



HAL
open science

Le blaireau Européen (*Meles meles* L.). Synthèse des données européennes concernant la sélection des habitats, la densité des terriers et des populations, les territoires vitaux, le régime alimentaire et les cycles d'activités.

François F. Lebourgeois

► To cite this version:

François F. Lebourgeois. Le blaireau Européen (*Meles meles* L.). Synthèse des données européennes concernant la sélection des habitats, la densité des terriers et des populations, les territoires vitaux, le régime alimentaire et les cycles d'activités.. [Rapport de recherche] Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, Silva; Groupe d'Etudes des Mammifères de Lorraine. 2020, pp.1-107. <hal-03120592>

HAL Id: hal-03120592

<https://agroparistech.hal.science/hal-03120592v1>

Submitted on 25 Jan 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

Le blaireau Européen

Meles meles L.

Synthèse des données européennes concernant la sélection des habitats, la densité des terriers et des populations, les territoires vitaux, le régime alimentaire et les cycles d'activités



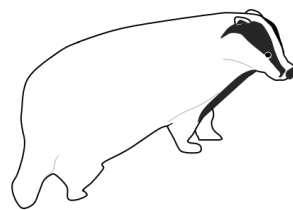
François Lebourgeois

Professeur d'Écologie Forestière

Université de Lorraine – AgroParisTech – INRAE

Groupe d'Études des Mammifères de Lorraine

Décembre 2020



©F. Lebourgeois 2018



©F. Lebourgeois 2018

TABLES DES MATIERES

1. Introduction	9
2. Sélection des habitats et typologie des terriers	12
A. Sélection des habitats.....	12
B. Typologie et dimensions des terriers.....	22
3. Fécondité des femelles, sexe-ratio et mortalité juvénile	38
4. Densité des terriers, des clans familiaux et dynamique des populations.....	41
A. Densité des terriers et des populations de blaireaux par pays.....	42
B. Densité des terriers et des populations de blaireaux en Europe	52
5. Déplacements des blaireaux, domaine vital et interactions entre groupes sociaux.....	61
A. Domaines vitaux des blaireaux et des groupes sociaux par pays	62
B. Domaines vitaux des blaireaux et des groupes familiaux en Europe	70
6. Poids des blaireaux et régime alimentaire.....	76
A. Poids des blaireaux.....	76
B. Régime alimentaire	78
7. Activités et cycles saisonniers	82
8. Conclusions	91
9. Références bibliographiques.....	93

COMMENT CITER CE DOCUMENT et ARTICLES DISPONIBLES

Lebourgeois F. Le blaireau européen (*Meles meles L.*). Synthèse des données européennes concernant la sélection des habitats, la densité des terriers et des populations, les territoires vitaux, le régime alimentaire et les cycles d'activités. Rapport Scientifique, Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, Groupe d'Études des Mammifères de Lorraine, Décembre 2020, 107 pages.

Lebourgeois F. Le blaireau européen (*Meles meles L.*). Synthèse des données européennes. Partie 1 : choix de l'habitat, structure et densité spatiale des terriers. Revue Forestière Française, vol. 72, n° 1, 2020, pp. 11-32.
<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02978425>

Lebourgeois F. Le blaireau européen (*Meles meles L.*). Synthèse des données européennes. Partie 2 : clans familiaux, dynamique des populations et domaines vitaux. Revue Forestière Française, vol. 72, n° 2, 2020, pp. 92-118.
<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03035073>

Lebourgeois F. Long-term monitoring of activities of badgers (*Meles meles L.*) in a broadleaved forest in France. European Journal of Wildlife Research, 2021, 67: article number 8, doi.org/10.1007/s10344-020-01447-1
[10.1007/s10344-020-01447-1](https://doi.org/10.1007/s10344-020-01447-1)



RESUME

Le blaireau européen (*Meles meles L.*) est une espèce largement répandue en Europe dont la connaissance et le suivi des populations sont toujours délicats en raison de la difficulté des captures, des déplacements parfois importants, des cycles d'activités, etc. Les blaireaux ont été beaucoup étudiés à partir de la moitié du XXI^{ème} siècle notamment par les anglais pour lesquels cet animal a un statut particulier. Outre la problématique de la tuberculose bovine et du rôle supposé du blaireau dans cette dernière, l'éthologie du blaireau continue d'être étudiée par de nombreux chercheurs à travers l'Europe. Depuis une vingtaine d'années, quelques synthèses ont été publiées dans la littérature scientifique concernant notamment la densité des terriers en Europe, l'évolution des populations en Angleterre, au Pays-Bas ou encore en Irlande, les domaines vitaux et les densités des populations. Ses travaux sont parfois anciens et, actuellement, il n'existe pas de synthèse récente et en français sur les données européennes concernant l'éthologie du blaireau d'Eurasie. À partir de l'analyse d'environ 400 références (des années 1930 à nos jours), ce rapport présente les connaissances actuelles sur les densités des terriers, des populations, la constitution des clans, les domaines vitaux, les cycles d'activités et le régime alimentaire. Une base de données sur ces différents aspects de l'éthologie du blaireau a été constituée permettant, entre autres, de réaliser une cartographie des données à l'échelle européenne.

Concernant la sélection des habitats, les paysages forestiers (au moins 30 à 50 % de couverture forestière) en mosaïque avec des prairies, des haies, des pâtures extensives et les forêts de feuillues à base de chênes sont privilégiées pour la sélection des sites d'installation des terriers. Les terriers sont creusés préférentiellement dans les sols meubles sableux ou limoneux bien drainés dans des zones en pentes moyenne à forte (optimum entre 40 et 80 %) selon des orientations variées. Les terriers sont creusés à proximité des lisières forestières et des zones ouvertes (optimum moins de 100 m) et sont éloignés des infrastructures humaines (généralement à plus de 300 m) bien que les blaireaux puissent s'installer en ville. Enfin, les terriers sont plus nombreux en plaine (< 400 m) qu'en montagne. En contexte méditerranéen, la proximité des sources en eau est également un facteur déterminant (moins de 100 à 200 m).

Concernant la dimension d'un terrier, sa surface varie de quelques m² (10 à 20 m²) à plusieurs centaines (> 500 m²). Globalement le nombre d'entrées augmente linéairement avec la surface. Pour les petits terriers (< 150 m²), le nombre d'entrées est généralement inférieur à 10 (le plus souvent entre 4 et 6). Pour les grands terriers (entre 150 et 350 m²), les entrées sont plus nombreuses souvent autour de 10 à 15. Pour les terriers les plus grands, le nombre d'entrées peut dépasser largement les 30. Les terriers principaux sont généralement plus grands avec davantage d'entrées (souvent entre 8 et 10) que les terriers secondaires (souvent entre 1 et 3 entrées).

Concernant la typologie des terriers, la classification généralement admise sépare les terriers principaux, annexes, subsidiaires et secondaires. Les blaireaux utilisent en priorité les grands terriers principaux mais ils utilisent aussi les autres terriers au cours de la saison selon les conditions climatiques extérieures, en cas de domaine vital important ou de fortes densités d'animaux. Certains blaireaux sont « fidèles » à un terrier mais d'autres peuvent changer de terriers plusieurs dizaines de fois dans l'année (souvent au printemps et en été) entraînant alors un temps de résidence très court (quelques jours) dans chacun d'eux. Par rapport à l'extérieur, tous les terriers sont des milieux tamponnés thermiquement (plus frais et températures plus constantes) à humidité maximale et



constante (100 %). Concernant la structure interne, la longueur des tunnels correspond globalement à la moitié de la surface observée : de quelques dizaines de mètres pour les petits terriers à plusieurs centaines pour les plus grands. Les tunnels sont généralement creusés entre 80 et 1 m de profondeur et font 30 cm de large et 20 cm de haut. De la même façon, pour les chambres, le nombre varie de 0 à 3 pour des petits terriers de moins de 150 m² et augmente par la suite pour atteindre des valeurs comprises généralement entre 10 et 20 pour les plus grands. Dans les chambres (dont la surface est d'environ 0,3 m²), la biomasse de litière peut varier de moins de 1 à 2 kg (cas le plus fréquent) à plus de 10 kg. Enfin, au cours du temps, le statut des terriers peut varier notamment avec la création de nouveaux terriers principaux ou le passage de terriers secondaires en terriers principaux. Les terriers principaux disparaissent rarement sauf en cas d'actions anthropiques ou de modifications de l'habitat.

Concernant la fécondité des femelles, elles sont fécondables toute l'année mais on observe un pic de reproduction en hiver (janvier-février) après la mise bas. Les femelles sont généralement fécondées par plusieurs mâles. Les blaireautins d'une même portée n'ont donc pas toujours le même père. Les jeunes naissent en fin d'hiver et sortent généralement début avril. La mortalité avant un an est forte, souvent autour de 50 %. Seulement environ 30 % des femelles se reproduisent tous les ans et le nombre de blaireautins dans une portée est généralement compris entre 2 et 3.

Concernant les densités des terriers et les dynamiques des populations en Europe, la densité moyenne des terriers (tout type) est de 1,1 par km² avec une variation forte selon la longitude et le pays. Les densités les plus fortes sont observées à l'Ouest du méridien de Greenwich (Irlande, Royaume-Uni, France, Espagne) avec souvent des valeurs moyennes supérieures à un terrier par km². Un déplacement vers l'Est se traduit par des densités nettement plus faibles souvent de l'ordre de moins d'un terrier par 10 km². La tendance est la même pour les terriers principaux avec souvent des densités entre 0,5 et 1 terrier par km² à l'Ouest et nettement inférieures à 1 par 10 km² à l'Est (moyenne européenne : 0,5 ± 0,8 par km²). La densité moyenne des blaireaux est de 4,8 blaireaux (adultes et jeunes) par km² mais là encore avec une très forte disparité selon la longitude et le pays. L'Angleterre arrive largement en tête avec des densités moyennes supérieures à 20 individus au km². En ne considérant pas les études anglaises, la densité moyenne des blaireaux est nettement plus faible de 1,8 ± 2,4 individus (adultes et jeunes) au km². Les régions plus à l'Est ont des densités nettement plus faibles de l'ordre de 1 blaireau par 10 km². Concernant la taille des clans, la moyenne européenne est de 4,6 ± 2,1 individus (adultes et jeunes). En excluant les données anglaises (7 ± 2,5 individus), la moyenne européenne est de 3,8 ± 1,2 individus (avec 2,6 ± 1 adultes) avec des variations assez faibles entre les pays. Globalement, un clan correspond à 2 ou 3 adultes et 1 à 2 jeunes.

Concernant le domaine vital individuel annuel, la moyenne est de 172 ± 210 ha mais celle-ci varie fortement selon la longitude. Les domaines vitaux les plus petits sont observés en Angleterre (< 20 ha) puis augmentent quand la longitude augmente c'est-à-dire vers l'Est. Ainsi en Europe Centrale, les DV sont souvent supérieurs à 500 ha. Des DV importants sont également observés en contexte aride méditerranéen (Portugal, Espagne). Les DV varient également selon l'habitat et les plus petits sont observés pour les zones présentant une grande mosaïque d'habitats (forêts, prairies, pâtures...) ; tendance particulièrement visible en Pologne et en Finlande. Les femelles tendent à avoir un domaine vital plus petit que les mâles. Concernant les variations saisonnières, le domaine vital augmente au printemps et en été, diminue en automne (d'environ 15 %) ; la plus petite valeur étant observée en hiver avec un domaine vital 5 fois moins important. Concernant les différences entre les sexes, le domaine vital des femelles semble maximal en été et celui des mâles est plus important au printemps.



Concernant le poids des blaireaux et le régime alimentaire, le poids moyen des femelles adultes est de $9,9 \pm 2,0$ kg et celui des mâles de $10,9 \pm 2,1$ kg. Les variations saisonnières sont plus marquées pour les femelles mais, pour les deux sexes, le poids maximal est observé en automne avant la phase de moindre activité hivernale. Pour les femelles, le poids diminue fortement au printemps très certainement en liaison avec le nourrissage des jeunes. Le blaireau est un animal généraliste, opportuniste saisonnier avec un régime alimentaire extrêmement varié mais très souvent à base de vers de terre. Ainsi, il a été défini des nuits « à vers de terre » (« worm nights ») caractérisées par des températures nocturnes supérieures à 0°C et par un cumul de pluies d'au moins de 2 mm dans les 72 heures précédentes. Pendant ces « nuits à vers de terre », les blaireaux présentent une forte activité de recherche de nourriture. Outre les vers de terre, les blaireaux peuvent consommer aussi des insectes, des oiseaux, des micromammifères, des carottes, des pommes de terre, des légumes variés, des pommes, des mûres, des prunes, du pain...selon l'habitat. Au niveau européen, il apparaît une corrélation positive entre l'importance des vers de terre dans le régime alimentaire et la latitude (35 à 60°N) : consommation élevée des vers de terre pour les latitudes $> 45^{\circ}\text{N}$ correspondant également à des précipitations de plus en plus importantes pendant l'été. Pour les latitudes plus basses correspondant à des climats plus chauds et secs, la consommation en insectes ou encore en reptiles devient plus importante.

Concernant les cycles d'activités, ils dépendent fortement du cycle solaire (durée du jour, photopériode) et de la température extérieure ; l'humidité de l'air, les précipitations, la température du sol jouant des rôles différents selon les contextes. En fait, les blaireaux semblent se « caler » sur les cycles solaires saisonniers avec un effet additionnel des températures. Ainsi, des températures trop faibles (souvent inférieures à zéro degré) se traduisent par une forte réduction de l'activité. En revanche des nuits « chaudes » sont des nuits favorables en relation certainement avec l'activité des vers de terre dans le sol sous ces conditions. Pendant la « belle saison », les blaireaux peuvent sortir 1 à 2 heures avant le coucher du soleil et rentrer après son lever. La durée d'activité nocturne est souvent autour de 8 ± 2 heures.



18 Avril 2019 – 19h21 © Lebourgeois F.

SUMMARY

The European badger (*Meles meles L.*) is a widely distributed species throughout Europe. Moreover, the knowledge and the monitoring of this species are not easy due to the difficulty of catching and its nightlife. Badgers have been studied since the middle of the 20th century, particularly by the English researchers, for whom this animal has a particular status. In addition to the issue of bovine tuberculosis and the alleged role of badgers in it, badger ethology continues to be studied by many researchers. Over the past twenty years, some syntheses have been published in the scientific literature: density of burrows in Europe, population trends in England, the Netherlands and Ireland, home ranges and population densities. The related papers are sometimes old and, at present, there is no recent synthesis in French about the ethology of the Eurasian badger. Based on the analysis of approximately 400 references (from the 1930s to the present), this report presents current knowledge on burrows (density, size, ...), populations, home ranges, activity cycles and diet. A database has been set up, allowing data mapping at the European scale.

Concerning the selection of habitats, the forest landscapes (at least 30 to 50% of forest cover) with many grasslands, extensive pastures, hedges, broadleaved oak stands are the preferred sites to dig burrows. The digging mainly occurs in softly well-drained sandy or silty soils in medium to steeply sloping areas (optimum between 40% and 80%) in various aspects. Burrows are excavated close to the edges of the forests and open areas (optimum distance about 100 m) but far from the human habitations (often more than 300 m). Nevertheless, badgers can also live in town (gardens, wooded parks...). Burrows are more often observed in plains than in mountains (< to 400 m). In Mediterranean areas, the proximity of a water source is also an important factor to explain the location of the burrows (often less than 100 to 200 m).

Concerning the size of the burrows, it varies from few square meters (10 to 20 m²) to many hundreds (> 500 m²). The number of holes increases linearly with the area. For the small setts (< 150 m²), the number of entrances is usually below 10 (between 4 and 6). For the intermediate burrows (150 to 350 m²), the number of holes increases and is often between 10 and 15. For the largest burrows, the number of holes can be largely greater than 30. The main setts are greater than the secondary burrows with a more important number of holes (often between 8 and 10 against 1 to 3 entrances).

Concerning the typology of burrows, the generally accepted classification separates the main, annex, subsidiary and secondary burrows. The badgers use large burrows first and foremost. Nevertheless, they can use the other setts during the season or according to the climatic conditions. The use of setts also highly depends on the density and the home range of badgers. Some badgers are "faithful" to a burrow but others can change burrows several dozen times a year (often in spring and summer), resulting in a very short residence time (a few days) in each of them. Compared to external climatic conditions, the burrows are thermally buffered environments (cooler and more constant temperatures) with maximum and constant humidity (100%). Concerning the internal structure, the length of the tunnels corresponds generally to half of the observed surface area: from a few tens of meters for small burrows to several hundred for larger ones. Tunnels are generally dug between 80



and 100 cm deep and are 30 cm wide and 20 cm high. The number of chambers varies from 1 to 3 for the burrows less than 150 m² but increases to 10 and 20 for the larger ones. In the chamber (area of about 0.3 m²), the litterfall biomass varies from less than 1 to 2 kg (more frequent case) to more than 10 kg. Finally, over time, the status of a burrow can change. For example, loss of a main sett (destruction of the habitat) or transition from a secondary to a main burrow.

Concerning the fecundity of females, they are fertile all around the year but there is a peak in mating in winter after calving. Females are generally fertilized by several males. Thus, cubs of the same litter do not always have the same father. Births take place in January or February and cubs usually come out in early April. Mortality before one year is high, often around 50%. Only about 30% of females breed every year and the number of cubs in a litter is generally between 2 and 3.

Concerning the sett densities and the dynamic of badgers in Europe, the average density of burrows (all types) is 1.1 per km² with a strong variation according to longitude and country. The highest densities are observed in the west of the Greenwich Meridian (Ireland, United Kingdom, France, and Spain) with average values often exceeding one burrow per km². Moving eastward results in significantly lower densities, often in the order of less than one burrow per 10 km². The trend is the same for main burrows, often with densities between 0.5 and 1 burrow per km² in the West and well below 1 per 10 km² in the East (European average: 0.54 ± 0.79 per km²). The average badger density is 4.8 badgers (adult and young) per km² but again with a very high disparity according to longitude and country. England is well in the lead with average densities of more than 20 individuals per km². Without English data, the average badger density is significantly lower by 1.8 ± 2.4 individuals (adult and young) per km². The eastern regions have significantly lower densities in the order of 1 badger per 10 km². The European mean for family clan is 4.6 ± 2.1 individuals (adult and young). Excluding the English data (7 ± 2.5 individuals), the mean is 3.8 ± 1.2 individuals (with 2.5 ± 1 adults) with relatively small variations between countries. Overall, one family clan corresponds to 2 or 3 adults and 1 to 2 cubs.

Concerning the annual individual home range (HR), the average is 172 ± 210 ha but with an important variation according to the longitude. The smallest home ranges are observed in England (< 20 ha) and then increase as longitude increases, i.e. eastward. In Central Europe, for example, HRs are often over 500 ha. Large HRs are also observed in arid Mediterranean contexts (Portugal, Spain). HRs also vary according to the ecological context. Thus, the smallest are observed for areas with a great habitat mosaic (forests, grasslands, pastures...); this trend is particularly visible in Poland and Finland. Females tend to have a smaller home range than males. Concerning seasonal variations, the home range increases in spring and summer, decreases in autumn (by about 15%); the lowest value being observed in winter with a home range 5 times smaller. With regard to gender differences, the home range of females appears to be highest in summer. For males, it appears higher in spring.

For badger weight and diet, the average weight of adult females is 9.9 ± 2.0 kg and 10.9 ± 2.1 kg for males. Seasonal variations are more pronounced for females but, for both sexes, the maximum weight is observed in autumn before the phase of lower activity (winter months). For females, the



weight decreases sharply in spring, most certainly in conjunction with the feeding of the cubs. Badgers are generalist, seasonal opportunistic animals with an extremely varied diet but very often based on earthworms. Thus, it has been defined the "worm nights" characterized by night temperatures above 0°C and by a cumulative rainfall of at least 2 mm in the previous 72 hours. During these "earthworm nights", badgers have a high level of foraging activity. In addition to earthworms, badgers can also eat insects, birds, small mammals, carrots, potatoes, various vegetables, apples, blackberries, plums, bread... depending on the habitat. At the European level, there is a positive correlation between the importance of earthworms in the diet and latitude (35 to 60°N): high consumption of earthworms for latitudes > 45°N also corresponding to increasingly heavy rainfall during the summer. For lower latitudes corresponding to warmer and drier climates, the consumption of insects or reptiles becomes more important.

Concerning the daily or seasonal activity cycles, they strongly depend on the solar cycle (day length, photoperiod) and on the temperature; air humidity, precipitation or soil temperature playing different roles according to the ecological context. In fact, badgers seem to set their activity according to the daily/seasonal solar cycles with an additional effect of temperature. Thus, temperatures that are too low (often below zero degrees) result in a significant reduction in daily activity. On the other hand, "warm" nights are favorable nights that are certainly related to the activity of earthworms in the soil under these conditions. During spring and summer, badgers can leave 1 to 2 hours before sunset and return after sunrise. The duration of daily activity is often about 8 ± 2 hours.



1. Introduction

Le blaireau européen (*Meles meles L.*) est une espèce largement répandue en Europe (Bevanger et Lindström, 1995 ; Griffiths, 1991 ; Griffiths et Thomas, 1993 ; Kruuk, 1989 ; Petter, 1971 ; Sommer et Benecke, 2004) dont la perception a évolué au cours du temps (Runhaar *et al.*, 2015 ; Sadlier et Montgomery, 2004). À l'échelle locale la diversité génétique entre les populations est faible (Pertoldi *et al.*, 2001) mais une étude phylogéographique récente menée sur 675 blaireaux provenant de 11 pays a montré que celle-ci diminuait avec l'augmentation de la latitude (Frantz *et al.*, 2014). La connaissance (Proenca *et al.*, 2017), la cartographie (Calenge *et al.*, 2015 ; Durr *et al.*, 2004) et le suivi des populations des animaux sauvages (Smith *et al.*, 2017) sont toujours délicats en raison de la difficulté des captures (Byrne *et al.*, 2013b ; Byrne *et al.*, 2012b ; Hounscome *et al.*, 2005), des déplacements parfois importants (Byrne *et al.*, 2014b), des cycles d'activités, de la mortalité... Ainsi, depuis les dernières années, différentes techniques ont été testées (Parrott *et al.*, 2012 ; Sadlier *et al.*, 2004 ; Tuytens *et al.*, 2002) mais l'utilisation de caméras vidéo est devenue une méthode essentielle pour étudier les comportements des animaux et leur cycle saisonnier d'activités (Akbaba et Ayas, 2012 ; Anile *et al.*, 2012 ; Can et Togan, 2009 ; Colyn *et al.*, 2018 ; Ferreras *et al.*, 2018 ; Ferreras *et al.*, 2017 ; Gould et Harrison, 2018 ; Harrison, 2015 ; Mori *et al.*, 2015 ; Ogurtsov *et al.*, 2018 ; Payne *et al.*, 2016 ; Pyskova *et al.*, 2018 ; Racheva *et al.*, 2012 ; Stewart *et al.*, 1997b). Outre le suivi des populations, ces techniques permettent également de mieux analyser les comportements différentiels des animaux, les interactions entre les espèces plus ou moins saisonnières liées notamment à la disponibilité des ressources alimentaires (Barrull *et al.*, 2014 ; Torretta *et al.*, 2016). D'autres techniques sont également utilisées : analyses génétiques des poils (Frantz *et al.*, 2004 ; Scheppers *et al.*, 2007) ou des fèces (Frantz *et al.*, 2006 ; Frantz *et al.*, 2003 ; Hutchings *et al.*, 2001 ; Wilson *et al.*, 2003) ; suivi par télémétrie et balises GPS (Balestrieri *et al.*, 2009 ; Bonnin-Laffargue et Canivenc, 1961 ; Harris *et al.*, 1990a ; Kowalczyk *et al.*, 2004, 2006 ; Revilla et Palomares, 2002b) ; analyse des latrines (Balestrieri *et al.*, 2009 ; Buesching *et al.*, 2016 ; Cresswell et Harris, 1988b ; Delahay *et al.*, 2007 ; Fischer et Weber, 2003 ; Hutchings *et al.*, 2001, 2002 ; Kilshaw *et al.*, 2009 ; Kruuk, 1978a ; Pigozzi, 1990 ; Revilla et Palomares, 2002b) ; analyse des fèces contenus dans les latrines (Cresswell et Harris, 1988b ; Harrison, 2015) ou des appâts marqués (Delahay *et al.*, 2000) ou des zones de marquage (Mortelliti et Boltani, 2008). Plus récemment des techniques par induction magnétique ont été testées pour suivre les activités des blaireaux dans leurs terriers (Noonan *et al.*, 2015b). Ces techniques sont plus ou moins complexes à mettre en place et bien souvent il est nécessaire de coupler des approches directe et indirecte pour avoir les résultats les plus probants. Par exemple, les estimations du domaine vital peuvent être données par des approches télémétriques ou par l'analyse des latrines avec une grande cohérence (Balestrieri *et al.*, 2009, 2011 ; Kruuk, 1978a ; Revilla et Palomares, 2002b).

Les blaireaux ont été beaucoup étudiés à partir de la moitié du XXI^{ème} siècle notamment par les anglais pour lesquels cet animal a un statut particulier. Ainsi, en 1963, les chercheurs ont créé « *The National Badger Survey* » pour mieux connaître la distribution du blaireau en Angleterre (Clements *et al.*, 1988). Actuellement, différents ouvrages ont été publiés mais celui de Ernest Neal « *The badger* » de 1948 par Collins reste un ouvrage de référence. La dernière version « *The natural history of badgers* », qui date de 1986, a apporté des nouvelles données en faisant la synthèse des connaissances acquises depuis plus de 40 ans sur l'éthologie de ce mustélide. L'ouvrage de Hans Kruuk (« *The social badger: ecology and behaviour of a group-living carnivore (Meles meles)* ») publié en 1989 présente

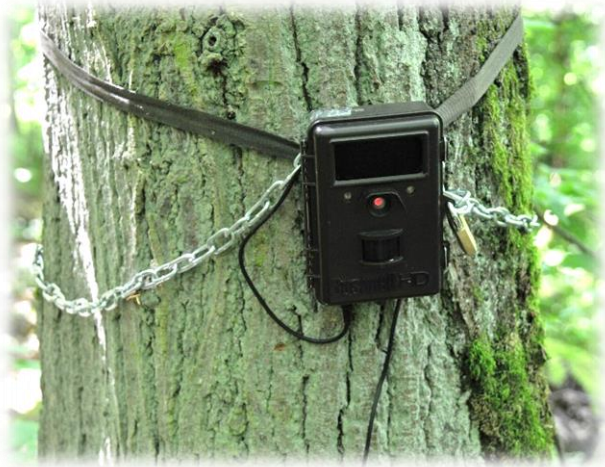


les résultats acquis notamment à Wytham woods près de l'Université d'Oxford. Des ouvrages plus récents comme celui publié en Irlande en 1993 (« *The badger* », ed. T.J. Hayden, Dublin : Royal Irish Academy) ou ceux de George E. Pearce (*Badger Behaviour Conservation & Rehabilitation*, Pelagic Publishing, 2011), de Timothy J. Roper (*Badger*, Collins New Naturalist Library, Book 114, 2010) ou encore de Michael Clark (*Badgers*, The British Natural History Collection, Vol. 6, 2017) montrent l'intérêt constant des anglais pour cet animal. Les ouvrages en français sont plus rares et c'est l'ouvrage de Emmanuel Do Linh San « *le blaireau d'Eurasie* » publié en 2006 (les sentiers du naturaliste, édition Delachaux et Niestlé) qui reste l'ouvrage de référence. Outre la problématique de la tuberculose bovine et du rôle supposé du blaireau dans cette dernière (Gallagher et Clifton-Hadley, 2000 ; Gortazar *et al.*, 2012 ; McDonald *et al.*, 2018), l'éthologie du blaireau continue d'être étudiée par de nombreux chercheurs à travers l'Europe. Depuis une vingtaine d'années, quelques synthèses ont été publiées dans la littérature scientifique concernant notamment la densité des terriers en Europe (Johnson *et al.*, 2002 ; Lara-Romero *et al.*, 2012a), l'évolution des populations en Angleterre (Clements *et al.*, 1988 ; Cresswell *et al.*, 1989 ; Rogers *et al.*, 1997b ; Wilson *et al.*, 1997), au Pays-Bas (van Apeldoorn *et al.*, 2006) ou encore en Irlande (Byrne *et al.*, 2012a), les domaines vitaux et les densités des populations (Balestrieri *et al.*, 2016 ; Kauhala *et al.*, 2006 ; Lara-Romero *et al.*, 2012a).

Actuellement, il n'existe pas de synthèse récente en français sur les données européennes concernant l'éthologie du blaireau d'Eurasie. À partir de l'analyse d'environ 400 références (des années 1930 à nos jours), ce rapport présentera les connaissances actuelles sur les densités des terriers, des populations, la constitution des clans, les domaines vitaux, les cycles d'activités et le régime alimentaire. Une base de données sur ces différents aspects de l'éthologie du blaireau a été constituée permettant, entre autres, de réaliser une cartographie des données à l'échelle européenne.



Un renard curieux... © Lebourgeois François 2020



© Lebourgeois François 2019



2. Sélection des habitats et typologie des terriers

A. Sélection des habitats

La compréhension des facteurs environnementaux déterminant la répartition spatiale des espèces est un enjeu majeur en écologie de la conservation (Requena-Mullor *et al.*, 2014). Pour beaucoup de mammifères, et notamment le blaireau, la sélection des habitats répond aux conditions écologiques environnementales (topographie, nature du sol...) (Bock, 1988b ; Byrne *et al.*, 2014a ; Macdonald *et al.*, 1996 ; Newton-Cross *et al.*, 2007 ; Thornton, 1988) et à la disponibilité alimentaire (Anderson et Trehwella, 1985 ; Kruuk et Dekock, 1981 ; van Apeldoorn *et al.*, 2006) ; surtout la ressource en vers de terre (Broseth *et al.*, 1997b ; Da Silva *et al.*, 1993 ; Hofer, 1988 ; Kowalczyk *et al.*, 2003b ; Kruuk et Parish, 1982 ; Kruuk et Parish, 1987 ; Rosalino *et al.*, 2005a). Si les blaireaux s'installent essentiellement en zones forestière ou rurale, leur présence peut-être également importante en zone urbaine (Cresswell et Harris, 1988a ; Davison *et al.*, 2008 ; Harris, 1982, 1984 ; Huck *et al.*, 2008b ; Salek *et al.*, 2015). En fait, en modifiant les habitats potentiels et la disponibilité en ressources, l'urbanisation croissante peut changer le comportement des espèces sauvages. Cependant, selon l'espèce et le paramètre considérés, les effets peuvent être plus ou moins importants (Salek *et al.*, 2015). La méta-analyse menée par Salek *et al.* (2015) sur 8 carnivores (incluant le blaireau) a montré que, pour toutes les espèces, l'urbanisation réduit le domaine vital parfois très fortement (plus de 50 % pour le blaireau par exemple). En revanche, pour la majorité des espèces, la densité de population est plus forte en zone urbanisée (entre 30 et 40 % pour le blaireau). Ainsi, la sélection des habitats répond à un ensemble de facteurs complexes. De plus, dans un habitat donné, il existe bien souvent un ensemble de zones favorables ou de types de terriers (principaux, annexes, subsidiaires ou secondaires) (Thornton, 1988) dont l'utilisation peut varier selon les années, les saisons, les groupes familiaux ou encore la présence d'autres mammifères et la fragmentation du paysage (Baudin *et al.*, 1989 ; Bodin, 2005 ; Broseth *et al.*, 1997a ; Ciampalini et Lovari, 1985 ; Davison *et al.*, 2008 ; Goszczynski et Wojtowicz, 2001 ; Lankester *et al.*, 1991 ; Rodriguez *et al.*, 1996 ; Shamoon *et al.*, 2017). La prédiction des habitats nécessite généralement un nombre important de données aussi bien pour les signes de présence des animaux (Schmeller *et al.*, 2015) que de variables environnementales potentiellement explicatives (Santos *et al.*, 2016a) aux différentes échelles possibles d'analyses (Santos et Beier, 2008). L'amélioration des bases de données et l'accès à de nouvelles observations comme les données satellitales de la végétation (Santos *et al.*, 2016a) permettent de mieux comprendre les déterminants écologiques des habitats de la faune sauvage.

Les paysages forestiers et les forêts de feuillues à base de chênes sont privilégiées

Dans les années 1970-1980, différentes études – notamment celle menée dans le Devon en Angleterre (Thornton, 1988) – ont montré que des reliefs vallonnés en pentes douces, des prairies permanentes, des forêts de feuillus (chênes, charme, tilleul...) et des sols meubles faciles à creuser (graviers, sable, limons...) étaient des facteurs favorables à l'installation des terriers en contexte tempéré (Anderson et Trehwella, 1985 ; Kruuk, 1978a ; Kruuk *et al.*, 1979 ; Neal, 1986 ; Neal, 1972) (Tableau 1) (voir aussi bloc diagramme, page 21).



Les données récoltées par (Neal, 1986) dans 47 localités d'Angleterre, du Pays de Galles et d'Écosse (étude menée sur environ 15 000 terriers) montrent que 50 % de terriers se trouvent dans des forêts feuillues pures et mixtes ou des bosquets ; le pourcentage s'élevant à plus de 70 % en intégrant également les haies et les zones de broussailles à végétation feuillue base (Figure 1a). Les mêmes observations ont été faites plus récemment au Luxembourg. Sur 620 terriers analysés (364 terriers principaux et 256 secondaires), près de 70 % ont été observés en contexte forestier (Figure 1b).

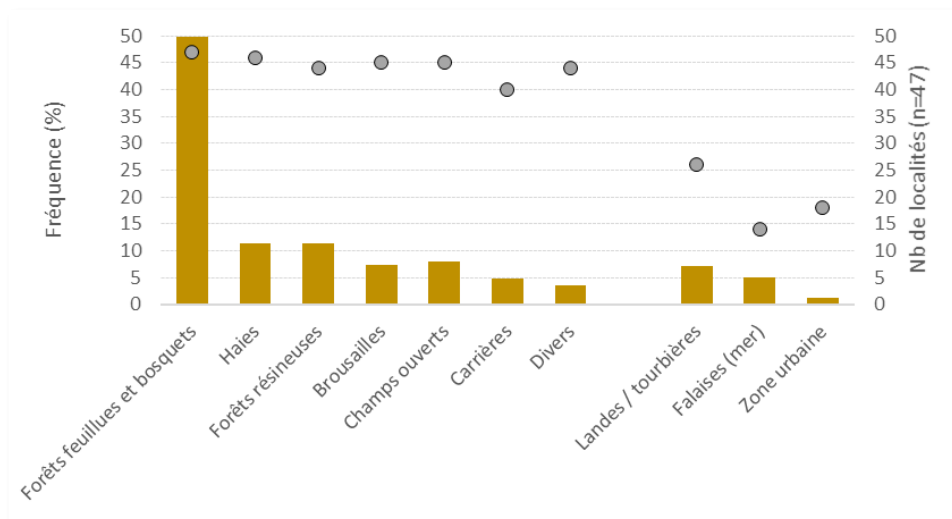


Figure 1a Fréquence des terriers (histogramme) selon le type d'habitats pour 47 localités en Angleterre, Pays de Galles et Écosse. L'étude a porté sur environ 15 000 terriers (données issues de Neal, 1986). Les ronds gris correspondent aux localités concernées par l'habitat (n= 47 localités au total).

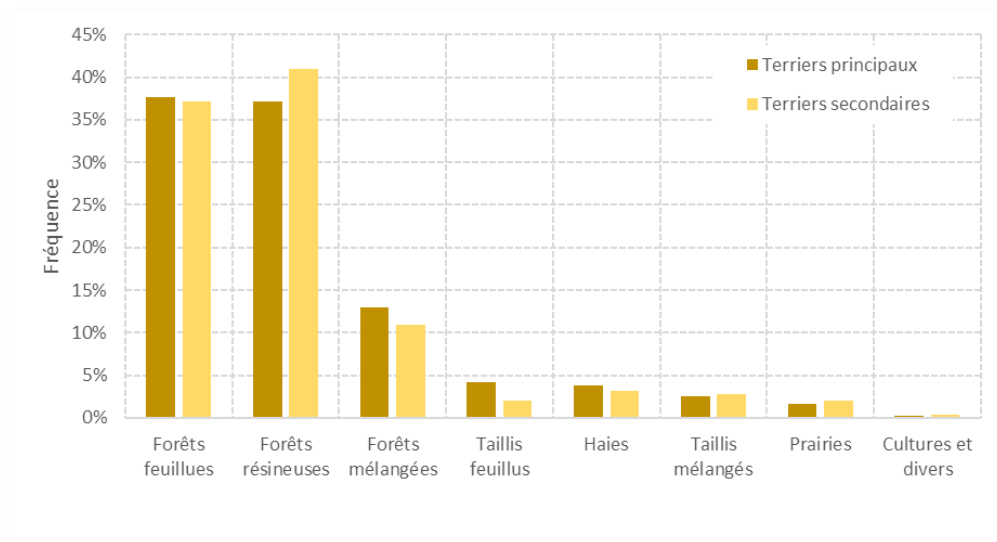


Figure 1b Fréquence des terriers par type selon le type d'habitats pour 12 cantons au Luxembourg. L'étude a porté sur 620 terriers (données issues de Schley, 2000).

À la fin des années 1980, des études ont rapidement suggéré que le choix des blaireaux pour les forêts de feuillus et les prairies était lié à la ressource en vers de terre. Ainsi, à Wytham Woods (Oxfordshire), il a été montré que la biomasse de vers de terre à l'hectare était nettement plus grande sous feuillus (chêne pédonculé, érable sycomore, frêne, charme) et prairies (800 à 1000 kg / ha) que sous conifères ou hêtraie (100 à 200 kg / ha) (Hofer, 1988). Des observations similaires ont été faites en Pologne en forêt de Bialowieza où il a été clairement montré que la ressource en vers de terre expliquait non seulement la localisation préférentielle des terriers en forêt mais également les domaines vitaux et les activités saisonnières et journalières des blaireaux (Kowalczyk *et al.*, 2003b) : 422 ± 151 kg / ha sous forêt feuillue à base de chêne-charme-tilleul, 338 ± 98 kg / ha sous prairie, 310 ± 94 kg / ha en frênaie-aulnaie humide et 52 ± 13 kg / ha sous forêt « sèche » ou résineuse. L'étude plus récente menée dans les Carpathes au sud-ouest de la Pologne a confirmé que les différences de biomasse selon les milieux : 465 kg / ha sous prairie, 182 kg / ha sous forêt feuillue à base de chêne-charme-tilleul et moins de 60 kg / ha sous pessière en altitude. La différence de biomasse en vers de terre explique environ 74 % des variations de densité des blaireaux au km² observées dans la zone étudiée (Myslajek *et al.*, 2012). La relation calculée par les auteurs est : $\ln(\text{Nb de blaireaux au km}^2 + 1) = 0,461 + 0,004 (\text{kg / ha de vers de terre})$ ($r^2 = 0,74$; $p = 0,003$). Les mêmes résultats ont été obtenus en Écosse avec un changement de la taille des groupes et des domaines vitaux en relation avec la ressource en vers de terre (Kruuk et Parish, 1987).

De très nombreuses études européennes ont confirmé tous ces résultats, notamment l'importance de la couverture forestière à l'échelle du paysage (au moins 30 à 50 % de forêts) et des forêts dominées par les feuillues (importance des chênaies) comme habitats préférentiels des blaireaux. Les études ont également confirmé le rôle positif des prairies naturelles et des pâtures extensives à proximité des forêts (ressources trophiques complémentaires, sources de végétaux pour la litière, etc.) : Allemagne (Keuling *et al.*, 2011 ; Walliser, 2003), Angleterre (Acevedo *et al.*, 2014 ; Newton-Cross *et al.*, 2007 ; Skinner *et al.*, 1991a, b ; Wilson *et al.*, 1997), Belgique (Anrys et Libois, 1983), Danemark (Jepsen *et al.*, 2005), France (Mouchès, 1981a ; Rigaux et Chanu, 2011, 2012 ; Schweyer, 1988), Hongrie (zone de plaine entre 99 à 320 m) (Heltai *et al.*, 2013 ; Kozak et Heltai, 2006 ; Marton *et al.*, 2016), Irlande (Byrne *et al.*, 2014a ; Reid *et al.*, 2012a ; Reid *et al.*, 2012b), Luxembourg (Schley, 2000 ; Schley *et al.*, 2004), Norvège (Broseth *et al.*, 1997a ; Broseth *et al.*, 1997b), Pays-Bas (Piza-Roca *et al.*, 2018 ; Vanderzee *et al.*, 1992), Pologne (Bartmanska et Nadolska, 2003 ; Kowalczyk *et al.*, 2003b ; Obidzinski *et al.*, 2013), République Tchèque (Bicik *et al.*, 2000 ; Matyáščík et Bicík, 1999), Suisse (Do Linh San, 2002a, 2003, 2006 ; Ferrari, 1997 ; Good *et al.*, 2001 ; Weber et Ferrari, 2005). En l'absence de zones forestières feuillues suffisamment denses, les blaireaux peuvent également s'installer dans les haies, les bosquets, les cordons boisés (Do Linh San, 2003 ; Rigaux et Chanu, 2011, 2012) illustrant ainsi l'importance de la densité des haies (Byrne *et al.*, 2014a). Enfin, ces études montrent également que les zones humides, marécageuses ou encore la forte dominance des terres cultivées dans le paysage sont des facteurs négatifs à l'installation des clans familiaux.

Le déterminisme de l'habitat du blaireau en contexte méditerranéen aride dominé par une végétation xérophile et des systèmes de cultures différents apparaît globalement comparable à celui observé en contexte tempéré dominé par des climats plus humides et des forêts mésophiles. Ainsi, les différentes études menées en Espagne (Belda *et al.*, 2016 ; Lara-Romero *et al.*, 2012b ; Virgos, 2001 ; Virgos et Casanovas, 1999), au Portugal (Rosalino *et al.*, 2005b ; Rosalino *et al.*, 2008 ; Santos et Beier, 2008) ou encore en Italie (Remonti *et al.*, 2006a, b) ont également montré l'importance des couverts arborés pour la sélection des sites. En Espagne, dans le parc régional de « Alto Manzanares » (41°40'N, 4°10'E) au Sud des montagnes de Guadarrama dans une zone de 650 km², 46 % des terriers sont



localisés dans les pineraies de *Pinus sylvestris* (entre 1200 et 1700 m), 38 % dans les zones de pâture avec *Quercus pyrenaica* et *Fraxinus angustifolia* (système agroforestier appelé « Dehesa », altitude entre 900 et 1200 m) et 16 % dans les forêts à base de *Quercus ilex* (entre 600 et 900 m) ; la densité des terriers étant globalement très faible (26 terriers soit 0,04 par km²) (Virgos et Casanovas, 1999). Dans ce contexte, l'analyse menée dans 36 forêts à base de chêne vert (surfaces comprises entre 90 à 300 ha, moy : 179 ± 76 ha) a mis en évidence une relation entre l'importance du couvert forestier (9 à 47 %, moy : 26 ± 11 %) dans la maille (10 x 10 km) contenant la forêt échantillonnée et la densité des terriers par km² (0 à 2,75, moy : 0,63 ± 0,75 terrier par km²) (Figure 2) (Virgos, 2001 ; Virgos et Casanovas, 1999). Ainsi, les forêts localisées dans des zones très ouvertes (< 20 % de forêt) contiennent moins de terriers que les forêts incluses dans des zones plus forestières (> 30 % de forêt) ce qui illustre l'importance de la fragmentation du paysage pour l'installation des clans familiaux.

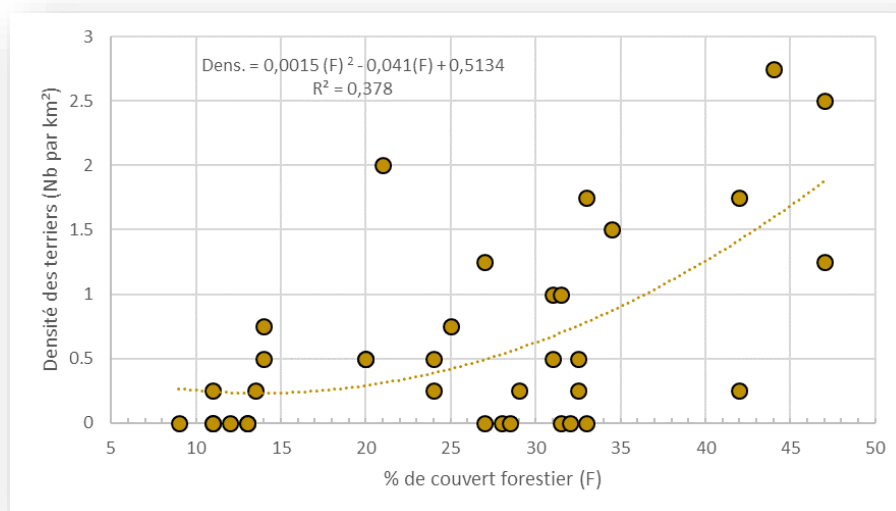


Figure 2 Relation entre l'importance du couvert forestier dans la maille (10 x 10 km) contenant la forêt échantillonnée (n=36, à base de chêne vert) et la densité de terrier au km² dans le parc régional de « Alto Manzanares » (41°40'N, 4°10'E) au Sud des montagnes de Guadarrama (gradient altitudinal de 600 à 1700 m) en Espagne (modifié d'après Virgos 2001).

Ces résultats ont été confirmés dans la région de « Coto del Rey » (42 km²) au Nord du parc national de Donana (118 terriers ; 2,84 terriers par km²) (Revilla *et al.*, 2001). 80 % des terriers sont dans des zones densément boisées avec une végétation dominée par le pistachier et la filaire pour les arbustes et le frêne oxyphylle et le chêne liège pour les arbres. Toujours en Espagne, dans deux régions très chaudes et sèches au sud-est de Madrid (40°09'N, 3°15'O) et de l'Andalousie (37°00'N, 2°20'O) dominées par une végétation xérique (*Stipa tenacissima*) entrecoupée de forêts (*Quercus ilex*, *coccifera*, *Pinus halepensis*) et des zones agricoles irriguées ou non (vergers, oliveraies, orangeries, céréales...), l'abondance des blaireaux dépend étroitement de la présence des vergers et d'une strate arbustive (Lara-Romero *et al.*, 2012b). Enfin, dans le nord-ouest de l'Italie, dans la région du Piémont autour de la rivière Po dans une zone de 33,8 km² dominée par des cultures et la ripisylve (1,32 terriers par km² (de 0,5 à 3,1) en zone de colline), c'est la proportion de zones boisées et de champs de céréales qui influence positivement le choix des sites (Remonti *et al.*, 2006a, b). Dans ces contextes méditerranéens, il a également été montré que les blaireaux fréquentent aussi très souvent les zones arborées irriguées (arbres fruitiers, oliveraies...), les ripisylves ou les vergers dans lesquels la

ressource alimentaire est meilleure (Belda *et al.*, 2016 ; Rosalino *et al.*, 2005a, b ; Rosalino *et al.*, 2005c ; Rosalino *et al.*, 2008). Les terriers sont également souvent trouvés proches des sources d'eau (< à 200 m) (Virgos, 2001 ; Virgos et Casanovas, 1999). Dans les régions côtières dominées par le chêne liège au sud-ouest du Portugal, les auteurs concluent que la limitation de l'installation des blaireaux est davantage l'expression de la limitation des sites optimaux que celle d'une contrainte liée à la ressource trophique (Rosalino *et al.*, 2005a ; Rosalino *et al.*, 2008). Dans une autre étude menée à différentes échelles, il a été clairement montré que la capacité des modèles à prédire l'habitat potentiel des blaireaux variait aussi fortement selon l'échelle d'analyse (Santos et Beier, 2008). À l'échelle globale (10 x 10 km), les modèles sont les meilleurs. La présence des blaireaux est liée positivement aux couverts boisés (chêne liège et forêts décidues), à la présence de champs cultivés et de sols meubles et négativement à celle des conifères ou des prairies naturelles. Finalement, comme en contexte tempéré, les études confirment que les blaireaux choisissent préférentiellement des couverts feuillus denses (souvent à base chêne) avec un sous-étage important, des matériaux faciles à creuser mais également les zones calmes sans dérangement humain. Ainsi, les activités liées à l'agroforesterie ou à l'élevage limitent la présence des blaireaux alors que les situations en zones boisées avec de bonnes ressources alimentaire et hydrique la favorisent (Hipolito *et al.*, 2016 ; Hipolito *et al.*, 2018 ; Santos *et al.*, 2016a ; Santos *et al.*, 2016b).

Les terriers sont creusés dans les sols meubles sableux ou limoneux bien drainés

Concernant les autres facteurs environnementaux, la nature du matériau parental et la facilité de creusement du sol sont également des paramètres majeurs quant aux choix des sites. Ainsi, dans la région de l'Essex en Angleterre (790 terriers analysés sur 3942 km²), 70 % des terriers sont localisés sur matériau plutôt sableux et drainant ; matériau qui recouvre moins de 1 % de la zone étudiée. Moins de 25 % des terriers sont sur des matériaux argileux ou des dépôts sédimentaires d'origine glaciaire qui recouvrent pourtant plus de 60 % de la zone. Les blaireaux évitent aussi les sols développés sur calcaire (présentant des fortes charges en éléments grossiers), les sols avec des excès d'eau marqués ou encore les sols alluviaux (Skinner *et al.*, 1991a, b). À Wytham Woods (Oxfordshire), l'étude menée sur 279 terriers (zone de 4 km²) a confirmé une localisation non aléatoire avec des terriers localisés préférentiellement de sols sableux bien drainés (Macdonald *et al.*, 2004). Des études récentes à très large échelle menées sur des terriers au Nord de l'Irlande, en Angleterre et au Pays de Galles ont clairement confirmé un effet positif de la profondeur du sol (variable : obstacles à 20-40 cm, 40 à 60 cm, 60 à 80 cm et pas d'obstacle avant 80 cm), du drainage (variable : sol engorgé sur des longues périodes (1 à 3 mois) ou sol non engorgé) et de la texture (effet favorable de la texture sableuse par rapport à l'argile) (Acevedo *et al.*, 2014 ; Byrne *et al.*, 2014a ; Reid *et al.*, 2012b). Finalement, l'importance des sols meubles sableux ou limoneux (donc faciles à creuser) a été montrée dans de très nombreux pays présentant des contextes écologiques variés : Belgique (Anrys et Libois, 1983), France en zone de moyenne montagne dans le Massif Central (680 à 930 mètres) et en Moselle en zone de plaine (202 à 328 m) (Schweyer, 1988), Pays-Bas et Luxembourg (Piza-Roca *et al.*, 2018 ; Schley *et al.*, 2004 ; Vanderzee *et al.*, 1992), Pologne (Obidzinski *et al.*, 2013) ou encore en République Tchèque (Moravie) (Bicik *et al.*, 2000 ; Matyástik et Bicik, 1999) et en Suisse (Good *et al.*, 2001). Au niveau paysage, la répartition des sols à texture dominante sableuse ou limoneuse meubles drainés sans forte charge en éléments grossiers est un élément clé à considérer pour expliquer la répartition des terriers (Neal, 1986). Pour les contextes méditerranéens, les mêmes tendances ont été observés avec également un rôle majeur de la présence d'une couverture rocheuse importante (facteur très



favorable car les terriers sont creusés dessous) (Lara-Romero *et al.*, 2012a ; Lara-Romero *et al.*, 2012b ; Rosalino *et al.*, 2005b ; Rosalino *et al.*, 2008 ; Virgos, 2001 ; Virgos et Casanovas, 1999).

