nous intéressons ici spécifiquement aux capacités de retour au gîte de blaireaux délocalisés dans le domaine vital d'un groupe voisin. La zone de lâché est a priori non familière, c'est à dire jamais visitée, et ne serait donc pas susceptible de fournir par elle-même des repères permettant à l'animal de déterminer la direction de son gîte. Cependant, cette zone est fréquentée par des individus qui, eux, sont familiers, ce qui indiquerait alors au moins à l'animal délocalisé que son propre domaine est proche. Si, de plus, il dispose d'une certaine connaissance de l'organisation spatiale relative des domaines vitaux des groupes voisins, il peut être à même de déterminer, avec plus ou moins de précision, la direction de son gîte.

Dans le cadre d'une telle expérimentation, les domaines vitaux des animaux délocalisés, ainsi que ceux des groupes voisins, doivent préalablement être déterminés. Cela implique que ces animaux soient d'abord capturés une première fois, équipés d'un collier-émetteur, puis régulièrement radio-localisés (au moins vingt localisations de l'animal sur un mois minimum afin d'obtenir une première idée de son domaine vital). Pour être testé dans le cadre de cette expérimentation de retour au gîte, un animal doit ensuite être recapturé pour être relâché à distance de son gîte.

2- Types de délocalisations

a- Contrôles

Des délocalisations contrôles sont réalisées afin d'obtenir des trajets de référence, ainsi que pour évaluer l'effet éventuel du stress de la manipulation sur les blaireaux (recapture, anesthésie, transport et relâché à distance du lieu de capture). L'animal est pour cela relâché dans un lieu qu'il utilise au cours de ses activités routinières, c'est-à-dire dans son propre domaine vital, déterminé à partir des radio-localisations les plus récentes. Le point de relâché est choisi le plus éloigné possible du gîte d'origine (le terrier principal), ce qui correspond aux limites du domaine vital, et la cage est toujours orientée vers l'intérieur du domaine de l'animal déplacé, mais pas vers son terrier. L'effet de la manipulation est obtenu par comparaison du trajet de retour avec les caractéristiques d'un trajet spontané.

b- Dans un domaine vital de voisins

Les « délocalisations expérimentales » proprement dites correspondent au relâché d'un animal à l'intérieur de l'anneau formé par les domaines vitaux de ses groupes voisins. D'après Bovet (1992), les succès de retour au gîte chez les mammifères diminuent avec l'accroissement de la distance de délocalisation. Ainsi, afin de s'affranchir de cet effet de distance entre ce type de délocalisation et les contrôles, les lieux de relâché sont choisis de manière à ce que les distances entre le terrier principal d'origine et le point de relâché soient équivalentes pour ces deux types de délocalisations. La cage est orientée vers le centre du domaine vital du voisin.

c- Au-delà des domaines vitaux des voisins

c1- Moyenne distance

Si un blaireau délocalisé dans le domaine d'un groupe voisin retrouve son gîte d'origine, ce n'est pas nécessairement grâce aux connaissances qu'il a de l'organisation spatiale des groupes voisins, mais ce peut être grâce à l'utilisation de champs de gradients environnementaux, physico-chimiques ou paysagers (Jamon & Bovet, 1987 ; Jamon & Benhamou, 1989), qui ne dépendent en rien d'une connaissance socio-spatiale. Afin d'éliminer cette hypothèse, des blaireaux sont délocalisés au-delà des domaines des voisins, le plus près possible cependant de leur propre domaine, afin de s'affranchir au mieux de l'effet de la distance de délocalisation. Dans cette situation, seuls des champs de gradients pourraient éventuellement permettre aux blaireaux de retrouver la direction de leur propre domaine vital. Lors du relâché, la cage est ouverte dans une zone de végétation dense et dans la direction du domaine d'origine de l'animal.

c2- Grande distance

Afin de s'assurer de l'absence, chez le blaireau, de capacités d'orientation à très grande distance, deux individus ont été délocalisés à une soixantaine de kilomètres de leur site d'origine. Leurs déplacements après relâché servent à caractériser le comportement d'un individu relâché dans un lieu qui lui est totalement inconnu, donc sans aucun repère familier. Le sens de la cage est indépendant de la direction du site d'origine et l'animal est, si possible, relâché dans un terrier inoccupé. Il est cependant parfois difficile d'affirmer avec certitude qu'un blaireau non marqué ne s'y trouve pas et, dans ce cas, l'animal est relâché dans une zone de végétation dense.

3- Animaux délocalisés

a- Recapture des individus marqués

Un animal qui n'a pas été localisé depuis longtemps (car son collier n'émet plus par exemple) peut être délocalisé à condition qu'il soit recapturé à son gîte habituel et que son domaine vital ait pu auparavant être déterminé de manière fiable. Ce cas de figure n'est apparu qu'une seule fois, pour la délocalisation à moyenne distance de Rocco. Les blaireaux recapturés sont anesthésiés et manipulés comme décrit précédemment. L'identité de l'animal est confirmée grâce à son transpondeur, les mesures de taille et de masse corporelle sont

reprises, l'âge est vérifié, le statut reproducteur déterminé. Le collier-émetteur est changé pour un neuf, s'il est porté depuis plus de huit mois.

b- Individus issus de déterrage

Les deux individus délocalisés à grande distance proviennent d'opérations de déterrage, conduites par un équipage de vénerie sous terre, dans la région fortement cultivée du Porcien, à une soixantaine de kilomètres à l'ouest du terrain d'étude de la Croix-aux-Bois. Lors de ces opérations, un chien est introduit dans les galeries. Il donne de la voix s'il y trouve un blaireau, puis cherche à l'acculer. A la surface, les chasseurs suivent la progression des aboiements jusqu'à ce que le chien s'immobilise. Ils creusent alors au-dessus de lui, parfois sur plusieurs mètres de profondeur, lui font quitter la galerie puis sortent le blaireau à l'aide de pinces et le mettent à mort. Nous avons obtenu d'un équipage qu'il nous laisse les animaux vivants afin de les relâcher sur notre terrain d'étude. Nous avons donc accompagné les déterreurs au cours de deux journées, en 2003 et en 2004, et à chaque fois le blaireau capturé a été anesthésié et muni d'un collier-émetteur.

c- Transport et relâché

Tous les animaux sont manipulés sur le lieu de capture puis sont transportés en voiture dans la cage de contention jusqu'à un local fermé où ils sont gardés dans l'obscurité et au calme jusqu'à leur réveil complet de l'anesthésie (au moins 12h). Les blaireaux sont ensuite systématiquement relâchés de nuit. Afin d'écarter toute possibilité d'intégration du trajet, les cages de transport sont recouvertes d'une couverture ou d'un tissu opaque et la cage est tournée plusieurs fois au cours du transport. La complexité du trajet en voiture est équivalente quel que soit le type de délocalisation.

Le lieu de relâché varie selon le type de délocalisation, mais il s'agit toujours d'un secteur utilisé par des blaireaux, dans un milieu en rapport avec les habitats habituellement fréquentés par l'animal et en évitant la proximité des lieux habités et des routes à forte circulation. L'accessibilité en voiture des alentours du point de relâché a aussi été prise en compte. Pour le relâché proprement dit, la cage est simplement ouverte, et l'animal en sort lorsqu'il le souhaite.

4- Suivi des animaux délocalisés

a- Déplacements nocturnes

Après leur sortie de la cage, le comportement et le trajet des animaux délocalisés sont d'abord directement observés le plus longtemps possible, à l'aide d'une lampe ou mieux de jumelles thermiques. Dès leur disparition, les blaireaux sont radio-localisés toutes les trois minutes par biangulation en simultané tout au long de la nuit et jusqu'au matin, quand ils cessent de se déplacer et sont alors considérés comme installés dans un gîte pour la journée. Nous avons en effet constaté que les blaireaux ne se déplacent qu'exceptionnellement en plein jour et uniquement s'ils gîtent au sol dans des zones de végétation dense. Ils peuvent fuir alors sur de courtes distances s'ils sont dérangés. Le suivi intensif se poursuit tout au long du trajet de retour au gîte de l'animal. Si celui-ci n'est pas capable de retrouver son site d'origine, il est ainsi radio-localisé toutes les trois minutes durant deux à cinq nuits consécutives, selon les disponibilités du matériel et des personnes.

b- Localisations diurnes des gîtes temporaires

Au cours de leur trajet de retour, les gîtes diurnes temporaires des individus suivis sont radio-localisés quotidiennement jusqu'à leur retour dans leur gîte d'origine ou pendant une dizaine de jours après la fin du suivi nocturne. Cependant, lorsque le trajet nocturne de l'animal n'est pas connu, le gîte temporaire est parfois difficile à retrouver d'un jour sur l'autre, en raison des distances parcourues par l'animal en une nuit.

La localisation des gîtes temporaires diurnes peut avoir lieu à la fin de la nuit de suivi ou au cours de la journée. Si nous avons la certitude que l'animal est au repos dans un terrier (chute brusque de la puissance du signal au matin, alors que l'animal ne s'est pas déplacé, puis inactivité du signal), il peut être localisé directement en recherchant à pied le terrier. Dans le cas contraire, il est nécessaire de localiser le blaireau à distance afin d'éviter tout dérangement.

5- Analyses des trajets

Les azimuts obtenus par radio-télémétrie sont traités à l'aide du logiciel LOASTM afin d'estimer les localisations successives de l'animal suivi et les trajets sont dessinés sur un fond de carte à l'aide d'ArcView. Afin que les résultats soient comparables, les analyses réalisées sur les trajets ont lieu uniquement sur les données issues des sessions de radio-télémétrie nocturne intensive. Lorsque l'animal a été perdu plus de 24h, ce qui se traduit par un déficit

important de données nocturnes, seule la première partie du trajet est prise en compte pour les analyses. Par ailleurs, pour certains trajets ou portions de trajets, les localisations sont peu fréquentes dès lors que l'animal a eu un déplacement rapide et relativement rectiligne. Dans l'ensemble, les analyses portent sur des suivis d'une durée variant entre quelques heures (pour les animaux ayant retrouvés rapidement leur terrier) et cinq nuits.

Les trajets sont rediscrétisés en pas de longueur constante, fixée à 200 mètres (Bovet & Benhamou, 1988). Ce pas correspond à la distance moyenne parcourue par l'animal entre deux localisations telle qu'estimée au cours de cette étude (190 ± 217 m) et à environ un dixième du diamètre moyen d'un domaine vital. Cette longueur de pas, deux fois supérieure à l'erreur de position estimée permet de lisser les erreurs de localisations. Cette discrétisation à pas constants permet de transformer les trajets en une succession de vecteurs de poids équivalents. Toutes les analyses sont ensuite réalisées sur les trajets discrétisés.

Pour chaque trajet, le rapport $(D_I - D_F)/L$, compris entre -1 et 1, est calculé. D_I est la distance entre le point de relâché et le gîte ou « distance de délocalisation » ; D_F est la distance entre la dernière localisation de l'animal et le gîte, nulle lorsque l'animal a retrouvé son gîte. L'expression $D_I - D_F$ est donc positive quand animal s'est rapproché de son gîte et l'a éventuellement, mais pas nécessairement, atteint, et négative quand animal s'est éloigné du gîte. L représente la distance parcourue par l'animal, c'est-à-dire le nombre de pas multiplié par 200m. Il a été montré que ce rapport constituait un indice pertinent pour décrire l'efficacité d'un trajet pour ce qui est de son orientation (Benhamou, 2004).

Le « V test » (Batschelet, 1981) est utilisé afin de tester si les orientations par rapport au but de chaque vecteur de 200 m sont distribuées de manière uniforme. Une distribution uniforme indique un trajet de recherche purement aléatoire, alors qu'une distribution non uniforme correspond à un trajet globalement orienté. Ce test repose cependant sur des données angulaires indépendantes. En effet, un trajet de recherche aléatoire présentant une auto-corrélation directionnelle élevée (persistance forte) se caractérisera par une distribution des orientations des pas présentant une apparente direction préférentielle, due à un biais d'échantillonnage (Benhamou, 2004). Cela se traduit, en terme statistique, par des rejets surnuméraires de l'hypothèse nulle alors qu'elle est vraie, c'est-à-dire la mise en évidence d'un biais directionnel apparent sans réalité objective. C'est pourquoi ce test portant sur l'orientation des pas ne peut être considéré comme solide que lorsque l'hypothèse nulle n'est pas rejetée, la mise en évidence d'une éventuelle direction préférentielle étant toujours sujette à caution.

Enfin, les vitesses moyennes de déplacement sont calculées pour tous les trajets, la distance parcourue correspondant au nombre de vecteurs du trajet multiplié par 200m.

Les trajets obtenus lors de la détermination des déplacements spontanés sont traités de la même manière, pour être comparés notamment aux trajets des animaux relâchés lors des délocalisations contrôles. Ces trajets spontanés forment une boucle dont le point de départ et d'arrivée est le terrier principal de l'animal suivi. Ici, seul le retour nous intéresse, que nous avons considéré comme le trajet réalisé à partir du point le plus éloigné du terrier principal. L'analyse a lieu uniquement sur cette partie de retour.

Lorsqu'un animal est soumis plusieurs fois au même type de délocalisation, les vecteurs de 200 m des différents trajets sont cumulés pour l'analyse. Les valeurs utilisées pour l'indice d'efficacité et la vitesse moyenne de déplacement sont les moyennes pondérées (par le nombre de pas) des valeurs obtenues lors des différents trajets. Les comparaisons statistiques entre les différents types de trajets, pour les indices d'efficacité et les vitesses moyennes de déplacement, sont réalisées à l'aide des tests non paramétriques de Kruskal-Wallis et de Mann et Whitney.

C- RESULTATS

I- Animaux suivis

1- Succès de capture

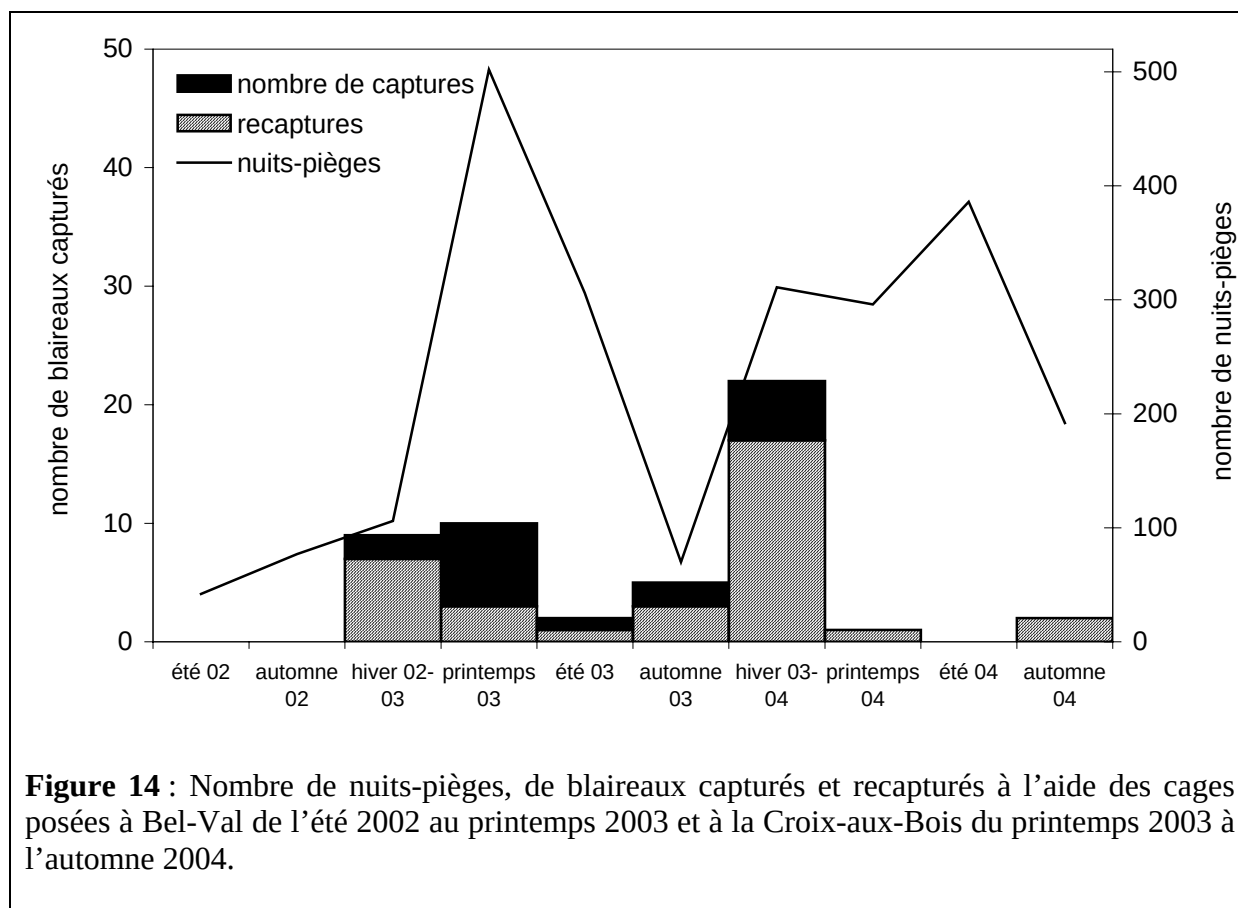
D'août 2001 à novembre 2004, nous avons totalisé 3226 nuits-pièges, conduisant à 61 captures de blaireaux, dont 56% de recaptures. Le succès de piégeage a été plus élevé à la Croix-aux-Bois (41 nuits-pièges par blaireau) qu'à Bel-Val (79 nuits-pièges par prise). A Bel-Val, les collets ont permis la capture de huit individus adultes (112 nuits-pièges par prise), tandis que deux nouveaux adultes ont été pris à l'aide des cages. Etant donné que 78% des prises dans les cages concernent des recaptures d'un seul individu, nous avons préférentiellement piégé à l'aide de collets à l'intérieur du Parc de Bel-Val. Sur le terrain de la Croix-aux-Bois, en raison des risques liés au piégeage à l'aide de collets dans une forêt ouverte à tous (stress subit par les animaux, risque de prendre des chiens, dérangement par les promeneurs), nous avons choisi d'utiliser les cages pour la capture des blaireaux. Quelques collets ont cependant été posés de manière très ciblée à une période où tous nos efforts avec les cages ne menaient à aucune capture. Ils n'ont pas non plus permis de capture. Dans les cages, 51 nuits-pièges ont été nécessaires pour capturer un animal adulte, et de nombreuses recaptures (64%) ont été réalisées (tableau 2).

Tableau 2 : Résultats des sessions de piégeage effectuées d'août 2001 à mai 2003 à Bel-Val et d'avril 2003 à novembre 2004 à la Croix-aux-Bois (RC = recaptures).

Terrain d'étude	Type de piège	Nombre de nuits-pièges	Nombre de captures	Jeunes		Adultes		Nombre de nuits-pièges pour 1 capture
				M	F	M	F	
Bel-Val	Collets	898	8	0	0	6	2	112
	Cages	606	11 (dont 7 RC)	2	0	1	1	67
La Croix	Collets	40	0	0	0	0	0	-
	Cages	1682	42 (dont 27 RC)	2	1	6	6	40
Total		3226	61 (dont 34 RC)	4	1	13	9	53

Tous les blaireaux étudiés à la Croix-aux-Bois, soit 15 individus (40 captures + recaptures), ont été pris entre mai 2003 et mars 2004 en 822 nuits-pièges, alors que seulement deux animaux ont été recapturés (aucune nouvelle capture) d'avril à octobre 2004 au cours

des 860 dernières nuits-pièges. La plupart des captures ont eu lieu de janvier à mai 2003 puis au cours de l'hiver 2003-2004 (figure 14). L'hiver a donc semblé plus propice aux captures alors que peu de blaireaux se font prendre en été-automne. Les succès de capture du printemps varient selon les années, sans rapport avec l'effort de piégeage.



2- Caractéristiques des animaux capturés

a- Sexe-ratio et taux de recaptures

Sur les deux terrains d'étude, les captures nous ont permis de marquer 27 individus, 13 mâles et 9 femelles adultes et subadultes, 4 mâles et 1 femelle de moins d'un an (annexe 1). La sexe-ratio globale est de 1:0,5 c'est-à-dire largement biaisée en faveur des mâles. A Bel-Val, la sexe-ratio est fortement en faveur des mâles (1:0,3 ; N=13), et elle est plus équilibrée pour les captures réalisées à la Croix-aux-Bois (1:0,66 ; N=15). Par ailleurs, les mâles sont plus souvent recapturés que les femelles : 24 recaptures concernent des mâles contre 10 pour les femelles et un des mâles a été repris jusqu'à six fois. De plus, 64% des 11 mâles marqués ont été recapturés, contre seulement 38% des 8 femelles.

b-Masse corporelle et taille des animaux

b1- Masse et taille selon le sexe et l'âge

La masse corporelle des adultes varie de 8 à 17 kg selon les individus (N=23) et les saisons. Elle est en moyenne de 11,5 (± 2) kg (figure 15). Adultes et subadultes ne diffèrent pas significativement en terme de masse (Mann et Whitney ; N1=4 ; N2=19 ; U=25,5 ; $p>0,05$), et ces deux catégories d'âge sont alors groupées pour tester si le poids varie selon le sexe. La différence de poids entre mâles et femelles de plus d'un an n'est pas significative (Mann et Whitney ; N1=13 ; N2=10 ; U=63 ; $p>0,05$). Chez les juvéniles, les femelles sont plus lourdes que les mâles, mais ce résultat provient des dates de capture des jeunes femelles, plus tard dans la saison.

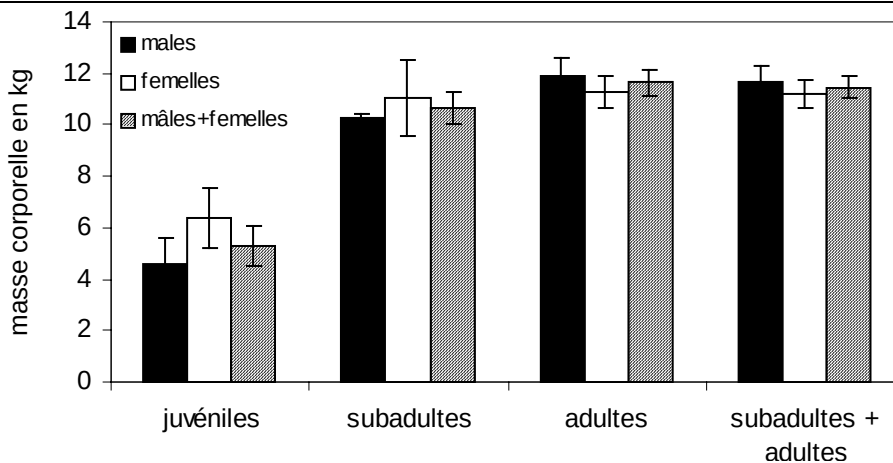


Figure 15 : Moyenne $\pm$ erreur-type de la masse en kilogrammes des blaireaux capturés à Bel-Val et à la Croix-aux-Bois, selon le sexe et l'âge.

De la même manière, les mesures de la longueur tête + corps (figure 16) montrent qu'il n'existe pas de différences significatives entre subadultes et adultes (Mann et Whitney ; N1=4 ; N2=18 ; U=16,5 ; $p>0,05$), ni entre mâles et femelles de plus d'un an (Mann et Whitney ; N1=13 ; N2=9 ; U=35,5 ; $p>0,05$). Ces résultats indiquent un dimorphisme sexuel peu marqué chez les blaireaux, contrairement à ce qui est rapporté chez d'autres espèces de mustélidés (revue dans Johnson *et al.*, 2000).

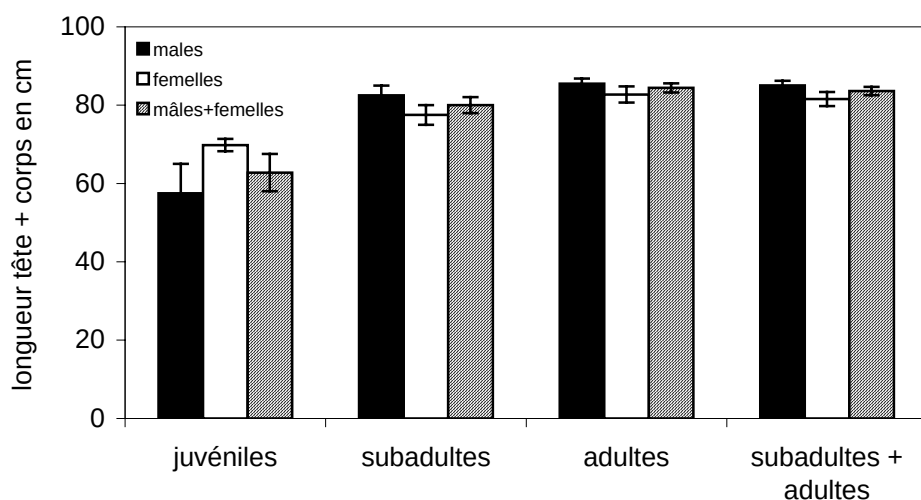


Figure 16 : Moyenne $\pm$ erreur-type de la longueur tête + corps en centimètres des blaireaux capturés à Bel-Val et à la Croix-aux-Bois, selon le sexe et l'âge.

b2- Variations saisonnières de la masse corporelle

Seuls les animaux âgés de plus d'un an (subadultes + adultes) sont ici pris en compte, sans tenir compte du sexe. Les masses des animaux en été et automne tendent à être supérieures aux masses d'hiver et de printemps. Des particularités individuelles et annuelles apportent cependant une grande variabilité intra-saison (figure 17).

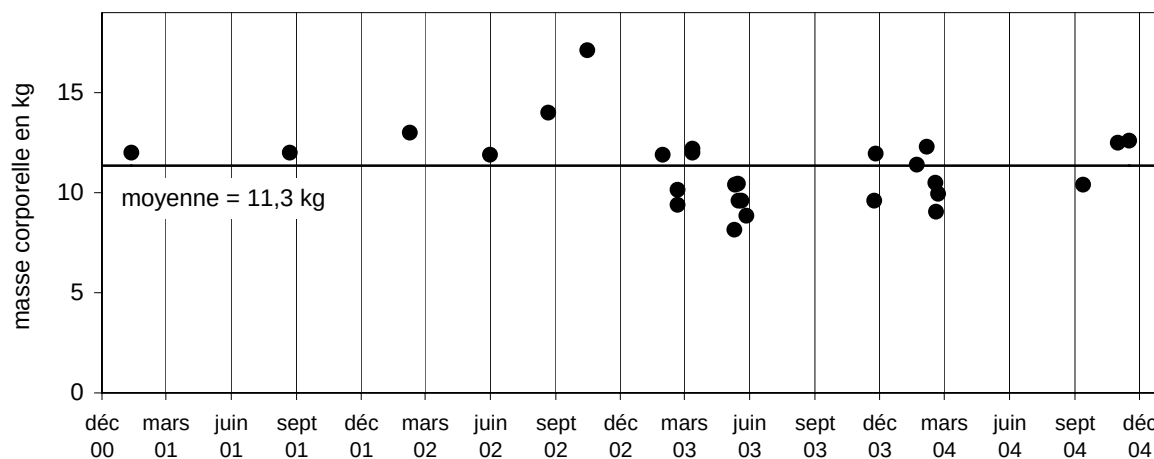


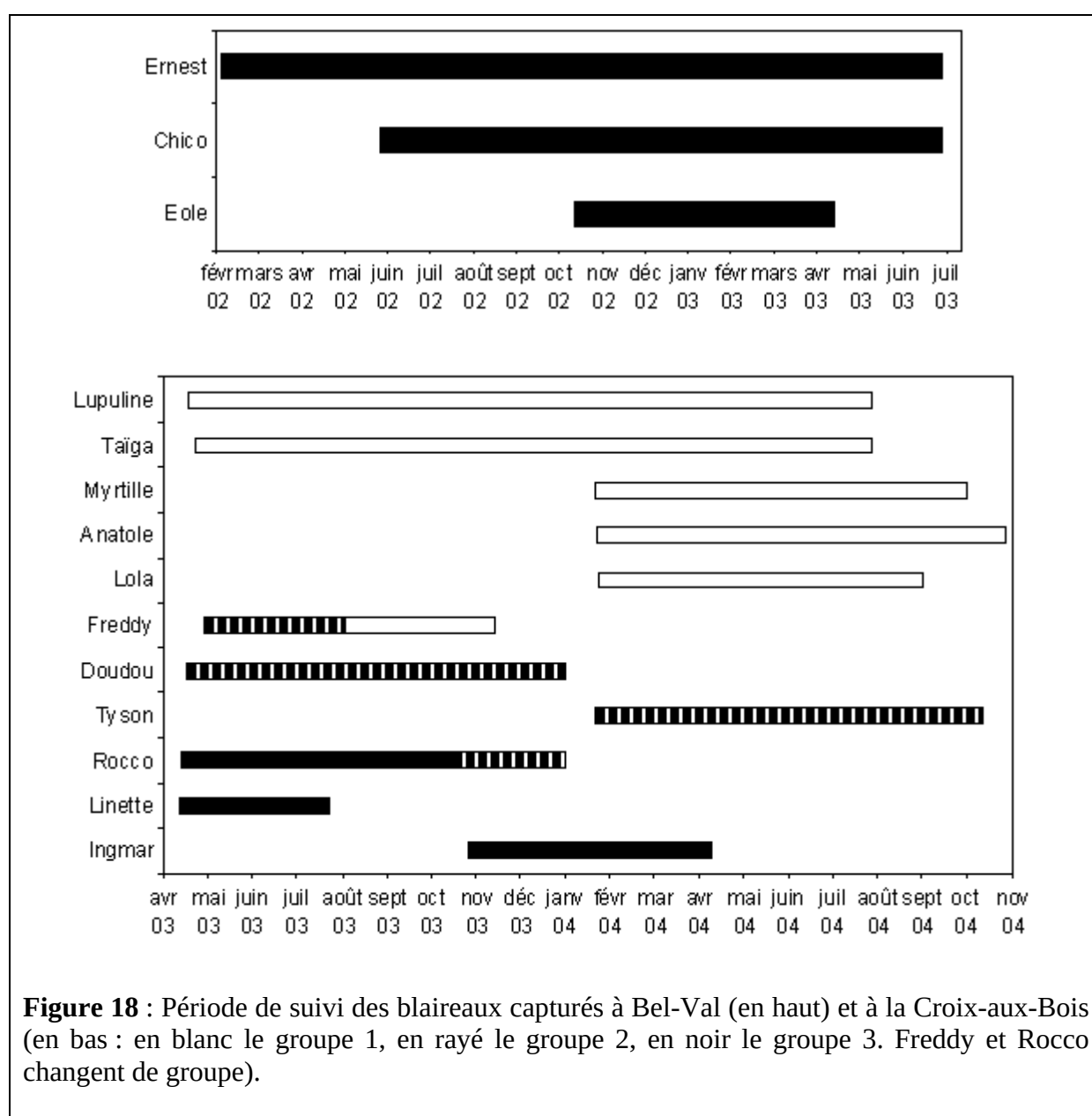
Figure 17 : Masse corporelle en kilogrammes des blaireaux de plus d'un an selon la date.

