

| | |
|---------------------|---|
| Zeitschrift: | Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles |
| Herausgeber: | Société Vaudoise des Sciences Naturelles |
| Band: | 88 (2002-2003) |
| Heft: | 1 |
| Artikel: | Biologie et écologie du blaireau <i>Meles meles</i> (Mustelidae, Carnivora) dans la Broye : résultats préliminaires |
| Autor: | Do Linh San, Emmanuel |
| DOI: | https://doi.org/10.5169/seals-281420 |

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 13.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Biologie et écologie du blaireau *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora) dans la Broye: résultats préliminaires

par

Emmanuel DO LINH SAN¹

Abstract.—DO LINH SAN E., 2002. Biology and ecology of the badger *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora) in the Broye region (Switzerland): preliminary results. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 88.1: 77-119.

We present some preliminary results collected between 1999 and 2001 in a low density population (1.22-1.51 individuals/100 ha) living in an agricultural area. Badger setts (density: 1.22-1.54/100 ha) were mainly dug (78%) in forested habitats (forests, copses, hedges). In spring, badgers live in small familial groups comprising 2 to 3 adults or subadults as well as the cubs of the year. Nevertheless, group size decrease during the year due to road and juvenile mortality. Individual home ranges from neighboring groups do not overlap. Their size is comprised between 50 and 150 ha. Latrines are mainly used in spring and autumn. They are only found near main setts and do not play any role in territory delimitation. We document two cases of dispersal concerning one subadult female and one adult female. Data on road mortality indicate a high increase of badger density in the Broye region between 1990 and 2001. The population under study consists of 63% adults, 20% subadults and 17% cubs. The observed sex ratio is slightly biased towards females.

Keywords: badger, *Meles meles*, social organization, dispersal, sett density, road mortality.

Résumé.—DO LINH SAN E., 2002. Biologie et écologie du blaireau *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora) dans la Broye: résultats préliminaires. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 88.1: 77-119.

Nous présentons quelques résultats préliminaires récoltés entre 1999 et 2001 dans une population de faible densité (1.22-1.51 individus/100 ha) vivant en zone agricole. Les terriers (densité: 1.22-1.54/100 ha) ont été creusés majoritairement (78%) dans des zones boisées (forêts, bosquets, haies). Au printemps, les blaireaux vivent en petits groupes familiaux comportant de 2 à 3 individus adultes ou subadultes ainsi que les jeunes de l'année. Néanmoins, la taille des groupes diminue durant l'année en raison de la mortalité routière et juvénile. Les domaines vitaux d'individus de groupes avoisinants ne se chevauchent pas. Leur taille est comprise entre 50 et 150 ha. Les latrines sont utilisées principalement au printemps et en automne. Elles sont situées uniquement à proximité des terriers principaux et ne jouent aucun rôle dans la délimitation des

¹Laboratoire d'Eco-éthologie, Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel,
Rue Emile-Argand 11, Case Postale 2, CH-2007 Neuchâtel.
E-mail: emmanuel.do@unine.ch

territoires. Deux cas de dispersion concernant une femelle subadulte et une femelle adulte sont documentés. L'étude de la mortalité routière révèle une forte augmentation de la population de blaireaux dans la Broye entre 1990 et 2001. Cette dernière se compose de 63% de blaireaux adultes, de 20% d'animaux subadultes et de 17% de jeunes. La sex ratio observée est légèrement biaisée en faveur des femelles.

Mots clés: blaireau, *Meles meles*, organisation sociale, dispersion, densité des terriers, mortalité routière.

INTRODUCTION

Le blaireau européen (*Meles meles*) est un mustélidé répandu dans une grande partie de la région paléarctique (GRIFFITHS et THOMAS 1998). En Europe, son absence ne se remarque que dans des zones de haute altitude (au delà de 2000 m dans les Alpes), au nord de la Scandinavie et dans quelques îles méditerranéennes. Animal crépusculaire et nocturne, le blaireau passe la journée dans des terriers profonds et complexes qu'il creuse à l'aide de ses pattes courtes et puissantes et de ses longues griffes non rétractiles. De nuit, son activité à l'extérieur du terrier se concentre sur la recherche et la prise de nourriture. Omnivore opportuniste, ce mustélidé répond à merveille aux différentes conditions écologiques rencontrées dans sa vaste aire de répartition en adaptant son comportement de fourragement à la disponibilité, l'accessibilité et la profitabilité des ressources alimentaires (LAMBERT 1990, ROPER 1994).

Diverses études réalisées ces vingt dernières années sur l'eco-éthologie de cette espèce démontrent que son organisation socio-spatiale s'avère bien plus complexe que celle observée chez la plupart des mustélidés, où les individus vivent en solitaire et les territoires des mâles englobent ceux de plusieurs femelles (POWELL 1979). Chez le blaireau, on observe aussi bien une existence solitaire qu'une vie de couple ou de groupe suivant les régions (revue dans WOODROFFE et MACDONALD 1993). En Grande-Bretagne, où les densités de population sont particulièrement élevées et où ce mustélidé a fait l'objet de nombreuses recherches, les blaireaux vivent en groupes sociaux mixtes comprenant de 2 à 35 individus, délimitant activement leurs territoires en déposant des crottes et des sécrétions de leurs glandes anales dans des latrines périphériques (KRUUK 1978a, ROPER *et al.* 1986 et 1993). Leur comportement social et spatial y est relativement bien compris et documenté, et des modèles ont été proposés pour expliquer les patrons observés (revue dans DO LINH SAN 2002a). Néanmoins, les modèles explicatifs développés pour les populations britanniques de blaireaux ne s'appliquent pas aux zones de faible densité, telles qu'on en trouve en Europe occidentale et centrale, et où les données sont fragmentaires.

C'est à ce titre, contribuer à une meilleure connaissance de la biologie et de l'écologie du blaireau dans des populations de faible densité ainsi qu'à la

modélisation des variations socio-spatiales observées chez cette espèce, qu'un travail de doctorat a débuté en mai 1999 sur la rive sud du lac de Neuchâtel.

Le présent article se propose de dresser un bilan intermédiaire de cette étude après trois années de recherche de terrain et une première approche du travail de modélisation. Soulignons toutefois que les données (principalement celles obtenues par radio-pistage) qui n'ont pas encore fait l'objet d'analyses détaillées en raison de leur aspect provisoire ou de la modicité des échantillons seront uniquement présentées de manière qualitative.

TERRAIN D'ÉTUDE

Notre terrain d'étude, qui couvre une surface d'environ 74 km² (fig. 1), se situe dans la Broye vaudoise et fribourgeoise. Il est limité au nord-est par la route cantonale menant d'Estavayer-le-Lac à Murist. Au sud, la démarcation est définie par une ligne horizontale reliant Murist à Ménières. Au sud-est et à l'est, les tracés routiers Ménières-Payerne et Payerne-Grandcour font office de frontière. A la hauteur du village de Grandcour, un léger décrochement vers le nord-est, délimité par les routes reliant Grandcour à Vallon et Vallon à Ostende, complète la zone. Le lac de Neuchâtel constitue donc la limite géographique du terrain d'étude au nord-ouest, ceci de la hauteur d'Ostende jusqu'à celle d'Estavayer-le-Lac. On peut distinguer deux zones aux structures paysagères légèrement différentes:

—La Zone A, d'une surface de 46 km², est une région qui ne présente que peu de reliefs. Les altitudes varient entre 430 m (bord du lac) et 501 m (La Léchière). Les vastes plaines se consacrent essentiellement à la culture (maïs, blé, colza, tabac) et à la pâture. On dénote la présence de plusieurs massifs forestiers (cultures d'épicéas et feuillus entremêlés) de taille variable, ainsi que de quelques bosquets çà et là. Les flancs de rivières et de ruisseaux sont généralement boisés. En contraste avec les vastes plaines agricoles, le lac est bordé par un coteau boisé, assez abrupt et imposant par endroit, qui débouche sur une zone marécageuse (100-250 m de large) largement envahie par les strates arbustives et arborescentes, puis sur les roselières.

Située entre 447 m (plaine de Payerne) et 725 m (sommet du Bois d'Aumont) d'altitude, la Zone B (28 km²) est une région semi-agricole qui présente un relief beaucoup plus vallonné que la Zone A. Les crêtes y sont bordées par des massifs forestiers plus ou moins importants, alors que les secteurs de plus basse altitude se composent d'une mosaïque de cultures et de pâturages, entrecoupés par des haies et des bosquets.

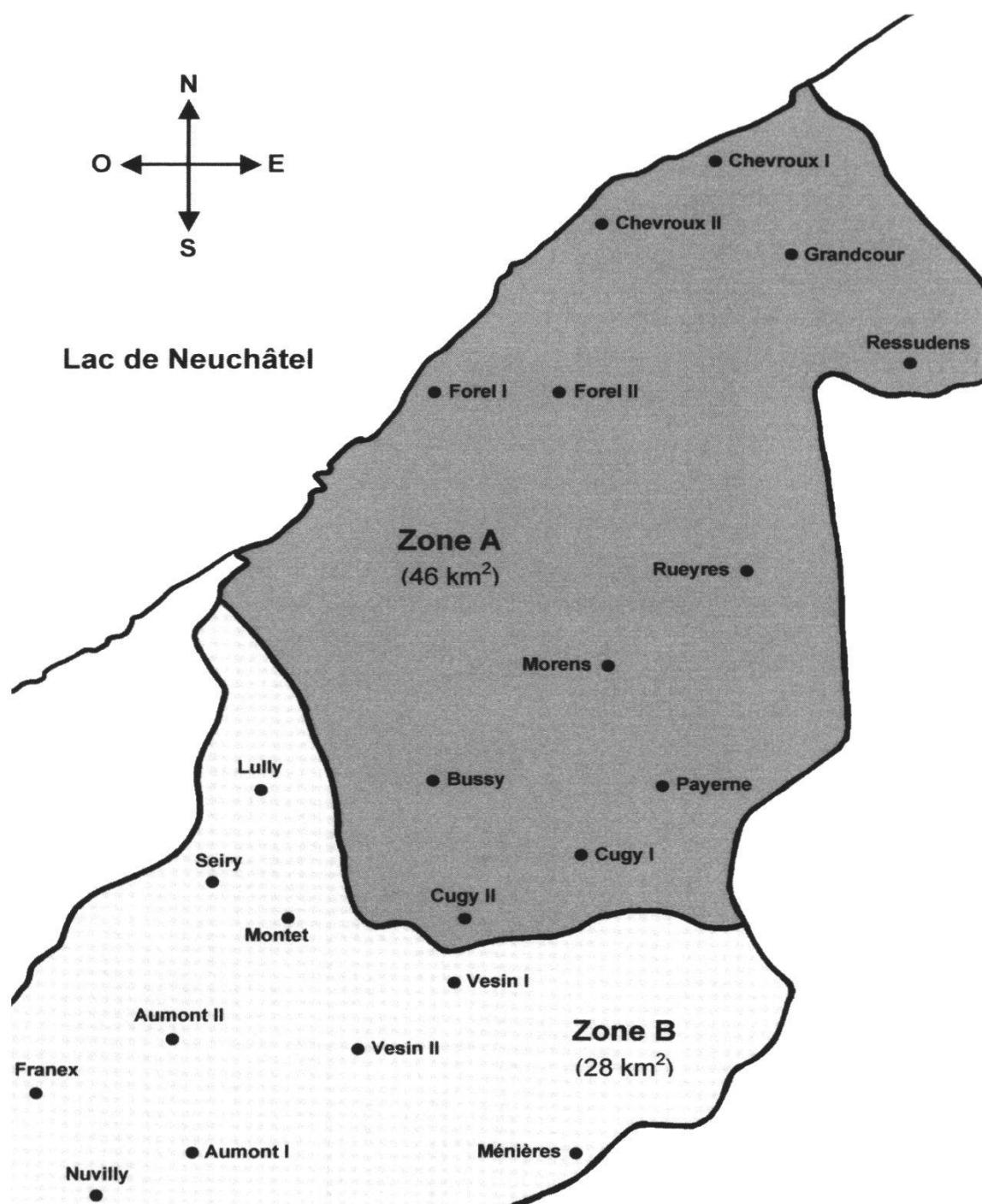


Figure 1.—Schéma représentant les deux zones de notre terrain d'étude ainsi que les 22 terriers principaux de blaireaux (TPB) recensés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Recensement et caractéristiques des terriers

L'emplacement d'environ la moitié des terriers de blaireaux et/ou de renards présents dans notre terrain d'étude nous a été indiqué par les surveillants attitrés de la faune. Les autres gîtes ont été découverts par prospection des alentours

des terriers connus ou des zones boisées présumées vierges de terriers, ainsi que lors des localisations quotidiennes des blaireaux par radio-pistage.

Les terriers recensés ont été répartis dans l'une des deux catégories suivantes:

–Terrier principal de blaireau (TPB): grand terrier utilisé comme abri hivernal et dans lequel au moins une mise bas a eu lieu lors de la période d'étude;

–Terrier secondaire de blaireau (TSB): terrier de petite dimension dans lequel aucune mise bas n'a eu lieu lors de la période d'étude, mais des signes évidents d'utilisation par l'espèce ont été trouvés.

La classification ci-dessus a été rendue possible grâce à l'utilisation de différentes méthodes: relevés bimensuels d'indices et affûts crépusculaires aux différents terriers, piégeage, observations nocturnes au phare (véhicule arrêté), radio-pistage, informations fournies par des agriculteurs et autres habitants de la région.

Nous avons distingué 5 types d'habitats choisis par les blaireaux pour creuser leurs terriers: 1) forêt, 2) lisière de forêt (< 30 m à l'intérieur de la forêt), 3) bosquet (forêt < 1 ha), 4) haie ou cordon boisé (bande d'arbres < 30 m de largeur) et 5) zone ouverte (pré, pâturage, culture, butte). Pour chaque terrier, nous avons relevé en sus le nombre d'entrées ainsi que d'autres paramètres écologiques qui seront analysés et discutés en détail dans un autre article (DO LINH SAN in prep.). La distance entre les différents terriers principaux a été mesurée avec une précision de ± 25 m sur une carte 1:25'000 (Carte nationale N° 1184, Payerne).

Capture, anesthésie et suivi télémétrique des blaireaux

Les pièges employés dans notre étude sont des collets à arrêteoir et des chatières. Les premiers ont été posés le long des coulées (sentiers) fréquemment empruntées par les animaux dans le but de capturer des adultes (fig. 2), alors que les cages métalliques ont surtout été placées à proximité des terriers pour le piégeage des blaireautins. En effet, les trois précédentes études de longue durée réalisées en Suisse sur le blaireau (GRAF *et al.* 1996, FERRARI 1997, K. Hindenlang, comm. pers.) ont montré que s'il est vrai que les jeunes animaux se laissent plus facilement capturer dans des chatières en raison de leur «naïveté» et de leur grande curiosité, ces pièges ne sont pas adaptés pour le piégeage des adultes qui font preuve d'une plus grande méfiance.

Les séances de piégeage se sont déroulées chaque année d'avril à septembre, et ceci, uniquement dans la Zone A. Nous avons renoncé à piéger durant la saison de chasse (mi-septembre à fin octobre), de même qu'en février-mars lors la période de mise bas. Nous n'avons également effectué aucun piégeage

de novembre à janvier en raison de l'activité réduite des animaux et afin de ne pas exposer d'éventuels animaux captifs à une période d'immobilité forcée dans des conditions défavorables.



Figure 2.–Blaireau capturé à l'aide d'un collet.