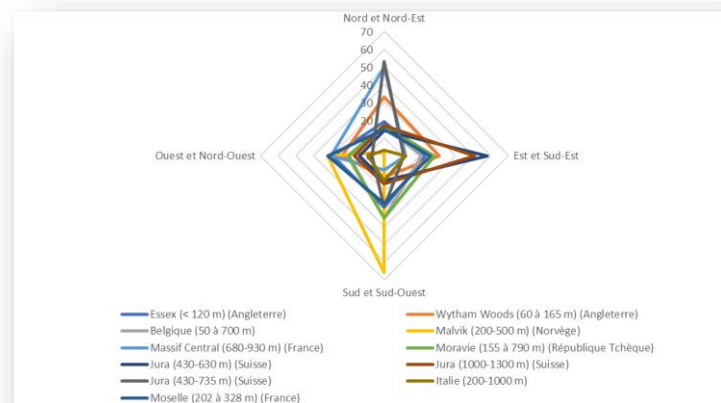
Les pentes moyennes à fortes sont privilégiées (40 et 80 %) mais avec des orientations variées

Les blaireaux choisissent généralement des zones en pente (pente naturelle, flanc de coteau, talus, etc.) mais avec des orientations très variées (Figure 3). Au Danemark, les pentes préférentielles sont entre 10 et 15 % avec une orientation privilégiée sud et sud-est (Jepsen *et al.*, 2005). Dans la région de l'Essex en Angleterre (790 terriers analysés), 13 % des terriers sont sur des pentes entre 0 et 30 % ; 25 % entre 30 et 60 %, 32 % sur des pentes supérieures à 60 % ; le reste correspondant à des digues, fossés, rails, etc. Pour les terriers, les orientations sont sud (29 % des cas), ouest (29 %), est (23%) et nord (19%) (Skinner *et al.*, 1991a, b). À Wytham Woods (Oxfordshire, 279 terriers sur 4 km²), les terriers sont situés au nord (33 % des cas), à l'est (31 %), à l'ouest (24%) et au sud (12 %) (Macdonald *et al.*, 2004). En Belgique les terriers sont localisés le plus souvent au sud (35 %), à l'est (21 %) et l'ouest (21 %) et plus rarement au nord (17 %) et sur terrains plats (6 %) et ceci d'autant plus que l'altitude augmente (43 % au sud) (Anrys et Libois, 1983). En Irlande, les pentes faibles (< 30 %) orientées nord et est sont privilégiées (Byrne *et al.*, 2014a ; Reid *et al.*, 2012b) alors qu'en Norvège, les terriers sont généralement sur les zones pentues (50 % de 14 à 90 % et aucun terrier avec une pente inférieure à 10 %) dans le 1/3 supérieur de la pente. Les orientations privilégiées sont sud-ouest (41 %), sud (25 %), ouest (18 %), nord-ouest (14 %), nord-est (2 %) avec aucun terrier au nord, est et sud-est (Broseth *et al.*, 1997a). Des observations similaires ont été faites en Allemagne avec des terriers installés en zone pentue (30 à 70 % de pente) en versant exposé au Sud assurant ainsi des conditions optimales dans le terrier (Bock, 1988a). En Italie, dans une zone de 180 km², 38 terriers ont été inventoriés (soit 0,21 terriers par km²). 76 % des terriers se trouvent à moins de 600 mètres d'altitude (42 % entre 200 et 400 m). 53 % (20/38) des terriers se trouvent en exposition chaude (S, SO et O) et 39 % (15/38) en exposition fraîche (N, E, NE, SE) (Biancardi et Rinetti, 1998). En France, dans le Massif Central en zone de moyenne montagne entre 680 à 930 mètres, les terriers sont en rupture des pentes en orientation nord (50 %), ouest (30 %), est (12 %) et sud (8 %) (Rigaux et Chanu, 2011, 2012). L'étude réalisée en Moselle en zone de plaine (202 à 328 m) n'a pas mis en évidence d'orientation très privilégiée : nord et nord-est (15 %), est et sud-est (26 %), sud et sud-ouest (27 %), ouest (18 %), ouest et nord-ouest (32 %) (n=78 terriers) ; les terriers se trouvant généralement dans des zones pentues entre 30 et 60 % (Schweyer, 1988). En Moravie en République Tchèque (avec une densité de 0,12 terriers par km² dans les zones boisées au Nord et 0,28 terriers par km² au Sud), les orientations sont très variées : sud (24 %), sud-ouest (11 %), ouest (13 %), nord-ouest (7 %), nord (10 %), nord-est (7 %), est (13 %) et sud-est (15 %) ; les pentes avec une composante au sud (50 %) sont donc préférées (Bicik *et al.*, 2000 ; Matyástik et Bicik, 1999). En Suisse, les terriers sont localisés sur des pentes autour des 40 ± 20 % (20 à 85 %) en plaine (430-630 m) et autour des 20 ± 20 % (0 à 120 %) en montagne (995-1288 m) en orientation sud-est (18 terriers sur les 36 analysés soit 50%) ou sud (5 sur 36 soit 14 %) (orientations nord, ouest et sud-ouest beaucoup moins utilisées) (Ferrari, 1997 ; Weber et Ferrari, 2005). Une autre étude menée en Suisse dans la région de la Broyes en plaine confirme que les terriers sont localisés sur des pentes assez marquées : ≤ 20 % (15 % des cas), 21-40 % (15 %), 41-60 % (30 %), 61-80 % (18 %), 81-100 % (17 %) et > 100 % (5 %) ; les pentes comprises entre 40 et 80 % représentent donc près de la moitié des localisations en pente. Les orientations sont nord (19 %), nord-est (34 %), est (9 %), sud-est (2 %), sud (10 %), sud-ouest (19 %), ouest (4 %) et nord-ouest (2 %) et les entrées sont surtout situées en haut et milieu de pente (60



% des cas) (Do Linh San, 2002a, 2003, 2006). Toujours en Suisse, dans une région boisée proche de la ville de Zurich a montré que les terriers sont localisés préférentiellement dans les pentes convexes variant de 36 à 85 % (Good *et al.*, 2001).

Figure 3 Orientations préférentielles des terriers des blaireaux observées dans 11 études européennes. Pour assurer la cohérence des notations entre les études, les orientations ont été regroupées en 4 grandes classes. Les données sont exprimées en % (total des 4 orientations = 100 %). Les références sont citées dans le texte.



Les terriers sont proches des lisières et souvent éloignés des infrastructures humaines

La proximité des lisières ou des zones ouvertes est également très importante. Ainsi, en Moselle (zone de plaine entre 202 et 328 m), l'étude menée sur 106 terriers a montré que 68 % des sites étaient à moins de 200 m des lisières (Schweyer, 1988). Dans le Massif Central (zone de moyenne montagne entre 680 à 930 m) en milieu rural composé à 85 % de prairies et à 10 % de bosquets et haies, 70 % des terriers principaux (26 TP sur 262 au total sur 58 km²) sont localisés en lisière ou à moins de 30 mètres de celle-ci (Rigaux et Chanu, 2011, 2012). En Belgique, les terriers sont situés en moyenne à 100 m de l'orée de la forêt (Anrys et Libois, 1983). En Suisse, la distance entre les cultures ou les pâtures et les terriers varient de 5 à 1000 m pour une moyenne de 307 ± 237 m (n=39 terriers). Concernant les habitations, la distance varie de 30 à 700 m pour une moyenne de 279 ± 147 m (Ferrari, 1997). Une étude plus récente montre que la distance entre les cultures (maïs, blé) ou les prairies et les terriers est le plus souvent comprise entre 90 et 110 m pour les terriers principaux et plus proche pour les terriers secondaires (70 à 90 m environ) (Do Linh San, 2003). Au Nord de l'Irlande, la présence des prairies ou des terres cultivées à moins de 300 m de la forêt favorisent l'implantation des terriers (Reid *et al.*, 2012b). Concernant les effets de la présence humaine et des infrastructures, les terriers sont éloignées d'en moyenne 350 ± 180 m des infrastructures au Danemark (Jepsen *et al.*, 2005). En France, en zone de moyenne montagne dans le Massif Central, la distance des terriers principaux aux habitations est d'en moyenne 450 ± 250 m (90 à 950 m) et aux routes bitumées de 300 ± 200 m (70 à 650 m) (Rigaux et Chanu, 2011, 2012). En Moselle en plaine, les terriers sont généralement situés à plus de 1250 mètres des zones urbanisées (Schweyer, 1988). En Belgique, la majorité des terriers occupés sont situés entre 300 et 1000 m des habitations (moyenne : 600 m pour la Belgique) mais on peut trouver des terriers à moins de 100 m en zone résidentielle (Anrys et Libois, 1983). L'effet négatif de la présence humaine et des infrastructures (distances aux routes, aux habitations, etc.) a également été clairement montré aux Pays-Bas (Piza-Roca *et al.*, 2018 ; Vanderzee *et al.*, 1992), au Luxembourg (Schley *et al.*, 2004) et dans différents contextes méditerranéens (Remonti *et al.*, 2006a, b ; Rosalino *et al.*, 2005b ; Rosalino *et al.*, 2008).

Les terriers sont plus nombreux en plaine qu'en altitude

Différentes études illustrent également les effets négatifs de l'altitude (Macdonald *et al.*, 2004 ; Reid *et al.*, 2012b). En Irlande, les zones de plaine inférieures à 170 m sont privilégiées (Byrne *et al.*, 2014a). En République Tchèque (Moravie), les terriers s'échelonnent de 115 à 790 m. 9% des terriers se trouvent entre 101 et 200 m, 28,5 % entre 201-300 m, 27,5 % entre 301-400 m, 19 % entre 401-500 m, 10 % entre 501-600 m et 6% à plus de 600 m. L'occurrence est donc maximale entre 200 et 400 m (moyenne : 375 m) (Bicik *et al.*, 2000 ; Matyástik et Bicik, 1999). En Suisse, la densité des terriers est plus forte en plaine (430-630 m, hêtraies-chênaies et prairies) qu'en montagne (995-1288 m, prairies et pessières) : 0,8 contre 0,6 terriers au km² (Ferrari, 1997 ; Weber et Ferrari, 2005).

© Lebourgeois François 2019



Les blaireaux peuvent aussi s'installer en ville

En Angleterre, des terriers sont également souvent observés en zone fortement urbanisée (Davison *et al.*, 2009 ; Huck *et al.*, 2008b ; Jenkinson et Wheeler, 1998). Dans ces contextes, la présence de jardins en pente est un facteur favorable à l'installation des terriers mais cette dernière est aussi bien prédite par la proximité des autres terriers. Les blaireaux préfèrent également les zones « raisonnablement » peuplées. En fait, dans ces contextes urbanisés, il apparaît que le facteur « place disponible » est un facteur de prédiction plus fort que le facteur disponibilité de la ressource. La fréquentation humaine ou le dérangement ne semblent pas être des facteurs modulant fortement l'utilisation des terriers (Jenkinson et Wheeler, 1998). En Scandinavie, les blaireaux utilisent très souvent les infrastructures humaines pour s'installer en creusant notamment sous les immeubles (Bevanger et Broseth, 1998). Les auteurs expliquent ce comportement par la difficulté de trouver des zones favorables dans ce pays froid aux hivers très longs et enneigés mais également par le fait que ces conditions (zones urbanisées) permettent aux animaux de maintenir une température corporelle suffisante pour éviter les pertes métaboliques et donc un amaigrissement trop important pendant la léthargie hivernale.

© Lebourgeois François 2019



Tableau 1 Synthèse des principaux facteurs environnementaux influençant la sélection de l'habitat pour les terriers du blaireau européen (*Meles meles*). Les données concernent essentiellement la zone européenne tempérée hors contexte urbain. Dans le tableau, le signe + ou - indique le sens du facteur et le nombre l'importance relative. Par exemple, les forêts de feuillues à base de chênes sont très favorables (trois signes +) alors que les forêts à base de résineux sont plutôt défavorables (un signe -) ; les champs cultivés étant des zones très défavorables (c'est-à-dire généralement non choisies par les blaireaux pour installer les terriers). Les limites ou les gammes ont été fixées selon les données les plus fréquemment observées dans la littérature. L'orientation n'a pas été précisée dans le tableau car les résultats sont trop variables selon les études.

Paysages ¹	Mosaïque FFPP +++	Mosaïque FFCC ++	Dominance FF +	Mosaïque FRPP +	Mosaïque FRCC -	Dominance FR --	INF ---	
Type de peuplement / cultures ²	Chênaie +++	Hêtraie ++	Feuille-Résineux +	Prairies naturelles +	Bosquets et haies +	Résineux -	Humides / marécages ---	Champs cultivés ---
Sol ³	Sable (S) drainé +++	Limon (L) drainé +++	Argile (A) drainée +	Charge en cailloux ⁴ -/+ +	S, L ou A mal drainé -	S, L ou A non drainé --	Sol inondé ---	
Pente (%)	≤ 20 +]20-40] ++]40-60] +++]60-80] ++]80-100] +	≥ 100 -		
Dist. route / habitation (mètres)	> 600 +++]300-600] ++]100-300] +	≤ 100 -				
Dist. lisière / prairie (mètres)	≤ 100 +++]100-200] ++]200-400] +	≥ 400 -				
Position dans la pente	Haut et rupture +++	Milieu ++	Bas +					
Altitude (m)	≤ 400 +++]400-600] ++]600-800] +]800-1000] -	≥ 1000 --			

1 : À l'échelle du paysage, les zones potentiellement favorables correspondent à au moins 30 à 50% de couverture forestière avec une mosaïque d'écosystèmes. FFPP : Forêts de Feuillues, Prairies naturelles et Pâtures extensives ; FFCC = Forêts de Feuillues et Champs Cultivés ; FF : Forêts de Feuillues dominantes ; FRPP ; Forêts de Résineux, Prairies naturelles et Pâtures extensives ; FRCC : Forêts de Résineux et Champs Cultivés ; FR : Forêts de Résineux dominantes ; INF : Infrastructures routières denses, habitations nombreuses, forte population humaine

2 : Pour les forêts, « Chênaie » signifie peuplement à dominance de chênes (sessile ou pédonculé) plus ou moins en mélange avec d'autres essences feuillues (hêtre, charme, érables, tilleuls, frêne, bouleaux...) (idem pour Hêtraie) ; Résineux = pins, épicéas, sapins... Les prairies naturelles incluent les pâtures extensives. Les champs cultivés incluent les céréales, les légumineuses... En contexte méditerranéen, on trouvera les chênes vert, pubescent, etc. en associant avec les arbustes xérophiiles.

3 : Un sol drainé correspond à un sol non marqué par les excès d'eau en hiver et en automne ; un sol mal drainé correspond à un sol marqué « modérément » par les excès d'eau en hiver et en automne. Il s'agit des sols à engorgement temporaire ou « hydromorphes » pour lesquels la nappe n'apparaît pas avant environ 50 cm. Pour un sol non drainé, l'engorgement temporaire est plus marqué avec une nappe plus proche de la surface sur une longue période. Enfin, les sols inondés (zone alluviale, zone marécageuse, etc.) correspondent aux sols à nappe permanente. Concernant les éléments grossiers, les sols trop fortement chargés en « cailloux » (comme par exemple les sols développés sur matériau parental calcaire) sont plutôt défavorables.

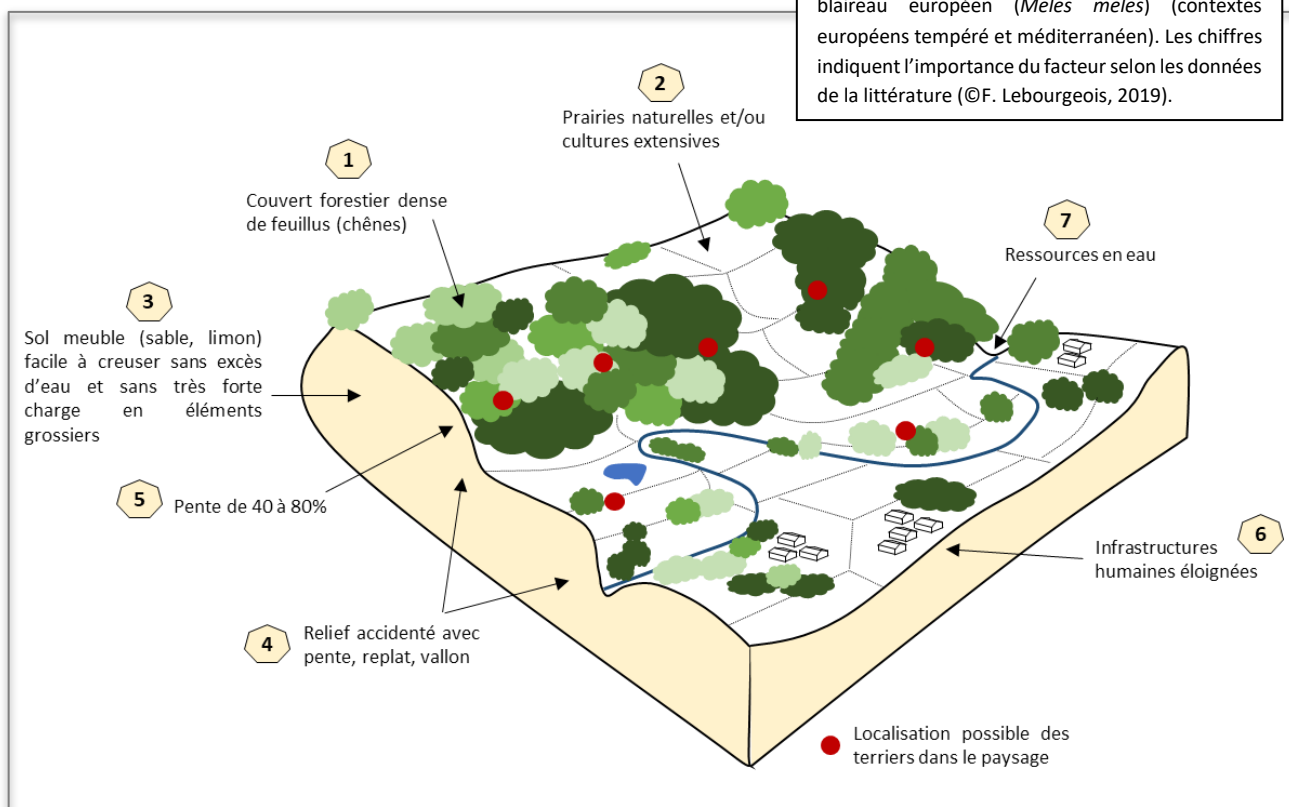
4 : le « ++ » correspond au contexte méditerranéen pour lequel la présence de dalle rocheuse est favorable car les blaireaux creusent les terriers dessous.



Ce qu'il faut retenir pour la sélection des habitats

Les paysages forestiers (au moins 30 à 50 % de couverture forestière) en mosaïque avec des prairies, des haies, des pâtures extensives et les forêts de feuillues à base de chênes sont privilégiées pour la sélection des sites d'installation des terriers. Les terriers sont creusés préférentiellement dans les sols meubles sableux ou limoneux bien drainés dans des zones en pentes moyenne à forte (optimum entre 40 et 80 %) selon des orientations variées. Les terriers sont creusés à proximité des lisières forestières et des zones ouvertes (optimum moins de 100-200 m) et sont éloignés des infrastructures humaines (généralement à plus de 300 m) bien que les blaireaux puissent s'installer en ville. Enfin, les terriers sont plus nombreux en plaine (< 400 m) qu'en montagne. En contexte méditerranéen, la proximité des sources en eau est également un facteur déterminant (moins de 100 à 200 m).

Bloc diagramme schématique du paysage et des biotopes favorables à l'installation des terriers du blaireau européen (*Meles meles*) (contextes européens tempérés et méditerranéens). Les chiffres indiquent l'importance du facteur selon les données de la littérature (©F. Lebourgeois, 2019).



B. Typologie et dimensions des terriers

Agrandissement et entretien des terriers

Le blaireau est un animal social vivant en clan ou groupe (Crook *et al.*, 1976 ; Woodroffe et Macdonald, 1992, 1993) et le déterminisme de l'agrandissement des terriers (ou de la création de nouveaux terriers) est encore discuté actuellement (Macdonald *et al.*, 2004 ; Ostler et Roper, 1998 ; Woodroffe et Macdonald, 1992). L'augmentation du clan familial ou de la densité des individus est bien évidemment une cause importante de cet agrandissement ; les blaireaux étant capables de creuser facilement de nouveaux terriers si les conditions sont favorables et les ressources suffisantes (Macdonald *et al.*, 2004). Une étude menée au nord-ouest de la ville d'Oxford (Wytham Woods) a mis en évidence une relation étroite entre l'augmentation du nombre de terriers et la densité des blaireaux avec un effet retard d'environ 3 ans. Ainsi, une augmentation forte de la population se traduit par la création de nouveaux terriers avec un décalage de 3 ans en relation avec la dispersion des subadultes et la création de nouveaux clans (Coombes et Viles, 2015). D'autres études émettent l'hypothèse qu'un grand terrier (ou un terrier secondaire) permet aux individus de changer régulièrement de chambres ce qui évite les infections répétées par un trop grand nombre d'ectoparasites (Butler et Roper, 1996). Dans cette étude, il est apparu que des blaireaux « traités » c'est-à-dire débarrassés de leurs parasites externes retournaient pendant une longue période dans le même site alors que les individus parasités changeaient régulièrement. Cependant, une étude plus récente ne montre aucune liaison entre l'utilisation des terriers secondaires et la charge en ectoparasites (Davison *et al.*, 2008). L'agrandissement des terriers et l'ouverture de nouvelles gueules nécessitent une excavation importante de matériau (Roper, 1992a). L'étude menée à Wytham Woods sur 64 terriers principaux (densité d'environ 45 individus adultes au km²) donne une relation entre le volume (V en m³) excavé directement sous la surface du sol et la surface de terrier (A) : $V = 0,03 \times A - 0,14$ (Coombes et Viles, 2015). À partir de ces relations et d'autres données propres à chaque terrier, les auteurs ont estimé un taux de creusement par blaireau de 0,2 à 4,5 m³ / an et par terrier de 6,7 à 9,8 m³ / an. Outre les modifications très locales des paysages, l'agrandissement des terriers (ou les mouvements des blaireaux entre les terriers) peut avoir également comme conséquence une modification des communautés végétales (Kurek et Cykowska-Marzencka, 2016 ; Obidzinski et Gleogowski, 2005 ; Rosalino *et al.*, 2010). En France, les travaux menés en Moselle ont montré que les blaireaux favorisaient une flore plus nitrophile (sureau noir, ortie...) ou préférant les sols meubles bien drainés (frêne, merisier...) (Schweyer, 1988). Les mêmes observations ont été réalisées en Pologne avec une flore marquant une plus grande disponibilité en azote sur les terriers occupés par des blaireaux (Kurek *et al.*, 2014).

Dans un groupe social, les efforts de maintenance des terriers (creusement et ramassage de la litière) varient également selon les individus. L'étude menée en Angleterre sur 4 terriers entre novembre 1994 et juin 1995 et 20 individus (12 adultes, 6 subadultes (1 an) et 2 jeunes) a montré que ces activités sont essentiellement assurées par les individus adultes reproducteurs les plus gros (individus dominants) et fidèles aux terriers. Les auteurs ont montré que 20 % des adultes et subadultes assurait 60 à 90 % du creusement et du ramassage des blaireaux des litières (Stewart *et al.*, 1999). Les mâles creusent davantage que les femelles mais les durées de ramassage des litières sont comparables. Les individus qui creusent sont également les mêmes que ceux qui ramassent de la litière. Pour les femelles, ce sont les individus fidèles au terrier qui l'entretiennent le plus. Pour les



mâles, ce sont les individus dominants et fidèles au terrier qui assurent le maintien du site. Pour les mâles adultes dominants, la durée moyenne mensuelle des creusements est autour de 60 minutes contre seulement 10 minutes pour les autres mâles. Pour la litière, la durée est de l'ordre de 45 minutes (moins de 10 minutes pour les non dominants). En Belgique, il a été montré que la distance entre la zone de récolte et le terrier est faible, rarement supérieur à 50 m et en moyenne de 15 m (Anrys et Libois, 1983). Les mêmes observations ont été faites en Moselle (Schweyer, 1988) et Meurthe-et-Moselle (Lebourgeois, 2021) avec une récolte de la litière à moins de 50 m dans plus de 80 % des cas (max. 120 m) en contexte forestier de plaine



Quelques postures de ramassage de litière (Captures d'écran de séquences vidéo).



Entretien de terriers creusés dans un sol sablo-limoneux sur grès rhétien et activité de ramassage de litières (Plaine Lorraine, 2018) © F. Lebourgeois 2018.

Clan familial, nombre d'entrées et taille des terriers

Les signes extérieurs d'activité comme le nombre de gueules actives sont souvent utilisés pour estimer la présence ou la taille du clan familial (Macdonald *et al.*, 1996). Cependant, la fiabilité de cet indicateur semble dépendre du contexte étudié et de la saison. Ainsi, en Angleterre, il existe une relation linéaire très étroite entre le nombre de gueules actives et le nombre de blaireaux adultes présents dans un contexte de terres arables cultivées alors que cette relation n'est pas significative dans des zones de prairies (Sadlier *et al.*, 2004) (Figure 4).

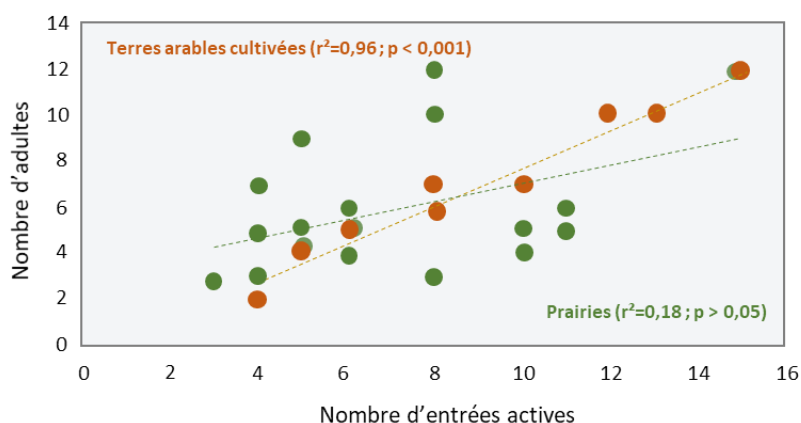


Figure 4 Relation entre le nombre d'adultes et le nombre d'entrées actives des terriers selon le contexte étudiée (Angleterre) (modifié d'après Sadlier et al. 2004).

En revanche, une étude récente menée en contexte forestier en Lorraine (Chênaie-Hêtraie de plaine) n'a pas mis en évidence de relation entre le nombre de blaireaux (adultes ou jeunes) et le nombre d'entrées total ou d'entrées actives (Figure 5) ainsi qu'avec la surface des terriers (Figure 6) (Rietsch, 2019). Une étude menée en Norvège en forêt boréale à base de conifères (Malvik) suggère que le nombre d'entrées ne dépend pas du nombre de blaireaux mais de la fréquence d'utilisation du terrier par les différents groupes familiaux (Broseth *et al.*, 1997b).

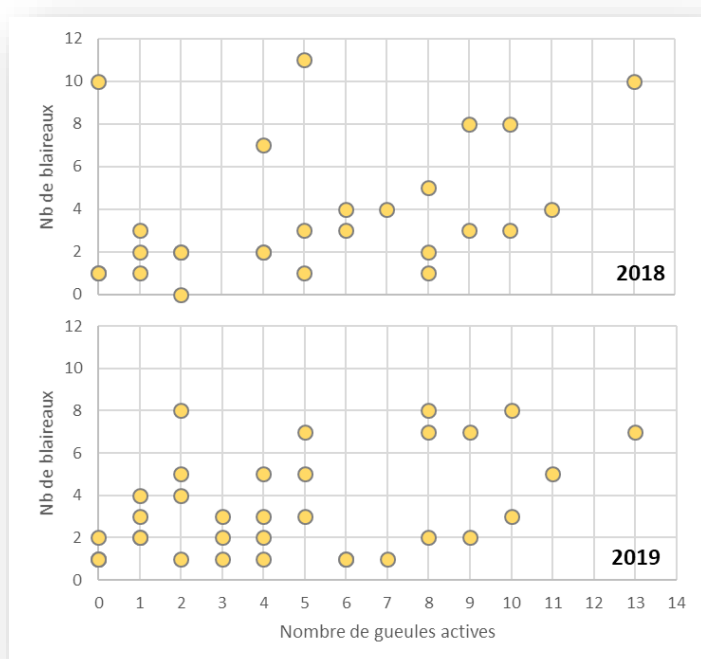
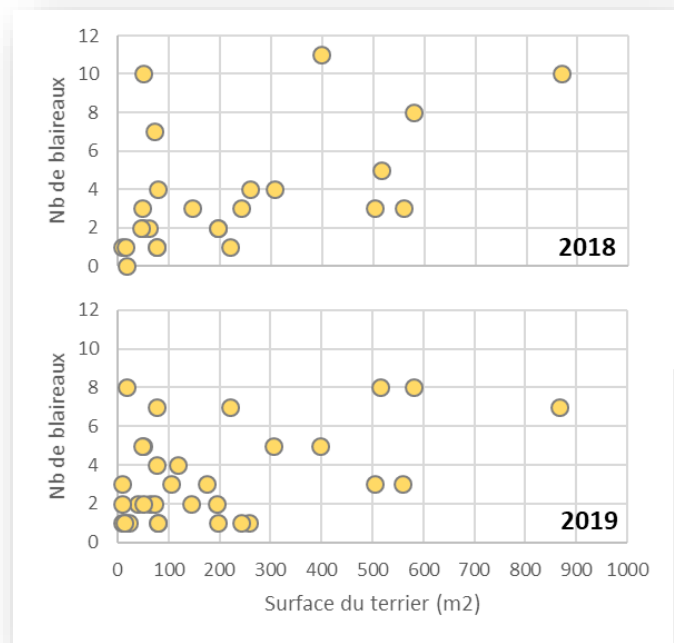


Figure 5 Relation entre le nombre maximum de blaireaux observés (adultes et jeunes) et le nombre d'entrées actives pour 27 (année 2018) et 34 (année 2019) terriers suivis en contexte forestier (Chênaie-Hêtraie de plaine) en Lorraine (d'après Rietsch 2019). Une gueule active correspond à une entrée avec des signes « a priori » d'activité (terre retournée, griffure, absence de feuilles ou de branches dans la gueule...). Le nombre maximum de blaireaux a été obtenu par des suivis sur plusieurs semaines (entre mars et juillet) des terriers par camera-vidéo.



Figure 6 Relation entre le nombre maximum de blaireaux observés (adultes et jeunes) et la surface des terriers pour 27 (année 2018) et 34 (année 2019) terriers suivis en contexte forestier (Chênaie-Hêtraie de plaine) en Lorraine (d'après Rietsch 2019). La taille des terriers varie de 9 à 868 m². Le nombre maximum de blaireaux a été obtenu par des suivis sur plusieurs semaines (entre mars et juillet) des terriers par camera-vidéo.



La synthèse des données entre surface et nombre de gueules est présentée dans le (Tableau 2). En Belgique, le nombre moyen de gueules est de 13,3 (Anrys et Libois, 1983) et de 10,5 en Angleterre dans la région d'Oxford pour des terriers principaux (3 à 21) (Kruuk, 1978a). Au Luxembourg, une étude menée sur 620 terriers sur tout le territoire a montré que 90 % des terriers principaux avaient entre 6 et plus de 20 entrées (60 % des TP entre 6 et 15 entrées) alors que 70 % des terriers secondaires possédaient de 1 à 3 entrées (Figure 7) (Schley, 2000)

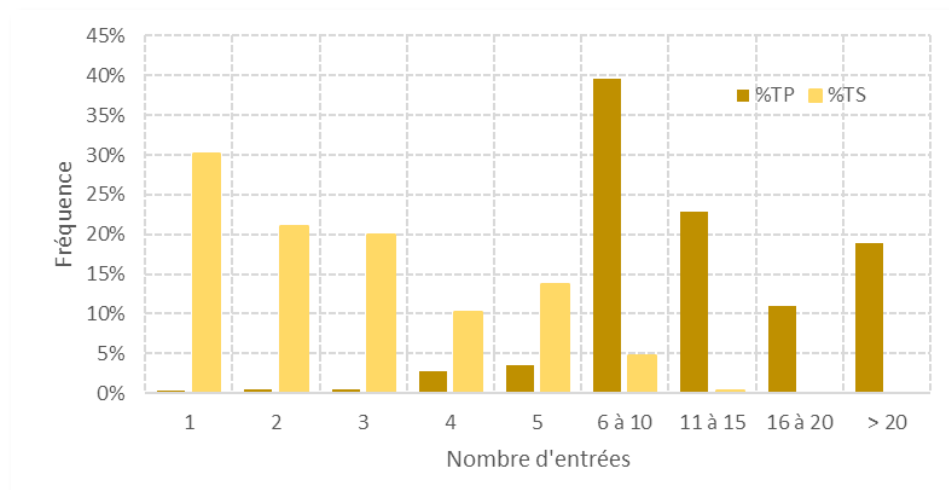


Figure 7 Relation entre le nombre d'entrées selon le type du terrier (principal ou secondaire, TP et TS) au Luxembourg. Les données sont exprimées en % du total de chaque type (n=364 pour les TP et 256 pour les TS) (d'après Schley 2000).



À Wytham Woods (Angleterre), le nombre moyen de gueules est de $8,9 \pm 6,7$ [2 à 29] pour une surface moyenne du terrier de $200 \pm 217 \text{ m}^2$ [12 à 930] (28 terriers sur 4,24 km²) (Coombes et Viles, 2015). Dans une étude menée dans l'Est du Sussex sur l'évolution des densités de terriers entre 1968–1978 et 1988, il a été montré que la densité des terriers avait augmenté (0,98 à 1,25 terriers par km² ; 1835 km²) avec également un changement du nombre d'entrées. En 1968–1978, le nombre d'entrées était en moyenne de $7,3 \pm 1,9$ [$5,5 \pm 1,9$ pour les terriers principaux (TP) et $1,8 \pm 0,5$ pour les secondaires (TS)]. En 1988, il était de $12,4 \pm 2,5$ [$10,1 \pm 2,6$ pour les TP et $2,3 \pm 0,5$ pour les TS] (Macdonald *et al.*, 1996). La synthèse publiée par Wilson *et al.* (1997) analysant la variation des terriers entre 1988 et 1997 en Angleterre, Écosse et Pays de Galles a montré que les terriers principaux avaient en moyenne $14,3 \pm 0,8$ entrées (Wilson *et al.*, 1997). Dans une autre étude réalisée pour étudier l'architecture interne de 19 terriers, Roper (1992) a montré un nombre d'entrées variant de 1 à 80 (moyenne : 12 ± 20) pour des surfaces variant de 2 à 740 m² (moyenne : $185 \pm 242 \text{ m}^2$). Dans le nord de la Moravie (~ zone étudiée d'environ 11 000 km²), la taille des terriers varie de 1 à 1500 m² avec un nombre de gueules entre 1 et 17 (Matyástík et Bicík, 1999). Dans le sud (~15 000 km²), le nombre d'entrées varie de 1 à 25 pour une moyenne de 3,6 gueules par terrier. La surface moyenne a été estimée à 99,4 m² (2 à 7500 m²) (Bicík *et al.*, 2000). En forêt primaire de Białowieża sur une zone de 595 km², 67 terriers ont été analysés : 48 terriers ont été définis comme principaux (TP), 7 comme secondaires (TS) et 12 comme occasionnels (TO) (Obidzinski *et al.*, 2013). La dimension des TP varie de 66 à 970 m² avec une moyenne de $314 \pm 240 \text{ m}^2$. Les TP ont en moyenne $12 \pm 6,8$ gueules (4 à 28) avec $5,8 \pm 4,0$ gueules actives (0 à 18) et l'excavation de terre est généralement supérieure à 1 m. Les TS n'excèdent pas 100 m² en moyenne ($83 \pm 52 \text{ m}^2$; 40 à 180) avec un amas de terre inférieur à 1 m. Ils ont en moyenne $6,6 \pm 2,2$ gueules (4 à 9) avec $5,4 \pm 1,7$ gueules actives (3 à 7). Les TO n'excèdent pas 50 m² en moyenne ($38 \pm 24 \text{ m}^2$; 10 à 100). Ils ont en moyenne $4,2 \pm 2,2$ gueules (2 à 8) avec $2,9 \pm 1,3$ gueules actives (1 à 6). Dans 6 localités de l'Angleterre, l'étude menée sur 396 terriers (~110 km² en zones urbaine ou rurale) a montré que 60 % de terriers avaient entre 1 et 6 entrées (Davison *et al.*, 2008). Dans la région de Bradford (West Yorkshire), dans une zone de 232 km², le nombre d'entrées a été estimée à $6,6 \pm 1$ pour les terriers principaux et $2,3 \pm 0,4$ pour les terriers secondaires ; la densité de terriers principaux étant de 0,11 par km² (0,05 pour les terriers secondaires) (Jenkinson et Wheeler, 1998). Encore en Angleterre dans une zone de 30 km² autour du village de Waddesdon, Buckinghamshire, une étude sur 27 terriers a mis en évidence un nombre moyen de gueules de $9,8 \pm 4,5$ avec 54 % des terriers possédant entre 6 et 10 gueules (Lindsay et Macdonald, 1985). Dans le Sussex, une étude menée sur 6 groupes sociaux comprenant entre 2 et 7 individus adultes (moyenne : 5 ± 2) a mis en évidence un nombre d'entrées variant de 8 à 46 (moyenne : 22 ± 16). En Suisse dans la région de la Broye, la majorité des terriers possède moins de 3 gueules (68 %) et 16 % plus de 8 gueules, la moyenne étant de 4,9 entrées (1 à 35) (n=131 terriers dont 22 principaux) (Do Linh San, 2002a, 2003). Toujours en Suisse, sur un territoire de 26 km² en zone de plaine (430–630 m) dominée par les forêts de hêtre et chêne (46 % de la surface) et les champs (40 %), les 5 TP identifiés ont $12,2 \pm 3,8$ (8 à 15) entrées et les 16 TS $1,6 \pm 0,9$ (1 à 4). En zone de montagne (30 km², 995–1288 m), dominée par les prairies (77 %) et les forêts d'épicéa (20 %), les 3 TP ont $11,0 \pm 3,6$ entrées et les 15 TS $2,1 \pm 1,4$ entrées (Ferrari, 1997 ; Weber et Ferrari, 2005). En France, dans une forêt de feuillus de la plaine Lorraine dans l'Est de la France (13,4 km²), une étude menée sur 76 terriers a montré que les terriers possédaient 6 ± 9 gueules avec valeurs extrêmes jusqu'à 42 gueules pour une surface de $145 \pm 293 \text{ m}^2$ (extrême 2255 m²) (Rietsch, 2019). Les TP sont plus grands $344 \pm 548 \text{ m}^2$ et possèdent davantage d'entrées 13 ± 15 que les TS ($122 \pm 152 \text{ m}^2$ et 7 ± 8 entrées). En Moselle, les TP ont en moyenne 17 gueules dont environ 8 très fréquentées (Schweyer, 1988).



Dans une zone de moyenne montagne dans le Massif Central (680 à 930 mètres) de 58 km² en milieu rural (85 % de prairies, 10 % bosquets et haies), les 26 TP recensés (sur 262 au total) ont en moyenne 12 ± 9 (3 à 42) entrées (Rigaux et Chanu, 2011, 2012). En Norvège, dans la forêt boréale à base de conifères (Malvik), le nombre de gueules est plus faible et en moyenne de $1,8 \pm 1,1$ [1 à 6] (53 terriers) (Broseth *et al.*, 1997a). Dans une zone agricole de 10 km² de « County Down » dans le Nord de l'Irlande (80 % de terres cultivées et moins de 1 % de zones boisées), 57 terriers (dont 50 actifs) et 7 groupes sociaux ($3,6 \pm 0,7$ individus) ont été dénombrés avec, en moyenne, $8,1 \pm 0,2$ terriers par groupe ou $7,1 \pm 0,3$ terriers actifs par groupe (Sadlier et Montgomery, 2004). Les terriers principaux ont $7,6 \pm 1,1$ entrées, les terriers annexes $3,1 \pm 0,8$ entrées, les terriers subsidiaires $2,0 \pm 0,3$ entrées et les terriers secondaires $1,3 \pm 0,2$ entrées. Dans quatre régions (deux en Irlande du Nord et deux en Irlande du Sud), sur un territoire de 960 km² essentiellement en zones agricoles, 4799 terriers (5 terriers par km²) ont été échantillonnés dont 983 TP (~1 terrier par km²) et 3816 TS (~4 terriers par km²) (Sleeman *et al.*, 2009a ; Sleeman *et al.*, 2009b). Les terriers principaux ont en moyenne 9,4 entrées (1 à 60) (avec en moyenne $3,9 \pm 0,5$ individus) et les terriers secondaires 3 entrées (1 à 22). Dans la région du Piémont dans le Nord-Ouest de l'Italie autour de la rivière Po dans une zone de 33,8 km² dominée par des cultures et la ripisylve, la densité moyenne des terriers a été estimée à 0,38 par km² (25 terriers). La densité est apparue plus forte en zone de colline (1,32 (0,5 à 3,1) par km²) qu'en zone plane à proximité de rivière (0,21 (0,17 à 0,26) par km²). En zone de colline, le nombre d'entrées est de $11,6 \pm 8,7$ [2-29] avec une distance entre les entrées de $7,8 \pm 5,9$ [0,5-35] m et une surface de 1347 ± 1203 [30-3756] m². En plaine, le nombre d'entrées est de $3,6 \pm 3$ [1-10] avec une distance entre les entrées de $5,9 \pm 3,8$ [1-20] m et une surface de 232 ± 268 [24-617] m² (Remonti *et al.*, 2006b). En Espagne, dans la région de « Coto del Rey » (42 km²) au Nord du parc national de Donana, 118 terriers ont été répertoriés correspondant à une densité de 2,84 terriers par km² (Revilla *et al.*, 2001). 70 % des terriers, généralement dans les zones boisées, ont entre 1 et 3 entrées ($2,4 \pm 1,8$ entrées). Les entrées font en moyenne $23 \pm 5,5$ cm de haut sur $30 \pm 7,5$ cm de large (Revilla *et al.*, 2001). Dans une zone de 65 km² dans le parc régional de « Alto Manzanares » (41°40'N, 4°10'E) au Sud des montagnes de Guadarrama (gradient altitudinal de 600 à 1700 m), la densité de terrier est très faible de 0,04 par km². Sur les 26 terriers, 4 se trouvent dans les forêts à base de *Quercus ilex* (600 à 900 m), 10 dans la Dehesas (zone de pâture avec *Quercus pyrenaica* et *Fraxinus angustifolia*, 900 à 1200 m) et 12 dans les pineraies de *Pinus sylvestris* (1200 à 1700 m) (Virgos et Casanovas, 1999). Le nombre moyen d'entrées est de 2 (2) sous chêne vert, 8,2 (2 à 30) dans la Dehesa et 2,5 (2 à 4) dans la pineraie.



Pays	Région	Nombre de gueules			Surface (en m ²)	Référence
		Tout Type	T. Principal	T. Secondaire		
Angleterre	Oxford		10,5			Kruuk, 1978
	Whytham Woods	8,9 (6,7)			200 (217)	Coombes et Viles, 2015
	Est Sussex	7,3 (1,9)	5,5 (1,9)	1,8 (0,5)		Macdonald et al., 1996
	Tout le territoire		14,3 (0,8)			Wilson et al., 1997
	Sussex	12 (20)			185 (242)	Ropper, 1992
	Bradford			6,6 (1)	2,3 (0,4)	Jenkinson et Wheater, 1998
	Waddesdon	9,8 (4,5)				Lindsay et Macdonald, 1985
Belgique	Tout le territoire	13,3				Anrys et Libois, 1983
France	Massif Central (680-930 m)		12 (9)			Rigaux et Chanu, 2011, 2012
	Lorraine (Meurthe et Moselle)	6 (9)			145 (293)	Rietsch, 2019
	<i>idem</i>		13 (15)		344 (548)	<i>idem</i>
	<i>idem</i>			7 (8)	122 (152)	<i>idem</i>
	Lorraine (Moselle)		17			Schweyer, 1988
Espagne	Coto del Rey	2,4 (1,8)				Revilla et al., 2001
	Alto Manzanares (600-900 m)	2				Virgos et Casanovas, 1999
	Alto Manzanares (900-1200 m)	8,2				Virgos et Casanovas, 1999
	Alto Manzanares (1200-1700 m)	2,5				Virgos et Casanovas, 1999
Irlande	County Down		7,6 (1,1)	1,3 (0,2)		Sadler et Montgomery, 2004
	Nord et Sud		9,4	3		Sleeman et al., 2009a, b
Italie	Piemont - colline	11,6 (8,7)			1347 (1203)	Remonti et al., 2006b
	Piemont - plaine	3,6 (3)			232 (268)	Remonti et al., 2006b
Luxembourg	Tout le territoire		6 à > 20	1 à 2		Schley, 2000
Norvège	Malvik	1,8 (1,1)				Broseth et al., 1997b
Pologne	Bialowieza		12 (6,8)		314 (240)	Obidzinski et al., 2013
	Bialowieza			6,6 (2,2)	83 (52)	Obidzinski et al., 2013
République Tchèque	Moravie	3,6			99,4	Bicik et al., 2000
Suisse	Broye	4,9				Do Linh San, 2002b, 2003
	plaine (430-630 m)		12,2 (3,8)	1,6 (0,9)		Ferrari, 1997 ; Weber et Ferrari, 2005
	montagne (995-1288 m)		11 (3,6)	2,1 (1,4)		Ferrari, 1997 ; Weber et Ferrari, 2005

Tableau 2. Nombre de gueules (entrées) et surface des terriers selon le type de terriers (tout type, principal ou secondaire, voir texte pour définition). Les valeurs entre parenthèses correspondent aux écart-types des moyennes.



Exemples de terriers principaux (occupation et reproduction annuelles) en Plaine Lorraine.

© F. Lebourgeois 2018.

L'analyse des données de la littérature permet d'établir des relations entre nombre d'entrées et surface des terriers. La relation établit à partir de 121 terriers creusés en contexte forestier de plaine en France et en Angleterre présentée dans la **Figure 8 A** apparaît linéaire. Globalement le nombre d'entrées est d'autant plus important que le terrier est grand (**Figure 8 B**). Cependant, la variabilité est importante notamment pour les « petits » terriers (< 100 m²) pouvant présenter un nombre d'entrées variant de 1 à 10 (**Figure 8 C**).

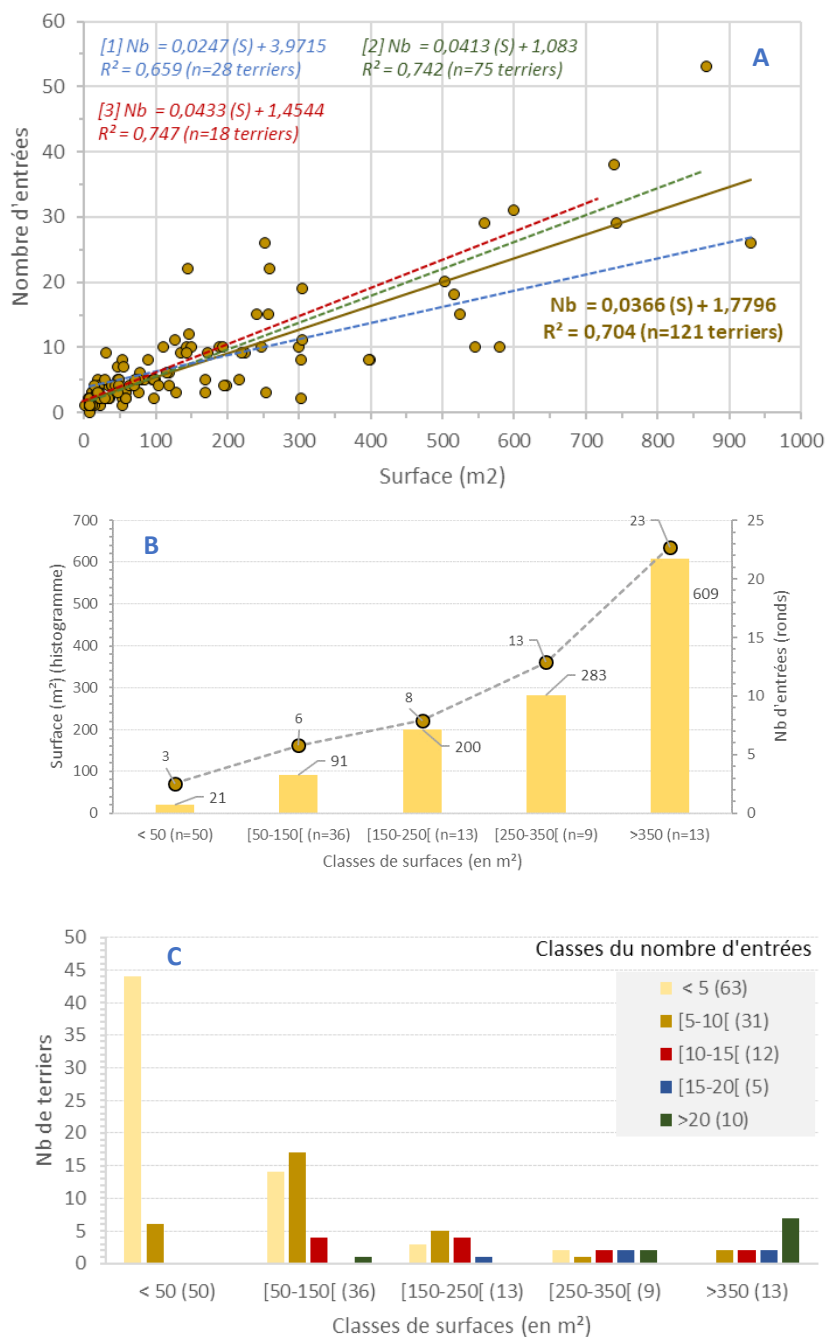


Figure 8 [A] Relation entre le nombre d'entrées et la surface de 121 terriers creusés en contexte forestier de plaine en Angleterre et en France. Les données anglaises sont issues de Coombes et Viles (2015) (28 terriers, Wytham Woods) et Roper (1992) (18 terriers, Sussex). Les 75 terriers en France sont issus de Rietsch (2019). Pour les graphiques, un terrier principal issu de Roper (1992) de 704 m² présentant 80 entrées n'a pas été pris en compte ainsi qu'un terrier en France de 2255 m² avec 49 entrées. La relation en ligne continue (ligne marron) correspond à celle calculée avec le jeu de données complet (n=121 terriers). Les lignes en pointillés présentent les relations propres à chaque étude. **[B]** Données présentées en classes de surfaces (en m²). Les chiffres au-dessus des histogrammes sont les moyennes. **[C]** Données présentées en classes de surfaces et classes du nombre d'entrées.



Ce qu'il faut retenir pour la dimension des terriers

Selon le type de terrier et l'importance des clans, la surface d'un terrier varie de quelques m² (10 à 20 m²) à plusieurs centaines (> 500 m²). Globalement le nombre d'entrées augmente linéairement avec la surface. Pour les petits terriers (< 150 m²) le nombre d'entrées est généralement inférieur à 10 (le plus souvent entre 4 et 6). Pour les grands terriers (entre 150 et 350 m²), les entrées sont plus nombreuses souvent autour de 10 à 15. Pour les terriers les plus grands, le nombre d'entrées peut dépasser largement les 30. Les terriers principaux sont généralement plus grands avec davantage d'entrées (souvent plus de 10) que les terriers secondaires (souvent entre 1 et 3 entrées).

Utilisation des différents types de terriers et changements de statuts

Depuis longtemps, on distingue différents types de terriers variant selon leur degré d'utilisation et leur interconnexion (Davison *et al.*, 2008 ; Do Linh San, 2003 ; Thornton, 1988). C'est Thornton (1988) qui à partir de l'étude sur la densité et la distribution des blaireaux dans le sud-ouest de l'Angleterre (Devon) a précisé la typologie des terriers utilisée encore actuellement. Ainsi, 4 grands types ont été déterminés (Figure 9) :

1. **Terriers principaux** (« *Main setts* ») : ce sont des grands terriers avec un nombre important d'entrées (actives ou non) avec des monticules de terres importants. Ils apparaissent très utilisés et les passages entre les différentes entrées sont nets et nombreux. Il y a généralement un seul terrier principal par groupe social ;
2. **Terriers annexes** (« *Annexe setts* ») : ce sont aussi des grands terriers avec un nombre important d'entrées et de sentes entre les TA. Ils sont généralement éloignés de 50 à 150 m des TP et ne sont pas forcément utilisés ;
3. **Terriers subsidiaires** (« *Subsidiary setts* ») : ce sont des terriers de taille plus petite avec un nombre d'entrée moins important. Ils ne sont pas connectés aux autres par des sentes bien visibles et ne montrent pas de signe d'utilisation importante ou actuelle ;
4. **Terriers secondaires** (« *Outliers* ») : ce sont des terriers avec un faible nombre d'entrées (1 à 3) sans connexion avec les autres terriers. Ils sont utilisés très sporadiquement.

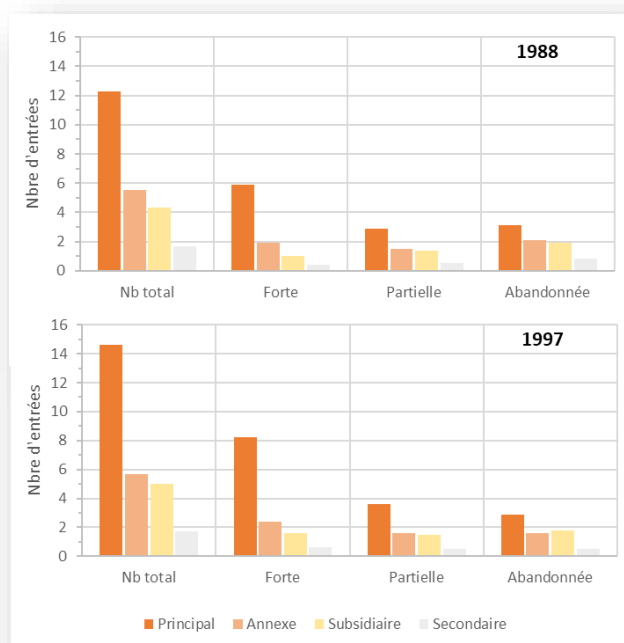


Figure 9 Nombre d'entrées selon le type de terrier et l'utilisation des gueules. Terriers recensés à deux périodes différentes (1988 et 1997) en Angleterre, Pays de Galles et Ecosse (d'après les données de Wilson *et al.* 1997). Par exemple, en 1997, les terriers principaux avaient en moyenne 14,6 entrées avec 8,2 entrées très utilisées ("Forte"), 3,6 partiellement utilisées et 2,9 abandonnées.