Contrairement aux autres années, à l'été-automne 2003 les blaireaux ne semblent pas avoir emmagasinés de réserves graisseuses. Les masses relevées lors des captures sont ensuite plus élevées l'hiver suivant. De même, au cours de cette période, les jeunes animaux montrent des masses inhabituelles. En effet, la jeune femelle Myrtille, capturée en juin 2003 alors

qu'elle était âgée de 4 à 5 mois et pesait 5,2 kg, ne pesait que 5,1 kg quatre mois plus tard, en octobre ! En février 2004 par contre, âgée de presque un an, Myrtille avait retrouvé une masse plus habituelle de 8,75 kg.

c- Animaux suivis par radio-télémetrie

Quatorze des 22 blaireaux adultes capturés (9 mâles et 5 femelles) ont été équipés de colliers-émetteurs et ont été suivis 4 à 17 mois, soit sur une période suffisamment longue pour que nous disposions du nombre minimum de localisations nécessaires à la détermination d'un domaine vital (figure 18).



Six autres individus équipés ont perdu leur collier avant que nous n'ayons réuni suffisamment de localisations : deux mâles au printemps, sans doute consécutivement à l'amaigrissement hivernal, et quatre femelles les jours suivants la capture (en raison de la finesse de leur crâne par rapport à l'épaisseur du cou).

II- Organisation des groupes

1- Définition et composition des groupes

a- Utilisation des terriers et définition des groupes

Les 14 individus suivis ont été localisés à 371 reprises dans la journée. Durant cette période de repos, ils ont toujours été trouvés dans des terriers. Sept terriers principaux ont été utilisés par ces différents animaux, ainsi que neuf terriers secondaires. Neuf animaux n'ont jamais été localisés hors du terrier principal, tandis que cinq ont également utilisé des terriers secondaires (tableau 3). Deux terriers sont indifféremment utilisés par Rocco, Linette et Ingmar, et sont tous les deux considérés comme principaux, la durée du suivi et leurs caractéristiques n'ayant pas permis de mettre en évidence un terrier plus important que l'autre.

Les sept terriers principaux correspondent à six groupes et les localisations diurnes des blaireaux équipés nous permettent d'associer chacun à un de ces groupes (tableau 3). Deux mâles adultes ont changé de groupe au cours de la période où ils étaient régulièrement localisés. Freddy est tout d'abord passé du groupe CaB2, où il avait été capturé en mai 2003, vers le groupe CaB1 en juillet-août 2003 ; puis Rocco a quitté le groupe CaB3 pour s'installer dans le groupe CaB2 en novembre 2003. L'utilisation de terriers secondaires, de plus en plus proches du futur groupe d'accueil, est mise en évidence pour Freddy (figure 19). Ces deux changements de groupes sont réalisés par des mâles adultes, tous les deux définis comme reproducteurs lors de leur capture en mai 2003. Freddy a rejoint un groupe composé en majorité de femelles, et Rocco a rejoint l'ancien groupe de Freddy après que ce dernier l'ait quitté et qu'une femelle de son groupe d'origine, Linette, ait été tuée par la circulation routière.

Quelle que soit l'année, les terriers secondaires ont été utilisés uniquement en juillet et en août, par quatre des neuf mâles et par la femelle adulte Linette, installée à plusieurs reprises à proximité d'une parcelle de maïs, dans laquelle elle semblait s'alimenter. La distance est

variable entre terriers secondaires et terriers principaux et l'utilisation des terriers secondaires ne semble pas liée à leur proximité avec une zone d'alimentation (figure 19).

Tableau 3 : Fréquence d'utilisation du terrier principal (nombre de localisations divisé par le nombre total de localisations diurnes), nombre de terriers utilisés et appartenance à un groupe des blaireaux suivis par radio-télémétrie à Bel-Val et à la Croix-aux-Bois de 2001 à 2004.

Animal	Nombre de localisations diurnes	Fréquence d'utilisation du terrier principal	Nombre de terriers utilisés	Groupe d'appartenance	Terrain d'étude
Ernest	37	1	1	BV1	Bel-Val
Chico	24	1	1	BV2	
Eole	13	0,92	2	BV3	
Lupuline	52	1	1	CaB1	Croix-aux-Bois
Taïga	50	1	1		
Myrtille	24	1	1		
Anatole	22	1	1		
Lola	23	1	1		
Freddy	26	0,73	7	CAB2 puis CaB1*	
Doudou	26	0,81	6	CaB2	
Tyson	16	1	1		
Rocco	24	0,87	4	CaB3 puis CaB2*	
Linette	14	0,79	5	CaB3	
Ingmar	20	1	1		

* : les mâles adultes Freddy et Rocco ont successivement changé de groupe. Freddy n'appartenait à aucun groupe (période intermédiaire) en juillet 2003, et Rocco durant tout l'automne 2003.

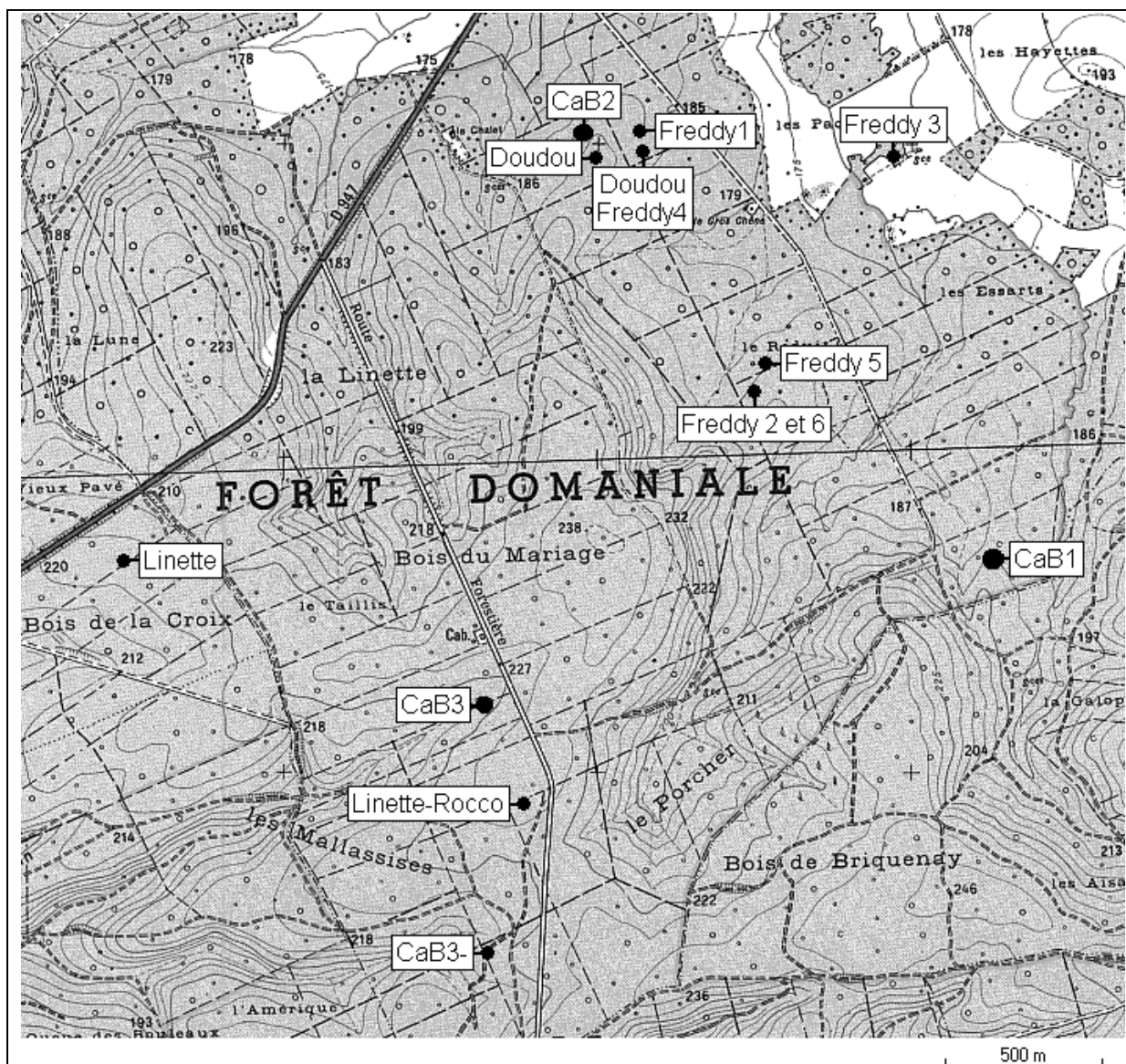


Figure 19 : Terriers principaux des groupes de la Croix-aux-Bois (CaB1, CaB2 et CaB3) et terriers secondaires nommés selon les blaireaux qui les ont fréquentés. Les terriers secondaires utilisés par Freddy sont numérotés selon la chronologie de son changement de groupe, du groupe CaB2 au groupe CaB1. Les membres du groupe CaB3 utilisent indifféremment deux terriers, considérés tous les deux comme principaux, la durée du suivi n'ayant pas permis de mettre en évidence un terrier plus important que l'autre.

b- Composition des groupes

Près de 210 heures d'observation ont été réalisées entre 2001 et 2004, sur les deux terrains d'étude, au cours de 126 affûts. Ces derniers nous ont permis d'observer des blaireaux à 62 reprises, dont 36 fois des animaux marqués. Pour les deux terrains d'étude, les effectifs des groupes sont en moyenne de 2,8 ($\pm 2,2$) adultes, et de 3,5 ($\pm 2,8$) individus en comptant les jeunes (tableaux 4 et 5).

Tableau 4 : Effectifs estimés des groupes de Bel-Val et taux de réussite des affûts, selon les années. Les moyennes $\pm$ écarts-types ont pu être calculés pour les adultes du groupe BV2.

Groupe	Adultes	Jeunes	Total	Taux de réussite	Année
BV1	1	-	1	0	2001 et 2002
BV2	$1,4 \pm 0,6$	0 puis 2	$1,5 \pm 0,7$	0,7	2002 puis 2003
BV3	1	-	1	0	2002

Tableau 5 : Effectifs estimés des groupes de la Croix-aux-Bois et taux de réussite des affûts, selon les années. Les moyennes $\pm$ écarts-types ont pu être calculés pour les adultes.

Groupe	Adultes	Jeunes	Total	Taux de réussite
2003				
CaB1	$3,8 \pm 1,4$	2 à 4	$6,1 \pm 1,8$	0,9
CaB2	$1,6 \pm 0,6$	-	$1,6 \pm 0,6$	0,3
CaB3	$2,2 \pm 0,6$	-	$2,2 \pm 0,6$	0,5
2004				
CaB1	$7,7 \pm 3,5$	0	$7,7 \pm 3,5$	0,4
CaB2	$1,8 \pm 1$	-	$1,8 \pm 1$	0,5
CaB3	$1,2 \pm 0,4$	-	$1,2 \pm 0,4$	0,1

A Bel-Val, seul le terrier du groupe BV2 était facilement et entièrement visible et à la Croix-aux-Bois les terriers du groupe CaB3 se prêtaient très mal aux affûts. Ainsi, pour les trois groupes pour lesquels les affûts étaient malaisés (BV1, BV3 et CaB3), l'effectif est sans doute beaucoup plus sous-estimé que pour les trois autres. Le nombre de mâles et de femelles estimé à Bel-Val paraît relativement équilibré entre les groupes, mais les groupes de la Croix-aux-Bois sont assez disparates dans leur composition (annexe 2). Le groupe CaB1, par exemple, compte quatre femelles marquées et un seul mâle par an y est connu (Freddy en 2003 et Anatole en 2004). Dans le groupe CaB2 au contraire, nous n'avons toujours capturé que des mâles, et aucun jeune n'a pu être observé. Par ailleurs, aux terriers BV2, CaB1 et CaB2, pourtant facilement observables, nous n'avons pas vu de jeunes tous les ans (tableaux 4 et 5)

Pour le terrier CaB1, 26 observations ont été réalisées entre 1994 et 2003 par les animateurs du Centre d'Initiation à la Nature (CIN) de Boult-aux-Bois (tableau 6). Les estimations réalisées en 2003 et 2004 et les effectifs minimums observés les huit années précédentes sont du même ordre de grandeur à partir de 1997. En 1994 et 1996, en raison du

faible nombre d'observations, il n'est pas possible de déterminer si l'effectif du groupe était effectivement restreint par rapport aux années qui ont suivi, ou si seule une petite partie du groupe a pu être observée. L'augmentation de la densité des populations de blaireaux dans les Ardennes, suite à l'arrêt du piégeage et de l'empoisonnement, rend cependant probable une augmentation réelle de l'effectif de ce groupe à partir de 1996.

Tableau 6 : Effectif annuel minimal estimé du groupe CaB1 de 1994 à 2004, à partir d'observations directes réalisées lors d'affûts.

Année	Adultes	Jeunes	Marqués (dont jeunes)	Effectif estimé	Nombre d'observations	Sources
1994	1	3		4	1	CIN
1995	-	-		-	0	CIN
1996	3	4		7	7	CIN
1997	6	6		12	7	CIN
1998	5	2		7	2	CIN
1999	5	3		8	3	CIN
2000	-	3		3	1	CIN
2001	2	2		4	2	CIN
2002	4	4		8	3	CIN
2003	$3,8 \pm 1,4$	$2,5 \pm 0,8$	4 (2)	$6,1 \pm 1,8$	25	CIN + 2C2A-CERFE
2004	$7,7 \pm 3,5$	0	5 (0)	$7,7 \pm 3,5$	4	2C2A-CERFE

2- Structure génétique de la population

L'analyse génétique des échantillons collectés sur 22 des blaireaux capturés et 15 cadavres de blaireaux retrouvés dans la région a été réalisée dans le cadre d'une collaboration entre le 2C2A-CERFE et le CNRS-CEPE, au cours du DEA de Pauline HUBERT (2005) et sous la direction d'Hélène Gachot-Neveu.

L'homozygotie moyenne est de 89%, et 77 loci sur les 113 (68%) sont monomorphes, ce qui peut révéler un taux de consanguinité élevé. La moyenne et l'écart-type de la variabilité génétique globale (ou divergence nucléotidique) observés dans la population sont très faibles ($0,2 \pm 0,016\%$), indiquant une répartition homogène de l'information génétique dans toute la population. La variabilité génétique moyenne est par ailleurs comparable entre les terrains d'étude (Bel-Val et Croix-aux-Bois : 0,09% et 0,08% respectivement) et entre les groupes de blaireaux sur le terrain de la Croix-aux-Bois (CaB1, CaB2 et CaB3 : 0,06% ; 0,04% et 0,04% respectivement). Ainsi, la répartition des allèles semble être homogène à l'intérieur de chaque

niveau d'analyse - populations, sous-populations ou terriers - mais la variabilité semble s'abaisser à chacun de ces niveaux, illustrant probablement l'existence d'un phénomène de dérive génétique. Les individus des groupes de la Croix-aux-Bois seraient ainsi plus proches entre eux que ne le sont les deux sous-populations de Bel-Val et de la Croix-aux-Bois entre elles. La représentation en classification hiérarchique des distances euclidiennes entre toutes les paires d'individus confirme que la population est constituée d'individus apparentés (distances euclidiennes faibles, comprises entre 0 et 4), mais montre cependant qu'il ne semble pas exister de sous-groupes isolés génétiquement du reste de la population.

3- Occupation individuelle de l'espace et utilisation de l'habitat

a- Superficie et forme des domaines vitaux

La superficie des domaines vitaux individuels des 14 animaux suivis par radio-télémétrie varie de moins de 100 hectares à plus de 450 et elle est en moyenne ($\pm$ écart-type) de 212 ($\pm$ 88) hectares (annexe 3). La forme des domaines vitaux individuels est variable (figures 20 et 21). Ceux-ci sont le plus souvent allongés, parfois en croissant (Linette) ou en sablier (Doudou), ou encore en plusieurs parties (Eole).

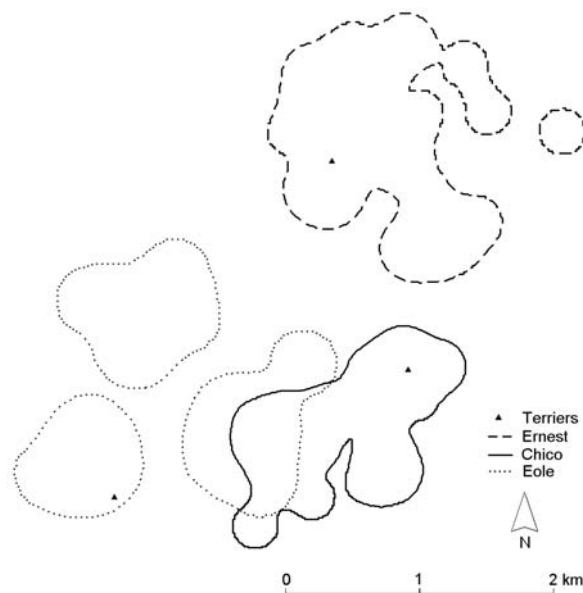
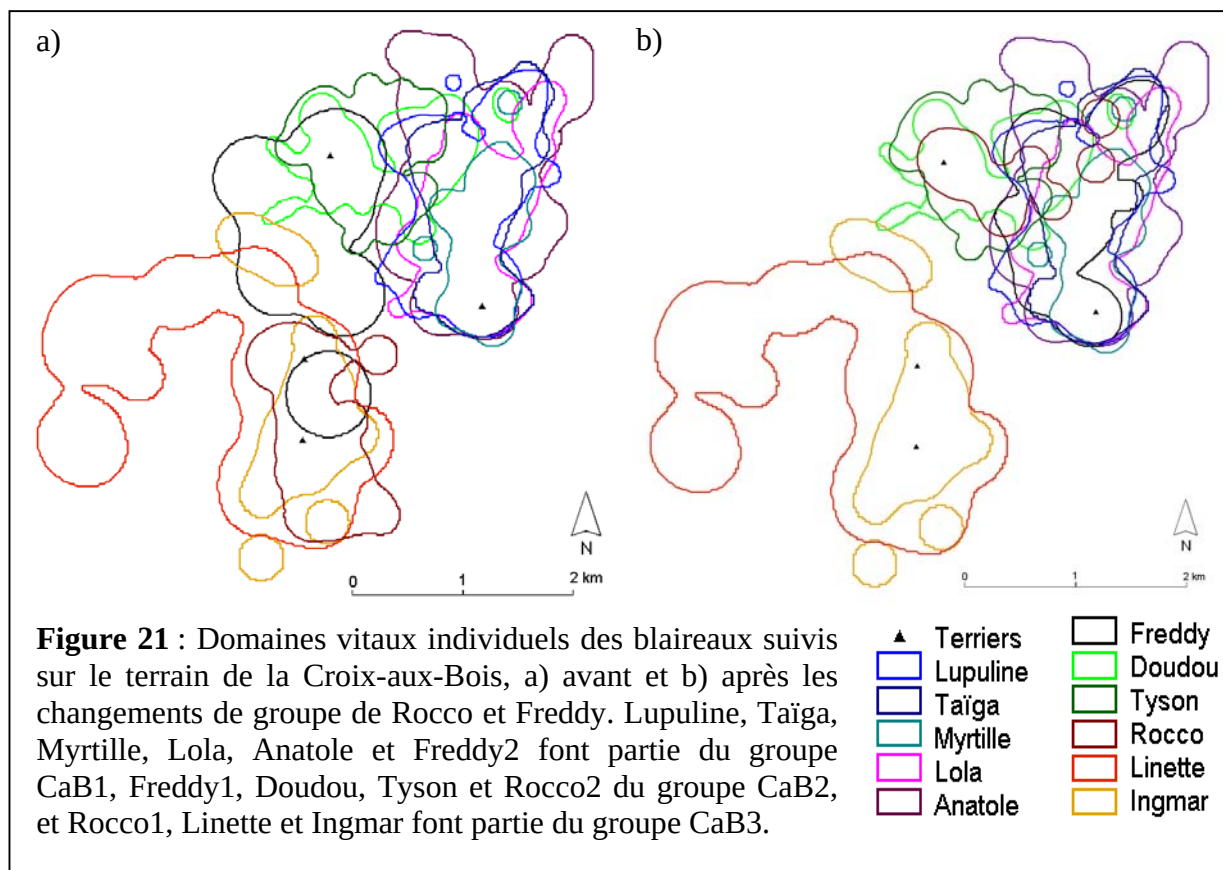


Figure 20 : Domaines vitaux individuels des blaireaux suivis à Bel-Val de février 2002 à juin 2003.



Sur le terrain de la Croix-aux-Bois, les domaines vitaux ont été déterminés de manière saisonnière (figures 22 et 23, annexe 4) et la superficie moyenne estimée lors de l'hiver 2003-2004 (environ 90 hectares) est deux fois plus petite que celle des domaines vitaux déterminés au cours des cinq autres périodes étudiées (autour de 200 hectares). La superficie des domaines vitaux semble être maximale en été ; printemps et automne se situant alors comme intermédiaires entre l'hiver et l'été (figure 23).

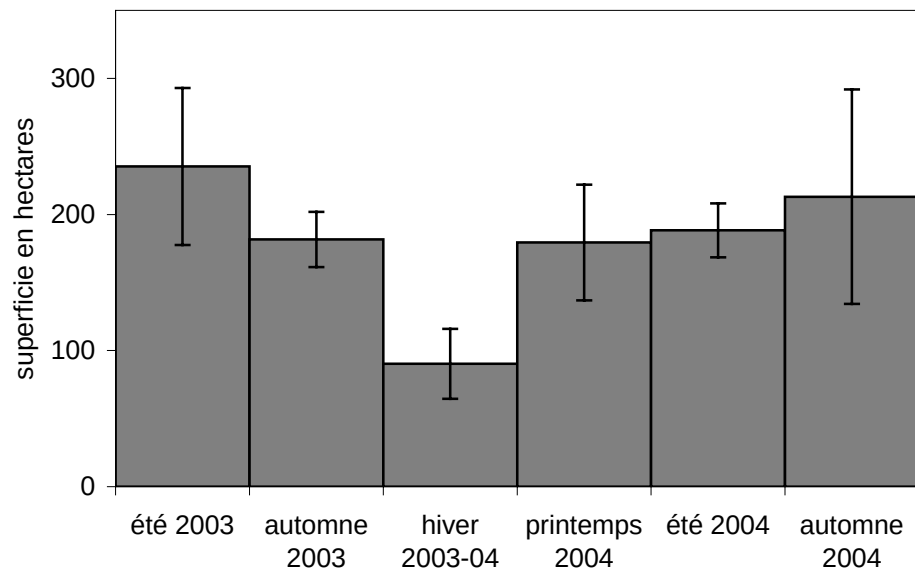


Figure 22 : Evolution, d'une saison de suivi à l'autre, de la superficie moyenne $\pm$ erreur-type, en hectares, des domaines vitaux individuels des blaireaux de la Croix-aux-Bois.