Le poids des blaireaux capturés a été évalué visuellement, puis ils ont été anesthésiés à l'aide d'une seringue par injection intramusculaire d'un mélange de kétamine hydrochloride (Kétalar, anesthésique: 10 mg/kg) et de médétomidine (Domitor, sédatif: 10 mg/kg). Ils ont ensuite été pesés (à 50 g près), sexés puis mesurés. Leur âge a été déterminé grâce à l'usure des dents (STUBBE 1965). Les incisives inférieures et la molaire supérieure présentent en effet des tables d'usure caractéristiques qui permettent de définir au minimum trois classes d'âge: 0-1 an (jeune), 1-2 ans (subadulte), plus de 2 ans (adulte). Les animaux ont ensuite été équipés d'une voire deux marque(s) auriculaire(s) colorée(s) (Dalton Supplies) et d'un collier-émetteur. Différents types de colliers (Wildlife Materials, Biotrack, AVM) ont été testés lors de la première phase de notre étude. Après 45 à 60 minutes d'examens et de manipulations, les blaireaux ont été réveillés grâce une injection intramusculaire d'atipamézole (Antisedan, antagoniste: 50 mg/kg). Ils ont été relâchés au terrier de capture après une courte phase de récupération (une à deux heures) dans une caisse en bois prévue à cet effet (fig. 3 et 4).

Les animaux équipés d'un émetteur ont été localisés dans le terrain à l'aide d'un récepteur VHF (Yaesu) et d'antennes portatives Yagi à 3 et 5 éléments (fig. 5). Chaque individu a fait l'objet de 1 à 3 pointages quotidiens (utilisation des terriers, rythmes d'activité, mouvements extra-territoriaux, dispersion),



Figure 3.—Lâcher d'un blaireau après la phase de récupération.



Figure 4.—Jeune femelle réintégrant son terrier après l'anesthésie. Elle est munie d'un collier-émetteur extensible et de deux marques auriculaires.

ainsi que de deux suivis nocturnes (20 h 00-08 h 00, une localisation toutes les 15 min.) par mois (forme et grandeur des domaines vitaux, rythmes d'activité). En plus de la position de l'animal, nous avons relevé à chaque localisation des paramètres liés à l'habitat fréquenté (forêt, haie ou cordon boisé, culture, pré ou pâturage, autres) et aux conditions météorologiques ambiantes (couverture nuageuse, force du vent, état du sol).



Figure 5.—Localisation diurne d'un blaireau par radio-télémétrie.

Dynamique de population et biométrie

Nous avons récolté quelques informations sur le taux de natalité de la population de blaireaux étudiée en nous basant sur le nombre de portées et de jeunes observés chaque année (affûts, captures, indices divers). Par ailleurs, la capture d'animaux subadultes (âgés d'un an) en avril de chaque année a été interprétée comme une indication d'une mise bas au même terrier l'année précédent la capture.

L'impact de la mortalité routière et l'évolution de la densité de population entre 1990 et 2001 ont été évalués en considérant le nombre de cadavres collectés dans la Broye par la gendarmerie, par le service de la voirie, par les surveillants de la faune et par nous-même. De précieuses informations complémentaires ont été fournies par quelques habitants de la région.

De même que pour les blaireaux capturés, la majorité des cadavres acheminés au centre des déchets carnés de Payerne ont fait l'objet de diverses mensurations corporelles.

Relations homme – blaireau

Lors de notre travail de terrain, nous avons essayé de nous renseigner autant que possible sur les conflits potentiels pouvant exister entre l'homme et le blaireau. Nous avons principalement questionné des agriculteurs sur les dégâts et les problèmes éventuels engendrés par ce mustélidé en zone agricole.

RÉSULTATS

Caractéristiques, distribution et densité des terriers

Nous avons recensé provisoirement 102 terriers dans l'ensemble du terrain d'étude. Le nombre d'entrées par terrier varie entre 1 et 35 (pour une moyenne de 4.93). 22.5% des terriers ont été creusés en zone ouverte, alors que les 77.5% restant se situent dans des milieux boisés: en forêt (12.7%), en lisière (34.3%), dans des bosquets (7.8%) et dans des haies ou des cordons boisés (22.5%). Les grands terriers (10 entrées et plus, n=16) ont sans doute été creusés il y a plusieurs décennies (éventuellement centaines d'années pour quelques uns), alors que d'autres (n=15), généralement de petits gîtes situés en zone ouverte et comportant de 1 à 3 entrées, l'ont été durant notre étude.

Entre début mai 1999 et fin avril 2002, 90 terriers ont présenté des signes manifestes d'occupation –quasi continue ou seulement ponctuelle– par des blaireaux. Seules 12 portées de blaireautins élevés dans 10 terriers différents ont pu être soit observées directement soit déduites grâce au piégeage. Néanmoins,

en nous basant sur la grandeur des terriers et leur disposition spatiale, il est judicieux de penser que le nombre de terriers principaux de blaireaux (TPB) s'élève à 22 dans l'ensemble de la zone d'étude. Ceci implique donc la présence de 68 terriers secondaires de blaireaux (TSB). En comparaison, 19 terriers ont servi de lieu de mise bas pour les renardes (26 portées dénombrées): il s'agit de 13 TPB, de 4 TSB et de 2 terriers exclusivement utilisés par des renards. Quelques naissances de renardeaux ont également eu lieu chaque année dans des granges à foin ou des remises. Un seul cas de portées de blaireautins et de renardeaux élevés simultanément dans le même terrier a été observé. Indépendamment de la période de reproduction, il est à noter que les 90 terriers de blaireaux ont tous été utilisés plus ou moins intensivement par des renards durant les 3 premières années de notre étude. La dynamique annuelle d'occupation des terriers par les blaireaux et les renards a fait l'objet d'une étude détaillée et a été présentée dans un autre article (DO LINH SAN 2002b).

Les densités observées correspondent à 0.30 TPB/100 ha et à 0.92 TSB/100 ha. Le rapport TPB/TSB est légèrement inférieur à 1:3. L'éloignement minimal moyen entre deux TPB avoisine 1160 m (min=770 m, max=2280 m, n=22). Il est cependant probable qu'un certain nombre de terriers soit encore à découvrir, ceci principalement dans la Zone B qui a été prospectée de façon beaucoup moins intensive, de sorte que la moyenne réelle puisse différer légèrement de notre résultat. En conservant le même rapport entre le nombre de terriers principaux et secondaires et en envisageant un maximum de 25% de terriers occultés (6 TPB et 18 TSB), nous obtiendrions les densités potentielles suivantes: 0.38 TPB/100 ha et 1.16 TSB/100 ha. Ces données estimées reflètent peut-être plus fidèlement la réalité, raison pour laquelle, dans le chapitre sur la dynamique de population, nous calculerons également les paramètres relatifs à la présence potentielle de 28 TPB dans notre terrain d'étude.

Animaux capturés et succès de capture

Entre mai 1999 et septembre 2001, 123 nuits de piégeage (1916 unités-pièges, dont 46 cages) ont permis la capture de 15 blaireaux. Il s'agit de 12 femelles et de 3 mâles répartis selon les classes d'âge suivantes: 7 adultes, 3 subadultes et 5 jeunes. Notons qu'une femelle adulte piégée en 2000 a fait l'objet d'une recapture en 2001. Les séances de piégeage se sont en outre soldées par la capture de 18 renards et de 1 marcassin. Ce dernier a été marqué par les surveillants de la faune, avant d'être relâché. 5 renards ont été muni d'une marque auriculaire en 1999, alors que les autres individus ont tous été libérés immédiatement sans manipulation de notre part.

Tous les animaux mentionnés ci-dessus ont été capturés au moyen de collets. En effet, les cages déposées en 1999 devant les terriers ou à proximité des latrines n'ont permis la capture d'aucun individu. Malgré l'occupation

évidente des terriers, les animaux n'ont jamais prélevés les appâts qui se trouvaient dans les chatières. En raison du temps important à investir pour l'installation de ces pièges, et devant l'insuccès de cette méthode de capture en 1999 (probablement en partie aussi à cause du faible nombre de pièges de ce type à disposition: 3-4 cages), priorité a été donnée en 2000 et 2001 à l'emploi des collets, beaucoup plus maniables, efficaces et discrets.

Le succès de capture obtenu jusqu'à maintenant pour le piégeage des blaireaux correspond à 120 unités-pièges / prise, contre 106 unités-pièges / prise pour celui des renards (en soulignant qu'il s'agissait là d'un piégeage non ciblé). Même si parfois un collet placé sur une piste bien fréquentée permet de capturer un animal lors de la première nuit de piégeage (cas de M35), il convient de relever que les blaireaux ne sont pas des animaux faciles à capturer. Ceci relève aussi bien de la difficulté de poser des pièges (par ex. sol meuble empêchant l'ancrage des pièges), de la «topographie» peu favorable de plusieurs terriers (pente raide et/ou végétation trop dense pouvant occasionner des blessures à l'animal, peu de coulées marquées) que du comportement des animaux. En effet, outre le fait qu'il soit possible que certains individus flairent le danger, et évitent le piège ou rebroussent chemin, il semblerait que ces mustélidés alternent fréquemment leurs itinéraires à la sortie du terrier. Il faut parfois attendre 3 à 5 nuits jusqu'à ce qu'un individu emprunte la coulée piégée. De plus, même si celle-ci est utilisée, les collets sont souvent simplement déplacés (animal empruntant la piste à vive allure, en position légèrement décalée par rapport au piège) ou étirés (par une patte de l'animal ou en raison du passage préalable d'un chevreuil ou d'un renard). Ainsi, entre le 12 avril et le 17 août 2001, 180 unités-pièges placées au terrier de «Forel II» n'ont permis la capture d'aucun blaireau. Et pourtant, il s'agissait là d'un terrier très bien fréquenté par l'espèce.

L'étude de la répartition mensuelle (d'avril à septembre uniquement) des captures de blaireaux et de renards fournit quelques indications intéressantes sur la période la plus favorable pour le piégeage, et indirectement sur l'intensité de l'activité de ces deux espèces aux alentours de leurs terriers (tableau 1). Si l'on tient compte du fait que les blaireaux capturés en juin et en juillet l'ont été

Tableau 1.—Répartition mensuelle des captures de blaireaux et de renards (1999-2001).

| | Avril | Mai | Juin | Juillet | Août | Septembre | Total |
|---------------|-------|-----|------|---------|------|-----------|-------|
| Unités-pièges | 395 | 337 | 330 | 534 | 256 | 64 | 1916 |
| Blaireau(x) | 4 | 4 | 2 | 3 | 3 | 0 | 16 |
| *Blaireau(x) | 4 | 5 | 1 | 0 | 6 | 0 | 16 |
| Renard(s) | 2 | 2 | 9 | 4 | 1 | 0 | 18 |

*en tenant compte du fait que les captures ont eu lieu début juin et fin juillet (cf. texte)

en tout début et respectivement en fin de mois, on constate que les blaireaux se laissent plus « facilement » piéger en avril-mai ainsi qu’au mois d’août. A l’inverse, les renards ont surtout été capturés en juin-juillet.

Suivi des animaux et efficacité des colliers-émetteurs

A l’exception de 2 jeunes âgés de 3 à 4 mois, tous les blaireaux capturés ont été équipés d’un collier-émetteur ($n=14$). La durée de suivi des animaux s’est avérée beaucoup plus courte que nous l’espionssons. L’essentiel des données récoltées provient du suivi de 4 blairelles adultes, de 2 blaireaux subadultes (1 mâle et 1 femelle) ainsi que d’une jeune femelle. Ces 7 individus ont pu être localisés et respectivement suivis pour des périodes de 2 à 4 mois entre début avril et fin octobre. L’arrêt du suivi de ces animaux résulte de multiples raisons: 2 animaux ont été tués sur la route, 1 blaireau a perdu son collier (lanière déchirée), 1 émetteur a cessé de fonctionner (affaiblissement progressif du signal) et finalement le signal de 3 individus n’a plus pu être perçu du jour au lendemain (circuit électronique endommagé ? dispersion ?).

Aucun suivi n’a pu être effectué pour les 7 autres blaireaux équipés d’un collier-émetteur. Trois cas résultent de la perte du collier par l’animal (1 collier fixé de façon trop lâche sur un adulte et 2 colliers posés à titre d’essai sur des blaireautins de 6 mois). Un mâle subadulte a été écrasé 5 jours après sa capture, alors qu’une vieille femelle, qui n’a probablement pas supporté l’anesthésie, a malheureusement été retrouvée morte devant son terrier. Un mâle subadulte a quant à lui sans doute dispersé du terrier natal, et n’a pas pu être localisé malgré nos intenses recherches. Le dernier cas concerne une femelle adulte dont le collier a fonctionné pendant plus d’une année, mais dont le signal était trop faible pour que nous puissions réaliser des suivis nocturnes. De plus, il était impossible d’obtenir un signal lors de la majorité des pointages quotidiens en raison de la position particulière des chambres du terrier principal de l’animal (sous des rochers).

Affûts et organisation sociale

Vu la grandeur du terrain d’étude et les nombreuses facettes de notre travail de recherche, nous n’avons pu réaliser des affûts qu’à un nombre limité de terriers chaque année (environ 30-50 affûts par année à une dizaine de terriers). Cette technique s’est avérée d’une efficacité limitée quant à la détermination du nombre total d’individus présents à chaque TPB, et ceci pour plusieurs raisons. Il nous a tout d’abord été difficile d’appliquer cette méthode de manière adéquate en différents endroits car la topographie du site (pente raide, courbure), la grandeur du terrier ou la végétation dense n’offraient pas suffisamment de recul ou une vue dégagée sur toutes les entrées. Ainsi, lors de plusieurs affûts « infructueux », nous avons entendu des bruits

d'épouillage puis d'éloignement provenant de parties non visibles du terrier. Il est également probable que dans certaines situations, les blaireaux, alertés par notre venue et/ou notre odeur, ont préféré repousser leur heure de sortie. Par ailleurs, comme nous le verrons dans le chapitre traitant de l'organisation spatiale, les blaireaux changent fréquemment de gîte, ce qui implique qu'il est probablement très rare que tous les individus soient présents en même temps au terrier principal. Cette condition est sans doute réunie lors de la période hivernale, mais les blaireaux présentent alors une activité très réduite, sortant tardivement et à des heures très variables de leur terrier. Si l'on ajoute à cela les variations individuelles dans l'heure de sortie, on se rend vite compte que la technique de l'affût ne permet de déterminer le nombre total d'individus par terrier qu'en investissant beaucoup en temps (plusieurs soirées et nuits entières par terrier !) et en matériel (installation d'une plate-forme d'observation aux endroits difficiles, utilisation d'un amplificateur de lumière).

Nos affûts ne nous ont jamais permis d'observer plus de 2 individus simultanément par terrier et par soirée (2 adultes, 1 adulte et 1 jeune, 2 jeunes). Néanmoins, plusieurs affûts consécutifs aux mêmes terriers, les captures effectuées, les individus observés lors des suivis nocturnes, les différents indices relevés lors des visites bimensuelles des terriers, ainsi que les cadavres récoltés lors de la période d'étude nous laissent penser que les blaireaux de notre zone d'étude vivent potentiellement en petit groupes familiaux comprenant 2 à 3 individus en âge de se reproduire, 1 à 2 individus subadultes (1 an, mâle et/ou femelle), ainsi que les éventuels jeunes de l'année (1-3 dans notre terrain d'étude). Il est ainsi possible de pouvoir compter jusqu'à 8 individus par terrier en mai-juin (P. Gabaz, comm. pers.). Un tel cas de figure n'a cependant été observé ou déduit qu'à de rares occasions. Il s'agissait principalement des terriers situés en bord de lac et de quelques terriers de plaine éloignés des routes cantonales. De manière générale, en liaison avec le faible taux de survie des blaireautins, avec l'impact important de la mortalité routière à certains terriers et les possibles mouvements de dispersion qui en résultent (voir chapitres en question), il est rare de compter plus de 3 individus âgés d'un an et plus par terrier. Suivant les années, certains TPB n'étaient habités, selon notre appréciation, que par un seul blaireau, voire par aucun individu. Les traces sporadiques de blaireaux observées correspondaient dans ces cas vraisemblablement à des visites ponctuelles par des animaux des terriers avoisinants.