L'utilisation des terriers varie dans temps mais le déterminisme de ce phénomène n'est pas toujours bien compris (Bock, 1988a ; Bodin, 2005 ; Loureiro *et al.*, 2007b ; Ostler et Roper, 1998 ; Roper *et al.*, 2003 ; Roper *et al.*, 2001 ; Skinner *et al.*, 1991a ; Weber et Ferrari, 2005 ; Wilson *et al.*, 1997). La présence de nombreux terriers secondaires peut-être reliée avec l'augmentation de la fécondité des jeunes femelles qui trouvent dans ces derniers des endroits favorables pour se reproduire et élever leurs jeunes en évitant les agressions des femelles dominantes plus âgées (Cresswell *et al.*, 1992). L'étude menée en Angleterre sur près de 400 terriers en zones rural et urbaine a montré que l'utilisation des terriers secondaires était d'autant plus rare que les terriers principaux étaient importants c'est-à-dire possédaient un grand nombre d'entrées (supérieur à 10 dans cette étude) (étude menée sur 18 blaireaux par télémétrie entre mai et juillet) (Davison *et al.*, 2008). Les auteurs ont également montré que 1) plus le domaine vital d'un blaireau est important et plus l'utilisation des terriers secondaires est forte et que 2) quand les blaireaux utilisent un terrier secondaire, ils y restent en moyenne 3 jours (1,4 à 8 jours). Par le suivi télémétrique printanier (mai à juillet) de 18 individus, ces auteurs ont montré que 60 % des blaireaux n'utilisaient qu'un terrier et 40 % de 2 à 5. D'autres auteurs ont évoqué le rôle de « refuge d'urgence » des terriers secondaires en cas de dérangement important ou de forte frayeur mais cela n'a pas été démontré clairement (Butler et Roper, 1995). En France, dans l'Argonne ardennaise (Est de la France), l'étude menée sur 14 blaireaux sur deux ans a montré que les blaireaux utilisaient 7 terriers principaux (correspondant à 6 groupes sociaux) et neuf terriers secondaires avec 9 animaux jamais localisés hors du terrier principal et 5 utilisant aussi les terriers secondaires (Bodin, 2005). L'auteur de cette étude a montré que les terriers secondaires étaient utilisés uniquement en été (juillet et août) essentiellement par les mâles (4 des 9 mâles suivis et 1 des 5 femelles).

Dans la forêt naturelle de Bialowieza des suivis de 19 terriers sur la période 1979–1999 (2 à 15 ans de suivi par terrier, moyenne de $8,9 \pm 4,0$ ans) ont montré que dans 71 % des cas, les terriers étaient occupés d'une façon continue (Figure 10) (Kowalczyk *et al.*, 2000).

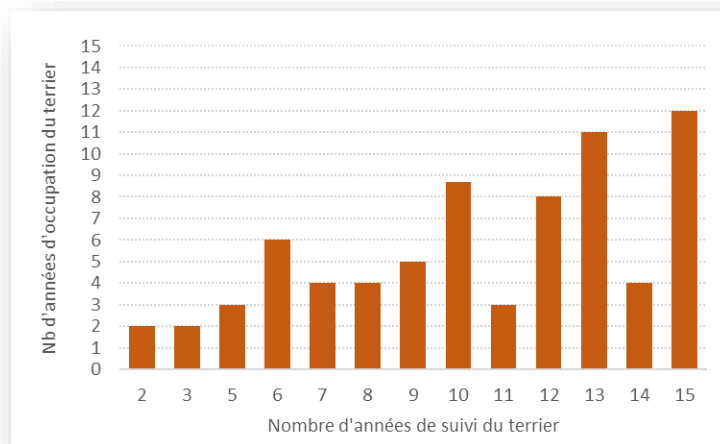


Figure 10 Fréquence d'occupation continue de 19 terriers principaux dans la partie Biélorusse de la réserve de Bialowieza entre 1979 et 1999 (forêts mixtes résineuses et feuillues de plaine). Les terriers ont été suivis entre 2 et 15 ans. La moyenne d'occupation continue est de 71 ± 24 % (de 27 à 100 %) (modifié d'après Kowalczyk *et al.*, 2000).

En Suisse, un suivi télémétrique réalisé entre l'été 1993 et le printemps 1996 sur 11 blaireaux a montré que les blaireaux utilisent $6 \pm 1,7$ (4 à 7) terriers en montagne (955–1288 m) contre $4,1 \pm 2,4$ (1 à 8) en plaine (430–630 m) avec une utilisation préférentielle des terriers principaux (TP). L'utilisation des TP est maximale en automne, hiver et printemps et plus faible en été. Cependant, il apparaît que les blaireaux changent souvent de terriers (plusieurs dizaines de fois pendant l'année) avec des durées de résidence dans les terriers faibles souvent comprises entre 2 et 3 jours sauf en hiver (Figure 11) (Weber et Ferrari, 2005). Ces changements de terriers ont également été dans la région de « Coto del Rey » (42 km²) au Nord du parc national de Donana, présentant une densité de



2,84 terriers par km². Dans ces contextes, les blaireaux utilisent en moyenne $27 \pm 6,3$ (9 à 41) terriers dans leur territoire avec une relation positive entre ce nombre et la taille du territoire (Revilla *et al.*, 2001).

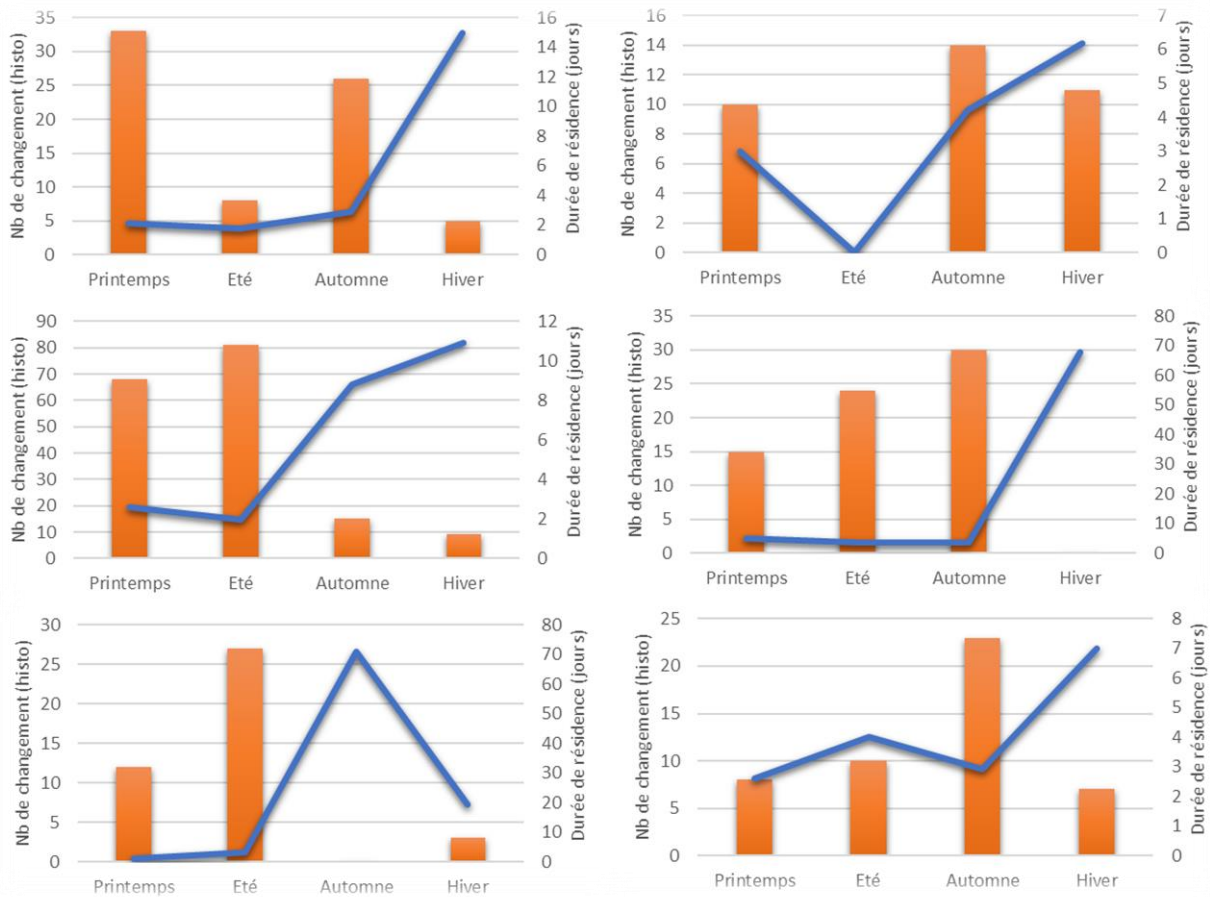


Figure 11 Relation entre le nombre de changement de terriers (histogramme orange) et la durée de résidence dans un terrier (courbe bleue en jours) par saison pour 6 mâles adultes suivis entre l'été 1993 et le printemps 1996 en Suisse (modifié d'après Weber et Ferrari 2005).

Si l'utilisation des terriers varie dans le temps, la typologie peut également changer. Une étude menée dans le Sud de l'Angleterre dans une zone de 22 km² a comparé l'évolution de la typologie des terriers entre les années 1970 et les années 1990. Entre les 2 périodes, 24 terriers principaux et 11 terriers secondaires ont conservé leur statut. 1 TP est devenu 1 TS et 14 TS sont devenus des TP. 5 TP et 10 TS ont disparu mais 163 terriers ont été créés dont 32 TP (Ostler et Roper, 1998). Pour les TP qui ont persisté, leur taille a augmenté avec en moyenne 1 entrée nouvelle tous les 2 ans. Les auteurs ont montré que le changement de statut d'un terrier n'était pas lié à sa taille initiale ou aux caractéristiques de l'habitat. En revanche, la disparition d'un terrier principal a toujours été liée à un changement d'habitat ou à un effet anthropique. Finalement, le nombre de TP et TS a augmenté respectivement de 30 à 70 et 1,2 à 2 tandis que la taille du domaine vital a diminué de 0,7 à 0,3 km². Les auteurs suggèrent que quand une population augmente, des nouveaux TP sont creusés et quelques TS se transforment en TP. Certains territoires sont également subdivisés ce qui correspond à l'apparition de plusieurs TP au lieu d'un seul. La synthèse publiée par Wilson *et al.* (1997) a également mis en évidence une variation des terriers principaux entre 1988 et 1997 en Angleterre, Écosse et

Pays de Galles. Si la densité a globalement augmenté de 0,23 à 0,27 TP par km² entre les deux périodes (2271 km², 471 dans les années 1980 et 576 dans les années 1990), les auteurs ont montré que sur les 471 TP recensés initialement 136 avaient disparu (29 %). C'est donc la création de 241 nouveaux TP qui a été responsable de la plus forte densité des terriers (Wilson *et al.*, 1997). Les auteurs ont également mis en évidence une forte augmentation des terriers secondaires (220 contre 400). Au Nord de l'Irlande, des changements importants ont également été observés quant aux statuts des terriers entre le début et la fin des années 1990. Ainsi, 28 terriers ont disparu, 28 ont maintenu leur statut, 13 ont changé de statut et 26 terriers sont apparus (Sadlier et Montgomery, 2004). Les auteurs ont montré que sur les 20 TP, 10 sont restés des TP, 5 ont disparu et 5 autres sont devenus des terriers secondaires, annexes ou subsidiaires. Pour les 26 nouveaux terriers, 2 sont des TP et 14 sont des terriers secondaires.

Dans l'Est du Sussex (zone de 2 km² ; 16,5 individus au km²), une étude menée sur 19 blaireaux appartenant à 6 groupes sociaux comprenant entre 2 et 7 individus adultes (moyenne : 5 ± 2) a montré que 8 des 19 individus restaient toujours dans le terrier principal et 4 passaient plus de 50 % dans les terriers secondaires (Roper *et al.*, 1986 ; Roper *et al.*, 2001). Les auteurs ont également montré que, pour les blaireaux « voyageurs », les terriers secondaires étaient surtout utilisés en été et que les blaireaux restaient dans les terriers principaux en hiver. Pour tous les blaireaux les mouvements se font en grande majorité des terriers principaux vers les terriers secondaires et pas entre terriers secondaires sans différence de comportement entre les sexes. Les blaireaux utilisant les terriers secondaires sont cependant plus jeunes et davantage porteurs de puces que les autres. Dans les terriers, les blaireaux partagent les mêmes chambres (surtout en hiver). L'étude complémentaire menée entre 1993 et 1997 a comparé les conditions microclimatiques entre 12 terriers (principaux et secondaires) dans 5 territoires différents (Moore et Roper, 2003 ; Roper et Moore, 2003). Alors que l'humidité de l'air extérieur a varié de 24 à 100 % pendant la période étudiée, celle des terriers a été constante et de 100 %. Les terriers sont toujours plus frais que l'extérieur avec des variations beaucoup plus faibles (milieu tamponné). Par exemple, au niveau journalier la variation moyenne de température dans le terrier est de moins de 0,5 °C (environ 9 °C pour l'air ambiant). Au niveau annuel, la variation est de l'ordre de 10 °C pour une variation de plus de 24 °C pour l'air ambiant. Ainsi, la température du terrier est de l'ordre de 6-7 °C en hiver et d'environ 15 °C en été ; les températures maximales de l'air étant pour les périodes correspondantes entre 8-10 °C et 20-25 °C. Les auteurs ont mis en évidence une différence d'environ 2,5 °C entre les chambres occupées (plus chaudes) et non occupées mais aucune différence thermique entre les terriers principaux et secondaires. En revanche, les terriers principaux sont mieux ventilés que les terriers secondaires. Une étude récente menée à Wytham Woods sur 11 terriers entre septembre et décembre 2016 a montré que les températures moyennes hebdomadaires dans le terrier étaient plus faibles en septembre et octobre et plus élevées en novembre et décembre : 12,9 ± 1,4 °C dans le terrier contre 14,8 ± 2,7 °C en début d'automne et 9,3 ± 2,0 °C contre 8,7 ± 2,4 en fin d'automne (Tsunoda *et al.*, 2018). Les auteurs de cette étude confirment les résultats précédents c'est-à-dire que chaque terrier constitue un milieu tamponné à humidité constante et forte (100 %). Les auteurs ont également montré que le poids des jeunes de l'année (à l'âge de 3,5 mois) était positivement corrélé avec la température intérieure du terrier : entre 2 et 2,5 kg entre 8,5 et 9 °C et entre 3 et 3,5 kg entre 9,5 et 10,5 °C (Tsunoda *et al.*, 2018). Une étude récente suggère que les conditions extérieures pourraient influencer l'usage des différents terriers. Ainsi, un suivi par caméra entre octobre 2010 et mars 2013 dans 11 régions au nord de l'Écosse a montré que les blaireaux occupaient préférentiellement les terriers dans les zones agricoles quand la température minimale journalière en hiver était faible (< 0,3 °C) et l'altitude élevée (> 246 m ; max 521). Dans les zones de plus faibles altitudes (< 133 m) sous conditions hivernales



plus clémentes ($> 1,2^{\circ}\text{C}$), les blaireaux occupent les terriers dans les zones éloignées des infrastructures humaines (habitations, routes...) (Silva *et al.*, 2017).

Répartition spatiale des terriers

La répartition spatiale des terriers dépend fortement de la qualité de l'habitat et de la densité des populations. Il est couramment admis qu'un clan possède un terrier principal et plusieurs terriers annexes ou secondaires. Au Luxembourg, dans une zone de 13 km² constituée d'une mosaïque de biotopes (près, forêts, champs), la distance moyenne entre les terriers (n=11) a été estimée à 748 m (389 à 1154 m) (Scheppers *et al.*, 2007). En Zone de moyenne montagne dans le Massif Central, la distance entre les terriers principaux (n=26 sur 262 sur 58 km²) est d'en moyenne 900 ± 250 m (600 à 1400 m) (Rigaux et Chanu, 2011, 2012). En Pologne, dans la région des Sudètes, la distance moyenne entre les terriers principaux en zones ouvertes est de 260 m (entre 0 et 2,25 km) (Bartmanska et Nadolska, 2003). Dans la partie Biélorusse (870 km²) dans la réserve de Bialowieza caractérisée par une très faible densité de terriers (0,033 TP par km²), la distance moyenne est de $4,9 \pm 1,7$ km avec des extrêmes en 2,8 et 9,3 km (Kowalczyk *et al.*, 2000). L'analyse menée sur l'ensemble de la réserve (Parties polonaise et russe, 1450 km²) aboutit à des valeurs comparables avec des terriers qui apparaissent espacés régulièrement avec une distance moyenne entre eux de $5,3 \pm 2,1$ km [2,2 à 13,3 km]. Dans les Asturies au nord de l'Espagne, les auteurs ont observé une distance moyenne de l'ordre de 1000 m (de 550 à 1300 m environ) entre les terriers principaux (n=57 terriers principaux et 31 terriers annexes pour une densité de 3,8 blaireaux par km²) (Acevedo *et al.*, 2014). Aux Pays-Bas, une étude menée sur environ 100 km² dans des zones boisées a montré que la distance entre les terriers principaux était en moyenne de 3304 mètres mais avec un écartype très important de 2348 m (van Apeldoorn *et al.*, 2006). En Allemagne, sur l'île de Rügen (zone ouverte agricole urbanisée de 926 km² avec une densité faible de terriers principaux de 0,1 au km²), la distance entre les terriers principaux a été estimée à $1,8 \pm 1,2$ km avec une distance pour les terriers avec de la reproduction de $2,5 \pm 1,9$ km (Walliser, 2003). Dans la zone forestière feuillue plus favorable, la densité des terriers est plus forte (0,5 par km²) avec des distances plus faibles (1,4 km). En France, dans une zone forestière de 13,4 km² (Chênaie-Hêtraie de plaine du Nord-Est), la distance entre les terriers principaux a été estimée à 480 m (10 clans, 1 à 3 TP par clan) (Rietsch, 2019). Une étude plus ancienne dans des contextes similaires en Lorraine estimait une distance moyenne de l'ordre de 1415 m (250 à 5000 m) (Schweyer, 1988) (Tableau 3).

Pays	Distance (m)				Référence
	Tout type		Terriers Principaux		
	Moy (std)	Min-Max	Moy (std)	Min-Max	
Allemagne (île de Rügen) (zone urbanisée)			1800 (1200)		Walliser, 2003
Allemagne (île de Rügen) (zone forestière)			1400		Walliser, 2003
Espagne (Asturies)			1000	500-1300	Acevedo <i>et al.</i> , 2014
France (Massif Central)			900 (250)	600-1400	Rigaux et Chanu, 2011
France (Lorraine, zone forestière)			480		Rietsch, 2019
France (Lorraine, zone forestière)			1415	250 à 5000	Schweyer, 1988
Luxembourg	748	389-1154			Scheppers <i>et al.</i> , 2007
Pays-Bas (zone boisée)			3304 (2348)		van Apeldoorn <i>et al.</i> , 2006
Pologne (zones ouvertes)			260	0-2250	Bartmanska et Nadolska, 2003
Pologne (Bialowieza, partie Biélorusse)	4900 (1700)	2800-9300			Kowalczyk <i>et al.</i> , 2000
Pologne (Bialowieza, zone entière)	5300 (2100)	2200-13300			Kowalczyk <i>et al.</i> , 2000

Tableau 3 Distances entre les terriers observées dans différentes études européennes.



Structure des terriers

La structure interne des terriers, l'utilisation des chambres et l'organisation du clan dans le terrier sont particulièrement difficilement à étudier (Roper, 1992a, b ; Roper *et al.*, 1991a ; Roper *et al.*, 1991b ; Roper *et al.*, 1992). Les études sont rares mais il a été montré que des mesures de résistométrie des sols pouvaient préciser la localisation des chambres et des tunnels (Butler *et al.*, 1994 ; Markham *et al.*, 2012). Après la première synthèse sur le blaireau publiée à la fin des années 1940 (Neal, 1948), et les travaux non publiés de Lesson et Mills en 1977 (Lesson et Mills, 1977), les premiers travaux concernant la structure interne de plusieurs terriers ont été publiés en 1991 (Roper *et al.*, 1991a ; Roper *et al.*, 1991b). Les auteurs ont excavé 3 terriers principaux (TP) de tailles différentes. Ils ont montré que plus le terrier était important et plus la longueur des tunnels augmentait. Les tunnels sont courbes et généralement de 30 cm de large et 20 cm de haut. Les chambres font en moyenne 60 cm de diamètre (53 à 62 cm) et 50 cm de haut (36 à 55 cm). Sur les 30 chambres, 21 contiennent de la litière pour un poids sec variant de moins de 1 kg (pour 12 cas) à plus de 1 kg (pour 9 cas) : 4 chambres ont entre 1,1 et 1,8 kg (~1,5 kg), 3 chambres entre 3,7 et 4,6 kg (~4,1 kg) et 2 plus de 10 kg (10,5 et 11,1 kg). En 1992, les auteurs ont excavé 4 autres terriers : 1 terrier secondaire (TS) et trois terriers subsidiaires (TSub) (Roper *et al.*, 1992). Comme pour l'étude précédente, les auteurs ont caractérisé les dimensions des tunnels, des chambres et la présence de litière (Tableau 4).

Long. x Larg. (m)	Surface (m ²)	Nb entrées act. / non act.	Long. Tunnel (m)	Prof. des tunnels (cm)	Nb. de chambres	Volume (m ³)	Type terrier
4,8 x 4	20	3 / 2	16	100-110	1	0,7	TP
22,5 x 10,8	240	16 / 10	140	100-110	9	6	TP
109 x 6	650	50 / 30 *	354 *	50 et 100-110	20 *	14,7 *	TP
1,8 x 1	2	1 / 0	2,1	47	0	0,1	TSub
3,8 x 1,7	7	1 / 0	6,1	68	1	0,3	TSub
6,9 x 1,1	8	2 / 0	7,5	60	1	0,4	TSub
29,8 x 20,5	610	25 / 6	215	100-150	12	9,1	TS

(* : estimation sur seulement 44 m de long excavé sur les 109 m)

Tableau 4 Caractéristiques de 7 terriers excavés par Roper et al. (1991a, b, 1992). TP, Tsub et TS = Terriers principal, subsidiaire et secondaire (définition selon Thornton, 1988).

La méta-analyse de Roper (1992a, b) a montré qu'il y avait une relation linéaire très étroite entre la dimension externe des terriers (surface) et la structure interne (linéaire de tunnels) (Figure 12). Globalement, la longueur des tunnels (en m) correspond à la moitié de la surface observée. La profondeur des tunnels varie de 45 à 140 cm pour une moyenne de 85 ± 33 cm sans relation avec la taille du terrier et la longueur cumulée des tunnels. Le nombre de chambres varie de 0 à 78 (moyenne : 10 ± 19) et augmente avec la surface du terrier. Le nombre de chambres varie de 0 à 3 pour des « petits » terriers de moins de 150 m² et augmente par la suite pour atteindre des valeurs comprises généralement entre 10 et 20 (Roper, 1992a, b).



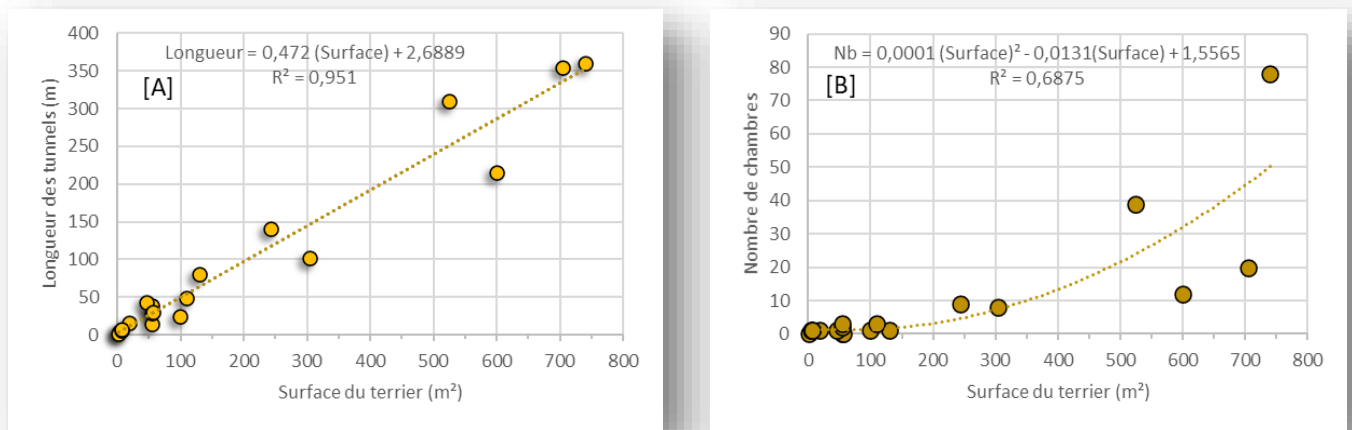


Figure 12 Relation observée entre la longueur des tunnels (en m) [A], le nombre de chambres [B] et la surface des terriers à partir de 19 terriers (dont 7 principaux) excavés pour étudier l'architecture interne (d'après Roper 1992a, b, Roper et al. 1992).

Ce qu'il faut retenir pour la typologie, la structure interne et l'utilisation des terriers

La typologie des terriers généralement admise sépare les terriers principaux, annexes, subsidiaires et secondaires. Les blaireaux utilisent en priorité les grands terriers principaux mais ils utilisent aussi les autres terriers au cours de la saison selon les conditions climatiques extérieures, en cas de domaine vital important ou de fortes densités d'animaux. Certains blaireaux sont « fidèles » à un terrier mais d'autres peuvent changer de terriers plusieurs dizaines de fois dans l'année (souvent au printemps et en été) entraînant alors un temps de résidence très court (quelques jours) dans chacun d'eux. Par rapport à l'extérieur, tous les terriers sont des milieux tamponnés thermiquement (plus frais et températures plus constantes) à humidité maximale et constante (100 %). Concernant la structure interne, la longueur des tunnels correspond globalement à la moitié de la surface observée : de quelques dizaines de mètres pour les petits terriers à plusieurs centaines pour les plus grands. Les tunnels sont généralement creusés entre 80 et 1 m de profondeur et font 30 cm de large et 20 cm de haut. De la même façon, pour les chambres, le nombre varie de 0 à 3 pour des petits terriers de moins de 150 m² et augmente par la suite pour atteindre des valeurs comprises généralement entre 10 et 20 pour les plus grands. Dans les chambres (dont la surface est d'environ 0,3 m²), la biomasse de litière peut varier de moins de 1 à 2 kg (cas le plus fréquent) à plus de 10 kg. Enfin, au cours du temps, le statut des terriers peut varier notamment avec la création de nouveaux terriers principaux ou le passage de terriers secondaires en terriers principaux. Les terriers principaux disparaissent rarement sauf en cas d'actions anthropiques ou de modifications de l'habitat.



Partage des terriers et interactions entre espèces

Les interactions entre les carnivores peuvent être importantes (Salek *et al.*, 2014 ; Thornton *et al.*, 2018) et les terriers des blaireaux sont souvent occupés par d'autres mammifères. L'étude menée dans différents territoires au sud de la Toscane a montré que les blaireaux partageaient leurs terriers avec 6 autres espèces : le porc-épic (*Hystrix cristata*), le lapin à queue blanche (*Sylvilagus floridanus*), le renard roux (*Vulpes vulpes*), la martre des pins (*Martes martes*), la fouine (*Martes foina*), le mulot (*Apodemus sp.*), le surmulot (*Rattus norvegicus*) et le ragondin (*Myocastor coypus*) (Mori *et al.*, 2015). La présence de lapin, de renard ou encore de chat forestier est aussi observée en Espagne (Revilla *et al.*, 2001) en Angleterre (Roper *et al.*, 1991a ; Roper *et al.*, 1991b ; Roper *et al.*, 1992) ou en France (Rietsch, 2019 ; Schweyer, 1988). Des travaux récents menés en Amérique ont également montré des associations entre le blaireau américain (*Taxidea taxus*) et le coyote (*Canis latrans*) lors de la chasse aux écureuils (*Spermophilus armatus*) (Thornton *et al.*, 2018). Il a aussi été montré que la forte présence de blaireaux diminuait l'abondance des hérissons (Young *et al.*, 2006).



3. Fécondité des femelles, sexe-ratio et mortalité juvénile

La densité des blaireaux et les dynamiques des populations dépendent d'un nombre important de facteurs parmi lesquels la maturité sexuelle et l'âge des femelles, la fécondité de celles-ci et la mortalité juvénile jouent un rôle central (Ahnlund, 1980 ; Anderson et Trehwella, 1985 ; Macdonald *et al.*, 2009 ; Macdonald *et al.*, 2002 ; Page *et al.*, 1994 ; Paget et Middleton, 1974 ; Revilla *et al.*, 1999 ; Wandeler et Graf, 1982). Une étude menée au Sud-Ouest de l'Angleterre à partir de 1875 blaireaux collectés entre 1973 et 1980 a permis de préciser le cycle de reproduction des blaireaux (Page *et al.*, 1994). Les auteurs ont montré que la spermatogénèse avait lieu tout au long de l'année parfois même sur des jeunes mâles de 8 à 9 mois. Des travaux récents ont montré néanmoins des variations saisonnières importantes avec des pics en hiver (janvier à mars) associés à des taux de testostérone élevés (Ahnlund, 1980 ; Buesching *et al.*, 2009). Concernant les femelles, l'ovulation était possible avant un an mais concernait essentiellement les femelles adultes. Les naissances ont lieu en début d'année (fin d'hiver) mais l'ovulation et les accouplements peuvent avoir lieu à d'autres périodes. Des blastocystes non implantés sont présents chez les femelles 11 mois de l'année (entre juillet et novembre pour 80 % des femelles). Des embryons implantés sont présents dans seulement 32 % des cas en janvier et février. La mortalité fœtale est de 36 % et la mortalité post-natale a été estimée à 42 % selon la proportion de femelles allaitantes. Une étude plus récente menée en Irlande sur 264 femelles a confirmé une production régulière de follicules et donc une possibilité de fécondation tout au long de l'année (forte réceptivité physiologique à la fécondation) (Corner *et al.*, 2015). Cependant, les blaireaux présentent deux pics d'activité de reproduction principaux qui coïncident avec deux pics d'ovulation : un pic immédiatement après la mise bas (fin d'hiver et début du printemps) et un pic en été et automne (Cresswell *et al.*, 1992 ; Yamaguchi *et al.*, 2006). Les accouplements de fin d'hiver sont les plus importants pour la reproduction à en juger par l'augmentation des graves morsures observées entre les mâles entre janvier et mars (3 fois plus fréquentes qu'en fin d'été ou en automne) mais également par les modifications de l'appareil génital du mâle (poids des testicules...) (Relexans, 1972 ; Woodroffe et Macdonald, 1995b).

Des études récentes suggèrent que cette cyclicité est dépendante des cycles lunaires (Dixon *et al.*, 2006) et que la fécondité des femelles dépend également fortement des conditions climatiques (Canivenc et Bonnin, 1979 ; Macdonald *et al.*, 2010). À Wytham Woods en Angleterre dans un contexte de forte densité ($36,4 \pm 2,6$ individus au km²), le suivi des populations sur la période 1987 à 2008 a permis de montrer que la naissance et la survie des jeunes et la survie des adultes étaient liées aux variations des conditions de précipitations. La naissance et la survie des jeunes sont maximales dans les bonnes conditions (été pluvieux notamment le mois d'août) et la survie des adultes est la plus faible pour les années sèches (Nouvellet *et al.*, 2013 ; Woodroffe et Macdonald, 2000). Il a été également montré qu'en général seule la femelle dominante se reproduit dans le groupe et que le nombre de femelles pouvant se reproduire dans celui-ci diminue quand les ressources alimentaires et les densités de population sont faibles (Woodroffe et Macdonald, 1995a). Dans la population étudiée, les auteurs ont montré que toutes les femelles âgées de plus de trois ans se reproduisent mais que beaucoup perdent les jeunes pendant la gestation ou juste après la naissance et ceci d'autant plus que le groupe est important. Les conditions climatiques sont également très importantes pour la reproduction. Ainsi, seules les femelles en bonnes conditions physiques se reproduisent après un été très sec caractérisé



par des ressources alimentaires faibles. En revanche, en cas de ressources non limitées après un été humide, toutes les femelles sont en meilleure santé et la reproduction ne concerne alors que les femelles dominantes. La reproduction des blaireaux a un coût énergétique élevé car la gestation et la mise bas ont lieu en hiver pendant les périodes de faible activité des animaux et de ressources alimentaires limitées. Ainsi, à la fin de la lactation en mai, les femelles qui ont eu des jeunes ont beaucoup maigri ; perte de poids n'ayant pas été observé lors de la gestation (Woodroffe et Macdonald, 1995b). Cette perte de poids peut entraîner des surmortalités des femelles gestantes de 1 à 2 ans par rapport au non-gestantes. En revanche, pour les femelles plus âgées, aucune différence n'est observée. Normalement, les femelles retrouvent leur poids dès l'automne suivant. Pour les mâles qui se reproduisent, le coût énergétique est lié à l'activité testiculaire élevée jusqu'en fin d'été et aux nombreuses morsures liées à la reproduction.

Chez les blaireaux, une femelle peut être fécondée par différents mâles (processus d'implantation différée) permettant de limiter la compétition entre ces derniers et d'assurer le brassage génétique nécessaire au maintien d'une population en bonne santé (Annavi *et al.*, 2014 ; Canivenc, 1957 ; Canivenc et Bonnin, 1979 ; Carpenter *et al.*, 2005 ; Christian, 1995 ; Dugdale *et al.*, 2010 ; Evans *et al.*, 1989). En Angleterre, dans un contexte de très forte densité (« Woodchester Park », 25 adultes au km²), il a été montré que la moitié de la paternité dans un groupe était le résultat de la fécondation des femelles par un mâle d'un autre groupe situé à proximité (Carpenter *et al.*, 2005). Cette étude a donc confirmé que la paternité entre les groupes familiaux (i.e. « *extra-group paternity* », EGP) est fréquente chez le blaireau et joue un rôle central dans le maintien des populations.

Concernant la mortalité juvénile, elle varie de 50 à 70 % la première année avec plus de 25 % de cette mortalité qui a lieu avant la naissance (Anderson et Trehwella, 1985 ; Page *et al.*, 1994 ; Schweyer, 1988). Pour les blaireaux adultes, la mortalité est plus faible avec un taux moyen de 25 % par an (Anderson et Trehwella, 1985). En Pologne, en forêt de Bialowieza, le taux de mortalité des blaireaux âgé de plus de 1 an varie de 22 à 38 % (Kowalczyk *et al.*, 2003b). Dans des études plus récentes menées en Angleterre, la mortalité pré-émergence a été estimée $36,4 \pm 10,2$ % (Macdonald et Newman, 2002) et à 50 % avec seulement 10 à 40 % des femelles qui se reproduisent tous les ans (Rogers *et al.*, 1997b) ; fréquence de reproduction estimée à 30 % par (Carpenter *et al.*, 2005) et (Cresswell *et al.*, 1992) à partir des études sur les blastocytes et 29 % par (Macdonald et Newman, 2002) à partir des suivis de populations entre 1987 et 1996. Aux Pays-Bas, un suivi sur 19 ans de plusieurs dizaines de terriers principaux a montré que la présence de jeunes n'était observée en moyenne que dans 34 % des terriers (0 à 60 % maximum) suggérant ainsi une fréquence de reproduction des femelles autour de 30 % (van Apeldoorn *et al.*, 2006). En Suisse, des jeunes ont été observés dans seulement 36 % des terriers avec environ 1,6 jeunes par portée (1 à 3) (Do Linh San, 2002a). Des observations réalisées entre 2004 et 2009 au sud de la Pologne à l'ouest des Carpathes (contexte montagnard) ont mis en évidence des jeunes dans seulement 25 % des cas ($2,3 \pm 0,3$ individus par clan) (Myslajek *et al.*, 2012). En revanche, en Espagne, un suivi sur 3 ans a montré que 65 % des femelles de plus de deux ans se reproduisaient chaque année (Revilla *et al.*, 1999).

La détermination de l'âge des blaireaux est toujours délicate (Harris *et al.*, 1992) ce qui rend difficile la connaissance exacte de la constitution des groupes familiaux (Harris *et al.*, 1992). Le sexe ratio apparaît équilibré chez les jeunes mais semble varier avec l'âge des individus avec une proportion croissante de femelle pour les individus âgés (environ 2/3 de femelles pour 1/3 de mâles) (Rogers *et al.*, 1997b). Un déséquilibre comparable a été observée en Suisse dans la région de Broye (Do Linh San, 2002). Une étude publiée récemment suggère que cette différence est liée à un vieillissement plus rapide des mâles se traduisant par une perte de poids plus importante avec l'âge (~-40 % entre 5 et



13 ans pour les mâles et ~ 10 % pour les femelles) et donc une mortalité plus précoce (Beirne *et al.*, 2015). Les conditions de santé de la femelle semblent moduler le sexe ratio des jeunes. Ainsi, il a été montré que des femelles en bonnes conditions physiques (poids élevé) présentent une implantation des ovocytes plus précoces (avant la fin janvier *versus* fin février). Dans ce cas, la proportion des mâles émergents augmente (60 % de mâles *versus* 40 % dans le cas d'une implantation tardive) ainsi que la taille des portées (Dugdale *et al.*, 2003). Les explications de ces différences de comportement sont encore inconnues mais les auteurs de cette étude suggèrent une stratégie adaptative, des infanticides liés à des autres membres du groupe ou encore des processus de mortalité fœtale différenciée entre les sexes.

Concernant la taille des portées en Europe, la synthèse publiée en 1985 donne une moyenne de 2,7 jeunes par femelle à partir des études sur fœtus ou sur cicatrices placentaires et 2,4 avec observations des jeunes à la sortie des terriers (Anderson et Trehwella, 1985). En Pologne, la taille des portées a été estimée à 3 ± 1 (Goszczyński et Skoczynska, 1996) et $2,3 \pm 0,5$ par femelle (Goszczyński, 1999). Aux Pays-Bas, le nombre de $0,9 \pm 0,6$ jeunes par groupe familial a également été estimé (van Apeldoorn *et al.*, 2006). Au Luxembourg, le nombre moyen de jeunes par groupe est de 1,9 (1,3 à 2,4) (Schley, 2000 ; Schley *et al.*, 2004). En Angleterre, le nombre de jeunes par femelle a été estimé entre 1 et 2,5 entre 1987 et 1996 pour une moyenne de $1,6 \pm 0,3$ jeunes par femelle (Macdonald et Newman, 2002). En France, en Lorraine (département Moselle) en zone essentiellement forestière, l'étude menée entre 1984 et 1987 a montré un nombre de jeunes par portée variant de 2,5 à 3,2 (99 à 125 adultes reproducteurs pour 10 à 23 portées) (Schweyer, 1988). Une étude plus récente menée sur 63 terriers différents entre 2006 et 2009 a montré une reproduction annuelle dans 52 % des clans avec en moyenne $2,4 \pm 1,1$ jeunes par portée (Lebecel et GEML., 2010). Enfin, sur une zone de 13,4 km² en zone forestière dans la Plaine Lorraine (76 terriers), le nombre de jeunes par portée a été de $2,7 \pm 1,5$ jeunes en 2018 et $2,4 \pm 1,3$ jeunes en 2019 (Lebourgeois, 2020a, c).

Concernant les dates d'émergence des jeunes, les observations faites en 1995 en Angleterre sur 2 groupes sociaux comprenant 9 familles ont montré des dates d'émergence sur 5 terriers suivantes : 13.04 (5), 11.04 (4), 14.04 (2), 07.04 (3) et 20.03 (4) (n=nombre de jeunes) (Fell *et al.*, 2006). Au début, les jeunes sortent très tardivement pendant la nuit puis, quand l'âge augmente, la sortie est de plus en plus précoce. Au début, ils interagissent très peu avec les autres membres du groupe mais les interactions augmentent avec le temps. Enfin, il a été également montré des comportements d'entraide entre femelles pour l'élevage des jeunes (« babysitting » par les femelles qui ne se sont pas reproduits) (Woodroffe, 1993). Les mêmes observations ont été faites en France avec une date d'émergence généralement vers la mi-avril (Lebourgeois, 2021).

Ce qu'il faut retenir sur la fécondité des femelles

Les femelles sont fécondables toute l'année mais on observe un pic de reproduction en hiver (janvier-février) après la mise bas. Les femelles sont généralement fécondées par plusieurs mâles. Les blaireautins d'une même portée n'ont donc pas toujours le même père. Les jeunes naissent en fin d'hiver et sortent généralement début avril. La mortalité avant un an est forte, souvent autour de 50 %. Seulement environ 30 % des femelles se reproduisent tous les ans et le nombre de blaireautins dans une portée est généralement compris entre 2 et 3.



© F. Lebourgeois 2019.



4. Densité des terriers, des clans familiaux et dynamique des populations

Dans différentes études, il a été montré que le nombre des terriers pouvait être utilisé comme un indicateur de la densité de blaireaux (Doncaster et Woodroffe, 1993 ; Lara-Romero *et al.*, 2012a ; Wilson *et al.*, 1997). Cependant étant donné les échanges possibles entre les terriers et les groupes (Bohm *et al.*, 2008 ; Stewart *et al.*, 1997a), les changements des paysages et l'urbanisation qui modifient les terriers (Wiertz, 1993), l'estimation est souvent délicate et nécessite un suivi pendant des longues périodes (Wilson *et al.*, 1997). La reconnaissance des individus dans les groupes sociaux fait appel à des marquages olfactifs (Davies *et al.*, 1988 ; Gorman *et al.*, 1984 ; Kruuk *et al.*, 1984 ; Roper *et al.*, 1986) mais le déterminisme de la formation de ceux-ci et de leur dissémination sont également mal connus (Da Silva *et al.*, 1994 ; Do Linh San, 2002b ; Stewart *et al.*, 1997a) et les avantages/désavantages de la vie en communauté sont encore discutés. Pour les blaireaux, les hypothèses émises concernant l'intérêt d'un grand groupe social sur l'efficacité de la chasse, la défense des proies capturées ou celle contre les prédateurs (Macdonald, 1983) ne semblent pas s'appliquer (Da Silva *et al.*, 1994 ; Do Linh San, 2002b ; Kruuk, 1978a). Au contraire, des auteurs ont montré que des groupes sociaux trop importants n'apportent aucun gain reproductif pour les adultes aussi bien mâles que femelles et que la productivité par adulte décroît avec l'augmentation du groupe (Cresswell *et al.*, 1992 ; Da Silva *et al.*, 1994). Les processus de dispersion sont complexes à analyser mais une étude génétique comparant des populations anglaises à forte densité (~ 25 individus par km^2) à des populations suisses à faible densité (~ 1 individus par km^2) a montré que les blaireaux se dispersent plus facilement dans le cas de densité faible et que la dispersion concerne davantage les femelles que les mâles (Frantz *et al.*, 2010a) confirmant ainsi les études plus anciennes fondées sur des suivis d'individus (Woodroffe et Macdonald, 1995a, b ; Woodroffe *et al.*, 1995). En migrant dans d'autres territoires, les jeunes femelles ou les femelles non dominantes augmentent leur chance de se reproduire en créant ainsi de nouveaux clans. Pour les mâles, il a été montré qu'ils bougent davantage entre les groupes que les femelles et que la dispersion se fait vers des groupes sociaux plus importants dans lesquelles les femelles sont plus nombreuses (Macdonald *et al.*, 2008). Différents travaux illustrent également l'importance des ressources alimentaires, notamment des vers de terre (Kruuk et Parish, 1982 ; Myslajek *et al.*, 2012), dans la densité des populations, la taille des clans et les domaines vitaux (Kowalczyk *et al.*, 2003b ; Kruuk et Parish, 1982 ; Kruuk et Parish, 1987). Par exemple, en Écosse, Kruuk et Parish (1982) ont mis en évidence une relation linéaire positive entre densité et biomasse de vers de terre : 1 à 3 individus au km^2 pour des biomasses inférieures à 100 kg / ha et plus de 5 individus quand les biomasses dépassent les 500 kg / ha. Ainsi l'hypothèse de la dispersion des ressources (« *resource dispersion hypothesis* », RDH) prédit que l'hétérogénéité de la disponibilité des ressources alimentaires est un mécanisme « passif » expliquant la vie en groupes des carnivores sociaux (Johnson *et al.*, 2001 ; Robertson *et al.*, 2015a).

Selon l'histoire des populations (chasse, lutte contre la tuberculose bovine, etc.), les contextes écologiques, l'urbanisation, etc., les densités des terriers et des populations peuvent être très variables. Selon les pays, le nombre d'études est également très différents. Ainsi, pour ce paragraphe, les résultats seront d'abord présentés par pays puis les données seront synthétisées dans une seconde partie.



A. Densité des terriers et des populations de blaireaux par pays

Allemagne

Dans la réserve de biosphère de Schorfheide-Chorin près de la frontière polonaise (1290 km²), la densité de terrier a été estimée à 0,22 par km² (Stiebling et Schneider, 1999) et à 0,24 terrier par km² dans la région de Lieberose (Priemer, 1999). Sur l'île de Rügen au Nord de l'Allemagne dans un territoire de 926 km², la densité des terriers principaux a été estimée à 0,10 par km² ; ce chiffre montant à 0,5 dans les zones forestières boisées à base de feuillus (Walliser, 2003). Le nombre moyen d'adultes par clan a été estimé à $2,1 \pm 0,5$ (pour les terriers avec reproduction) et $2 \pm 0,9$ (sans reproduction). Quand il y a des jeunes, le nombre moyen est de $2,3 \pm 0,8$ ce qui correspond à environ 4-5 individus par clan. La densité des adultes est de 0,2 par km² et 0,4 individu en incluant les jeunes. Dans la zone forestière, la densité est plus forte de 1 adulte par km².

Angleterre

Un travail sur la dynamique des blaireaux en lien avec la tuberculose bovine publié en 1985 montre que, en Angleterre, on trouve très fréquemment plus de 50 terriers pour 100 km² (Anderson et Trehwella, 1985). Au début des années 1990, des auteurs ont estimé entre 40 000 et 45 000 le nombre de groupes sociaux en Angleterre (Cresswell *et al.*, 1989 ; Reason *et al.*, 1993). Les populations apparaissent stables mais peuvent néanmoins varier en cas de maladies ou de fortes sécheresses (sans compter les éliminations par l'homme) qui réduisent fortement la disponibilité en ressources notamment en ver de terre. Après de tels événements, la population peut mettre plusieurs années pour retrouver un état d'équilibre initial. Anderson et Trehwella (1985) ont montré que le blaireau avait un taux intrinsèque de croissance de la population faible ($\sim 0,2$ par an), une taille relativement faible des portées (2 à 3 jeunes par femelle), un taux élevé de mortalité la première année ($\sim 50\%$) et un taux de dispersion/migration faible. Les auteurs ont montré que l'abondance des populations dans les zones étudiées était largement déterminée par le type d'habitat (capacité d'accueil du milieu) et que la stabilité de celles-ci suivait une loi densité-dépendance sur la fécondité. Dans cette étude, ils ont montré qu'une population était stable pour une densité d'environ 7 blaireaux par km² (Figure 13). Des changements de densité des populations (avec une périodicité de 6 à 8 ans) peuvent être observés dans les habitats présentant des ressources alimentaires modérées ou faibles ; ressources limitées qui modifient la fécondité des femelles et rallongent la maturité sexuelle.

Wytham Woods se situe à 5 km au nord-ouest de la ville d'Oxford (Oxfordshire) et présente une mosaïque d'habitats et une couverture forestière feuillus (chênes, hêtre...) d'environ 40 %. Les études publiées entre 1978 et 2015, sur des zones variant de 4,2 à 14 km², ont montré une dynamique très forte de la population de blaireaux passant d'une densité d'environ 4 individus au km² en 1974 pour 8 clans (environ 6 individus par clan) à plus de 50 individus au km² en 2004 pour 24 clans familiaux (environ 12 individus par clan) (Figure 14). La densité des terriers a également fortement augmenté passant de moins de 2 au km² à plus de 15 (Tableau 5) (Coombes et Viles, 2015 ; Da Silva *et al.*, 1993 ; Da Silva *et al.*, 1994 ; Hofer, 1988 ; Kruuk, 1978a ; Macdonald et Newman, 2002 ; Macdonald *et al.*, 2004 ; Tuytens *et al.*, 2000).



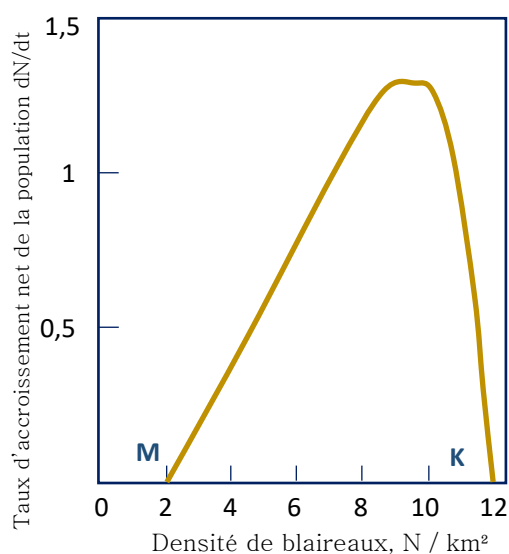


Figure 13 Relation entre le taux d'accroissement net de la population (dN/dt) et la densité de blaireaux au km^2 . La densité K reflète la capacité d'accueil du milieu et M la densité en dessous de laquelle les facteurs sociaux et comportementaux empêchent le succès de reproduction (modifié d'après Anderson et Trehwella, 1985).

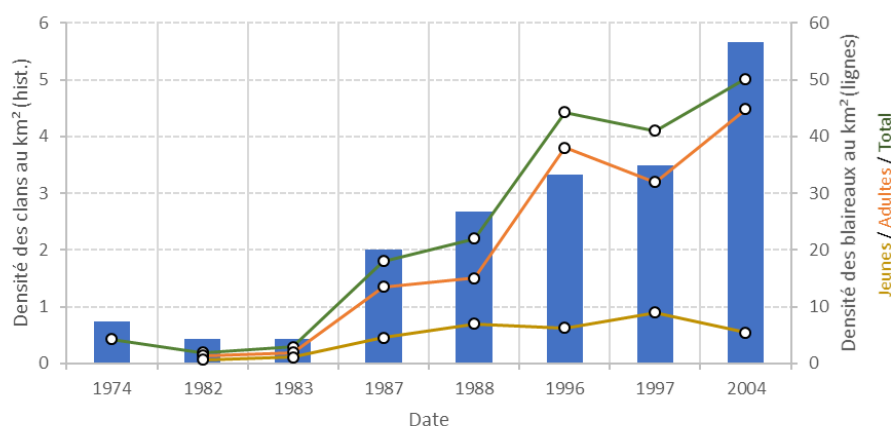


Figure 14 Dynamique de la population des blaireaux entre 1974 et 2004 à Wytham Woods (Angleterre) présentant une mosaïque d'habitats avec environ 40 % de forêts feuillues (chênes et hêtre). Selon les études la surface étudiée a varié de 4,2 à 14 km^2 (d'après Kruuk, 1978 ; Hofer, 1988 ; Da Silva et al., 1993, 1994 ; Tuytens et al., 2000 ; MacDonald et Newmann 2002 ; MacDonald et al., 2004 ; Coombes et Viles 2015).

Date	Densité (par km^2)				Nb. Total clans	Nb. Ind. par clan			Nb. total Ind.	Densité (par km^2)		Surface km^2	Référence
	Clan	Ind.	Adultes	Jeunes		Total	Adultes	Jeunes		TP	TS		
1974	0.74	4.3			8	5.8 (2.8)			46	1.3	5.2	10.8	Kruuk 1978
1982	0.43	1.9	1.4	0.6	6	4.5 (1.5)	3.2 (1.5)	1.3 (1.5)				14	Hofer 1988
1983	0.43	2.9	1.9	1.1	6	6.8 (2.2)	4.3 (2.2)	2.5 (2.2)				14	Hofer 1988
1987	2.00	18.0	13.5	4.5	12	9.1	6.8	2.3	< 100			6	Da Silva et al. 1993, 1994
1988	2.67	22.0	15.0	7.0	16	8.8	6.2	2.6		3.8		6	Da Silva et al. 1993, 1994
1996	3.33	44.3	38.0	6.3	20	6			270	5.8		6	Macdonald et Newman 2002
1997	3.50	41.0	32.0	9.0		12						6	Tuytens et al. 2000
2004	5.66	50.2	44.8	5.4	24	12			213	15.1	50.7	4.2	Coombes et Viles 2015

Tableau 5 Évolution des caractéristiques des clans des blaireaux entre 1974 et 2004 à Wytham Woods (Angleterre) présentant une mosaïque d'habitats avec environ 40 % de forêts feuillues (chênes et hêtre) TP et TS = terriers principaux et secondaires. Les valeurs () représentent les écart-types des moyennes (d'après Kruuk, 1978 ; Hofer, 1988 ; Da Silva et al., 1993, 1994 ; Tuytens et al., 2000 ; MacDonald et Newmann 2002 ; MacDonald et al., 2004 ; Coombes et Viles 2015).



Les mêmes observations ont été faites dans d'autres contextes notamment à Woodchester Park dans le Gloucestershire (Ouest de l'Angleterre). Sur 21 groupes sociaux répartis sur 7,3 km², la population est passée de 57 adultes en 1978 (~ 8 individus par km²) à 185 en 1993 (~ 25 individus par km²) ; forte augmentation liée essentiellement au nombre nettement plus important de femelles (x 3,5 entre 1978 et 1993) par rapport aux mâles (x 2,5 entre 1978 et 1993) (Rogers *et al.*, 1997b ; Tuytens *et al.*, 2000). Le nombre moyen d'adultes a varié de $2,7 \pm 0,5$ en 1978 à $8,8 \pm 0,85$ en 1993 avec un taux constant de 73 % d'adultes et 27 % de jeunes. Pour les jeunes, la tendance a été de $1,7 \pm 0,4$ en 1978 à $3,7 \pm 0,7$ en 1993. Les auteurs attribuent cette dynamique positive à l'amélioration de l'habitat notamment aux zones de pâtures et aux forêts beaucoup plus riches en ressources (biomasse de vers de terre supérieure).