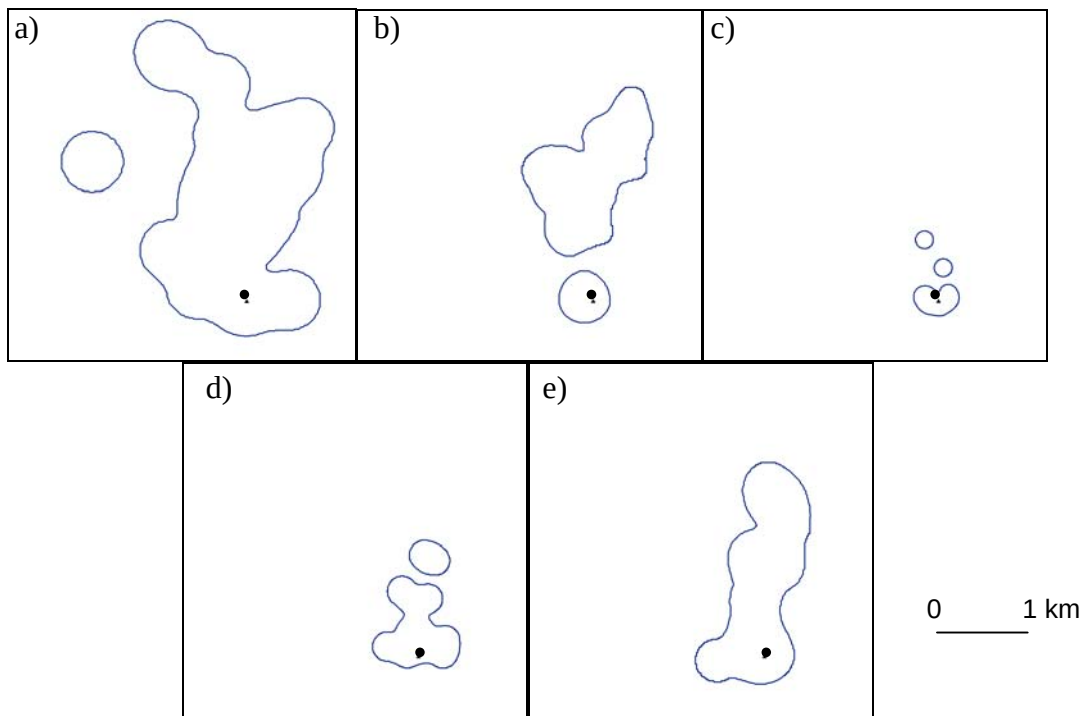
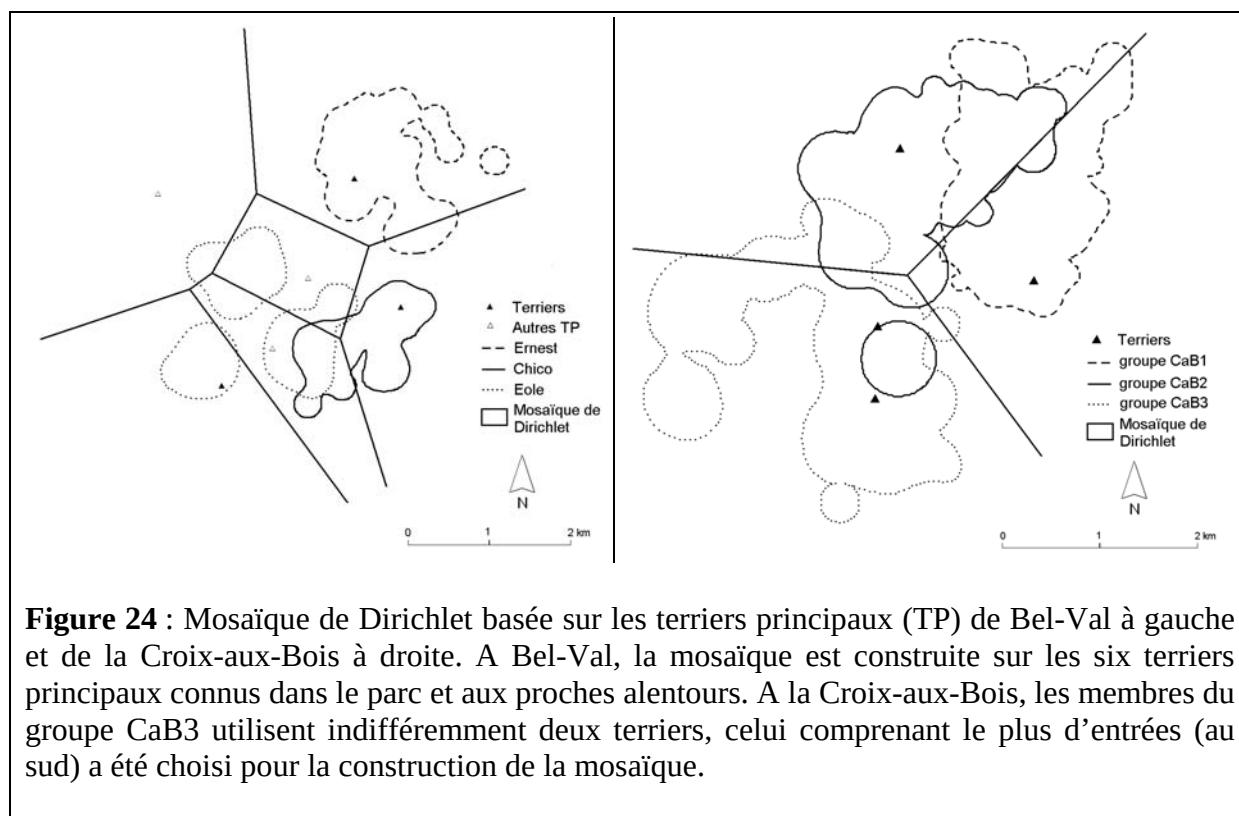
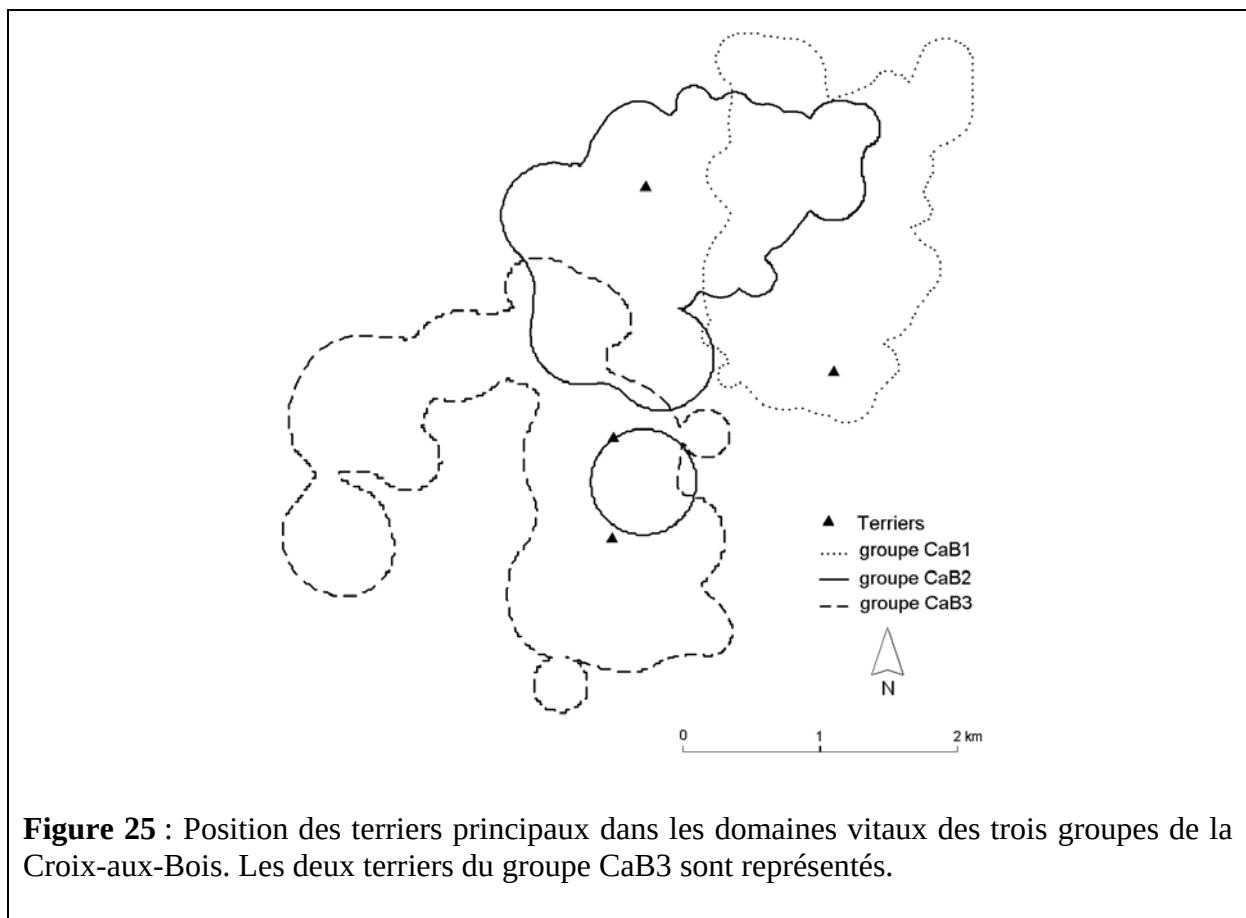


Figure 23 : Exemple d'évolution, d'une saison de suivi à l'autre, d'un domaine vital individuel. Cas de Taïga (groupe CaB1). a) été 2003, b) automne 2003, c) hiver 2003-2004, d) printemps 2004 et e) été 2004. Le terrier principal est représenté par un point noir.

Les domaines de groupes ne s'inscrivent pas du tout dans les limites d'une mosaïque de Dirichlet construite à partir des terriers principaux connus sur les deux terrains d'étude (figure 24). Cette mosaïque suppose un strict partage territorial entre les groupes alors que, dans notre cas, les domaines vitaux des groupes voisins se recouvrent. De plus, contrairement à ce que prévoirait la mosaïque s'il existait une certaine tolérance sur les marges du territoire, les frontières de la mosaïque ne passent pas à l'intérieur des zones partagées, notamment sur le terrain d'étude de Bel-Val. Cela indique que les principes même d'une mosaïque de Dirichlet basée sur les terriers principaux - partage de l'espace tel que tout point du domaine vital d'un groupe est plus près du terrier principal de ce groupe que de tout autre terrier principal (Doncaster & Woodroffe, 1993 ; Doncaster, 2001) - ne sont pas applicables aux groupes de blaireaux que nous avons suivi dans les Ardennes. Par ailleurs, l'agencement des territoires peut avoir la forme d'une mosaïque de Dirichlet sans pour autant que les points de référence correspondent aux terriers principaux. C'est le cas de certaines populations de blaireaux britanniques (Blackwell & Macdonald, 2000), pour lesquelles il existe dans chaque territoire un point unique et indépendant du terrier, permettant de rendre compte de la configuration des différentes frontières. En ce qui concerne notre étude, la notion même de frontières entre territoires voisins étant tellement peu représentative de la réalité sur le terrain que cette approche ne se justifierait même pas.



La position des terriers principaux n'est pas centrale dans les domaines individuels ni dans les domaines des groupes et, pour le groupe CaB1 par exemple, le terrier principal est très proche (environ 300m) de la bordure sud du domaine vital du groupe (figure 25). Il ne s'agit donc pas de domaines vitaux centrés sur un gîte et dont la fréquentation décroît avec la distance au gîte central, ni d'une mosaïque de Dirichlet. Sur notre terrain d'étude, ce n'est donc pas la distribution des terriers principaux qui configure la superficie et la forme des domaines vitaux des groupes de blaireaux.



b- Utilisation de l'espace

La superficie des aires d'intense activité (déterminées à partir 50% de l'activité) varie de 9 à 64 hectares selon les individus et selon la période, avec une moyenne de 23 (± 12) hectares (annexe 5). Ces zones représentent en moyenne 11 (± 4)% de la superficie des domaines vitaux individuels et montrent finalement moins de variation si on les considère par rapport au domaine (tableau 7). La moitié de l'activité des blaireaux est donc située dans à peine plus de 10% de l'ensemble des lieux qu'ils utilisent.

Tableau 7 : Superficie moyenne $\pm$ écart-type en hectares des aires d'intense activité des blaireaux suivis de 2001 à 2004, et pourcentage de la superficie du domaine vital couverte par l'aire d'intense activité. Effectif entre parenthèses.

Terrain d'étude	Aire d'intense activité (en ha)	Pourcentage aire/domaine
Bel-Val	24 ± 3 ha (3)	$12 \pm 3\%$ (3)
Croix-aux-Bois	23 ± 14 ha (11)	$11 \pm 4\%$ (11)

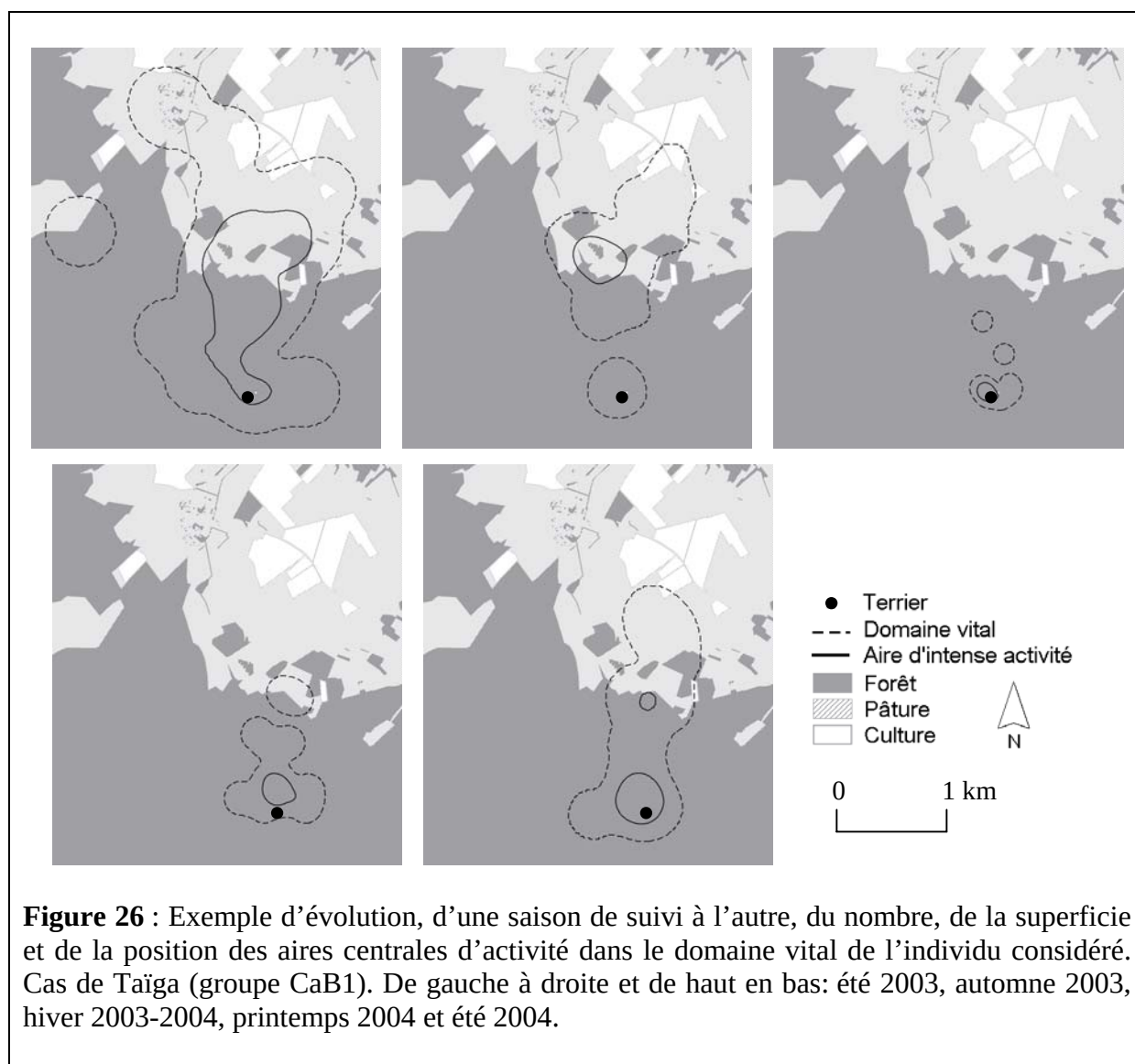


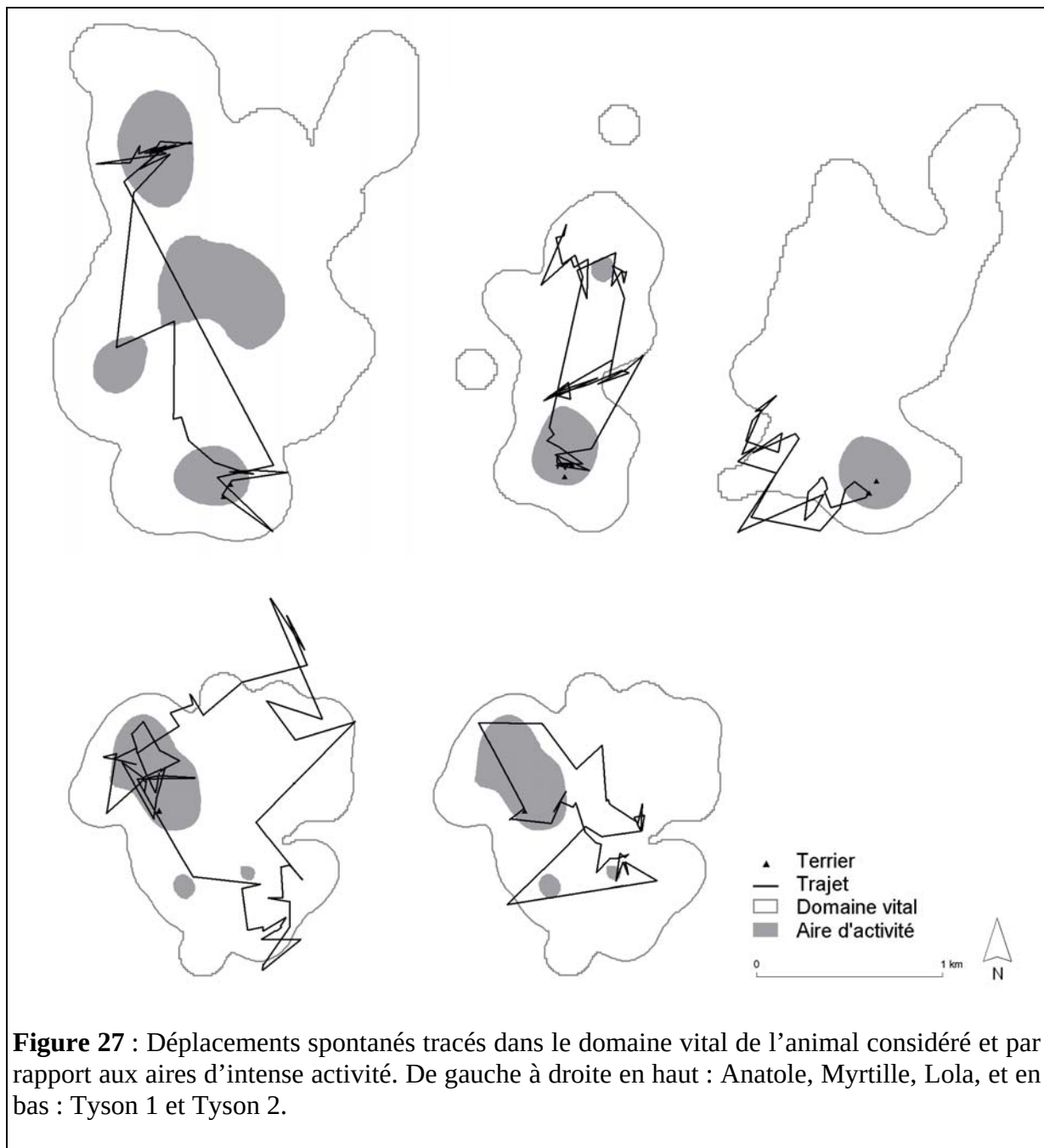
Figure 26 : Exemple d'évolution, d'une saison de suivi à l'autre, du nombre, de la superficie et de la position des aires centrales d'activité dans le domaine vital de l'individu considéré. Cas de Taïga (groupe CaB1). De gauche à droite et de haut en bas: été 2003, automne 2003, hiver 2003-2004, printemps 2004 et été 2004.

Selon les individus et les saisons, le domaine vital contient une à quatre aires d'intense activité et, même lorsqu'il n'en existe qu'une, celle-ci n'est pas nécessairement centrée autour du terrier principal (figure 26). En hiver, pour tous les animaux suivis, une seule aire de ce type, centrée sur du terrier principal, a été mise en évidence. Lors de leurs courtes sorties hivernales, les blaireaux se cantonnent donc à proximité de leur gîte. Pour les autres saisons, ces aires sont le plus souvent situées à distance du terrier principal. Le cas de quatre zones,

observé uniquement dans le domaine vital global d'Anatole, correspond à une utilisation relativement homogène du domaine vital.

Le détail des déplacements au cours d'une nuit a été mis en évidence pour quatre animaux : Myrtille, Lola et Anatole (groupe CaB1), et Tyson (groupe CaB2) suivi deux fois. Ces déplacements sont à chaque fois assez bien circonscrits dans l'isoline des 95% d'activité qui définit le domaine vital total, déterminé sans les localisations issues de ces suivis (figure 27). Certaines parties du trajet sont plus ou moins rectilignes, et nous avons observé sur le terrain que l'animal semblait dans ce cas se déplacer rapidement, alors que d'autres parties correspondent à des recherches de type intensives, c'est-à-dire des « recherches concentrées sur une zone » (« area concentrated searching »), durant lesquelles l'animal passe plusieurs heures à aller et venir sur une aire réduite. Il a été montré (Kruuk, 1989) que les blaireaux recherchent leur nourriture en explorant, le nez au sol, de petites parcelles disséminées dans leur domaine vital. Ainsi, le deuxième type de déplacement représente certainement des périodes d'alimentation, qui se situent plus ou moins (selon les individus) dans les aires d'intense activité. Cette caractéristique est visible pour le mâle adulte Anatole et, dans une moindre mesure, pour la femelle subadulte Myrtille (figure 27). Cela confirme que ces zones représentent essentiellement des zones d'alimentation.

Les déplacements du premier type, quant à eux, correspondent aux déplacements entre deux zones de recherche de nourriture, ainsi qu'au retour de l'animal vers son terrier, à la fin de sa période d'activité. Ainsi, les blaireaux s'orientent au sein de leur domaine vital. Ils sont capables de rejoindre leurs différentes zones d'alimentation et de rentrer à leur terrier par un chemin relativement rapide et rectiligne.



c- Utilisation des habitats

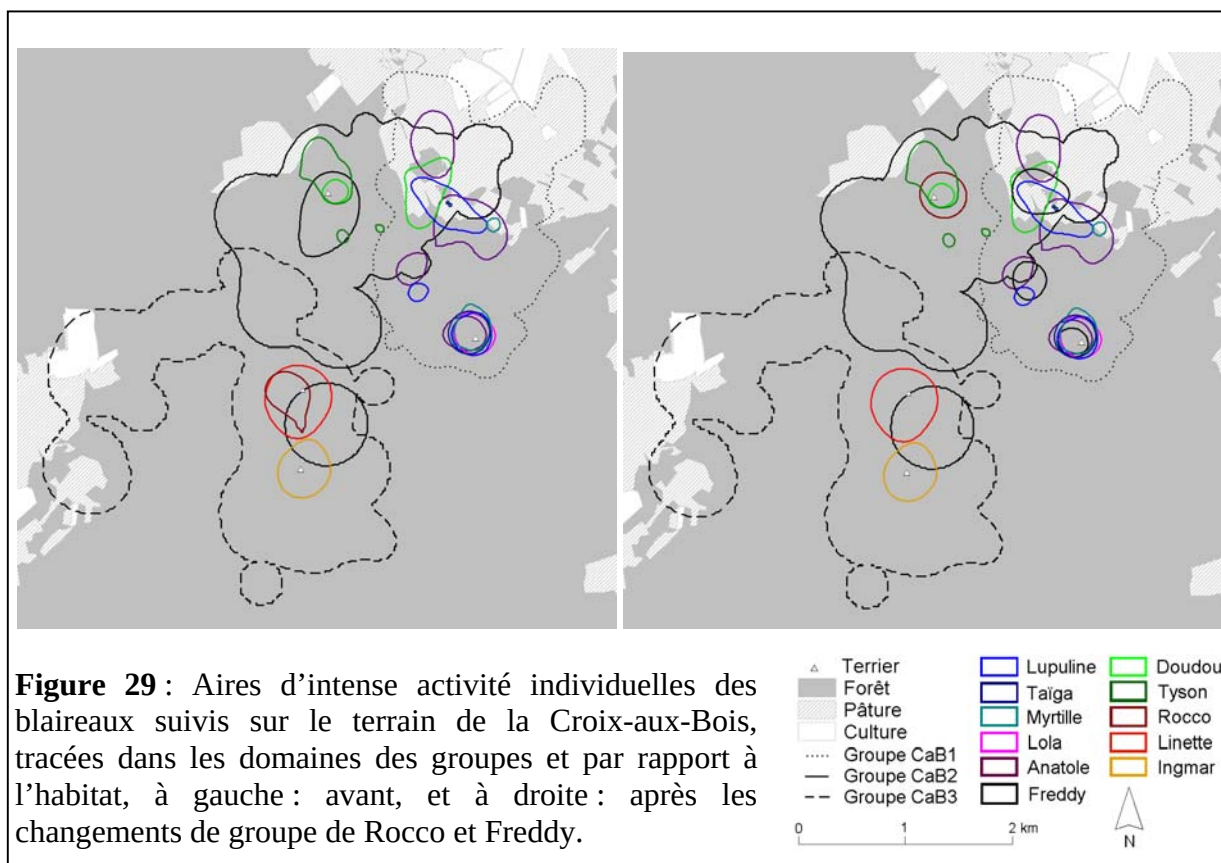
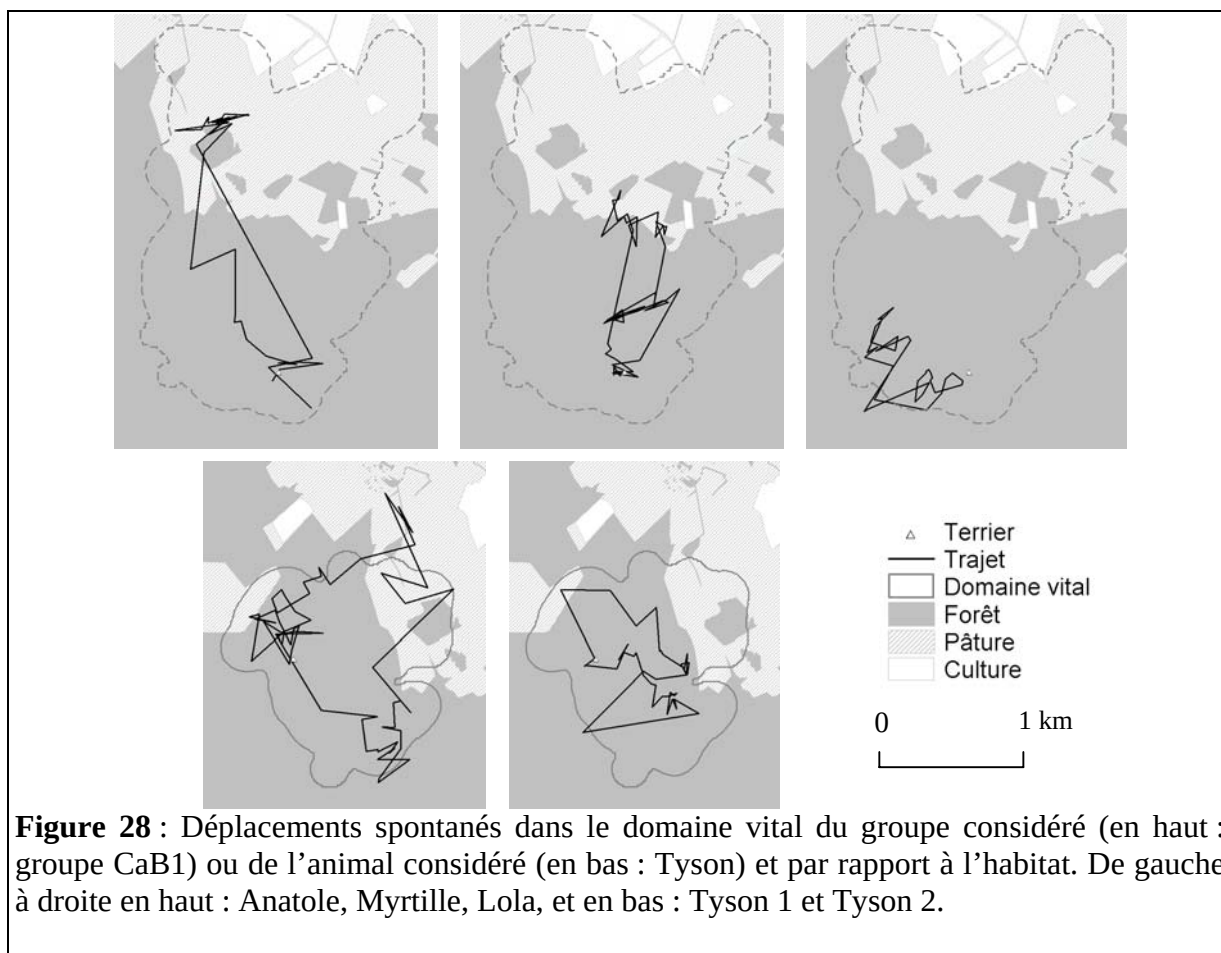
Seules cinq localisations sur les 807 totalisées sur les blaireaux suivis à la Croix-aux-Bois de mai 2003 à novembre 2004 se situent dans les cultures. Nous avons alors regroupé les habitats de culture et de pâture, en tant que milieu ouvert, opposé à la forêt. Etant donné que le nombre de localisations dans le milieu ouvert est inférieur à 5 pour quatre des treize « individus » (les domaines vitaux initiaux et finaux de Freddy et Rocco sont pris en compte), nous n'avons pas pu comparer les effectifs observés et théoriques avec le test du khi². Nous avons alors utilisé un test exact bilatéral, basé sur la loi binomiale.

Il n'a pas été possible de rejeter l'hypothèse nulle d'absence de préférence d'un habitat pour sept des treize « individus » et les six autres sont significativement plus souvent localisés dans un type d'habitat donné, qu'ils semblent donc privilégier (tableau 8). Les pâtures sont privilégiées par quatre des six blaireaux du groupe CaB1. Au contraire, pour le groupe CaB2, seul Doudou utilise préférentiellement un habitat de pâture, alors que Tyson est plus souvent qu'attendu localisé en forêt. Dans le groupe CaB3, aucun des trois individus suivis ne semble privilégier un type d'habitat plutôt qu'un autre.

Tableau 8 : Comparaison entre nombre observé de localisations en forêt et nombre théorique, obtenu à partir du pourcentage de forêt dans le cercle de 2,5 km centré sur le terrier.