Organisation spatiale, utilisation des latrines et des terriers

Nous ne fournissons ici qu'une évaluation provisoire de l'organisation spatiale des blaireaux basée sur une analyse sommaire des données télémétriques. La taille des domaines vitaux des blaireaux suivis par radio-pistage ($n=7$) varie entre 50 et 150 ha. L'étude de l'utilisation de l'espace par des animaux

(n=5) provenant de 4 TPB attenants suggère que les domaines vitaux des groupes sociaux ne se chevauchent pas, dévoilant même par endroits des zones non exploitées. On observe ainsi une sorte d'exclusion spatiale. Celle-ci n'est cependant peut-être que passive si l'on se base sur la distribution des latrines, qui n'ont été installées qu'à proximité des terriers, et non dans les zones « frontières ». Leur utilisation n'a été enregistrée qu'au printemps et en automne, qui plus est de manière peu intensive. De nombreuses crottes isolées déposées à même le sol (sentiers forestiers, lisières, chemins bétonnés,...) ont en revanche été découvertes en différents endroits des domaines vitaux (de manière générale plutôt au centre qu'en périphérie) pendant la période estivale.

Le tableau 2 fournit des informations détaillées sur l'utilisation des gîtes diurnes par les blaireaux équipés d'un collier-émetteur. Comme nous pouvions nous y attendre au vu des nombreux indices récoltés bimensuellement aux différents terriers secondaires, les blaireaux utilisent, en plus de leur terrier principal, de 1 à 3 gîtes secondaires (n=7). Ceci correspond relativement bien au rapport TPB/TSB de 1:3 émanant de la classification des terriers. La grande surprise de notre travail concerne l'utilisation de nombreux gîtes diurnes situés en surface par les blaireaux de notre zone d'étude, de 1 à 19 suivant les individus (n=6, femelle F36 non inclue). Les milieux exploités pour le repos diurne en surface sont en majorité des cultures (n=38; maïs, blé, orge et colza) et exceptionnellement des forêts au sous-bois dense (n=4) ou des roselières (n=1). Notons que les blaireaux n'ont pas forcément choisis des zones reculées pour se reposer durant la journée. Voici trois exemples particulièrement explicites. En août 1999, à Forel, F37 a dormi à plusieurs reprises dans un champ de maïs situé à 50 m d'un quartier résidentiel (voitures, jardinage, enfants) et à 30 m de la ferme la plus proche (activités diverses, chien de garde). En mai 2000, F20 a quant à elle choisi à 3 reprises en forêt un lieu de repos situé à 30 m de la route principale Grandcour-Chevroux. Pour terminer, un cas plus surprenant encore, puisqu'en juin-juillet 2000, la femelle F21 a passé plusieurs journées dans des cultures de blé et de maïs bordant la route principale Payerne-Estavayer (trafic important). Ses lieux de repos privilégiés se situaient respectivement à 15 et 30 m de la route !

Si l'on considère la période allant d'avril à octobre, on peut tenter d'avancer le patron comportemental provisoire suivant. En avril-mai, les blaireaux utilisent essentiellement leur terrier principal comme gîte de repos diurne. Ils changent alors fréquemment de chambres, tous les 1 à 6 jours. Dès la fin mai, les individus commencent à utiliser plus fréquemment les terriers secondaires ainsi que quelques gîtes en surface en alternance avec le terrier principal pour le repos diurne. De juillet à septembre, l'utilisation des terriers secondaires et des gîtes en surface est potentiellement maximale (mais pas nécessairement prédominante), avant de baisser d'intensité en octobre au profit de celle des

terriers principaux. Bien qu'aucun individu n'ait pu être suivi de novembre à mars, il est probable que l'utilisation du terrier principal soit largement prépondérante en hiver et au début du printemps.

Tableau 2.–Nombre de terriers, de gîtes diurnes et de chambres utilisés par les blaireaux suivis par radio-pistage.

| Blaireau | Nombre de localisations nocturnes | Nombre de localisations diurnes | Nombre de terriers utilisés | Nombre de gîtes en surface | Nombre de chambres utilisées dans le TPB |
|--------------------|--|--|------------------------------------|-----------------------------------|---|
| F20 ¹ | 112 | 27 | 2 | 2 | 3 |
| F20 ² | 88 | 31 | 1 | 5 | - |
| F20 ³ | 48 | 23 | 3 | 3 | - |
| F20 ⁴ | 64 | 59 | 4 | 3 | - |
| F21 ² | 140 | 50 | 0 | 4 | - |
| F22 | 104 | 49 | 1 | 1 | 4 |
| F36 | 49 | 2 | 2 | 0 | 1 |
| F37 | 126 | 52 | 3 | 3 | 3 |
| F45 | 117 | 100 | 4 | 19 | 11 |
| M14 | 35 | 47 | 3 | 3 | 5 |
| Total (n=7) | 883 | 440 | 23 | 43 | 27 |

¹2000: pré-dispersion, ²2000: dispersion, ³2000: post-dispersion, ⁴2001

Dispersion et autres mouvements extra-territoriaux

Deux des jeunes femelles âgées de 5 à 6 mois (F31 et F36) n'ayant pu être suivies (perte rapide du collier), et l'émetteur de la troisième (F45) n'ayant fonctionné que pendant 3 mois, ce sont en fait une femelle subadulte (F21) et une femelle adulte (F20) qui nous ont permis de nous faire une idée du phénomène de dispersion.

F21 a été capturée le 4 mai 2000 au terrier principal de «Chevroux II». Cette femelle subadulte a été localisée les 3 jours suivants à son terrier principal, avant de disparaître «mystérieusement». Nous l'avons retrouvée 3 jours plus tard alors qu'elle se reposait pendant la journée dans un champ de colza situé à 2.1 km du terrier de capture. Depuis ce moment-là, F21 a exploité durant un mois une zone d'environ 100 ha centrée sur ce lieu de repos et n'a utilisé aucun terrier (malgré la présence dans son domaine vital d'un terrier principal de renard, occupé il est vrai par une renarde et ses 5 petits). Elle a ensuite disparu à la mi-juin, jusqu'à ce que M. P. Gabaz, surveillant de

la faune, nous informe qu'elle avait été écrasée dans la nuit du 21 au 22 juillet près de Villars-le-Grand, c'est-à-dire à 7 km de son terrier de capture. Voici donc un exemple de dispersion qui s'est malheureusement soldée par la mort de l'individu dispersant.

La dispersion de F20 a pu être encore mieux documenté, avec plus de succès pour l'animal cette fois-ci. Cette femelle adulte de 2 ans a été capturée le 30 avril 2000 au terrier principal de Morens. Durant tout le mois de mai, elle a exploité une zone de 100 ha correspondant selon toute vraisemblance à une grande partie du domaine vital du groupe de Morens (le domaine vital de la femelle F22 capturée au même terrier et suivie en avril-mai 2001 est très similaire à celui de F20) et a utilisé essentiellement le terrier principal comme lieu de repos diurne. Vers la mi-juin, F21 a quitté définitivement son terrier principal pour exploiter plusieurs zones «appartenant» potentiellement aux animaux des groupes de «Payerne», «Bussy», «Cugy I» et «Cugy II». Lors de cette période de prospection, F21 n'a cependant jamais exploité les terriers principaux ou annexes des animaux des groupes susmentionnés, à l'exception du terrier principal de Payerne à quelques reprises. Pendant un mois et demi, F21 a ainsi couvert une surface de 270 ha, et a occupé principalement des gîtes en surface (champs d'orge, de blé et de maïs). Début août 2000, cette femelle semble avoir incorporé définitivement le groupe de «Payerne», puisque les suivis effectués tant en août 2000 qu'en mai-juin 2001 (recapture) fournissent des résultats allant dans ce sens. Les zones exploitées sont similaires (pour des surfaces de 50-70 ha) et l'utilisation des gîtes concerne aussi bien le terrier principal que les 2 terriers secondaires.

Un autre cas de dispersion reste plus énigmatique, puisque le mâle subadulte M31 a disparu 3 jours après sa capture seulement, alors que son collier nous semblait en parfait état de marche. Malgré l'insuccès de nos recherches, nous pensons que l'animal a dispersé sur une assez longue distance.

Deux autres cas présumés de dispersion concernent des individus non marqués. En effet, suite à la mort de la femelle adulte F22 (trafic routier) le 23 juin 2001, nous avons placé des brindilles de bois devant les entrées du terrier principal de Morens afin de détecter la présence éventuelle d'autres blaireaux. Cependant, plus aucune activité n'a été enregistrée à ce terrier jusqu'au début du mois d'août (bâtonnets non déplacés, absence de traces, de poils, de grattis ou de crottes), période à laquelle des affûts nous ont permis d'observer deux nouveaux individus. Comme les blaireaux de ce territoire ne possèdent qu'un seul terrier annexe, et que celui-ci n'a pas non plus été utilisé en juin-juillet 2000, il est judicieux de penser que les deux animaux observés venaient de disperger. En effet, bien que l'on ne puisse pas exclure que ceux-ci aient passé tout l'été dans des cultures (blé, maïs) sans utiliser leur terrier principal, un tel comportement nous paraît peu probable, sauf justement pour des blaireaux dispersants en provenance d'un autre terrier principal (cas de F20 et F21).

Un seul cas de mouvement «extra-territorial» a été enregistré durant notre étude. En mai-juin 2001, la femelle F20 du terrier principal de Payerne a en effet été localisée à 7 reprises durant la journée dans le terrier principal du groupe de «Cugy I». Notons à titre anecdotique qu'elle a dû pour ce faire emprunter un petit pont qui enjambe l'Autoroute A1.

Rythmes d'activité et utilisation de l'habitat

Nous ne pouvons fournir que quelques lignes directrices concernant ces deux sujets en raison du nombre relativement faible de localisations ($n=1223$) effectuées jusqu'à maintenant.

Entre avril et octobre, les blaireaux équipés d'un collier-émetteur s'activent généralement à l'intérieur de leur terrier 1 à 2 heures avant le coucher du soleil. Ils ne sortent qu'une fois la nuit tombée, entre 15 minutes et 2 heures après le crépuscule. Les affûts effectués en été indiquent cependant que certains individus quittent quelquefois leur gîte entre 10 et 30 minutes avant le coucher du soleil. Nous ne tenons pas compte ici des jeunes (et éventuellement de leur mère) qui peuvent parfois être observés en été devant les entrées du terrier bien avant la tombée de la nuit.

Lors de leurs sorties nocturnes, les blaireaux exploitent principalement les cultures. Dès fin avril, et jusqu'à fin octobre, ils recherchent successivement ou parallèlement leur nourriture dans des champs de colza, d'orge, de blé et de maïs. Ils alternent alors entre une activité locomotrice (déplacements) et une activité stationnaire (consommation). De manière générale, ils ont tendance à exploiter de petites surfaces (100 à 400 m²) pendant 15 à 30 minutes, avant de se déplacer et de choisir une nouvelle zone dans la même parcelle agricole ou dans un autre champ. Outre l'inspection et la fouille du sol pour rechercher des insectes (adultes et larves) et des vers, les blaireaux y consomment également les limaces présentes sur les jeunes pousses ainsi que les céréales (épis d'orge, de blé et de maïs) lorsque celles-ci atteignent le stade «laiteux». Dès mai, ces mustélidés s'octroient cependant chaque nuit 1 à 2 phases de repos, d'une durée totale allant de 1 à 3 heures. Les cultures de tabac ne sont fréquentées que lors des déplacements. Les champs de betteraves et de pommes de terre, peu nombreux il est vrai, sont rarement visités. Localement, les vergers peuvent être prospectés plus ou moins intensivement de juin à septembre (cerises, prunes). Les milieux boisés ne sont explorés que lorsque les blaireaux quittent ou regagnent leur terrier. De manière assez surprenante, les prés et les pâturages ne sont exploités qu'en avril (alors que les cultures sont inexistantes) et lors de fortes pluies (les vers de terre viennent alors en surface: KRUUK *et al.* 1979).

Les sorties les plus courtes sont observées en avril-mai, les animaux regagnant leur terrier entre 2 h et 4 h du matin. De juin à octobre, en revanche, il est rare que les blaireaux rejoignent leur gîte avant 5 h du matin. Nous avons

même enregistré à trois reprises un retour au terrier entre 8 h 30 et 9 h 00. Par ailleurs, le 7 juillet 1999, alors que nous posions des pièges au terrier principal de «Chevroux II», nous avons assisté au retour d'un blaireau à 11 h du matin!

Entre 8 h et 20 h, dans leurs terriers, les blaireaux se reposent généralement, bien qu'il ne soit pas rare d'enregistrer de courtes phases d'activité à n'importe quelle heure de la journée. Lorsque leur gîte diurne se situe en surface (cultures, forêt), il semblerait que l'activité stationnaire soit plus fréquente que lorsqu'ils occupent un terrier, mais cette tendance demande confirmation.

Caractéristiques morphopondérales, sex ratio et structure d'âge

Le tableau 3 présente les mensurations relevées sur les blaireaux capturés ainsi que sur les cadavres collectés. Le rapport entre les données mesurées sur les mâles et les femelles respectivement (M/F) est généralement légèrement supérieur à 1, indiquant un dimorphisme sexuel peu marqué chez cette espèce (organes sexuels exceptés).