Une autre étude publiée en 1996 a fait la synthèse de l'évolution des densités de terriers entre 1968-1978 et 1988 sur un territoire de 1835 km² dans l'Est du Sussex (Macdonald *et al.*, 1996). Les auteurs ont montré que la densité des terriers était passée de $0,98 \pm 0,21$ [$0,48 \pm 0,16$ TP et $0,50 \pm 0,14$ TS] à $1,25 \pm 0,16$ [$0,58 \pm 0,13$ TP et $0,68 \pm 0,13$ TS] terriers au km² entre 1968 et 1988. Les mêmes observations ont été faites dans une zone de 22 km² dans le massif montagneux de South Down avec 30 terriers principaux en 1970 ($1,36$ au km²) et 70 en 1990 ($3,18$ au km²) (Ostler et Roper, 1998). La synthèse publiée par Wilson *et al.* (1997) reprenant le premier travail de (Cresswell *et al.*, 1989) a également mis en évidence une augmentation du nombre de terriers principaux et secondaires entre 1988 et 1997 en Angleterre, Écosse et Pays de Galles (2271 km²). En 1988, $0,59 \pm 0,39$ terrier au km² (n=1240) dont $0,23 \pm 0,15$ TP (471) et $0,36 \pm 0,25$ TP (769). En 1997, $0,80 \pm 0,60$ terrier au km² (n=1739) dont $0,27 \pm 0,18$ TP (576) et $0,53 \pm 0,41$ TP (1163) (Wilson *et al.*, 1997). Les augmentations les plus fortes étant observées dans le Sud de l'Angleterre et en Pays de Galles. La nouvelle analyse menée par Judge *et al.* (2014) sur un territoire de 16141 km² en Angleterre et aux Pays de Galles a estimé une densité de terriers principaux entre $0,302 \pm 0,092$ et $0,865 \pm 0,136$ par km² pour une moyenne de $0,485 \pm 0,036$ par km² (Judge *et al.*, 2014). Le nombre de TP a été estimé à 71600 ± 5300 . Les auteurs ont également montré qu'en 25 ans (1985-1988 et 2011-2013), le nombre de groupes sociaux avait augmenté d'environ 90 %.

Si Wytham Woods et Woodchester Park sont des sites emblématiques pour les études des blaireaux en Angleterre, d'autres travaux ont apporté des données précieuses quant à la densité et à la dynamique des populations. Ainsi, dans la région de Stafford, sur un territoire de 5,2 km², la densité a été estimée à 8,7 individus au km² (6,2 adultes et 2,5 jeunes) ; la taille des groupes étant de 9 blaireaux (6,4 adultes et 2,6 jeunes) (Cheeseman *et al.*, 1985). Au début des années 1980, les densités des blaireaux ont été estimés dans 4 régions de l'Ouest de l'Angleterre (Cornwall, Avon, Gloucestershire 1 et 2) avec des valeurs variant de 5,8, 6,5, 22 et 30,7 individus au km² (4,9, 4,7, 19,7 et 19,4 adultes) ; la taille des clans variant de 4,8 à 7,6 individus (3,3 à 5,8 adultes) (Cheeseman *et al.*, 1981). Dans la ville de Bristol et sa banlieue (Kingswood, Filton, Avonmouth Docks), sur une zone de 129,4 km², 346 terriers ont été inventoriés entre 1981-1982 ; 308 terriers correspondant à 3 populations distinctes. Selon la région, 9 à 52 % des terriers étaient inoccupés (Harris, 1982, 1984). La densité était de 2,7 terriers par km² mais les 308 terriers étant confinés sur une surface de seulement 32,5 km², la densité réelle a été estimée à 9,5 terriers par km². Dans l'étude de 1988 menée seulement à Bristol sur une zone de 8 km², les auteurs ont estimé le nombre de groupes sociaux à 15 comprenant entre 35 et 60 adultes (7 à 27 jeunes par an) (4,4 à 7,5 individus par km²) (Cresswell et Harris, 1988b ; Harris et Cresswell, 1987). Dans la région de Bradford (West Yorkshire), dans une zone de 232 km², la densité de terriers principaux a été estimée à 0,11 par km² (0,06 pour les terriers secondaires) ; la densité étant plus forte en considérant seulement les 173 km² de la zone rurale (0,14 par km² pour les TP et



0,07 par km² pour les TS) (Jenkinson et Wheeler, 1998). Plus récemment, dans la forêt de Dalby située dans le North York Moors National Park au nord-est de l'Angleterre, dominée par des peuplements résineux (avec des zones de chênaies et hêtraies), 151 terriers (15 TP et 136 autres terriers dont 89 secondaires) ont été dénombrés dans une zone de 16,75 km² soit une densité de 9 terriers par km² (0,9 TP et 8,1 TS). La densité de blaireaux a été estimée à 4,9 adultes au km² avec en moyenne $5,5 \pm 0,8$ adultes par groupe social (Palphramand *et al.*, 2007). Enfin, plus récemment sur une zone de 1,96 km² comportant 1,37 km² de zone urbaine (Ville de Brighton), la population a été estimée entre 56 et 69 blaireaux soit entre 29 et 35 adultes par km² pour toute la zone (Huck *et al.*, 2008c).

Belgique

Une étude menée en région Wallonne dans la province du Luxembourg (~3435 km²) abouti à une estimation des terriers de 0,056 par km² (0,026 pour les terriers principaux). En prenant un chiffre de 3,5 individus par terrier, les auteurs estiment une densité de 0,091 individu par km² (Baudin *et al.*, 1989). Le travail plus récent mené en Wallonie dans une mosaïque d'habitats donne une estimation de 1,9 adultes par groupe et 3 en incluant les jeunes (Venderick, 2007).

Biélorussie

Dans le nord-est de la Biélorussie dans une zone forestière (zone de transition entre les feuillus tempérés – aulne, bouleau et peuplier – et la forêt boréale de conifères – épicéa et pin sylvestre) de 330 km² dans la région de Vitebsk (55°45'N, 30°20'E), le nombre de blaireaux a été établi à 30 en 1998 réparti sur 4 groupes sociaux et 2 individus isolés soit une densité très faible de 0,09 individu par km² (Sidorovich *et al.*, 2011). Les 4 groupes comportent 2, 5, 9 et 12 individus ($7 \pm 3,5$). Le nombre de terriers utilisés est de 3, 3, 7 et 7 soit un total de 20 terriers (densité = 0,06 par km²). Les domaines vitaux des groupes sont très importants et varient de 16 à 34 km² ($23,5 \pm 6,5$ km² soit environ 23,5 km²). En 2008 (après une année 2007 extrêmement chaude), les auteurs ont montré que seulement 9 blaireaux étaient présents sur la zone soit une densité de 0,03 individu par km² avec des domaines vitaux pour ces blaireaux nettement plus faibles qu'auparavant de 2,5 à 13,3 km².

Écosse

Dans trois régions, la densité des individus a été estimée entre 1,1 et 6,2 individus au km² pour une moyenne de 3,2 individus ; celle des terriers variant de 0,58 à 0,63 au km² (Kruuk et Parish, 1982).

Espagne

Dans le parc national de Donana sur la bordure ouest de la rivière Guadalquivir (zone étudiée de 25 km²), la proportion de blaireaux a été estimée à 0,36 individu par km² (9 blaireaux sur la période 1989–1991) (Rodriguez *et al.*, 1996). Au Coto del Rey (42 km²), la densité a été estimée à 0,67 individu adulte par km² (0,85 en considérant aussi les jeunes) et à 0,23 individu (0,28 avec les jeunes) dans la réserve biologique (Revilla *et al.*, 1999). Dans cette zone, 118 terriers ont été observés correspondant à une densité de 2,8 terriers par km² (Revilla *et al.*, 2001). Au Coto del Rey, 5 groupes



ont été déterminés avec un effectif moyen de $4,56 \pm 0,6$ (2 à 7) individus (jeunes et adultes). Sans les jeunes, l'effectif est de $3,22 \pm 0,32$ (2 à 4) adultes (Revilla et Palomares, 2002b). Dans les Asturies au Nord de l'Espagne, une densité de 3,8 blaireaux par km² a été trouvée correspondant à $3 \pm 1,3$ individus adultes par groupe (0,25 à 2,5 et moyenne = 1,27 groupe social par km²) (Acevedo *et al.*, 2014). Sur 36 forêts à base de chêne vert (64,6 km²), la densité des terriers a été estimée à $0,63 \pm 0,75$ terrier par km² (0 à 2,75 par km²) (Virgos, 2001 ; Virgos et Casanovas, 1999). Dans une zone de 650 km² dans le parc régional de Alto Manzanares (41°40'N, 4°10'E) au sud des montagnes de Guadarrama (gradient altitudinal de 600 à 1700 m), la densité de terrier est de 0,04 par km² (Virgos et Casanovas, 1999).

Finlande

Au sud-est de la Finlande dans la région de Virolahti (60°32'N, 27°41'E) dans une zone de 34 km² dominée par les peuplements résineux, la densité de blaireaux adultes a été estimée à 0,21 et 0,26 adulte au km² pour les deux années étudiées (2002 et 2003) (Kauhala *et al.*, 2006).

France

Dans la région naturelle de l'Argonne ardennaise, les travaux de Bodin (2005) ont estimé une densité de terriers (principaux) d'environ 0,5 par km² dans les zones forestières choisies préférentiellement par les clans (Bodin, 2005). Le clan familial varie de 1 à 3 individus adultes ($2,8 \pm 2,2$) et autour de 2 à 4 blaireaux en comptant également les jeunes ($3,5 \pm 2,8$). Globalement, la densité estimée est de 1 à 2 adultes par km². En Lorraine, une analyse menée sur 4 ans en Moselle de 1984 à 1987 dans une zone de 650 km² (partie Est du parc naturel régional de Lorraine, 30 % de forêts feuillues et 70 % de zones agricoles et ouvertes) a estimé une densité de terriers de 0,2 terrier par km² (Schweyer, 1988) pour des densités de blaireaux variant de 0,24 à 0,33 individu au km². Une analyse menée plus récemment en Lorraine entre 2006 et 2009 a recensé 1043 terriers dont 276 définis comme principaux (environ 26 %) (Lebecel et GEML., 2010). Les auteurs estiment une densité de TP d'environ 0,38 par km² en zone forestière et autour de 0,15 en considérant l'ensemble de la région (environ 24 000 km²). Un suivi par affût de 15 à 30 terriers par an (total de 63 terriers différents suivis pendant la période) a permis d'estimer à $5 \pm 2,2$ blaireaux (adultes et jeunes) par TP avec une amplitude variant de 2 à 12. En fait 93 % des clans ont de 2 à 5 adultes avec une moyenne de $3,6 \pm 1,5$; le nombre de jeunes variant de 0 à 6 par TP pour une moyenne de $1,5 \pm 1,8$. Sur les 4 ans, il y a eu de la reproduction dans 52 % des clans chaque année avec en moyenne $2,4 \pm 1,1$ jeunes par portée. À partir de ces chiffres, les auteurs estiment la population des blaireaux en zone forestière en Lorraine à environ 1,4 individus par km². L'analyse plus récente menée dans 8 forêts à base de chênes et de hêtre dans la région naturelle de la plaine Lorraine (27,2 km²) a abouti à une densité de terriers (tout type, n=165) de 6,1 par km² (1,8 par km² pour les terriers principaux, n=48) ; la taille des clans étant d'en moyenne 2,7 adultes et 1 jeune soit environ 4 blaireaux par famille (Nibart, 2020 ; Rietsch, 2019). Toujours en Lorraine, mais dans la région naturelle des plateaux calcaires, une étude menée en forêt à base de hêtre et de chênes sur une zone de 26,2 km² a estimé une densité des terriers principaux de 0,45 par km² ; le nombre d'adultes par TP étant de 4 en moyenne et de jeunes de 1,5 (autour de 2,5 en considérant seulement les TP avec reproduction) (suivi 2010 à 2018) (Thommes *et al.* données non publiées). À partir de ces chiffres, les auteurs estiment une densité d'adultes au km² de 1,7 individus et de jeunes de 0,6. Dans une zone de moyenne montagne dans le Massif Central (680 à 930 mètres) de 58 km² en milieu rural (85 % de prairies, 10 % bosquets et haies) a mis en évidence une densité de



terriers de 4,8 par km² (26 TP occupés, 189 TS et 47 TP abandonnées ; n = 262 terriers au total) (Rigaux et Chanu, 2011, 2012). En ne considérant que les TP occupés, la densité est de 0,45 TP par km² ; elle est de 3,3 pour les TS. À partir des observations sur 13 TP, les auteurs ont estimé un nombre d'individus de $3,6 \pm 1$ (2 à 6) individus avec $1,4 \pm 0,5$ (1 à 2) adultes et $2,2 \pm 0,8$ (1 à 4) jeunes. Sur la zone, l'estimation est de 1,6 individus par km² dont 0,6 adulte. En forêt domaniale de Chizé (Hêtraie-Chênaie-Charmaie) et ses environs dans le Centre-Ouest de la France (climat océanique et terrains calcaires jurassiques), la densité d'animaux a été estimée à 1,6 individus par km² (zone de 3000 ha) pour une densité de terriers de 0,18 par km² (Mouchès, 1981a). En forêt domaniale d'Orléans en contexte forestier, 0,16 terrier au km² a été recensé (Bon et Thevenin, 1975, 1977 ; Thevenin, 1986).

Irlande

Trois régions constituées de prairies boisées (zone très favorable, Castleward), prairies riches (zone favorable, Katesbridge), prairies maigres et landes marécageuses (zone peu favorable, Glenwhirry) ont été étudiées (Feore et Montgomery, 1999). Dans la zone très favorable, le nombre de terriers est de 44 pour 3,08 km² avec 7 terriers principaux soit une densité de 14,3 terriers par km² et 2,3 par km² si on ne considère que les terriers principaux. Au total, 28 blaireaux ont été observés soit une densité de 17,5 individus par km² pour une zone de 1,6 km² (11,9 individus par km² sans les jeunes). Le domaine vital des groupes est de 50 ha environ avec environ 6,5 individus par groupes (9 avec les jeunes). Dans la zone favorable, le nombre de terriers est de 22 pour 5,07 km² avec 4 terriers principaux soit une densité de 4,3 terriers par km² et 0,79 par km² pour les seuls terriers principaux. Au total, 6 blaireaux ont été observés soit une densité de 1,6 individus par km² pour la zone de 3,82 km² (pas de jeunes). Le domaine vital des groupes est de l'ordre de 1,3 km² avec environ 2 individus par groupes. Dans la zone peu favorable, le nombre de terriers est de 13 pour 8,76 km² avec 3 terriers principaux soit une densité de 1,48 terriers par km² et 0,34 par km² si on considère les terriers principaux. Au total, 5 blaireaux ont été observés soit une densité de 0,86 individu par km² pour une zone de 6,92 km² (pas de jeunes). Le domaine vital des groupes est de 3,50 km² avec environ 2,5 individus par groupe (3 avec les jeunes). Dans une zone agricole de 10 km² de County Down (80 % de terres cultivées et moins de 1 % de zones boisées), 57 terriers (dont 50 actifs) et 7 groupes sociaux ont été dénombrés avec, en moyenne, $8,1 \pm 0,2$ terriers par groupe ou $7,1 \pm 0,3$ terriers actifs par groupe (Sadlier et Montgomery, 2004). La taille des groupes sociaux a été estimée sur 1 à 3 ans de suivis à $3,6 \pm 0,7$ individus avec $1,8 \pm 0,3$ adultes et $1,9 \pm 0,5$ jeunes. Au Sud de l'Irlande dans la région de Kilmurry sur une zone de 10 km² dominée par des pâtures, un suivi entre 1990 et 1994 a mis en évidence une forte diminution des populations en liaison avec des empoisonnements illégaux. Dans cette zone, la densité des terriers principaux est restée stable autour de 0,6 terrier par km². En revanche, la densité des clans est passée de 0,6 à 0,1 par km² parallèlement à une diminution des densités d'individus de 2,9 au km² en 1990 à 0,5 en 1994 (Sleeman et Mulcahy, 2005). Le nombre d'adultes par clan est passé de 4,5 à 0,7. Dans quatre régions (deux en Irlande du Nord et deux en Irlande du Sud), sur un territoire de 960 km² essentiellement en zones agricoles, 4799 terriers (5 terriers par km²) ont été échantillonnés dont 983 TP (~ 1 terrier par km²) et 3816 TS (~ 4 terriers par km²) (Sleeman *et al.*, 2009a ; Sleeman *et al.*, 2009b). Pour ces terriers, la taille des clans est de $3,9 \pm 0,5$ individus. À partir de ces données, les auteurs estiment la population en Irlande à environ 84 000 individus (IC à 95 % de 72 000 à 95 000 individus). Une étude plus récente menée sur un territoire de 13544 km² au Nord de l'Irlande par un échantillonnage par maille a permis d'étudier l'évolution des populations des blaireaux et d'estimer l'importance des terriers et des clans familiaux (Reid *et al.*,



2012a ; Reid *et al.*, 2012b). L'analyse des données récoltées entre 1990 et 1993 (Smal, 1993) montre une densité de terriers principaux de 0,64 (0,52 à 0,76) par km², un nombre de groupes familiaux de 8800 (6800 à 10700), une taille moyenne du clan de 4,2 (3,4 à 4,9) individus, une densité des blaireaux de 2,8 (2,1 à 3,4) individus par km² et une abondance des blaireaux de 37600 (29000 à 46300) individus. L'analyse menée en 2007 et 2008 n'a pas montré d'évolution des populations avec une densité de terriers principaux à 0,56 (0,43 à 0,69) par km², le nombre de groupes familiaux à 7500 (5900 à 9300), la taille moyenne du clan à 4,2 (3,4 à 4,9) individus, la densité des blaireaux à 2,5 (1,9 à 3,0) individus par km² et l'abondance des blaireaux à 33500 (26000 à 41200) individus. Une étude menée sur un territoire de 775 km² au nord-ouest de County Kilkenny (zones agricoles avec des prairies et des haies, 52.6477°N 7.2561°W) estime une densité d'individus comprise entre 0,82 et 1,06 par km² (Byrne *et al.*, 2012a ; Byrne *et al.*, 2012b). Sur trois comtés (Monaghan, Longford et South Tipperary, 4644 km²), la densité totale de terriers est comprise entre 1,76 et 2,04 par km² pour une moyenne de 1,9 ; pour les terriers principaux les chiffres évoluent de 0,44 à 0,49 par km² (moyenne de 0,44) (Byrne *et al.*, 2013a).

Italie

En Lombardie, la densité de terrier a été estimée à 0,11 par km² au nord de Luino dans un contexte boisé (Biancardi et Rinetti, 1998) et à 0,20 dans la région de plaine de Lodigiano (Quadrelli, 1993). Dans le parc de la rivière Po (région du Piedmont, Nord-Ouest de l'Italie) (région avec une mosaïque d'habitats boisés), la densité de terrier est apparue plus importante dans la zone de colline boisée (5,3 km²) que dans la zone de plaine proche de la rivière Po (28,5 km²) : 1,32 terriers par km² (n=7) contre 0,21 terrier par km² (n=6) (Remonti *et al.*, 2006a, b). Dans la région de Lombardie (45°11' N, 9°29' E), la taille moyenne du groupe familial a été estimée à 2,75 individus par groupe (2 à 4 adultes). La densité des terriers varie de 0,34 à 0,51 au km² (selon la méthode d'estimation) et la densité des blaireaux entre 0,93 et 1,4 adultes par km² (Balestrieri *et al.*, 2016). Après 10 années de réintroduction dans les parcs régionaux de Montevecchia et Curone Vallée au nord de l'Italie, 5 groupes sociaux ont été observés correspond à une densité de 0,9 à 1,15 individus par km² (Balestrieri *et al.*, 2018).

Kazakhstan

Au Kazakhstan, dans la région d'Alatau, la densité de blaireaux a été estimée à 1,52 individus par km² dans un contexte forestier avec une densité de terriers de 0,65 par km² (Lobachev, 1976).

Lettonie et Lituanie

Au nord-est de la Lettonie dans le parc national de Slitere, la densité de blaireaux a été estimée à 0,30 individu par km² dans un contexte forestier avec une densité de terriers de 0,11 par km² (Zoss, 1992). Au nord-est de la Lituanie dans le parc national de Zemaitija, la densité de terriers a été estimée à 0,05 par km² dans un contexte forestier (Ulevicius, 1997).



Luxembourg

Dans une étude couvrant ~2500 km² (12 cantons), les estimations aboutissent à 0,15 terrier principal par km² (380 TP) et 0,11 terrier secondaire (262) mais avec une forte variation selon les régions de 0,03 à 0,22 (TP) par km² (75 % des terriers dans les zones forestières feuillues et résineuses). Par terrier, les auteurs estiment le nombre d'adultes à $2,6 \pm 1,3$ (n=27 ; 1 à 12) et de jeunes à $1,9 \pm 1,4$ (n=27 ; 0 à 5) ce qui équivaut à $4,6 \pm 2,1$ individus (n=30 ; 1 à 12). Finalement, le nombre d'adultes est de 0,38 par km² (0,31 à 0,46) et de jeunes de 0,27 (0,19 à 0,35) (Schley, 2000 ; Schley *et al.*, 2004). Dans une zone de 13 km² constituée d'une mosaïque de biotopes (près, forêts, champs), le nombre moyen de terriers principaux a été estimé à 0,99 par km² (distance moyenne entre les TP : 748 m [389 à 1154]) pour une densité d'individus de 4,7 par km² (n=61 individus par capture et 55 individus différents par typage génétique) (Frantz *et al.*, 2004 ; Scheppers *et al.*, 2007).

Norvège

Dans la région de Malvik dans une zone fortement boisée de 60 km² (80 % pin sylvestre et épicéa), la densité de terriers a été estimée à 0,88 par km² (53 terriers dont 44 creusés par les blaireaux) (Broseth *et al.*, 1997a ; Broseth *et al.*, 1997b).

Pays-Bas

Une étude menée sur environ 100 km² dans des zones boisées a montré que la distance entre les terriers principaux était en moyenne de 3304 mètres mais avec un écartype très important de 2348 m. Dans cette étude, les auteurs ont montré que la population de blaireaux avait augmenté entre 1983 et 2001 (4 à 41 animaux ; moins de 4 groupes en 1983 à 11 groupes en 2001). En 1983, 5 terriers étaient présents (1 TP et 4 TS) et en 2001, 78 terriers ont été recensés (6 TP et 72 TS) correspondant à une densité d'environ 0,78 terrier par km² (0,06 TP et 0,72 TS). En moyenne en 2001, un groupe familial est composé de $2,3 \pm 0,5$ adultes et $0,9 \pm 0,6$ jeune ($3,2 \pm 1$ adultes et jeunes par clan) (van Apeldoorn *et al.*, 2006).

Pologne

En Pologne, une densité de blaireaux variant de 11 à 39 individus pour des surfaces comprises entre 9 et 15 km² a été observée (Goszczyński et Skoczynska, 1996). La moyenne de $1,8 \pm 0,4$ individus par km² (adultes $1,1 \pm 0,3$ et jeunes $0,7 \pm 0,3$) cache la forte augmentation observée entre 1979 et 1995 avec une densité passant de 1,6 à 2,6 individus au km². Dans cette étude, le clan familial comporte en moyenne $2,1 \pm 0,5$ individus adultes et 3,5 en considérant également les jeunes. Sur toute la période étudiée, le rapport jeune / adulte a été de 0,68 (de 0,22 à 1,33) avec en moyenne 3 jeunes par femelle. Dans une autre région (Suwałki Landscape Park, 59 km²), la densité a été estimée à 0,59 individu par km² sur tout le parc mais 2,45 individus par km² pour la partie la plus boisée (24 % du territoire du parc) (Goszczyński, 1999). En contexte montagnard (Montagnes des Sudètes ; 50°04'–51°15'N, 14°40'–17°44'E) dans trois zones de respectivement 636, 162 et 146 km², le nombre de terriers principaux a été estimé à 0,06 (0,05 à 0,07) terrier par km² pour toute la zone ; chiffres qui s'élèvent à 0,22 (0,12 à 0,33) en considérant seulement les zones forestières (couvrant de 21 à 64 % de la zone) (Bartmanska et Nadolska, 2003). Des observations sur le long terme ont été réalisées dans la forêt primaire (réserve) de Białowieża (52°30'–53°N, 23°30'–24°15'E, 580 km² en Pologne et 870



km² en Biélorussie, 1450 km²) (Kowalczyk *et al.*, 2000 ; Kowalczyk *et al.*, 2003b). La réserve est constituée par des forêts mélangées de feuillus et de conifères en plaine (134 à 202 m). Dans la partie Biélorusse, les recensements effectués entre 1946 et 1951 ont permis de définir 57 terriers dont 29 principaux correspondant à une densité de 0,033 TP par km² (0,066 terrier par km²). À partir du nombre moyen de blaireaux observés, $3,8 \pm 0,31$ [3 à 5], les auteurs ont estimé une densité d'environ 0,13 blaireau (adultes et jeunes) par km². Après les campagnes de destruction de la fin des années 1950, seulement 8 terriers étaient actifs correspondant à une densité extrêmement faible de 0,009 terrier par km² et 0,035 blaireau par km². Les suivis réalisés entre 1979–1989, 1993–1995 et 1999 ont montré que seulement 15 terriers étaient actifs et que seuls 6 des 29 terriers de 1946–1951 contenaient encore un clan familial. Les auteurs ont clairement montré que 25 ans après l'arrêt des destructions, la population n'avait toujours pas retrouvé son niveau initial avec seulement 15 clans sur les 30 initiaux. Ainsi, sur la période 1979–1999, les densités de TP et de blaireaux ont été évaluées à 0,016 TP par km² et 0,061 individu par km². Dans la partie polonaise (sur 290 km²), les observations réalisées entre 1996–1999 ont permis d'observer 78 terriers dont 12 terriers principaux soit une densité de 0,041 TP par km² (0,27 par km²). À partir du nombre moyen de blaireaux observés, $3,8 \pm 0,38$ [2 à 6], les auteurs ont estimé une densité d'environ 0,16 blaireau (adultes et jeunes) par km² (Kowalczyk *et al.*, 2000). Une étude plus récente menée au sud de la Pologne à l'ouest des Carpathes (49°39'N, 19°02'E) sur 95 km² le long d'un gradient altitudinal (250 à 1257 m) a montré une taille des clans de $2,3 \pm 0,3$ individus (1 à 5, n=16 clans) avec $1,7 \pm 0,2$ adultes (1 à 3) et $0,6 \pm 0,3$ jeune (0 à 3) soit environ 0,2 individu par km². Les jeunes ont été observés dans seulement 25 % des cas (Myslajek *et al.*, 2012).

Portugal

Dans le sud-ouest du Portugal (Serra de Grândola ; 38°07'N, 8°36'W), dans une région de 66 km² de collines aux biotopes variés à base de chêne liège, le groupe familial a été estimé à 3–4 adultes et 3–4 jeunes c'est-à-dire en moyenne 7 individus par clan (Rosalino *et al.*, 2004). La densité varie entre 0,36 et 0,48 individu par km². Dans le centre ouest dans la région de Charneca do Infantado, dans une zone de plaine de 30 km² aux biotopes variés (bois, prairies), la densité de terrier est de 0,6 par km² (Hipolito *et al.*, 2016).

République Tchèque

L'étude menée dans les années 1970 en Forêt de Bucin (49°13'N ; 16°40'E) en contexte exclusivement forestier a estimé la densité des terriers à 0,18 par km² pour une densité de blaireaux de 0,98 individu par km² (Pelikan et Vackar, 1978). Une étude menée dans le nord de la Moravie (~ 11 000 km²) a permis d'estimer une densité de terriers de 0,045 par km² (0,119 terrier par km² dans les zones boisées) (Matyástík et Bicik, 1999). Dans ce contexte, les auteurs estiment à ~0,12 le nombre de blaireau par km². Dans le sud de la région (~15 000 km²), la densité de terriers est plus forte (0,083 par km² en moyenne) avec une densité de ~0,22 individu par km² (Bicik *et al.*, 2000).



Russie

Dans la réserve naturelle de Kivach, la densité de terriers a été estimée à 0,12 par km² et celle des blaireaux à 0,46 individu par km² (Ivanter, 1973). Dans la région de Motygino (Angara) et de Toula, la densité de terriers est de 0,26 par km² (Likhachev, 1956 ; Shaparev, 1977).

Suisse

En Suisse, dans une région de colline boisée à 50 % (hêtre et épicéa) sur une zone de 10 km², 42 terriers ont été inventoriés soit une densité de 4,2 par km² mais pour seulement 5 individus présents (0,5 animal au km²) (Graf *et al.*, 1996). Dans la région de plaine de la Broye sur 74 km², le nombre de terriers principaux a été estimé à 0,30 par km² et 1,08 pour les terriers secondaires (moyenne 1,38 par km²) pour des densités d'individus autour de 1,5 par km² (1,2 adultes et 0,3 jeune) (Do Linh San, 2002a, 2003). Dans une autre région semi-agricole (26 km²) située dans le piémont des montagnes du Jura Suisse (47°02'N, 7°00'E, alt. 430 à 630 m), 21 terriers ont été observés (dont 5 principaux) correspondant à une densité de 0,2 TP et 0,6 TS par km² (moyenne = 0,8 par km²) (Do Linh San *et al.*, 2007a ; Weber et Ferrari, 2005). Ces terriers correspondent à 5 groupes sociaux dont les effectifs moyens sont de de 2,2 ±1,5 adultes ce qui correspond à de 1,04 ±0,7 adultes par km². En zone de montagne (30 km², 47°09'N, 6°56'E, 995–1288 m), dominée par les prairies (77 %) et les forêts d'épicéa (20 %), 18 terriers ont été dénombrés comprenant 3 TP et 15 TS soit une densité de 0,6 terrier au km² (0,2 TP et 0,4 TS) (Weber et Ferrari, 2005).

Suède

Au centre de la Suède (60°N, 15°E) (Limes Norrlandicus), dans les zones de plaine (50 à 300 m) de Grimsö (15,1 km²) et Ramsberg (6,9 km²) dominées par la forêt boréale (environ 80 à 90 %) poussant sur sols sableux et caillouteux, la densité de blaireaux a été estimée à respectivement environ 1,3 et 3 individus par km² à Grimsö et Ramsberg (Seiler *et al.*, 1995).



B. Densité des terriers et des populations de blaireaux en Europe

En 2002, Johnson et al. ont publié une synthèse des données européennes dans laquelle ils ont tenté d'expliquer la variabilité de la densité des terriers et des populations par des variables climatiques. Ils ont montré que l'amplitude thermique annuelle était la variable expliquant le mieux les variations à l'échelle européenne (Johnson *et al.*, 2002). Cette synthèse intègre des nouvelles données. Dans de nombreux cas, les auteurs ont publié les données dans différentes revues sous différentes formes mais seule la publication originale (ou la thèse) a été considérée dans cette synthèse. Dans la littérature, les données les plus nombreuses concernent les densités de terriers au km² (tout type) avec 190 données issues de 85 publications de 21 pays (Figure 15). Angleterre, Espagne, République Tchèque et Irlande sont les pays possédant le plus de données. Cependant, avec 21 publications et 45 données de densité de terriers, l'Angleterre arrive largement en tête car elle a été un des pays précurseurs dans l'étude des blaireaux (Neal, 1948).

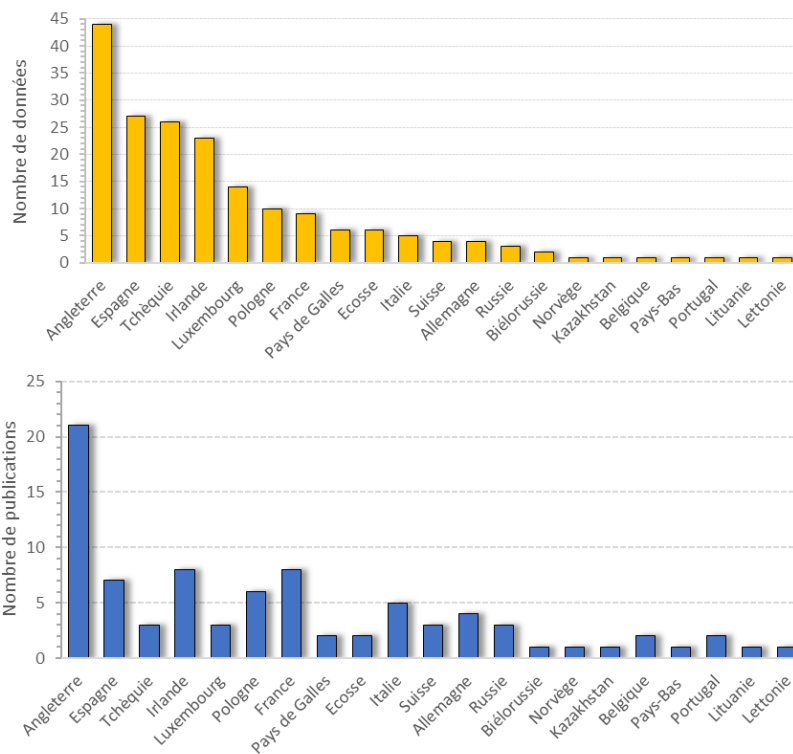


Figure 15 Synthèse des publications (en bas, n=85) et des données (en haut, n=190) sur la densité des terriers au km² par pays. Les données ont été triées par ordre décroissant de données disponibles.

En Europe, la densité moyenne des terriers (tout type) est de 1,1 par km² (Tableau 6) avec une variation forte selon la longitude (Figure 16) et le pays (Figure 17). Les densités les plus fortes sont observées à l'Ouest du méridien de Greenwich (Irlande, Royaume-Uni, France, Espagne) avec souvent des valeurs moyennes supérieures à un terrier par km². Un déplacement vers l'Est se traduit par des densités nettement plus faibles souvent de l'ordre de moins d'un terrier par 10 km². La tendance est la même pour les terriers principaux avec souvent des densités entre 0,5 et 1 terrier par km² à l'Ouest et nettement inférieures à 1 par 10 km² à l'Est (Figure 18).



	Moyenne	Écartype	Nb de données
Densité terriers au km²			
avec données anglaises...	1.09	1.86	190
sans données anglaises...	0.87	1.68	146
Densité terriers principaux au km²	0.5	0.76	114
Densité terriers secondaires au km²	1.06	1.95	83
Densité individus au km²			
avec données anglaises...	4.71	8.81	126
sans données anglaises...	1.78	2.31	104
Densité d'adultes au km²			
avec données anglaises...	6.79	9.68	48
sans données anglaises...	1.42	2.31	29
Densité de jeunes au km²			
avec données anglaises...	2.79	3.08	34
sans données anglaises...	0.86	1.24	19
Nombre d'individus par clan			
avec données anglaises...	4.59	2.14	71
sans données anglaises...	3.78	1.21	53
Nombre d'adultes par clan			
avec données anglaises...	3.9	2.34	74
sans données anglaises...	2.54	1.09	42
Nombre de jeunes par clan			
avec données anglaises...	1.78	0.81	33
sans données anglaises...	1.65	0.79	22

Tableau 6 Caractéristiques moyennes des populations de blaireaux en Europe. N = nombre de données ayant servi aux statistiques. Les données observées à Wytham Woods en Angleterre en 2004 par Coombes et Viles (2015) n'ont pas été considérées en raison de leur caractère tout à fait exceptionnel : 66 terriers au km² et plus de 50 individus au km² sur 4,24 km².

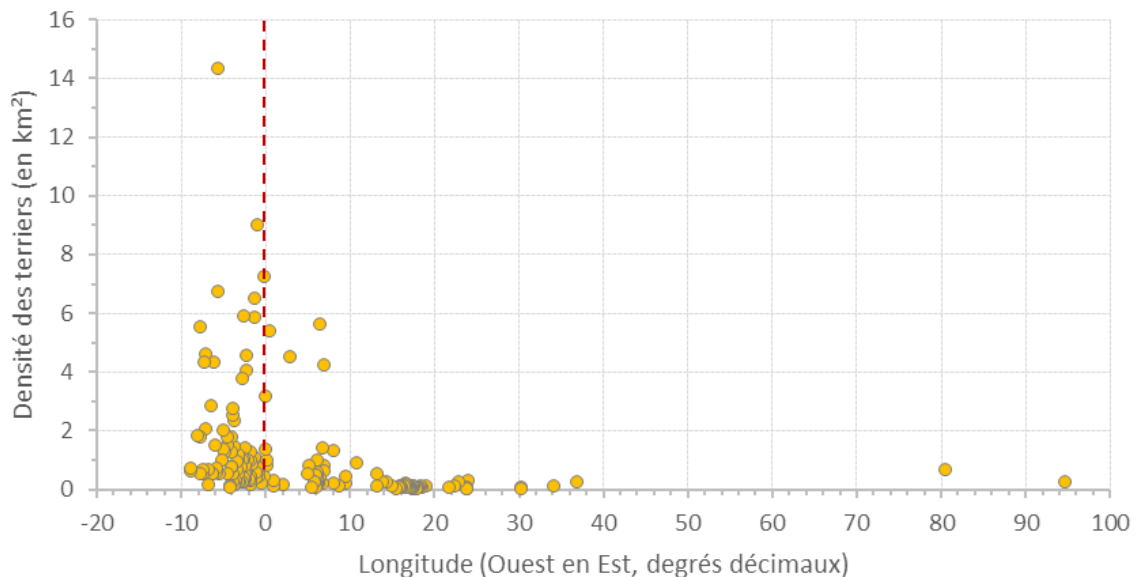


Figure 16 Variation de la densité des terriers (tout type) selon la longitude. La ligne pointillée correspond au méridien de Greenwich (longitude zéro) La figure du haut correspond à toutes les données disponibles (n=190 données). Les données observées à Wytham Woods en Angleterre en 2004 par Coombes et Viles (2015) n'ont pas été considérées en raison de leur caractère exceptionnel (65 terriers au km² et plus de 50 individus au km² sur 4,24 km²).



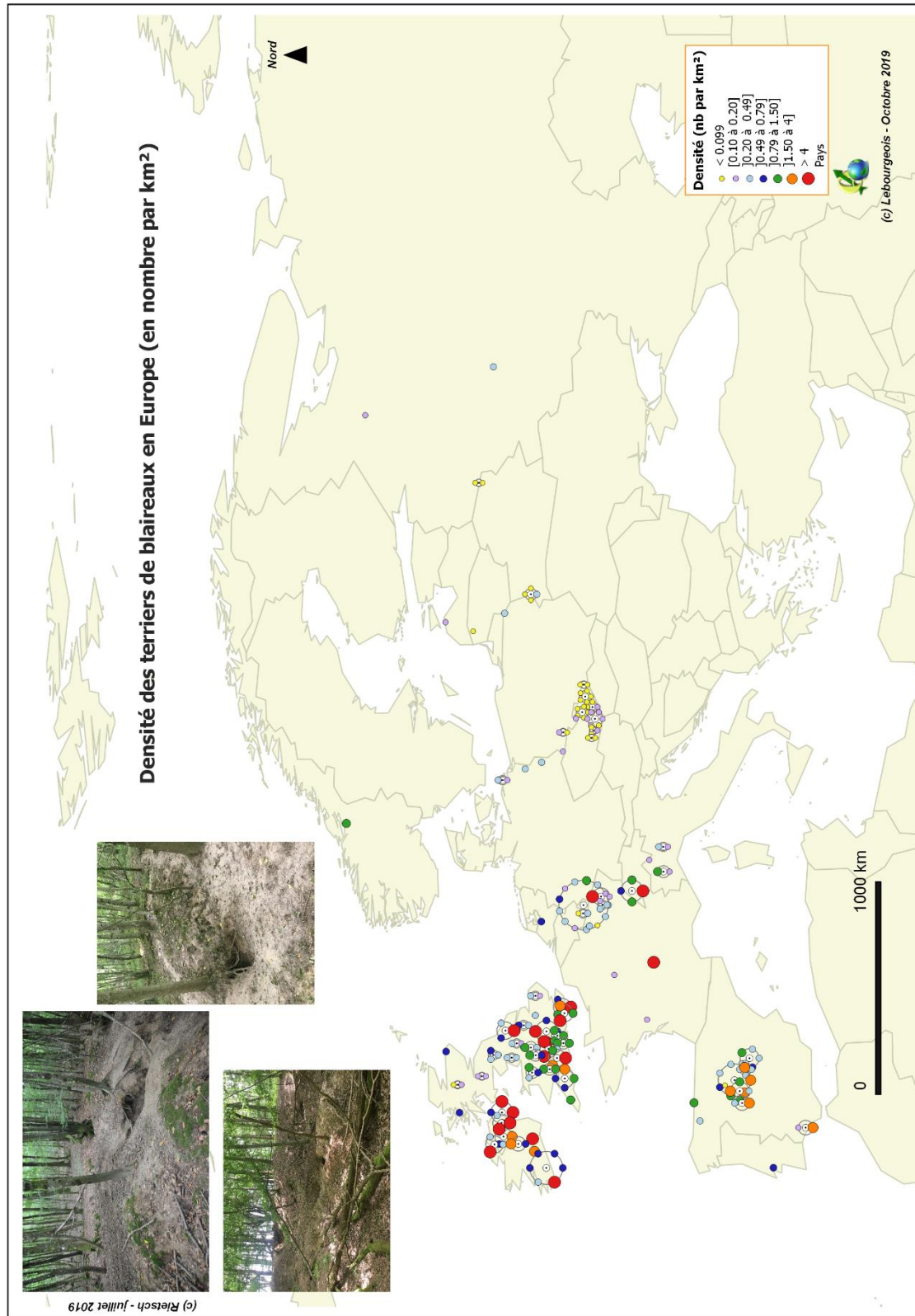


Figure 17 Densité moyenne des terriers (tout type) de blaireaux en Europe (en nombre par km²). La carte a été établie à partir des 190 données issues de 85 publications issues de 21 pays (moyenne $1,1 \pm 1,9$ par km²). Toutes les périodes ont été considérées (données anciennes avant 1990 ou données plus récentes). Certains points ont été déplacés de façon à éviter les chevauchements (barycentre = points blancs avec cercle).

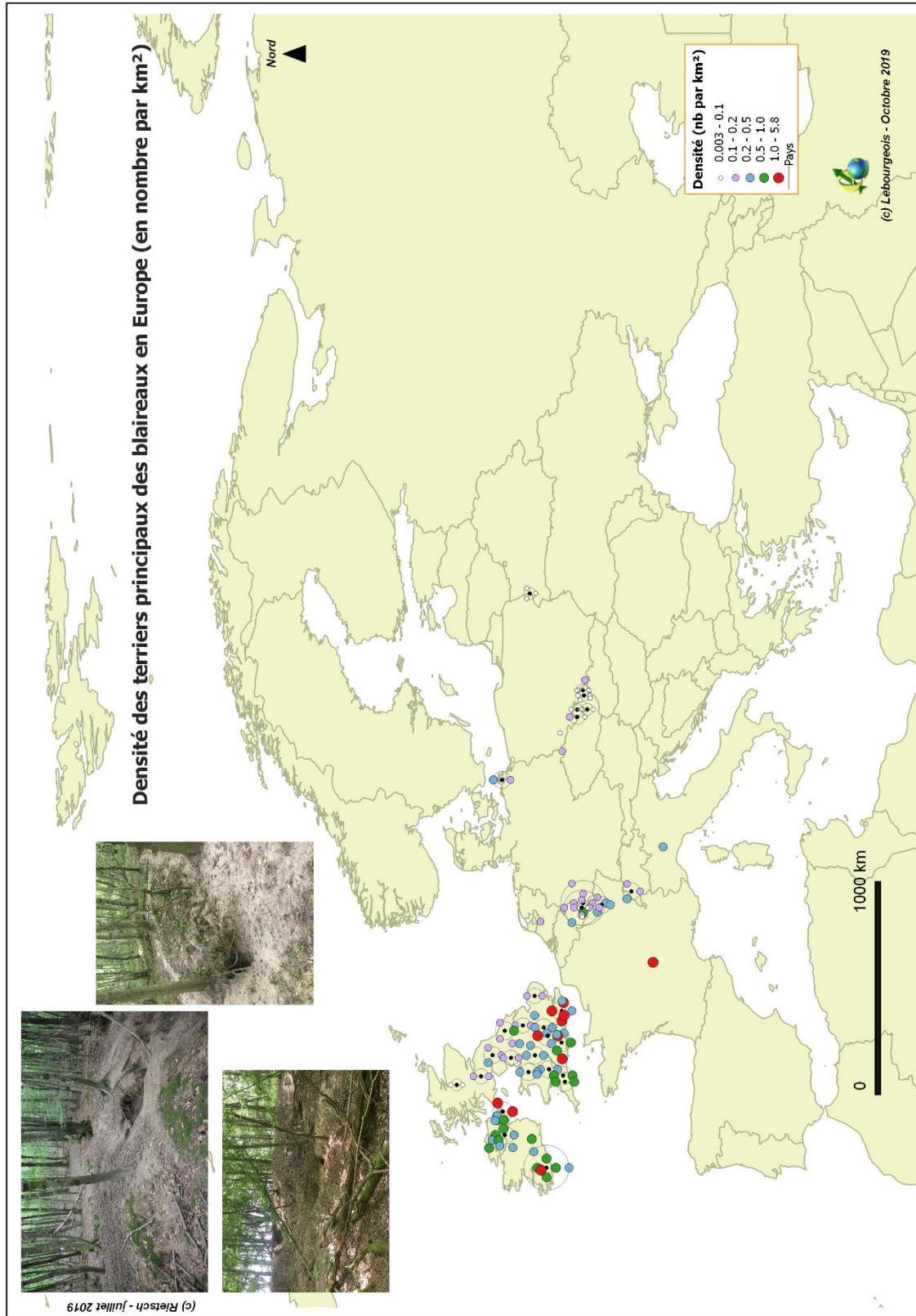


Figure 18 Densité moyenne des terriers principaux des blaireaux en Europe (en nombre par km²). La carte a été établie à partir des 114 données (moyenne $0,5 \pm 0,8$ par km²). Toutes les périodes ont été considérées (données anciennes avant 1990 ou données plus récentes). Certains points ont été déplacés de façon à éviter les chevauchements (barycentre = points blancs avec cercle).

Concernant les densités d'animaux, la moyenne des 126 données (issues de 19 pays et 51 publications) est de 4,7 blaireaux (adultes et jeunes) par km² (Tableau 6) mais là encore avec une très forte disparité selon la longitude (Figure 19) et le pays (Figure 20). L'Angleterre arrive largement en tête avec des densités moyennes très fortes supérieures à 20 individus au km² en considérant toutes les données disponibles et plus de 30 en considérant les périodes les plus récentes (après 1990). **En ne considérant pas les études anglaises, la densité moyenne des blaireaux est nettement plus faible de $1,8 \pm 2,3$ individus** (adultes et jeunes) au km² (n=104 données, 37 publications, toutes les périodes considérées). Les régions plus à l'Est ont des densités nettement plus faibles de l'ordre de 1 blaireau par 10 km².

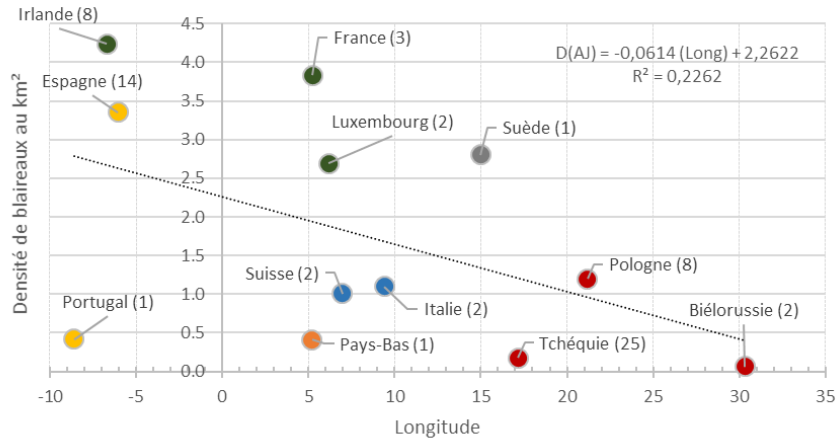


Figure 19 Variation de la densité moyenne des blaireaux (adultes et jeunes par km²) selon la longitude. Les moyennes ont été calculées sur les données postérieures aux années 1990 (69 données disponibles ; 1 à 25 données par longitude ; 12 pays). Pour la figure, la valeur moyenne pour l'Angleterre (18,6 blaireaux au km², 22 données) n'a pas été prise en compte en raison de son caractère « exceptionnel ».



© F. Lebourgeois 2019



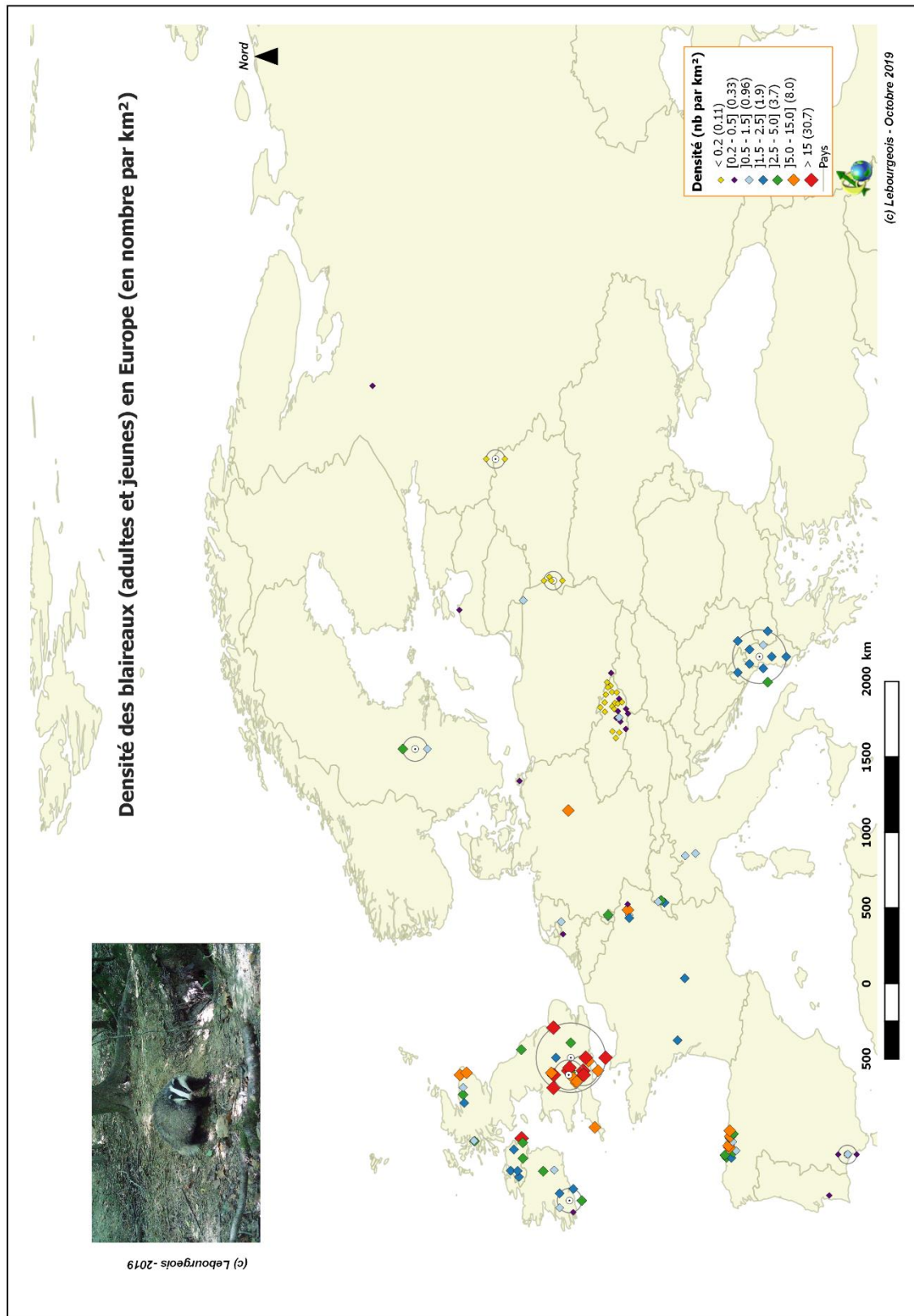


Figure 20 Densité moyenne des blaireaux en Europe (en nombre d'adultes et de jeunes par km²). La carte a été établie à partir des 126 données issues de 19 pays. Toutes les périodes ont été considérées (données anciennes avant 1990 ou données plus récentes). Certains points ont été déplacés de façon à éviter les chevauchements (barycentre = points blancs avec cercle).

Concernant la taille des clans, la moyenne européenne est de $4,6 \pm 2,1$ individus (adultes et jeunes) (Tableau 6). En excluant les données anglaises ($7 \pm 2,5$ individus), la moyenne européenne est de $3,8 \pm 1,2$ individus (avec $2,6 \pm 1,1$ adultes) avec des variations assez faibles entre les pays (Figure 22). Globalement, un clan correspond à 2 ou 3 adultes et 1 à 2 jeunes (Figure 21).

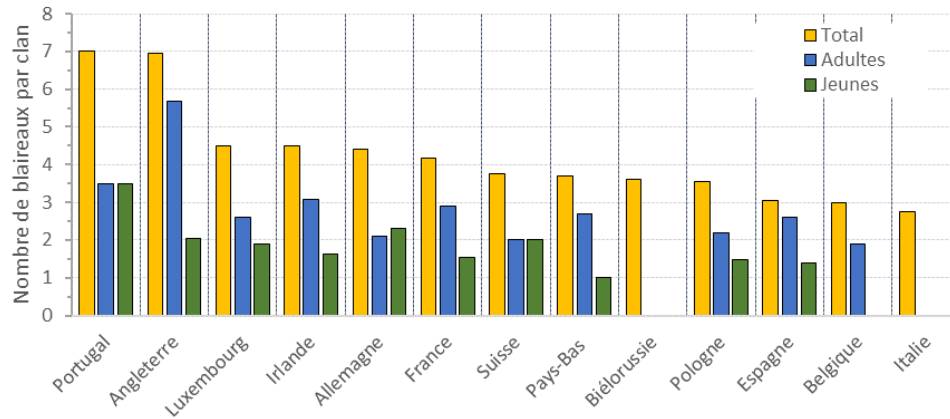


Figure 21 Variation du nombre moyen de blaireaux par clan (total, adultes et jeunes) selon le pays. Les moyennes ont été calculées sur toutes les données disponibles (sans tenir compte de la date de la publication). N= 71 données pour le nombre total de blaireaux ; n=74 pour les observations avec seulement les adultes et n=33 pour les observations de jeunes.