Groupe	Animal	Nombre de loc° total	Nombre de localisations en forêt		Loi binomiale	Conclusion
			Observé	Théorique		
CaB1	Lupuline	127	84	95	$p < 0,05$	moins en forêt
	Taïga	132	88	98,7	$p < 0,05$	moins en forêt
	Myrtille	52	45	38,9	$p > 0,05$	utilisation homogène
	Lola	61	48	45,6	$p > 0,05$	utilisation homogène
	Anatole	68	38	50,9	$p < 0,001$	moins en forêt
	Freddy2	65	39	48,6	$p < 0,05$	moins en forêt
CaB2	Doudou	99	59	72,3	$p < 0,01$	moins en forêt
	Tyson	72	66	52,6	$p < 0,001$	plus en forêt
	Freddy1	10	10	7,3	$p > 0,05$	utilisation homogène
	Rocco2	22	20	16,1	$p > 0,05$	utilisation homogène
CaB3	Rocco1	35	35	32,2	$p > 0,05$	utilisation homogène
	Linette	40	33	36,9	$p > 0,05$	utilisation homogène
	Ingmar	24	24	22,1	$p > 0,05$	utilisation homogène

Par ailleurs, les nuits où leurs déplacements spontanés ont été suivis, Myrtille et Anatole du groupe CaB1, et Tyson (lors de son premier trajet) pour le groupe CaB2, ont passé plusieurs heures à se nourrir dans des zones de pâtures (figure 28). Les cas de Tyson, qui semble privilégier l'habitat forestier et de Myrtille, dont l'utilisation de l'habitat est homogène, mais qui passent tous deux parfois de longues périodes à rechercher leur nourriture en pâtures, montrent l'opportunisme des blaireaux. De plus, pour la plupart des membres du groupe CaB1 (notamment Lupuline, Freddy, Myrtille, Anatole) et pour Doudou (groupe CaB2), les aires centrales d'activité sont localisées dans un habitat de pâtures (figure 29). Pour ces deux groupes, les habitats privilégiés, qui correspondent aux zones d'alimentation, semblent ainsi être souvent situés dans des pâtures, habitat riche en lombrics.



4- Partage de l'espace

a- Partage de l'espace au sein d'un groupe

Les domaines vitaux des groupes de la Croix-aux-Bois, constitués de l'ensemble des domaines des membres d'un même groupe, ont une superficie moyenne ($\pm$ écart-type) de 454 ($\pm$ 73) hectares (tableau 9). Cette superficie varie d'une saison à l'autre, en passant, par exemple, de 102 ha au cours de l'hiver 2003-2004 à 487 ha au cours de l'été 2003 pour le groupe CaB1. Les domaines des groupes ne sont pas beaucoup plus grands que le plus grand domaine individuel du groupe, indiquant ainsi que les domaines individuels des membres d'un même groupe se recouvrent fortement (tableau 9).

Tableau 9 : Superficie saisonnière et annuelle (en hectares) des domaines vitaux des groupes de la Croix-aux-Bois. Entre parenthèses le pourcentage que représente le plus grand domaine individuel de ce groupe.

Période	CaB1	CaB2	CaB3
été 2003	487,2 (99,9%)	295,7 (93,4%)	495 (94,6%)
automne 2003	263,9 (84,7%)	105,7 (100%)	
hiver 2003-04	101,7 (100%)	159,9 (87,3%)	147,4 (100%)
printemps 2004	418,6 (97,2%)	154,7 (100%)	156,7 (100%)
été 2004	341,2 (73,8%)	155,8 (100%)	
automne 2004	479,9 (75%)	64 (100%)	
Domaines annuels	395,9 (91,2%)	429,1 (64,4%)	535,8 (87,5%)

Les paires d'animaux définis comme appartenant à un même groupe, c'est-à-dire partageant le même terrier principal, ont des indices de recouvrement variant autour de 0,4 (tableau 10, annexe 6). Le groupe CaB1, qui est celui pour lequel nous disposons du plus d'individus, a l'indice moyen le plus fort (0,47). La plupart des 23 indices sont inférieurs à 0,5 alors qu'en terme de surface, les domaines vitaux se recouvrent fortement. Certaines paires de blaireaux appartenant à un même groupe n'exploitent donc pas intensément les mêmes zones, en accord avec le fait que les blaireaux se déplacent et recherchent leur nourriture de manière solitaire. Proches de 0,5 et parfois au-delà, sept de ces indices montrent cependant que pour certains individus, le fait d'appartenir à un même groupe n'induit pas seulement le partage du terrier mais aussi celui d'un espace et de zones d'activité.

Tableau 10 : Moyenne $\pm$ écart-type, par groupe, des indices de recouvrement entre chaque paire d'individus appartenant à un même groupe. Le nombre de paires vraisemblables est inférieur au nombre total de paires possibles, certaines étant aberrantes.

Groupe	Nombre d'individus	Nombre de paires	Indice de recouvrement entre paires d'un même groupe
CaB1	6	15	0,47 $\pm$ 0,16
CaB2	4	5	0,31 $\pm$ 0,09
CaB3	3	3	0,36 $\pm$ 0,14

D'autre part, le calcul de l'indice de recouvrement intra-groupe global, qui correspond à l'intensité d'utilisation de l'espace partagé par tous les membres du groupe, montre un résultat proche de 0,15 pour les trois groupes, (CaB1 : 0,15 ; CaB2 : 0,17 et CaB3 : 0,20). Ces valeurs sont des maxima et, de manière logique, le groupe CaB1 présente le plus faible indice (0,15) puisque, plus le nombre d'animaux se partageant un espace est grand, plus la probabilité que tous ces animaux utilisent simultanément les mêmes lieux est faible. Cependant, l'indice reste peu dépendant de l'effectif du groupe et relativement élevé en regard du nombre d'animaux dont nous connaissons les domaines vitaux. Les membres d'un même groupe utilisent donc, dans l'ensemble, les mêmes zones.

Ces zones de recouvrement intra-groupe se situent plus particulièrement aux alentours des terriers (figure 30), d'où partent tous les membres du groupe pour leurs activités nocturnes. Le recouvrement peut, cependant, s'étendre assez loin dans le domaine du groupe, notamment pour les groupes CaB1 et CaB3, confirmant le résultat précédent obtenu avec le recouvrement entre paires d'animaux d'un même groupe, montrant que les zones d'alimentation ne sont pas exclusives.

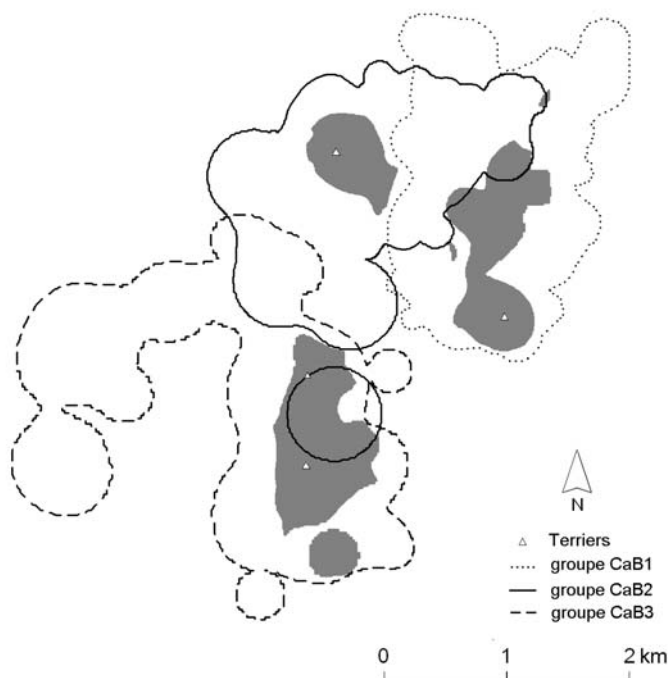


Figure 30 : Localisation des zones de recouvrement entre les domaines vitaux de tous les membres d'un même groupe, tracées dans les domaines vitaux des groupes.

b- Activité individuelle exclusive

A chaque individu correspond un certain nombre de cellules dans la matrice qu'il fréquente plus intensément que tous les autres blaireaux suivis et mis en évidence par les valeurs de l'indice de non-recouvrement (tableau 11). Cet indice varie entre des valeurs proches de 0,1 (pour la plupart des individus du groupe CaB1), et des valeurs proches de 0,5 (Freddy1, Tyson et Ingmar). Pour les groupes CaB2 et CAB3, nous connaissons deux fois moins d'individus que pour le groupe CaB1, d'où des indices individuels plus élevés, puisque le blaireau considéré partage ses zones d'activité avec seulement deux congénères de son groupe au lieu de quatre ou cinq, les membres des groupes voisins étant a priori moins présents sur les mêmes zones. D'une façon générale, comme nous ne connaissons pas tous les individus présents simultanément sur le terrain d'étude, il est possible que les blaireaux partagent davantage d'espace avec leurs congénères que les indices de non-recouvrement ne le laissent apparaître.

Tableau 11 : Indices de non-recouvrement. Les indices sont calculés « avant » et « après » les changements de groupe de Freddy et Rocco.

Groupe	Animal	Indice individuel « avant »	Indice individuel « après »
CaB1	Lupuline	0,03	0,01
	Taïga	0,02	0,01
	Myrtille	0,02	0,02
	Lola	0,02	0,01
	Anatole	0,34	0,33
	Freddy final	-	0,06
	Groupe CaB1	0,09 $\pm$ 0,14	0,07 $\pm$ 0,13
CaB2	Freddy initial	0,5	-
	Doudou	0,28	0,18
	Tyson	0,4	0,35
	Rocco final	-	0,31
	Groupe CaB2	0,39 $\pm$ 0,11	0,28 $\pm$ 0,09
CaB3	Rocco initial	0,36	-
	Linette	0,33	(morte)
	Ingmar	0,5	1
	Groupe CaB3	0,4 $\pm$ 0,09	-

Le fait que les blaireaux puissent fréquenter de façon relativement intensive des secteurs que les autres blaireaux suivis fréquentent moins indique que les blaireaux ont des préférences individuelles pour certains types de zones. L'indice de non-recouvrement étant cependant très dépendant de l'effectif du groupe, il semblerait que la fréquentation de ces zones préférentielles n'est pas nécessairement exclusive, du moins entre congénères d'un même groupe.

c- Partage de l'espace entre groupes voisins

Deux groupes sont définis comme voisins si leurs domaines vitaux sont contigus ou se chevauchent. Le calcul des indices de recouvrement entre groupes voisins montre que les groupes CaB1 et CaB3 n'ont aucun espace en commun. Leurs domaines vitaux, très proches, peuvent être considérés comme contigus, d'autant que les contours des domaines de groupes sont fonction des individus suivis et que chaque groupe comprend des animaux dont les domaines vitaux sont inconnus.

L'indice vaut 0,14 entre les groupes CaB1 et CaB2, et 0,03 entre les groupes CaB2 et CaB3. Entre les groupes CaB1 et CaB2, la valeur de l'indice inter-groupes est similaire à

celles des indices intra-groupes. Comme, de par la méthode de calcul (activité de groupe représentée par l'activité moyenne de tous les membres du groupe), un indice inter-groupes n'est élevé que lorsque le recouvrement est issu du partage de l'espace par plusieurs des animaux de chaque groupe, le recouvrement ne provient alors pas du comportement d'un seul animal plus ou moins erratique ou en cours de dispersion ou de changement de groupe, mais bien du partage de mêmes zones d'activité entre membres de groupes différents. En revanche, les zones de recouvrements inter-groupes et intra-groupe ne sont pas localisées aux mêmes endroits, montrant que, si le recouvrement inter-groupes est dû à plusieurs animaux de chaque groupe, il n'est pas dû à l'ensemble du groupe. Ainsi, dans le cas des groupes CaB1 et CaB2, des membres de groupes voisins se partagent des lieux d'activité tout autant que des membres d'un même groupe.

L'existence de cet espace partagé entre voisins, similaire à celui partagé à l'intérieur d'un groupe, indique que les groupes de blaireaux étudiés ici ne sont clairement pas territoriaux. De plus, entre les groupes CaB1 et CaB2, 59% de la zone partagée correspondent à un milieu de pâtures, qui constitue pour ces deux groupes une zone d'alimentation privilégiée, et nous avons souvent localisé simultanément des membres de groupes voisins dans les mêmes parcelles. L'utilisation conjointe d'une des grandes zones de pâture de la zone d'étude confirme non seulement l'attractivité de ce type d'habitat pour les blaireaux, mais aussi l'absence de territorialité, même pour des zones de fort intérêt. Ce partage de l'espace ne semble cependant pas concerner les alentours de terriers principaux, aucun d'entre eux n'étant englobé dans le domaine vital d'un groupe voisin connu (figure 25).

III- Représentation spatiale des relations de voisinage

1- Animaux délocalisés

Au total, onze délocalisations ont été réalisées avec sept individus différents : six délocalisations de femelles (dont une subadulte) et cinq délocalisations de mâles (dont un subadulte). Neuf de ces délocalisations concernent des animaux recapturés sur le terrain d'étude : Taïga a été délocalisée quatre fois, Rocco deux fois, Lupuline, Myrtille et Ingmar ont chacun été délocalisés une fois (tableau 12). Par ailleurs, les opérations de déterrage de trois terriers, réalisées dans la région du Porcien en août 2003, ont conduit à la capture du mâle adulte Luco, qui a été équipé d'un collier émetteur puis relâché dans un terrier inoccupé

du groupe CaB3. Le même type d'opération, répété en septembre 2004 sur deux terriers de la même région, a permis de capturer le blaireau mâle subadulte Vévé, relâché avec un collier-émetteur dans une zone forestière dense de la Croix-aux-Bois, aucun terrier inoccupé avec certitude n'étant disponible.

Tableau 12 : Caractéristiques des trajets. *N* est le nombre de pas de 200 m, *D_i* la distance du gîte. Un astérisque indique que deux trajets ont été réalisés sur le même animal et les différentes valeurs correspondent alors à des moyennes pondérées.

Condition	Animal	Groupe	Sexe	Date	<i>N</i>	<i>D_i</i> (km)	Efficacité	V-test	Vitesse (km/h)
spontané	Myrtille	CaB1	F	02/06/04	10	1,2	0,5	< 0,005	0,6
	Anatole	CaB1	M	07/07/04	14	1,9	0,6	< 0,001	0,8
	Lola	CaB1	F	26/05/04	5	0,7	0,5	< 0,05	0,4
	Tyson*	CaB2	M	31/05/04 18/08/04	30*	1	0,3	< 0,001	0,9
contrôle	Taïga*	CaB1	F	26/11/03 23/01/04	23*	2,2	0,9	< 0,001	3
	Rocco	3 puis 2	M	10/12/03	12	2,0	0,8	< 0,001	1,8
voisin	Taïga*	CaB1	F	21/10/03 15/12/03	37*	2,4	0,6	< 0,001	0,6
	Lupuline	CaB1	F	23/01/04	11	2	0,7	< 0,001	1,2
	Ingmar	CaB3	M	30/03/04	33	2,8	0	NS	0,3
moyenne distance	Myrtille	CaB1	F	01/11/04	112	5,5	0	NS	1
	Rocco	3 puis 2	M	07/09/04	79	6,9	-0,6	-	1,6
grande distance	Luco	-	M	12/08/03	86	57,3	-0,2	-	0,6
	Vévé	-	M	13/09/04	101	56,5	0	NS	0,7

2- Analyse des trajets

a- Déplacements spontanés

Les trajets de retour des quatre animaux (Myrtille, Anatole, Lola et Tyson, suivi deux fois) suivis au cours d'une nuit d'activité habituelle, considérés à partir du point le plus éloigné du terrier, sont utilisés comme témoins pour les déplacements d'animaux délocalisés.

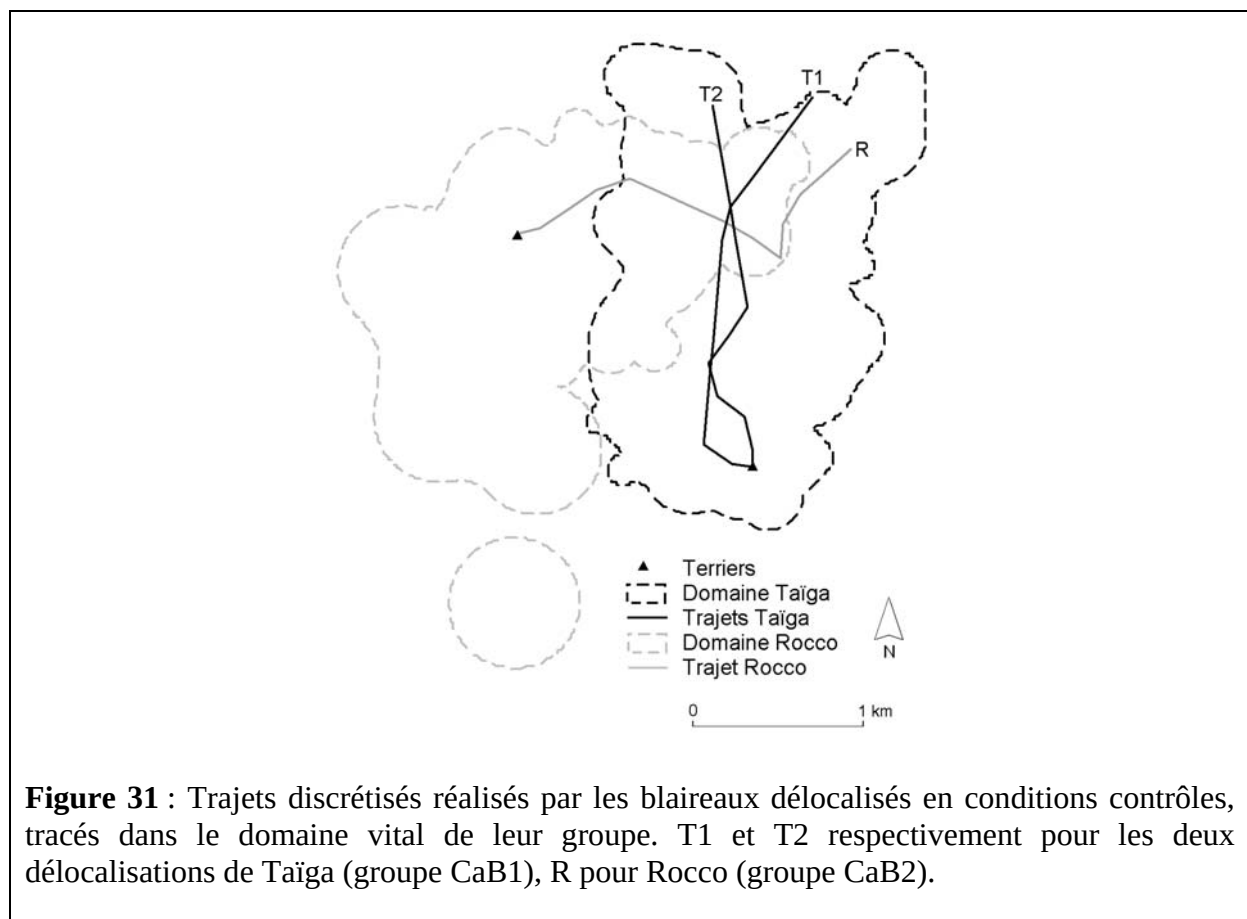
La distribution des orientations des pas de 200 mètres est significativement non uniforme pour les quatre trajets (tableau 12). L'indice d'efficacité ($(D_i - D_f)/L$) varie entre 0,31 et 0,63 avec une moyenne de 0,5 ($\pm 0,14$), soit une efficacité moyenne à bonne, pour des

animaux qui se déplacent spontanément. La vitesse moyenne de déplacement au cours d'un trajet spontané est de $0,7 (\pm 0,2)$ km/h (tableau 12).

Au cours d'une nuit normale d'activité, le trajet de retour des animaux à leur gîte est entrecoupé de phases plutôt de type aléatoire (figure 27), qui correspondraient à des périodes d'alimentation. Ainsi, des animaux qui rentrent naturellement à leur gîte se déplacent assez lentement, et peuvent réaliser des trajets dont l'efficacité est variable et pas particulièrement élevée.

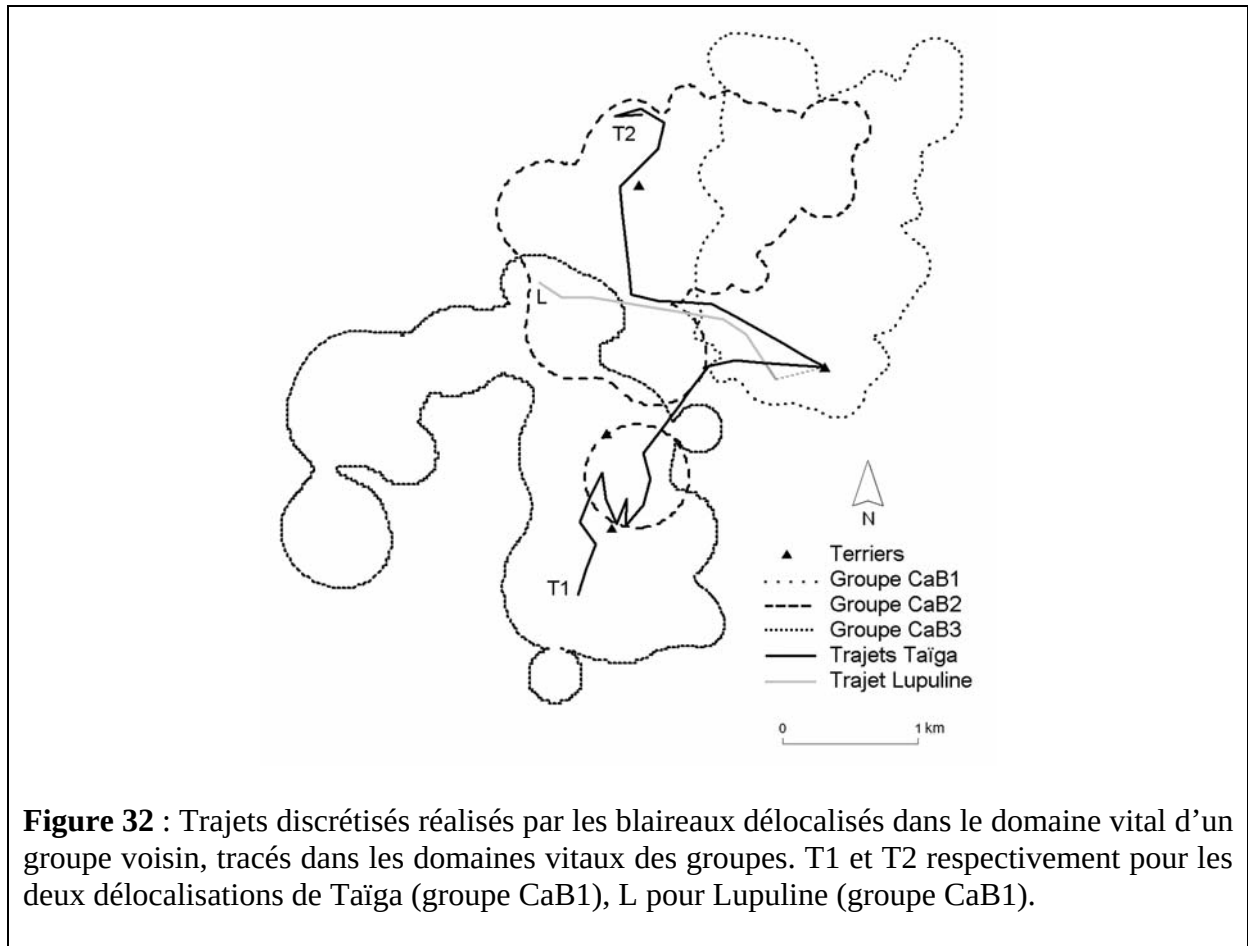
b- Délocalisations contrôles

Les délocalisations contrôles correspondent à un animal relâché dans son propre domaine et concernent Rocco et deux fois Taïga (figure 31). Délocalisés dans leur propre domaine, ces deux blaireaux sont rentrés directement à leur terrier principal d'origine sans prendre le temps de se nourrir (vitesse moyenne proche de 2 km/h). Ils sont ensuite restés inactifs au terrier tout le reste de la nuit. La distribution des orientations des pas de 200 mètres est significativement non uniforme pour les deux animaux et leurs trajets présentent une très bonne efficacité (indices proches de 1 ; tableau 12).



c- Délocalisations dans le domaine vital d'un groupe voisin

Trois blaireaux ont été délocalisés à quatre reprises dans le domaine vital d'un de leurs voisins : Lupuline, Ingmar et deux fois Taïga. Aucun de ces trois animaux n'est sorti du domaine dans lequel il a été relâché et ils ont tous été capables de retrouver leur gîte relativement rapidement (figure 32).



Lors de sa première délocalisation dans le domaine du groupe CaB3, le déplacement de Taïga au cours de la première nuit présente une forte composante aléatoire, mais reste confiné dans le domaine vital de ses voisins. Elle s'est ensuite installée au matin pour dormir dans leur terrier principal. La deuxième nuit, elle a de nouveau erré dans ce domaine pendant quelques heures, puis est rapidement rentrée jusqu'à son gîte où elle est restée le reste de la nuit. Au contraire, Lupuline (dont c'était la première délocalisation) et Taïga, lors de sa deuxième délocalisation de ce type (et sa quatrième délocalisation au total), ont retrouvé leur gîte en une à deux heures. La distribution des orientations des pas de 200 mètres est significativement non uniforme pour Taïga (les deux trajets réunis) et Lupuline (tableau 12).

Pour ces deux individus, les indices d'efficacité $(D_i - D_f)/L$ des trajets sont assez élevés (autour de 0,7), et la vitesse moyenne est proche de 1 km/h. Ingmar a, quant à lui, manifesté un comportement particulier, puisqu'il n'est retourné dans son propre domaine qu'au bout de trois semaines. Il a été radio-localisé toutes les trois minutes durant les trois premières nuits suivant son relâché, puis quotidiennement pendant 9 jours. Ingmar a passé ces trois premières nuits à errer dans le domaine vital du groupe voisin dans lequel il a été délocalisé et, au cours de la troisième nuit, nous avons pu l'observer régulièrement pendant près de 5 heures, alors qu'il recherchait de la nourriture sur un talus en bordure de route (figure 33). L'analyse de son trajet porte uniquement sur les trois premières nuits de son retour et montre que son efficacité et sa vitesse moyenne sont très faibles (tableau 12). Jusqu'au jour 12 inclus, il a ensuite été localisé quotidiennement, de jour dans le terrier principal du groupe CaB1 ou, de nuit, dans le domaine vital de ce groupe. Il a été retrouvé dans son terrier d'origine le 23^{ème} jour.

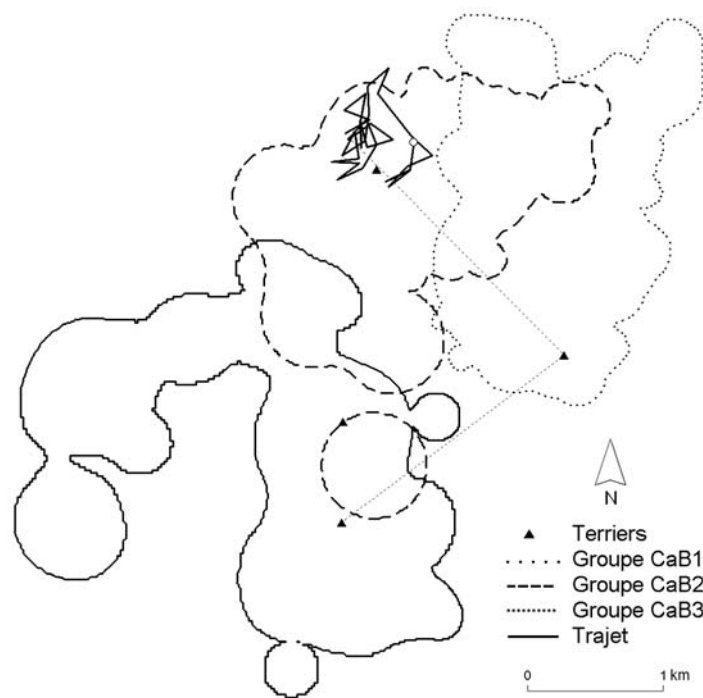


Figure 33 : Trajet discrétisé réalisé par Ingmar (groupe CaB3) délocalisé dans le domaine vital du groupe voisin CaB2, et tracé dans les domaines vitaux des groupes.

Nous avons cherché à déterminer si ces blaireaux se sont orientés à partir de leur point de relâché. Compte tenu de l'angle α formé par les deux droites partant du point de relâché et tangentes aux bordures du domaine vital de l'animal délocalisé (figure 34), la probabilité qu'un animal atteigne son domaine est de 0,2 (moyenne pour les quatre trajets des angles α

divisée par 360°) s'il se déplace en ligne droite dans une direction prise au hasard. La probabilité que les quatre animaux délocalisés rejoignent leur domaine de cette manière est alors de $1,6.10^{-3}$. Il est cependant plus réaliste de considérer que le déplacement de blaireaux délocalisés correspond à une marche au hasard corrélée (Benhamou, 2004). Nous avons alors formalisé ces déplacements sous la forme de pas de 200 mètres, dont les changements de direction sont tirés dans une distribution normale de moyenne nulle et d'écart-type 1 radian, et laissé aux animaux jusqu'à 10 km de recherche active. La probabilité que les blaireaux atteignent leur domaine, obtenue par simulations de Monte-Carlo, est alors d'environ 0,4. Même dans ce cas, la probabilité que les quatre blaireaux rentrent au hasard est très faible (0,025). On ne peut cependant pas conclure pour autant que les blaireaux s'orientent significativement vers leur propre domaine à partir du point de relâché. En effet, aucun des quatre blaireaux n'étant sorti du domaine vital du groupe voisin dans lequel il a été délocalisé, ces résultats sont compatibles avec l'hypothèse selon laquelle les blaireaux délocalisés n'ont pas d'informations sur la direction dans laquelle se situe leur propre domaine, mais qu'ils limitent leur recherche aléatoire au domaine voisin jusqu'à ce qu'ils atteignent par hasard leur propre domaine.