Tableau 3.—Caractéristiques morphopondérales des blaireaux dans la Broye. M/F: rapport entre les mensurations relevées sur les mâles (M) et sur les femelles (F) respectivement.

| | | Mâles | | | Femelles | | | M/F |
|--|----|-------|--------------|---------------|----------|--------------|--------------|------|
| | | n | \bar{x} | min – max | n | \bar{x} | min – max | |
| Poids | kg | 31 | 12.5 | 8.8 – 16.7 | 44 | 11.7 | 7.8 – 20.4 | 1.07 |
| Longueur du corps | cm | 30 | 82.2 | 78.0 – 89.0 | 36 | 79.8 | 72.0 – 89.0 | 1.03 |
| Longueur de la queue ¹ | cm | 30 | 15.8 | 14.0 – 19.5 | 37 | 16.0 | 13.0 – 19.0 | 0.99 |
| Longueur de la queue ² | cm | 30 | 20.6 | 15.0 – 24.0 | 37 | 20.7 | 17.0 – 24.0 | 1.00 |
| Circonférence du cou | cm | 29 | 31.3 | 26.5 – 36.0 | 37 | 30.0 | 27.0 – 33.0 | 1.04 |
| Hauteur de l'oreille | mm | 30 | 39.5 | 32.0 – 46.0 | 33 | 41.0 | 32.0 – 47.0 | 0.96 |
| Longueur pied antérieur | mm | 30 | 82.1 | 74.0 – 88.0 | 35 | 80.1 | 74.0 – 88.0 | 1.02 |
| Largeur pied antérieur | mm | 25 | 46.8 | 43.0 – 50.0 | 27 | 44.7 | 40.0 – 50.0 | 1.05 |
| Longueur griffe antérieure ³ | mm | 30 | 16.2 | 8.0 – 22.0 | 35 | 16.9 | 8.0 – 25.0 | 0.96 |
| Longueur pied postérieur | mm | 30 | 111.6 | 102.0 – 120.0 | 35 | 107.9 | 98.0 – 115.0 | 1.03 |
| Largeur pied postérieur | mm | 25 | 42.1 | 37.0 – 46.0 | 27 | 40.6 | 35.0 – 47.0 | 1.04 |
| Longueur griffe postérieure ³ | mm | 30 | 7.16 | 4.0 – 10.0 | 35 | 6.8 | 3.0 – 13.0 | 1.05 |

¹sans pinceau caudal, ²avec pinceau caudal, ³griffe médiane

Le poids annuel moyen des blaireaux (mâles et femelles adultes/subadultes confondus) équivaut à 12.02 kg (n=75). Le poids le plus bas est enregistré au printemps ($\bar{x}=11.25$ kg, n=39). Il augmente légèrement en été ($\bar{x}=11.83$ kg, n=23) puis beaucoup plus fortement en automne ($\bar{x}=15.41$ kg, n=8) suite à l'accumulation de graisses sous-cutanées (fig. 6 et 7). Celles-ci sont progressivement résorbées en hiver, ce qui se traduit par un poids plus faible durant cette saison ($\bar{x}=13.32$ kg, n=5). A chaque saison, les mâles sont légèrement plus lourds que les femelles, à l'exception de l'automne, où la

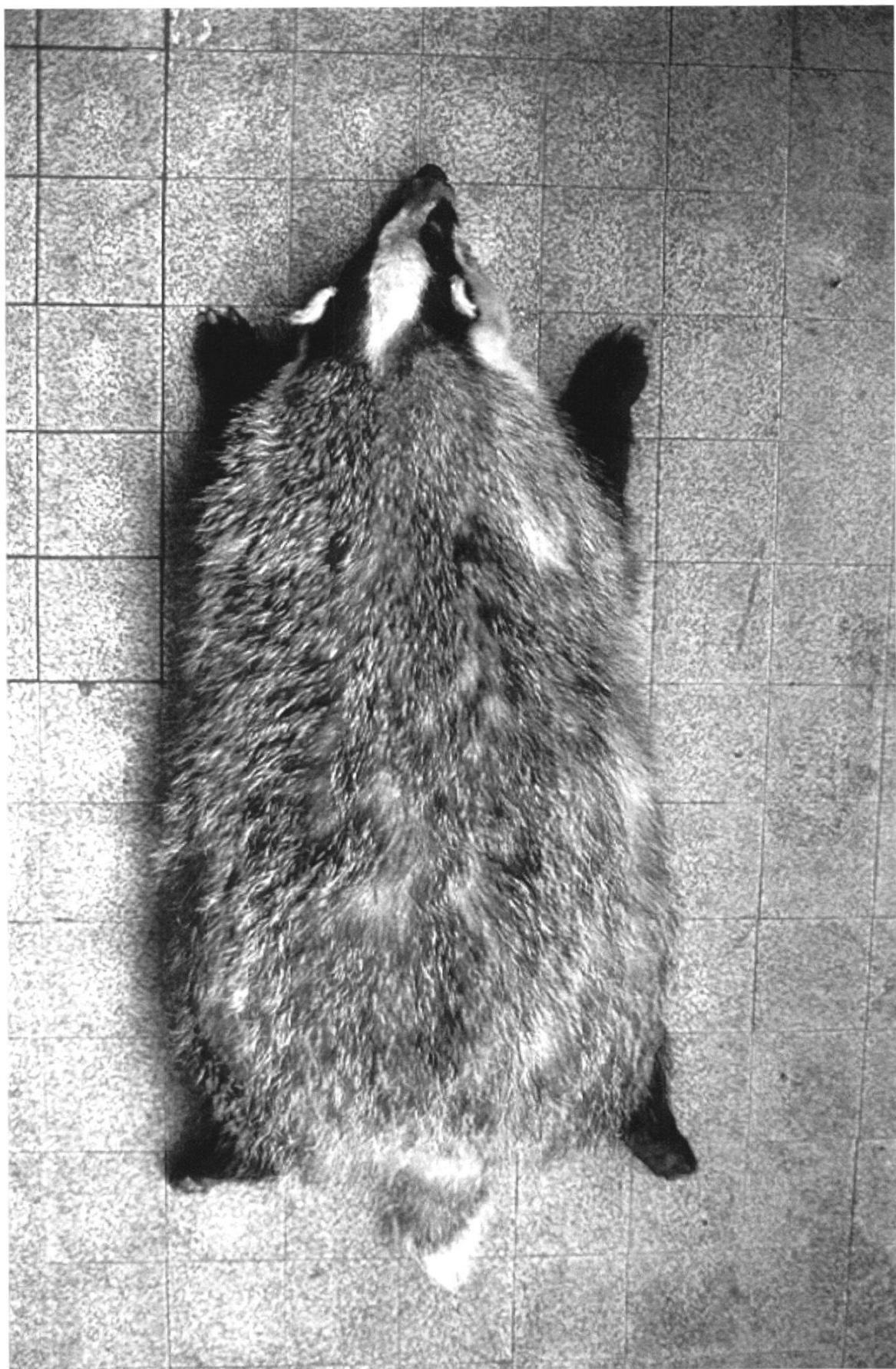


Figure 6.—Femelle victime du trafic routier à mi-octobre 2001. Son poids: 20.4 kg!

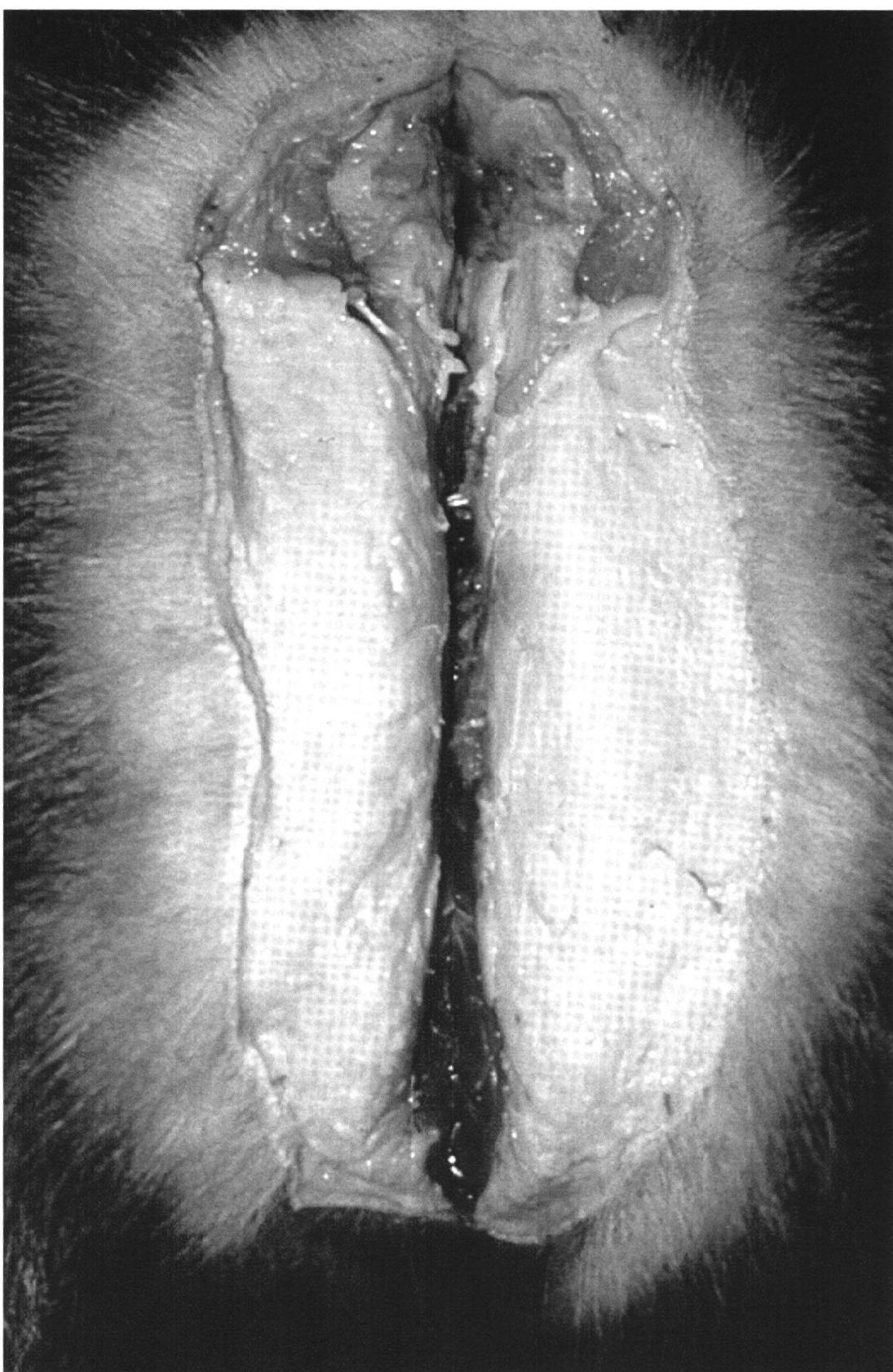


Figure 7.—Incision au niveau de l'arrière-train (femelle de la fig. 6) révélant une couche de graisse épaisse de 4.5 cm.

tendance est inversée (fig. 8). Il est cependant probable que ceci soit lié au faible nombre de mâles mesurés ($n=3$). Qui plus est, ceux-ci ont tous été tués en septembre, alors que 3 des femelles l'ont été en octobre, un laps de temps qui leur a permis d'augmenter significativement leur poids corporel. L'évolution mensuelle du poids des blaireautins est présentée dans le tableau 4.

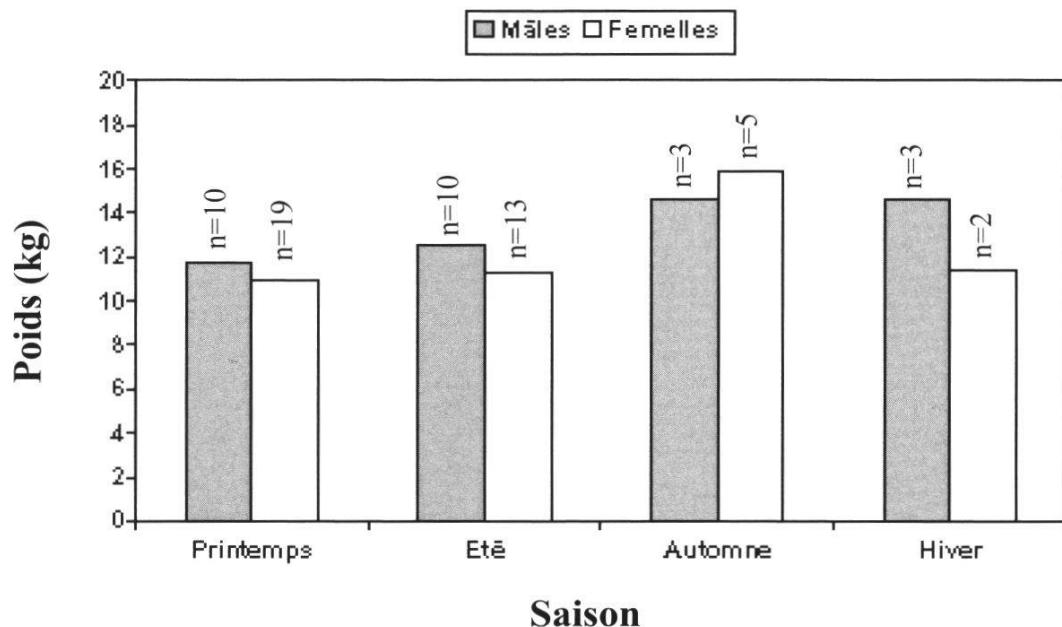


Figure 8.—Evolution saisonnière du poids des blaireaux.

La sex ratio observée au niveau des animaux capturés est de 1:4 ($n=15$), celle relevée sur les cadavres de 1:1.31 ($n=60$). Si l'on admet que les données provenant de la mortalité routière sont plus fiables que celles liées au piégeage, la prédominance de blairelles enregistrée semble indiquer que, dans notre terrain d'étude, les mâles se laissent beaucoup moins facilement capturer que les femelles.

La structure d'âge découlant du piégeage ($n=15$) et des blaireaux accidentés entre avril 2001 et mars 2002 ($n=39$) correspond à 63% d'adultes, 20% de subadultes et 17% de jeunes.

Tableau 4.—Croissance pondérale mensuelle des blaireautins dans la Broye.

| | Mai | Juin | JUILLET | Août | Septembre | Octobre |
|------------|------------|-------------|----------------|-------------|------------------|----------------|
| | n=2 | n=1 | n=2 | n=4 | n=2 | n=1 |
| Poids [kg] | 3.45 | 5.85 | 6.30 | 8.61 | 10.00 | 12.35 |

Conflits homme – blaireau

Lors de notre travail de terrain, nous avons questionné une vingtaine d'agriculteurs sur les problèmes potentiels engendrés par le blaireau en

zone agricole. Toutes les personnes interrogées ont affirmé que ce mustélidé n'occasionnait que des dégâts insignifiants dans les cultures. En général, ceux-ci se limitent à quelques épis d'orge, de blé et de maïs consommés ça et là. De février à avril, on observe aussi quelques grattis creusés dans les champs par les animaux pour récupérer des épis de maïs «oubliés» lors de la récolte précédente et enfouis dans le sol. Pour tempérer ce point de vue, il convient toutefois de mentionner que des dégâts conséquents ont eu lieu en dehors de notre zone d'étude, dans les régions de Moudon (P. Henrioux, comm. pers.) et de Chandon-Domdidier (P. Kämpfer, comm. pers.). Il s'agit dans ce cas de déprédatations générées dans des zones «sensibles», et souvent liées au piétinement des cultures et non à la consommation des céréales. Les solutions adoptées pour remédier à ce problème ont été d'indemniser les exploitants agricoles et/ou d'abattre les animaux incriminés.

Dans l'ensemble du terrain d'étude, les blaireaux peuvent générer des problèmes en raison de leurs activités de creusage en bordure des zones boisées ou en zone ouverte (fig. 9). Les agriculteurs redoutent qu'une galerie s'effondre lors du passage d'une machine agricole ou du bétail, avec les conséquences que l'on peut imaginer. Dans de telles situations, les agriculteurs ont choisi de reboucher les trous avec de la caillasse, de la terre ou du sable. Ainsi, 19 terriers situés en zone ouverte ont été comblés. Pour 8 autres terriers



Figure 9.—Terrier secondaire de blaireau (muni d'une seule entrée) situé en zone ouverte. On notera la présence d'un important cône de déblais.

situés dans des haies ou en forêt, seules les galeries débouchant en lisière ont été obstruées. Très souvent, ces interventions sont vaines, car les blaireaux ont tôt fait de dégager les entrées, ou de creuser d'autres trous à proximité.

Natalité et mortalité

Sur les 3 années de notre étude, 33 TPB ont fait l'objet d'un suivi suffisamment étroit pour nous permettre de déterminer avec assurance la présence ($n=12$) ou l'absence ($n=21$) de portées de blaireautins. Annuellement, des naissances ont lieu en moyenne à 36% des TPB seulement. De manière détaillée, il s'agissait en fait de 3 portées pour 8 TPB (37.5%) en 1999 et en 2000, et de 6 portées pour 17 TPB (35%) en 2001.