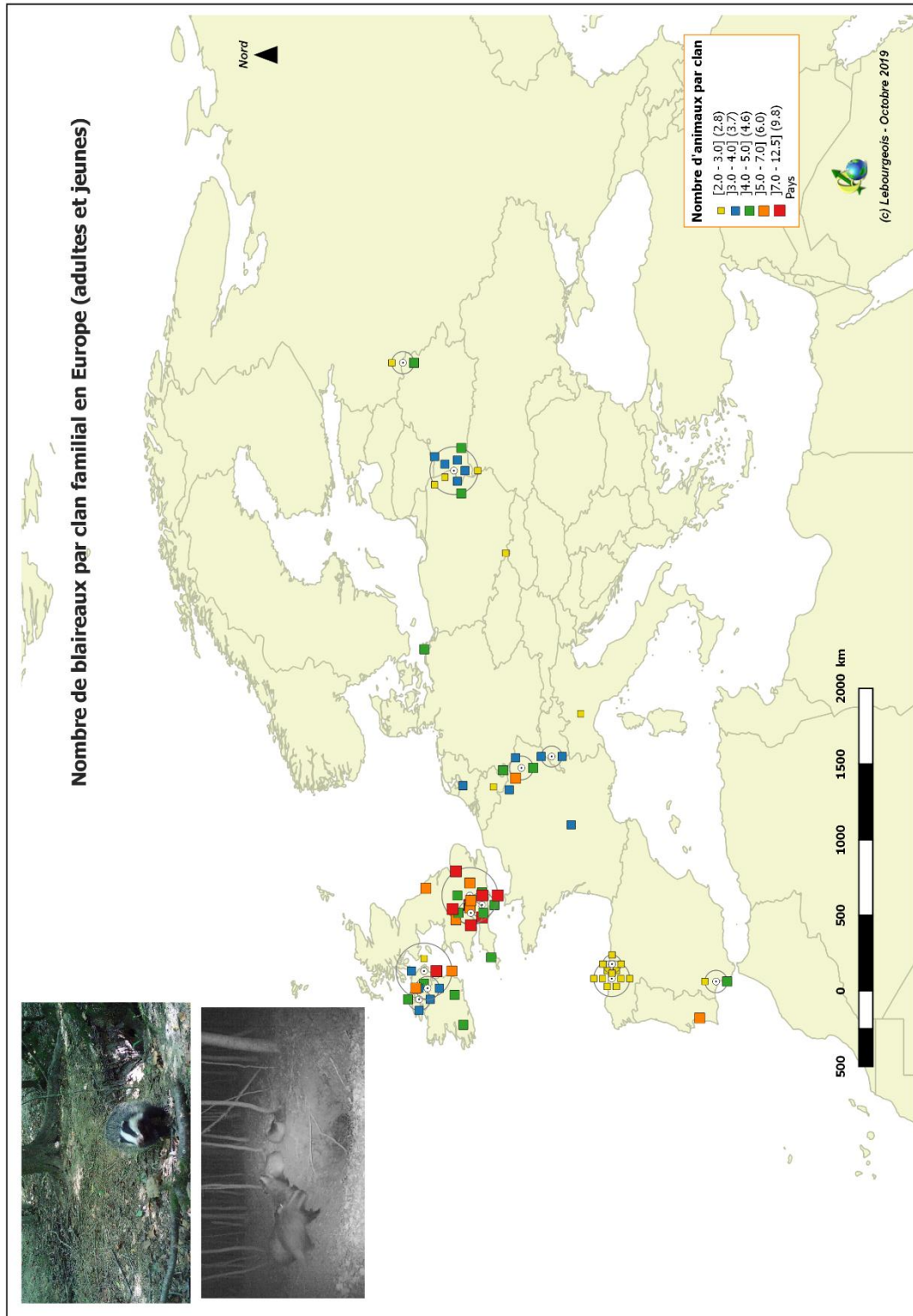


Figure 22 Nombre moyen de blaireaux par clan familial (adultes et jeunes) en Europe. La carte a été établie à partir des 71 données issues de 13 pays. Certains points ont été déplacés de façon à éviter les chevauchements (barycentre = points blancs avec cercle).



Ce qu'il faut retenir sur les densités des terriers et la dynamique des populations

En Europe, la densité moyenne des terriers (tout type) est de 1,1 par km² avec une variation forte selon la longitude et le pays. Les densités les plus fortes sont observées à l'Ouest du méridien de Greenwich (Irlande, Royaume-Uni, France, Espagne) avec souvent des valeurs moyennes supérieures à un terrier par km². Un déplacement vers l'Est se traduit par des densités nettement plus faibles souvent de l'ordre de moins d'un terrier par 10 km². La tendance est la même pour les terriers principaux avec souvent des densités entre 0,5 et 1 terrier par km² à l'Ouest et nettement inférieures à 1 par 10 km² à l'Est. La densité moyenne des blaireaux est de 4,7 blaireaux (adultes et jeunes) par km² mais là encore avec une très forte disparité selon la longitude et le pays. L'Angleterre arrive largement en tête avec des densités moyennes supérieures à 20 individus au km². En ne considérant pas les études anglaises, la densité moyenne des blaireaux est nettement plus faible de $1,8 \pm 2,3$ individus (adultes et jeunes) au km². Les régions plus à l'Est ont des densités nettement plus faibles de l'ordre de 1 blaireau par 10 km². Concernant la taille des clans, la moyenne européenne est de $4,6 \pm 2,1$ individus (adultes et jeunes). En excluant les données anglaises ($7 \pm 2,5$ individus), la moyenne européenne est de $3,8 \pm 1,2$ individus (avec $2,6 \pm 1$ adultes) avec des variations assez faibles entre les pays. Globalement, un clan correspond à 2 ou 3 adultes et 1 à 2 jeunes.



5. Déplacements des blaireaux, domaine vital et interactions entre groupes sociaux

La détermination des domaines vitaux et des déplacements nécessite des suivis précis par télémétrie ou collier GPS ainsi que l'utilisation de techniques d'analyses souvent complexes qui sont encore largement discutées actuellement par la communauté scientifique (Adams, 2011 ; Huck *et al.*, 2008a ; Hutchings et Harris, 1996 ; Tuytens *et al.*, 2002). Les parcours journaliers effectués par les blaireaux peuvent varier selon les habitats, les ressources alimentaires, la densité des terriers, les individus (Stewart *et al.*, 1997a) et la compréhension de « l'optimisation » de ces parcours est encore également méconnue (Loureiro *et al.*, 2007a ; Stewart *et al.*, 1997a). Dans la problématique générale de la tuberculose bovine (TB) (Tolhurst *et al.*, 2008 ; Tolhurst *et al.*, 2009 ; Woodroffe *et al.*, 2009), des études récentes ont montré que les blaireaux évitaient les basses cours ou encore les prairies avec des vaches lors de leur déplacement (Mullen *et al.*, 2013, 2015). Il a également été montré que l'élimination de certains groupes familiaux ou d'individus dans les clans modifie également les déplacements et les interactions (Riordan *et al.*, 2011). L'hypothèse de la dispersion des ressources (« *resource dispersion hypothesis*, RDH ») prédit que l'hétérogénéité de la disponibilité des ressources alimentaires est un mécanisme passif expliquant la vie en groupe des carnivores sociaux (Johnson *et al.*, 2001 ; Robertson *et al.*, 2015a ; Rosalino *et al.*, 2005a). Selon cette hypothèse, il n'y a pas de relation entre la taille du territoire et la taille du clan car elles sont déterminées indépendamment par l'hétérogénéité des ressources et la quantité de celles-ci. Cette hypothèse contredit la théorie plus simple selon laquelle un animal occupe une surface minimale lui permettant de satisfaire ses besoins vitaux et donc qu'un groupe plus important nécessite un territoire plus grand (Adams, 2011). Les études sont complexes et les résultats encore controversés. La méta-analyse menée par (Salek *et al.*, 2015) sur 8 carnivores (incluant le blaireau) suggère cependant que, pour la majorité des espèces, la taille du domaine vital diminue quand la densité des individus au km² augmente confirmant ainsi la méta-analyse de (Kauhala et Holmala, 2011) sur le blaireau. Pour délimiter leur territoire et pour communiquer (Davies *et al.*, 1988), les blaireaux utilisent différents signaux olfactifs et marquages. Différentes études ont montré que l'analyse de ces signaux est complexe car ils dépendent de la saison, du sexe, de l'âge et du statut reproducteur du blaireau (Buesching et Macdonald, 2001, 2004 ; Buesching *et al.*, 2002 ; Buesching *et al.*, 2003).



A. Domaines vitaux des blaireaux et des groupes sociaux par pays

Allemagne

L'étude menée sur 10 blaireaux (5 mâles et 5 femelles) dans l'île de Rügen au Nord de l'Allemagne a mis en évidence un DV individuel 10 fois plus petit en zone forestière qu'en zone agricole ouverte. Ainsi en forêts feuillus, le DV est de 69 ha (de 45 à 119 ha). Il est de 667 ha en zone agricole (349–994 ha) (Walliser, 2003).

Angleterre

Àu début des années 1980, une étude menée dans 4 régions de l'Ouest de l'Angleterre (Cornwall, Avon, Gloucestershire 1 et 2) a montré une taille des DV des groupes sociaux (5 à 7 groupes sociaux par zone) comprise entre 24,8 et 74,7 ha pour des groupes sociaux comprenant entre 4,8 et 7,6 individus (3,3 à 5,8 adultes) (Cheeseman *et al.*, 1981). Dans les régions de Gloucestershire (~9 km²) et de Bristol (~6 à 8 km²) présentant des fortes densités de blaireaux (8 à 15 individus au km²), il a été montré que les mouvements étaient plus rares dans le cas de forte densité mais qu'en cas de mouvement les distances parcourues étaient plus grandes. Pour les densités plus faibles, les mouvements sont plus fréquents (Cheeseman *et al.*, 1988). Les mâles ont tendance à se déplacer davantage que les femelles mais ces derniers font davantage d'allers-retours au terrier (Cresswell et Harris, 1988b). Les jeunes animaux (< 2 ans) se déplacent moins que les plus âgés matures sexuellement (> 2 ans). En été et au printemps, les déplacements journaliers sont d'environ 2 km pour les adultes et d'environ 1 km pour les jeunes avec un éloignement maximum du terrier principal entre 200 et 300 m (Cresswell et Harris, 1988b). La direction et les distances parcourues sont assez étroitement liées à la disponibilité des ressources alimentaires (disponibilité en fruits, importance du couvert herbacé). Dans cette étude, les auteurs ont également observé un domaine vital plus grand pour les blaireaux âgés (moyenne ~ 27 ha et ~ 14 ha pour les blaireaux âgés de moins de 2 ans) et également une variation entre les saisons avec, pour le groupe familial, un maximum au printemps (~ 50 ha) et un minimum en hiver (~10 ha) (~ 30 ha pour les autres saisons) (n=15 groupes sociaux, 35 à 60 adultes) (Cresswell et Harris, 1988b). Dans la région de Gloucestershire (Thornbury), dans une zone de 6 km² dominée par les prairies et les champs (83 %) et les bois (14 %), 4 groupes sociaux ont été observés en 1994 répartis sur 8 terriers comportant au total 52 gueules (dont 41 actives) (Hutchings *et al.*, 2001). La taille des domaines vitaux des 4 groupes varie entre 36,3 ha, 61,8 ha, 77,7 ha et 85,6 ha. Dans le Sussex, une étude menée sur 6 groupes sociaux comprenant entre 2 et 7 individus adultes (moyenne : 5 ± 2) a mis en évidence un nombre d'entrées variant de 8 à 46 (moyenne : 22 ± 16) pour des territoires variant de 16 à 40 ha (28 ± 10 ha) (Roper *et al.*, 1986 ; Roper *et al.*, 2001). À « Wytham Woods » (Oxfordshire) dans une zone d'environ 11 km², l'étude menée sur 4 groupes sociaux a montré une taille du domaine vital du groupe variant de 21, 70 et 107 ha pour une moyenne de 76 ha ; la taille des groupes étant de l'ordre de 4 adultes, généralement deux mâles et deux femelles (Kruuk, 1978a). Dans le même territoire sur une surface de 14 km², l'étude menée sur 6 groupes sociaux a montré une taille du domaine vital du groupe variant de 22,6 à 75,3 ha pour une moyenne de 52,1 ± 18,8 ha ; la taille des groupes étant de l'ordre de 3 à 4 adultes et 2 à 3 jeunes (Hofer, 1988). Dans cette étude, aucune relation entre la taille du groupe et l'importance du domaine vital n'est apparue. Une analyse des données récoltées entre 1981 et 2001 à Woodchester Park dans une zone



de 8,5 km² présentant une forte densité d'animaux (43 groupes sociaux, 17 à 30 adultes par km²) a été menée en 2015. Cette étude montre une relation positive entre la taille des groupes et les domaines vitaux contredisant l'hypothèse de la dispersion des ressources (Robertson *et al.*, 2015a). Dans cette étude, les auteurs ont montré que la taille des domaines vitaux était en moyenne de 25 ± 10 ha (5 à 73 ha) passant d'environ 20 ha pour des groupes d'environ 5 adultes à environ 30 ha pour des groupes de 25 adultes. Les auteurs ont également montré que l'augmentation de la taille du DV avec l'augmentation du nombre d'individus était plus fortement dépendant des mâles que des femelles ; plus le nombre de mâles augmente et plus le domaine vital est grand et augmente rapidement. Sur les 20 années de suivi, les auteurs ont estimé une augmentation d'en moyenne 2,6 ± 0,05 % du domaine vital chaque année. Dans la forêt de Dalby (zone étudiée de 16,75 km²), située dans le « North York Moors National Park » au nord-est de l'Angleterre, dominée par des peuplements résineux (avec des zones de chênaies et hêtraies), le domaine vital de 4 groupes sociaux a été estimée à 53 ± 14 ha (27, 38, 56 et 96 ha) (taille des groupes 5,5 ± 0,8 adultes) (Palphramand *et al.*, 2007). Les auteurs n'ont observé aucune relation entre la taille des groupes et la taille du domaine vital. En revanche, la taille du domaine vital est apparue d'autant plus importante que la proportion de prairie était faible. Au niveau individuel, le suivi de 28 blaireaux (14 mâles et 14 femelles) entre 2001 et 2003 a montré un domaine vital plus important chez les mâles que chez les femelles : 43 ± 8 (7 à 243) ha et 25 ± 3 (2 à 67) ha avec pour les deux sexes un domaine plus petit en hiver (24 ha pour les mâles et 15 ha pour les femelles). Le cœur du domaine vital représente environ 35 % du total : 16 ± 4 (2 à 107) ha pour les mâles et 9 ± 1 (0,1 à 24) ha pour les femelles. Des suivis télémétriques de 18 blaireaux dans une zone de 1 km² très urbanisée (Ville de Brighton) ont estimé un domaine vital des individus entre 0,5 et 12 ha environ (Davison *et al.*, 2009). Ces auteurs ont également montré que le domaine des mâles était supérieur à celui des femelles (6 contre 4 ha environ) et que les domaines pouvaient se chevaucher entre les mâles mais jamais entre les femelles. Concernant les DV moyens des groupes (1 à 5 blaireaux adultes par groupe), il varie de 2,5 à 6,7 ha. Dans ce contexte très urbanisé, la proportion de jardin influence la taille du domaine vital individuel : il est d'autant plus faible que la proportion de jardin augmente (1 à 2 ha dès que l'on a plus de 30 à 40 % de jardin dans la zone). Concernant les déplacements, ils varient également selon les saisons et les types d'habitats rencontrés. Les blaireaux se déplacent vite en été et automne (~4,5 m par min / ~ 300 m à l'heure) et plus lentement au printemps et en hiver (~2,5 m par min / ~ 150 m à l'heure). Ils traversent rapidement les routes (~7 m par min / ~ 400 m à l'heure) et restent plus longtemps dans les jardins et les fourrés.

L'étude menée sur 36 groupes au Woodchester Park sur 18 ans (1978 à 1995) a permis de mettre en évidence l'importance des échanges. Plus de 70 % des individus ont été classés comme « peu mobiles » (ils restent dans leur groupe) et 22 % comme « très mobiles » (visitent régulièrement les autres groupes) (Rogers *et al.*, 1998). Les auteurs ont montré que les déplacements entre les groupes étaient davantage le fait des adultes et surtout des mâles. Les mouvements se font entre le ou les deux groupes sociaux les plus proches ; la distance moyenne entre les terriers principaux des groupes étant de 595 ± 28 (242 à 1176) m. Ils se font également préférentiellement vers les groupes de plus petites tailles. Enfin, les mâles se déplacent préférentiellement dans les groupes avec davantage de femelles.

Concernant la dispersion des groupes, il a été montré que l'installation dans un nouveau territoire est un processus progressif (2 à 9 mois) et que les individus s'installent dans un territoire adjacent au territoire d'origine (Roper *et al.*, 2003). Les mâles qui se dispersent ont des taux de testostérone plus élevés et maintiennent une activité testiculaire plus longtemps que les autres individus (Woodroffe et Macdonald, 1995a, b ; Woodroffe *et al.*, 1995). La fréquence de dispersion des mâles semble diminuer



quand les densités de population augmentent. La dispersion est plus commune chez les femelles qui s'éloignent rapidement des grands groupes sociaux dans lesquels leur chance de se reproduire est faible. Les femelles se dispersent à plusieurs (2 ou 3) sur des longues distances dans des territoires occupés par une seule femelle ; femelle qui elle-même se disperse après l'arrivée des nouveaux individus.

Biélorussie

Dans le nord-est de la Biélorussie dans une zone forestière (zone de transition entre les feuillus tempérés – Aulne, Bouleau et Peuplier – et la forêt boréale de conifères – Épicéa et Pin sylvestre) de 330 km² dans la région de Vitebsk (55°45'N, 30°20'E), la densité de blaireaux est très faible avec seulement 30 individus soit une densité de 0,09 individu par km² en 1998 (Sidorovich *et al.*, 2011). Pour les 4 groupes sociaux correspondant à ces 30 individus, les domaines vitaux sont très importants et varient de 1600 à 3400 ha (2350 ± 650 ha). Dans ce contexte, les auteurs ont montré que les blaireaux utilisaient les routes pour se déplacer dans leurs domaines vitaux avec des déplacements journaliers variant de 1,5 à 9,1 km soit une moyenne de 4,1 km.

Écosse

L'étude menée sur 7 groupes sociaux comprenant de 2 à 11 blaireaux (5,4 en moyenne) dans trois régions présentant des mosaïques d'habitats a mis en évidence des DV totaux des groupes variant de 120 à 309 ha pour une moyenne de 183 ha (Kruuk et Parish, 1982). Dans cette étude, les auteurs n'ont observé aucune relation entre la taille du GS et la taille du DV. En revanche, une forte relation apparaît entre la densité des blaireaux et la biomasse des vers de terre (en kg / ha).

Espagne

Dans le parc national de Doñana sur la bordure ouest de la rivière Guadalquivir (zone étudiée de 25 km²), le domaine vital individuel varie de 150 à 400 ha et semble d'autant plus faible que la proportion d'habitats de zones humides augmente (Rodriguez *et al.*, 1996). Dans les plaines de la Serra de Grànola au Sud-Ouest du Portugal (38°07'N ; 8°36'W) dominées par un paysage forestier de chênes (*Quercus suber* et *Quercus ilex*), une étude menée sur 6 blaireaux a montré que la distance parcourue pendant la nuit variait de 1,7 à 9,2 km avec une distance parcourue par les mâles légèrement supérieure à celle des femelles : 5,4 ± 1,7 km contre 4,2 ± 1,5 km (Loureiro *et al.*, 2007a). Les auteurs ont montré que les déplacements étaient moins « tortueux » pour les mâles et pour tous les blaireaux en été. Ils ont montré que les trajets des blaireaux dépendaient, dans le contexte étudié, de la distance entre les terriers principaux, de leur densité et de celle des latrines. Dans le parc de Collserola (41°27'N, 2°6'E) sur la côte catalane dans une zone de 85 km² dominée par la forêt (Pin d'alep et chêne vert) et dans le parc de Montserrat (41°36'N, 1°48'E) dans une zone agricole de 50 km², un suivi télémétrique de 13 blaireaux entre 1997 et 2006 a montré une différence entre les zones et les sexes (Molina-Vacas *et al.*, 2009). En zone forestière, le DV individuel est de 416 ± 106 et 80 ± 21 ha pour les mâles et les femelles (méthode MCP95). En zone agricole, il est de 91 ± 27 pour les mâles et 56 ± 2 ha pour les femelles. Au sud-ouest de la péninsule ibérique dans Parc de Donana (~37°9'N – 6°26'O), le suivi télémétrique de 24 blaireaux dans la zone de « Coto del Rey » (42 km², 0,85 individus



(jeunes et adultes) au km², $4,56 \pm 0,6$ individus par groupe, 6 groupes sociaux) a montré que le DV des individus appartenant à un groupe était largement partagé (60 ± 30 % de chevauchement) alors que le DV d'individus appartenant à des groupes différents ne se chevauchait pas (Revilla et Palomares, 2002b ; Revilla *et al.*, 2000 ; Revilla *et al.*, 1999). Dans cette zone (mosaïque de forêts de chêne et de pin et de zones ouvertes), la taille moyenne du DV des groupes est de 406 ± 270 ha (méthode kernel 95%). Dans la zone nommée « réserve biologique » moins favorable aux blaireaux, le suivi de 3 individus indique un chevauchement de 95 % avec un DV de 780 ± 241 ha. Les suivis télémétriques ont montré que les blaireaux parcouraient $4,59 \pm 2,1$ km par période d'activité (0,09 à 11,6 km). Les blaireaux se déplacent moins en hiver et au printemps et parcourent les plus longues distances en automne et en été. Les mâles adultes se déplacent davantage que les autres individus en hiver et parcourent également généralement des distances plus longues. La vitesse moyenne de déplacement des blaireaux est de $0,334 \pm 0,16$ km/h (0,007 à 0,964 km/h). La vitesse est minimale en hiver $0,299 \pm 0,140$ km/h et maximale en été $0,364 \pm 0,17$ km/h. Par nuit, les blaireaux parcourent environ $87,2 \pm 81,6$ ha (0,01 à 479,4 ha) ce qui correspond à $21,3 \pm 16,4$ % (0,01 à 94,2 %) du DV. Concernant les interactions sociales, les auteurs ont montré que les mâles et les femelles dominants dormaient dans le même terrier dans 80 % des cas, en hiver, 60% au printemps et environ 30 à 40 % pour l'été et l'automne. Pour les autres individus, ils dorment ensemble dans le même terrier dans environ 20 à 30 % des cas.

Finlande

Dans le sud-est de la Finlande (région de Virolahti, territoire étudié de 54 km²), le domaine vital moyen de 6 blaireaux (3 mâles et 3 femelles) a été estimé par télémétrie entre 2000 et 2004 pour différentes saisons. Aucune différence n'a été observée entre les sexes. Le DV moyen varie de 920 ± 473 ha au printemps, 780 ± 333 ha en été et 390 ± 273 ha en automne ; la moyenne étant de 670 ± 406 ha (pas de données en hiver pour cause d'hibernation) (méthode Kernel 95 %) (Kauhala *et al.*, 2006). Les auteurs ont également montré que le cœur du DV représentait en moyenne 18 ± 6 % du DV maximum et que les DV des différents blaireaux se chevauchaient fortement. Dans trois régions au Sud de la Finlande (Ile de Ruissalo, près de la ville de Turku, $60^{\circ}26'N$, $22^{\circ}10'E$, 59,7 km² ; Tuulos dans la province de Häme, $61^{\circ}10'N$, $24^{\circ}50'E$, 7,3 km² ; Virolahti dans la province de Kymi, $60^{\circ}32'N$, $27^{\circ}41'E$, 43,7 km²), l'étude menée par télémétrie sur 25 blaireaux (10 mâles et 15 femelles) a montré des domaines vitaux variables selon la région (Kauhala et Auttila, 2010 ; Kauhala et Holmala, 2011). Le DV moyen est de 134 (± 53) ha sur l'île de Ruissalo (n=6 blaireaux), 306 (± 112) ha à Tuulos (n=11) et 949 (± 445) ha à Virolahti (n = 8) (méthode Kernel 95%). Dans cette étude, aucune différence n'est apparue entre les sexes.

France

Dans la région naturelle de l'Argonne ardennaise en contexte forestier, les domaines vitaux individuels (14 animaux suivis ; 5 femelles et 9 mâles) varient de moins de 100 hectares à plus de 450 pour une moyenne de 212 ± 88 ha (méthode Kernel 95 %) (Bodin, 2005 ; Bodin *et al.*, 2006). Il varie également fortement selon la saison : printemps 179 ± 112 ha, été 237 ± 147 ha, automne 196 ± 110 ha et hiver 90 ± 57 ha. Cette étude a également montré que les domaines vitaux ne sont pas centrés sur les terriers principaux et que les aires d'activité intense, déterminées à partir de 50 % de l'activité observée par télémétrie, sont nettement moins importantes que le DV. Elles varient de 9 à 64



ha selon les individus et la période pour une moyenne de 23 ± 12 ha. Ces zones privilégiées représentent en moyenne 11 ± 4 % du domaine vital. La moitié de l'activité des blaireaux est donc située dans à peine plus de 10 % de l'ensemble des lieux qu'ils utilisent. En considérant le groupe familial, l'auteur de cette étude a calculé un domaine vital moyen de 454 ± 75 ha. En contexte forestier feuillu en région Centre (Chambord), le suivi d'un blaireau indique un domaine vital très important de 1084 ha (Lambert, 1990a). En forêt domaniale de Chizé (Hêtraie-Chênaie-Charmaie) et ses environs dans le Centre-Ouest de la France (climat océanique et terrains calcaires jurassiques), le suivi de 5 blaireaux adultes a mis en évidence des domaines vitaux variant de 280 à 400 ha (zone de 3000 ha) (Mouchès, 1981a).

Irlande

Trois régions constituées de prairies boisées (zone très favorable, Castleward), prairies riches (zone favorable, Katesbridge), prairies maigres et landes marécageuses (zone peu favorable, Glenwhirry) ont été étudiées (Feore et Montgomery, 1999). Dans la zone très favorable, comportant 44 terriers (7 principaux) et 28 blaireaux répartis en 4 clans (environ 6,5 adultes par groupe), le domaine vital est de $50,4 \pm 13,4$ ha. Dans la zone favorable (22 terriers dont 4 principaux, 6 blaireaux en 3 clans), le domaine vital est de $127,4 \pm 30,7$ ha. Enfin, dans la zone peu favorable (13 terriers dont 3 principaux, 5 blaireaux en 2 clans), le domaine vital est de 345 ± 70 ha. Au Sud de l'Irlande dans la région de Kilmurry sur une zone de 10 km² dominée par des pâtures, le domaine vital de 6 groupes sociaux est en moyenne de 69,8 ha avec des extrêmes entre 132 et 37 ha pour des effectifs d'adultes dans les clans entre 2 et 11 (moyenne : 4,5 individus) (Sleeman et Mulcahy, 2005). Dans une zone d'environ 775 km², il a été montré qu'environ 45 % des déplacements étaient inférieurs à 1 km et que la distance moyenne était de 1,7 km (max. observé 22 km) (Byrne *et al.*, 2014b). Dans une autre étude, les déplacements journaliers ont été aussi estimés autour de 2 km avec des distances parcourues par les mâles plus importantes en sélectionnant préférentiellement les prés et les haies et en évitant les zones cultivées (Elliott *et al.*, 2015). Au Nord de l'Irlande (54°18'N, 5°38'W) dans une zone d'environ 7 km² dominée par des zones agricoles, le suivi de 15 blaireaux (7 mâles et 8 femelles) appartenant à 5 groupes a montré que les contacts entre les groupes étaient très peu fréquents (<1 % de tous les contacts) alors que les contacts entre groupes étaient journaliers : environ 8 contacts par jour d'une durée moyenne d'environ 7 minutes (étude menée entre décembre 2012 et juin 2013) (O'Mahony, 2015). Les auteurs ont montré que les contacts étaient maximums entre 6 et 7 heures et entre 18 et 19 heures. Ils sont plus fréquents en automne et hiver et plus longs pendant ces périodes plus fraîches.

Italie

Dans le nord-ouest de l'Italie dans la zone protégée de « Garzaia di Valenza », le domaine vital des blaireaux (un groupe social composé de 1 mâle et deux femelles) est apparu faible en automne (47-33 ha, mâle et femelle), augmentait en hiver (190-190 ha) avec des pics au printemps (405-440 ha) et en été (360-292 ha) (Balestrieri *et al.*, 2011). En moyenne, le DV du groupe a été estimé à 348,7 ha avec un cœur de domaine de 104,6 ha. Dans une région très agricole de 10 km² dans la plaine du Pô (Provinces de Vercelli et Alessandria), le domaine vital total d'une femelle a été estimée à 483 ha et celui d'un mâle à 175 ha (méthode MCP95 %). Pour une autre femelle, le DV total a été de 104 ha (MCP95 %) (Remonti *et al.*, 2006a).



Luxembourg

Au nord-est du Luxembourg, à l'est de la rivière Ernzt Blanche, sur un territoire de 5,4 km² entre 225 et 420 m dans une mosaïque d'habitats, le domaine vital individuel varie de 36,6 à 126,7 ha avec une moyenne de $61,7 \pm 32$ ha (5 femelles et 3 mâles) (méthode Kernel 95 %) ; les femelles ayant tendance à avoir un domaine légèrement plus grand que les mâles. Le cœur du domaine varie de 3 à 14,6 ha pour une moyenne de $7,5 \pm 4,4$ ha ce qui correspond à environ 10 % du domaine vital entier (Frantz *et al.*, 2010b). Sur un territoire de 12 km² dans la région de Ermsdorf, le DV au printemps pour trois blaireaux a été estimé à 73 ha (mâle), 59 ha (femelle) et 224 ha (mâle) (méthode MCP100 %) (Schley, 2000).

Norvège

En Norvège, la taille du domaine vital est apparue fortement variable selon l'individu (6 femelles et 5 mâles) et la saison avec des valeurs variant de 101 ha à 1489 ha (Broseth *et al.*, 1997b). Les mâles ont un domaine vital plus grand que les femelles au printemps (915 ha contre 201 ha en moyenne) mais mâles et femelles occupent un territoire équivalent en automne (330 contre 266 ha). Au niveau des DV des groupes sociaux (4 groupes de 1 à 3 blaireaux), les auteurs ont mis en évidence une relation linéaire très significative entre la taille du DV et la discontinuité du couvert forestier : le DV est d'autant plus grand que le couvert forestier est discontinu avec des distances importantes entre les zones forestières.

Pays-Bas

Dans un contexte essentiellement forestier, les surfaces prospectées par les groupes de blaireaux ont été estimées entre 80 et 100 ha (étude menée sur une surface d'environ 100 km²). Les auteurs de cette étude ont montré que les surfaces prospectées étant d'autant plus grande que la population globale augmentait (van Apeldoorn *et al.*, 2006). En 2001, le DV moyen était de 92 ha (moyenne de 11 GS, 30 adultes, 11 jeunes, environ 5 individus par groupe).

Pologne

En contexte montagnard (« Sudetes Mountains » ; 50°04'–51°15'N, 14°40'–17°44'E) dans trois zones de respectivement 636, 162 et 146 km², le domaine vital des groupes varie de 870, 790 et 1360 ha avec une distance entre les groupes voisins variant de $2,9 \pm 1,5$ à $3,8 \pm 1,9$ km (Bartmanska et Nadolska, 2003). Près de Rogów (51°48' N, 10°53' E) dans une mosaïque de bois et de prêtres sur une surface de 89 km², le suivi de 8 blaireaux adultes (2 mâles et 6 femelles) a mis en évidence des distances parcourues par 24 heures variant de quelques centaines de mètres en hiver (< 300 m de novembre à février) à plus de 6 km en été ; la distance parcourue augmentant régulièrement entre mars (~ 2 km) et août (~ 6 km) (Goszczyński *et al.*, 2005). En forêt de Białowieża (52°30'–53°N, 23°30'–24°15'E) sur un territoire boisé de 595 km², le suivi de 13 blaireaux (appartenant à 7 groupes sociaux) par télémétrie sur la période 1997–2001 a montré que les blaireaux parcouraient en moyenne $7 \pm 3,1$ [0,1 à 17,5] km par jour sans distinction entre les sexes et l'âge (Kowalczyk *et al.*, 2006 ; Kowalczyk *et al.*, 2003b). Les auteurs ont montré que les déplacements journaliers étaient positivement liés à la taille du domaine vital et avec le temps d'activité nocturne : les temps d'activité sont élevés



dans les grands DV ce qui correspond à des déplacements journaliers importants. Les durées d'activité sont également d'autant plus grandes que les zones riches en vers de terre (i.e. les forêts de feuillues) sont importantes. Les DV varient selon les sexes et la saison. Pour les mâles (n=7), les DV sont en moyenne de 630, 660 et 550 ha au printemps, en été et en automne (810 ha sur l'année). Pour les femelles (n=3), les DV sont 890, 1460 et 450 ha (1240 ha sur l'année). Les blaireaux prospectent en moyenne 210 ± 220 [10 à 1200] ha avec une différence entre les femelles et les mâles (290 ± 280 contre 180 ± 180 ha) soit environ 19 % de leur DV. Concernant les groupes sociaux (n=8, 2-5 blaireaux par groupe), les DV varient de 370 à 1700 ha pour une moyenne de 920 ± 420 ha (méthode MCP 95%). Pendant leur sortie, la vitesse moyenne de déplacement est de $0,9 \pm 0,4$ [0,3 à 2] km / h (Kowalczyk *et al.*, 2003b). Les distances journalières parcourues sont plus longues en été $8,2 \pm 3,1$ [3,9 à 17,5] km et se réduisent au printemps $6 \pm 2,7$ [0,1 à 10,6] km et en automne $4,8 \pm 1,9$ [1,9 à 7,8] km. Les auteurs ont clairement montré que les DV étaient liés à l'importance des forêts mixtes « chêne-tilleul-charme » (DV d'autant plus petits que les surfaces de ces forêts sont importantes) puis leurs variations saisonnières aux ressources en vers de terre. Elles sont maximales au printemps (486 ± 84 kg / ha), diminuent très fortement en été (106 ± 30 kg / ha) et remontent en automne (204 ± 89 kg / ha). Au sud de la Pologne à l'ouest des Carpathes (49°39'N, 19°02'E), une étude menée sur 95 km² le long d'un gradient altitudinal (250 à 1257 m) a montré un DV de 540 ± 80 (n=5 blaireaux, 2 femelles et 3 mâles) (Myslajek *et al.*, 2012).

Portugal

Dans le sud-ouest du Portugal (Serra de Grândola ; 38°07'N, 8°36'W), dans une région de collines aux biotopes variés à base de chêne liège (zone étudiée de 66 km²), le domaine vital individuel moyen est de 446 ± 76 ha avec des variations de 219 à 886 ha mais sans distinction entre les sexes et les saisons (n=8 blaireaux) (Rosalino *et al.*, 2004). Ces auteurs ont montré que le cœur du domaine était beaucoup plus petit avec des valeurs variant de 10 à 99 ha (moyenne = 38 ± 11 ha).

Suisse

En zone de plaine (Canton de Neuchâtel, zone Saint-Blaise-Cressier-Thielle, 430-630 m), le domaine vital individuel est apparu plus faible qu'en zone de montagne (La Chaux d'Abel, 900-1288 m), respectivement 118 ± 100 ha (n=8 blaireaux) et 261 ± 89 ha (n=3 blaireaux) (méthode MCP95 %) (Ferrari, 1997). Sur le site de plaine pour lequel un nombre suffisant de blaireaux a été suivi, le DV des femelles est apparu nettement plus faible que celui des mâles : 52 ± 40 ha (n=3 femelles) et 159 ± 106 ha (n=5 mâles). Dans la région de plaine la Broye, le domaine vital individuel varie de 50 à 150 ha (suivi de 7 blaireaux) (Do Linh San, 2002a). Entre avril et octobre, les individus occupent en moyenne 3 terriers différents (1 à 4 terriers). En contexte de montagne (~1000 à 1300 m), le suivi de 3 blaireaux par radio télémétrie montre un domaine vital entre 200 et 500 ha avec un cœur de domaine (correspondant à environ 50 % des activités) d'en moyenne 115 ± 43 ha (~ 30 % du domaine vital total) (Do Linh San *et al.*, 2007b). Le domaine vital varie fortement selon les saisons avec un minimum en hiver (< 10 ha) et une forte augmentation pour les autres périodes. Les déplacements nocturnes varient également selon les saisons. En moyenne ~ 5200 ± 2600 m au printemps et en été (0 à 9500 m). Les vitesses de déplacement varient de 0 à 26,2 m / min pour une moyenne de $18,3 \pm 6$ soit environ 1,1 km par h. La vitesse est plus importante au printemps (~ 1,3 km par h.) et minimale en automne (~ 1 km par h.). Les distances nocturnes ne dépendent pas de la longueur de la nuit. Pendant la nuit, les blaireaux prospectent les prairies (50 % des localisations), les forêts (25 %) et les prairies boisées (20 %). Dans une autre région semi-agricole (26 km²) située dans le



piémont des montagnes du Jura Suisse (47°02'N, 7°00'E, alt. 430 à 630 m), le domaine vital varie de 27 à 394 ha (n=8 individus). Selon la méthode utilisée, il est en moyenne de 169 ± 133 ou 206 ± 117 ha soit pour les deux méthodes une estimation autour de 190 ha (Do Linh San *et al.*, 2007a). Le domaine vital tend à augmenter entre le printemps et l'automne. Le cœur du domaine couvre une surface de 43 ± 37 ha ce qui correspond à 21 ± 32 % du domaine total.

Les latrines : indicateurs des domaines vitaux et de la taille des clans familiaux

Le nombre et l'utilisation des latrines sont également des indicateurs de la taille des groupes familiaux ou de la densité des blaireaux et augmentent avec l'importance des clans (Buesching *et al.*, 2016 ; Cresswell et Harris, 1988b ; Hutchings *et al.*, 2002 ; Ivanter, 1973 ; Tuyttens *et al.*, 2001a). En Angleterre, on dénombre entre 1 et 2 latrines par km² pour des densités de blaireaux de l'ordre de 10 individus au km² et entre 3 et 4 pour des densités 3 à 5 fois supérieures (Tuyttens *et al.*, 2001a). Il a été aussi montré que 50 % se trouvent à moins de 50 m du terrier principal et 65 % à moins de 100 m (Cresswell et Harris, 1988b ; Kruuk, 1978a) et que leur nombre varie selon le type d'habitats rencontrés (Delahay *et al.*, 2007 ; Kruuk, 1978a). Les mêmes observations ont été faites en Irlande avec une distance de l'ordre de 30 m entre les terriers principaux et les latrines (Feore et Montgomery, 1999). Leur utilisation varie également selon la saison avec un pic d'utilisation au début du printemps entre mars et mai (Hutchings *et al.*, 2001). En Angleterre (Kilshaw *et al.*, 2009 ; Roper *et al.*, 1993 ; Stewart *et al.*, 2001 ; Stewart *et al.*, 2002) ou en Espagne (Revilla et Palomares, 2002b), il a été également montré que les latrines sont un moyen de marquer les territoires avec des répartitions généralement bimodales : une densité plus forte en bordure et au centre du domaine vital et très faible ailleurs. Par exemple, en Espagne, pour un DV moyen de 406 ± 270 ha, $10 \pm 2,5$ latrines sont situées en dehors du cœur du DV contre $1,4 \pm 0,6$ au centre du DV (Revilla et Palomares, 2002b). Les latrines des bordures sont plus importantes et plus souvent utilisées que celles au cœur du domaine avec également des variations saisonnières marquées (utilisation maximale au printemps et minimale en automne) (Roper *et al.*, 1993 ; Stewart *et al.*, 2001). À *Wytham woods* (Oxfordshire, Angleterre, zone de 4 km²), l'analyse des latrines (n=143) a montré qu'elles étaient souvent proches des troncs et plus souvent associées au conifères qu'aux feuillus (Stewart *et al.*, 2002).



B. Domaines vitaux des blaireaux et des groupes familiaux en Europe

Les données de déplacements des blaireaux et des clans familiaux ont généralement été obtenues à partir des techniques de marquage « baitmarking » ou de suivis par radiométrie ou colliers GPS (« radio-tracking ») (Harris *et al.*, 1990a ; Huck *et al.*, 2008a ; Sadlier *et al.*, 2004 ; Tuytens *et al.*, 2002). À partir de ces données géoréférencées, les domaines vitaux (Burt, 1943) peuvent être estimés (Hayne, 1949) et représentés spatialement (au niveau individuel ou du clan familial) par différentes techniques parmi lesquelles la méthode du polygone convexe minimum (MCP, « Minimum Convex Polygon method ») établie par Mohr en 1947 tient une place majeure (Mohr, 1947). Le MCP est le plus petit polygone dans lequel aucun angle interne n'excède 180 degrés et qui contient toutes les localisations. La méthode MCP connecte donc tous les points ce qui permet le calcul de la surface maximale du polygone. Ce mode de calcul peut cependant entraîner une surestimation importante du DV en incluant les points extrêmes c'est-à-dire une part non négligeable d'habitats non régulièrement utilisés (Burgman et Fox, 2003). Pour éviter ce biais, il est recommandé d'utiliser seulement 95 % des localisations (« 95MCP ») au lieu des 100 % (« 100MCP »). En complément de la méthode MCP, de nombreux auteurs utilisent la méthode Kernel (Worton, 1989). C'est une méthode plus complexe à mettre en œuvre que la méthode MCP mais qui, en raison des possibilités multiples d'ajustement des paramètres d'entrées, apparaît plus flexible et plus précise que la précédente (Seaman et Powell, 1996). Toutefois, si ces deux techniques sont encore très utilisées, il n'existe pas actuellement de consensus sur les méthodes d'estimation des domaines vitaux (Harris *et al.*, 1990b ; Kie *et al.*, 2010 ; Laver et Kelly, 2008). Leurs variations sont complexes et certains auteurs abordent ces dernières comme l'expression de phénomènes de compétition et des équilibres entre coût et bénéfice pour maintenir un grand domaine vital (Adams, 2011). Ainsi, il est souvent difficile de comparer les études entre elles. Dans le cas des blaireaux, les données de base concernent soit des individus soit des groupes familiaux variant selon le nombre d'individus constituant le clan. Les durées des suivis sont également très variables permettant d'estimer le DV sur toute la saison ou sur une partie seulement. À partir de ces données de base, l'application de méthodes différentes (MCP *versus* Kernel) complique également la comparaison des données et la réalisation de synthèse.

Au niveau européen, une synthèse a été publiée en 2011 par Kauhala et Holmala (Kauhala et Holmala, 2011) mettant en évidence une relation entre la taille du domaine vital et la densité de blaireaux au km² (Figure 23).

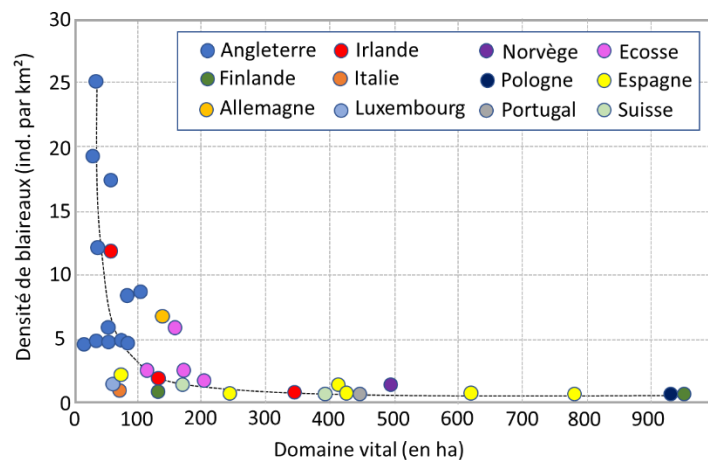


Figure 23 Relation entre la densité de blaireaux (en individus par km²) et le domaine vital des individus. Modifié d'après la méta-analyse de Kauhala et Holmala (2011).



La synthèse présentée ici s'appuie sur 463 données issues de 32 publications provenant de 15 pays (1 à 9 publications par pays) (Figure 24). 136 données concernent le domaine vital des groupes sociaux et 327 données ceux des individus. Parmi ces 460 données, 70 % ont été obtenus par la méthode MCP (324 sur 460 ; 217 données avec l'estimation 100 % (MCP100) et 107 données avec le seuil de 95 % (MCP95)). 24 % ont été obtenus avec la méthode Kernel avec le seuil de 95 % (K95, n=110). 6 % des données sont issus des analyses par « baitmarking » (26 données). Enfin, 3 données sont issues d'estimations faites à partir des distances entre les terriers principaux.

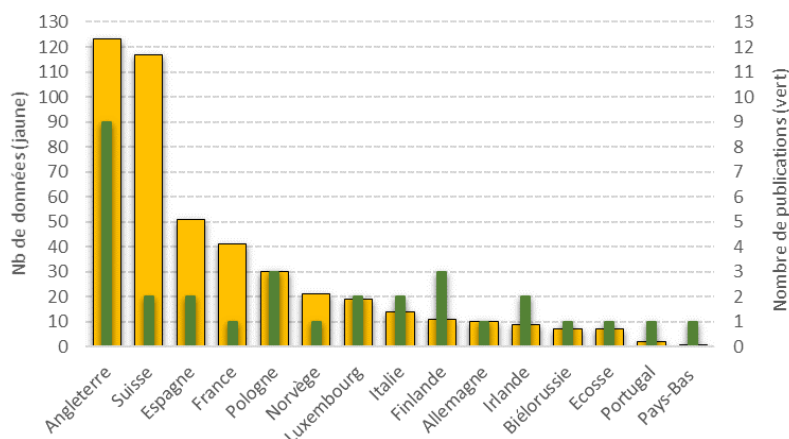


Figure 24 Synthèse des publications (n=32) et des données sur les domaines vitaux des groupes sociaux (n=136) et individuels (n=327) des blaireaux par pays (n=15). Les données ont été triées par ordre décroissant de données disponibles (n total = 463).

Concernant les 327 données individuelles, elles proviennent de 12 pays (16 publications) (Figure 25). Un total de 120 données concerne les femelles, 175 les mâles et 32 des individus sans distinction du sexe. 166 données correspondent au domaine vital annuel, 44 au DV du printemps, 35 au DV d'été, 45 au DV d'automne et 31 au DV d'hiver. 6 données correspondent au DV calculé sur la période printemps-été.

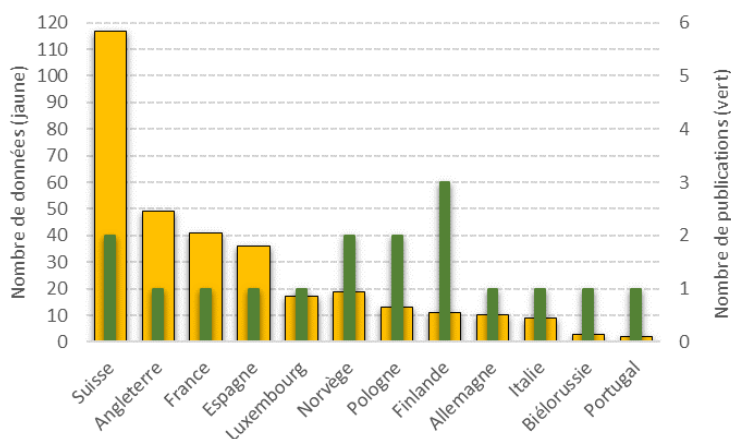


Figure 25 Synthèse des publications (n=16) et des données sur les domaines vitaux individuels (n=327) des blaireaux par pays (n=12). Les données ont été triées par ordre décroissant de données disponibles.

Certains auteurs ayant mis en évidence des différences d'estimation liées à la méthodologie employée (Burgman et Fox, 2003), les relations entre les estimations des domaines vitaux individuels des blaireaux (mâles et femelles confondus) par les méthodes MCP100, MCP95 et K95 ont été établies de façon à juger des écarts entre les différents estimateurs. Les résultats, présentés dans la Figure 26 montrent que les estimateurs donnent des résultats similaires pour les « petits » domaines vitaux inférieurs à 100 ha. En revanche, plus le domaine vital est grand et plus les écarts sont importants

entre MCP100 et les deux autres MCP95 et K95. Ils sont généralement compris entre 100 et 200 ha. Concernant les domaines vitaux des groupes sociaux, les données sont moins nombreuses et seules 12 données permettent de comparer les estimations entre la méthode MCP100 et MCP95. Là encore, les valeurs obtenues par MCP100 sont supérieures à celles obtenues par MCP95. La différence absolue est en moyenne de $+354 \pm 284$ ha et la relative de $+34 \pm 18\%$ (données non montrées). La relation linéaire est : $DVMCP95 = 0,6457 (DVMCP100) + 26,478$ ($r^2 = 0,857$, $n=12$).

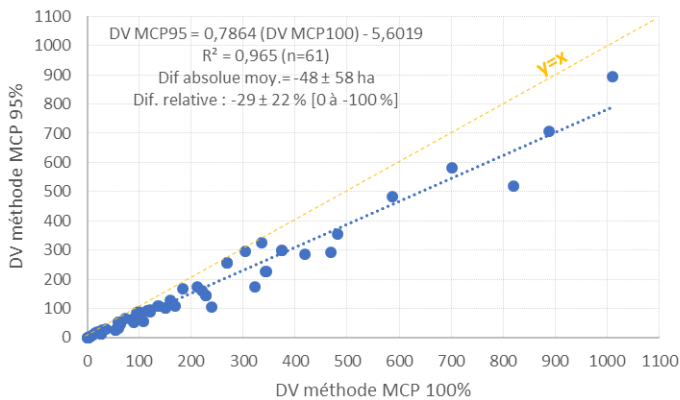
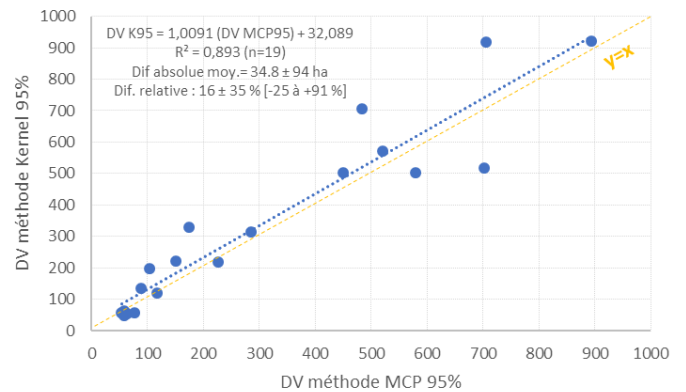
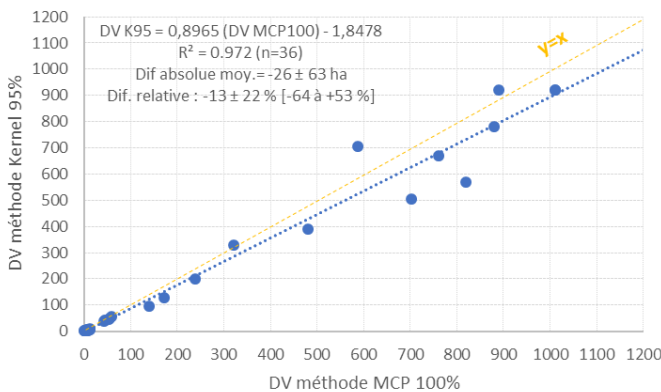


Figure 26 Relation entre les différents estimateurs des domaines vitaux individuels des blaireaux (mâles et femelles). Les données sont issues de 18 études provenant de 9 pays différents. n = nombre de données utilisées pour établir les relations. MCP = méthode du polygone convexe minimum au seuil de 100 et 95 %.

L'estimation MCP100 étant reconnu comme surestimant les DV par intégration des points extrêmes, toutes les données recueillies dans la littérature ont été « standardisées » selon l'estimateur MCP95 jugé plus réaliste. Pour cela, les deux équations établies précédemment ont été utilisées. Pour les individus, les petits domaines vitaux de moins de 10 ha n'ont pas été modifiés (très peu de différence entre MCP100 et MCP95). Finalement, ce sont les données homogénéisées qui ont été utilisées par la suite pour estimer les domaines vitaux des blaireaux en Europe.

Équation 1

Pour les individus : $DV MCP95 = 0,7864 (DV MCP100) - 5,6019$ ($r^2 = 0,965$)

Équation 2

Pour les groupes sociaux : $DV MCP95 = 0,6457 (DV MCP100) + 26,478$ ($r^2 = 0,857$)

Le domaine vital moyen individuel des blaireaux en Europe est de 172 ± 210 ha (166 données). Les femelles tendent à avoir un domaine vital plus petit que les mâles. Concernant les variations saisonnières, le domaine vital augmente au printemps et en été, diminue en automne (d'environ 15 %)



; la plus petite valeur étant observée en hiver avec un domaine vital 5 fois moins important. Concernant les différences entre les sexes, le domaine vital des femelles semble maximal en été et celui des mâles est plus important au printemps (Figure 27).