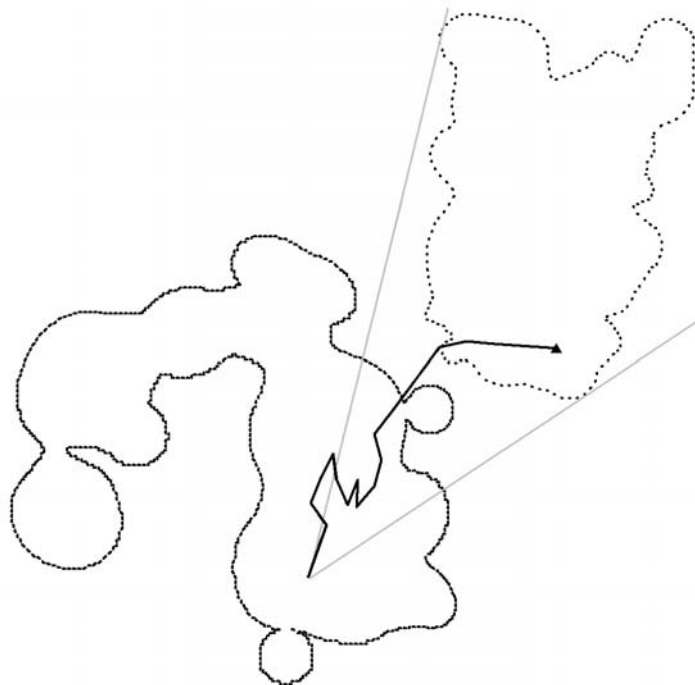


Figure 34 : Illustration, à partir du trajet de retour de Taïga (groupe CaB1) lors de sa première délocalisation dans le domaine vital d'un groupe voisin (CaB3), de la construction du secteur de retour, formé par les deux droites (en gris) partant du point de relâché et tangentes aux bordures du domaine vital de l'animal délocalisé.

Les trajets des animaux délocalisés dans le domaine d'un groupe voisin semblent comprendre deux phases. La première correspond à une recherche aléatoire confinée dans le domaine voisin, qui finit par progressivement rapprocher l'animal de son propre domaine. Cette première partie est la plus longue dans le temps et a atteint plus de 15 jours pour Ingmar. La deuxième partie du trajet est plus rectiligne et mène l'animal directement dans le terrier principal de son propre groupe. Cette partie semble beaucoup plus rapide et elle est probablement liée à la découverte, par l'animal, de repères familiers qui lui permettent de regagner son gîte en quelques dizaines de minutes.

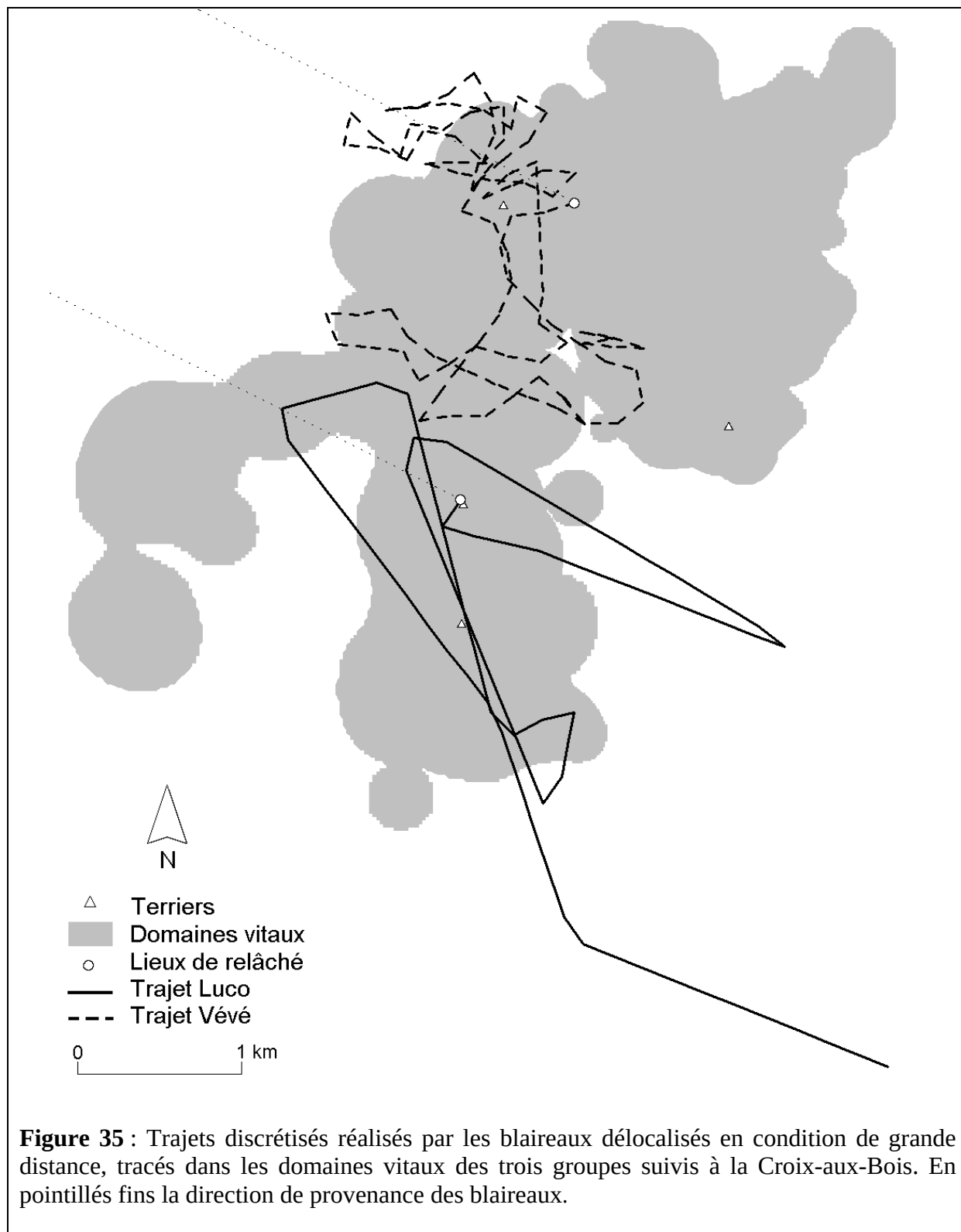
d- Délocalisations au-delà des domaines vitaux des voisins

d1- Grande distance

Lors de la première délocalisation à grande distance (Luco en 2003), un seul véhicule équipé était disponible, aussi l'animal a-t-il été suivi par une seule personne. Les analyses concernent le déplacement enregistré au cours des cinq premières nuits. Luco a été recherché sans succès au cours des deux nuits suivantes puis a été suivi à nouveau les nuits 8 et 9, encore perdu ensuite et suivi une dernière fois les nuits 11 et 12. Une dernière localisation ponctuelle a pu être effectuée le 23^{ème} jour après son relâché. En 2004, Vévé a été suivi par biangulation en simultané pendant les quatre nuits qui ont suivi son relâché, puis localisé dans la journée les trois jours suivants. Il a ensuite été perdu une journée, puis localisé ponctuellement le jour 9 puis le 14^{ème} jour pour la dernière fois.

Les deux blaireaux délocalisés à grande distance de leur site d'origine ont réalisé des trajets de grande amplitude, qui ne semblent pas tenir compte des domaines de blaireaux résidents (figure 35). Ces deux individus ont dormi au sol sans utiliser de terriers pour leur repos diurne. Les orientations des pas de 200 mètres ne sont pas distribuées de manière significativement non-uniforme pour Vévé et l'efficacité de son orientation est quasiment nulle. Si Luco a maintenu une direction générale au cours de son trajet, il ne s'est cependant pas rapproché de son ancien domaine et s'en est même éloigné, comme le montre la valeur négative de l'indice d'efficacité de son trajet (-0,23). La vitesse moyenne des animaux délocalisés à grande distance de leur site d'origine est faible, inférieure à 1 km/h (tableau 12).

Au cours du suivi dont ils ont fait l'objet, aucun de ces deux blaireaux n'a donc été capable de retrouver son terrier, ni même de s'en approcher. Par ailleurs, Luco, délocalisé en août 2003, a été recherché en 2004 autour de son lieu de capture initial, mais aucun signal n'a pu être capté.



d2- Moyenne distance

Nous avons recapturé et délocalisé à moyenne distance deux individus : Rocco en septembre 2004 et Myrtille en novembre 2004. Afin de ne pas relâcher les animaux à

proximité d'endroits habités, et en raison des contraintes liées à la radio-télémetrie, le seul endroit disponible pour ces délocalisations se situait dans une partie du terrain d'étude où les groupes voisins n'étaient pas suivis. Nous avons alors choisi le lieu de relâché de manière à ce qu'il soit éloigné d'au moins 3,5 kilomètres du domaine vital de l'animal concerné, c'est-à-dire à une distance correspondant à la longueur maximale observée pour un domaine vital sur notre terrain d'étude. Rocco et Myrtille ont ainsi, respectivement, été délocalisés à 6,9 et 5,5 km de leur terrier principal, ce qui correspond à des distances de 3,5 et 5,2 km des zones les plus proches connues pour avoir été précédemment occupées. Ni l'un ni l'autre n'avaient retrouvé leur terrier au bout de, respectivement, trois et un mois et nous avons alors choisi de ne pas renouveler ce type de délocalisation, pour des raisons d'éthique.

De même que pour Luco délocalisé à grande distance, Rocco, délocalisé à moyenne distance, s'est dirigé à l'opposé de son terrier d'origine, comme l'indique la valeur négative de l'indice d'efficacité (-0,5). Quant à Myrtille, son trajet est comparable à celui Vévé, puisque les orientations des pas de 200 mètres sont uniformément réparties dans toutes les directions et que son efficacité est nulle (tableau 12 et figure 36). Les autres caractéristiques du comportement de ces deux blaireaux montrent des similitudes avec celles des animaux délocalisés à grande distance de leur gîte d'origine. Ainsi, Myrtille et Rocco ont dormi au sol au cours de la journée, dans des zones de végétation dense, et non pas dans un terrier des blaireaux résidents sur les lieux qu'ils traversaient. De même, leurs trajets sont d'une grande amplitude, suffisamment grande pour que les animaux soient sortis du domaine dans lequel ils ont été relâchés. Nous ne connaissons pas ce domaine, mais les localisations de leur trajet les plus éloignées sont distantes de 9,2 et 3,8 km, respectivement pour Rocco et Myrtille, contre 3,5 km de longueur maximale pour les domaines vitaux des groupes relevés sur notre terrain.

Cette similarité entre les trajets des animaux délocalisés hors de la zone des voisins, à grande et à courte distance, montre que, relâchés au-delà des domaines vitaux des groupes voisins, les blaireaux ne semblent pas capables de retrouver leur gîte et manifestent les mêmes types de comportement de déplacement. Nous avons donc regroupé ces quatre trajets, pour les comparer à ceux des contrôles et à ceux des animaux délocalisés dans un groupe voisin.



Figure 36 : Trajets discrétisés réalisés par les blaireaux délocalisés à moyenne distance, et espace utilisé par ces animaux au cours de leur suivi préalable (domaines vitaux). Myrtille : groupe CaB1, Rocco : groupe CaB3 puis groupe CaB2.

3- Comparaison des différents types de délocalisation

Au cours de ces différents types de délocalisations, les animaux n'ont été capables de rentrer que lorsqu'ils étaient délocalisés dans leur propre domaine ou dans un domaine vital de voisins. Tous les animaux délocalisés au-delà de la zone des voisins, et ce quelle que soit la distance, n'ont pas retrouvé leur gîte d'origine.

L'efficacité des trajets diffère significativement selon les trois types de relâché (« contrôle », « voisins » et « au-delà des voisins » ; Kruskal-Wallis ; $N_1=2$; $N_2=3$; $N_3=4$; $H=16,3$; $p < 0,01$). Ce test n'est pas tout à fait valide, puisque deux animaux - Rocco et Taïga - ont été testés dans deux conditions, mais la faible valeur de p permet tout de même de rejeter l'hypothèse nulle de manière significative. En condition contrôle, les animaux sont plus rapides et mieux orientés vers leur gîte que lors des trajets spontanés. En ajoutant à cela le fait que ces animaux ne prennent pas le temps de se nourrir et qu'ils ne quittent pas leur gîte le reste de la nuit, on peut alors penser qu'un animal délocalisé est fortement motivé pour retrouver son propre gîte et que cette motivation est sans doute applicable à n'importe quel type de délocalisation. Les animaux délocalisés dans un domaine de voisin ont cependant une efficacité d'orientation et une vitesse moyenne inférieures à celles des animaux contrôles. Dans un domaine voisin, l'animal n'est ainsi pas capable de rentrer directement, mais semble rechercher la direction de son propre domaine en explorant le domaine de son voisin.

Les trajets pour lesquels la valeur de l'efficacité est la plus faible (Mann et Whitney unilatéral entre « voisins » et « au-delà des voisins » ; $N_2=3$; $N_3=4$; $U=0$; $p < 0,03$) sont ceux des animaux délocalisés à l'extérieur de la zone des voisins, quelle que soit la distance (moyenne ou grande distance). Ces quatre animaux ont exploré une vaste superficie, correspondant à plusieurs domaines vitaux de groupes, sans prendre de direction particulière ou en partant à l'opposé de leur gîte. On est bien dans le cas d'animaux ayant perdu toutes sortes de repères.

E- DISCUSSION

I- Contraintes méthodologiques liées au piégeage

1- Succès et aléas du piégeage

L'étude que nous avons conduit repose en grande partie sur la capture et la recapture des blaireaux, mais nous avons rencontré bien plus de difficulté à capturer ces animaux que ce auquel on pouvait s'attendre en se référant aux auteurs britanniques. En effet, à Wytham Wood (Woodroffe & Macdonald, 2000) et Woodchester Park (Wilson *et al.*, 2003a) par exemple, seules deux à trois de sessions de piégeage par an, de quelques jours chacune, suffisent pour que la plupart des blaireaux de la population soient capturés une première fois avant l'âge d'un an, puis repris une à trois fois par an. Il nous a fallu 3326 nuits-pièges, réparties sur 4 ans, pour parvenir à réaliser 61 captures dont 34 recaptures. Une grande partie des individus capturés (46%) n'ont pu être équipés d'émetteurs ou ont perdu leur collier, et, pour parvenir à suivre un nombre suffisant d'individus et réaliser des délocalisations expérimentales, le piégeage a donc dû être poursuivi de façon régulière toute l'année et a ainsi été très consommateur de temps. De plus, le piégeage s'est avéré, sur notre terrain d'étude, d'une efficacité très aléatoire en fonction des périodes, ce qui n'a autorisé aucune prévision concernant le nombre d'animaux qu'il serait possible de suivre. Par exemple, les 945 nuits-pièges des 7 derniers mois de travail sur le terrain n'ont, en tout et pour tout, permis que deux captures. Le caractère aléatoire du succès de capture des blaireaux a donc constitué une importante contrainte méthodologique sur notre terrain d'étude, qui doit être prise en compte dans l'élaboration d'éventuelles futures études du Blaireau sur ce même terrain.

Comparé aux autres terrains d'études de l'Europe continentale, nous avons cependant obtenu un relativement bon succès de capture, avec 53 nuits-pièges pour la capture d'un individu et 63 nuits-pièges en ne considérant que les adultes. En Suisse, sur un terrain de plaine similaire au nôtre, Ferrari (1997) a testé différents types de pièges et d'appâts et 124 nuits-pièges lui étaient nécessaires pour capturer un blaireau (277 nuits-pièges pour un adulte). Seuls les collets lui ont permis de capturer des adultes. Do Linh San (2002b), toujours en Suisse, obtient de meilleurs résultats, lui aussi à l'aide de collets, avec 171 nuits-pièges pour capturer un adulte. Quant à Lambert (1990) dans le centre de la France, il a finalement

choisi le déterrage d'un terrier afin de capturer au moins un individu. Dans le sud de l'Europe, les succès de capture sont encore plus faibles : par exemple en Espagne, Rodriguez *et al.* (1996) rapportent que 229 nuits-pièges sont nécessaires pour la capture d'un blaireau, et pour Revilla & Palomares (2002), chaque capture nécessite plus de 400 nuits-pièges. L'étude du mode d'occupation de l'espace par le Blaireau en Europe continentale, dans des populations de densités bien moindres qu'en Grande-Bretagne, s'avère donc largement tributaire du succès de capture des individus.

2- Représentativité de l'échantillon

Pour la plupart des populations de blaireaux étudiées, les auteurs décrivent une sexe-ratio de 1:1, à la naissance et chez les adultes (par exemple : Kruuk & Parish, 1987 ; Neal & Cheeseman, 1996), alors que celle de nos captures est fortement biaisée en faveur des mâles, que les deux terrains d'étude soient pris ensemble (1:0,5 ; N=27) ou séparément (1:0,3 à Bel-Val, N=13 ; et 1:0,66 à la Croix-aux-Bois, N=15). Dans notre étude, les mâles ont également plus souvent été recapturés que les femelles, et la question se pose donc de savoir si les mâles sont effectivement plus représentés dans la population étudiée ou s'ils sont plus faciles à piéger que les femelles. Le fait que la sexe-ratio s'équilibre lorsqu'on prend en compte les cadavres récoltés aux alentours des zones étudiées, et passe à 1:0,69 quel que soit l'âge (N=39), et 1:0,88 pour les animaux de plus d'un an (N=32) tend à valider cette dernière hypothèse, qui nécessite cependant d'être confirmée.

II- Structure génétique de la population et organisation sociale

La structure génétique de la population, ainsi que la mise en évidence de visites plus ou moins ponctuelles entre des groupes différents mais situés à faible distance les uns des autres seraient le signe qu'il peut exister entre les blaireaux des relations de voisinage qui ne sont pas agressives.

1- Structure génétique de la population

L'homozygotie moyenne et le taux de monomorphisme étant élevés (respectivement 89 et 68%), les blaireaux appartenant à la population de notre terrain et des alentours, soit plus de 2000 km², semblent fortement apparentés entre eux. L'homogénéité de la répartition de

l'information génétique, ainsi que l'absence de sous-groupes dans la représentation hiérarchique des distances génétiques euclidiennes entre dyades, supposent l'existence d'un flux de gènes dans l'ensemble de la population, et donc d'un taux de dispersion des blaireaux qui n'est pas négligeable. La décroissance de la variabilité génétique entre chaque niveau d'analyse (particulièrement faible dans les groupes de la Croix-aux-Bois) peut indiquer que ce brassage génétique concerne davantage les groupes d'une même sous-population. Ces résultats sont cependant à prendre avec précaution car le calcul de la variabilité et la détermination de la structure génétique de la population sont réalisés à partir des sites polymorphes, soit seulement 32% des 77 loci, c'est-à-dire trop peu pour être vraiment représentatif de la variabilité réelle.

De rares études génétiques ont été menées dans d'autres populations de blaireaux, en utilisant cette fois la technique des microsatellites. Les valeurs obtenues pour la Hollande et le Danemark sont de 25% pour le taux de monomorphisme et de 0,45 pour l'hétérozygotie moyenne, soit un peu plus faible que ce qui est observé pour les autres mustélidés (Bijlsma *et al.*, 2000). Dans les Iles Britanniques, les populations de blaireaux semblent relativement apparentées : Carpenter *et al.* (2003) montrent que l'homozygotie moyenne est de 55% et Domingo-Roura *et al.* (2003), dans la population en forte densité de Witham Wood, révèlent une population structurée, dont les sous-unités correspondent aux groupes sociaux, et dont la variabilité allélique, bien plus faible que celle mise en évidence par Bijlsma *et al.* (2000), pourrait s'expliquer par une réduction de la population dans un passé récent.

L'homozygotie moyenne et le taux de monomorphisme, très élevés de la population que nous avons étudiée, pourraient alors être la conséquence d'un « goulot d'étranglement » historique dû à la destruction des populations de blaireaux jusque dans les années 1980, suivi d'un phénomène de dérive génétique, à partir d'un très petit nombre de fondateurs survivants. Par ailleurs, contrairement aux populations britanniques très structurées génétiquement (Domingo-Roura *et al.*, 2003), où le taux de dispersion n'atteint parfois pas 10% (Harris & Cresswell, 1987 ; Cheeseman *et al.*, 1988 ; Woodroffe & MacDonald, 1993), la forte homogénéité génétique de la population que nous avons étudié semble indiquer que les individus effectuent des déplacements, dans le cadre de la dispersion ou simplement d'accouplements extra-groupe, probablement plus fréquents que dans la plupart des populations britanniques.

2- Variabilité des groupes et déplacements des animaux

D'après les estimations des effectifs des groupes, basées sur les observations aux terriers, et celle de leur composition, basées sur les captures réalisées, il apparaît que le nombre de mâles et de femelles peut considérablement varier selon les groupes. Certains ne semblent compter qu'un ou deux animaux, alors que pour d'autres, l'effectif est estimé autour de six-sept individus. De même, des groupes sont composés d'une majorité de femelles alors que dans d'autres nous n'avons capturé que des mâles et jamais observé de jeunes. Concernant les jeunes, bien qu'on considère généralement qu'il y a au moins une portée par an dans les groupes et que le nombre de portées d'un groupe ne dépend pas du nombre de femelles en âge de se reproduire (Hofer, 1988), nos observations semblent pourtant montrer qu'il n'y a quelquefois aucun jeune. Ceci est d'autant plus étonnant pour un des groupes suivis (CaB1) qu'il comportait plusieurs femelles sexuellement matures. Les raisons de cette absence apparente de reproduction certaines années dans certains groupes restent à étudier.

Aucun des 14 blaireaux que nous avons suivis, dont trois étaient âgés d'un à deux ans au moment de leur première capture, n'a manifesté de comportement de dispersion. Les accouplements pourraient alors avoir lieu principalement entre groupes voisins. Deux mâles adultes, sur les six que nous avons suivi, ont changé de groupe, mais ces déplacements ne semblent pas liés à la dispersion. Ils peuvent avoir eu lieu dans le cadre de la recherche de partenaires sexuels, puisqu'ils coïncident plus ou moins avec les périodes d'œstrus des femelles, puis nous avons observé que ces individus s'étaient de nouveau déplacés. Il pourrait donc s'agir de « visites » de plus ou moins longue durée, potentiellement liées à la reproduction.

Ce système d'appariement des blaireaux de la population étudiée semble donc se rapprocher de celui mis en évidence dans les populations britanniques en forte densité et vivant en groupes très territoriaux. Sous ces densités, la dispersion est très rare, les accouplements ont lieu entre voisins lors de visites des mâles comme des femelles et une minorité des mâles sont les pères d'une majorité des jeunes (Cheeseman *et al.*, 1988 ; Christian, 1994 ; Woodroffe *et al.*, 1995 ; Woodroffe *et al.*, 1997).

Une contradiction apparaît, puisque Woodroffe *et al.* (1995), en comparant plusieurs populations, mettent en évidence que les taux de dispersion annuelle augmentent sensiblement avec la diminution de la densité, alors que les déplacements entre groupes voisins diminuent. Il serait en fait étonnant que, dans la population que nous avons étudiée, le système d'appariement soit similaire à celui existant dans des populations vivant en densité dix fois

plus forte. Il est plus probable, étant donné que la plupart des auteurs s'accordent pour prêter aux blaireaux de très faibles taux de dispersion (Kruuk & Parish (1987) relèvent que les taux de dispersion maximum chez le blaireau ne dépassent pas 30%, et qu'ils se manifestent dans des populations de densité comparable à la notre), que nous n'ayons pas eu l'occasion d'observer ce comportement, en raison de sa rareté. Nous ne pouvons donc pas conclure que la dispersion est ici moins fréquente que dans des populations de densité similaire à la notre, d'autant que les analyses génétiques semblent indiquer l'existence de déplacements. Une étude à long terme, et à plus grande échelle, permettrait de confirmer la présence de dispersion dans cette population, et de mettre précisément en évidence le type de système d'appariement adopté par les blaireaux. Si cependant nos résultats reflétaient réellement l'absence de dispersion, nous nous trouverions alors face à un nouveau type d'organisation pour des groupes de blaireaux, confirmant alors la variabilité de leur mode de vie. De nouvelles questions se poseraient alors, sur les facteurs environnementaux qui sous-tendent l'organisation sociale du blaireau, déjà difficile à comprendre.

III- Utilisation de l'habitat et partage de l'espace

L'indice que nous avons choisi de développer spécifiquement pour ce travail a permis, au contraire des indices basés sur le calcul du pourcentage de surfaces partagées, de caractériser précisément le partage de l'espace. Les blaireaux que nous avons suivi peuvent avoir, à l'intérieur même du domaine vital de leur groupe d'appartenance, des préférences pour des zones particulières, mais sans défendre l'accès de ces dernières aux autres membres de leur groupe. Ces zones ne correspondent cependant pas à des habitats privilégiés, bien que les pâtures semblent relativement attractives. Les domaines vitaux des groupes de blaireaux voisins se recouvrent de manière importante et les zones partagées par des groupes différents sont des zones d'alimentation, qui ne sont ainsi pas défendues entre groupes voisins. Les groupes de blaireaux étudiés ne semblent donc pas territoriaux, du moins ne défendent-ils pas de ressources alimentaires.

1- Utilisation de l'habitat

Une variabilité inter-individuelle dans l'utilisation des habitats potentiellement disponibles dans un cercle de 2,5 km autour du terrier a été mise en évidence : certains

individus privilégient l'utilisation des pâtures, d'autres du milieu forestier, et d'autres encore utilisent l'habitat de manière relativement homogène. Cependant, le suivi de leurs déplacements a montré que des individus qui privilégient globalement la forêt peuvent passer de longues heures à rechercher leur nourriture dans les pâtures. Kruuk *et al.* (1979) montrent que ces dernières correspondent le plus souvent à un milieu favorable pour les lombrics, proies préférentielles des blaireaux (Neal, 1977 ; Kruuk & Parish, 1981 ; Hoffer, 1988 ; Roper, 1994). Kruuk *et al.* (1979) rapportent de plus que les blaireaux se nourrissent de préférence dans les pâturages d'herbe rase, où la disponibilité en lombrics est particulièrement élevée, et Harris (1982), Cresswell & Harris (1988), Lindström (1989) et Ferrari (1997) mettent en évidence la fréquentation de milieux privilégiés, qui peuvent éventuellement varier selon leur richesse saisonnière en ressources alimentaires. Bien que, sur notre terrain d'étude, une telle sélection de l'habitat n'ait pas été mise en évidence, il semble tout de même que les pâtures peuvent être considérées comme un milieu attractif pour les blaireaux.

La distribution spatiale des pâtures, riches en lombrics consommés par les blaireaux, est généralement hétérogène. De ce fait, elle a servi de support pour l'élaboration de la « Resources Dispersion Hypothesis » (RDH, Macdonald, 1983 ; Carr & Macdonald, 1986) hypothèse la plus communément citée - pour être défendue ou critiquée - pour expliquer la formation des groupes chez les carnivores non coopératifs. D'après cette hypothèse, la formation des groupes est favorisée par l'hétérogénéité de la distribution des ressources (le plus souvent alimentaires), dans l'espace et dans le temps. Le nombre de parcelles que doit alors contenir un domaine vital doit garantir des ressources suffisantes, même en cas de raréfaction de ces dernières et, de ce fait, un domaine vital qui suffit à un animal (ou à une unité sociale de base, par exemple un couple) fournit alors, en temps normal, une quantité de ressources qui permet d'accueillir des congénères supplémentaires, sans que cela porte préjudice au premier résident. Cette hypothèse semble vérifiée dans un bon nombre de populations de blaireaux, dont les proies se concentrent dans des habitats particuliers et dont les domaines vitaux englobent donc une superficie fixe de ces zones d'alimentation potentielles (Kruuk & Parish, 1982 ; Da Silva *et al.*, 1993 ; Woodroffe & Macdonald, 1993 ; Brøseth *et al.*, 1997 ; Feore & Montgomery, 1999 ; Johnson *et al.*, 2001a,b ; Johnson *et al.*, 2002). Dans notre cas, étant donné que les blaireaux utilisent de manière plus ou moins homogène les habitats qui entourent leur terrier principal, il semble que nous ne soyons pas dans les conditions d'application de la RDH, puisque nous ne pouvons pas mettre en évidence d'habitat (c'est-à-dire de parcelles de ressources) qui soit préférentiellement visité. Il nous est alors pratiquement impossible de dire si cette hypothèse est vérifiée ou non.