Le nombre moyen de jeunes par portée est de 1.6 (min=1, max=3, $n=10$). Cette moyenne se rapporte uniquement au nombre de blaireautins qui ont passé le cap des 8 premières semaines de vie, période à laquelle ils font leur première apparition en dehors du terrier. Par ailleurs, il s'agit là potentiellement d'une valeur minimale, car il est probable qu'un certain nombre de jeunes aient échappé à notre « vigilance ».

Si l'on admet que les données ci-dessus puissent être extrapolées à l'ensemble du terrain d'étude, le nombre minimal de jeunes nés chaque année s'élèverait donc à 13 individus pour 22 TPB, ou à 16 blaireautins pour 28 TPB. En prenant 2.43 blaireautins par portée comme valeur de référence (moyenne européenne, ANDERSON et TREWHELLA 1985), le nombre de jeunes correspondrait cette fois-ci à 19 et 24 individus respectivement. Comme en moyenne 30% des jeunes âgés de plus de 8 semaines ne passent pas le cap de la première année de vie (ROGERS *et al.* 1997), le recrutement net lié à la natalité pourrait avoisiner 0.60 individu par TPB.

L'impact de la mortalité routière sur la population de blaireaux a pu être déterminé de manière relativement fidèle durant notre étude (fig. 10). Le tableau 5 fournit un aperçu des pertes liées au trafic routier entre 1999 et 2001. A nouveau, il s'agit là de valeurs minimales, étant donné que la provenance des cadavres acheminés au centre des déchets carnés de Payerne n'était pas toujours indiquée. On constate néanmoins que par rapport à 1999, le nombre de blaireaux victimes du trafic routier a pratiquement triplé en 2000 et quadruplé en 2001. Durant cette dernière année, chaque terrier a perdu en moyenne 0.86 individu (ou 0.68 individu pour 28 TPB). Nous suggérons que les pertes engendrées puissent être à l'origine d'un mouvement de dispersion de blaireaux provenant de grands groupes vers des terriers inhabités ou peu peuplés. De même, des mouvements inverses, peut-être de courte durée, pourraient être observés si les possibilités de reproduction disparaissent à certains terriers en raison de la mort d'individus du sexe opposé.

Le nombre de blaireaux abattus dans le cadre de tirs de gestion (gardiennage) s'élève quant à lui à 1 ou 2 individus par année dans l'ensemble du terrain



Figure 10.—Dans la Broye, le taux de mortalité des blaireaux due au trafic routier est estimé à 20% de la population totale en 2001.

d'étude (P. Gabaz, P. Henrioux, comm. pers.). L'importance d'autres causes de mortalité n'a pas pu être estimée. Signalons cependant que les cadavres de 2 jeunes ont été retrouvés en juillet 1999 et en mai 2001 respectivement. Nous supposons que ces blaireautins sont morts suite à la disparition de leur mère

ou en raison de la famine. Pour terminer, soulignons que la chasse au blaireau n'est plus pratiquée dans la région, que cela soit à tir (difficile de chasser de jour un animal nocturne !), ou par vénérerie sous terre (les chasseurs redoutent que leurs chiens soient blessés ou tués par ce mustélidé).

Tableau 5.—Nombre de blaireaux victimes du trafic routier et localisation des accidents dans notre terrain d'étude (1999-2001). Chaque animal tué a été attribué au TPB le plus proche.

| Terrier | 1999 | 2000 | 2001 | Total | Route(s) concernée(s) |
|-----------------------|----------|-----------|-----------|-----------|-----------------------------------|
| Ménières | - | 2 | 4 | 6 | Ménières–Fétigny/Vesin |
| Vesin I / II | 1 | - | 1 | 2 | Vesin–Ménières, Vesin–Aumont |
| Aumont I | 2 | 2 | 0 | 4 | Aumont–Nuvilly |
| Aumont II | - | - | - | 0 | - |
| Nuvilly | - | - | - | 0 | - |
| Franex | - | - | 1 | 1 | Franex–Granges-de-Vesin |
| Montet | 1 | 1 | 4 | 5 | Montet–Bollion/G.-de-Vesin/Frases |
| Seiry | - | - | - | 0 | - |
| Lully | - | - | - | 0 | - |
| Cugy I | 1 | 1 | - | 2 | Cugy–Montet |
| Cugy II | - | 1 | - | 1 | Cugy–Payerne |
| Payerne | - | 1 | 2 | 3 | Payerne–Bussy/Morens |
| Bussy | - | - | - | 0 | - |
| Morens | - | - | 2 | 2 | Morens–Bussy |
| Rueyres | - | 2 | 1 | 3 | Grandcour–Payerne |
| Ressudens | - | 1 | 1 | 2 | Ressudens–Payerne/Grandcour |
| Grandcour | - | 1 | 2 | 3 | Grandcour–Chevroux/Ressudens |
| Chevroux I / II | - | 1 | - | 1 | Chevroux–Grandcour |
| Forel I / II | - | 1 | 2 | 3 | Grandcour–Estavayer-le-Lac |
| Total (22 TPB) | 5 | 14 | 19 | 38 | |

Densité et dynamique de population

Il n'est pas aisé de déterminer avec précision l'effectif et par suite la densité de la population de blaireaux étudiée. Il est toutefois possible de fournir une approximation en multipliant le nombre de TPB (22 pris comme minimum, 28 comme maximum) par le nombre moyen de blaireaux observés aux TPB. C'est en 2001 que la population a fait l'objet du suivi le plus étroit, aussi baserons-nous nos calculs sur cette année. Par ailleurs, nous faisons l'hypothèse que les taux d'émigration et d'immigration se compensent, et qu'ainsi seuls les taux de natalité et de mortalité déterminent l'évolution de la population.

Au printemps 2001, il nous semble judicieux d'affirmer qu'en moyenne, chaque TPB comptait 3 à 4 individus, c'est-à-dire 2 adultes plus 1 à 2 subadulte(s) ou jeune(s) de l'année. Cette moyenne peut se justifier comme suit. Ce nombre correspond tout d'abord à la situation observée pour la majorité des terriers. Si l'on prend maintenant en compte les quelques terriers non occupés

ou habités par 1 ou 2 blaireau(x) seulement, le «déficit» comptabilisé est compensé par le «surplus» d'individus présents dans quelques grands groupes (5-8 individus, jeunes inclus). Notre terrain d'étude comptait donc entre 66 et 112 blaireaux à cette période, ce qui correspond dans le meilleur des cas à une densité de 1.19 adultes/subadultes et de 0.32 jeune par 100 ha.

Comme l'effectif a diminué significativement de mars à octobre (trafic routier (fig. 11), famine, vieillesse, diverses maladies), il est aussi intéressant de fournir une estimation de la densité de la population à la fin de l'automne. Les pertes minimales s'élèvent à 15 individus adultes ou subadultes victimes du trafic routier et à 6 ou 7 jeunes respectivement (30% des 19/24 blaireautins ayant passé le cap des 8 semaines de vie; 5 cas de mortalité juvénile ont été enregistrés de manière certaine). A l'approche de l'hiver, il y aurait donc eu entre 45 et 90 blaireaux dans notre terrain d'étude. Les densités maximales correspondent cette fois-ci à 0.99 adulte/subadulte et à 0.23 jeune par 100 ha.

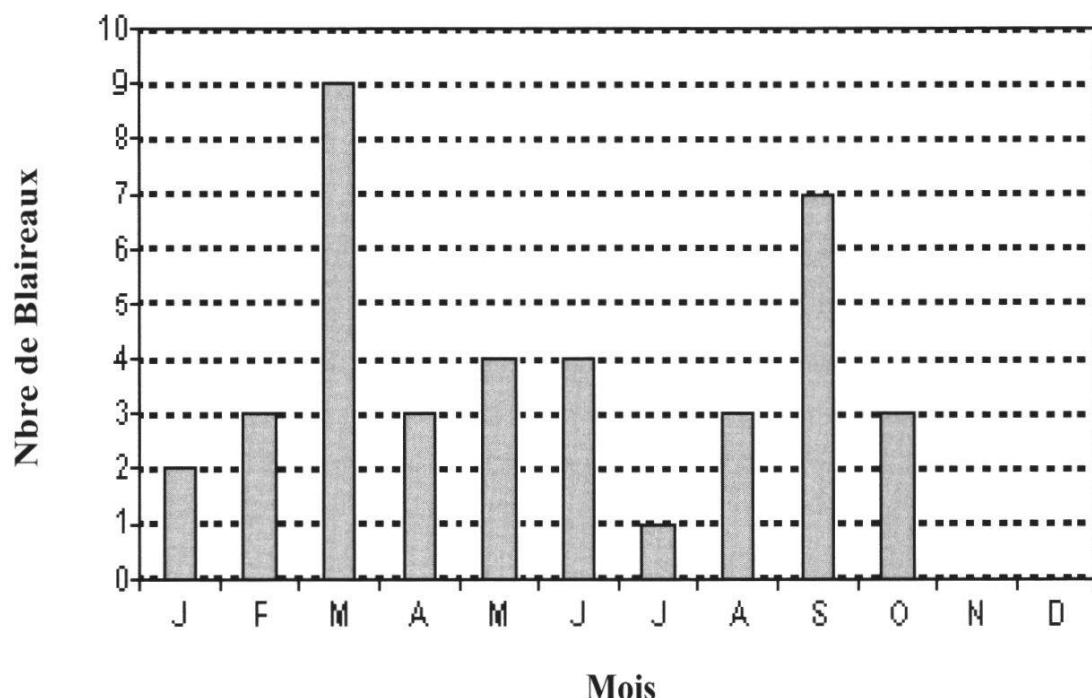


Figure 11.—Distribution mensuelle des blaireaux victimes de la route ($n=39$) acheminés au centre des déchets carnés de Payerne pendant la période allant d'avril 2001 à mars 2002. On constate la présence de deux pics de mortalité, l'un en mars et l'autre en septembre.

Nous insistons sur le fait que ces calculs ne sont valables que pour l'année 2001. En 2000 et en 1999 surtout, il nous a semblé que le nombre d'individus par terrier était plus faible, de même que la quantité d'indices observés aux différents terriers.

De manière générale, la tendance révélée par l'étude de la mortalité routière entre 1990 et 2001 dans 77 communes de la Broye (320 km^2) confirme notre appréciation de la situation (fig. 12). Pour autant que le

nombre de blaireaux tués sur la route soit proportionnel à la grandeur de la population, il semblerait que celle-ci ait augmentée de manière significative ces dernières années. Relativement stable entre 1990 et 1996, le nombre de blaireaux victimes du trafic routier a en effet plus que quintuplé depuis 1997. En nous basant sur les paramètres démographiques estimés ci-dessus, il semble que la population broyarde de blaireaux devrait légèrement diminuer en 2002-2003, voire au mieux se stabiliser. En effet, les pertes dues au trafic routier (0.54-0.69 adulte/subadulte par TPB), associées aux autres causes de mortalité, devraient à court terme compenser le recrutement net lié à la natalité (0.60 individu par TPB), si ce ne fut déjà pas le cas en 2001. Une telle prévision nécessite évidemment que le recrutement net n'augmente pas ces prochaines années, ce qui est fort probable. En effet, le succès reproductif a été très stable entre 1999 et 2001, et ce malgré une augmentation évidente de la densité de population.

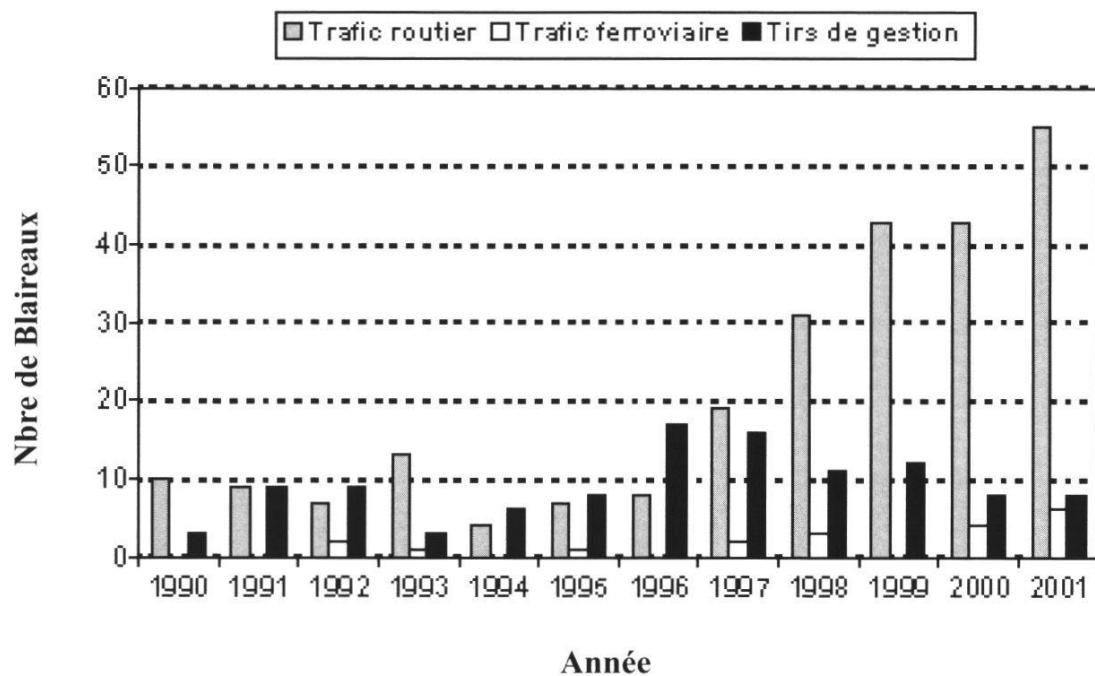


Figure 12.-Nombre de blaireaux tirés (gardiennage) et victimes du trafic routier ou ferroviaire entre 1990 et 2001 dans 77 communes de la Broye (environ 320 km²). Ces données suggèrent une forte augmentation de la population de blaireaux dès 1997. Données: P. Henrioux.

Modélisation

Une des questions qui passionne les spécialistes du blaireau est de comprendre pourquoi l'organisation sociale et spatiale de cette espèce présente d'aussi grandes variations. Nous présentons ici brièvement un modèle conceptuel que nous avons développé et que nous souhaiterions tester dans le futur en collectant et analysant des données publiées dans la littérature et provenant de plusieurs régions d'Europe.

Dans notre modèle (fig. 13), nous partons du principe que l'organisation sociale et spatiale du blaireau est déterminée par deux facteurs plus ou moins interdépendants: la qualité de l'habitat (abscisse) et la densité de population (ordonnée).

En nous fondant sur les connaissances actuelles de la biologie du blaireau, nous pouvons affirmer qu'un habitat de haute qualité devrait posséder les caractéristiques suivantes:

- des conditions écologiques et géomorphologiques favorables pour l'excavation des terriers (ROPER 1993);
- des ressources alimentaires qualitativement (très nutritives, présentant une répartition économiquement rentable) et quantitativement (forte densité, renouvellement rapide, présence de nombreuses parcelles riches) optimales (KRUUK 1978b, KRUUK et PARISH 1982, KRUUK et MACDONALD 1985, CRESSWELL et HARRIS 1988);
- un climat favorable (hivers doux et étés pas trop secs) (NEAL et CHEESEMAN 1996).