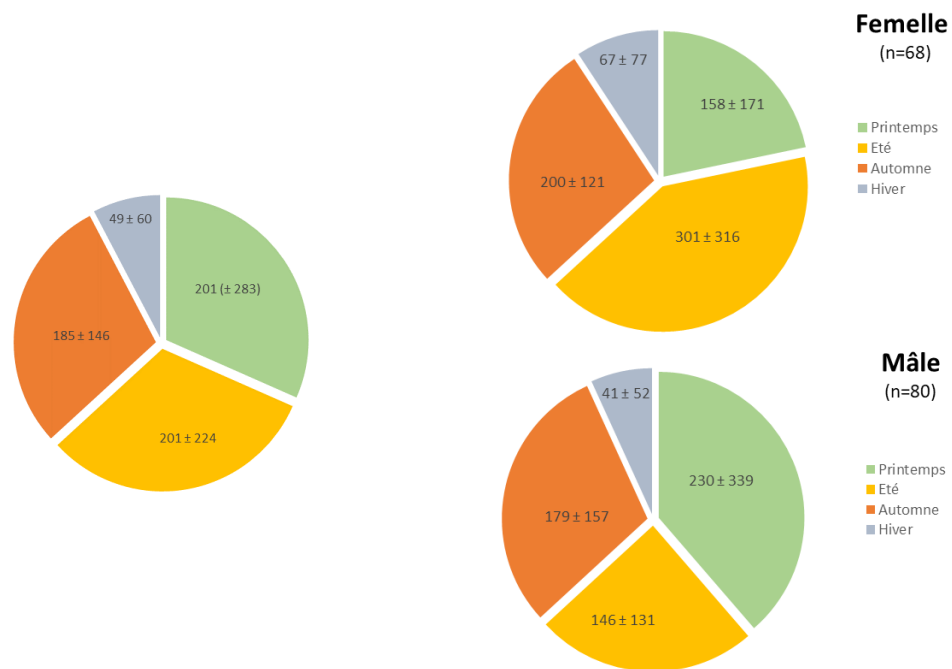


Figure 27 Variation saisonnière du domaine vital (en ha) des blaireaux en Europe (moyenne \pm écartype). Les données sont issues de 13 études provenant de 12 pays différents. La figure du haut correspond aux domaines vitaux sans distinction des sexes (P, E, A, H, Année : 41, 35, 45, 31 et 166 données) et les suivantes en séparant les données des femelles (P, E, A, H, Année : 15, 11, 12, 9 et 68 données) et des mâles (P, E, A, H, Année : 22, 20, 29, 20 et 80 données).

La taille du domaine vital individuel varie très fortement selon la longitude (Figure 28 et Figure 29). Les domaines vitaux les plus petits sont observés en Angleterre (< 20 ha) puis les DV augmentent quand la longitude augmente c'est-à-dire vers l'Est. Ainsi en Europe Centrale, les DV sont souvent supérieurs à 500 ha. Des DV importants sont également observés en contexte aride méditerranéen (Portugal, Espagne). Les DV varient également selon l'habitat. Globalement les DV les plus faibles sont observés pour les zones présentant une grande mosaïque d'habitats (forêts, prairies, pâtures...) ; tendance particulièrement visible en Pologne et en Finlande.



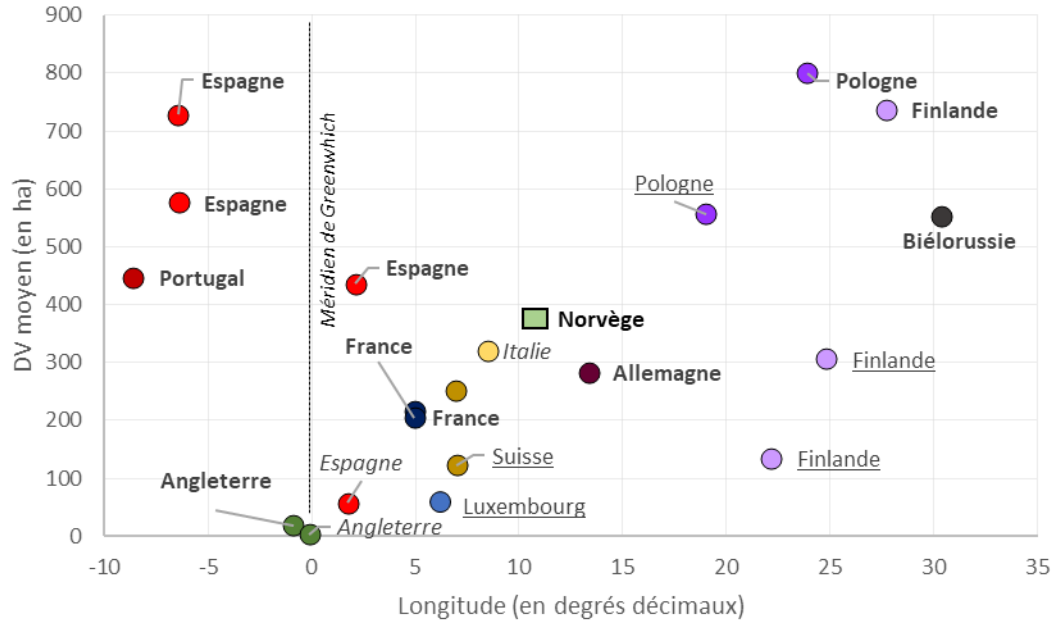


Figure 28 Variation du domaine vital moyen individuel annuel (en ha) des blaireaux en Europe. La figure a été construite à partir de 166 données individuelles annuelles provenant de 11 pays différents (2 à 34 données par pays). La figure représente les domaines vitaux moyens annuels par pays sans distinction des sexes des individus (n=166 données). Pour la Norvège (n=17 données), il s'agit des DV calculés sans les données hivernales. Les données en gras correspondent aux forêts (feuillus, résineuses, mixtes) ; en italique les données en zone ouverte agricole ou zone urbaine (pour l'Angleterre) ; les données soulignées aux mosaïques d'habitats avec forêts, pâtures, prairies...

Ce qu'il faut retenir sur les domaines vitaux individuels

Le domaine vital moyen des blaireaux en Europe est de 172 ± 210 ha mais varie fortement selon la longitude. Les domaines vitaux les plus petits sont observés en Angleterre (< 20 ha) puis augmentent quand la longitude augmente c'est-à-dire vers l'Est. Ainsi en Europe Centrale, les DV sont souvent supérieurs à 500 ha. Des DV importants sont également observés en contexte aride méditerranéen (Portugal, Espagne). Les DV varient également selon l'habitat. Globalement les DV les plus faibles sont observés pour les zones présentant une grande mosaïque d'habitats (forêts, prairies, pâtures...) ; tendance particulièrement visible en Pologne et en Finlande. Les femelles tendent à avoir un domaine vital plus petit que les mâles. Concernant les variations saisonnières, le domaine vital augmente au printemps et en été, diminue en automne (d'environ 15 %) ; la plus petite valeur étant observée en hiver avec un domaine vital 5 fois moins important. Concernant les différences entre les sexes, le domaine vital des femelles semble maximal en été et celui des mâles est plus important au printemps.



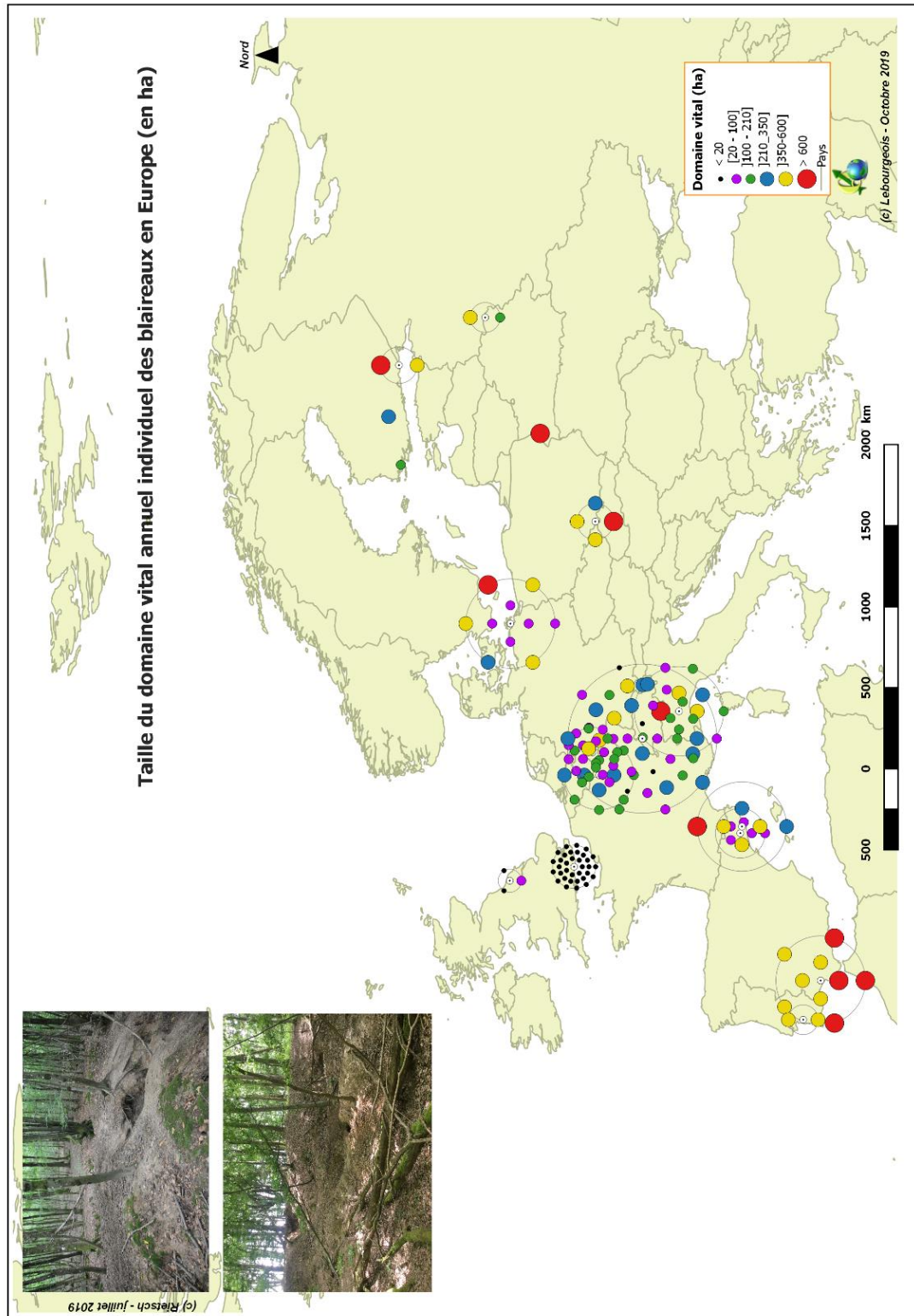


Figure 29 Domaine vital individuel annuel moyen (en ha) des blaireaux (sans distinction des sexes) en Europe. La carte a été construite à partir de 166 données individuelles provenant de 11 pays différents (2 à 34 données par pays). Pour la Norvège, il s'agit des DV calculés sans les données hivernales. Certains points ont été déplacés de façon à éviter les chevauchements (barycentre = points blancs avec cercle)

6. Poids des blaireaux et régime alimentaire

A. Poids des blaireaux

Selon l'habitat, la taille des populations, les ressources et la saison le poids des individus varie (Gomes *et al.*, 2019 ; Kruuk et Parish, 1985 ; Lambert, 1990b ; Macdonald *et al.*, 2002 ; Rogers *et al.*, 1997a). Une étude menée en Irlande montre un poids avoisinant les 11 kg en fin d'automne et en hiver et autour des 8 kg en fin de printemps et en début d'été (Byrne *et al.*, 2015). Les mêmes observations ont été faites en Suisse dans la Broye avec un poids maximum en automne ($14,7 \pm 1,3$ kg ; n=19 blaireaux) et minimal en été ($11 \pm 1,4$ kg) ; les mâles présentant le même poids que les femelles ($12,2 \pm 1,8$ kg) (Do Linh San, 2002a ; Ferrari, 1997). Concernant les jeunes, ces études ont montré un poids moyen de $2,1 \pm 0,6$ kg au moment de leur émergence (8 à 10 semaines après la naissance). Le poids des blaireautins double tous les deux mois entre mai et octobre (3,4 en mai ; 6,3 en juillet ; 10 kg en septembre et 12,3 kg en octobre). Au nord de l'Écosse, le poids moyen des blaireaux a été estimé entre 8,5 et 10,5 kg avec des variations importantes au cours de l'année avec, comme pour les études précédentes, un poids plus faible au printemps et en été et maximum en fin d'automne et en hiver (8 à 9 contre 10 à 12 kg) (Kruuk et Parish, 1983). Une étude plus récente menée aussi en Écosse sur 159 blaireaux a mis en évidence un poids moyen de $9,94 \pm 0,28$ kg pour les mâles et $9,02 \pm 0,32$ kg pour les femelles sans aucune différence entre les blaireaux vivants en zones urbaine ou non urbaine (Gomes *et al.*, 2019). Là encore, le poids est apparu variable selon les saisons : $7,77 \pm 0,24$ kg au printemps, $9,08 \pm 0,34$ kg en été et $11,12 \pm 0,33$ kg en automne.

Dans la forêt de Dalby, située dans le « North York Moors National Park » au nord-est de l'Angleterre, dominée par des peuplements résineux (avec des zones de chênaies et hêtraies), le poids des femelles adultes (> 1 an) et des jeunes (< 1 an) a été estimé respectivement à $8,8 \pm 1,4$ kg (n=9) et $8,1 \pm 1,0$ kg (n=5). Pour les mâles, les poids varient de $9,9 \pm 1,2$ kg (n=9) et $8,2 \pm 1,0$ kg (n=5) (Palphramand *et al.*, 2007). En France, l'étude menée dans la région nommée « Argonne ardennaise » dans l'Est de la France a montré un poids moyen des adultes de $11,3 \pm 2$ kg (n=32) avant des extrêmes de 8 à 17 kg sans différences significatives entre les sexes (Bodin, 2005). Au Luxembourg dans un contexte de plaine (225-420 m) avec une mosaïque d'habitats (prés, champs, forêts), le poids de 8 blaireaux adultes capturés au printemps a varié de 10 à 13,5 kg (moyenne : 11,7 kg) (Frantz *et al.*, 2010b). En forêt de Bialowiezia en Pologne (130 km²), un suivi de l'activité de 13 blaireaux (mâles adulte (7) et subadulte (1), femelles adulte (3) et subadulte (2)), réalisé entre 1997 et 2001, a montré des variations saisonnières importantes du poids corporel. En moyenne, $10,2 \pm 0,9$ et $8,4 \pm 1,1$ kg au printemps pour les adultes et subadultes (n=14 et 3) et près de 19 kg en fin d'automne pour les adultes. En hiver, les blaireaux perdent donc environ 46 % de leur biomasse (Kowalczyk *et al.*, 2003a). Une étude plus récente menée sur 5 blaireaux dans le sud de la Pologne a montré un poids moyen de $12,1 \pm 1,4$ kg (9,5 à 16,5 kg) (Myslajek *et al.*, 2012). Kowalczyk *et al.* (2003a) ont réalisé une méta-analyse qui a montré que la température de janvier expliquait 81 % de la variation de la durée d'inactivité en hiver des blaireaux. Les auteurs ont également montré que plus la durée hivernale d'inactivité était forte et plus le poids des blaireaux étaient élevé en fin d'été et automne. Ainsi, au-dessus de la latitude 60°N, les blaireaux sont inactifs 6 mois et pendant les 6 mois d'activité, ils doublent leur poids. Le poids des blaireaux dépend également de la densité des populations (loi de densité dépendance)



(Rogers *et al.*, 1997a ; Tuytens *et al.*, 2000). En Angleterre, un effet densité-dépendance (poids plus faible en cas de forte densité) a également été observé sur la masse corporelle en automne et hiver pour les femelles et au printemps et en été pour les mâles (Macdonald *et al.*, 2002 ; Rogers *et al.*, 1997a).

La synthèse des données issues de 15 publications et 7 pays (146 données pour les adultes ; 70 femelles ; 70 mâles et 6 indifférenciés ; 40 données pour les jeunes (< 1 an)) ont permis de calculer un poids moyen des **femelles** adultes de $9,90 \pm 2,0$ kg et des **mâles** de $10,9 \pm 2,1$ kg. Les variations saisonnières sont plus marquées pour les femelles que pour les mâles avec pour les deux sexes un poids maximal en automne avant la phase de moindre activité hivernale. Pour les femelles, le poids diminue fortement au printemps très certainement en liaison avec le nourrissage des jeunes (Figure 30).

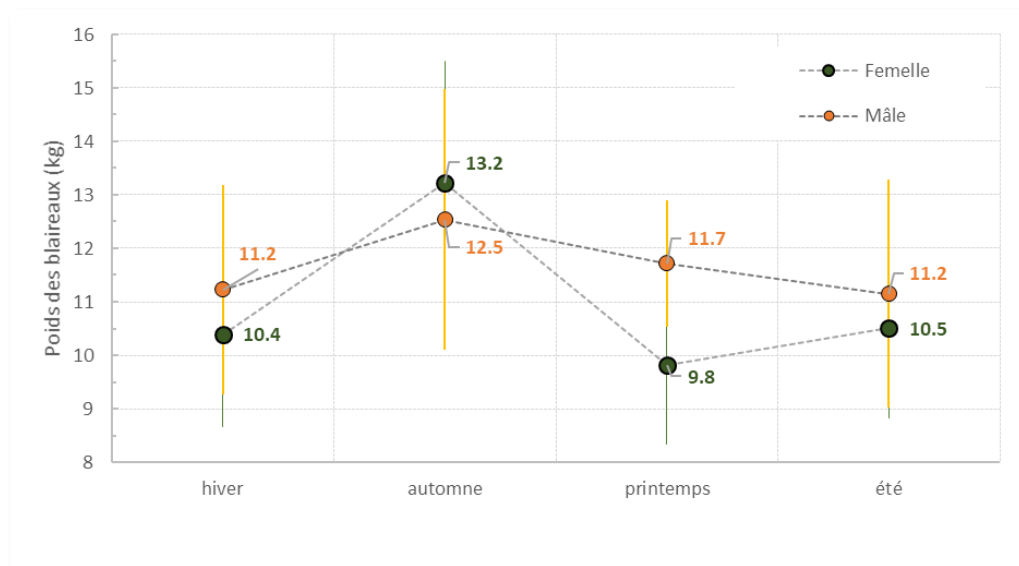


Figure 30 Variation saisonnière du poids des blaireaux femelle et mâle en Europe (7 pays, n= 50 et 51 pour les femelles et les mâles ; 8 à 16 données par saison).

B. Régime alimentaire

En France, les travaux menés dans l'Ouest de la France à Chizé (zones forestière et agricole) à la fin des années 1970 ont été parmi les premiers à analyser le régime alimentaire des blaireaux (Mouchès, 1981a, b, 1982). Cet auteur a montré que vers de terre, végétaux et insectes constituaient les éléments de base pour le blaireau avec également une variation importante entre les saisons liée en grande partie au régime pluvio-thermique. Le blaireau semble consommer préférentiellement des vers adultes (poids équivalent à 3 grammes). La valeur calorifique moyenne par ver étant de l'ordre de 10 à 13 KJ (Bolton et Phillipson, 1976), cet auteur estime qu'il faut au moins 300 vers par nuit pour qu'un blaireau « moyen » couvre ses besoins énergétiques (chiffre a priori rarement atteint dans le contexte étudié). En Angleterre, dans un contexte forestier (Wytham Woods, Oxfordshire), les vers de terre sont également apparus être la ressource essentielle avec une biomasse de vers de terre à l'hectare nettement plus grande sous feuillus (chêne pédonculé, érable sycomore, frêne, charme) et prairies (800 à 1000 kg / ha) que sous conifères ou hêtraie (100 à 200 kg / ha) (Hofer, 1988). Les travaux en Écosse ont confirmé l'importance des vers et de terre dans le régime alimentaire mais également comme facteur explicatif majeur des densités des populations (Gomes *et al.*, 2019 ; Kruuk, 1978b ; Kruuk et Parish, 1981, 1982 ; Kruuk *et al.*, 1979). Ces auteurs ont même défini les nuits « à vers de terre » (« worm nights ») caractérisées par des températures nocturnes supérieures à 0°C et par un cumul de pluies d'au moins de 2 mm dans les 72 heures précédentes (Kruuk et Parish, 1985). Dans leur zone d'étude, ces auteurs estiment un nombre total annuel de « nuits à vers » entre 120 et 160 avec environ la moitié entre avril et septembre. Le nombre moyen mensuel de « nuits à vers » passe de 3 à 5 en hiver à 15-20 en été et automne (juillet à octobre). Dans un contexte urbain dans la ville de Bristol et sa banlieue, le régime alimentaire est apparu extrêmement varié avec aussi bien des vers de terre, des insectes, des oiseaux, des micromammifères, des carottes, des pommes de terre, des légumes variés, des pommes, des mûres, des prunes, du pain... (Harris, 1984). En fait, les différents travaux menés à la fin des années 1980 (Lambert, 1990a ; Shepherdson *et al.*, 1990 ; Skinner et Skinner, 1988) et l'analyse de la littérature faite par Roper (Roper, 1994) a très vite montré que le blaireau est un animal généraliste, opportuniste avec un régime alimentaire extrêmement varié mais souvent à base de vers de terre. Par la suite, de très nombreux travaux menés dans différents pays et contextes ont confirmé ces observations. Ainsi, le caractère opportuniste saisonnier du blaireau avec un régime alimentaire très varié associant végétaux et animaux a aussi été observé en Wallonie (Richet, 2017). Dans la forêt de Dalby, située dans le « North York Moors National Park » au nord-est de l'Angleterre, dominée par des peuplements résineux (avec des zones de chênaies et hêtraies), les vers de terre représente 65 % de la biomasse ingérée par les blaireaux avec un pic de près de 80 % au printemps (Palphramand *et al.*, 2007). Les mêmes observations ont été faites en Norvège, dans des contextes forestiers dominés par les résineux avec un régime alimentaire constitué à près de 80 % de vers de terre au printemps. En automne, les vers de terre constituent encore près de 55 % du régime alimentaire mais les amphibiens près de 25 % des proies (Broseth *et al.*, 1997b). De la même façon au Danemark (Madsen *et al.*, 2002), en Allemagne (Walliser, 2003), en Écosse (Gomes *et al.*, 2019) ou encore en Finlande (Kauhala *et al.*, 1998), le régime alimentaire est varié avec une part très importante des vers de terre. En Biélorussie dans les contextes forestiers (feuillus et résineux), les vers de terre jouent également un rôle central avec une relation étroite entre consommation et disponibilité (Sidorovich *et al.*, 2011). Ainsi, dans les contextes étudiés, la quantité de vers de terre est apparue la plus forte dans les aulnaies (*Alnus glutinosa*) marécageuses avec en moyenne 38,1 kg par ha et la plus



faible dans les pineraies âgées de pin sylvestre développées sur sols sableux acides (2,5 kg par ha). Pour les autres formations végétales, la biomasse moyenne varie de 13,5 à 21,4 kg par ha (Figure 31).

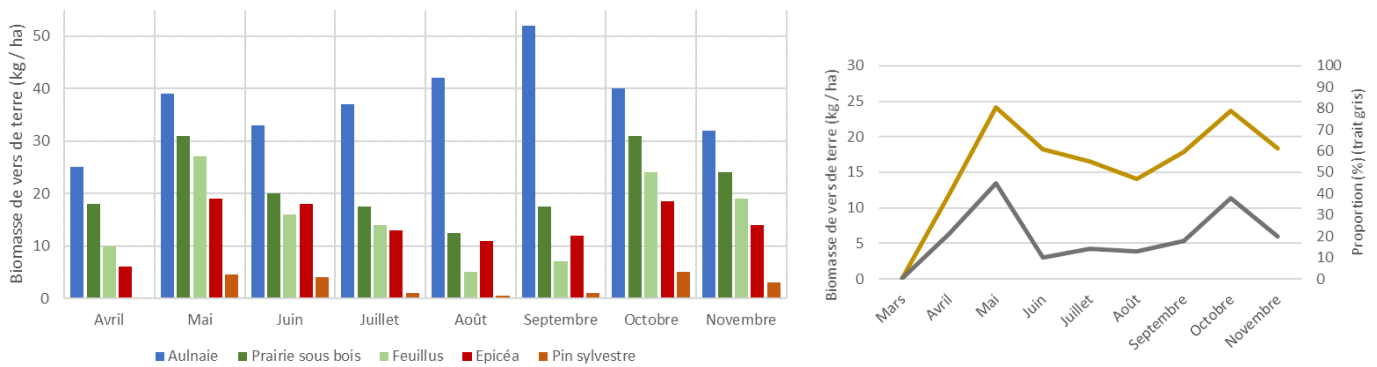


Figure 31 Biomasse par hectare de vers de terre selon le milieu et la période (en haut) et relation avec la proportion observée dans excréments des blaireaux (en bas) dans la région de Vitebsk, district de Garadok en Biélorussie (55°45'N, 30°20'E) (modifié d'après Sidorovich et al., 2011). Chaque habitat a été échantillonné tous les mois entre 1997 et 1999. Pour la biomasse de vers de terre : comptage et biomasse des vers de terre dans les 30 premiers cm de sol sur 1 m² avec 10 répétitions. Aulnaie = Aulnaie marécageuse (*Alnus glutinosa*) ; Feuillus = Bouleau et peuplier moyennement âgés ; Épicéa = peuplements matures ; Pin sylvestre = peuplements moyennement âgés ou matures poussant sur sols sableux acides. Pour la figure du bas, la biomasse de vers de terre est la moyenne de l'ensemble des milieux et l'analyse de la proportion des vers de terre a été effectuée sur 1188 excréments.

En Suisse, l'étude menée sur 85 contenus stomacaux récoltés entre 1973 et 1982 a montré que le régime ne variait pas entre les sexes et que les vers de terre étaient un aliment essentiel (Lüps *et al.*, 1987). Ces auteurs ont montré que les lombrics représentaient plus de 25 % du volume pour plus de 50 % des blaireaux. Les auteurs ont également montré que les guêpes, les cerises, les prunes ou encore le maïs étaient également consommés mais moins fréquemment. En revanche, en cas de consommation, ces aliments étaient les seuls consommés. Les études menées dans le même contexte sur un plus grand nombre de contenus stomacaux (217) ont montré que la proportion d'aliments carnés et végétaux était de 55 % et 45 % respectivement (Roper et Lüps, 1995). Des études plus récentes menées aussi en Suisse confirment une variation du régime alimentaire selon l'habitat : à base de maïs, de végétaux et de fruits en plaine et régime nettement plus carné en montagne (micromammifères, insectes) avec dans les deux cas une part égale pour les vers de terre (10 % du régime) (Ferrari, 1997 ; Fischer *et al.*, 2005). L'importance des invertébrés (essentiellement des insectes, Coléoptères, Lépidoptères...) a également été montré dans les Alpes italiennes à partir d'analyse de 76 fèces échantillonnés entre 1560 et 2500 mètres d'altitude (Lucherini et Crema, 1995). Une étude plus récente menée le long d'un gradient altitudinal plus important (200 à 1300 m) a montré qu'en plus des vers de terre et des insectes, les fruits représentaient une part importante du régime alimentaire (Marassi et Biancardi, 2002). Ces résultats ont été confirmés dans la Vallée de « Fiemme » à l'Est des Alpes italiennes (840 à 1550 mètres d'altitude) dominée par des forêts résineuses (60 % ; épicéa, mélèze) et mixtes (13 % ; hêtre, épicéa...). Dans cette vallée, les fruits représentent 90 % du régime alimentaire (en fréquence et 80 % en volume) avec une part très importante des rosacées (pommes, framboises, fraises des bois, merises...) (Prigioni *et al.*, 2008).

Si les vers de terre représentent une part importante de l'alimentation, certaines études montrent cependant que le blaireau peut consommer d'autres proies voire se spécialiser. Ainsi, en Russie, les insectes et les petits mammifères sont apparus les proies les plus consommées par les blaireaux (respectivement 30 % et 20 % du volume des aliments consommés) ; les vers de terre ne représentant que 5% des consommations (Roper et Mickevicius, 1995). En Espagne, dans des zones sèches dominées par les pâtures et forêts à base de chêne liège, le régime alimentaire des blaireaux est constitué de jeunes lapins puis d'invertébrés et de fruits (Fedriani *et al.*, 1998 ; Fedriani *et al.*, 1999 ; Martin *et al.*, 1995). L'étude menée dans le Parc de Donana a montré que les lapins pouvaient représenter plus de 60 % des proies ingérées pour un pourcentage de la biomasse d'environ 50 % (Revilla et Palomares, 2002a). Cependant, en zone méditerranéenne, il apparaît que le régime alimentaire varie fortement selon le contexte avec une part importante des vers de terre dans les conditions les plus humides (Rodriguez et Delibes, 1992 ; Rosalino *et al.*, 2003, 2005c ; Virgos *et al.*, 2004 ; Zabala *et al.*, 2002). Une étude récente montre que les insectes, les petits mammifères... sont fortement consommés dans le maquis, les figues et les oranges dans les zones garrigues sèches, les vers de terre et les insectes en contexte forestier plus humides (Requena-Mullor *et al.*, 2016). Au Portugal, dans la « Serra de Grandola », les insectes et les fruits (glands, olives...) sont également à la base du régime alimentaire des blaireaux (Loureiro *et al.*, 2009) comme dans le parc naturel de Maremma en Italie (Pigozzi, 1988). Globalement, en contexte méditerranéen, il apparaît que les fruits jouent un rôle central dans l'alimentation des carnivores et notamment du blaireau (Rosalino et Santos-Reis, 2009). En Italie, dans le parc naturel de Maremma, il a été montré qu'en fin d'hiver et au printemps, les larves de coléoptères étaient fortement consommées avec un taux de réussite des captures de l'ordre de 80 % (Pigozzi, 1989). Cet auteur a montré que les blaireaux creusaient un trou de 13 ± 3 cm pour déterrer les larves et que le creusement durait en moyenne 20 ± 7 secondes.

En France, il a été montré que le crapaud commun pouvait également représenter une part importante du régime alimentaire du blaireau (30 % en forêt de Chambord) (Henry, 1984a, b). Dans la méta-analyse publiée en 2005, il a aussi été montré que les oiseaux pouvaient être consommés par les blaireaux : environ 6 % des proies (sur environ 37 000 fèces et contenus stomacaux analysés) (Hounscome et Delahay, 2005). L'analyse plus récente portant sur 22 études menées en Europe confirment des grandes variations du régime alimentaire des blaireaux. Les auteurs ont montré une corrélation positive entre l'importance des vers de terre dans le régime alimentaire et la latitude (35 à 60°N) : consommation élevée des vers de terre pour les latitudes > 45°N correspondant également à des précipitations de plus en plus importantes pendant l'été. Pour les latitudes plus basses correspondant à des climats plus chauds et secs, la consommation en insectes ou encore en reptiles devient plus importante (Li *et al.*, 2013). Enfin, une étude récente menée en Angleterre (Woodchester Park) a montré que le comportement alimentaire pouvait également varier entre les groupes mais aussi entre les individus d'un même groupe social partageant le même territoire et ayant accès aux mêmes ressources. Ces études suggèrent une certaine spécialisation des individus dans leur utilisation des ressources (Robertson *et al.*, 2014, 2015b). Il a été aussi montré récemment que le blaireau pouvait avoir un comportement de charognard surtout vis-à-vis des faons de chevreuil (Young *et al.*, 2015).

Concernant les dégâts aux cultures, (Roper *et al.*, 1995) ont montré que les blaireaux préféraient le blé à l'orge et que les dégâts étaient très faibles. Pour le blé, les auteurs ont estimé des pertes inférieures à 0,1 % de la production totale c'est-à-dire environ 7 kg par hectare. En contexte très agricole, les blaireaux sont également capables de visiter des fermes (Tolhurst *et al.*, 2009). Les auteurs de cette étude menée dans le Sussex entre juillet 2003 et juin 2005 ont montré que les visites étaient peu fréquentes les jours de fortes pluies mais augmentaient avec les températures minimales.



Dans ce cas, les blaireaux (surtout les mâles) visitent préférentiellement les fermes disposant de réserves alimentaires et notamment de tourteaux riches en protéines ; nourriture servant à l'alimentation du bétail. Pour éviter les visites des blaireaux les jours secs et chauds dans ces fermes (et donc diminuer les risques de transmission de la tuberculose bovine), les auteurs préconisent l'utilisation d'une barrière électrifiée (Tolhurst *et al.*, 2008).



7. Activités et cycles saisonniers

L'analyse des cycles saisonniers permet bien évidemment de comprendre le rythme de vie des organismes vivants (Raible *et al.*, 2017) mais également d'appréhender le problème complexe de la coexistence sur un même territoire des différentes espèces (Monterroso *et al.*, 2014). Chez les blaireaux, la recherche du déterminisme des heures de sortie et de rentrée des blaireaux est une préoccupation ancienne des chercheurs (Lloyd, 1968 ; Mouchès, 1981a ; Neal, 1948). Si les cycles solaires ont été rapidement considérés comme facteur important dans les activités des blaireaux et leur métabolisme (Charron *et al.*, 1991 ; Cresswell et Harris, 1988a ; Mouchès, 1981a ; Neal, 1986), d'autres facteurs comme la température de l'air (Bevanger et Broseth, 1998) ou du sol (Noonan *et al.*, 2014), les précipitations (Noonan *et al.*, 2014), la couverture nuageuse (Lloyd, 1968), la présence de la lune (Cresswell et Harris, 1988a) ou encore les dérangements humains (Tuytens *et al.*, 2001b) ont aussi été évoqués. En Angleterre dans une zone de 30 km² autour du village de Waddesdon, Buckinghamshire, il a été clairement montré qu'en période hivernale la date de sortie des blaireaux dépendaient fortement de la température minimale nocturne avec une sortie très retardée voire une absence de sortie pour des températures minimales sous les -1 °C. En revanche, des températures supérieures à 5°C correspondaient à des sorties régulières (Lindsay et Macdonald, 1985). Différentes études montrent que la diminution saisonnière du métabolisme de base coïncide avec la réduction des activités physiques et la diminution de la température corporelle ce qui explique la léthargie partielle des blaireaux en hiver (Bevanger et Broseth, 1998 ; McClune *et al.*, 2015 ; Tanaka, 2006). Ainsi, en Norvège, la température corporelle des blaireaux diminue de 2 à 3°C de novembre à décembre (léthargie hivernale) pour réaugmenter progressivement jusqu'au début du mois de mars. Les auteurs montrent que cette variation de la température corporelle est d'abord contrôlée par la photopériode puis dans une moindre mesure par la température extérieure (Bevanger et Broseth, 1998). En fait, le déterminisme des cycles d'activités est complexe mais la photopériode semble jouer un rôle important. Les études menées à Bristol au début des années 1980 ont montré que le cycle annuel d'activité dépendait d'abord de la longueur du jour (relation positive). En revanche, l'absence de nuage et un clair de lune trop important retardent la sortie et réduisent la vitesse de déplacement nocturne ainsi que la zone prospectée (Cresswell et Harris, 1988a). Au niveau saisonnier, des températures élevées au printemps et en automne favorisent l'activité. Cependant, en automne, des pluies trop abondantes minimisent les durées des sorties. L'importance de la photopériode a été confirmée par des études récentes menée à Wytham Woods, Oxfordshire (44,24 km² ; 51°46'92"N ; 1 19'19"W) dans un contexte de forte densité (36,4 ± 2,6 individus au km²). Il a été montré que l'activité des blaireaux en automne dépendait fortement de la longueur du jour en interaction avec l'humidité relative de l'air (effet +), de la pluviométrie (effet +) et de la température du sol (effet - des températures élevées) (Noonan *et al.*, 2015a ; Noonan *et al.*, 2018 ; Noonan *et al.*, 2014). Les auteurs ont montré que les blaireaux ayant une activité plus soutenue étaient également les blaireaux les plus gros. Ils ont également utilisé leurs modèles pour prédire l'activité des individus dans le cadre du changement climatique. Les auteurs suggèrent que les modifications de la phénologie pourraient entre autres augmenter le risque de collisions routières en périodes automnale et hivernale.

En Espagne, dans le parc national de Doñana sur la bordure ouest de la rivière Guadalquivir (zone étudiée de 25 km²), l'activité journalière des blaireaux a été estimée à 8,2 (± 2,1) heures (3 à 11,3 heures) sans différence notable entre les individus. En revanche, les auteurs ont montré que l'activité était plus forte en été (environ 10 h) et plus faible en automne et en hiver (environ 6 h) (Rodriguez *et*



al., 1996). Les auteurs ont montré qu'il y avait une tendance positive entre la photopériode et cette durée d'activité. Au sud-ouest de la péninsule ibérique dans Parc de Donana (~37°9'N – 6°26' O), le suivi télémétrique de 27 blaireaux a montré une activité journalière de $9,7 \pm 2,7$ heures (1 à 20 heures) stable entre les saisons et les années (deux années de suivi) pour les mâles et femelles adultes dominants (Revilla et Palomares, 2002b). Dans le Sud-Ouest du Portugal, dans un contexte de forêt dominée par le chêne liège, le radiopistage de 6 individus pendant 20 mois a montré une durée d'activité autour de 8h30 avec une sortie entre 18 h et 20 h et une rentrée entre 5 h et 8 h (Rosalino *et al.*, 2005b) mais sans corrélation nette avec le cycle solaire. Les blaireaux parcourent en moyenne 4377 ± 239 m par jour (0 à 9159 m) avec une légère tendance à des mouvements plus longs chez les mâles. Dans seulement 36 % des cas, les blaireaux retournent dans le même terrier plusieurs jours de suite mais les femelles retournent plus fréquemment dans le même terrier que les mâles. La distance moyenne entre les terriers utilisés est de 295 m et augmente au printemps et en été.

En Suisse, dans un contexte montagnard (995 à 1288 m) sur une zone de 30 km² (La Chaux d'Abel, (47°09'N, 6°56'E), des suivis télémétriques de 2 mâles et 1 femelle ont montré des activités nocturnes toute l'année ; les rares activités diurnes étant observées en fin de soirée. Les blaireaux sont actifs entre 20-21 h et 4-5 h du matin (Do Linh San *et al.*, 2007b, 2010). Les blaireaux sortent entre 30 minutes et 2h30 après le coucher et rentrent entre 30 minutes et 2h30 avant le lever. La température joue également un rôle dans le cycle saisonnier. Des températures très froides (< -5°C), des sols gelés ou fortement couverts de neige limitent l'activité des individus. À l'opposé, les activités les plus intenses ont lieu dans les nuits chaudes (> 5°C) quand les sols sont secs. En automne, l'activité est maximale durant les nuits calmes (sans vent) chaudes et pluvieuses. Les jours venteux et froids réduisent l'activité. Au printemps et en automne, la durée d'activité est de $8,1 \pm 2,4$ h. Les périodes de repos varient entre 45 min et 1 heure.

En Pologne près de Rogów (51°48' N, 10°53' E) dans une mosaïque de bois et de prêtres sur une surface de 89 km², le suivi de 8 blaireaux adultes (2 mâles et 6 femelles) a mis en évidence des variations saisonnières de l'activité nocturne. En hiver (novembre à février), les blaireaux sont actifs entre 21 h et 2 h du matin mais restent peu en surface (au maximum un quart d'heure par heure d'activité). En mars et avril, les blaireaux sont actifs plus de 9 heures entre 20 h et 4 h du matin et l'activité de surface représente environ 60 % du temps d'activité. De mai à août, l'activité peut dépasser 10-12 heures (entre 18 h et 5 h du matin) avec une activité de surface qui représente entre 80 et 90 % de l'activité totale entre 22 h et 2 h du matin. À cette période, les animaux sortent avant le crépuscule et rentrent après lever du soleil (Goszczyński *et al.*, 2005). Les calculs réalisés par les auteurs montrent qu'en hiver, les blaireaux passent environ 1 h dehors mais avec un pic notable en février. Entre mars et septembre, la durée augmente de 3 à 7 heures. Le nombre de blaireaux qui quitte le terrier dépend de la longueur du jour (plus important pendant les jours longs), de la température (moyenne ou minimale) (absence de gelées) et, dans une moindre mesure des précipitations. En forêt de Bialowiezia sur une surface de 130 km², un suivi de l'activité de 13 blaireaux (mâles adulte (7) et subadulte (1), femelles adulte (3) et subadulte (2)) a été réalisé entre 1997 et 2001 par suivi télémétrique (37 à 1101 jours de suivi ; 459 jours en moyenne par blaireau) (Kowalczyk *et al.*, 2003a ; Kowalczyk *et al.*, 2004). L'activité des blaireaux varie selon la saison avec une inactivité presque totale en décembre et janvier suivi par une augmentation progressive en février (42 % des jours) et mars (83 % des jours). Pendant l'hiver, les auteurs ont montré que le % de jours avec activité était étroitement lié à la température moyenne mensuelle (% jours = $38,490 + 10,018 (T)$, $r^2 = 0,55$). Des températures mensuelles inférieures à -4°C se traduisent par une inactivité totale et > 5°C par une activité totale. L'activité hivernale correspond à, en moyenne, 26 % de l'activité annuelle. Au printemps



et en automne, 80 % de l'activité a lieu entre 20 heures et 3 heures du matin. En automne, les auteurs ont montré que les blaireaux étaient plus actifs en fin de nuit (entre 4 et 5 heures) et en fin de journée (18 heures). Les adultes mâle et femelle ont le même comportement mais les subadultes commencent leur activité environ 2 heures plus tard. Au printemps et en automne, les blaireaux commencent leur activité environ 1 heure après le coucher du soleil et rentre au terrier environ deux heures avant le lever du soleil. En été, les blaireaux sortent environ 1 heure avant le coucher et rentre environ 30 minutes après le lever (Figure 32). L'heure moyenne de sortie est 19 h et celle de rentrée 03h42. Entre mars et novembre, les blaireaux sont actifs entre 0,5 et 15 h pour une moyenne d'environ 8h. Au printemps, les blaireaux sont actifs environ 7 h, environ 9h30 en été et environ 8 h en automne. Cette différence d'activité semble être liée aux différences de disponibilité en vers de terre entre les saisons avec une durée d'autant plus longue que la quantité en vers de terre est faible (486 ± 84 , 106 ± 30 et 204 ± 89 kg / ha au printemps en été et en automne).

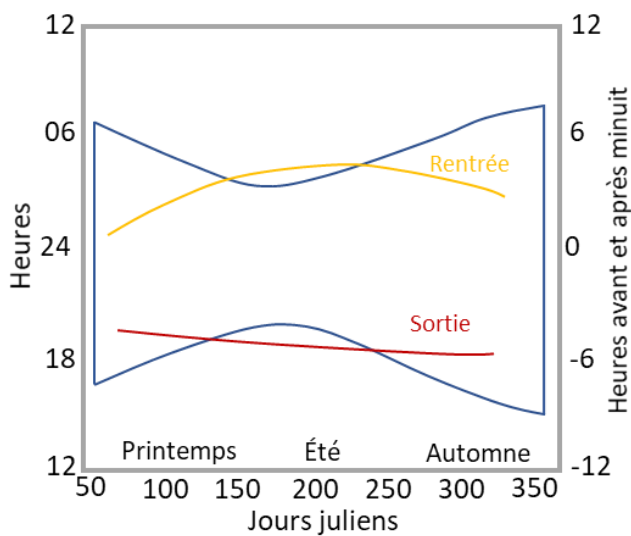
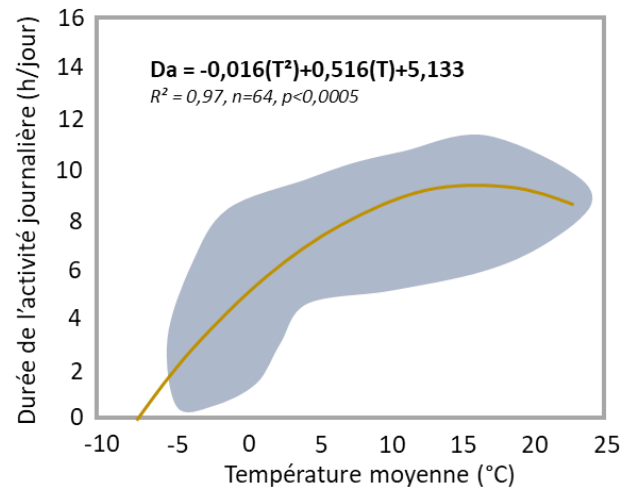


Figure 33 Relation entre la durée d'activité journalière des blaireaux (en heures par jour) selon la température moyenne (modifié d'après Kowalczyk et al., 2003).

Figure 32 Heures de rentrée et de sortie du terrier au cours de l'année. Les lignes jaune et rouge représentent les ajustements des nuages des points. La zone délimitée par les lignes bleues représente la durée de la nuit (modifié d'après Kowalczyk et al., 2003).



La durée d'activité journalière (en h/jour) varie aussi fortement selon la température avec une réduction forte des activités en dessous de zéro degré et un léger ralentissement pour les fortes chaleurs (Figure 33). Dans cette étude, les auteurs ont réalisé une méta-analyse sur des données européennes qui a montré que la température de janvier expliquait 81 % de la variation de la durée d'inactivité en hiver des blaireaux. La relation entre cette durée et la température de janvier est linéaire : D (jours) = $62,932 - 5,489 (T \text{ janvier})$, $r^2 = 0,81$, $p < 0,0005$ (T moyenne de janvier entre -30°C et 10°C). Les auteurs ont également montré que plus la durée hivernale d'inactivité était forte et plus le



pois des blaireaux étaient élevé en fin d'été et automne. Ainsi, au-dessus de la latitude 60°N, les blaireaux sont inactifs 6 mois et pendant les 6 mois d'activité, ils doublent leur poids.

En Bulgarie, une étude menée sur deux terriers en plaine et en montagne entre septembre 2008 et août 2009 a montré que les blaireaux sortaient entre 19 h et 21 h et que les plus fortes activités étaient observées pour les températures comprises entre -2 et 12 °C (Racheva *et al.*, 2012). En Russie, sous un climat doux en été (moy : 17 à 18°C) et très froid en hiver (moy : -11 à -12°C), le suivi par caméras de 9 terriers entre 2006 et 2009 localisés dans la « Darwin Reserve » et de 2 terriers entre 2016 et 2017 dans le « Meschera National Park » a permis de préciser l'activités des blaireaux aux niveaux des terriers entre juin et octobre (Sidorchuk et Rozhnov, 2018). Sur la période étudiée, les auteurs ont mis en évidence une forte activité autour des terriers aussi bien pendant la journée que pendant la nuit. L'activité est plus forte entre 4 et 7 heures du matin et un peu plus faible entre 10 et 14h. Par la suite l'activité augmente graduellement entre 14 et 18h avec un pic entre 18 et 21h. L'activité apparaît aussi plus faible entre 22 h et 3 h du matin. Les auteurs estiment que ce comportement diurne qui diffère fortement des comportements généralement observés est lié en grande partie à l'absence d'activité humaine dans la zone.

L'importance du cycle solaire (heures de lever et du coucher du soleil, durée du jour et de la nuit) et des températures sur le rythme d'activité des blaireaux a été confirmée par une étude récente menée sur 6 ans (avril 2013 à juin 2018, 1538 jours) grâce à un suivi par caméras d'un terrier principal (400 m², 17 gueules) situé en forêt (Chênaie-Hêtraie) dans l'Est de la France (Lebourgeois, 2020b, 2021). Il apparaît qu'au printemps et en été, les sorties des blaireaux se sont échelonnées entre 19h30 et 21h30 (en heures locales) avec un pic de sortie entre 20h30 et 21h (33 %) (Figure 34). En automne, 42 % des sorties ont eu lieu entre 19h et 20h et 29 % avant 19h. En hiver, la gamme de variation apparaît plus large et environ 60% des sorties ont lieu avant 20h. Concernant les rentrées, près de 50 % ont eu lieu entre 5h30 et 6h30 au printemps avec un léger pic entre 5h30 et 6h (26 %) (Figure 35). En été, 26 % des rentrées ont eu lieu avant 5h du matin. En automne, les sorties ont été plus variables. Elles ont été observées entre 5h30 et 7h30 avec cependant un léger pic entre 6h et 6h30. En hiver, la majorité des rentrées se sont effectuées entre 6h et 7h30 avec cependant, comme pour l'automne, un léger pic entre 6h et 6h30

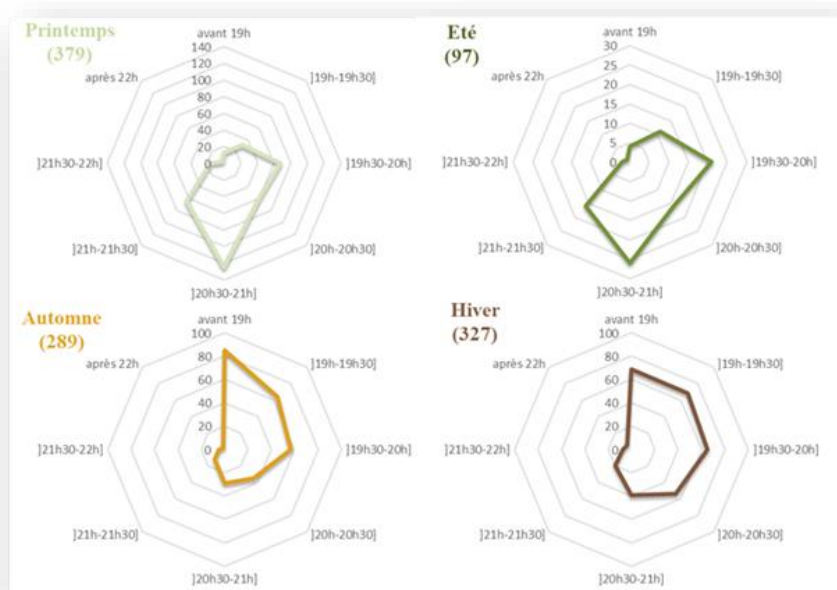


Figure 34 Répartition des heures de sortie du premier blaireau par saison (nombre de données) sur la période avril 2013 à juin 2018 (n=1538 jours avec pose de 1 à 3 pièges photographiques, n= 1092 données). Les heures de sortie sont exprimées en heure légale.



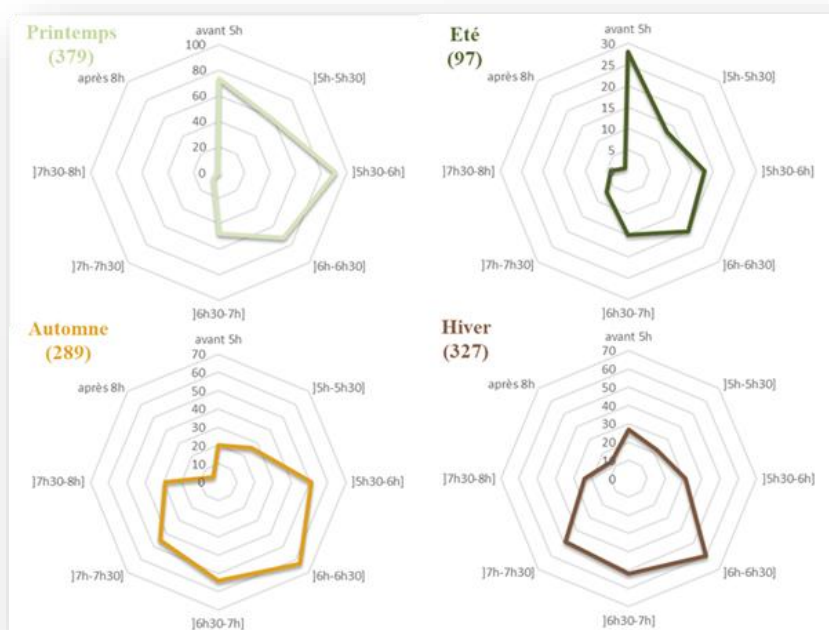


Figure 35 Répartition des heures de rentrée du premier blaireau par saison (nombre de données) sur la période avril 2013 à juin 2018 (n=1538 jours avec pose de 1 à 3 pièges photographiques, n= 1026 données). Les heures de rentrée sont exprimées en heure légale.

Cette étude a montré que la sortie des blaireaux est essentiellement déterminée par la durée du jour et l'heure de coucher du Soleil (Figure 36). Ainsi, pour les jours longs (printemps et été), les blaireaux émergent du terrier généralement entre 30 et 45 minutes avant le coucher du soleil. Pour les jours courts (automne et hiver), les blaireaux quittent le terrier largement après le coucher (2h à 2h30). Les paramètres climatiques journaliers ont un poids beaucoup moins important que le cycle solaire. Cependant, les modèles statistiques ont clairement mis en évidence une interaction avec les températures maximales de la journée qui explique en partie la forte variation observée (Figure 37). En automne et en hiver, quand les jours sont courts, des températures maximales dépassant les 10 °C pendant la journée se traduisent par une sortie plus précoce des blaireaux. Pendant l'été, des maximales dépassant les 25°C sont également un facteur déclenchant des sorties plus précoces. Les effets des autres paramètres climatiques sont beaucoup moins nets. Cependant, il semble que des jours très venteux, nuageux (c'est-à-dire avec un faible ensoleillement) et très pluvieux retardent la sortie des blaireaux (données non montrées).

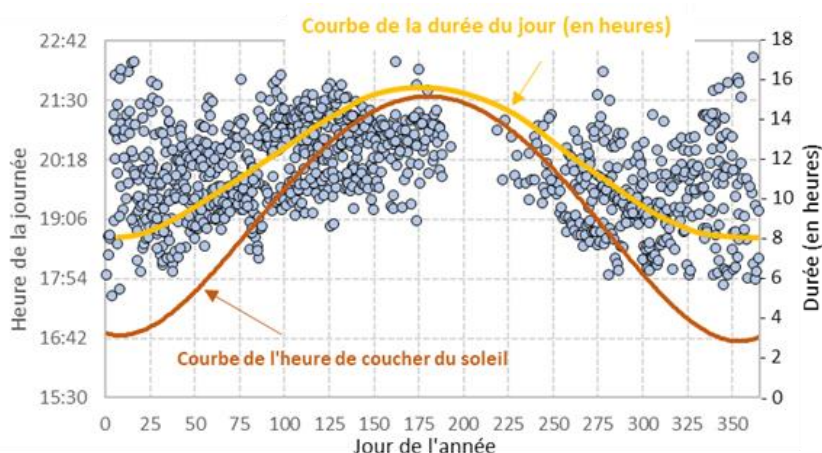


Figure 36 Variation saisonnière des heures de sortie des blaireaux (points bleus) sur la période avril 2013 à juin 2018 (n= 1092 données). Les jours de l'année sont exprimés en jour julien (1 à 365/366). Les courbes de l'heure locale de coucher du soleil et de la durée du jour sont présentées.