2- Partage de l'espace et territorialité

L'existence d'aires qui représentent environ 10% de la superficie du domaine vital mais dans lesquelles se concentrent 50% des localisations (alors qu'elles ne correspondent pas toujours aux alentours du terrier principal) implique que les blaireaux concentrent leurs déplacements routiniers dans des sites particuliers et qu'ils n'utilisent pas tout l'espace contenu dans leur domaine vital de manière homogène. Cependant, ces « aires d'intense activité » sont rarement d'un seul tenant. Jusqu'à quatre zones distinctes de superficie similaire sont ainsi mises en évidence pour certains blaireaux, qui semblent les exploiter sans en privilégier une en particulier. L'indice de non-recouvrement indique que les blaireaux suivis à la Croix-aux-Bois utilisent intensément des zones qui sont moins souvent visitées par leurs congénères. A chaque animal correspond ainsi plus ou moins une ou plusieurs zones particulières, le plus souvent indépendantes de l'habitat, dans lesquelles il recherche préférentiellement sa nourriture. Pourtant, étant donné que, pour un individu donné, la valeur de cet indice de non-recouvrement dépend de l'effectif de son groupe (l'existence des zones exclusives tend à diminuer lorsque l'effectif du groupe augmente), il apparaît que ces zones ne semblent pas défendues contre les congénères et que tout l'espace du domaine vital d'un groupe peut être utilisé par tous les membres de ce groupe.

Entre groupes voisins également, l'indice de recouvrement indique l'existence de zones partagées, alors que chez le Blaireau, le recouvrement entre domaines vitaux de groupes est rare. Les populations de Grande Bretagne sont considérées comme vivant typiquement en groupes territoriaux (Kruuk, 1978a, 1989 ; Roper *et al.*, 1986 ; Stewart *et al.*, 1999) et c'est également le cas pour les populations d'autres régions d'Europe : Espagne (Revilla, 2000 ; Revilla & Palomares, 2002), Italie (Marassi & Biancardi, 2002) ou Pologne (Kowalczyk *et al.*, 2003a,b). Dans notre cas, les blaireaux ne semblent pas territoriaux et la zone de recouvrement, qui contient plus de 50% de pâtures, correspond aux aires les plus fréquemment utilisées par les individus des deux groupes. Pour le terrain d'étude de Bel-Val, l'absence de territorialité apparaît au travers de l'utilisation d'une même prairie par deux mâles, alors que leurs terriers principaux en sont distants de plus de 2 km. De plus, sur ce terrain, les latrines se situent à moins de 200 mètres d'un terrier principal (Bodin, 2001) et non pas en limite des domaines vitaux des groupes comme décrit lorsque les blaireaux sont territoriaux, ce qui, selon Cresswell & Harris (1988) confirme l'apparente absence de territorialité des groupes que nous avons étudiés.

L'absence de territorialité chez les groupes de blaireaux a été mise en évidence dans des situations particulières. Kruuk & Parish (1987) notent que l'organisation spatiale des groupes de blaireaux en Ecosse tend vers un système moins territorial lorsque la disponibilité de la proie principale diminue de moitié. La non-territorialité observée par Tuytens *et al.* (2000a,b) dans le sud-ouest de l'Angleterre est consécutive à la destruction des blaireaux dans le cadre de la lutte contre la tuberculose bovine (dont ils peuvent être vecteurs), et O'Corry-Crowe *et al.* (1996) et Sleeman (1992) font les mêmes conclusions en Irlande. En Suisse (Ferrari, 1997 ; Do Linh San, 2002b) et en France (Mouchès, 1981), où les populations de blaireaux sont chassées et sont en densité faible à moyenne (0,5 à 2 adultes par km²), les groupes de blaireaux ne semblent pas non plus défendre de territoire. La territorialité chez les blaireaux semble donc associée aux fortes densités de population et ne pas se manifester dans les populations dérangées (chasse) et en faible densité. Il faut noter cependant que des groupes de blaireaux, suivis en Angleterre dans les faubourgs de Bristol, ne semblent pas territoriaux, bien que la densité soit moyenne à forte (5 à 10 adultes par km²) (Cheeseman *et al.*, 1988 ; Cresswell & Harris, 1988). La disponibilité des ressources alimentaires expliquerait, peut-être, cette tolérance spatiale entre groupes.

La définition de la territorialité que nous avons retenue, soit « une surface occupée plus ou moins exclusivement par un animal ou un groupe, par le biais de la répulsion, à travers la défense et l'avertissement » (Wilson, 1975), ne donne aucune indication sur ce qui est défendu, si ce n'est la surface en elle-même. Divers types de ressources peuvent être défendus par le biais de la territorialité et, notamment, les ressources alimentaires (Davies & Houston, 1984 ; Pulliam & Caraco, 1984). Dans le cas des blaireaux, comme les ressources alimentaires utilisées sont hétérogènes et non prédictibles, la défense d'un territoire repose sur celle d'un certain nombre de parcelles potentiellement riches en ressources, plutôt que sur celle d'une surface donnée (Macdonald, 1983 ; Carr & Macdonald, 1986).

Des variations dans les caractéristiques de la disponibilité des ressources alimentaires (distribution, richesse et prédictibilité des fluctuations) peuvent néanmoins entraîner des variations dans le comportement territorial des populations (Davies & Houston, 1984 ; Pulliam & Caraco, 1984). En Espagne, des blaireaux soumis à des conditions de raréfaction des ressources alimentaires montrent un comportement territorial exacerbé entre les membres d'un même groupe, et les individus considérés comme dominants (à partir de leur statut reproducteur) s'accaparent les sites les plus riches en ressources, au détriment de leurs congénères subordonnés (Revilla & Palomares, 2001). Au contraire, la territorialité s'abaisse

avec la diminution des ressources pour la population étudiée par Kruuk & Parish (1987) en Ecosse.

Sur notre terrain d'étude, l'accès aux ressources alimentaires ne semble pas défendu, même au cours de l'été 2003 au cours duquel il semble que les ressources alimentaires aient été particulièrement limitées. En effet, lors de cette période de sécheresse et jusqu'à l'automne 2003, la masse corporelle des blaireaux capturés est faible, ceux-ci sont maigres et les individus qui ont été recapturés à cette période semblaient avoir perdu du poids depuis leur précédente capture (collier plus lâche autour du cou qu'au printemps). De plus, la croissance des jeunes capturés lors de l'été 2003 semblait ralentie. Enfin, les animaux capturés plus tard, au cours de l'hiver 2003-2004, étaient plus gras et plus lourds que durant la période précédente, alors qu'habituellement été et automne correspondent à une période d'engraissement pour les blaireaux et l'hiver à une période d'amaigrissement (Kruuk & Parish, 1983). Cependant, l'organisation spatiale des blaireaux, pendant l'été 2003, ne diffère pas de celle observée pour les autres périodes. Concernant les autres saisons, les recouvrements sont observés quelle que soit la période, excepté en hiver où les animaux ont une activité très réduite et se cantonnent autour du terrier principal lors de leurs sorties, peu fréquentes et de courte durée.

La défense d'un espace individuel (ou de groupe) peut aussi être basée sur la défense d'une ressource telle que le gîte. Celui-ci revêt en effet une grande importance chez le Blaireau, puisqu'il abrite la mise-bas et l'élevage des jeunes et rassemble l'ensemble du groupe pendant l'hiver (Roper, 1992 ; Doncaster & Woodroffe, 1993). Son importance est d'autant plus grande que les sites potentiels d'implantation sont limités (Neal & Roper, 1991 ; Stewart *et al.*, 1999). Dans notre étude, aucune des zones partagées entre groupes voisins n'est située à proximité des terriers principaux, ce qui laisse à penser que l'accès à ces derniers et leurs environs est défendu contre l'intrusion de blaireaux étrangers au groupe. Par contre, les terriers principaux ne représentent pas un lieu central à partir duquel les membres d'un groupe exploitent l'espace, ni un lieu de référence pour un partage équitable de l'espace entre groupes voisins (ce qui impliquerait un partage de l'espace sous forme de mosaïque de Dirichlet). Ceci, et le fait que les groupes semblent accepter la visite de congénères voisins, ce que nous avons aussi observé lors de l'expérimentation de retour au gîte, tempère cependant cette hypothèse. Si l'espace autour du terrier principal semble utilisé plus ou moins exclusivement par les membres du groupe résident, des voisins peuvent éventuellement être accueillis dans ce terrier, du moins ponctuellement.

Par ailleurs, la territorialité peut également être organisée, au moins temporairement, autour de la défense de partenaires sexuels (Powell, 1979 ; Clutton-Brock, 1989 ; Sandell, 1989). Roper *et al.* (1986) ont ainsi développé l'hypothèse de l'anti-kleptogamie pour expliquer la formation et le maintien de groupes territoriaux chez le blaireau, en considérant que les mâles défendent leur territoire, et les femelles qui y résident, contre l'incursion d'autres mâles. Dans notre cas, il semble, au contraire, que nous soyons dans une situation où des mâles (et éventuellement des femelles, bien que nous n'ayons pas observé de déplacements de leur part) peuvent ponctuellement rendre visite aux groupes voisins, et l'hypothèse de la défense des partenaires sexuels semble alors devoir être rejetée.

Malgré la tolérance entre individus de groupes voisins, quel que soit leur sexe, qui semble apparaître ici, nous avons observé, lors des captures, que les blaireaux mâles pouvaient porter des blessures ou des cicatrices plus ou moins récentes. Notamment, il était rare qu'un mâle adulte n'ait pas les oreilles plus ou moins déchirées, voire totalement absentes, et nous avons plusieurs fois capturé des mâles portant une large blessure, de type morsure, à l'arrière-train. Ce type de blessures provient vraisemblablement de combats avec d'autres blaireaux mâles, étant donné que les femelles n'en portent jamais et que les potentiels prédateurs naturels du blaireau (loup, lynx et ours) ont depuis longtemps disparu de la région. La plupart des blessures récentes sont observées pendant les périodes de reproduction, probablement caractéristiques de la survenue de relations sociales plus agressives, liées à la recherche de partenaires sexuels.

Notre étude ne permet pas de mettre en évidence les relations entre groupes qui ne sont pas directement voisins, mais nous pouvons indirectement remarquer que ces relations semblent moins tolérantes qu'entre voisins proches. En effet, lors des délocalisations à grande et moyenne distances, c'est-à-dire au-delà des domaines vitaux des groupes voisins, les animaux relâchés n'ont jamais été localisés dans un terrier, mais ont dormi au sol dans des zones de végétation dense. Pour ces animaux, les terriers ne correspondent alors pas à des abris, et il est probable qu'ils en soient chassés de manière agressive par les résidents, puisque un des individus délocalisés à grande distance a été observé blessé au cours de son suivi. Il est en effet fréquent que des blaireaux étrangers soient chassés de manière agressive par les animaux résidents (Harris *et al.*, 1990a ; Kruuk, 1989 ; Mulder, 1996). De plus, la dispersion concerne des adultes mâtures et non des jeunes tout juste émancipés : les mâles qui partent en dispersion sont généralement les plus grands du groupe et les femelles dispersantes semblent le plus souvent chasser les femelles natives de leur groupe d'arrivée (Woodroffe *et al.*, 1995,

1997). Toutes ces observations laissent à penser que les dispersants s'imposent dans leur groupe d'arrivée, davantage qu'ils n'en sont acceptés.

Dans la population étudiée ici, les blaireaux semblent se distribuer dans l'espace sans avoir de contrainte autre que celle de quitter le terrier principal et d'y revenir, celui-ci n'étant cependant pas à la base de l'organisation spatiale. Ce cas de figure, assez particulier pour des blaireaux en terme de territorialité et de partage de l'espace entre animaux de groupes différents, a déjà été observé mais dans une moindre mesure, dans les faubourgs de Bristol (Cheeseman *et al.*, 1988 ; Cresswell & Harris, 1988) ou dans certaines régions d'Europe continentale (Mouchès, 1981 ; Ferrari, 1997 ; Do Linh San, 2002b).

Il est possible que la tolérance et le partage de l'espace chez le blaireau, tels que nous les avons mis en évidence au travers de cette étude, ne s'appliquent qu'entre voisins directs et non entre « voisins de voisins ». Les résidents chasseraient de façon agressive les congénères qui ne seraient pas des voisins familiers.

Ainsi, Cheeseman *et al.* (1988) et Evans *et al.* (1989) définissent des « supers-groupes » composés de trois ou quatre groupes différents mais voisins directs, qui se tolèrent plus ou moins sur leur domaine vital et dans leurs terriers principaux. De même, Christian (1994), dans une population de forte densité en Angleterre, relève de nombreux déplacements entre les groupes et des relations non agressives envers les visiteurs lorsqu'ils proviennent de groupes voisins. Dans notre cas, la densité est environ dix fois plus faible que dans les travaux qui décrivent des « super-groupes » (Cheeseman *et al.*, 1988 ; Evans & Macdonald, 1989) et, bien que l'hypothèse de la défense des femelles du groupe (Roper *et al.*, 1986) semble à écarter, il s'avère cependant que les mâles peuvent être agressifs entre eux au cours des périodes de reproduction. Pourtant, nous n'avons pas mis en évidence de comportement territorial entre les mâles, ni même d'évitement spatial, quelle que soit la période. En revanche, les femelles ne portent aucune blessure et aucune n'a, non plus, défendu d'espace particulier, qui aurait pu lui apporter des ressources alimentaires supplémentaires au détriment des autres femelles, alors que de la compétition entre femelles, pour l'accès aux ressources ou à la reproduction, a été mise en évidence dans plusieurs populations (Cheeseman *et al.*, 1987 ; Woodroffe & Macdonald, 1995 ; Woodroffe *et al.*, 1995). La compétition entre les mâles existe donc, mais ne donne pas lieu à un comportement territorial. Si la possibilité d'un déséquilibre de la sexe-ratio en faveur des mâles dans notre population était confirmée, on peut alors imaginer un déficit en partenaires sexuels pour les mâles. Comme la territorialité basée sur les ressources alimentaires diminue lorsque les ressources se raréfient (Davies &

Houston, 1984 ; Pulliam & Caraco, 1984 ; Kruuk & Parish, 1987), il est possible que le schéma soit le même si les femelles sont considérées comme une ressource pour les mâles.

Il serait alors intéressant de comprendre comment les relations sociales varient avec les caractéristiques d'individus visiteurs, notamment selon le niveau de recouvrement entre le domaine vital des résidents et celui du visiteur, la distance et l'existence d'autres domaines vitaux entre eux lorsqu'ils ne sont pas recouvrant, mais aussi selon le sexe et l'âge du visiteur, ou la composition du groupe des résidents. Il serait nécessaire aussi de clarifier la valeur de la sexe-ratio, la structure génétique de la population et le taux de dispersion, afin de comprendre plus précisément l'organisation sociale de ces groupes de blaireaux, qui présentent à la fois des caractéristiques habituellement mises en évidence dans des populations de très haute densité, et des caractéristiques plus souvent attendues pour une population de faible densité.

IV- Mise en évidence d'une représentation du voisinage par l'expérimentation de retour au gîte

L'expérimentation de retour au gîte a jusqu'à présent été réservée à l'étude des capacités d'orientation chez de nombreuses espèces, qu'il s'agisse d'insectes (revue in Wehner, 1992), d'oiseaux (revue in Papi & Wallraff, 1992), de reptiles (par exemple Sullivan *et al.*, 2004) ou de mammifères (revue in Bovet, 1992). Les travaux sur ces derniers sont cependant moins fréquents et concernent le plus souvent des rongeurs. Quelques délocalisations de grands carnivores dans le cadre de réintroductions ou de protection du bétail ont également été réalisées (Griffith *et al.*, 1989 ; Linnell *et al.*, 1997 ; Bradley *et al.*, 2005). Cependant, nous sommes, à notre connaissance, les premiers à avoir mise en place une expérimentation de ce type dans le but de déterminer comment des animaux peuvent se représenter l'organisation spatiale des domaines vitaux de leurs voisins.

Nos résultats montrent que les blaireaux ne sont capables de retrouver leur gîte que lorsqu'ils sont délocalisés dans leur propre domaine ou dans le domaine d'un voisin, mais qu'en dehors de cette zone utilisée par des individus familiers, ils perdent toute capacité de retour. Les différences qui apparaissent entre le trajet de retour d'un animal dans son propre domaine par rapport au trajet à partir du domaine d'un voisin nous informent sur la connaissance que les blaireaux possèdent sur leurs voisins.

1- Une expérimentation tributaire des aléas du piégeage

Le protocole que nous avons défini prévoyait que chaque animal « délocalisé » soit soumis à chaque type de délocalisation, afin que l'analyse statistique porte sur des données appariées. Cependant, en raison des aléas du piégeage, des difficultés de recaptures et de la contrainte de suivre un animal au moins un mois avant de pouvoir le délocaliser, le protocole n'a pu être appliqué comme prévu initialement et les onze délocalisations réalisées concernent sept individus. Nos données sont donc en partie appariées, puisque des individus ont été délocalisés dans plusieurs conditions, mais en parties indépendantes. Nos résultats doivent ainsi être considérés comme une première étude qualitative, qu'il serait nécessaire de compléter par un plus grand nombre de trajets pour une analyse davantage quantitative.

2- Mise en évidence du stress, effet sur les animaux délocalisés

Des lapins, des chauves-souris ou des rongeurs délocalisés ont tendance, dans un premier temps, à rechercher un abri à proximité du lieu de relâché, dans une zone de végétation dense par exemple, avant de repartir à la recherche de leur gîte (Bovet, 1992). Le premier effet de la délocalisation, ainsi mis en évidence, semble alors être le stress. Chez les blaireaux, nous avons observé, en dehors du cadre de l'expérimentation de retour au gîte, que sur les 24 blaireaux relâchés sur leur lieu de capture, c'est-à-dire au niveau de leur terrier principal, 23 sont directement rentrés dans leur terrier. En localisant par radio-télémétrie ceux d'entre eux qui étaient équipés d'un collier-émetteur, nous avons observé qu'ils ne sortaient pas la nuit de leur relâché. Lors des délocalisations, les blaireaux qui ont été relâchés dans leur propre domaine (contrôle) sont rentrés à leur gîte rapidement, sans prendre le temps de se nourrir et par un chemin relativement rectiligne.

Qu'ils soient délocalisés ou non, les blaireaux semblent donc subir un certain stress induit par la manipulation, qui comprend la capture, l'anesthésie et le transport. Ces effets de la manipulation motiveraient alors les blaireaux à retrouver au plus vite l'abri sécurisant du terrier habituel et à s'y terrer plusieurs heures, même lorsqu'ils sont relâchés dans un lieu connu et régulièrement utilisé. Nous vérifions ainsi le premier principe de l'expérimentation de retour au gîte, qui prévoit que l'animal délocalisé cherche à rentrer au plus vite à son gîte.

3- Capacité d'orientation à grande distance, gradients environnementaux

Aucun des animaux délocalisés à grande ou à moyenne distance n'a été capable de retrouver son gîte ni même de s'en approcher, du moins au cours des quelques semaines durant lesquelles nous les avons radio-localisés plus ou moins régulièrement. De plus, les individus délocalisés à moyenne distance n'avaient pas regagné leurs terriers d'origine quelques mois après les délocalisations. Leurs trajets ne sont pas orientés et peuvent correspondre à des trajets de recherche aléatoire plus ou moins extensive, qui a lieu sur une grande surface. Ainsi, comme on pouvait le supposer pour un carnivore terrestre délocalisé à bonne distance de chez lui, il semble effectivement que les blaireaux ne disposent d'aucun repère leur permettant de s'orienter pour regagner leur domaine d'origine. Ils ne semblent notamment pas capables de s'orienter grâce à l'utilisation de champs de gradients environnementaux, physico-chimiques ou paysagers.

Les capacités de retour au gîte des blaireaux délocalisés dans le domaine de leurs voisins ne semblent donc dépendre que de la connaissance sociale et spatiale qu'ils possèdent de leurs voisins, et ne sont pas biaisées par des capacités d'orientation à plus ou moins grande distance. Cependant, des travaux récents montrent que certains carnivores sont capables de retrouver leur domaine vital d'origine depuis des sites de relâché relativement lointains. C'est le cas des pumas (Ruth *et al*, 1998) ou des loups (Fritts *et al*, 1984). Bradley *et al*. (2005) ont récemment montré que des loups, délocalisés dans le cadre de la protection du bétail, peuvent retourner à leur site de capture après avoir parcouru jusqu'à 300 km, en contournant ou en traversant des obstacles potentiels, comme des lacs ou de grands espaces ouverts. Ce sont les adultes relâchés seuls qui ont le taux de retour le plus élevé, contrairement aux individus d'une même meute relâchés ensemble, qui tendent à s'installer à proximité de leur lieu de relâché. La distance de délocalisation semble jouer aussi un rôle important, puisque Bradley *et al*. (2005) remarquent, comme l'avait déjà fait observer Bovet (1992), que le succès de retour diminue avec l'augmentation de la distance. Les mécanismes d'orientation mis en œuvre par ces espèces pour retrouver leur site d'origine restent cependant mal connus.

Le seuil de distance à partir duquel l'animal ne parvient plus à retrouver son gîte d'origine semble lié à la superficie moyenne du domaine vital de l'espèce considérée (Bovet, 1992). Il est donc probablement lié à la superficie que l'animal est susceptible d'avoir explorée au cours de ses activités routinières, mais aussi au cours d'excursions ponctuelles, plus difficiles à mettre en évidence. Cette distance critique semble cependant variable selon les populations, et, étant donné la grande variabilité de la superficie des domaines vitaux chez

la plupart des espèces, il serait intéressant de comparer ce seuil de distance avec la superficie du domaine vital de l'individu relâché et, plus encore, avec celle des domaines vitaux de ces proches voisins. Ce type de comparaison permettrait de déterminer plus précisément si les mammifères terrestres disposent réellement de capacités d'orientation à grande distance, ou s'ils utilisent des informations basées sur les relations sociales qu'ils entretiennent avec leurs voisins.

4- La représentation spatiale que les blaireaux se font de leur voisinage

Tous les blaireaux délocalisés dans le domaine vital d'un de leurs voisins ont été capables de retrouver leur gîte d'origine sans sortir de la zone des voisins et, lorsque le retour au gîte s'est déroulé en plus d'une nuit, ils ont pris leur repos diurne dans le terrier principal d'un groupe voisin. Dans le domaine vital de ce dernier, les blaireaux ne semblent donc ni réellement perdus, ni rejetés, au contraire des animaux délocalisés au-delà des voisins, pour qui les terriers éventuellement rencontrés ne correspondent pas à des abris et qui subissent alors un stress supplémentaire en dormant au sol.

Cependant, dans le domaine vital d'un groupe voisin, et malgré l'effet du stress qui doit être similaire dans tous les types de délocalisation, les blaireaux ne sont pas capables de rentrer directement à leur gîte, comme ils le font en condition contrôle. Le fait qu'ils réalisent une recherche de type aléatoire laisse à penser qu'ils ne disposent pas de repères directs leur permettant de prendre la direction de leur gîte, ni même de leur propre domaine. En limitant leur recherche au domaine vital du groupe voisin dans lequel ils ont été relâchés, les blaireaux montrent qu'ils reconnaissent cette zone comme étant occupée par des individus voisins et familiers et comme étant à proximité de leur propre domaine, mais ils ne semblent pas capables de s'y orienter.

Les blaireaux semblent donc capables d'utiliser les connaissances acquises sur leur voisinage pour retrouver leur gîte indirectement lorsqu'ils sont délocalisés dans le domaine d'un groupe voisin. Comme ils ne sortent pas de ce domaine vital avant d'avoir retrouvé le leur, il est probable que ces connaissances soient basées sur le marquage olfactif des domaines vitaux, celui-ci étant réparti sur l'ensemble du domaine vital d'un animal (revue dans Benhamou, 1998). Il est cependant difficile de mettre en évidence précisément quels types de connaissances peuvent avoir les blaireaux de l'organisation spatiale des domaines vitaux de groupes qui les entourent. La première partie, aléatoire, du trajet des animaux délocalisés dans un domaine vital de voisin peut les amener à parcourir une grande partie du domaine, puis la

deuxième partie plus rectiligne les mène directement dans leur propre terrier principal. Le fort recouvrement existant entre les domaines vitaux de groupes voisins et le fait que nous avons probablement sous-estimé les domaines de groupes, puisque nous n'en connaissons pas tous les membres, ne nous permettent pas, en l'état des connaissances, de définir à quoi correspond le lieu à partir duquel les animaux délocalisés rentrent directement. Ainsi, deux hypothèses peuvent être avancées :

- Les blaireaux n'ont qu'une connaissance très limitée de l'organisation spatiale des groupes qui les entourent, et ne sont capables de prendre la direction de leur propre gîte que lorsque leur trajet les amène par hasard dans des zones qu'ils ont déjà visité (leur propre domaine vital). Ils sont alors capables de réaliser le même type de trajet que dans les conditions contrôles.
- Les blaireaux ont une connaissance de l'organisation spatiale des groupes voisins par rapport à leur propre domaine. La rencontre d'une zone partagée par deux groupes voisins leur permettrait alors de connaître la direction de leur propre domaine. Pour un blaireau délocalisé dans le domaine du groupe situé, par exemple, au sud de son propre domaine, la rencontre de marques olfactives, au cours de son trajet de recherche, correspondant au domaine vital du groupe situé à l'est de son domaine pourrait alors lui indiquer que son domaine est vers la gauche. Il pourrait à partir de là réaliser un trajet plus ou moins rectiligne vers son propre domaine puis vers son gîte.

Pour pouvoir valider l'une ou l'autre de ces deux hypothèses il est nécessaire de définir avec précision les domaines vitaux des groupes, ainsi que ceux des individus délocalisés, et d'être par exemple dans une situation où les domaines vitaux des groupes sont organisés en mosaïque de Dirichlet, comme mis en évidence en Angleterre par Doncaster & Woodroffe (1993) et Blackwell & Macdonald (2000).

Il est possible, par ailleurs, que les capacités d'orientation des blaireaux délocalisés dans le domaine vital d'un groupe voisin dépendent de la qualité des relations sociales ou de l'agressivité existant entre les groupes. Il pourrait donc être intéressant de répéter cette expérimentation dans des populations d'organisation sociale et spatiale strictement territoriale, afin d'étudier plus précisément l'effet du partage de l'espace et de la tolérance inter-individuelle sur la capacité des blaireaux à localiser leur propre domaine en fonction de celui de leurs voisins.

F- CONCLUSION GENERALE

La population de blaireaux que nous avons étudiée ici se caractérise tout d'abord par une densité faible à moyenne (1 à 2 adultes au km²), dans un environnement qui peut être considéré comme relativement riche en terme de ressources alimentaires. Le climat humide est en effet propice aux lombrics et la distribution de maïs en forêt, pratiquée par les sociétés de chasse à destination des sangliers, apporte aux blaireaux une ressource alimentaire secondaire non négligeable. Cette population est en cours d'augmentation après avoir quasiment disparue il y a une vingtaine d'années, en raison de la chasse et du piégeage intensifs. La structure génétique de cette population se caractérise par une grande homogénéité et il serait particulièrement intéressant de la comparer à des populations plus éloignées et qui n'auraient pas subi de campagnes de destruction massive, afin d'obtenir des résultats qui nous permettraient des conclusions plus précises.

D'autres populations, étudiées en Europe continentale, semblent avoir des caractéristiques sociales et spatiales similaires à celles que nous avons relevées (Mouchès, 1981 ; Lambert, 1990 ; Ferrari, 1997 ; Do Linh San, 2002b). Les groupes sont peu ou pas territoriaux, avec une organisation spatiale souple et parfois de légers recouvrements entre domaines vitaux de groupes différents, et les individus peuvent se déplacer d'un groupe à l'autre pour des visites ponctuelles ou des séjours plus longs. Il semble cependant que les recouvrements entre groupes voisins mis en évidence ici sont plus importants que ce qui a été observé auparavant. Cependant, les difficultés de piégeage du blaireau que connaissent les auteurs (Lambert, 1990 ; Rodriguez *et al.*, 1996 ; Ferrari, 1997 ; Do Linh San, 2002b ; Revilla & Palomares, 2002), excepté en Angleterre, peuvent biaiser ces résultats puisque, dans ces conditions, il est probable qu'en ne marquant qu'une proportion limitée de la population, les domaines vitaux des groupes soient sous-estimés, et donc, que l'importance du recouvrement entre eux le soit également. Dans les populations en très forte densité (jusqu'à une vingtaine d'adultes au kilomètre-carré) qui sont étudiées dans le sud de l'Angleterre, les blaireaux sont organisés en groupes sociaux plus stables et territoriaux que ce que nous avons observé (revue dans Woodroffe & Macdonald, 1993). Il s'avérerait intéressant de conduire une étude à long terme sur la population ardennaise, pour déterminer, au cas où l'augmentation de la densité se poursuit, si l'organisation sociale et spatiale de cette population tend à se rapprocher de celle relevée en Angleterre, et si des comportements territoriaux apparaissent.