Tous les habitats rencontrés en Europe ne remplissent de loin pas ces conditions, et il nous semble judicieux d'affirmer que la capacité limite du milieu colonisé (i.e. le nombre maximal de blaireaux qui peuvent vivre dans une région donnée) va varier en fonction de la qualité de l'habitat (courbe «capacité limite du milieu»). Elle sera faible pour un milieu pauvre, et très élevée pour un habitat optimal. Néanmoins, nous parlons là de valeurs maximales. Or, il est clair que la densité des populations peut être potentiellement limitée par plusieurs facteurs indépendants de la qualité de l'habitat: maladies, trafic routier, chasse, persécutions, empoisonnement. Une population n'atteindra donc jamais sa capacité maximale si de tels facteurs limitent constamment sa croissance démographique, et ceci, même si cette population vit dans un habitat optimal.

Une fois ce cadre posé, comment expliquer maintenant les variations socio-spatiales observées chez ce mustélidé? Sans pouvoir entrer ici dans les détails, notre hypothèse soutient que les coûts énergétiques *per capita* varient lorsqu'une population de blaireaux se développe démographiquement (natalité et/ou émigration) à partir de l'étape de colonisation d'une nouvelle région jusqu'à atteindre la capacité maximale supportée par cet habitat (*Hypothèse du seuil énergétique critique*, DO LINH SAN 1997). Parallèlement, l'organisation sociale et spatiale évolue d'une vie solitaire non territoriale à une vie territoriale de groupe, passant par plusieurs stades intermédiaires. Le passage du système non territorial au système territorial a lieu lorsque les coûts énergétiques dépensés *per capita* atteignent un maximum, c'est-à-dire un «seuil énergétique critique» (voir courbe sur la figure 13). En quelques mots, l'atteinte d'un seuil énergétique par les animaux se justifie par l'augmentation progressive des dépenses énergétiques liées à la compétition intraspécifique et à l'adoption

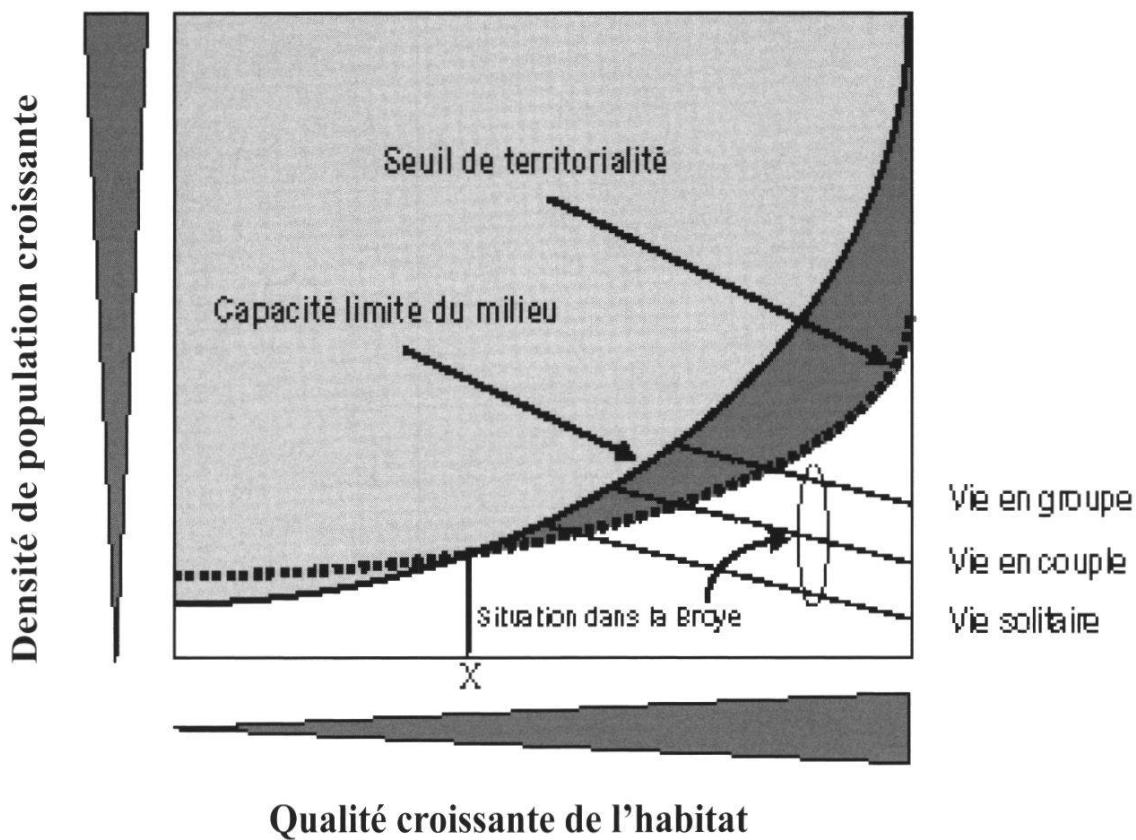


Figure 13.—Modèle conceptuel expliquant les variations socio-spatiales observées chez le blaireau européen. La coordonnée X (en abscisse) correspond à la qualité d'habitat au delà de laquelle la vie territoriale devient possible. Se référer au texte pour des explications plus détaillées.

d'un système plus ou moins «désorganisé» par les blaireaux (pas de latrines périphériques et de contrôle strict quant à l'exploitation du domaine vital par des animaux des groupes voisins; un chevauchement des domaines vitaux de groupe peut donc être enregistré). Une fois le système territorial instauré (latrines périphériques, contrôle passif ou actif des incursions de blaireaux des groupes attenants), les animaux possèdent une «maîtrise globale» de l'exploitation de leur territoire et minimisent ainsi les dépenses énergétiques liées à la compétition intraspécifique. Une augmentation de la taille des groupes jusqu'à l'atteinte de la capacité limite du milieu est ensuite possible en raison de la diminution des coûts de défense du territoire pour chaque individu (i.e. l'augmentation des coûts énergétiques liés à la compétition intraspécifique est compensée par une énergie de défense *per capita* plus faible). C'est ensuite la quantité de nourriture disponible qui déterminera la taille maximale du groupe.

En fonction de la qualité de l'habitat, on peut s'attendre à ce que les dépenses énergétiques *per capita* soient plus importantes dans des milieux pauvres. Dans de tels cas de figure, les dépenses énergétiques croissent très rapidement lorsque la densité de population augmente, si bien qu'on peut assister à la formation de territoires individuels ou de couples. Dans des régions très

pauvres, on peut même s'attendre à ce que les ressources alimentaires soient limitatives avant même l'atteinte du seuil énergétique critique, de sorte que les individus seraient «contraints» à mener une vie solitaire non territoriale.

DISCUSSION

Densité et distribution des terriers

Au niveau national, la densité des terriers de blaireaux enregistrée dans la Broye (1.22/100 ha) et la valeur réelle estimée (1.54/100 ha) sont caractéristiques d'un habitat relativement favorable à l'espèce. En effet, les valeurs enregistrées dans d'autres régions agricoles sont plus modestes: 0.42 terrier/100 ha dans les environs de Berne (GRAF *et al.* 1996), 0.88 terrier/100 ha près de Neuchâtel (FISCHER 1997), et 1.19 terriers/100 ha dans la région zurichoise (DO LINH SAN 1997).

Ailleurs en Europe occidentale, la densité des terriers est généralement plus faible. Dans le Luxembourg belge, par exemple, on ne dénombre que 0.02-0.03 terrier habité par 100 ha (BAUDUIN *et al.* 1989). En France, HENRY *et al.* (1988) mentionnent des densités de 0.16 terrier/100 ha dans la forêt d'Orléans, de 0.18 terrier/100 ha dans la forêt de Chizé, et finalement de 0.07-0.74 terrier/100 ha dans le Finistère.

La densité des terriers constatée dans la Broye reste toutefois très faible en comparaison avec celles enregistrées Outre-Manche. En République d'Irlande, par exemple, les valeurs oscillent entre 0.66 et 3.16 terrier(s)/100 ha suivant les régions (SMAL 1993). Le record absolu est détenu par l'Angleterre, où l'on recense localement jusqu'à 26 terriers au km² (CRESSWELL *et al.* 1990).

Les données relatives à la disposition spatiale des TPB confirment les appréciations relevées à propos de la densité des terriers. Ainsi, en Angleterre, l'éloignement minimal moyen entre deux TPB équivaut à 300 m (KRUUK 1978a), contre 1160 m dans la Broye (cette étude), 1125 m dans le canton de Neuchâtel (MONNIER 1993) ou encore 1485 m dans la région zurichoise (DO LINH SAN 1997). Ces différences pourraient s'expliquer par un pourcentage de zones boisées variable et par des caractéristiques paysagères et géomorphologiques plus ou moins favorables suivant les régions. Néanmoins, il n'est pas à exclure que les fortes densités de population observées en Grande-Bretagne soient à l'origine d'une «demande» plus importante en terriers, et liées par suite à des activités de fouissage plus conséquentes.

Densité de population

Tout comme celle des terriers, la densité des populations de blaireaux peut varier considérablement suivant les régions et les milieux (DO LINH SAN à paraître).

La densité de population observée dans la Broye (1.19-1.51 individus / 100 ha) est relativement élevée si l'on se réfère aux valeurs obtenues ailleurs en Eurasie continentale (moyenne: 0.63 individu / 100 ha, extrêmes: 0.16-1.52 individu(s) / 100 ha; KOWALCZYK *et al.* 2000). Elle se démarque cependant nettement de celles enregistrées dans les îles britanniques (moyenne: 9.38 individus / 100 ha, extrêmes: 8.6-30.7 individus / 100 ha, KOWALCZYK *et al.* op. cit.). Une telle différence pourrait s'expliquer par le climat plus doux et humide régnant Outre-Manche (peu de périodes de sécheresse, couverture neigeuse faible en hiver) et par la prédominance des prairies en zone agricole. Ces deux facteurs génèrent des conditions idéales pour la croissance des vers de terre qui constituent la proie principale des blaireaux anglais (NEAL et CHEESEMAN 1996).

Succès de capture

Le succès de capture obtenu dans notre étude (120 unités-pièges / prise) est faible, mais correspond à celui obtenu par FERRARI (1997) lors de son travail de thèse près de Neuchâtel (124 unités-pièges / prise). A la Chaux-d'Abel (milieu montagnard), en revanche, les blaireaux ont été plus difficiles à capturer (1000 unités-pièges / prise, FERRARI op. cit.). En Autriche, dans les montagnes du Tyrol, KOLLINSKI (non publié) estime qu'il faut au moins 140 unités-pièges pour capturer un blaireau.

D'une manière générale, il paraît judicieux d'affirmer que le succès de capture dépend étroitement de la densité de population (PIGOZZI 1988). Par exemple, en 3 ans de piégeages intensifs dans le parc national de Doñana (sud de l'Espagne), RODRÍGUEZ *et al.* (1996) n'ont pu capturer que 6 blaireaux. Avec 0.4 individu / 100 ha, cette région possède une densité de population parmi les plus faibles d'Europe. A l'inverse, ROGERS *et al.* (1997) qui ont étudié la démographie des blaireaux dans une population de très haute densité (25.3 individus / 100 ha) dans le sud-ouest de l'Angleterre (Gloucestershire), signalent 2919 captures/recaptures en 16 ans d'étude ! Les résultats obtenus dans la Broye et ailleurs en Europe centrale s'inscrivent donc entre ces deux extrêmes et caractérisent des populations de faible à moyenne densité.

Nos résultats indiquent clairement que les mois de juin et juillet ne sont pas favorables pour la capture des blaireaux. Comme les pièges n'ont été posés qu'aux alentours des terriers principaux, il est probable que le succès de capture dépende dans une large mesure de l'intensité des va-et-vient des animaux à proximité de ces terriers. Or celle-ci est directement influencée par plusieurs facteurs: l'activité de creusage, l'activité sexuelle et l'utilisation de gîtes diurnes alternatifs. L'activité de creusage et l'activité sexuelle (révélée indirectement par l'utilisation des latrines: KRUUK 1978a, ROPER *et al.* 1986) présentent justement des pics marqués au printemps et en automne (NEAL et

CHEESEMAN 1996, DO LINH SAN 2002b), ce qui semble fournir une bonne explication au patron observé. Par ailleurs, deux autres phénomènes peuvent contribuer à renforcer ou respectivement diminuer l'intensité de l'activité des animaux dans l'entourage des TPB. D'un côté, nos observations ont montré que les blaireaux étudiés ont tendance à utiliser plus fréquemment des terriers secondaires ou des gîtes en surface à partir de fin mai, et ceci jusqu'en automne. Il y aurait donc là une explication à la baisse du succès de capture en juin-juillet. A l'inverse, le mois d'août pourrait bien correspondre à la période où les animaux dispersants choisissent définitivement un terrier pour s'établir après une phase de prospection (cas de F20).

Organisation sociale et spatiale

Dans la Broye, les blaireaux vivent potentiellement en petits groupes familiaux comprenant 2 à 3 individus adultes, 1 à 2 individus subadultes ainsi que les jeunes de l'année. Une telle situation s'est toutefois avérée peu fréquente, et pas uniquement en raison du faible pourcentage de naissances enregistré chaque année (à 36% des TPB en moyenne). En effet, bien que l'offre alimentaire autour de chaque terrier principal nous soit apparue favorable (en tout cas en été et en automne) pour soutenir de nombreux individus, il semblerait que la mortalité routière prévienne la formation de groupes de taille importante, et ceci à double titre. Premièrement parce qu'elle est à l'origine d'une baisse de l'effectif des groupes, mais également car les opportunités de reproduction qui découlent de cette situation engendrent un «niveling» de la taille des groupes suite à la dispersion de jeunes adultes. C'est peut-être la raison pour laquelle, dans notre terrain d'étude, plusieurs TPB étaient habités par 3 à 4 individus au maximum, dont 1 à 2 jeune(s) ou subadulte(s). La présence de nombreux individus par TPB a surtout été enregistrée au printemps en bordure de lac (Chevroux, Forel), zone où l'impact de la mortalité routière était moins important (4 individus en 3 ans pour 4 TPB). Il est possible que l'activité plus faible enregistrée en automne à ces terriers soit justement liée à la dispersion de subadultes en quête d'opportunités reproductrices (cas de F21 et vraisemblablement de M31).

Les surfaces exploitées par les blaireaux suivis par radio-pistage sont comprises entre 50 et 150 ha. Même si ces valeurs découlent du suivi des animaux pendant une saison seulement (printemps, été ou automne), il est probable que la taille des domaines vitaux annuels ne se situe pas au delà de 100 à 200 ha. Ces grandeurs sont caractéristiques d'un habitat favorable au niveau alimentaire. En effet, plusieurs études ont montré que la taille des domaines vitaux des blaireaux varie considérablement d'une région à l'autre et que l'origine de ces variations repose vraisemblablement sur les différences locales dans l'abondance et la distribution spatiale des ressources

alimentaires. Ainsi, dans les contrées riches en nourriture, comme dans le sud de l'Angleterre, les animaux se contentent de surfaces de l'ordre de 20 à 50 ha (CHEESEMAN *et al.* 1987). En revanche, dans les régions où les conditions climatiques limitent sérieusement l'offre alimentaire, les domaines vitaux atteignent facilement plusieurs centaines d'hectares en moyenne: 320 ha dans les zones montagneuses du Jura (FERRARI 1997), 414 ha dans la forêt boréale norvégienne (BROSETH *et al.* 1997), ou encore 406 et 780 ha dans les milieux arides méditerranéens (REVILLA et PALOMARES 2002). De plus, toutes ces études ont montré que la productivité du milieu est un facteur tellement important que la superficie des domaines vitaux peut même varier significativement à l'échelle locale.