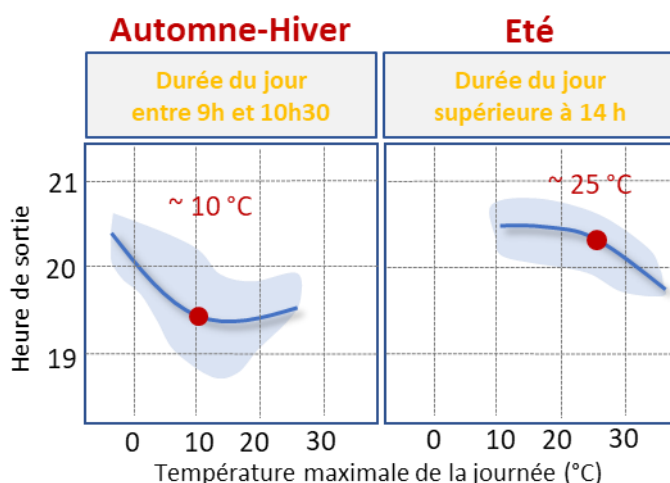


Figure 37 Effet de la température maximale journalière (°C) sur l'heure de sortie des blaireaux pour deux conditions de durée du jour : jours courts de moins de 10h30 en automne et hiver et jour long de plus de 14 heures en été. La zone bleutée montre l'enveloppe des points et la courbe l'ajustement statistique (relations issues des modélisations statistiques par les « forêts d'arbres aléatoires »). Les chiffres correspondent au seuil pour lequel la relation avec la température change fortement

Comme pour les heures de sortie, ce sont les paramètres liés au cycle solaire qui jouent un rôle central pour expliquer les heures de rentrée (**Figure 38**). Pour les nuits courtes (printemps et été), les blaireaux retournent dans le terrier habituellement une heure avant le lever du soleil et entre 1h30 et 2 heures pour les nuits longues (automne et hiver). Comme précédemment, les paramètres climatiques journaliers ont un poids beaucoup moins important que le cycle solaire. Pour les heures de rentrée, seule la prise en compte des températures minimales de la nuit améliore la compréhension de l'heure de retour au terrier (**Figure 39**). L'effet est particulièrement fort en hiver avec une rentrée beaucoup plus précoce les nuits de gelées.

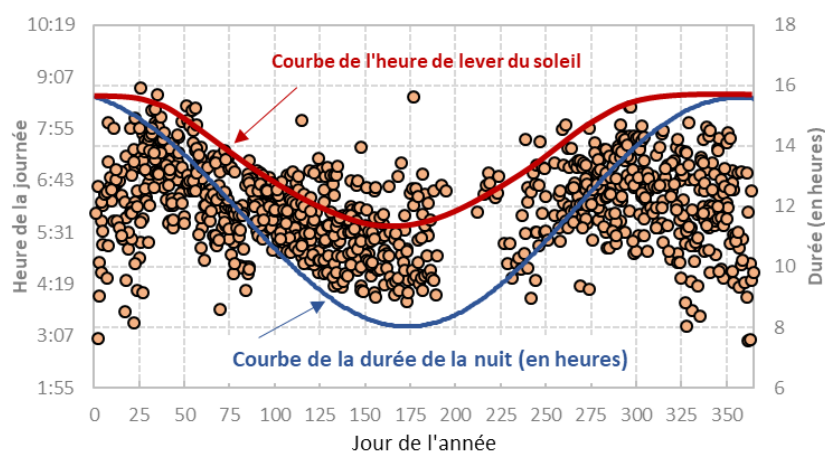


Figure 38 Variation saisonnière des heures de rentrée des blaireaux (points orange) sur la période avril 2013 à juin 2018 (n= 1026 données). Les jours de l'année sont exprimés en jour julien (1 à 365/366). Les courbes de l'heure locale de lever du soleil et de la durée de la nuit sont présentées.



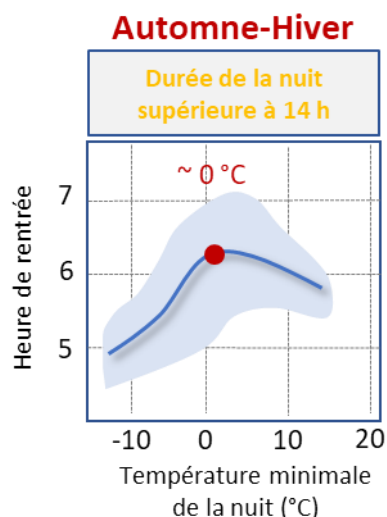
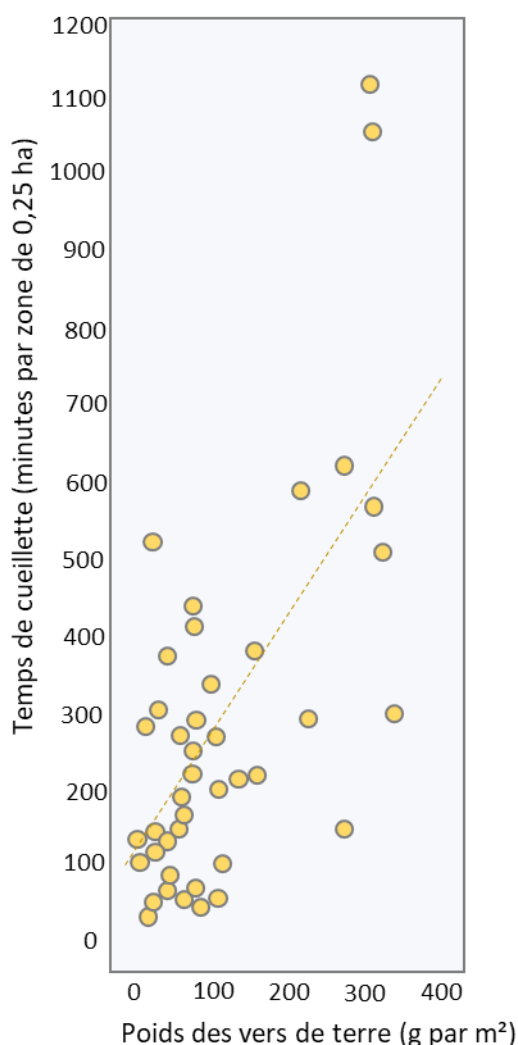


Figure 39 Effet de la température minimale de la nuit (°C) sur l'heure de rentrée des blaireaux pour les nuits longues hivernales (> 14 h). La zone bleutée montre l'enveloppe des points et la courbe l'ajustement statistique (relations issues des modélisations statistiques par les « forêts d'arbres aléatoires »). Le chiffre correspond au seuil pour lequel la relation avec la température change fortement



Finalement beaucoup de travaux ont illustré l'importance des températures sur l'activité des blaireaux en relation avec celle des vers de terre (Nordström, 1975). Comme le suggérait (Kruuk et Parish, 1981, 1985), cet effet pourrait être l'expression des « nuits à vers de terre » caractérisées par des températures nocturnes supérieures à 0 °C associées à des conditions pluvieuses les jours précédents. Les travaux de (Shepherdson *et al.*, 1990) ont clairement montré que la durée de « cueillette » des vers de terre par zone de 0,25 ha augmentait linéairement avec la biomasse des vers de terre contenue dans cette zone (Figure 40).

Figure 40 Relation entre le temps cumulé passé par tous les blaireaux (N= 4 mâles adultes) à rechercher de la nourriture par zone de 0,25 ha (temps de « cueillette ») et la quantité de vers de terre extraite du sol dans cette même zone de 0,25 ha (n=42 zones, $r = 0,64$, $p < 0,001$).



Dans son étude sur le déterminisme de l'exploitation des ressources alimentaires en région Centre (Contexte forestier à Chambord), Lambert (1990a) a montré que le nombre de vers de terre capturés par nuit entre décembre et mars dépendait étroitement de la température moyenne extérieure (°C) ; l'activité étant nulle pour des températures négatives avec une couverture neigeuse du sol (Lambert, 1990a) (Figure 41). Dans cette étude, cet auteur a dressé un schéma de consommation des vers (en fréquence et en quantité consommée) selon la saison et les conditions climatiques :

- **Au printemps**, un temps doux ($T \sim 5,4^{\circ}\text{C}$ [3 à 9,2]) et pluvieux ($P > 30$ mm) se traduit par une consommation quasiment exclusive des vers (occurrence > 95 %) en grande quantité (> 70 % de la masse fraîche de tous les éléments consommés) ;
- Le même schéma est observé **en hiver** avec une occurrence assez forte mais variable (45 % à 90 %) de consommation des vers en quantité assez importante (30 à 50 % de la masse fraîche) pour un temps humide ($P > 30$ mm) et doux ($T \sim 3,7^{\circ}\text{C}$ [-2 à 9,5]) avec moins de 40 % de jours sans dégel. En été, les variations de la fréquence de consommation des vers et des biomasses sont du même ordre de grandeur que celles observées en hiver avec une dépendance étroite avec la sécheresse édaphique : un déficit hydrique du sol se traduisant par une moindre consommation en vers de terre ;
- Enfin, **en automne**, une absence de pluie ($P < 20$ mm) se traduit par des fréquences de consommation faibles (25 à 45 %) et des masses consommées réduites (< 25 % de la masse fraîche).

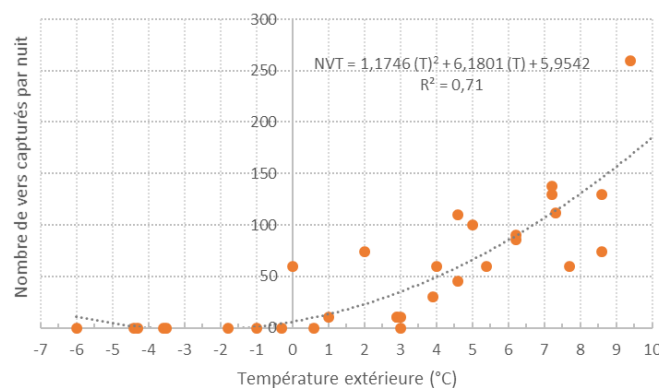


Figure 41 Relation entre le nombre de vers capturés par nuit entre décembre et mars (1985-1986) et la température moyenne extérieure (en °C). En ne considérant que les températures positives, la relation apparaît linéaire : $NVT = 16,451 (T) - 7,4779$ ($r^2 = 0,54$). D'après les données de Lambert (1990b).

Dans cette étude, le suivi par radiopistage d'un blaireau a montré des variations de la durée totale de l'activité hors du terrier par nuit entre mars et juin : 9h40 ($\pm 1h09$) en mars, 8h30 ($\pm 0h35$) en avril, 6h55 ($\pm 0h13$) en mai et 6h35 ($\pm 0h20$) en juin.



Ce qu'il faut retenir sur les cycles d'activités des blaireaux

Les cycles d'activités dépendent fortement du cycle solaire (durée du jour, photopériode) et de la température extérieure ; l'humidité de l'air, les précipitations, la température du sol jouant des rôles différents selon les contextes. En fait, les blaireaux semblent se « caler » sur les cycles solaires saisonniers avec un effet additionnel des températures. Ainsi, des températures trop faibles (souvent inférieures à zéro degré) se traduisent par une forte réduction de l'activité. En revanche des nuits « chaudes » sont des nuits favorables en relation certainement avec l'activité des vers de terre dans le sol sous ces conditions. Pendant la « belle saison », les blaireaux peuvent sortir 1 à 2 heures avant le coucher du soleil et rentrer après son lever. La durée d'activité diurne est souvent comprise entre 8 et 10 h.



8. Conclusions

Cette synthèse des données européennes a montré que le blaireau européen (*Meles meles L.*) reste une espèce assez étudiée mais avec des fortes disparités selon les pays. L'Angleterre arrive largement en tête suivie par des pays comme l'Irlande, la Pologne ou encore l'Espagne. Les données les plus nombreuses concernent les densités des terriers ou encore le régime alimentaire qui a été très étudié dans de nombreux contextes. L'habitat des blaireaux est également maintenant assez bien connu avec des grands déterminants qui apparaissent pour tous les pays. Des tendances générales sont également observables quant à la constitution des clans et un nombre important de travaux illustre des dynamiques positives des populations. Cependant, la capacité d'expansion des populations reste faible. Ainsi, la « régulation » dans le cas de la tuberculose bovine, les activités de chasse, les collisions routières ou encore la diminution des habitats (urbanisation) sont des facteurs importants de déstabilisation voire de disparition des clans familiaux. Les analyses des domaines vitaux ainsi que celles concernant les cycles d'activités restent difficiles à mener bien que les connaissances aient fortement progressé depuis les premiers travaux. *In fine*, l'analyse d'environ 400 références (des années 1930 à nos jours) a permis de constituer une base de données sur les différents aspects de l'éthologie du blaireau permettant, entre autres, de réaliser une cartographie des données à l'échelle européenne.





9. Références bibliographiques

- ACEVEDO P., GONZALEZ-QUIROS P., PRIETO J.M., ETHERINGTON T.R., GORTAZAR C., BALSEIRO A. - Generalizing and transferring spatial models: A case study to predict Eurasian badger abundance in Atlantic Spain. - *Ecological Modelling*, vol. 275, n° 2014, pp. 1-8.
- ADAMS E. - Approaches to the study of territory size and shape. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, vol. 32, n° 2011, pp. 277-303.
- AHNLUND H. - Sexual maturity and breeding-season of the badger, *Meles meles* in Sweden. - *Journal of Zoology*, vol. 190, n° JAN, 1980, pp. 77-95.
- AKBABA B., AYAS Z. - Camera trap study on inventory and daily activity patterns of large mammals in a mixed forest in north-western Turkey. - *Mammalia*, vol. 76, n° 1, 2012, pp. 43-48.
- ANDERSON R.M., TREWHELLA W. - Population dynamics of the badger (*Meles meles*) and the epidemiology of bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*). - *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, vol. 310, n° 1145, 1985, pp. 327-381.
- ANILE S., ARRABITO C., MAZZAMUTO M.V., SCORNAVACCA D., RAGNI B. - A non-invasive monitoring on European wildcat (*Felis silvestris silvestris* Schreber, 1777) in Sicily using hair trapping and camera trapping: does scented lure work? - *Hystrix-Italian Journal of Mammalogy*, vol. 23, n° 2, 2012, pp. 44-49.
- ANNAVI G., NEWMAN C., DUGDALE H.L., BUESCHING C.D., SIN Y.W., BURKE T., MACDONALD D.W. - Neighbouring-group composition and within-group relatedness drive extra-group paternity rate in the European badger (*Meles meles*). - *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 27, n° 10, 2014, pp. 2191-2203.
- ANRYS P., LIBOIS R.M. - Choix de l'habitat chez le blaireau européen, *Meles meles* en Belgique. - *Cahier d'Ethologie Appliquée*, vol. 3, n° 1, 1983, pp. 15-38.
- BALESTRIERI A., REMONTI L., PRIGIONI C. - Habitat selection in a low-density badger *Meles meles* population: a comparison of radio-tracking and latrine surveys. - *Wildlife Biology*, vol. 15, n° 4, 2009, pp. 442-448.
- BALESTRIERI A., REMONTI L., PRIGIONI C. - Observations on marking behaviour in a low-density population of European badgers (*Meles meles*). - *Acta Ethologica*, vol. 14, n° 2, 2011, pp. 65-68.
- BALESTRIERI A., TIROZZI P., AGOSTANI E., SAINO N. - Long-term assessment of the success of a European badger reintroduction. - *Mammalia*, vol. 82, n° 4, 2018, pp. 410-413.
- BALESTRIERI A., CARDARELLI E., PANDINI M., REMONTI L., SAINO N., PRIGIONI C. - Spatial organisation of European badger (*Meles meles*) in northern Italy as assessed by camera-trapping. - *European Journal of Wildlife Research*, vol. 62, n° 2, 2016, pp. 219-226.
- BARRULL J., MATE I., RUIZ-OLMO J., CASANOVAS J.G., GOSALBEZ J., SALICRU M. - Factors and mechanisms that explain coexistence in a Mediterranean carnivore assemblage: An integrated study based on camera trapping and diet. - *Mammalian Biology*, vol. 79, n° 2, 2014, pp. 123-131.
- BARTMANSKA J., NADOLSKA M. - The density and distribution of badger setts in the Sudety Mountains, Poland. - *Acta Theriologica*, vol. 48, n° 4, 2003, pp. 515-525.
- BAUDIN B., BROCHIER B., PAQUOT A., LIBOIS R.M., RYELANDT D., THOMAS I., PASTORET P.P. - Evolution des populations de blaireaux (*Meles meles*) dans le Luxembourg belge au cours de la période 1986/1988. - *Cahier d'Ethologie Appliquée*, vol. 9, n° 1, 1989, pp. 31-40.
- BEIRNE C., DELAHAY R., YOUNG A. - Sex differences in senescence: the role of intra-sexual competition in early adulthood. - *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, vol. 282, n° 1811, 2015, pp. 1-9.
- BELDA A., BELENGUER R., ZARAGOZI B., FERRI V. - Abundance and distribution of badger (*Meles meles*, Linnaeus, 1758) in the sierra de Mariola natural park (Valenciana community). - *Boletín De La Asociación De Geógrafos Españoles*, vol. n° 70, 2016, pp. 101-112.
- BEVANGER K., LINDSTRÖM E.R. - Distributional history of the European badger *Meles meles* in Scandinavia during the 20th century. - *Annales Zoologici Fennici*, vol. 32, n° 1995, pp. 5-9.
- BEVANGER K., BROSETH H. - Body temperature changes in wild-living badgers *Meles meles* through the winter. - *Wildlife Biology*, vol. 4, n° 2, 1998, pp. 97-101.
- BIANCARDI C.M., RINETTI L. - The distribution of badger (*Meles meles L.*, 1758) setts in Northern Luino area (Varese county, Lombardy, Italy) (Mammalia, Mustelidae). - *Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civile di Storia naturale, Milano*, vol. 139, n° 1, 1998, pp. 57-64.
- BICIK V., FOLDYNOVA S., MATYÁŠTÍK T. - Distribution and habitat selection of badger (*Meles meles*) in southern Moravia. - *Acta Univ. Palacki. Olomuc. Fac. rer. nat. (2000) Biol.*, vol. 38, n° 2000, pp. 29-40.
- BOCK W.F. - Investigations on the sites and microclimate of badger setts (*Meles meles*). - *Zeitschrift Fur Jagdwissenschaft*, vol. 34, n° 3, 1988a, pp. 141-152.



- BOCK W.F. - The importance of soil composition for the size of badger setts (*Meles meles*), in two areas in SE Germany. - *International Journal of Mammalian Biology*, vol. 53, n° 6, 1988b, pp. 349-357.
- BODIN C. - Partage de l'espace et relation de voisinage dans une population continentale de blaireaux européens (*Meles meles*). - *Thèse Université de Montpellier II*, vol. n° 2005, pp. 138 pages.
- BODIN C., BENHAMOU S., POULLE M.L. - What do European badgers (*Meles meles*) know about the spatial organisation of neighbouring groups? - *Behavioural Processes*, vol. 72, n° 1, 2006, pp. 84-90.
- BOHM M., PALPHRAMAND K.L., NEWTON-CROSS G., HUTCHINGS M.R., WHITE P.C.L. - Dynamic interactions among badgers: implications for sociality and disease transmission. - *Journal of Animal Ecology*, vol. 77, n° 4, 2008, pp. 735-745.
- BOLTON P.J., PHILLIPSON J. - Energy equivalents of earthworms, their egesta and a mineral soil. - *Pedobiologia*, vol. 16, n° 6, 1976, pp. 443-450.
- BON E., THEVENIN J. - Les blaireaux en forêt domaniale d'Orléans. - *Bulletin des Naturalistes Orléans*, vol. n° 15, 1975, pp. 3-15.
- BON E., THEVENIN J. - Etudes sur l'évolution de la population de blaireaux de la forêt d'Orléans. - *Bulletin des Naturalistes Orléans*, vol. n° 24-25, 1977, pp. 39-40.
- BONNIN-LAFFARGUE M., CANIVENC R. - Etude de l'activité du blaireau européen (*Meles Meles*). - *Mammalia*, vol. n° 1961, pp. 476-484.
- BROSETH H., BEVANGER K., KNUTSEN B. - Function of multiple badger *Meles meles* setts: distribution and utilisation. - *Wildlife Biology*, vol. 3, n° 2, 1997a, pp. 89-96.
- BROSETH H., KNUTSEN B., BEVANGER K. - Spatial organization and habitat utilization of badgers *Meles meles*: Effects of food patch dispersion in the boreal forest of central Norway. - *International Journal of Mammalian Biology*, vol. 62, n° 1, 1997b, pp. 12-22.
- BUESCHING C.D., MACDONALD D.W. - Scent-marking behaviour of the European badger (*Meles meles*): Resource defence or individual advertisement? - 2001. - 321-327.
- BUESCHING C.D., MACDONALD D.W. - Variations in scent-marking behaviour of European badgers *Meles meles* in the vicinity of their setts. - *Acta Theriologica*, vol. 49, n° 2, 2004, pp. 235-246.
- BUESCHING C.D., NEWMAN C., MACDONALD D.W. - Variations in colour and volume of the subcaudal gland secretion of badgers (*Meles meles*) in relation to sex, season and individual-specific parameters. - *Mammalian Biology*, vol. 67, n° 3, 2002, pp. 147-156.
- BUESCHING C.D., STOPKA P., MACDONALD D.W. - The social function of allo-marking in the European badger (*Meles meles*). - *Behaviour*, vol. 140, n° 2003, pp. 965-980.
- BUESCHING C.D., HEISTERMANN M., MACDONALD D.W. - Seasonal and inter-individual variation in testosterone levels in badgers *Meles meles*: evidence for the existence of two endocrinological phenotypes. - *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, vol. 195, n° 9, 2009, pp. 865-871.
- BUESCHING C.D., NEWMAN C., SERVICE K., MACDONALD D.W., RIORDAN P. - Latrine marking patterns of badgers (*Meles meles*) with respect to population density and range size. - *Ecosphere*, vol. 7, n° 5, 2016, pp.
- BURGMAN M.A., FOX J.C. - Bias in species range estimates from minimum convex polygons: implications for conservation and options for improved planning. - *Animal Conservation*, vol. 6, n° 2003, pp. 19-28.
- BURT W.H. - Territoriality and home range concepts as applied to mammals. - *Journal of Mammalogy*, vol. 24, n° 3, 1943, pp. 346-352.
- BUTLER J., ROPER T.J., CLARK A.J. - Investigation of badger (*Meles meles*) setts using soil resistivity measurements. - *Journal of Zoology*, vol. 232, n° 1994, pp. 409-418.
- BUTLER J.M., ROPER T.J. - Escape Tactics and Alarm Responses in Badgers *Meles meles*: a Field Experiment. - *Ethology*, vol. 99, n° 4, 1995, pp. 313-322.
- BUTLER J.M., ROPER T.J. - Ectoparasites and sett use in European badgers. - *Animal Behaviour*, vol. 52, n° 1996, pp. 621-629.
- BYRNE A.W., SLEEMAN D.P., O'KEEFFE J., DAVENPORT J. - The ecology of the european badger (*Meles Meles*) in Ireland: a review. - *Biology and Environment-Proceedings of the Royal Irish Academy*, vol. 112B, n° 1, 2012a, pp. 105-132.
- BYRNE A.W., ACEVEDO P., GREEN S., O'KEEFFE J. - Estimating badger social-group abundance in the Republic of Ireland using cross-validated species distribution modelling. - *Ecological Indicators*, vol. 43, n° 2014a, pp. 94-102.
- BYRNE A.W., FOGARTY U., O'KEEFFE J., NEWMAN C. - In situ adaptive response to climate and habitat quality variation: spatial and temporal variation in European badger (*Meles meles*) body weight. - *Global Change Biology*, vol. 21, n° 9, 2015, pp. 3336-3346.
- BYRNE A.W., O'KEEFFE J., SLEEMAN D.P., DAVENPORT J., MARTIN S.W. - Impact of culling on relative abundance of the European badger (*Meles meles*) in Ireland. - *European Journal of Wildlife Research*, vol. 59, n° 1, 2013a, pp. 25-37.
- BYRNE A.W., O'KEEFFE J., SLEEMAN D.P., DAVENPORT J., MARTIN S.W. - Factors affecting European badger (*Meles meles*) capture numbers in one county in Ireland. - *Preventive Veterinary Medicine*, vol. 109, n° 1-2, 2013b, pp. 128-135.



- BYRNE A.W., QUINN J.L., O'KEEFFE J.J., GREEN S., SLEEMAN D.P., MARTIN S.W., DAVENPORT J. - Large-scale movements in European badgers: has the tail of the movement kernel been underestimated? - *Journal of Animal Ecology*, vol. 83, n° 4, 2014b, pp. 991-1001.
- BYRNE A.W., O'KEEFFE J., GREEN S., SLEEMAN D.P., CORNER L.A.L., GORMLEY E., MURPHY D., MARTIN S.W., DAVENPORT J. - Population Estimation and Trappability of the European Badger (*Meles meles*): Implications for Tuberculosis Management. - *Plos One*, vol. 7, n° 12, 2012b, pp.
- CALENGE C., CHADOEUF J., GIRAUD C., HUET S., JULLIARD R., MONESTIEZ P., PIFFADY J., PINAUD D., RUETTE S. - The Spatial Distribution of Mustelidae in France. - *Plos One*, vol. 10, n° 3, 2015, pp.
- CAN O.E., TOGAN I. - Camera trapping of large mammals in Yenice Forest, Turkey: local information versus camera traps. - *Oryx*, vol. 43, n° 3, 2009, pp. 427-430.
- CANIVENC R. - Etude de la nidation différée du blaireau européen (*Meles meles*). - *Annales d'endocrinologie*, vol. 18, n° 1957, pp. 716-736.
- CANIVENC R., BONNIN M. - Delayed implantation is under environmental control in the badger (*Meles meles L.*). - *Nature*, vol. 278, n° 1979, pp. 849-850.
- CARPENTER P.J., POPE L.C., GREIG C., DAWSON D.A., ROGERS L.M., ERVEN K., WILSON G.J., DELAHAY R.J., CHEESEMAN C.L., BURKE T. - Mating system of the Eurasian badger, *Meles meles*, in a high density population. - *Molecular Ecology*, vol. 14, n° 1, 2005, pp. 273-284.
- CHARRON G., SOULOUMIAC J., FOURNIER M.C., CANIVENC R. - Pineal rhythm of N-acetyltransferase activity and melatonin in the male badger, A4eZes meZes L, under natural daylight: Relationship with the photoperiod. - *Journal of Pineal Research*, vol. 11, n° 2, 1991, pp. 80-85.
- CHEESEMAN C.L., JONES G.W., GALLAGHER J., MALLINSON P.J. - The population structure, density and prevalence of tuberculosis (*Mycobacterium bovis*) in badgers (*Meles meles*) from four areas in South West England. - *J. appl. Ecol.*, vol. 18, n° 3, 1981, pp. 795-804.
- CHEESEMAN C.L., CRESSWELL W.J., HARRIS S., MALLINSON P.J. - Comparison of dispersal and other movements in 2 badger (*Meles meles*) populations. - *Mammal Review*, vol. 18, n° 1, 1988, pp. 51-59.
- CHEESEMAN C.L., LITTLE T.W.A., MALLINSON P.J., PAGE R.J.C., WILESMITH J.W., PRITCHARD D.G. - Population ecology and prevalence of tuberculosis in badgers in an area of Staffordshire. - *Mammal Review*, vol. 15, n° 1985, pp. 125-135.
- CHRISTIAN S.F. - Observations of extra-group mating and mate-defence behaviour in badgers, *Meles meles*. - *Journal of Zoology*, vol. 237, n° 1995, pp. 668-670.
- CIAMPALINI B., LOVARI S. - Food- habits and trophic niche overlap of the badger (*Meles meles*) and the red fox (*Vulpes vulpes*) in a mediterranean coastal area. - *International Journal of Mammalian Biology*, vol. 50, n° 4, 1985, pp. 226-234.
- CLEMENTS E.D., NEAL E.G., YALDEN D.W. - The national badger sett survey. - *Mammal Review*, vol. 18, n° 1, 1988, pp. 1-9.
- COLYN R.B., RADLOFF F.G.T., O'RIAIN M.J. - Camera trapping mammals in the scrubland's of the Cape Floristic Kingdom- the importance of effort, spacing and trap placement. - *Biodiversity and Conservation*, vol. 27, n° 2, 2018, pp. 503-520.
- COOMBES M.A., VILES H.A. - Population-level zoogeomorphology: the case of the Eurasian badger (*Meles meles L.*). - *Physical Geography*, vol. 36, n° 3, 2015, pp. 215-238.
- CORNER L.A.L., STUART L.J., KELLY D.J., MARPLES N.M. - Reproductive Biology Including Evidence for Superfetation in the European Badger *Meles meles* (Carnivora: Mustelidae). - *Plos One*, vol. 10, n° 10, 2015, pp.
- CRESSWELL P., HARRIS S., BUNCE R.G.H., JEFFERIES D.J. - The badger (*meles meles*) in Britain - Present status and future population changes. - *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 38, n° 1, 1989, pp. 91-101.
- CRESSWELL W., HARRIS S. - The effects of weather conditions on the movements and activity of badgers (*Meles meles*) in a suburban environment. - *Journal of Zoology*, vol. 216, n° 1988a, pp. 187-194.
- CRESSWELL W.J., HARRIS S. - Foraging behavior and home-range utilisation in a suburban badger (*Meles meles*) population. - *Mammal Review*, vol. 18, n° 1, 1988b, pp. 37-49.
- CRESSWELL W.J., HARRIS S., CHEESEMAN C.L., MALLINSON P.J. - To breed or not to breed - an analysis of the social and density-dependent constraints on the fecundity of female badgers (*Mele meles*). - *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, vol. 338, n° 1286, 1992, pp. 393-407.
- CROOK J.H., ELLIS J.E., GOSSCUSTARD J.D. - Mammalian Social-Systems-Structure and function. - *Animal Behaviour*, vol. 24, n° 05, 1976, pp. 261-274.
- DA SILVA J., WOODROFFE R., MACDONALD D.W. - Habitat, food availability and group territoriality in the European badger, *Mele meles*. - *Oecologia*, vol. 95, n° 4, 1993, pp. 558-564.
- DA SILVA J., MACDONALD D.W., EVANS P.G.H. - Net costs of group living in a solitary forager, the eurasian badger (*Meles meles*). - *Behavioral Ecology*, vol. 5, n° 2, 1994, pp. 151-158.
- DAVIES J.M., LACHNO D.R., ROPER T.J. - The anal gland secretion of the european badger (*Meles meles*) and its role in social communication. - *Journal of Zoology*, vol. 216, n° 1988, pp. 455-463.



- DAVISON J., HUCK M., DELAHAY R.J., ROPER T.J. - Urban badger setts: characteristics, patterns of use and management implications. - *Journal of Zoology*, vol. 275, n° 2, 2008, pp. 190-200.
- DAVISON J., HUCK M., DELAHAY R.J., ROPER T.J. - Restricted ranging behaviour in a high-density population of urban badgers. - *Journal of Zoology*, vol. 277, n° 1, 2009, pp. 45-53.
- DELAHAY R.J., WARD A.I., WALKER N., LONG B., CHEESERNAN C.L. - Distribution of badger latrines in a high-density population: habitat selection and implications for the transmission of bovine tuberculosis to cattle. - *Journal of Zoology*, vol. 272, n° 3, 2007, pp. 311-320.
- DELAHAY R.J., BROWN J.A., MALLINSON P.J., SPYVEE P.D., HANDOLL D., ROGERS L.M., CHEESEMAN C.L. - The use of marked bait in studies of the territorial organization of the European Badger (*Meles meles*). - *Mammal Review*, vol. 30, n° 2, 2000, pp. 73-87.
- DIXON D.R., DIXON L.R.J., BISHOP J.D., PETTIFOR R.A. - Lunar-related reproductive behaviour in the badger (*Meles meles*). - *Acta Ethologica*, vol. 9, n° 2, 2006, pp. 59-63.
- DO LINH SAN E. - Biologie et écologie du blaireau *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora) dans la Broye: résultats préliminaires. - *Bulletin de la Société Vaudoise de Sciences Naturelles*, vol. 88, n° 1, 2002a, pp. 77-119.
- DO LINH SAN E. - Socialité, territorialité et dispersion chez le blaireau européen (*Meles meles*) : état des connaissances, hypothèses et besoins de recherche -vol. n° 2002b, pp. 74-86.
- DO LINH SAN E. - Caractéristiques des terriers de blaireaux ("*Meles meles*") et de renards ("*Vulpes vulpes*") sur la rive sud du lac de Neuchâtel : une analyse préliminaire. - *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern. Neue Folge*, vol. 60, n° dx.doi.org/10.5169/seals-323753, 2003, pp. 99-119.
- DO LINH SAN E. - Le blaireau d'Eurasie. - *Les sentiers du naturaliste*, vol. Edition Delachaux et Niestlé, n° 2006, pp. 224 pages.
- DO LINH SAN E., FERRARI N., WEBER J.M. - Socio-spatial organization of Eurasian badgers (*Meles meles*) in a low-density population of central Europe. - *Canadian Journal of Zoology*, vol. 85, n° 9, 2007a, pp. 973-984.
- DO LINH SAN E., FERRARI N., WEBER J.M. - Spatio-temporal ecology and density of badgers *Meles meles* in the Swiss Jura Mountains. - *European Journal of Wildlife Research*, vol. 53, n° 4, 2007b, pp. 265-275.
- DO LINH SAN E., FERRARI N., WEBER J.M. - Circadian activity patterns and nocturnal resting sites of Eurasian badgers (*Meles meles L.*) in a rural area of western Switzerland. - *Revue Suisse De Zoologie*, vol. 117, n° 1, 2010, pp. 111-119.
- DONCASTER C.P., WOODROFFE R. - Den site can determine shape and size of badger territories - implications for group living. - *Oikos*, vol. 66, n° 1, 1993, pp. 88-93.
- DUGDALE H.L., MACDONALD D.W., NEWMAN C. - Offspring sex ratio variation in the European badger, *Meles meles*. - *Ecology*, vol. 84, n° 1, 2003, pp. 40-45.
- DUGDALE H.L., ELLWOOD S.A., MACDONALD D.W. - Alloparental behaviour and long-term costs of mothers tolerating other members of the group in a plurally breeding mammal. - *Animal Behaviour*, vol. 80, n° 4, 2010, pp. 721-735.
- DURR P.A., MCDONALD R., SAYERS A.R., TAIT N., HOWARD D. - Prediction mapping of badger sett density in England and Wales using national spatial datasets. - 2004. - 74-77.
- ELLIOTT S., O'BRIEN J., HAYDEN T.J. - Impact of human land use patterns and climatic variables on badger (*Meles meles*) foraging behaviour in Ireland. - *Mammal Research*, vol. 60, n° 4, 2015, pp. 331-342.
- EVANS P.G.H., MACDONALD D.W., CHEESEMAN C.L. - Social structure of the Eurasian badger (*Meles meles*): genetic evidence. - *Journal of Zoology*, vol. 218, n° 1989, pp. 587-595.
- FEDRIANI J.M., FERRERAS P., DELIBES M. - Dietary response of the Eurasian badger, *Meles meles*, to a decline of its main prey in the Donana National Park. - *Journal of Zoology*, vol. 245, n° 1998, pp. 214-218.
- FEDRIANI J.M., PALOMARES F., DELIBES M. - Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. - *Oecologia*, vol. 121, n° 1, 1999, pp. 138-148.
- FELL R.J., BUESCHING C.A., MACDONALD D.W. - The social integration of European badger (*Meles meles*) cubs into their natal group. - *Behaviour*, vol. 143, n° 2006, pp. 683-700.
- FEORE S., MONTGOMERY W.I. - Habitat effects on the spatial ecology of the European badger (*Meles meles*). - *Journal of Zoology*, vol. 247, n° 1999, pp. 537-549.
- FERRARI N. - 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 faculté des Sciences de Neuchâtel*, vol. n° 1997, pp. 271.
- FERRERAS P., DIAZ-RUIZ F., MONTERROSO P. - Improving mesocarnivore detectability with lures in camera-trapping studies. - *Wildlife Research*, vol. 45, n° 6, 2018, pp. 505-517.
- FERRERAS P., DIAZ-RUIZ F., ALVES P.C., MONTERROSO P. - Optimizing camera-trapping protocols for characterizing mesocarnivore communities in south-western Europe. - *Journal of Zoology*, vol. 301, n° 1, 2017, pp. 23-31.
- FISCHER C., WEBER J.M. - Distribution of badger setts and latrines in an intensively cultivated landscape. - *Revue Suisse De Zoologie*, vol. 110, n° 3, 2003, pp. 661-668.



- FISCHER C., FERRARI N., WEBER J.M. - Exploitation of food resources by badgers (*Meles meles*) in the Swiss Jura Mountains. - *Journal of Zoology*, vol. 266, n° 2005, pp. 121-131.
- FRANTZ A.C., FACK F., MULLER C.P., ROPER T.J. - Faecal DNA typing as a tool for investigating territorial behaviour of badgers (*Meles meles*). - *European Journal of Wildlife Research*, vol. 52, n° 2, 2006, pp. 138-141.
- FRANTZ A.C., DO LINH SAN E., POPE L.C., BURKE T. - Using genetic methods to investigate dispersal in two badger (*Meles meles*) populations with different ecological characteristics. - *Heredity*, vol. 104, n° 5, 2010a, pp. 493-501.
- FRANTZ A.C., SCHLEY L., SCHAUL M., BALESTRIERI A., ROPER T.J. - Spatial organisation of badgers (*Meles meles*) in a medium-density population in Luxembourg. - *Hystrix-Italian Journal of Mammalogy*, vol. 21, n° 1, 2010b, pp. 3-18.
- FRANTZ A.C., POPE L.C., CARPENTER P.J., ROPER T.J., WILSON G.J., DELAHAY R.J., BURKE T. - Reliable microsatellite genotyping of the Eurasian badger (*Meles meles*) using faecal DNA. - *Molecular Ecology*, vol. 12, n° 6, 2003, pp. 1649-1661.
- FRANTZ A.C., SCHAUL M., POPE L.C., FACK F., SCHLEY L., MULLER C.P., ROPER T.J. - Estimating population size by genotyping remotely plucked hair: the Eurasian badger. - *Journal of Applied Ecology*, vol. 41, n° 5, 2004, pp. 985-995.
- FRANTZ A.C., MCDEVITT A.D., POPE L.C., KOCHAN J., DAVISON J., CLEMENTS C.F., ELMEROS M., MOLINA-VACAS G., RUIZ-GONZALEZ A., BALESTRIERI A., VAN DEN BERGE K., BREYNE P., SAN E.D.L., AGREN E.O., SUCHENTRUNK F., SCHLEY L., KOWALCZYK R., KOSTKA B.I., CIROVIC D., SPREM N., COLYN M., GHIRARDI M., RACHEVA V., BRAUN C., OLIVEIRA R., LANSZKI J., STUBBE A., STUBBE M., STIER N., BURKE T. - Revisiting the phylogeography and demography of European badgers (*Meles meles*) based on broad sampling, multiple markers and simulations. - *Heredity*, vol. 113, n° 5, 2014, pp. 443-453.
- GALLAGHER J., CLIFTON-HADLEY R.S. - Tuberculosis in badgers; a review of the disease and its significance for other animals. - *Research in Veterinary Science*, vol. 69, n° 3, 2000, pp. 203-217.
- GOMES D.J., WIERZBOWSKA I.A., BEVANGER K., O'MAHONY D.T., ROLA K. - Diet of the European badgers (*Meles meles*) in urban and rural areas of Norway. - *European Journal of Wildlife Research*, vol. 66, n° 7, 2019, pp. 1-11.
- GOOD T.C., HINDENLANG K., IMFELD S., NIEVERGELT B. - A habitat analysis of badger (*Meles meles L.*) setts in a semi-natural forest. - *Mammalian Biology*, vol. 66, n° 4, 2001, pp. 204-214.
- GORMAN M.L., KRUIK H., LEITCH A. - Social functions of the sub-caudal scent gland secretion of the european badger *Meles meles* (Carnivora, Mustelidae). - *Journal of Zoology*, vol. 203, n° AUG, 1984, pp. 549-559.
- GORTAZAR C., DELAHAY R.J., MCDONALD R.A., BOADELLA M., WILSON G.J., GAVIER-WIDEN D., ACEVEDO P. - The status of tuberculosis in European wild mammals. - *Mammal Review*, vol. 42, n° 3, 2012, pp. 193-206.
- GOSZCZYNSKI J. - Fox raccoon dog and badger densities in North Eastern Poland. - *Acta Theriologica*, vol. 44, n° 413-420, 1999, pp.
- GOSZCZYNSKI J., SKOCZYNSKA J. - Density estimation, family group size and recruitment in a badger population near Rogów (Central Poland). - *Misc. Zoo*, vol. 19, n° 2, 1996, pp. 27-33.
- GOSZCZYNSKI J., WOJTOWICZ I. - Annual dynamics of den use by red foxes *Vulpes vulpes* and badgers *Meles meles* in central Poland. - *Acta Theriologica*, vol. 46, n° 4, 2001, pp. 407-417.
- GOSZCZYNSKI J., JUSZKO S., PACIA A., SKOCZYNSKA J. - Activity of badgers (*Meles meles*) in Central Poland. - *Mammalian Biology*, vol. 70, n° 1, 2005, pp. 1-11.
- GOULD M.J., HARRISON R.L. - A novel approach to estimating density of American badgers (*Taxidea taxus*) using automatic cameras at water sources in the Chihuahuan Desert. - *Journal of Mammalogy*, vol. 99, n° 1, 2018, pp. 233-241.
- GRAF M., WANDELER A.I., LÜPS P. - Spatial organization and habitat utilization in a population of European badgers (*Meles meles L.*) in a hilly area of the Swiss midlands. - *Revue Suisse De Zoologie*, vol. 103, n° 4, 1996, pp. 835-850.
- GRIFFITHS H.I. - Statut actuel du blaireau (*Meles meles*) en Europe: chasse et protection. - *Cahiers d'Ethologie*, vol. 11, n° 1991, pp. 67-80.
- GRIFFITHS H.I., THOMAS D.H. - The status of the badger *Meles meles* (L, 1758) (Carnivora, Mustelidae) in Europe. - *Mammal Review*, vol. 23, n° 1, 1993, pp. 17-58.
- HARRIS S. - Activity patterns and habitat utilization of badgers (*Meles meles*) in suburban Bristol: a radio tracking study. - *Symp. zool. Soc. Lond.*, vol. 49, n° 1982, pp. 301-323.
- HARRIS S. - Ecology of urban badgers *Meles meles* - Distribution in Britain and habitat selection, persecution, food and damage in the city of Bristol. - *Biological Conservation*, vol. 28, n° 4, 1984, pp. 349-375.
- HARRIS S., CRESSWELL W.J. - Dynamics of a suburban badger (*Meles meles*) population. - *Symposium of the Zoological Society of London*, vol. 58, n° 1987, pp. 295-311.
- HARRIS S., CRESSWELL W.J., CHEESEMAN C.L. - Age determination of badgers (*Meles meles*) from tooth wear - the need for a pragmatic approach. - *Journal of Zoology*, vol. 228, n° 1992, pp. 679-684.
- HARRIS S., CRESSWELL W.J., FORDE P.G., TREWHELLA W.J., WOOLLARD T., WRAY S. - Home range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. - *Mammal Review*, vol. 20, n° 2-3, 1990a, pp. 97-123.



- HARRIS S., CRESSWELL W.J., FORDE P.G., TREWHELLA W., WOOLLARD T., WRAY S. - Home-range analysis using radio-tracking data—a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. - *Mammal Review*, vol. 20, n° 2-3, 1990b, pp. 97-123.
- HARRISON R.L. - A Comparison of Sign Searches, Live-Trapping, and Camera-Trapping for Detection of American Badgers (*Taxidea taxus*) in the Chihuahuan Desert. - *Western North American Naturalist*, vol. 75, n° 4, 2015, pp. 387-395.
- HAYNE D.W. - Calculation of Size of Home Range. - *Journal of Mammalogy*, vol. 30, n° 1, 1949, pp. 1-18.
- HELTAI M., HORVATH Z., KISS A., NAGY A., MARKOLT F., SZENTKIRALYI P., LANSZKI J., KOZAK L., MARTON M. - Habitat-Dependent Burrow Preference of the Eurasian Badger in Its Original and New Occurrence Areas of Hungary. - *Acta Zoologica Bulgarica*, vol. 65, n° 4, 2013, pp. 487-492.
- HENRY C. - Eco-éthologie de l'alimentation du blaireau européen (*Meles meles* L.) dans une forêt du centre de la France. - *Mammalia*, vol. 48, n° 4, 1984a, pp. 489-503.
- HENRY C. - Adaptation comportement du blaireau européen (*Meles meles* L.) à la prédation d'une espèce-proie venimeuse, le crapaud commun (*Bufo bufo* L.). - *La revue Terre et Vie*, vol. 39, n° 1984b, pp. 291-296.
- HIPOLITO D., SANTOS-REIS M., ROSALINO L.M. - Effects of agro-forestry activities, cattle-raising practices and food-related factors in badger sett location and use in Portugal. - *Mammalian Biology*, vol. 81, n° 2, 2016, pp. 194-200.
- HIPOLITO D., GUEDES D., CABECINHA D., SERRONHA A., GRILO C., SANTOS-REIS M., MONTERROSO P., CARVALHO J., FONSECA C., PARDAVILA X., VIRGOS E., ROSALINO L.M. - Drivers of sett site location by European badgers in Portugal. - *Biodiversity and Conservation*, vol. 27, n° 11, 2018, pp. 2951-2970.
- HOFER H. - Variation in resource presence, utilization and reproductive success within a population of European badgers (*Meles Meles*). - *Mammal Review*, vol. 18, n° 1, 1988, pp. 25-36.
- HOUNSOME T., DELAHAY R. - Birds in the diet of the Eurasian badger *Meles meles*: a review and meta-analysis. - *Mammal Review*, vol. 35, n° 2, 2005, pp. 199-209.
- HOUNSOME T.D., YOUNG R.P., DAVISON J., YARNELL R.W., TREWBY I.D., GARNETT B.T., DELAHAY R.J., WILSON G.J. - An evaluation of distance sampling to estimate badger (*Meles meles*) abundance. - *Journal of Zoology*, vol. 266, n° 2005, pp. 81-87.
- HUCK M., DAVISON J., ROPER T.J. - Comparison of two sampling protocols and four home-range estimators using radio-tracking data from urban badgers *Meles meles*. - *Wildlife Biology*, vol. 14, n° 4, 2008a, pp. 467-477.
- HUCK M., DAVISON J., ROPER T.J. - Predicting European badger *Meles meles* sett distribution in urban environments. - *Wildlife Biology*, vol. 14, n° 2, 2008b, pp. 188-198.
- HUCK M., FRANTZ A.C., DAWSON D.A., BURKE T., ROPER T.J. - Low genetic variability, female-biased dispersal and high movement rates in an urban population of Eurasian badgers *Meles meles*. - *Journal of Animal Ecology*, vol. 77, n° 5, 2008c, pp. 905-915.
- HUTCHINGS M.R., HARRIS S. - An active transponder system for remotely monitoring animal activity at specific sites. - *Journal of Zoology*, vol. 240, n° 1996, pp. 798-804.
- HUTCHINGS M.R., SERVICE K.M., HARRIS S. - Defecation and urination patterns of badgers *Meles meles* at low density in south west England. - *Acta Theriologica*, vol. 46, n° 1, 2001, pp. 87-96.
- HUTCHINGS M.R., SERVICE K.M., HARRIS S. - Is population density correlated with faecal and urine scent marking in European badgers (*Meles meles*) in the UK? - *Mammalian Biology*, vol. 67, n° 5, 2002, pp. 286-293.
- IVANTER E.V. - Notes on an investigation of the badger near the northern limit of its range. - *Trudy Gosudarstvennogo Zapovednika Kivach*, vol. 2, n° 1973, pp. 164-173.
- JENKINSON S., WHEATER C.P. - The influence of public access and sett visibility on badger (*Meles meles*) sett disturbance and persistence. - *Journal of Zoology*, vol. 246, n° 1998, pp. 478-482.
- JEPSEN J.U., MADSEN A.B., KARLSSON M., GROTH D. - Predicting distribution and density of european badger (*Meles meles*) setts in denmark. - *Biodiversity and Conservation*, vol. 14, n° 13, 2005, pp. 3235-3253.
- JOHNSON D.D.P., JETZ W., MACDONALD D.W. - Environmental correlates of badger social spacing across Europe. - *Journal of Biogeography*, vol. 29, n° 3, 2002, pp. 411-425.
- JOHNSON D.D.P., MACDONALD D.W., NEWMAN C., MORECROFT M.D. - Group size versus territory size in group-living badgers: a large-sample field test of the Resource Dispersion Hypothesis. - *Oikos*, vol. 95, n° 2001, pp. 264-274.
- JUDGE J., WILSON G.J., MACARTHUR R., DELAHAY R.J., MCDONALD R.A. - Density and abundance of badger social groups in England and Wales in 2011-2013. - *Scientific Reports*, vol. 4, n° 2014, pp.
- KAUHALA K., AUTTILA M. - Habitat preferences of the native badger and the invasive raccoon dog in southern Finland. - *Acta Theriologica*, vol. 55, n° 2010, pp. 231-240.
- KAUHALA K., HOLMALA K. - Landscape features, home-range size and density of northern badgers (*Meles meles*). - *Annales Zoologici Fennici*, vol. 48, n° 4, 2011, pp. 221-232.
- KAUHALA K., LAUKKANEN P., VON REGE I. - Summer food composition and food niche overlap of the raccoon dog, red fox and badger in Finland. - *Ecography*, vol. 21, n° 5, 1998, pp. 457-463.



- KAUHALA K., HOLMALA K., LAMMERS W., SCHREGEL J. - Home ranges and densities of medium-sized carnivores in south-east Finland, with special reference to rabies spread. - *Acta Theriol*, vol. 51, n° 2006, pp. 1-13.
- KEULING O., GREISER G., GRAUER A., STRAUSS E., BARTEL-STEINBACH M., KLEIN R., WENZELIDES L., WINTER A. - The German wildlife information system (WILD): population densities and den use of red foxes (*Vulpes vulpes*) and badgers (*Meles meles*) during 2003–2007 in Germany. - *European Journal of Wildlife Research*, vol. 57, n° 1, 2011, pp. 95-105.
- KIE J.G., MATTHIOPOULOS J., FIEBERG J., R.A. P., CAGNACCI F., MITCHELL M.S., GAILLARD J.M., MOORCROFT P.R. - The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? - *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, vol. 365, n° 1550, 2010, pp. 2221-2231.
- KILSHAW K., NEWMAN C., BUESCHING C., BUNYAN J., MACDONALD D. - Coordinated Latrine Use by European Badgers, *Meles meles*: Potential Consequences for Territory Defense. - *Journal of Mammalogy*, vol. 90, n° 5, 2009, pp. 1188-1198.
- KOWALCZYK R., BUNEVICH A.N., JEDRZEJEWSKA B. - Badger density and distribution of setts in Bialowieza Primeval Forest (Poland and Belarus) compared to other Eurasian populations. - *Acta Theriologica*, vol. 45, n° 3, 2000, pp. 395-408.
- KOWALCZYK R., JEDRZEJEWSKA B., ZALEWSKI A. - Annual and circadian activity patterns of badgers (*Meles meles*) in Bialowieza Primeval Forest (eastern Poland) compared with other Palaearctic populations. - *Journal of Biogeography*, vol. 30, n° 3, 2003a, pp. 463-472.
- KOWALCZYK R., ZALEWSKI A., JEDRZEJEWSKA B. - Seasonal and spatial pattern of shelter use by badgers *Meles meles* in Bialowieza Primeval Forest (Poland). - *Acta Theriologica*, vol. 49, n° 1, 2004, pp. 75-92.
- KOWALCZYK R., ZALEWSKI A., JEDRZEJEWSKA B. - Daily movement and territory use by badgers *Meles meles* in Bialowieza Primeval Forest, Poland. - *Wildlife Biology*, vol. 12, n° 4, 2006, pp. 385-391.
- KOWALCZYK R., ZALEWSKI A., JEDRZEJEWSKA B., JEDRZEJEWSKI W. - Spatial organization and demography of badgers (*Meles meles*) in Bialowieza Primeval Forest, Poland, and the influence of earthworms on badger densities in Europe. - *Canadian Journal of Zoology*, vol. 81, n° 1, 2003b, pp. 74-87.
- KOZAK L., HELTAI M. - Distribution, habitat selection and facial morphology of setts of badgers (*Meles meles* Linnaeus, 1758) in the region of Erdőpuszták (Eastern Hungary) - *Anale Universitatii din Oradea, Fascicula Biologie. 2006. Vol. 13, pp. 48–51.*, vol. 13, n° 2006, pp. 48-51.
- KRUUK H. - Spatial organization and territorial behaviour of the European badger *Meles meles*. - *Journal of Zoology*, vol. 184, n° 1, 1978a, pp. 1-19.
- KRUUK H. - Foraging and spatial organization of European badger, *Meles meles*. - *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 4, n° 1, 1978b, pp. 75-89.
- KRUUK H. - The Social Badger: Ecology and Behaviour of a Group-Living Carnivore (*Meles Meles*). - *Oxford University Press*, vol. n° 1989, pp. 1-155.
- KRUUK H., DEKOCK L. - Food and habitat of badgers (*Meles meles L.*) on Monte Baldo, northern Italy. - *Zeitschrift Fur Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology*, vol. 46, n° 5, 1981, pp. 295-301.
- KRUUK H., PARISH T. - Feeding specialization of the European badger *Meles meles* in Scotland. - *Journal of Animal Ecology*, vol. 50, n° 3, 1981, pp. 773-788.
- KRUUK H., PARISH T. - Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles*. - *Journal of Zoology*, vol. 196, n° JAN, 1982, pp. 31-39.
- KRUUK H., PARISH T. - Seasonal and local differences in the weight of European badgers (*Meles meles L.*) in relation to food supply. - *Zeitschrift Fur Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology*, vol. 48, n° 1, 1983, pp. 45-50.
- KRUUK H., PARISH T. - Food, food availability and weight of badgers (*Meles meles*) in relation to agricultural changes. - *Journal of Applied Ecology*, vol. 22, n° 3, 1985, pp. 705-715.
- KRUUK H., GORMAN M., LEITCH A. - Scent-marking with the subcaudal gland by the European badger, *Meles meles L.* - *Animal Behaviour*, vol. 32, n° AUG, 1984, pp. 899-907.
- KRUUK H., PARISH T., BROWN C.A.J., CARRERA J. - The use of pasture by the European badger (*Meles meles*). - *Journal of Applied Ecology*, vol. 16, n° 2, 1979, pp. 453-459.
- KRUUK H.H., PARISH T. - Changes in the size of groups and ranges of the European badger (*Meles meles L.*) in an area in Scotland. - *Journal of Animal Ecology*, vol. 56, n° 1, 1987, pp. 351-364.
- KUREK P., CYKOWSKA-MARZENCKA B. - Badger *Meles meles* setts and bryophyte diversity: A newly found role for the game animal in European temperate forests. - *Forest Ecology and Management*, vol. 372, n° 2016, pp. 199-205.
- KUREK P., KAPUSTA P., HOLEKSA J. - Burrowing by badgers (*Meles meles*) and foxes (*Vulpes vulpes*) changes soil conditions and vegetation in a European temperate forest. - *Ecological Research*, vol. 29, n° 1, 2014, pp. 1-11.
- LAMBERT A. - L'exploitation des ressources alimentaires par le Blaireau eurasién (*Meles meles L.*, 1758) : de la description du régime à l'étude de la prédation. - *PhD thesis, Université d'Orléans.*, vol. n° 1990a, pp. 1-166.
- LAMBERT A. - Alimentation du Blaireau eurasién (*Meles meles*) dans un écosystème forestier : variations spatiales du régime et comportement de prédation - *Gibier, Faune Sauvage*, vol. 7, n° 1990b, pp. 21-37.
- LANKESTER K., VANAPeldoorn R., MEELIS E., VERBOOM J. - Management perspectives for populations of the eurasién badger (*Meles meles*) in a Fragmented Landscape. - *Journal of Applied Ecology*, vol. 28, n° 2, 1991, pp. 561-573.