Dans notre étude, non seulement les groupes de blaireaux tolèrent la présence de membres des groupes voisins dans leurs zones d'alimentation, mais ils les tolèrent aussi dans leurs terriers principaux. Nous avons mis en évidence cette possibilité de partage du terrier principal dans les conditions naturelles lors des changements de groupes, mais aussi en conditions expérimentales, lors des délocalisations dans le domaine d'un groupe voisin. Cette observation, en condition expérimentale, peut revêtir un caractère plus significatif, puisque les animaux délocalisés n'ont pas « choisi » de rendre visite à leurs voisins, mais le fait que le terrier principal ne soit pas une ressource défendue reste tout de même à confirmer. Parallèlement à cette tolérance, les blaireaux semblent être capables de se représenter, au moins sommairement, l'organisation spatiale des domaines vitaux de leurs voisins. Il ne nous a cependant pas été possible de déterminer s'il s'agissait d'une simple capacité de reconnaître un domaine vital voisin ou de la capacité de se représenter l'organisation des groupes voisins autour de son propre domaine.

La tolérance entre des membres de groupes différents ne s'étend cependant pas au-delà des voisins directs. Les résidents n'ont pas partagé l'abri de leur terrier avec les blaireaux délocalisés à moyenne distance et ces derniers n'ont pas été capables de retrouver leur propre domaine. Les questions qui se posent alors concernent le type de relations sociales nécessaires aux animaux pour se représenter l'organisation spatiale des domaines vitaux de leurs voisins. En particulier, on peut se demander s'il est obligatoire que les blaireaux aient développé des relations sociales relativement complexes et tolérantes (qui sont absentes entre groupes éloignés) pour que cette représentation existe. Ce type de relations sociales pourrait aussi être absent dans le cas de groupes strictement territoriaux, et, dans ce cas, on peut se demander si la familiarisation à partir de la rencontre de marques olfactives frontalières est suffisante pour que les blaireaux se représentent l'agencement des territoires voisins par rapport à leur propre domaine vital. A priori, étant donné que les informations disponibles pour les blaireaux (frontière commune matérialisée par marquage olfactif) sont semblables à celles disponibles dans notre cas, le type de représentation spatiale devrait probablement être le même dans le cas de groupes strictement territoriaux. Nous devrions alors obtenir le même type de résultats, bien qu'il soit alors probable que des groupes territoriaux n'acceptent pas un congénère, même voisin, dans leur terrier principal. L'animal délocalisé pourrait alors être d'autant plus motivé à rentrer qu'il est chassé par ses voisins, et un animal ne s'installerait pas plusieurs jours dans le groupe voisin avant de regagner son propre domaine, comme nous l'avons observé. Dans notre étude, en raison des importants recouvrements, la superficie exclusivement utilisée par le groupe de voisins dans lequel un individu délocalisé est relâché

est relativement restreinte. L'animal trouve alors rapidement des informations (zone commune avec un autre voisin ou zone commune avec son propre groupe) qui lui permettent (ou pas, selon le type de représentation spatiale) de s'orienter. Dans une population territoriale, en revanche, puisqu'il n'y a aucun recouvrement, l'animal devra réellement atteindre une des frontières du domaine vital dans lequel il a été relâché avant d'obtenir des informations lui indiquant qu'il doit rebrousser chemin ou lui permettant éventuellement de déterminer la direction de son propre domaine, si sa représentation de l'organisation spatiale de son voisinage est suffisamment sophistiquée. Pour répondre à ces questions, cette expérimentation devrait être conduite dans plusieurs populations de blaireaux.

Chez les blaireaux, le niveau de socialité et le mode de partage de l'espace est très variable et semble dépendre de nombreux paramètres environnementaux (Cheeseman *et al.*, 1988 ; Woodroffe & Macdonald, 1993 ; Woodroffe *et al.*, 1995 ; Roper, 1994). Cette capacité d'ajustement peut ainsi conduire les populations de blaireaux vers différents types d'organisation sociale et spatiale.

Si on suppose que le mode de vie « socialement spécialisé » - c'est-à-dire soit en groupes sociaux, soit solitaire - a pour origine un mode de vie « opportuniste », très variable selon la disponibilité des ressources, on peut alors imaginer que l'évolution vers la socialité ou le mode de vie solitaire a eu lieu à partir de l'évolution du degré de tolérance entre individus, lui-même lié aux contraintes environnementales. En effet, lorsque les conditions environnementales sont difficiles, les individus d'espèces opportunistes (c'est-à-dire qui peuvent vivre en groupes spatiaux) tendent à s'espacer et à vivre seuls ou en couples, en rejetant leurs congénères (par exemple Cresswell & Harris, 1988 ; Pigozzi, 1990 ; Johnson *et al.*, 2000 chez le Blaireau ; Owens & Owens, 1996 chez la Hyène brune ; Clutton-Brook, 1989). A l'inverse, dans la population que nous avons étudiée, la tolérance spatiale et sociale entre individus pourrait provenir de la bonne disponibilité des ressources alimentaires et donc de la faible compétition entre les individus, augmentée par la faible densité. Il semble, en effet, que la compétition pour les ressources alimentaires conduit à une intolérance inter-individuelle qui se traduit le plus fréquemment, chez les carnivores, par de la territorialité intra-sexuelle (Powell, 1979). Les espèces solitaires, généralement relativement spécialisées du point de vue alimentaire, sont donc dépendantes de la disponibilité d'un nombre restreint de ressources alimentaires. Il est ainsi possible de supposer que, au cours de l'évolution, la spécialisation de ces espèces leur a fait perdre en partie la flexibilité comportementale que manifestent les individus d'espèces plus généralistes. De ce fait, l'intolérance inter-

individuelle persiste même si les ressources sont abondantes puisque, chez les mustélidés solitaires, la variabilité des paramètres environnementaux peut être accompagnée de différences dans la superficie moyenne du territoire (Gittleman & Harvey, 1982 ; Davies & Houston, 1984) ou, éventuellement, dans le degré de partage de l'espace, mais elle n'entraîne pas de réelles variations dans le comportement social (Erlinge, 1995 ; Johnson *et al.*, 2000).

En revanche, si les ressources sont abondantes, les espèces opportunistes peuvent former des groupes spatiaux, et si ces conditions sont réunies suffisamment longtemps, des relations sociales complexes et des comportements de coopération peuvent se développer. Nous rejoignons alors l'hypothèse de Macdonald (1983), pour qui « *les bénéfices de la vie en groupe ne sont alors pas les causes de leur formation, mais les conséquences d'une socialité apparue antérieurement* ». Les liens sociaux une fois formés assurent la cohésion et la stabilité du groupe et l'apparition de comportements de coopération rend la socialité obligatoire. Ensuite, la dégradation des conditions de ressources alimentaires peut favoriser l'émergence d'une intolérance vis à vis des individus qui ne participent pas à ces relations sociales complexes, sous la forme de la territorialité de groupe.

Cette idée que les groupes spatiaux représentent le mode de vie le plus archaïque ne remet pas en cause les diverses hypothèses qui cherchent à expliquer la formation des groupes et l'origine de la socialité. En revanche, elle ouvre un nouvel axe de recherche, qui devra expliquer non plus le regroupement, mais l'espacement des individus, et leur évolution vers le mode de vie solitaire.

Les blaireaux européens sont présents sur une très grande aire de répartition, dans toute l'Eurasie de la façade atlantique au Japon, en excluant uniquement la péninsule Arabique, le sud de la chaîne himalayenne et la Sibérie (Griffiths & Thomas, 1993). Les études réalisées concernent pour leur plus grande partie la Grande Bretagne et notamment le sud de l'Angleterre. Les nombreuses études qui y ont été réalisées, accompagnées des quelques travaux, plus ponctuels, réalisés en Europe continentale, montrent la variabilité de l'organisation des groupes chez le Blaireau. Il est alors facile d'imaginer que l'immense diversité des conditions environnementales existant entre la Bretagne et le Kamtchatka a probablement donné naissance à un grand nombre de types d'organisation sociale et spatiale chez le Blaireau. Comme le soulignent Stopka & Johnson (2000), c'est là que nous devrions maintenant tourner notre regard, afin de mieux comprendre les mécanismes de la formation des groupes et la place des espèces de carnivores généralistes dans l'évolution de la socialité.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adams, E.S. **2001**. Approaches to the study of territory size and shape. *Annual review of Ecology and Systematics*, **32**: 277-303.
- Anderson, D.J. **1982**. The home range: a new non parametric estimation technique. *Ecology*, **63**: 103-112.
- Baker, P.J., Robertson, C.P.J., Funk, S.M. & Harris S. **1998**. Potential fitness benefits of group living in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Animal Behaviour*, **56**: 1411-1424.
- Baker, P.J., Funk, S.M., Harris, S. & White, P.C.L. **2000**. Flexible spatial organization of urban foxes, *Vulpes vulpes*, before and during an outbreak of sarcoptic mange. *Animal Behaviour*, **59**: 127-146.
- Batschelet, E. **1981**. *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, London.
- Bauduin, B., Pastoret, P.P. & Brochier, B. **1999**. Note sur l'évolution de la population de blaireaux (*Meles meles*) en Ardenne belge. *Cahiers d'Ethologie*, **19** (1): 75-82.
- Bearder, S.W. & Randall, R.M. **1978**. The use of fecal marking sites by spotted hyaenas and civets. *Carnivore*, **1**: 32-48.
- Beck, C.C. **1976**. Vetalar (ketamine hydrochloride): a unique cataleptoid agent for multispecies usage. *Journal of Zoo Animal Medicine*, **7**: 11-38.
- Bekoff, M., Diamond, J. & Milton, J.B. **1981**. Life-history patterns and sociality in canids: body size, reproduction, and behavior. *Oecologia*, **50**: 386-390.
- Benhamou, S. **1996**. Space use and foraging movements in the American red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Behavioural Proceedings*, **37**: 89-102.
- Benhamou, S. **1998**. Le domaine vital des mammifères terrestres. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, **53**: 309-335.
- Benhamou, S. **2004**. How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path: straightness, sinuosity, or fractal dimension? *Journal of Theoretical Biology*, **229**: 209-220.
- Bijlsma, R., Van De Vliet, M., Pertoldi, C., Van Apeldoorn, R.C. & Van De Zande, L. **2000**. Microsatellite primers from the Eurasian badger, *Meles meles*. *Molecular Ecology*, **9** (12): 2215-2216.
- Blackwell, P.G. & Macdonald, D.W. **2000**. Shapes and sizes of badger territories. *Oikos*, **89** (2): 392-398.
- Bodin, C. **2001**. Influence de la répartition des ressources alimentaires sur le choix de l'emplacement des terriers chez le Blaireau européen (*Meles meles*, L.). Rapport de DEA, Université Strasbourg I, 21p.

- Bovet, J. & Benhamou, S. **1988**. Spatial analysis of animal's movements using a correlated random walk model. *Journal of Theoretical Biology*, **131**: 419-433.
- Bovet, J. **1992**. Mammals. In: *Animal homing* (Ed by F. Papi), pp 321-361. London: Chapman & Hall.
- Bradley, E.H., Pletscher, D.H., Bangs, E.E., Kunkel, K.E., Smith, D.W., Mack, C.M., Meier, T.J., Fontaine, J.A., Niemeyer, C.C. & Jimenez, M.D. **2005**. Evaluating wolf translocation as a nonlethal method to reduce livestock conflicts in the northwestern United States. *Conservation Biology*, **19** (5): 1498-1508.
- Brøseth, H., Knutsen, B. & Bevanger, K. **1997**. Spatial organisation and habitat utilisation of badgers *Meles meles*: effects of food patch dispersion in the boreal forest of central Norway. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **62**: 12-22.
- Calhoun, J.B. & Casby, J.U. **1958**. Calculation of home range and density of small mammals. *U.S. Public Health Monograph*, 55p.
- Caraco, T. & Wolf, L.L. **1975**. Ecological determinants of group size for foraging lions. *American Naturalist*, **109**: 343-352.
- Carey, A.B., Horton, S.P. & Reid, J.A. **1989**. Optimal sampling for radiotelemetry studies of spotted owl habitat and home range. Research Paper PNW-RP-416. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 17p.
- Carpenter, P.J., Dawson, D.A., Greig, C., Parham, A., Cheeseman, C.L. & Burke, T. **2003**. Isolation of 39 polymorphic microsatellite loci and the development of a fluorescently labelled marker set for the Eurasian badger (*Meles meles*) (Carnivora: Mustelidae). *Molecular Ecology Notes*, **3**: 610-615.
- Carr, G.M. & Macdonald, D.W. **1986**. The sociality of solitary foragers: a model based on resource dispersion. *Animal Behaviour*, **34**: 1540-1549.
- Cheeseman, C.L., Wilesmith, J., Ryan, J. & Mallinson, P.J. **1987**. Badger population dynamics in high density area. *Symposium of the Zoological Society of London*, **58**: 279-294.
- Cheeseman, C.L., Cresswell, W.J., Harris, S. & Mallinson, P.J. **1988**. Comparison of dispersal and other movements in two Badger (*Meles meles*) populations. *Mammal Review*, **18** (1): 61-72.
- Christian, S.F. **1994**. Dispersal and other inter-group movements in badgers, *Meles meles*. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **59** (4): 218-223.
- Clutton-Brock, T.H. **1989**. Mammalian mating systems. *Proceeding of the Royal Society of London*, **236** (B): 339-372.

- Creel, S.R. & Creel, N.M. **1991**. Energetics, reproductive suppression and obligate communal breeding in carnivores. *Behavioural Ecology & Sociobiology*, **28**: 263-270.
- Cresswell, W.J. & Harris, S. **1988**. Foraging behaviour and home range utilization in a suburban badger (*Meles meles*) population. *Mammal Review*, **18** (1): 37-49.
- da Silva, J. & Macdonald, D.W. **1989**. Limitations of tooth wear as a means of aging Eurasian badgers, *Meles meles*. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, **44** (3): 275-278.
- da Silva, J., Woodroffe, R. & Macdonald, D.W. **1993**. Habitat, food availability and group territoriality in the European badger. *Oecologia*, **95**: 558-564.
- Davies, N.B. & Houston, A.I. **1981**. Owners and satellites: the economics of territory defence in the pied wagtail, *Motacilla alba*. *Journal of Animal Ecology*, **50**: 157-180.
- Davies, N.B. & Houston, A.I. **1984**. Territory economics. In: *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (Ed by J.R. Krebs & N.B. Davies, 2nd edition), pp. 148-169. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- De Solla, S.R., Bonduriansky, R. & Brooks, R.J. **1999**. Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home range estimates. *Journal of Animal Ecology*, **68**: 221-234.
- Dixon, K.R. & Chapman, J.A. **1980**. Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecology*, **61**: 1040-1044.
- Do Linh San, E. **2002a**. Socialité, territorialité et dispersion chez le blaireau européen (*Meles meles*) : état des connaissances, hypothèses et besoins de recherche. In : *L'Etude et la conservation des carnivores* (Ed by G. Chapron & F. Moutou), pp. 74-86. Paris : Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères.
- Do Linh San, E. **2002b**. Biologie et écologie du blaireau *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora) dans la Broye: résultats préliminaires. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences Naturelles*, **88**: 77-119.
- Domingo-Roura, X., Macdonald, D.W., Roy, M.S., Marmi, J., Terradas, J., Woodroffe, R., Burke, T. & Wayne, R.K. **2003**. Confirmation of low genetic diversity and multiple breeding females in a social group of Eurasian badgers from microsatellite and field data. *Molecular Ecology*, **12**: 533-539.
- Don, B.A. & Rennolls, K. **1983**. A home range model incorporating biological attraction points. *Journal of Animal Ecology*, **52**: 69-81.
- Doncaster, C.P. & Macdonald, D.W. **1991**. Drifting territoriality in the red fox (*Vulpes vulpes*). *Journal of Animal Ecology*, **60**: 423-439.
- Doncaster, C.P. & Woodroffe, R. **1993**. Den site can determine shape and size of badger territories: implications for group-living. *Oikos*, **66** (1): 88-93.

- Doncaster, C.P. **2001**. What determine territory configurations of badgers? *Oikos*, **93** (3): 497-498.
- Erlinge, S. **1995**. Social organization in European small mustelids. *Hystrix*, **7**: 5-15.
- Evans, P.G.H., Macdonald, D.W. & Cheeseman, C.L. **1989**. Social structure of the Eurasian badger (*Meles meles*): genetic evidence. *Journal of Zoology, London*, **218**: 587-595.
- Feore, S. & Montgomery, W.I. **1999**. Habitat effects on the spatial ecology of the European badger (*Meles meles*). *Journal of Zoology, London*, **247**: 537-549.
- Ferrari, N. **1997**. Eco-éthologie du Blaireau européen (*Meles meles* L., 1758) dans le Jura Suisse : comparaison de deux populations vivant en milieu montagnard et en milieu cultivé de plaine. PhD thesis, Université de Neuchâtel, Suisse.
- Ford, R.G. & Krumme, D.W. **1979**. The analysis of space use patterns. *Journal of Theoretical Biology*, **76**: 125-155.
- Frame, L.H., Malcolm, J.L., Frame, G.W. & van Lawick, H. **1980**. Social organisation of African wild dogs (*Lycaon pictus*) on the Serengeti Plains, Tanzania. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **50**: 225-249.
- Fritts, S.H., Paul, W.J. & Mech, L.D. **1984**. Movements of translocated wolves in Minnesota. *Journal of Wildlife Management*, **48**: 709-721.
- Gehrt, S.D. & Fritzell, E.K. **1998**. Resource distribution, female home range dispersion and male spatial interactions: group structure in a solitary carnivore. *Animal Behaviour*, **55**: 1211-1227.
- Gittleman, J.L. & Harvey, P.H. **1982**. Carnivore home range size, metabolic needs, and ecology. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **10**: 57-63.
- Gittleman, J.L. **1989**. Carnivore group living: comparative trends. In: *Carnivore Behaviour, Ecology and Evolution* (Ed by J.L. Gittleman), pp. 183-207. London: Chapman & Hall.
- Griffith, B., Scott, J.M., Carpenter, J.W. & Reed, C. **1989**. Translocation as a species conservation tool: status and strategy. *Science*, **245**: 477-480.
- Griffith, H.I. & Thomas, D.H. **1993**. The status of the Badger *Meles meles* (L., 1758) (Carnivora, Mustelidae) in Europe. *Mammal Review*, **23**: 17-58.
- Hainard, R. **1997**. *Mammifères sauvages d'Europe*. Delachaux et Niestlé, 670p.
- Hancox, M. **1988**. Dental loss, disease or abnormalities as a mortality factor in the Eurasian badger. *Acta Theriologica*, **33** (42): 575-579.
- Harris, S. **1982**. Activity patterns and habitat utilisation of badgers (*Meles meles*) in suburban Bristol: a radio-tracking study. *Symposium of the Zoological Society of London*, **49**: 301-323.

- Harris, S. & Cresswell, W.J. **1987**. Dynamics of a suburban badger (*Meles meles*) population. *Symposia of the Zoological Society of London*, **58**: 295-311.
- Harris, S., Jefferies, D., Cheeseman, C. & Cresswell, W.J. **1990a**. Problems with badgers? *Royal Society for the Prevention of Cruelty to Animals, Horsham*. 60p.
- Harris, S., Cresswell, W.J., Forde, P.G., Trewhella, W.J., Woollard, T. & Wray, S. **1990b**. Home-range analysis using radio-tracking data – a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review*, **20**: 97-123.
- Hayne, D.W. **1949**. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy*, **30**: 1-18.
- Hofer, H. **1988**. Variation in resource presence, utilization and reproductive success within a population of European badger. *Mammal Review*, **18** (1): 25-36.
- Howard, H.E. **1920**. *Territory in bird life*. London: John Murray. 308p.
- Hubert, P. **2005**. Processus de dispersion chez le blaireau européen (*Meles meles*) : apport des marqueurs génétiques. Rapport de DEA. Université Strasbourg I, 25p.
- Jamon, M. & Bovet, P. **1987**. Possible use of environmental gradients in orientation by homing wood mice. *Behavioural Processes*, **15**: 93-107.
- Jamon, M. & Benhamou, S. **1989**. Orientation and movement patterns of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) released inside and outside a familiar area. *Journal of Comparative Psychology*, **103**, 54-61.
- Jennions, M.D. & Macdonald, D.W. **1994**. Cooperative breeding in mammals. *Tree*, **9**: 89-93.
- Jennrich, R.I. & Turner, F.B. **1969**. Measurement of non-circular home range. *Journal of Theoretical Biology*, **22**: 227-237.
- Jewell, P.A. **1996**. The concept of home range in mammals. *Symposium of the Zoological Society of London*, **18**: 85-109.
- Johnson, D.D.P., Macdonald, D.W. & Dickman, A.J. **2000**. An analysis and review of models of the sociobiology of the Mustelidae. *Mammal Review*, **30**: 171-196.
- Johnson, D.D.P., Macdonald, D.W., Newman, C. & Morecroft, M.D. **2001a**. Group size versus territory size in group-living badgers: a large-sample field test of the Resource Dispersion Hypothesis. *Oikos*, **95**: 265-274.
- Johnson, D.D.P., Baker, S., Morecroft, M.D. & Macdonald, D.W. **2001b**. Long-term resource variation and group size: a large-sample field test of the Resource Dispersion Hypothesis. *Biomedical Central Ecology*, **2**, 1.
- Johnson, D.D.P., Kays, R., Blackwell, P. & Macdonald, D.W. **2002**. Does the resource dispersion hypothesis explain group living? *Trends in Ecology and Evolution*, **17**: 563-570.

- Kernohan, B.J., Gitzen, R.A. & Millspaugh, J.J. **2001**. Analysis of animal space use and movements. In: *Radio tracking and animal populations* (Ed by J.J. Millspaugh, & J.M. Marzluff), pp. 126-166. London: Academic Press.
- Kowalczyk, R., Bunevich, A.N. & Jedrzejewska, B. **2000**. Badger density and distribution of setts in Bialowieza Primeval Forest (Poland and Belarus) compared to other Eurasian populations. *Acta Theriologica*, **45** (3): 395-408.
- Kowalczyk, R., Zalewski, A., Jedrzejewska, B. & Jedrzejewski, W. **2003a**. Spatial organization and demography of badgers (*Meles meles*) in Bialowieza Primeval Forest, Poland, and the influence of earthworms on badger densities in Europe. *Canadian Journal of Zoology*, **81**: 74-87.
- Kowalczyk, R., Jedrzejewska, B. & Zalewski, A. **2003b**. Annual and circadian activity patterns of badgers (*Meles meles*) in Bialowieza Primeval Forest (eastern Poland) compared with other Palaearctic populations. *Journal of Biogeography*, **30** (3): 463-472.
- Kruuk, H. **1972**. *The Spotted Hyena*. Chicago: Chicago University Press.
- Kruuk, H. **1978a**. Spatial organisation and territorial behaviour of the European Badger *Meles meles*. *Journal of Zoology, London*, **184**: 1-19.
- Kruuk, H. **1978b**. Foraging and spatial organisation of the European badger, *Meles meles* L. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **4**: 75-89.
- Kruuk, H. & Hewson, R. **1978**. Spacing and foraging of otters (*Lutra lutra*) in a marine habitat. *Journal of Zoology, London*, **185**: 205-212.
- Kruuk, H., Parish, T., Brown, C.J.A. & Carrera, J. **1979**. The use of pasture by the European badger (*Meles meles*). *Journal of Applied Ecology*, **16**: 453-459.
- Kruuk, H. & Parish, T. **1981**. Feeding specialisation of the European badger *Meles meles* in Scotland. *Journal of Animal Ecology*, **50**: 773-788.
- Kruuk, H. & Parish, T. **1982**. Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles*. *Journal of Zoology, London*, **196**: 31-39.
- Kruuk, H. & Parish, T. **1983**. Seasonal and local differences in the weight of European badgers (*Meles meles* L.) in relation to food supply. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **48**: 45-50.
- Kruuk, H. & Macdonald, D.W. **1985**. Group territories of carnivores: empires and enclaves. In: *Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour* (Ed by R.M. Sibly & R.H. Smith), pp. 521-536. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Kruuk, H. & Parish, T. **1987**. Changes in the size of groups and ranges of European badger (*Meles meles* L.) in an area in Scotland. *Journal of Animal Ecology*, **56**: 351-364.

- Kruuk, H. **1989**. *The social badger: Ecology and behaviour of a group-living Carnivore*. Oxford: Oxford University Press, 155p.
- Lambert, A. **1990**. L'exploitation des ressources alimentaires par le Blaireau eurasiens (*Meles meles* L., 1758) : de la description du régime à l'étude de la prédation. PhD thesis, Université d'Orléans.
- Lenth, R.V. **1981**. On finding the source of a signal. *Technometrics*, **23**: 149-154.
- Lindström, E. **1989**. The role of medium size carnivores in the Nordic boreal forest. *Finnish Game Research*, **46**: 53-63.
- Linnell, J.D.C., Aanes, R., & Swenson, J.E. **1997**. Translocation of carnivores as a method for managing problem animals: a review. *Biodiversity and Conservation*, **6**: 1245-1257.
- Litvaitis, J.A. & Harrison, D.J. **1989**. Bobcat – coyote relationships during a period of coyote population increase. *Canadian Journal of Zoology*, **67**: 1180-1188.
- Macdonald, D.W. **1979**. The flexible social system of the golden jackal *Canis aureus*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **5**: 17-38.
- Macdonald, D.W., Ball, F.G. & Hough, N.G. **1980**. The evaluation of home range size and configuration using radio tracking data. In: *A handbook on biotelemetry and radio tracking* (Ed by C.J. Amlander Jr. & D.W. Macdonald), pp. 405-424. Oxford, England: Pergamon Press.
- Macdonald, D.W. **1983**. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature, London*, **301**: 379-384.
- Macdonald, D.W., Stewart, P.D., Johnson, P.J., Porkert, J. & Buesching, C. **2002**. No evidence of social hierarchy amongst feeding badgers, *Meles meles*. *Ethology*, **108**: 613-628.
- Maher, C.R. & Lott, D.F. **1995**. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behaviour*, **49**: 1581-1597.
- Marassi, M. & Biancardi, C.M. **2002**. Use of Eurasian badger (*Meles meles*) setts and latrines in an area of the Italian Prealps (Lombardy, Italy). *Small carnivore conservation. IUCN Newsletter*, **26**: 17-19.
- Mazurkiewicz, M. **1969**. Elliptical modification of home range pattern. *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences*, **17**: 427-431.
- Mazurkiewicz, M. **1970**. Analysis of home range directions based on the catch-mark-release method. *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences*, **18**: 465-468.
- McNay, R.S., Morgan, J.A. & Bunnell, F.L. **1994**. Characterizing independence of observations in movements of Columbian black-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, **58**: 422-429.

- Mohr, C.O. **1947**. Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist*, **37**: 223-449.
- Mouchès, A. **1981**. Eco-éthologie du Blaireau européen *Meles meles* L : Stratégies d'utilisation de l'habitat et des ressources alimentaires. PhD thesis, Université Rennes I.
- Mulder, J.L. **1996**. Reintroducing the badger *Meles meles*: stories of failure and success. *Lutra*, **39** (1): 1-32.
- Neal, E.G. **1977**. *Badgers*. Poole: Blandford Press, 321p.
- Neal, E. & Roper, E.G. **1991**. The environmental impact of badgers (*Meles meles*) and their setts. *Symposium of the Zoological Society of London*, **63**: 89-106.
- Neal, E.G. & Cheeseman, C. **1996**. *Badgers*. London: T. & A.D. Poyser.
- Noble, G.K. **1939**. The role of dominance in the social life of birds. *Auk*, **56**: 263-273.
- O'Corry-Crowe, G., Hammond, R., Eves, J. & Hayden, T.J. **1996**. The effects of reduction in badger density on the spatial organisation and activity of badger (*Meles meles* L.) in relation to farms in central Ireland. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, **96B** (3): 147-158.
- Owens, D. & Owens, M. **1996**. Social dominance and reproductive patterns in brown hyaenas, *Hyaena brunnea*, of the central Kalahari Desert. *Animal Behaviour*, **51**: 535-551.
- Packer, C. **1986**. The ecology of sociality in felids. In: *Ecological aspects of social evolution* (Ed by D.I. Rubinstein & R.W. Wrangham), pp. 429-451. Princeton: Princeton university Press.
- Packer, C., Scheel, D. & Pusey, A.E. **1990**. Why lions form groups: food is not enough. *American Naturalist*, **136**: 1-19.
- Papi, F. & Wallraff, H.G. **1992**. Birds. In: *Animal-Homing* (Ed by F. Papi), pp. 263-319. London: Chapman & Hall.
- Pigozzi, G. **1988**. The capture and immobilization of the European badger, *Meles meles* (L.), in its natural environment. *Atti de la Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale de Milano*, **129** (1): 56-70.
- Pigozzi, G. **1990**. Latrine use and the function of territoriality in the European badger, *Meles meles*, in a Mediterranean coastal area. *Animal Behaviour*, **39**: 1000-1002.
- Powell, R.A. **1979**. Mustelid spacing patterns: variation on a theme by *Mustela*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **50**: 153-165.