Le fait que les domaines vitaux de 5 blaireaux provenant de 4 TPB attenants ne se chevauchent pas nous laisse supposer qu'il puisse aussi en être le cas pour les domaines vitaux de groupe. Néanmoins, il serait nécessaire de suivre simultanément plusieurs individus par groupe pour pouvoir l'attester.

Que les domaines vitaux de groupe se chevauchent ou non, une chose est certaine, nous n'avons pas trouvé de latrines dans les zones frontières révélées grâce au radio-pistage. Elles ont uniquement été découvertes à proximité des TPB et, à l'exception d'un ou deux cas singuliers, leur utilisation n'était effective qu'au printemps et en automne. En revanche, plusieurs crottes isolées ont été découvertes en été et en automne à proximité des zones de nourrissage de l'animal. Comme l'ont suggéré ROPER *et al.* (1993), il s'agissait là de sites temporaires de défécation, et non de latrines à caractère territorial. Ces observations nous laissent penser que les blaireaux de notre zone d'étude ne sont pas territoriaux, dans le sens où ceux-ci ne semblent pas opérer une défense active (marquage, comportement de patrouille, agressions) de leurs domaines vitaux de groupe, comme c'est le cas en Grande-Bretagne (KRUUK 1978a). En revanche, une exclusion spatiale passive liée à une offre alimentaire favorable aux alentours des terriers, à une distance relativement importante entre les différents TPB et/ou à une densité de population relativement faible n'est pas à écarter.

Utilisation des terriers et des gîtes en surface

Les blaireaux exploitent plusieurs gîtes pour le repos diurne (KRUUK 1978a, NEAL et CHEESEMAN 1996). Ces observations ont pu être confirmées dans notre étude, puisque les blaireaux suivis par radio-pistage ont utilisé, en plus du terrier principal, entre 1 et 4 terriers secondaires. La catégorisation des terriers recensés suggère par ailleurs que chaque groupe possède en moyenne 3 terriers secondaires. Bien que nous ayons récolté encore trop peu de données à ce sujet, il semblerait que l'utilisation des terriers secondaires soit maximale en été et en automne. Une telle observation pourrait s'expliquer par le fait que ces gîtes

annexes servent de lieux de séjour diurne lorsque les animaux se nourrissent à grande distance du terrier principal et/ou exploitent des ressources alimentaires ponctuellement disponibles en bordure de leurs domaines. Cette explication est plausible, car c'est généralement en été et en automne que les blaireaux parcourrent les plus grandes distances et possèdent les domaines vitaux saisonniers les plus grands (FERRARI 1997). Néanmoins, nous verrons plus loin une explication alternative à ce phénomène.

En plus des terriers susmentionnés, nous avons eu la grande surprise de constater que les blaireaux utilisent de nombreux gîtes en surface. Même si ce phénomène a également été constaté par d'autres auteurs, il s'agissait soit d'un comportement occasionnel concernant plusieurs individus (HARRIS 1982, VAN TEEFFELEN *et al.* 2001), soit d'un comportement fréquent présenté par un ou deux blaireaux seulement et prenant place dans des zones reculées (RODRÍGUEZ *et al.* 1996). Or, dans notre étude, non seulement tous les individus suivis ont utilisés des gîtes en surface, mais en plus ces derniers étaient souvent situés à proximité de sources potentielles de dérangement (routes, habitations, fermes). Ces résultats sont d'autant plus surprenants qu'un tel comportement n'a jamais été observé dans les trois autres études télémétriques réalisées en Suisse sur le blaireau (GRAF *et al.* 1996: Berne, FERRARI 1997: Neuchâtel, K. Hindenlang, comm. pers.: Zurich).

En admettant que les femelles F20 et F21 aient utilisé presque exclusivement des gîtes en surface en raison de leur phase de dispersion, une telle explication ne peut être invoquée pour les autres individus. On pourrait dans ce cas de figure imaginer que les animaux non-dispersants aient alors utilisé les gîtes en surface lorsque leurs pérégrinations nocturnes les ont mené à forte distance du terrier le plus proche. Ils auraient dans ce cas préféré se reposer en surface plutôt que de rejoindre un terrier éloigné au petit matin. Bien que séduisante, cette hypothèse perd toute sa crédibilité si l'on considère le fait que plusieurs gîtes en surface se situaient à 100 m au maximum du terrier le plus proche. La véritable explication pourrait bien être la suivante. BUTLER et ROPER (1996) ont montré que des blaireaux ayant subi un traitement anti-parasitaire changeaient moins fréquemment de chambres ou de gîtes que des animaux infestés par des ectoparasites. Aussi, il est possible que les animaux de notre terrain d'étude aient utilisé fréquemment des terriers secondaires et des gîtes en surface comme moyen de défense contre les ectoparasites. Un cas extrême est représenté par la jeune femelle F45 qui, infestée de tiques lors de sa capture, a ensuite occupé 11 chambres différentes dans son terrier principal, 4 terriers secondaires et 19 gîtes en surface.

Rythmes d'activité et utilisation de l'habitat

Au vu du peu de données récoltées jusqu'à maintenant sur ces deux sujets, nous nous contenterons de fournir quelques commentaires généraux. Les

variations observées quant au début de la phase d'activité en surface des blaireaux (15 minutes à 2 heures après le coucher du soleil) ont également été enregistrées dans d'autres études (NEAL et CHEESEMAN 1996). De manière générale, l'heure de sortie des blaireaux peut être influencée par plusieurs facteurs: la durée du jour, l'intensité lumineuse, le degré de couverture végétale autour du terrier, les conditions météorologiques, la quantité de nourriture disponible, le caractère individuel et le rang social des occupants du terrier, et bien sûr les dérangements engendrés par d'autres animaux ou par l'homme. Ainsi, en Angleterre, durant les mois d'été, l'émergence des blaireaux vivant en zone suburbaine est retardée d'une heure environ en comparaison avec les populations rurales (HARRIS 1982).

Près de Neuchâtel, FERRARI (1997) souligne que, sur l'ensemble de l'année, la durée moyenne des périodes d'activité se situe entre 6 et 7 heures par nuit. Cependant, tout comme nous l'avons observé dans notre terrain d'étude, on enregistre d'importantes variations saisonnières. Les sorties les plus longues peuvent être observées indifféremment au printemps, en été ou en automne, suivant les individus et les régions. Lors de ces trois saisons, la durée de la plupart des sorties se situe entre 6 et 9 heures. Mais, comme nous l'avons mentionné, il n'est pas rare que des animaux regagnent leur terrier après 10 ou 11 heures d'activité extérieure intense. Les périodes d'activité les plus courtes sont généralement enregistrées en hiver, saison durant laquelle nous n'avons malheureusement pu suivre aucun individu. Pendant la période hivernale, les animaux ne quittent leurs terriers que pour de courts laps de temps, les escapades de longue durée étant rares (NEAL et CHEESEMAN 1996). L'activité est tellement réduite pendant la saison froide que le pourcentage de nuits sans sortie peut avoisiner les 40% (FERRARI 1997).

Alors qu'en Ecosse les blaireaux s'activent tout au long de la nuit (KRUUK 1989), plusieurs auteurs ont signalé comme nous la présence de pauses interrompant la période d'activité en surface des animaux. Ceux-ci peuvent alors regagner un terrier, ou simplement se reposer en forêt, dans des champs de céréales ou encore dans des haies et des buissons. Dans la zone périurbaine de Bristol, par exemple, chaque individu consacre entre 30 minutes et 2 heures au repos par nuit. La durée de ces pauses est minimale de mai à juillet et maximale de décembre à février (HARRIS 1982). Près de Neuchâtel, les phases de repos ne durent en moyenne que 45 minutes, cette valeur ne subissant aucune variation significative d'une saison à l'autre (FERRARI, 1997). Ces disparités régionales représentent probablement des réponses fonctionnelles des animaux face à l'influence de nombreux facteurs tels que les besoins alimentaires, la disponibilité des proies, le climat ou le dérangement humain.

Tout au long de l'année, les blaireaux opèrent une sélection de l'habitat lors de leur recherche de nourriture (FERRARI 1997). Ils évitent activement les milieux pauvres en ressources alimentaires (carrières, champs labourés,

moissonsés ou n'ayant pas atteint la maturité, etc.) ou potentiellement dangereux (alentours immédiats des villages ou des fermes) et fréquentent au contraire les habitats riches en nourriture (cultures, vergers, vignes, etc.). En Angleterre, ils se nourrissent principalement dans les pâturages à herbe rase (< 5 cm de hauteur), dans lesquels la détection et la capture des vers de terre sont largement facilitées (KRUUK *et al.* 1979). En Suède, ces mustélidés sélectionnent activement les pâturages au printemps (vers de terre), les cultures en été (céréales) et les forêts, riches en baies sauvages, en automne (SEILER *et al.* 1995). Dans la Broye, cette sélection nous a paru particulièrement évidente en avril-mai et en septembre-octobre, alors que les champs de colza, d'orge et de maïs étaient exploités majoritairement, bien que chacune de ces catégories de céréales ne couvraient pas plus de 20% de la surface des domaines vitaux individuels.

Dispersion et mouvements extra-territoriaux

Le phénomène de dispersion chez le blaireau n'a été documenté que pour des populations de forte densité. Ces études ont révélé que les mouvements de dispersion sont rares, ce qui pourrait indiquer que les coûts de la dispersion pour les juvéniles sont plus importants que ceux liés au partage du territoire avec leurs parents (DA SILVA *et al.* 1994). Fait surprenant, ce sont plus souvent des animaux adultes qui dispersent. En Ecosse (KRUUK 1989) et à Woodchester Park (Angleterre, CHEESEMAN *et al.* 1988), ce sont principalement des mâles qui effectuent ces changements de groupes. Ailleurs, dans le Sussex (CHRISTIAN 1994) et dans la forêt de Wytham (WOODROFFE *et al.* 1993), ce sont majoritairement les femelles qui changent d'unité sociale. Les observations effectuées lors de notre étude sont trop fragmentaires pour pouvoir définir un patron général quant au phénomène de dispersion dans des populations de faible densité. Nous pouvons en revanche affirmer que la dispersion intervient aussi bien chez des individus subadultes que chez des blaireaux adultes. Elle peut être le fait des femelles, sans toutefois exclure qu'elle intervienne également chez des mâles. Nous soupçonnons par ailleurs que la mortalité routière soit à l'origine de nombreux mouvements de dispersion d'individus provenant de grands groupes vers des terriers inhabités ou peu peuplés, ainsi que de mouvements extra-territoriaux d'individus solitaires vers de tels groupes afin de pouvoir s'accoupler.

Caractéristiques morphopondérales, sex ratio et structure d'âge

Les variations pondérales observées au cours de l'année dans la population broyarde de blaireaux ainsi que la différence de poids observée entre les mâles et les femelles ne sont pas surprenantes. Celles-ci ont en effet été observées

dans de nombreuses régions (par ex. KRUUK et PARISH 1983). De plus, les poids corporels relevés dans le cadre de notre travail de recherche sont similaires aux valeurs observées dans des pays voisins (revue dans LÜPS et WANDELER 1993). En revanche, le poids annuel moyen des blaireaux est plus important en Europe centrale (11-13 kg, LÜPS et WANDELER op. cit.) qu'en Grande-Bretagne (8-10 kg, NEAL et CHEESEMAN 1996) ou en Espagne (5-9 kg, REVILLA *et al.* 1999).

La sex ratio déterminée dans la Broye (1:1.31, n=60) correspond parfaitement à celle observée dans la plupart des populations européennes (ANDERSON et TREWHELLA 1985). A Woodchester Park, elle est proche de 1:1 chez les jeunes, mais est biaisée en faveur des femelles chez les adultes (61% de blairelles en moyenne), cette différence s'accentuant avec l'âge (ROGERS *et al.* 1987). Ce phénomène a également été enregistré à Bristol (HARRIS et CRESSWELL 1987). A Wytham, en revanche, le rapport entre le nombre de femelles et celui des mâles atteint la parité aussi bien chez les jeunes que chez les adultes (MACDONALD et NEWMAN 2002).

Il existe passablement de données sur la structure d'âge des populations de blaireaux. En moyenne, les populations européennes de blaireaux sont composées de 25 à 35% de jeunes de l'année (J), d'environ 25% d'animaux âgés d'un an (SA) et de 40-50% d'adultes (A) de tous âges (ANDERSON et TREWHELLA 1985). La structure d'âge observée dans la Broye (J=17%, SA=20%, A=63%, n=54) correspond assez fidèlement aux résultats obtenus par GRAF et WANDELER (1982) dans un échantillon de 702 cadavres provenant de Suisse (J=20%, SA=18%, A=62%). La différence importante observée entre ces deux structures d'âge et la moyenne européenne provient probablement du fait que les données évaluées par l'intermédiaire de la mortalité routière sont biaisées en raison des risques plus faibles de mortalité chez les jeunes (aucun risque de mortalité dû au trafic routier entre janvier et mai-juin).

Natalité et mortalité

Le nombre moyen de blaireautins par portée varie de 2.1 à 3.1 selon les pays et les années. D'après ANDERSON et TREWHELLA (1985), la moyenne européenne à la naissance équivaut à 2.43 jeunes par femelle. Cette valeur est largement supérieure à celle enregistrée dans la Broye (1.6, n=10). Néanmoins, nous sommes conscients qu'il s'agit là d'une valeur minimale en raison de la difficulté que nous avons éprouvé à dénombrer l'effectif total de blaireautins aux différents terriers (plusieurs entrées, sortie dans l'obscurité totale). C'est pourquoi nous avons utilisé la valeur plus réaliste de 2.43 jeunes par portée pour calculer le taux de recrutement lié à la natalité.

Avec l'expansion continue des réseaux routiers et ferroviaires, un nombre croissant de blaireaux périssent chaque année, happés par une voiture ou un train. Dans la Broye, la principale cause de mortalité des blaireaux est sans

contesté le trafic routier. En 2001, celui-ci est en effet à l'origine de la mort de 15 à 22% des blaireaux de notre terrain d'étude, et de 20% des animaux équipés d'un collier-émetteur. Ces données correspondent de manière étonnante avec les estimations effectuées en Grande-Bretagne, où la route tuerait jusqu'à 50'000 individus chaque année, ce qui correspond justement à 20% de la population. Tout comme dans la Broye, la mortalité routière y est particulièrement prononcée au printemps et en automne, probablement en raison d'une mobilité accrue des animaux associée au rut et peut-être à la dispersion (DAVIES *et al.* 1987). Proportionnellement aux populations nationales, les pertes seraient également importantes aux Pays-Bas, en Suède, en Grèce, en Allemagne et dans l'ensemble de la Suisse (GRIFFITHS et THOMAS 1998)

Modélisation

Bien qu'il n'ait pas encore fait l'objet d'analyses détaillées, notre modèle conceptuel semble bien correspondre aux résultats observés dans différentes régions d'Europe. Axé sur l'importance de la qualité de l'habitat et de la densité de population comme facteurs modulant l'organisation socio-spatiale des blaireaux, il apporte une explication complète quant aux différents patrons observés chez cette espèce: vie solitaire, en couple ou en groupe, accompagnée d'un comportement territorial ou non. Notre modèle prévoit que les blaireaux vivent de façon solitaire et non territoriale dans des habitats très pauvres (suboptimaux). Ce même type d'organisation sociale peut également être adopté lors de la phase de colonisation d'un habitat favorable. L'évolution de l'organisation sociale vers une vie de couple ou de groupe, couplée à une défense active du domaine vital ou non, dépendra alors de la qualité de l'habitat, mais aussi de l'augmentation de la densité de population.