- LARA-ROMERO C., VIRGOS E., REVILLA E. - Sett density as an estimator of population density in the European badger *Meles meles*. - *Mammal Review*, vol. 42, n° 1, 2012a, pp. 78-84.
- LARA-ROMERO C., VIRGOS E., ESCRIBANO-AVILA G., MANGAS J.G., BARJA I., PARDAVILA X. - Habitat selection by European badgers in Mediterranean semi-arid ecosystems. - *Journal of Arid Environments*, vol. 76, n° 2012b, pp. 43-48.
- LAVIER P.N., KELLY M.J. - A critical review of home range studies. - *Wildlife management*, vol. 72, n° 1, 2008, pp. 290-298.
- LEBECCEL Y., GEML. - Le blaireau d'eurasie *Meles Meles* en Lorraine, taille des groupes, succès reproductif et estimation de densités. - *Ciconia*, vol. 34, n° 1, 2010, pp. 25-38.
- LEBOURGEOIS F. - Le blaireau Européen (*Meles meles* L.). Synthèse des données européennes. Partie 2 : groupes familiaux, dynamiques des populations et domaines vitaux. - *Revue Forestière Française*, vol. 72, n° 2, 2020a, pp. 99-118.
- LEBOURGEOIS F. - Déterminisme environnemental du rythme circadien d'un clan familial de blaireaux en Lorraine. - *Bulletin annuel du GEML*, vol. 1, n° 1, 2020b, pp. 16-19.
- LEBOURGEOIS F. - Le blaireau Européen (*Meles meles* L.). Synthèse des données européennes. Partie 1: choix de l'habitat, structure et densité spatiale des terriers. - *Revue Forestière Française*, vol. 72, n° 1, 2020c, pp. 11-32.
- LEBOURGEOIS F. - Long-term monitoring of activities of badgers (*Meles meles* L.) in a broadleaved forest in France. - *European Journal of Wildlife Research*, vol. 67, n° 1, 2021, pp. 1-8.
- LESSON R.C., MILLS B.M.C. - Survey of excavated badger setts in the county of Avon. - *Unpubl. Report, UK Ministry of Agriculture, Fisheries and Foods.*, vol. n° 1977, pp.
- LI F., LUO Z.H., LI C.L., LI C.W., JIANG Z.G. - Biogeographical patterns of the diet of Palearctic badger: Is badger an earthworm specialist predator? - *Chinese Science Bulletin*, vol. 58, n° 18, 2013, pp. 2255-2261.
- LIKHACHEV N. - Some features of badger ecology in broad-leaved forests of the Tula region. - In: *Sbornik materialov po rezultatam izucheniya mlekopitayushchikh v gosudarstvennykh zapoved-nikakh*, vol. P. B. Yurgenson, ed, n° Izdatelstvo Ministerstva Selskogo Khozyaistva SSSR, Moskva, 1956, pp. 72-94.
- LINDSAY I.M., MACDONALD D.W. - The effects of disturbance on the emergence of eurasian badgers in winter. - *Biological Conservation*, vol. 34, n° 4, 1985, pp. 289-306.
- LLOYD J.R. - Factors affecting the emergence times of the badger (*Meles meles*) in Britain. - *Journal of Zoology*, vol. 155, n° 1968, pp. 223-252.
- LOBACHEV Y.S. - The ecology of *Meles meles* in the mountains of southern Kazakhstan. - *Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody, Otdel Biologicheskii*, vol. 81, n° 5, 1976, pp. 7-21.
- LOUREIRO F., ROSALINO L.M., MACDONALD D.W., SANTOS-REIS M. - Path tortuosity of Eurasian badgers (*Meles meles*) in a heterogeneous Mediterranean landscape. - *Ecological Research*, vol. 22, n° 5, 2007a, pp. 837-844.
- LOUREIRO F., ROSALINO L.M., MACDONALD D.W., SANTOS-REIS M. - Use of multiple den sites by Eurasian badgers, *Meles meles*, in a Mediterranean habitat. - *Zoological Science*, vol. 24, n° 10, 2007b, pp. 978-985.
- LOUREIRO F., BISSONNETTE J.A., MACDONALD D.W., SANTOS-REIS M. - Temporal variation in the availability of Mediterranean food resources: do badgers *Meles meles* track them? - *Wildlife Biology*, vol. 15, n° 2, 2009, pp. 197-206.
- LUCHERINI M., CREMA G. - Seasonal variation in the food habits of badgers in an Alpine valley. - *Hystrix-the Italian Journal of Mammalogy*, vol. 7, n° 1-2, 1995, pp. 165-171.
- LÜPS P., ROPER T.J., STOCKER G. - Stomach contents of badgers (*Meles meles* L.) in central Switzerland. - *Mammalia*, vol. 51, n° 4, 1987, pp. 559-569.
- MACDONALD D.W. - The ecology of carnivore social behavior. - *Nature*, vol. 301, n° 5899, 1983, pp. 379-384.
- MACDONALD D.W., NEWMAN C. - Population dynamics of badgers (*Meles meles*) in Oxfordshire, UK: numbers, density and cohort life histories, and a possible role of climate change in population growth. - *Journal of Zoology*, vol. 256, n° 2002, pp. 121-138.
- MACDONALD D.W., MITCHELMORE F., BACON P.J. - Predicting badger sett numbers: evaluating methods in East Sussex. - *Journal of Biogeography*, vol. 23, n° 1996, pp. 649-655.
- MACDONALD D.W., NEWMAN C., BUESCHING C.D., JOHNSON P.J. - Male-Biased Movement in a High-Density Population of the Eurasian Badger (*Meles meles*). - *Journal of Mammalogy*, vol. 89, n° 5, 2008, pp. 1077-1086.
- MACDONALD D.W., NEWMAN C., NOUVELLET P.M., BUESCHING C.D. - An Analysis of Eurasian Badger (*Meles meles*) Population Dynamics: Implications for Regulatory Mechanisms. - *Journal of Mammalogy*, vol. 90, n° 6, 2009, pp. 1392-1403.
- MACDONALD D.W., NEWMAN C., BUESCHING C.D., NOUVELLET P. - Are badgers 'Under The Weather'? Direct and indirect impacts of climate variation on European badger (*Meles meles*) population dynamics. - *Global Change Biology*, vol. 16, n° 11, 2010, pp. 2913-2922.
- MACDONALD D.W., NEWMAN C., STEWART P.D., DOMINGO-ROURA X., JOHNSON P.J. - Density-dependent regulation of body mass and condition in badgers (*Meles meles*) from Wytham Woods. - *Ecology*, vol. 83, n° 7, 2002, pp. 2056-2061.
- MACDONALD D.W., NEWMAN C., DEAN J., BUESCHING C.D., JOHNSON P.J. - The distribution of Eurasian badger, *Meles meles*, setts in a high-density area: field observations contradict the sett dispersion hypothesis. - *Oikos*, vol. 106, n° 2, 2004, pp. 295-307.



- MADSEN S.A., MADSEN A.B., ELMEROS M. - Seasonal food of badgers (*Meles meles*) in Denmark. - *Mammalia*, vol. 66, n° 3, 2002, pp. 341-352.
- MARASSI M., BIANCARDI C. - Diet of the Eurasian badger (*Meles meles*) in an area of the Italian Prealps. - *Hystrix the Italian Journal of Mammalogy*, vol. 13, n° 1-2, 2002, pp. 19-28.
- MARKHAM A., TRIGONI N., MACDONALD D.W., ELLWOOD S.A. - Underground Localization in 3-D Using Magneto-Inductive Tracking. - *Ieee Sensors Journal*, vol. 12, n° 6, 2012, pp. 1809-1816.
- MARTIN R., RODRIGUEZ A., DELIBES M. - Local feeding specialization by badgers (*Meles meles*) in a mediterranean environment. - *Oecologia*, vol. 101, n° 1, 1995, pp. 45-50.
- MARTON M., MARKOLT F., SZABO L., KOZAK L., LANSZKI J., PATKO L., HELTAI M. - Den site selection of the European badger, *Meles meles* and the red fox, *Vulpes vulpes* in Hungary. - *Folia Zoologica*, vol. 65, n° 1, 2016, pp. 72-79.
- MATYÁSTÍK T., BICÍK V. - Distribution and habitat selection of badger (*Meles meles*) in northern Moravia. - *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis Biologica*, vol. 37, n° 1999, pp. 77-88.
- MCCLUNE D.W., KOSTKA B., DELAHAY R.J., MONTGOMERY W.I., MARKS N.J., SCANTLEBURY D.M. - Winter Is Coming: Seasonal Variation in Resting Metabolic Rate of the European Badger (*Meles meles*). - *Plos One*, vol. 10, n° 9, 2015, pp.
- MCDONALD J.L., ROBERTSON A., SILK M.J. - Wildlife disease ecology from the individual to the population: Insights from a long-term study of a naturally infected European badger population. - *Journal of Animal Ecology*, vol. 87, n° 1, 2018, pp. 101-112.
- MOHR C. - Table of equivalent populations of North American small mammals. - *American Midland Naturalist*, vol. 37, n° 1, 1947, pp. 223-249.
- MOLINA-VACAS G., BONET-ARBOLI V., RAFART-PLAZA E., RODRIGUEZ-TEIJEIRO J.D. - Spatial ecology and european badgers (*meles meles*) in mediterranean habitats of the north-eastern iberian peninsula. II: habitat selection. - *Vie Et Milieu-Life and Environment*, vol. 59, n° 2, 2009, pp. 233-242.
- MONTERROSO P., ALVES P.C., FERRERAS P. - Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in Southwestern Europe: implications for species coexistence. - *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 68, n° 9, 2014, pp. 1403-1417.
- MOORE J.A.H., ROPER T.J. - Temperature and humidity in badger *Meles meles* setts. - *Mammal Review*, vol. 33, n° 3-4, 2003, pp. 308-313.
- MORI E., MENCHETTI M., BALESTRIERI A. - Interspecific den sharing: a study on European badger setts using camera traps. - *Acta Ethologica*, vol. 18, n° 2, 2015, pp. 121-126.
- MORTELLITI A., BOLTANI L. - Evaluation of scent-station surveys to monitor the distribution of three European carnivore species (*Martes foina*, *Meles meles*, *Vulpes vulpes*) in a fragmented landscape. - *Mammalian Biology*, vol. 73, n° 4, 2008, pp. 287-292.
- MOUCHÈS A. - Eco-éthologie du Blaireau européen *Meles meles* L : Stratégies d'utilisation de l'habitat et des ressources alimentaires. - *PhD thesis, Université Rennes I.*, vol. n° 1981a, pp. 130 pages.
- MOUCHÈS A. - Variations saisonnières du régime alimentaire chez le blaireau européen (*Meles meles* L.). - *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie*, vol. 35, n° 1981b, pp. 183-194.
- MOUCHÈS A. - Le Blaireau européen (*Meles meles*) biologie et eco-éthologie. - *Bull. Men. ONC*, vol. n° 1982, pp. 21-28.
- MULLEN E.M., MACWHITE T., MAHER P.K., KELLY D.J., MARPLES N.M., GOOD M. - Foraging Eurasian badgers *Meles meles* and the presence of cattle in pastures. Do badgers avoid cattle? - *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 144, n° 3-4, 2013, pp. 130-137.
- MULLEN E.M., MACWHITE T., MAHER P.K., KELLY D.J., MARPLES N.M., GOOD M. - The avoidance of farmyards by European badgers *Meles meles* in a medium density population. - *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 171, n° 2015, pp. 170-176.
- MYSLAJEK R.W., NOWAK S., ROZEN A., JEDRZEJEWSKA B. - Factors shaping population density, demography and spatial organization of the Eurasian badger *Meles meles* in mountains - the Western Carpathians (Southern Poland) as a case study. - *Animal Biology*, vol. 62, n° 4, 2012, pp. 479-492.
- NEAL E. - The badger. - *London: Collins*, vol. n° 1948, pp.
- NEAL E. - The natural history of Bagders. - *Book Club Associates*, vol. n° 1986, pp. 238 pages.
- NEAL E.G. - The national badger survey. - *Mammal Review*, vol. 2, n° 1972, pp. 55-64.
- NEWTON-CROSS G., WHITE P.C.L., HARRIS S. - Modelling the distribution of badgers *Meles meles*: comparing predictions from field-based and remotely derived habitat data. - *Mammal Review*, vol. 37, n° 1, 2007, pp. 54-70.
- NIBART C. - Etude de l'habitat forestier du blaireau européen (*Meles meles* L.) en Région Grand est (Forêt domaniale de Bezange). - *Rapport de stage 2A*, vol. AgroParistech, Gestion des milieux naturels, n° 2020, pp. 1-50.
- NOONAN M.J., RAHMAN M.A., NEWMAN C., BUESCHING C.D., MACDONALD D.W. - Avoiding verisimilitude when modelling ecological responses to climate change: the influence of weather conditions on trapping efficiency in European badgers (*Meles meles*). - *Global Change Biology*, vol. 21, n° 10, 2015a, pp. 3575-3585.



- NOONAN M.J., NEWMAN C., MARKHAM A., BILHAM K., BUESCHING C.D., MACDONALD D.W. - In situ behavioral plasticity as compensation for weather variability: implications for future climate change. - *Climatic Change*, vol. 149, n° 3-4, 2018, pp. 457-471.
- NOONAN M.J., MARKHAM A., NEWMAN C., TRIGONI N., BUESCHING C.D., ELLWOOD S.A., MACDONALD D.W. - Climate and the Individual: Inter-Annual Variation in the Autumnal Activity of the European Badger (*Meles meles*). - *Plos One*, vol. 9, n° 1, 2014, pp.
- NOONAN M.J., MARKHAM A., NEWMAN C., TRIGONI N., BUESCHING C.D., ELLWOOD S.A., MACDONALD D.W. - A new Magneto-Inductive tracking technique to uncover subterranean activity: what do animals do underground? - *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 6, n° 5, 2015b, pp. 510-520.
- NORDSTRÖM S. - Seasonal activity of lumbricids in southern Sweden. - *Oikos*, vol. 26, n° 3, 1975, pp. 307-315.
- NOUVELLET P., NEWMAN C., BUESCHING C.D., MACDONALD D.W. - A Multi-Metric Approach to Investigate the Effects of Weather Conditions on the Demographic of a Terrestrial Mammal, the European Badger (*Meles meles*). - *Plos One*, vol. 8, n° 7, 2013, pp.
- O'MAHONY D.T. - Badger (*Meles meles*) contact metrics in a medium-density population. - *Mammalian Biology*, vol. 80, n° 6, 2015, pp. 484-490.
- OBIDZINSKI A., GLEOGOWSKI R. - Changes of forest flora composition in vicinity of dens of red fox and setts of Euroasian badger. - *Polish journal of ecology*, vol. 53, n° 2, 2005, pp. 197-2013.
- OBIDZINSKI A., PABJANEK P., MEDRZYCKI P. - Determinants of badger *Meles meles* sett location in Bialowieza Primeval Forest, northeastern Poland. - *Wildlife Biology*, vol. 19, n° 1, 2013, pp. 48-68.
- OGURTSOV S.S., ZHELTUKHIN A.S., KOTLOV I.P. - Daily activity patterns of large and medium-sized mammals based on camera traps data in the central forest nature reserve, Valdai upland, Russia. - *Nature Conservation Research*, vol. 3, n° 2, 2018, pp. 68-88.
- OSTLER J.R., ROPER T.J. - Changes in size, status, and distribution of badger *Meles meles* L. setts during a 20-year period. - *International Journal of Mammalian Biology*, vol. 63, n° 4, 1998, pp. 200-209.
- PAGE R.J.C., ROSS J., LANGTON S.D. - Seasonality of reproduction in the european badger *Meles meles* in south-west England. - *Journal of Zoology*, vol. 233, n° 1994, pp. 69-91.
- PAGET R.J., MIDDLETON A.L.V. - Some observations on the sexual activities of badgers in yorkshire in the months december-april. - *Journal of Zoology*, vol. 173, n° 2, 1974, pp. 256-260.
- PALPHRAMAND K.L., NEWTON-CROSS G., WHITE P.C.L. - Spatial organization and behaviour of badgers (*Meles meles*) in a moderate-density population. - *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 61, n° 3, 2007, pp. 401-413.
- PARROTT D., PRICKETT A., PIETRAVALLE S., ETHERINGTON T.R., FLETCHER M. - Estimates of regional population densities of badger *Meles meles*, fox *Vulpes vulpes* and hare *Lepus europaeus* using walked distance sampling. - *European Journal of Wildlife Research*, vol. 58, n° 1, 2012, pp. 23-33.
- PAYNE A., CHAPPA S., HARS J., DUFOUR B., GILOT-FROMONT E. - Wildlife visits to farm facilities assessed by camera traps in a bovine tuberculosis-infected area in France. - *European Journal of Wildlife Research*, vol. 62, n° 1, 2016, pp. 33-42.
- PELIKAN J., VACKAR J. - Densities and fluctuation in numbers of red fox, badger and pine marten in the Bucin Forest. - *Fol. Zool.*, vol. 27, n° 1978, pp. 289-303.
- PERTOLDI C., LOESCHCKE V., MADSEN A.B., RANDI E., MUCCI N. - Effects of habitat fragmentation on the Eurasian badger (*Meles meles*) subpopulations in Denmark. - *Hystrix the Italian Journal of Mammalogy*, vol. 12, n° 1, 2001, pp. 1-6.
- PETTER G. - Origine, phylogénie et systématique des blaireaux. - *Mammalia*, vol. 35, n° 4, 1971, pp. 567-597.
- PIGOZZI G. - Diet of the european badger (*Meles meles*) in the Maremma natural Park, Central Italy. - *Mammal Review*, vol. 18, n° 1, 1988, pp. 73-74.
- PIGOZZI G. - Digging behavior while foraging by the European badger, *Meles meles*, in a mediterranean habitat. - *Ethology*, vol. 83, n° 2, 1989, pp. 121-128.
- PIGOZZI G. - Latrine use and the function of territoriality in the European badger, *Meles meles*, in a mediterranean coastal habitat. - *Animal Behaviour*, vol. 39, n° 1990, pp. 1000-1002.
- PIZA-ROCA C., ZELFDE M.V., LA HAYE M.J.J., JONGEJANS E., RAES N. - European badger habitat requirements in the Netherlands - combining ecological niche models with neighbourhood analysis. - *Wildlife Biology*, vol. n° 2018, pp.
- PRIEMER J. - Untersuchungen an Rotfuchs- und Dachsbauen im störungsarmen Gebiet Lieberose. - *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung*, vol. 24, n° 1999, pp. 355-367.
- PRIGIONI C., BALESTRIERI A., REMONTI L., CAVADA L. - Differential use of food and habitat by sympatric carnivores in the eastern Italian Alps. - *Italian Journal of Zoology*, vol. 75, n° 2, 2008, pp. 173-184.
- PROENCA V., MARTIN L.J., PEREIRA H.M., FERNANDEZ M., MCRAE L., BELNAP J., BOHM M., BRUMMITT N., GARCIA-MORENO J., GREGORY R.D., HONRADO J.P., JURGENS N., OPIGE M., SCHMELLER D.S., TIAGO P., VAN SWAAY C.A.M. - Global biodiversity monitoring: From data sources to Essential Biodiversity Variables. - *Biological Conservation*, vol. 213, n° 2017, pp. 256-263.



- PYSKOVA K., KAUZAL O., STORCH D., HORACEK I., PERGL J., PYSEK P. - Carnivore distribution across habitats in a central-European landscape: a camera trap study. - *Zookeys*, vol. n° 770, 2018, pp. 227-246.
- QUADRELLI G. - Density and distribution of badger's setts (*Meles meles*) in the Lower Lodigiano (Northern Italy). - *Natura Bresciana, Annali di Museo Civico di Storia Naturale*, vol. 28, n° 1993, pp. 429-431.
- RACHEVA V., ZLATANOVA D., PESHEV D., MARKOVA E. - Camera Traps Recorded Use of Setts Sites by Badgers (*Meles meles* L., Mammalia) in Different Habitats. - *Acta Zoologica Bulgarica*, vol. 64, n° 2, 2012, pp. 145-150.
- RAIBLE F., TAKEKATA H., TESSMAR-RAIBLE K. - An Overview of Monthly Rhythms and Clocks. - *Frontiers in Neurology*, vol. 8, n° 2017, pp.
- REASON P., HARRIS S., CRESSWELL P. - Estimating the impact of past persecution and habitat changes on the numbers of Badgers *Meles meles* in Britain. - *Mammal Review*, vol. 23, n° 1, 1993, pp. 1-15.
- REID N., WILSON G.J., MONTGOMERY W.I., MCDONALD R.A. - Changes in the prevalence of badger persecution in Northern Ireland. - *European Journal of Wildlife Research*, vol. 58, n° 1, 2012a, pp. 177-183.
- REID N., ETHERINGTON T.R., WILSON G.J., MONTGOMERY W.I., MCDONALD R.A. - Monitoring and population estimation of the European badger *Meles meles* in Northern Ireland. - *Wildlife Biology*, vol. 18, n° 1, 2012b, pp. 46-57.
- RELEXANS M.C. - Le cycle sexuel du blaireau mâle (*Meles meles* L.). - *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.*, vol. 12, n° 1972, pp. 355-366.
- REMONTI L., BALESTRIERI A., PRIGIONI C. - Range of the Eurasian badger (*Meles meles*) in an agricultural area of northern Italy. - *Ethology Ecology & Evolution*, vol. 18, n° 1, 2006a, pp. 61-67.
- REMONTI L., BALESTRIERI A., PRIGIONI C. - Factors determining badger *Meles meles* sett location in agricultural ecosystems of NW Italy. - *Folia Zoologica*, vol. 55, n° 1, 2006b, pp. 19-27.
- REQUENA-MULLOR J., LOPEZ E., CASTRO A.J., VIRGOS E., CASTRO H. - Landscape influence on the feeding habits of European badger (*Meles meles*) in arid Spain. - *Mammal Research*, vol. 61, n° 3, 2016, pp. 197-207.
- REQUENA-MULLOR J.M., LOPEZ E., CASTRO A.J., CABELLO J., VIRGOS E., GONZALEZ-MIRAS E., CASTRO H. - Modeling spatial distribution of European badger in arid landscapes: an ecosystem functioning approach. - *Landscape Ecology*, vol. 29, n° 5, 2014, pp. 843-855.
- REVILLA E., PALOMARES F. - Does local feeding specialization exist in Eurasian badgers? - *Canadian Journal of Zoology*, vol. 80, n° 1, 2002a, pp. 83-93.
- REVILLA E., PALOMARES F. - Spatial organization, group living and ecological correlates in low-density populations of Eurasian badgers, *Meles meles*. - *Journal of Animal Ecology*, vol. 71, n° 3, 2002b, pp. 497-512.
- REVILLA E., PALOMARES F., DELIBES M. - Defining key habitats for low density populations of Eurasian badgers in Mediterranean environments. - *Biological Conservation*, vol. 95, n° 2000, pp. 269-277.
- REVILLA E., PALOMARES F., FERNANDEZ N. - Characteristics, location and selection of diurnal resting dens by Eurasian badgers (*Meles meles*) in a low density area. - *Journal of Zoology*, vol. 255, n° 2001, pp. 291-299.
- REVILLA E., DELIBES M., TRAVAINI A., PALOMARES F. - Physical and population parameters of Eurasian badgers (*Meles meles* L.) from Mediterranean Spain. - *Zeitschrift für Säugetierkunde*, vol. 64, n° 5, 1999, pp. 269-276.
- RICHT J. - Etude du régime alimentaire du blaireau européen (*Meles meles* L.) en Wallonie. - *Mémoire Fin étude*, vol. n° 2017, pp. 47 pages.
- RIETSCH A. - Déterminisme de l'habitat du blaireau (*Meles meles*) en forêt de Bezange-la-Grande (Grand-Est). - *Rapport de stage 2A*, vol. AgroParistech, Gestion des milieux naturels, n° 2019, pp. 1-59.
- RIGAUX P., CHANU C. - Densité du blaireau d'Eurasie (*Meles meles*) et répartition des terriers dans un paysage rural de moyenne montagne, entre Combrailles et Monts Dôme (Puy-de-Dôme, France). - *Rapport GMA*, vol. n° 2011, pp. 32 pages.
- RIGAUX P., CHANU C. - Eurasian Badger (*Meles meles*) density and setts distribution in a rural landscape of Massif Central (Puy-de-Dôme, France). - *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie*, vol. 67, n° 3, 2012, pp. 339-347.
- RIORDAN P., DELAHAY R.J., CHEESEMAN C., JOHNSON P.J., MACDONALD D.W. - Culling-Induced Changes in Badger (*Meles meles*) Behaviour, Social Organisation and the Epidemiology of Bovine Tuberculosis. - *Plos One*, vol. 6, n° 12, 2011, pp.
- ROBERTSON A., PALPHRAMAND K.L., CARTER S.P., DELAHAY R.J. - Group size correlates with territory size in European badgers: implications for the resource dispersion hypothesis? - *Oikos*, vol. 124, n° 4, 2015a, pp. 507-514.
- ROBERTSON A., MCDONALD R.A., DELAHAY R.J., KELLY S.D., BEARHOP S. - Individual foraging specialisation in a social mammal: the European badger (*Meles meles*). - *Oecologia*, vol. 176, n° 2, 2014, pp. 409-421.
- ROBERTSON A., MCDONALD R.A., DELAHAY R.J., KELLY S.D., BEARHOP S. - Resource availability affects individual niche variation and its consequences in group-living European badgers *Meles meles*. - *Oecologia*, vol. 178, n° 1, 2015b, pp. 31-43.
- RODRIGUEZ A., DELIBES M. - Food habits of badgers (*Meles meles*) in an arid habitat. - *Journal of Zoology*, vol. 227, n° 1992, pp. 347-350.
- RODRIGUEZ A., MARTIN R., DELIBES M. - Space use and activity in a mediterranean population of badgers *Meles meles*. - *Acta Theriologica*, vol. 41, n° 1, 1996, pp. 59-72.



- ROGERS L.M., CHEESEMAN C.L., LANGTON S. - Body weight as an indication of density-dependent population regulation in badgers (*Meles meles*) at Woodchester park, Gloucestershire. - *Journal of Zoology*, vol. 242, n° 1997a, pp. 597-604.
- ROGERS L.M., CHEESEMAN C.L., MALLINSON P.J., CLIFTONHADLEY R. - The demography of a high-density badger (*Meles meles*) population in the west of England. - *Journal of Zoology*, vol. 242, n° 1997b, pp. 705-728.
- ROGERS L.M., DELAHAY R., CHEESEMAN C.L., LANGTON S., SMITH G.C., CLIFTON-HADLEY R.S. - Movement of badgers (*Meles meles*) in a high-density population: individual, population and disease effects. - *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, vol. 265, n° 1403, 1998, pp. 1269-1276.
- ROPER T.J. - Badger *Meles meles* setts architecture, internal environment and function. - *Mammal Review*, vol. 22, n° 1, 1992a, pp. 43-53.
- ROPER T.J. - The structure and function of badger setts. - *Journal of Zoology*, vol. 227, n° 1992b, pp. 691-694.
- ROPER T.J. - The European badger *Meles meles*: food specialist or generalist? - *Journal of Zoology*, vol. 234, n° 1994, pp. 437-452.
- ROPER T.J., MICKEVICIUS E. - Badger *Meles meles* diet: a review of literature from the former Soviet Union. - *Mammal Review*, vol. 25, n° 3, 1995, pp. 117-129.
- ROPER T.J., LÜPS P. - Diet of badgers (*Meles meles*) in central Switzerland: an analysis of stomach contents. - *Zeitschrift Fur Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology*, vol. 60, n° 1, 1995, pp. 9-19.
- ROPER T.J., MOORE J.A.H. - Ventilation of badger *Meles meles* setts. - *Mammalian Biology*, vol. 68, n° 5, 2003, pp. 277-283.
- ROPER T.J., SHEPHERDSON D.J., DAVIES J.M. - 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*, vol. 97, n° 1986, pp. 94-117.
- ROPER T.J., OSTLER J.R., CONRADT L. - The process of dispersal in badgers *Meles meles*. - *Mammal Review*, vol. 33, n° 3-4, 2003, pp. 314-318.
- ROPER T.J., TAIT A.I., FEE D., CHRISTIAN S.F. - Internal structure and contents of three badger (*Meles rneles*) setts. - *Journal of Zoology*, vol. 225, n° 1991a, pp. 115-124.
- ROPER T.J., TAIT A.I., CHRISTIAN S.F., FEE D. - Excavation of three badger (*Meles meles*) setts. - *Zeitschrift Fur Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology*, vol. 56, n° 3, 1991b, pp. 129-134.
- ROPER T.J., CHRISTIAN S.F., FEE D., TAIT A.I. - Structure and contents of four badger (*Meles meles L.*) setts. - *Mammalia*, vol. 56, n° 1, 1992, pp. 65-70.
- ROPER T.J., FINDLAY S.R., LÜPS P., SHEPHERDSON D.J. - Damage by badgers *Meles meles* to wheat *Triticum vulgare* and barley *Hordeum sativum* crops. - *Journal of Applied Ecology*, vol. 32, n° 4, 1995, pp. 720-726.
- ROPER T.J., OSTLER J.R., SCHMID T.K., CHRISTIAN S.F. - Sett use in European badgers *Meles meles*. - *Behaviour*, vol. 138, n° 2001, pp. 173-187.
- ROPER T.J., CONRADT L., BUTLER J., CHRISTIAN S.E., OSTLER J., SCHMID T.K. - Territorial marking with feces in badgers (*Meles meles*): a comparison of boundary and hinterland latrine uses. - *Behaviour*, vol. 127, n° 1993, pp. 289-307.
- ROSALINO L.M., SANTOS-REIS M. - Fruit consumption by carnivores in Mediterranean Europe. - *Mammal Review*, vol. 39, n° 1, 2009, pp. 67-78.
- ROSALINO L.M., MACDONALD D.W., SANTOS-REIS M. - Spatial structure and land-cover use in a low-density Mediterranean population of Eurasian badgers. - *Canadian Journal of Zoology*, vol. 82, n° 9, 2004, pp. 1493-1502.
- ROSALINO L.M., MACDONALD D.W., SANTOS-REIS M. - Resource dispersion and badger population density in Mediterranean woodlands: is food, water or geology the limiting factor? - *Oikos*, vol. 110, n° 3, 2005a, pp. 441-452.
- ROSALINO L.M., MACDONALD D.W., SANTOS-REIS M. - Activity rhythms, movements and patterns of sett use by badgers, *Meles meles*, in a Mediterranean woodland. - *Mammalia*, vol. 69, n° 3-4, 2005b, pp. 395-408.
- ROSALINO L.M., ROSA S., SANTOS-REIS M. - The role of carnivores as Mediterranean seed dispersers. - *Annales Zoologici Fennici*, vol. 47, n° 3, 2010, pp. 195-205.
- ROSALINO L.M., LOUREIRO F., MACDONALD D.W., SANTOS-REIS M. - Food digestibility of an Eurasian badger *Meles meles* with special reference to the Mediterranean region. - *Acta Theriologica*, vol. 48, n° 2, 2003, pp. 283-288.
- ROSALINO L.M., LOUREIRO F., MACDONALD D.W., SANTOS-REIS M. - Dietary shifts of the badger (*Meles meles*) in Mediterranean woodlands: an opportunistic forager with seasonal specialisms. - *Mammalian Biology*, vol. 70, n° 1, 2005c, pp. 12-23.
- ROSALINO L.M., SANTOS M.J., BEIER P., SANTOS-REIS M. - Eurasian badger habitat selection in Mediterranean environments: Does scale really matter? - *Mammalian Biology*, vol. 73, n° 3, 2008, pp. 189-198.
- RUNHAAR H., RUNHAAR M., VINK H. - Reports on badgers *Meles meles* in Dutch newspapers 1900-2013: same animals, different framings? - *Mammal Review*, vol. 45, n° 3, 2015, pp. 133-145.
- SADLIER L., MONTGOMERY I. - The impact of sett disturbance on badger *Meles meles* numbers; when does protective legislation work? - *Biological Conservation*, vol. 119, n° 4, 2004, pp. 455-462.



- SADLER L.M.J., WEBBON C.C., BAKER P.J., HARRIS S. - Methods of monitoring red foxes *Vulpes vulpes* and badgers *Meles meles*: are field signs the answer? - *Mammal Review*, vol. 34, n° 1-2, 2004, pp. 75-98.
- SALEK M., DRAHNIKOVA L., TKADLEC E. - Changes in home range sizes and population densities of carnivore species along the natural to urban habitat gradient. - *Mammal Review*, vol. 45, n° 1, 2015, pp. 1-14.
- SALEK M., CERVINKA J., PADYSAKOVA E., KREISINGER J. - Does spatial co-occurrence of carnivores in a Central European agricultural landscape follow the null model? - *European Journal of Wildlife Research*, vol. 60, n° 1, 2014, pp. 99-107.
- SANTOS M.J., BEIER P. - Habitat selection by European badgers at multiple spatial scales in Portuguese Mediterranean ecosystems. - *Wildlife Research*, vol. 35, n° 8, 2008, pp. 835-843.
- SANTOS M.J., ROSALINO L.M., SANTOS-REIS M., USTIN S.L. - Testing remotely-sensed predictors of meso-carnivore habitat use in Mediterranean ecosystems. - *Landscape Ecology*, vol. 31, n° 8, 2016a, pp. 1763-1780.
- SANTOS M.J., ROSALINO L.M., MATOS H.M., SANTOS-REIS M. - Riparian ecosystem configuration influences mesocarnivores presence in Mediterranean landscapes. - *European Journal of Wildlife Research*, vol. 62, n° 3, 2016b, pp. 251-261.
- SCHEPPERS T.L.J., FRANTZ A.C., SCHAUL M., ENGEL E., BREYNE P., SCHLEY L., ROPER T.J. - Estimating social group size of Eurasian badgers *Meles meles* by genotyping remotely plucked single hairs. - *Wildlife Biology*, vol. 13, n° 2, 2007, pp. 195-207.
- SCHLEY L. - The Badger *Meles meles* and the Wild Boar *Sus scrofa*: Distribution and damage to agricultural crops in Luxembourg. - *PhD thesis, University of Sussex, Falmer, Brighton*, vol. n° 2000, pp. 285 pages.
- SCHLEY L., SCHAUL M., ROPER T.J. - Distribution and population density of badgers *Meles meles* in Luxembourg. - *Mammal Review*, vol. 34, n° 3, 2004, pp. 233-240.
- SCHMELLER D.S., JULLIARD R., BELLINGHAM P.J., BOHM M., BRUMMITT N., CHIARUCCI A., COUVET D., ELMENDORF S., FORSYTH D.M., MORENO J.G., GREGORY R.D., MAGNUSSON W.E., MARTIN L.J., MCGEOCH M.A., MIHOUB J.B., PEREIRA H.M., PROENCA V., VAN SWAAY C.A.M., YAHARA T., BELNAP J. - Towards a global terrestrial species monitoring program. - *Journal for Nature Conservation*, vol. 25, n° 2015, pp. 51-57.
- SCHWEYER J.B. - Le blaireau (*Meles meles*) dans la zone Est du parc naturel régional de Lorraine (Moselle) de 1984 à 1987. - *Rapport scientifique GEML*, vol. n° 1988, pp. 65 pages.
- SEAMAN D.E., POWELL R.A. - An Evaluation of the Accuracy of Kernel Density Estimators for Home Range Analysis. - *Ecology*, vol. 77, n° 7, 1996, pp. 2075-2085.
- SEILER A., LINDSTROM E., STENSTROM D. - Badger abundance and activity in relation to fragmentation of foraging biotopes. - *Annales Zoologici Fennici*, vol. 32, n° 1, 1995, pp. 37-45.
- SHAMMOON H., SALTZ D., DAYAN T. - Fine-scale temporal and spatial population fluctuations of medium sized carnivores in a Mediterranean agricultural matrix. - *Landscape Ecology*, vol. 32, n° 6, 2017, pp. 1243-1256.
- SHAPAREV Y.P. - Distribution and numbers of the badger in forests of the lower part of the Angara river basin. - *In: Ekologiya i ispolzovanie okhotnichikh zivotnykh Krasnoyarskogo kraya*, vol. Akademiya Nauk SSSR, Sibirskoe Otdelenie, Institut Lesa i Drevesiny im. V. N. Sukacheva, Krasnoyarsk, n° 1977, pp. 60-62.
- SHEPHERDSON D.J., ROPER T.J., LÜPS P. - Diet, food availability and foraging behaviour of badgers (*Meles meles L.*) in southern England. - *Zeitschrift Fur Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology*, vol. 55, n° 2, 1990, pp. 81-93.
- SIDORCHUK N.V., ROZHNOV V.V. - Daily activity of the European badger (*Meles meles*, Mustelidae, Carnivora) on setts in Darwin reserve and Meschera national park (Russia) in summer and autumn. - *Nature Conservation Research*, vol. 3, n° 2, 2018, pp. 47-56.
- SIDOROVICH V.E., ROTENKO, II, KRASKO D.A. - Badger *Meles meles* spatial structure and diet in an area of low earthworm biomass and high predation risk. - *Annales Zoologici Fennici*, vol. 48, n° 1, 2011, pp. 1-16.
- SILVA A.P., CURVEIRA-SANTOS G., KILSHAW K., NEWMAN C., MACDONALD D.W., SIMOES L.G., ROSALINO L.M. - Climate and anthropogenic factors determine site occupancy in Scotland's Northern-range badger population: implications of context-dependent responses under environmental change. - *Diversity and Distributions*, vol. 23, n° 6, 2017, pp. 627-639.
- SKINNER C., SKINNER P., HARRIS S. - The past history and recent decline of badgers *Meles meles* in Essex - An analysis of some of the contributory factors. - *Mammal Review*, vol. 21, n° 2, 1991a, pp. 67-80.
- SKINNER C., SKINNER P., HARRIS S. - An analysis of some of the factors affecting the current distribution of badger *Meles meles* setts in Essex. - *Mammal Review*, vol. 21, n° 2, 1991b, pp. 51-65.
- SKINNER C.A., SKINNER P.J. - Food of badgers (*Meles meles*) in an arable area of Essex. - *Journal of Zoology*, vol. 215, n° 1988, pp. 360-362.
- SLEEMAN D.P., MULCAHY F. - Loss of territoriality in a local badger *Meles meles* population at Kilmurry, Co Cork, Ireland. - *Ir. Nat. J.*, vol. 28, n° 1, 2005, pp. 11-19.
- SLEEMAN D.P., DAVENPORT J., MORE S.J., CLEGG T.A., GRIFFIN J.M., O'BOYLE I. - The effectiveness of barriers to badger *Meles meles* immigration in the Irish Four Area project. - *European Journal of Wildlife Research*, vol. 55, n° 3, 2009a, pp. 267-278.



- SLEEMAN D.P., DAVENPORT J., MORE S.J., CLEGG T.A., COLLINS J.D., MARTIN S.W., WILLIAMS D.H., GRIFFIN J.M., O'BOYLE I. - How many Eurasian badgers *Meles meles* L. are there in the Republic of Ireland? - *European Journal of Wildlife Research*, vol. 55, n° 4, 2009b, pp. 333-344.
- SMAL C.M. - The national badger survey: preliminary results for the Irish Republic. - In: *Hayden, T.J.: The badger. Royal Irish Academy, Dublin*, vol. n° 1993, pp. 9-22.
- SMITH J.E., LEHMANN K.D.S., MONTGOMERY T.M., STRAUSS E.D., HOLEKAMP K.E. - Insights from long-term field studies of mammalian carnivores. - *Journal of Mammalogy*, vol. 98, n° 3, 2017, pp. 631-641.
- SOMMER R., BENECKE N. - Late- and Post-Glacial history of the Mustelidae in Europe. - *Mammal Review*, vol. 34, n° 4, 2004, pp. 249-284.
- STEWART P.D., ANDERSON C., MACDONALD D.W. - A mechanism for passive range exclusion: Evidence from the European badger (*Meles meles*). - *Journal of Theoretical Biology*, vol. 184, n° 3, 1997a, pp. 279-289.
- STEWART P.D., ELLWOOD S.A., MACDONALD D.W. - Remote video-surveillance of wildlife - an introduction from experience with the European badger *Meles meles*. - *Mammal Review*, vol. 27, n° 4, 1997b, pp. 185-204.
- STEWART P.D., BONESI L., MACDONALD D.W. - Individual differences in den maintenance effort in a communally dwelling mammal: the Eurasian badger. - *Animal Behaviour*, vol. 57, n° 1999, pp. 153-161.
- STEWART P.D., MACDONALD D.W., NEWMAN C., CHEESEMAN C.L. - Boundary faeces and matched advertisement in the European badger (*Meles meles*): a potential role in range exclusion. - *Journal of Zoology*, vol. 255, n° 2001, pp. 191-198.
- STEWART P.D., MACDONALD D.W., NEWMAN C., TATTERSALL F.H. - Behavioural mechanisms of information transmission and reception by badgers, *Meles meles*, at latrines. - *Animal Behaviour*, vol. 63, n° 2002, pp. 999-1007.
- STIEBLING U., SCHNEIDER R. - Zur Habitatnutzung des Rotfuchses *Vulpes vulpes* (L., 1758) in der uckermarkischen Agrarlandschaft: Ergebnisse zur Populations-dichte und -dynamik. - *Beitrage zur Jagd- und Wildforschung*, vol. 24, n° 1999, pp. 331-341.
- TANAKA H. - Winter hibernation and body temperature fluctuation in the Japanese badger, *Meles meles anakuma*. - *Zoological Science*, vol. 23, n° 11, 2006, pp. 991-997.
- THEVENIN J. - Les blaireaux de la forêt d'Orléans. - *Journal de la Sologne et de ses environs*, vol. 30, n° 1986, pp. 54-55.
- THORNTON D., SCULLY A., KING T., FISHER S., FITKIN S., ROHRER J. - Hunting associations of American badgers (*Taxidea taxus*) and coyotes (*Canis latrans*) revealed by camera trapping. - *Canadian Journal of Zoology*, vol. 96, n° 7, 2018, pp. 769-773.
- THORNTON P.S. - Density and distribution of Badgers in south-west England—a predictive model. - *Mammal Review*, vol. 18, n° 1, 1988, pp. 11-23.
- TOLHURST B.A., WARD A.I., DELAHAY R.J., MACMASTER A.M., ROPER T.J. - The behavioural responses of badgers (*Meles meles*) to exclusion from farm buildings using an electric fence. - *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 113, n° 1-3, 2008, pp. 224-235.
- TOLHURST B.A., DELAHAY R.J., WALKER N.J., WARD A.I., ROPER T.J. - Behaviour of badgers (*Meles meles*) in farm buildings: Opportunities for the transmission of *Mycobacterium bovis* to cattle? - *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 117, n° 1-2, 2009, pp. 103-113.
- TORRETTA E., SERAFINI M., PUOPOLO F., SCHENONE L. - Spatial and temporal adjustments allowing the coexistence among carnivores in Liguria (N-W Italy). - *Acta Ethologica*, vol. 19, n° 2, 2016, pp. 123-132.
- TSUNODA M., NEWMAN C., BUESCHING C.D., MACDONALD D.W., KANEKO Y. - Badger setts provide thermal refugia, buffering changeable surface weather conditions. - *Journal of Thermal Biology*, vol. 74, n° 2018, pp. 226-233.
- TUYTTENS F., LONG B., FAWCETT T., SKINNER A., BROWN J., CHEESEMAN C., RODDAM A., MACDONALD D. - Estimating group size and population density of Eurasian badgers *Meles meles* by quantifying latrine use. - *Journal of Applied Ecology*, vol. 38, n° 5, 2001a, pp. 1114-1121.
- TUYTTENS F.A.M., MACDONALD D.W., RODDAM A.W. - Effects of radio-collars on European badgers (*Meles meles*). - *Journal of Zoology*, vol. 257, n° 2002, pp. 37-42.
- TUYTTENS F.A.M., STAPLEY N., STEWART P.D., MACDONALD D.W. - Vigilance in badgers *Meles meles*: the effects of group size and human persecution. - *Acta Theriologica*, vol. 46, n° 1, 2001b, pp. 79-86.
- TUYTTENS F.A.M., MACDONALD D.W., ROGERS L.M., CHEESEMAN C.L., RODDAM A.W. - Comparative study on the consequences of culling badgers (*Meles meles*) on biometrics, population dynamics and movement. - *Journal of Animal Ecology*, vol. 69, n° 4, 2000, pp. 567-580.
- ULEVICIUS A. - Burrowing carnivores in Zemaitija National Park, NW Lithuania: burrow setts and territory use. - *Acta Zoologica Lithuanica, Biodiversity*, vol. 7, n° 1997, pp. 127-132.
- VAN APELDOORN R.C., VINK J., MATYASTIK T. - Dynamics of a local badger (*Meles meles*) population in the Netherlands over the years 1983-2001. - *Mammalian Biology*, vol. 71, n° 1, 2006, pp. 25-38.
- VANDERZEE F.F., WIERTZ J., TERBRAAK C.J.F., VANAPELDOORN R.C. - Landscape change as a possible cause of the badger *Meles meles* L. decline in The Netherlands. - *Biological Conservation*, vol. 61, n° 1, 1992, pp. 17-22.



- VENDERICK A. - Le Blaireau Européen (*Meles Meles*, L 1758) en Région Wallonne: regards sur son éco-éthologie et estimation de sa population via la technique de l'affût. - *Thèse de l'Université de Liège*, vol. Blegique, n° 2007, pp.
- VIRGOS E. - Role of isolation and habitat quality in shaping species abundance: a test with badgers (*Meles meles L.*) in a gradient of forest fragmentation. - *Journal of Biogeography*, vol. 28, n° 3, 2001, pp. 381-389.
- VIRGOS E., CASANOVAS J.G. - Badger *Meles meles* sett site selection in low density Mediterranean areas of central Spain. - *Acta Theriologica*, vol. 44, n° 2, 1999, pp. 173-182.
- VIRGOS E., MANGAS J.G., BLANCO-AGUIAR J.A., GARROTE G., ALMAGRO N., VISO R.P. - Food habits of European badgers (*Meles meles*) along an altitudinal gradient of Mediterranean environments: a field test of the earthworm specialization hypothesis. - *Canadian Journal of Zoology*, vol. 82, n° 1, 2004, pp. 41-51.
- WALLISER G. - Auswirkungen anthropogener Landnutzung auf die Siedlungsstruktur, Raum- und Habitatnutzung des Europäischen Dachses (*Meles meles L.*, 1758) auf der Insel Rügen. - *Thèse de l'Université de Dresden*, vol. Allemagne, n° 2003, pp. 1-136.
- WANDELER A.I., GRAF M. - The reproductive cycle of female badgers (*Meles meles*) in Switzerland. - *Revue Suisse De Zoologie*, vol. 89, n° 4, 1982, pp. 1009-1016.
- WEBER J.M., FERRARI N. - Badger *Meles meles* setts in the Swiss Jura Mountains: characteristics and utilization patterns. - *Revue Suisse De Zoologie*, vol. 112, n° 3, 2005, pp. 677-687.
- WIERTZ J. - Fluctuations in the Dutch Badger *Meles meles* population between 1960 and 1990. - *Mammal Review*, vol. 23, n° 1, 1993, pp. 59-64.
- WILSON G., HARRIS S., MCLAREN G. - Changes in the British Badger Population, 1988–1997. . - *People's Trust for Endangered Species, London.*, vol. n° 1997, pp. 143 pages.
- WILSON G.J., FRANTZ A.C., POPE L.C., ROPER T.J., BURKE T.A., CHEESEMAN C.L., DELAHAY R.J. - Estimation of badger abundance using faecal DNA typing. - *Journal of Applied Ecology*, vol. 40, n° 4, 2003, pp. 658-666.
- WOODROFFE R. - Alloparental behaviour in the European badger. - *Animal Behaviour*, vol. 46, n° 2, 1993, pp. 413-415.
- WOODROFFE R., MACDONALD D.W. - Badger clans - demographic groups in an antisocial species. - *Journal of Zoology*, vol. 227, n° 1992, pp. 696-698.
- WOODROFFE R., MACDONALD D.W. - Female/Female Competition in European Badgers *Meles meles*: Effects on Breeding Success. - *Journal of Animal Ecology*, vol. 64, n° 1, 1995a, pp. 12-20.
- WOODROFFE R., MACDONALD D.W. - Costs of breeding status in the European badger, *Meles meles*. - *Journal of Zoology*, vol. 235, n° 1995b, pp. 237-245.
- WOODROFFE R., MACDONALD D.W. - Helpers provide no detectable benefits in the European badger (*Meles meles*). - *Journal of Zoology*, vol. 250, n° 2000, pp. 113-119.
- WOODROFFE R., MACDONALD D.W., DASILVA J. - Dispersal and philopatry in the European badger, *Meles-Meles*. - *Journal of Zoology*, vol. 237, n° 1995, pp. 227-239.
- WOODROFFE R., DONNELLY C.A., WEI G., COX D.R., BOURNE F.J., BURKE T., BUTLIN R.K., CHEESEMAN C.L., GETTINBY G., GILKS P., HEDGES S., JENKINS H.E., JOHNSTON W.T., MCINERNEY J.P., MORRISON W.I., POPE L.C. - Social group size affects *Mycobacterium bovis* infection in European badgers (*Meles meles*). - *Journal of Animal Ecology*, vol. 78, n° 4, 2009, pp. 818-827.
- WORTON B.J. - Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. - *Ecology*, vol. 70, n° 1, 1989, pp. 164-168.
- YAMAGUCHI N., DUGDALE H.L., MACDONALD D.W. - Female receptivity embryonic diapause, and superfetation in the European badger (*Meles Meles*): Implications for the reproductive tactics of males and females. - *Quarterly Review of Biology*, vol. 81, n° 1, 2006, pp. 33-48.
- YOUNG A., MARQUEZ-GRANT N., STILLMAN R., SMITH M.J., KORSTJENS A.H. - An Investigation of Red Fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian Badger (*Meles meles*) Scavenging, Scattering, and Removal of Deer Remains: Forensic Implications and Applications. - *Journal of Forensic Sciences*, vol. 60, n° 2015, pp. S39-S55.
- YOUNG R.P., DAVISON J., TREWBY I.D., WILSON G.J., DELAHAY R.J., DONCASTER C.P. - Abundance of hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) in relation to the density and distribution of badgers (*Meles meles*). - *Journal of Zoology*, vol. 269, n° 3, 2006, pp. 349-356.
- ZABALA J., GARIN I., ZUBEROGOITIA I., AIHARTZA J. - Habitat selection and diet of badgers (*Meles meles*) in Biscay (northern Iberian Peninsula). - *Italian Journal of Zoology*, vol. 69, n° 3, 2002, pp. 233-238.
- ZOSS A. - Some aspects of the ecology of European badger (*Meles meles L.*) in the Slitere nature reserve. - *Acta et Commentationes Univ Tartuensis*, vol. 995, n° 1992, pp. 176-185.