- Pulliam, H.R. **1976**. The principle of optimal behavior and the theory of community. In: *Perspectives in Ethology*, Vol. 2 (Ed by P.P.G. Bateson & T.D. Sargent), pp. 379-388. New York: Garland STPM Press.
- Pulliam, H.R. & Caraco, T. **1984**. Living in groups, is there an optimal group size? In: *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (Ed by J.R. Krebs & N.B. Davies, 2nd edition), pp. 148-169. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Ramsden, R.O., Coppin, P.F. & Johnston, D.H. **1976**. Clinical observations on the use of ketamine hydrochloride in wild carnivores. *Journal of Wildlife Diseases*, **12** (2): 221-225.
- Revilla, E. **2000**. The social organization of Eurasian Badgers in Spain. *Mammal Review*, **30** (3-4): 231-231.
- Revilla, E. & Palomares, F. **2001**. Differences in key habitat use between dominant and subordinate animals: intraterritorial dominance payoffs in Eurasian badgers? *Canadian Journal of Zoology*, **79**: 165-170.
- Revilla, E. & Palomares, F. **2002**. Spatial organization, group living and ecological correlates in low-density populations of Eurasian badgers, *Meles meles*. *Journal of Animal Ecology*, **71** (3): 497-512.
- Rodriguez, A., Martin, R. & Delibes, M. **1996**. Space use and activity in a Mediterranean population of badgers *Meles meles*. *Acta Theriologica*, **41** (1): 59-72.
- Rooney, S.M., Wolfe, A. & Hayden, T.J. **1998**. Autocorrelated data in telemetry studies: time to independence and the problem of behavioural effects. *Mammal Review*, **28**: 89-98.
- Roper, T.J. & Shepherdson, D.J. **1985**. Sociality and territoriality in the European badger. In: *19th International Ethology Conference*, Toulouse, 22p.
- Roper, T.J., Shepherdson, D.J. & Davies, J.M. **1986**. Scent marking with faeces and anal secretion in the European badger (*Meles meles*): seasonal and spatial characteristics of latrine use in relation to territoriality. *Behaviour*, **97**: 94-117.
- Roper, T.J. **1992**. The structure and function of badger setts. *Journal of Zoology, London*, **227**: 691-694.
- Roper, T.J., Conradt, L., Butler, J., Christian, S.E., Ostler, J.J. & Schmid, T.K. **1993**. Territorial marking with faeces in badgers (*Meles meles*): a comparison of boundary and hinterland latrine use. *Behaviour*, **127**: 287-307.
- Roper, T.J. **1994**. The European badger *Meles meles*: food specialist or generalist? *Journal of Zoology, London*, **234**: 437-452.
- Ruth, T.K., Logan, K.A., Sweanor, L.L., Hornocker, M.G. & Temple, L.J. **1998**. Evaluating cougar translocation in New Mexico. *Journal of Wildlife Management*, **62**: 1264-1275.

- Saltz, D. **1994**. Reporting error measures in radio location by triangulation: a review. *Journal of Wildlife Management*, **58**: 181-184.
- Sandell, M. **1989**. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. In: *Carnivore behaviour, Ecology and Evolution* Vol. 2 (Ed by J.L. Gittleman), pp. 1-10. New York: Cornell University Press, Ithaca.
- Schaller, G.B. **1972**. *The Serengeti lion*. Chicago: University of Chicago Press.
- Schley, L., Schaul, M. & Roper T.J. **2004**. Distribution and population density of badgers *Meles meles* in Luxembourg. *Mammal Review*, **34** (3): 233-240.
- Schoener, T.W. **1981**. An empirically based estimate of home range. *Theoretical Population Biology*, **20**: 281-325.
- Seaman, D.E., Millspaugh, J.J., Kernohan, B.J., Brundige, G.C., Raedeke, K.J. & Gitzen, R.A. **1999**. Effects of sample size on kernel home range estimates. *Journal of Wildlife Management*, **63**: 739-747.
- Silverman, B.W. **1986**. *Density estimation for statistics and data analysis*. London: Chapman & Hall. 175pp.
- Siniff, D.B. & Tester, J.R. **1965**. Computer analysis of animal movement data obtained by telemetry. *BioScience*, **15**: 104-108.
- Sleeman, D.P. **1992**. Long-distance movements in an Irish badger population. In : *Wildlife telemetry, remote monitoring and tracking of animals* (Ed by I.G. Priede & S.M. Switt), pp. 670-676. Ellis Horwood.
- Smith, M.H, Boize, B.J. & Gentry, J.B. **1973**. Validity of the centre of activity concept. *Journal of Mammology*, **49**: 455-462.
- Stewart, P.D., Bonesi, L. & Macdonald, D.W. **1999**. Individual differences in den maintenance effort in a communally dwelling mammal: the Eurasian badger. *Animal Behaviour*, **57**: 153-161.
- Stewart, P.D., Macdonald, D.W., Newman, C. & Cheeseman, C. L. **2001**. Boundary faeces and matched advertisement in the European badger (*Meles meles*): a potential role in range exclusion. *Journal of Zoology, London*, **255**: 191-198.
- Stopka, P. & Johnson, D.D.P. **2000**. Badger (*Meles meles*) as a model species for the development of ecological and behavioural research. *Lynx (Praha)*, **31**: 125-131.
- Sullivan B.K., Kwiatkowski, M.A. & Schuett, G.W. **2004**. Translocation of urban Gila Monsters: a problematic conservation tool. *Biological conservation*, **117**: 235-242.
- Swihart, R.K. & Slade, N.A. **1985**. Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology*, **66**: 1176-1184.

- Swihart, R.K. & Slade, N.A. **1997**. On testing for independence of animal movements. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, **2**: 48-63.
- Tuytens, F.A.M., Delahay, R. J., Macdonald, D.W., Cheeseman, C.L., Long, B. & Donnelly C.A. **2000a**. Spatial perturbation caused by a badger (*Meles meles*) culling operation: implications for the function of territoriality and the control of bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*). *Journal of Animal Ecology*, **69** (5): 815-828.
- Tuytens, F.A.M., Macdonald, D.W., Rogers, L.M, Cheeseman, C.L. & Roddam, A.W. **2000b**. Comparative study on the consequences of culling badgers (*Meles meles*) on biometrics, population dynamics and movement. *Journal of Animal Ecology*, **69** (4): 567-580.
- Voigt, D.R. & Macdonald, D.W. **1984**. Variation in the spatial and social behaviour of the red fox, *Vulpes vulpes*. *Acta Zoologica Fennica*, **171**: 261-265.
- Wehner, R. **1992**. Arthropods. In: *Animal-Homing* (Ed by F. Papi), pp 263-319. London: Chapman & Hall.
- White, G.C. & Garrott, R.A. **1990**. *Analysis of wildlife radio-tracking data*. San Diego, California: Academic Press.
- Wilson, E.O. **1975**. *Sociobiology: the New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Wilson, G.J., Frantz, J.A.C., Pope, L.C., Roper, T.J., Burke, T.A., Cheeseman, C.L. & Delahay, R.J. **2003a**. Estimation of badger abundance using faecal DNA typing. *Journal of Applied Ecology*, **40** (4): 658-666.
- Wilson, G.J., Delahay, R.J., de Leeuw, A.N.S., Spyvee, P.D. & Handoll, D. **2003b**. Quantification of badger (*Meles meles*) sett activity as a method of predicting badger numbers. *Journal of Zoology, London*, **259**: 49-56.
- Withey, C., Thomas, D., Bloxton, D. & Marzluff, J.M. **2001**. Effects of tagging and location error in wildlife radiotelemetry studies. In: *Radio tracking and animal populations* (Ed by J.J. Millspaugh, & J.M. Marzluff). London: Academic Press.
- Woodroffe, R. **1993**. Alloparental behaviour in the European Badger. *Animal Behaviour*, **46**: 413-415.
- Woodroffe, R. & Macdonald, D.W. **1993**. Badger sociality - models of spatial grouping. *Symposium of the Zoological Society of London*, **65**: 145-169.
- Woodroffe, R. & Macdonald, D.W. **1995**. Female/female competition in European badgers *Meles meles*: effects on breeding success. *Journal of Applied Ecology*, **64**: 12-20.
- Woodroffe, R., Macdonald, D.W. & da Silva, J. **1995**. Dispersal and philopatry in the European badger, *Meles meles*. *Journal of Zoology, London*, **237**: 227-239.

- Woodroffe, R., Macdonald, D.W. & Cheeseman, C.L. **1997**. Endocrine correlates of contrasting male mating strategies in the European badger (*Meles meles*). *Journal of Zoology, London*, **241**: 291-300.
- Woodroffe, R, Macdonald, D.W. **2000**. Helpers provide no detectable benefits in the European badger (*Meles meles*). *Journal of Zoology, London*, **250**: 113-119.
- Worton, B.J. **1987**. A review of models of home ranges for animal movement. *Ecological Modelling*, **38**: 277-298.
- Worton, B.J. **1989**. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. *Ecology*, **70**: 164-168.
- Worton, B.J. **1995**. Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *Journal of Wildlife Management*, **59**: 794-800.

166 références bibliographiques

ANNEXE 1 : Détail des captures, caractéristiques des animaux capturés et des cadavres récoltés

La masse est en kilogrammes, la longueur « tête + corps » est en centimètres.

Nom	Date	Terrain	Piège	Groupe	Sexe	Age	Statut reproducteur	Poids	Tête+ cps	Marque	Prélèvement	Remarques
Alain	01/03/00	Bel-Val	collet		M	> 2 ans	inconnu			boucle		
cadavre 1	11/01/01		collet		F	> 2 ans	inconnu	12	85		x	morte dans collet
cadavre 2	28/06/01				M	< 1 an	immature				x	cadavre sur route
x	28/06/01	Bel-Val	collet		?	> 2 ans	inconnu					relâché sans être équipé (avant début de l'étude)
Jeannette	22/08/01	Bel-Val	collet	BV1	F	> 2 ans	inconnu	12	85	collier	x	perdu son collier en quelques jours
Ernest	07/02/02	Bel-Val	collet	BV1	M	> 2 ans	inconnu	13	88	collier	x	
Suture	14/02/02	Bel-Val	collet		M	> 2 ans	actif			transpondeur		blessé au cou par le collet, pas de collier
Chico	31/05/02	Bel-Val	collet	BV2	M	1 à 2 ans	inactif	11,9	92	collier	x	
Athéna	21/08/02	Bel-Val	collet	BV2	F	> 2 ans	inconnu	14		collier	x	perdu son collier en quelques jours
Éole	15/10/02	Bel-Val	collet	BV3	M	> 2 ans	inactif	17,125	91	collier	x	perdu son collier le 18/04/03
Ana	29/01/03	Bel-Val	cage		F	> 2 ans	oestrus ?	11,9	82	collier	x	se déplace vers BV1, puis immobile dans une grange depuis 26/03/03
Chico	19/02/03	Bel-Val	cage	BV2	M	> 2 ans	actif	9,4	87	collier		recapture 1, collier changé, puis 5 recaptures les 6 jours suivants
Pollux	19/02/03	Bel-Val	cage		M	1 à 2 ans	actif	10,15	85	collier	x	
Pollux	22/02/03	Bel-Val	cage		M	1 à 2 ans	actif			collier		recapture 1
cadavre 3	10/03/03				F	> 2 ans	inconnu				x	cadavre sur route
Jésus	12/03/03	Bel-Val	collet		M	> 2 ans	actif	12			x	Arrêt respiratoire dû au stress
Albator	12/03/03	Bel-Val	collet		M	> 2 ans	inactif	12,2	87	collier	x	perdu son collier le 3/07/03
cadavre 4	21/03/03				F	> 2 ans	inconnu				x	cadavre sur route
cadavre 5	24/03/03				M	> 2 ans	inconnu				x	cadavre sur route
Elvis	06/05/03	Bel-Val	cage	BV2	M	< 1 an	immature	3,5	49	boucle	x	
Linette	10/05/03	La Croix	cage	CaB3	F	> 2 ans	inconnu	8,15	74,5	collier	x	tuée sur route le 24/08/03
Rocco	11/05/03	La Croix	cage	CaB3	M	> 2 ans	actif	10,4	85	collier	x	4 recaptures les jours suivants
Doc	15/05/03	La Croix	cage	CaB1	M	< 1 an	immature	3,6	50	boucle	x	
Doudou	15/05/03	La Croix	cage	CaB2	M	> 2 ans	actif	10,45	81	collier	x	
Grincheux	15/05/03	Bel-Val	cage	BV2	M	< 1 an	immature	3,3	51	boucle	x	
Lupuline	16/05/03	La Croix	cage	CaB1	F	1 à 2 ans	inconnu	9,6	75	collier	x	
Taïga	20/05/03	La Croix	cage	CaB1	F	> 2 ans	allaitante	9,6	97	collier	x	

Nom	Date	Terrain	Piège	Groupe	Sexe	Age	Statut reproducteur	Poids	Tête+ cps	Marque	Prélèvement	Remarques
Freddy	27/05/03	La Croix	cage	CAB2	M	> 2 ans	actif	8,85	78	collier	x	
Myrtille	21/06/03	La Croix	cage	CAB1	F	< 1 an	immature	5,2	68	boucle	x	
Calou	10/08/03	Porcien déterrage			M	< 1 an	immature	8,1	80	boucle	x	délocalisation grande distance vers Cab1
Luco	10/08/03	Porcien déterrage			M	> 2 ans	actif	14,85	91	collier	x	délocalisation grande distance vers Cab3
cadavre 6	22/09/03				M	< 1 an	immature				x	cadavre sur route
cadavre 7	26/09/03				F	> 2 ans	inconnu				x	cadavre sur route
Taïga	21/10/03	La Croix	cage	CAB1	F	> 2 ans	inconnu			collier	x	recapture 1, délocalisation dans un domaine voisin (Cab3)
Myrtille	21/10/03	La Croix	cage	CAB1	F	< 1 an	immature	5,15	68,5	boucle	x	recapture 1, trop jeune pour porter un collier
Titi	22/10/03	La Croix	cage	CAB3	M	< 1 an	immature	4,6		boucle	x	tué sur route le 19/11/03
cadavre 8	26/10/03				F	> 2 ans	inconnu				x	cadavre sur route
Ingmar	23/11/03	La Croix	cage	CAB4	M	> 2 ans	inactif	9,6	85	collier	x	
Taïga	25/11/03	La Croix	cage	CAB1	F	> 2 ans	inconnu	11,95	87	collier	x	recapture 2, délocalisation contrôle
Rocco	10/12/03	La Croix	cage	CAB2	M	> 2 ans	inconnu			collier		recapture 6, délocalisation contrôle
Myrtille	14/12/03	La Croix	cage	CAB1	F	< 1 an	immature			boucle		recapture 2, trop jeune pour porter un collier
Myrtille	14/12/03	La Croix	cage	CAB1	F	< 1 an	immature			boucle		recapture 3, trop jeune pour porter un collier
Freddy	15/12/03	La Croix	cage	CAB1	M	> 2 ans	inactif			transpondeur		recapture 1, collier enlevé car blessé au cou
Taïga	15/12/03	La Croix	cage	CAB1	F	> 2 ans	inconnu			collier		recapture 3, délocalisation dans un domaine voisin (Cab2)
Zapata	15/01/04	La Croix	cage	CAB2	?	?	inconnu				x	anesthésie impossible pour cause d'hypothermie
Doc	15/01/04	La Croix	cage	CAB1	M	< 1 an	immature			boucle		recapture 1, trop jeune pour porter un collier
Belladone	22/01/04	La Croix	cage	CAB3	F	> 2 ans	inconnu	11,4	79	collier	x	
Lupuline	23/01/04	La Croix	cage	CAB1	F	> 2 ans	inconnu			collier		recapture 1, délocalisation dans un domaine voisin (Cab2)
Taïga	23/01/04	La Croix	cage	CAB1	F	> 2 ans	inconnu			collier		recapture 4, délocalisation contrôle
cadavre 9	01/02/04				M	?	inconnu				x	cadavre sur route
Rocco	05/02/04	La Croix	cage	?	M	> 2 ans	actif	12,3	85	transpondeur		recapture 7, collier enlevé car blessé au cou

Nom	Date	Terrain	Piège	Groupe	Sexe	Age	Statut reproducteur	Poids	Tête+ cps	Marque	Prélèvement	Remarques
cadavre 10	07/02/04				F	> 2 ans	inconnu				x	cadavre sur route
Freddy	11/02/04	La Croix	cage	?	M	> 2 ans	inconnu			transpondeur		recapture 2, pas assez cicatrisé pour remettre un collier
Doudou	17/02/04	La Croix	cage	CaB2	M	> 2 ans	actif	10,5		transpondeur		recapture 1, collier enlevé car blessé au cou
Myrtille	17/02/04	La Croix	cage	CaB1	F	1 à 2 ans	immature	8,75	73	collier		recapture 4, boucle auriculaire enlevée, mis un collier
Rocco	17/02/04	La Croix	cage	?	M	> 2 ans	inconnu			transpondeur		recapture 8, pas assez cicatrisé pour remettre un collier
Rocco	17/02/04	La Croix	cage	?	M	> 2 ans	inconnu			transpondeur		recapture 9, pas assez cicatrisé pour remettre un collier
Tyson	18/02/04	La Croix	cage	CaB2	M	> 2 ans	actif	9,05	81	collier	x	
Anatole	20/02/04	La Croix	cage	CaB1	M	> 2 ans	inactif		82,5	collier	x	
Doudou	21/02/04	La Croix	cage	CaB2	M	> 2 ans	inconnu			transpondeur		recapture 2, pas assez cicatrisé pour remettre un collier
Freddy	21/02/04	La Croix	cage	?	M	> 2 ans	inconnu			transpondeur		recapture 3, pas assez cicatrisé pour remettre un collier
Lola	21/02/04	La Croix	cage	CaB1	F	> 2 ans	inconnu	9,95	81,5	collier	x	
Ingmar	24/02/04	La Croix	cage	CaB4	M	> 2 ans	inconnu			collier		recapture 1
Ingmar	30/03/04	La Croix	cage	CaB4	M	> 2 ans	inconnu			collier		recapture 2, délocalisation dans un domaine voisin (CaB2)
cadavre 11	14/04/04				M	> 2 ans	actif				x	cadavre sur route
cadavre 12	12/05/04				F	1 à 2 ans	immature				x	cadavre sur route
Taïga	01/09/04	La Croix		CaB1	F	> 2 ans	inactif			collier	x	trouvée morte de broncho-pneumonie
Rocco	07/09/04	La Croix	cage	CaB2	M	> 2 ans	inactif	11,6	88,5	collier	x	recapture 10, remis un collier, délocalisation à moyenne distance
Vévé	12/09/04	Porcien déterrage			M	1 à 2 ans	immature	10,4	80	collier	x	délocalisation grande distance
Myrtille	31/10/04	La Croix	cage	CaB1	F	1 à 2 ans	oestrus ?	12,5	80	collier	x	recapture 5, collier changé, délocalisation à moyenne distance
Bob	09/11/04	La Croix	cage	CaB2	M	> 2 ans	inconnu				x	Relâché sans manipulation
Tyson	16/11/04	La Croix		CaB2	M	> 2 ans	inactif	12,6		collier	x	tué sur route le 16/11/04

ANNEXE 2 : Composition des groupes

ANNEXE 2A : Détail de la composition des groupes sur le terrain d'étude de Bel-Val. En gras, les animaux suivis.

Groupe	Adultes			Jeunes		
	M	F	?	M	F	?
BV1	Ernest	Jeannette				
BV2	Chico	Athéna	1	Grincheux Elvis (2003)		
BV3	Eole					

ANNEXE 2B : Détail de la composition des groupes sur le terrain d'étude de la Croix-aux-Bois. En gras, les animaux suivis.

Groupe	Adultes			Jeunes		
	M	F	?	M	F	?
2003						
CaB1	Freddy2	Lupuline Taïga	3	Doc	Myrtille	1
CaB2	Doudou Freddy1 Rocco2		1			
CaB3	Rocco1	Linette				
2004						
CaB1	Anatole	Lupuline Taïga Myrtille Lola	2			
CaB2	Tyson Bob		1			
CaB3	Ingmar	Belladone	1	Titi		

ANNEXE 3 : Domaines vitaux

Superficie en hectares, moyenne et écart-type des domaines vitaux individuels et des aires d'intense activité pour les deux terrains d'étude. Pourcentage de la surface du domaine vital couverte par l'aire d'intense activité.

Animal	Nombre de localisations	Domaine vital (ha)	Aire d'intense activité (ha)	Pourcentage aire/domaine
Ernest	45	234,9	21,2	9
Chico	40	157	23,6	15
Eole	24	253,9	27,1	10,7
Lupuline	125	240,8	32,8	13,6
Taïga	129	203,4	11,8	5,8
Myrtille	50	120,8	12,1	10
Anatole	66	361,2	63,9	17,7
Lola	59	197,2	11	5,6
Freddy initial	10	276,3	18,3	6,6
F intermédiaire	13	76,2	9,1	12
Freddy final	65	215,3	31,7	14,7
Doudou	98	151,2	24,1	15,9
Tyson	71	165,4	20,9	12,6
Rocco initial	39	168,5	14,2	8,4
R intermédiaire	43	196,5	25,2	12,8
Rocco final	22	139,6	14,3	10,3
Linette	38	468,5	31,8	6,8
Ingmar	23	186	19,7	10,6
moyenne $\pm$ écart-type		211,8 $\pm$ 88	22,9 $\pm$ 12,2	11 $\pm$ 3,6

ANNEXE 4 : Domaines vitaux saisonniers

Superficie en hectares, moyenne et écart-type par saison des domaines vitaux individuels sur le terrain d'étude de la Croix-aux-Bois.

Animal	Eté 2003	Automne 2003	Hiver 2003-04	Printemps 2004	Eté 2004	Automne 2004
Lupuline	201,3	204	101,7	236,5	192,7	
Taïga	486,8	178,8	17	76,3	164,5	
Myrtille				109,8	127,8	90,6
Anatole				407	237,9	360
Lola				115,1	252	338
Freddy initial	276,3					
F intermédiaire	76,2					
Freddy final	81,1	223,5				
Doudou	123,6	105,7	45,7			
Tyson				154,7	155,8	64
Linette	468,5					
Rocco initial	168,5					
R intermédiaire		196,5				
Rocco final			139,56			
Ingmar			147,4	156,7		
moyenne $\pm$	235,3 $\pm$	181,7 $\pm$	90,2 $\pm$	179,4 $\pm$	188,4 $\pm$	213,1 $\pm$
écart type	163,2	45,4	57,4	112,4	48,6	157,5

ANNEXE 5 : Aires saisonnières d'intense activité

Superficie en hectares, moyenne et écart-type par saison des aires individuelles d'intense activité sur le terrain d'étude de la Croix-aux-Bois.

Animal	Eté 2003	Automne 2003	Hiver 2003-04	Printemps 2004	Eté 2004	Automne 2004
Lupuline	31,7	22,7	10,2	33,8	17	
Taïga	127,3	20	2,7	8,4	16,2	
Myrtille				13,5	22,5	12,3
Anatole				46	34,4	82,4
Lola				8	22,2	125,1
Freddy initial	18,2					
F intermédiaire	9,1					
Freddy final	11,2	24,7				
Doudou	10,2	19,8	7,2			
Tyson				18,1	29,3	9,2
Linette	31,8					
Rocco initial	14,2					
R intermédiaire		25,2				
Rocco final			14,3			
Ingmar			17,9	17,8		
moyenne $\pm$ écart-type	31,7 $\pm$ 39,7	22,5 $\pm$ 2,5	10,5 $\pm$ 6	20,8 $\pm$ 14,1	23,6 $\pm$ 7,1	57,2 $\pm$ 56,4

ANNEXE 6 : Indices de recouvrement

Indices de recouvrement d'activité entre chaque paire d'individus appartenant à un même groupe. Le nombre de paires vraisemblables est inférieur au nombre total de paires, certaines étant aberrantes.

Paires d'individus	Indices de recouvrement entre paires d'un même groupe
Lupuline / Taïga	0,675
Lupuline / Myrtille	0,495
Lupuline / Lola	0,529
Lupuline / Anatole	0,454
Lupuline / Freddy final	0,567
Taïga / Myrtille	0,621
Taïga / Lola	0,672
Taïga / Anatole	0,368
Taïga / Freddy final	0,416
Myrtille / Lola	0,753
Myrtille / Anatole	0,299
Myrtille / Freddy final	0,234
Lola / Anatole	0,327
Lola / Freddy final	0,277
Anatole / Freddy final	0,41
Groupe CaB1	0,473 $\pm$ 0,16
Freddy initial / Doudou	0,219
Freddy initial / Tyson	0,307
Doudou / Tyson	0,339
Doudou / Rocco final	0,255
Tyson / Rocco final	0,451
Groupe CaB2	0,314 $\pm$ 0,089
Rocco initial / Linette	0,523
Rocco initial / Ingmar	0,28
Linette / Ingmar	0,276
Groupe CaB3	0,36 $\pm$ 0,14
moyenne tous groupes	0,424 $\pm$ 0,16

ABSTRACT

This thesis focuses on social organisation and space-sharing of European badgers (*Meles meles*) in a low density population in north-eastern France, studied using radio-tracking. We first reviewed classical concepts and methods used to define space use and space-sharing. At the methodological level, we developed a specific index of activity overlap to analyse space-sharing, and we conducted a homing experiment to test whether badgers themselves are able to build up some representation of the spatial organisation of their neighbouring groups.

Badger groups we studied can be characterised by a high level of tolerance, without apparent territoriality: group's home ranges overlapped, feeding areas were shared between neighbours and we observed movements between groups. When translocated to the home range of a neighbouring group, badgers were able to return to their own sett, without moving beyond the home range of the neighbouring group. On the other hand, badgers translocated beyond the neighbouring groups' home range were unable to find their way home, whatever the displacement distance. Badgers appeared to be able to build up some representation of the spatial organisation of the neighbouring groups' home ranges, but the cognitive level involved could not be precisely defined, in particular because of a small sample of translocated animals. Moreover, this experiment showed that tolerance between badgers seemed to be limited to the close neighbouring groups.

We finally discuss the evolution of sociality, advocating the hypothesis that, in Carnivores, the tolerance and the opportunism of spatial group living species could be the root for subsequent evolution towards specialised life styles, the solitary one and the social group life.

KEY-WORDS: *Meles meles*, home range, space use, space-sharing, homing, neighbourhood spatial representation, group formation, Carnivores

RESUME

Ce travail porte sur l'organisation sociale et le partage de l'espace chez le Blaireau européen (*Meles meles*), suivi par radio-tracking, dans une population en faible densité du nord-est de la France. Il débute par une revue des concepts et des méthodes employés pour définir l'utilisation et le partage de l'espace. L'analyse du partage de l'espace est basée sur un indice de recouvrement d'activité que nous avons développé spécifiquement pour cela. Une expérimentation de retour au gîte a été mise en place, afin de déterminer si les blaireaux sont capables de se représenter l'organisation spatiale des groupes qui les entourent.

L'organisation des groupes de blaireaux étudiés ici est caractérisée par une grande tolérance, sans territorialité apparente : les domaines vitaux des groupes se recouvrent, les zones d'alimentation sont partagées et il existe des visites plus ou moins ponctuelles entre groupes. L'expérimentation de retour au gîte montre que les blaireaux sont capables de retrouver leur domaine vital lorsqu'ils sont relâchés dans le domaine vital d'un groupe voisin, sans sortir du domaine vital de ce groupe. Ils sont par contre incapables de retrouver leur propre domaine dès qu'ils sont délocalisés au-delà des domaines vitaux de leurs voisins directs, même à faible distance de leur domaine d'origine. D'après leurs capacités de retour, les blaireaux semblent avoir une certaine représentation des domaines vitaux des groupes qui les entourent, bien que nos résultats ne permettent pas de définir précisément le niveau de cette représentation. Par ailleurs, cette expérimentation a montré que la tolérance entre blaireaux se limite aux voisins directs.

Nous discutons l'évolution de la socialité, en proposant l'hypothèse que, chez les Carnivores, la tolérance et l'opportunisme montrés par les espèces vivant en groupes spatiaux ont pu mener vers deux modes de vie spécialisés, le mode de vie solitaire et la vie en sociétés complexes.

MOTS-CLES : *Meles meles*, domaine vital, utilisation de l'espace, partage de l'espace, retour au gîte, représentation spatiale du voisinage, formation des groupes, carnivores

Discipline : Biologie de l'Evolution et Ecologie