Ainsi, même si les blaireaux colonisent un habitat très favorable (nourriture abondante, climat clément, sol propice à l'excavation), tant que certains facteurs déstabilisants opèrent (forte mortalité due au trafic routier, chasse, gazages, etc.), le maintien de la densité de population à un faible niveau impliquera toujours une dépense énergétique *per capita* en dessous du seuil critique déclenchant le passage d'un système non territorial à un système territorial. Ceci pourrait expliquer le fait que, dans la plupart des régions d'Europe occidentale et centrale, le blaireau vit presque toujours en couple ou en petits groupes spatiaux non territoriaux (i.e. sans défense active du domaine vital), vu la pression constante exercée par la circulation routière, et, dans certains pays, par la chasse.

Dans plusieurs régions de Grande-Bretagne ou d'Irlande, où l'animal est protégé et les ressources alimentaires sont très favorables, la densité des populations approche souvent la capacité maximale du milieu et les blaireaux

vivent en groupes territoriaux. Le nombre d'individus par groupe dépend alors largement de la qualité de l'habitat (dans tous les cas optimaux). En revanche, là où les populations ont été perturbées par les activités humaines (telles que le déterrage et des opérations de contrôle contre la tuberculose bovine), les frontières territoriales ne sont pas aussi manifestes et les animaux peuvent se déplacer sur des distances relativement longues (SLEEMAN 1992). Une défense territoriale réduite a également été observée dans une population de blaireaux de moyenne densité vivant dans les faubourgs de Bristol (CRESSWELL et HARRIS 1988). Ici, outre un chevauchement évident des domaines vitaux des différents groupes sociaux, les latrines étaient concentrées autour des terriers plutôt que dans les bords du territoire, ces deux phénomènes étant symptomatiques d'une territorialité peu marquée.

Ailleurs en Europe, où le blaireau est également protégé et où les autres pressions sont absentes, la possibilité que les blaireaux mènent une vie territoriale est très grande. Ainsi, dans les régions arides d'Italie (PIGOZZI *in* WOODROFFE et MACDONALD 1993) ou d'Espagne (RODRÍGUEZ *et al.* 1996), les blaireaux possèdent des territoires individuels ou de couple, respectivement. La présence d'un nombre aussi faible d'individus par territoire pourrait s'expliquer par le fait que la dépense énergétique *per capita* ait atteint rapidement un seuil critique lors de la période de colonisation (autrement dit l'intensité de la compétition intraspécifique dans le système non territorial aurait atteint un niveau critique avec quelques individus seulement).

CONCLUSION ET POURSUITE DU TRAVAIL

Les trois premières années de notre travail de thèse nous ont permis de définir provisoirement plusieurs aspects de la biologie et de l'écologie du blaireau dans une zone de faible densité. Notre étude se poursuivra en 2002 et 2003 et s'orientera dans diverses directions. Il sera tout d'abord nécessaire de poursuivre les séances de piégeage et de radio-pistage (uniquement dans une zone réduite de 10 km² comportant 6 terriers principaux) afin de mieux cerner l'organisation spatiale des individus (exclusion spatiale ou chevauchement des domaines vitaux de groupe ?). Nous procéderons également à des analyses génétiques afin de déterminer les liens entre les individus capturés ou péris, et d'obtenir des indications indirectes sur l'organisation sociale des blaireaux et le taux de dispersion dans la population étudiée. Nous déterminerons avec précision l'âge des cadavres collectés durant la période de recherche (au moyen de l'étude des lignes de croissance du cément des canines) de façon à en mieux définir la structure d'âge. Finalement, nous testerons notre modèle conceptuel en intégrant et analysant les données de la littérature.

REMERCIEMENTS

Cette étude ne pourrait être menée sans autorisation aimablement accordée par les services vétérinaires et de la faune des cantons de Vaud et de Fribourg que je remercie sincèrement. J'adresse par ailleurs ma vive reconnaissance à toutes les personnes qui m'ont aidé d'une manière ou d'une autre lors de mon travail de terrain ou de rédaction: Pierre Henrioux, Pascal Gabaz, Jacques Loset, Charles-Henri Rollier, Jean Scheidegger, Anne-Sylvie Durussel, Marie Veya, Gilles Aerni, Nicolas Margraf, Keerti Cuttat, Carlo Biancardi et Jean-Marc Weber. Merci également à tous/toutes les étudiant(e)s et collègues qui ont participé aux affûts collectifs. Pour terminer, j'adresse ma profonde gratitude à mon directeur de thèse, le Professeur Claude Mermod, qui m'a accueilli dans son laboratoire, et qui a relu attentivement ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON R.M. and TREWHELLA W., 1985. Population dynamics of the badger (*Meles meles*) and the epidemiology of bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*). *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 310: 327-381.
- BAUDUIN B., BROCHIER B., PAQUOT A., LIBOIS R., RYELANDT D., THOMAS I. et PASTORET P.-P., 1989. Evolution des populations de blaireaux (*Meles meles*) dans le Luxembourg belge au cours de la période 1986-1988. *Cah. Ethol. Appl.* 9: 31-40.
- BUTLER J.M. et ROPER T.J., 1996. Ectoparasites and sett use in European badgers. *Anim. Behav.* 52: 621-629.
- BROSETH H., KNUTSEN B. and BEVANGER K., 1997. Spatial organization and habitat utilization of badgers *Meles meles*: effects of food patch dispersion in the boreal forest of central Norway. *Z. Säugetierkd.* 62: 12-22.
- CHEESEMAN C.L., CRESSWELL W.J., HARRIS S. and MALLISON P.J., 1988. Comparison of dispersal and other movements in two badgers (*Meles meles*) populations. *Mammal Rev.* 18: 51-59.
- CHEESEMAN C.L., MALLISON P.J., RYAN J. and WILESMITH J.W., 1987. Badger population dynamics in a high-density area. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 58: 279-294.
- CHRISTIAN S.F., 1994. Dispersal and other inter-group movements in badgers, *Meles meles*. *Z. Säugetierkd.* 59: 218-223.
- CRESSWELL W.J. and HARRIS S., 1988. Foraging behaviour and home range utilization in a suburban Badger (*Meles meles*) population. *Mammal Rev.* 18: 37-49.
- CRESSWELL P., HARRIS S. and JEFFERIES D.J., 1990. The history, distribution, status and habitat requirements of the badger in Britain. Nature Conservancy Council, Peterborough.
- DA SILVA J., MACDONALD D.W. and EVANS P.G.H., 1994. Net costs of group living in a solitary forager, the Eurasian badger (*Meles meles*). *Behav. Ecol.* 5: 151-158.
- DAVIES J.M., ROPER T.J. and SHEPHERDSON D.J., 1987. Seasonal distribution of road kills in the European badger (*Meles meles*). *J. Zool., Lond.* 211: 525-529.
- DO LINH SAN E., 1997. Habitatwahl, Nahrungsspektrum und Sozialorganisation des Dachses (*Meles meles* L.) in einer offenen Kulturlandschaft des schweizerischen Mittellandes (Knonaueramt, CH). Travail de diplôme, Ecole Polytechnique Fédérale de Zurich. 102 p.
- DO LINH SAN E., 2002a. Socialité, territorialité et dispersion chez le blaireau européen (*Meles meles*): état des connaissances, hypothèses et besoins de recherche. In CHAPRON G. et MOUTOU F. (Ed.), 2002. L'étude et la conservation des carnivores. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris: 74-86.
- DO LINH SAN E., 2002b. Utilisation des terriers par le blaireau (*Meles meles*) et le renard (*Vulpes vulpes*) dans la Broye vaudoise et fribourgeoise. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* 91: 79-102.

- DO LINH SAN E., à paraître. Le blaireau. Eveil Nature, Saint-Yrieix sur Charente. 72 p.
- 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. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel. 260 p.
- FISCHER C., 1997. Ecologie alimentaire et occupation spatiale du blaireau européen (*Meles meles*) dans un milieu dominé par l'agriculture intensive. Travail de diplôme, Université de Neuchâtel. 122 p.
- GRAF M. und WANDELER A.I., 1982. Alterbestimmung bei Dachsen (*Meles meles* L.). *Rev. suisse Zool.* 89: 1017-1023.
- GRAF M., WANDELER A.I. und LÜPS P., 1996. Die räumliche Habitatnutzung einer Dachspopulation (*Meles meles* L.) im schweizerischen Mittelland. *Rev. suisse Zool.* 103: 835-850.
- GRIFFITHS H.J. et THOMAS D.H., 1998. La conservation et la gestion du blaireau d'Europe (*Meles meles*). Sauvegarde de la Nature n° 90. Editions du Conseil de l'Europe, Strasbourg. 84 p.
- HARRIS S., 1982. Activity patterns and habitat utilisation of badgers (*Meles meles*) in suburban Bristol: a radio tracking study. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 49: 301-323.
- HARRIS S. and CRESSWELL W.J., 1987. Dynamics of a suburban badger (*Meles meles*) population. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 58: 295-311.
- HENRY C., LAFONTAINE L. et MOUCHÈS A., 1988. Le blaireau (*Meles meles* Linnaeus, 1758). In ARTOIS M. et DELATTRE P. (Ed.), 1988. Encyclopédie des Carnivores de France. Fascicule n° 7. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Nort sur Erdre: 1-36.
- KOWALCZYK R., BUNEVICH A.N. and JEDRZEJEWSKA B., 2000. Badger density and distribution of setts in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) compared to other Eurasian populations. *Acta Theriol.* 45: 395-408.
- KRUUK H., 1978a. Spatial organization and territorial behaviour of the European badger (*Meles meles*). *J. Zool., Lond.* 184: 1-20.
- KRUUK H., 1978b. Foraging and spatial organisation of the European badger, *Meles meles* L. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4: 75-89.
- KRUUK H., 1989. *The social badger: ecology and behaviour of a group-living carnivore*. Oxford University Press, Oxford. 156 p.
- KRUUK H. and MACDONALD D.W., 1985. Group territories of carnivores: empires and enclaves. In SIBLY R.M. and SMITH R.H. (Eds), 1985. Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour. Symposia of the British Ecological Society 25. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 521-536.
- KRUUK H. and PARISH T., 1982. Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles*. *J. Zool., Lond.* 196: 31-39.
- KRUUK H. and PARISH T., 1983. Seasonal and local differences in the weight of European badgers (*Meles meles* L.) in relation to food supply. *Z. Säugetierkd.* 48: 45-50.
- KRUUK H., PARISH T., BROWN C.A.J. and CARRERA J., 1979. The use of pasture by the European badger (*Meles meles*). *J. Appl. Ecol.* 16: 453-459.
- LAMBERT A., 1990. Alimentation du blaireau Eurasien (*Meles meles*) dans un écosystème forestier. Variations spatiales du régime et comportement de prédation. *Gibier Faune sauvage* 7: 21-37.
- LÜPS P. und WANDELER A.I., 1993. Meles. In STUBBE M. und KRAPP F. (Hrsg.), 1993. Handbuch der Säugetiere Europas. Band 5/II: Raubsäuger (Teil II). AULA-Verlag, Wiesbaden: 855-906.
- MACDONALD D.W. and NEWMAN C., 2002. Badger (*Meles meles*) population dynamics in Oxfordshire, UK: numbers, density and cohort life histories, and a possible role of climate change in population growth. *J. Zool., Lond.* 256: 121-138.
- MEIA J.-S., 1994. Organisation sociale d'une population de renards (*Vulpes vulpes*) en milieu montagnard. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel. 208 p.

- MONNIER M.-F., 1993. Le blaireau (*Meles meles* L.) dans le canton de Neuchâtel (Suisse). Travail de diplôme, Université de Neuchâtel. 99 p.
- NEAL E.G. and CHEESEMAN C., 1996. *Badgers*. T & AD Poyser, London. 271 p.
- PIGOZZI G., 1988. The capture and immobilization of the European badger, *Meles meles* (L.), in its natural environment. *Atti Soc. ital. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano* 129: 56-70.
- POWELL R.A., 1979. Mustelid spacing patterns: variation on a theme by *Mustela*. *Z. Tierpsychol.* 50: 153-165.
- REVILLA E. and PALOMARES F., 2002. Spatial organization, group living and ecological correlates in low-density populations of Eurasian badgers, *Meles meles*. *J. Anim. Ecol.* 71: 497-512.
- REVILLA E., DELIBES M., TRAVAINI A. and PALOMARES F., 1999. Physical and population parameters of Eurasian badgers (*Meles meles* L.) from Mediterranean Spain. *Z. Säugetierkd.* 64: 269-276.
- RODRÍGUEZ A., MARTÍN R. and DELIBES M., 1996. Space use and activity in a mediterranean population of badgers *Meles meles*. *Acta Theriol.* 41: 59-72.
- ROGERS L.M., CHEESEMAN C.L. and MALLINSON P.J., 1997. The demography of a high-density badger (*Meles meles*) population in the west of England. *J. Zool., Lond.* 242: 705-728.
- ROPER T.J., 1993. Badger setts as a limiting resource. In HAYDEN T.J. (Ed.), 1993. *The badger*. Royal Irish Academy, Dublin: 26-34.
- ROPER T.J., 1994. The European badger *Meles meles* – Food specialist or generalist ? *J. Zool., Lond.* 234: 437-452.
- ROPER T.J. and CHRISTIAN S.F., 1992. Sett use in badgers (*Meles meles*). In PRIEDE I.G. and SWIFT S.M. (Eds), 1992. *Wildlife Telemetry: remote monitoring and tracking of animals*. Ellis Harwood, Chichester: 661-669.
- ROPER T.J., CONRADT L., BUTLER J., CHRISTIAN S.E., OSTLER J. and SCHMID T.K., 1993. Territorial marking with faeces in badgers (*Meles meles*): a comparison of boundary and hinterland latrine use. *Behaviour* 127: 289-307.
- ROPER T.J., SHEPHERDSON D.J. and 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.
- SEILER A., LINDSTRÖM E. and STENSTROEM D., 1995. Badger abundance and activity in relation to fragmentation of foraging biotopes. *Ann. Zool. Fennici* 32: 37-45.
- SLEEMAN D.P., 1992. Long-distance movements in an Irish badger population. In PRIEDE I.G. and SWIFT S.M. (Eds), 1992. *Wildlife Telemetry: remote monitoring and tracking of animals*. Ellis Horwood, Chichester: 670-676.
- SMAL C.M., 1993. The national badger survey: preliminary results for the Irish Republic. In HAYDEN T.J. (Ed.), 1993. *The badger*. Royal Irish Academy, Dublin: 9-22.
- STUBBE M. 1965. Zur Biologie der Raubtiere einer abgeschlossenen Waldgebietes. *Z. Jagdwiss.* 11: 73-102.
- VAN TEEFFELEN A., ELMEROS M. and MADSEN A.K., 2001. Diurnal resting of European badger (*Meles meles*) in Denmark. *Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmuseum* 14: 171-173.
- WOODROFFE R.B. and MACDONALD D.W., 1993. Badger sociality–models of spatial grouping. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 65: 145-169.
- WOODROFFE R.B., MACDONALD D.W. and DA SILVA J., 1993. Dispersal and philopatry in the European badger. *J. Zool., Lond.* 237: 227-239.