Le blaireau européen (*Meles meles* L.). Synthèse des connaissances européennes Partie 2 : groupes familiaux, dynamique des populations et domaines vitaux

François Lebourgeois[a]

Le blaireau européen (*Meles meles* L.) est un mustélidé « fouisseur » largement répandu en Europe et en France. C'est un omnivore social vivant en groupe familial (ou clan) dans des terriers. Dans un précédent article[(1)], une synthèse des connaissances actuelles concernant les habitats préférentiels pour l'installation des terriers, leur dimension externe et leur structure interne ainsi que la densité spatiale de ceux-ci à l'échelle européenne a été présentée (Lebourgeois, 2020b). Le blaireau est un animal essentiellement forestier capable néanmoins de s'adapter à des contextes variés (notamment urbains). L'habitat optimal associe des forêts de feuillus de plaine en mosaïque avec des milieux ouverts bocagers (prairies naturelles, pâtures extensives, haies, bosquets). Dans ces milieux, les blaireaux trouvent la tranquillité et les ressources alimentaires (notamment celles en vers de terre) indispensables au maintien des populations.

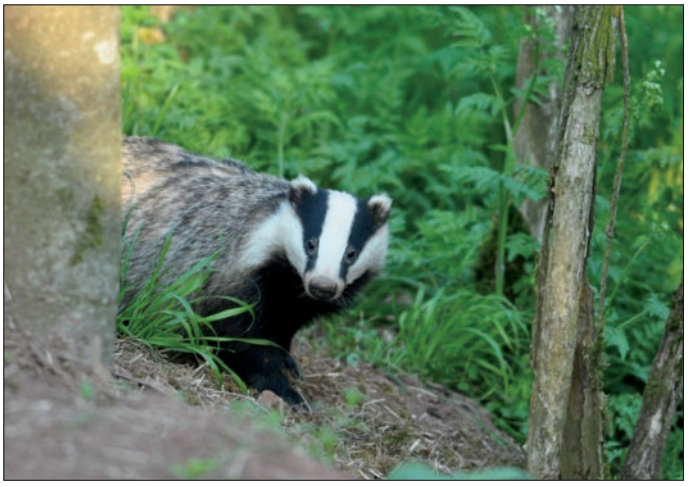


Photo 1 Un blaireau curieux...

© François Lebourgeois

a Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, Silva, 54000, Nancy, France
Groupe d'Études des Mammifères de Lorraine, 54230, Neuves-Maisons, France

(1) La première partie de cet article est parue dans la *Revue forestière française*, numéro 1, 2020.

CC BY NC ND

Dans ces conditions, la taille des terriers varie de quelques mètres carrés avec peu d'entrées (terriers dits « secondaires ») à plusieurs centaines de mètres carrés avec un grand nombre d'entrées (terriers dits « principaux »). Même si le blaireau est un animal bien présent en Europe, les données récoltées dans la littérature suggèrent des fortes variations spatiales des densités des terriers avec une densité qui décroît assez fortement d'ouest en est (de 1 à 2 terriers en contexte océanique tempéré à 0,1 par km² en contexte semi-continental à continental frais à froid).

Même si un grand terrier est souvent synonyme d'un groupe familial important, il apparaît que des petits terriers peuvent accueillir une grande famille rendant ainsi complexe la connaissance des densités réelles des animaux dans un territoire ainsi que la dynamique des populations. Dans ce second article, nous présentons les connaissances actuelles quant à la composition des groupes familiaux, la dynamique des populations, la densité spatiale des individus et la taille des domaines vitaux. De façon à ne pas alourdir trop le texte et rendre plus complexe la lecture, seules quelques références ont été conservées dans ce texte. L'ensemble des références bibliographiques et le rapport scientifique complet (Lebourgeois, 2020a) sont disponibles auprès de l'auteur.

UNE REPRODUCTION CARACTÉRISÉE PAR UN CYCLE COMPLEXE ET UNE IMPLANTATION DIFFÉRÉE DES EMBRYONS

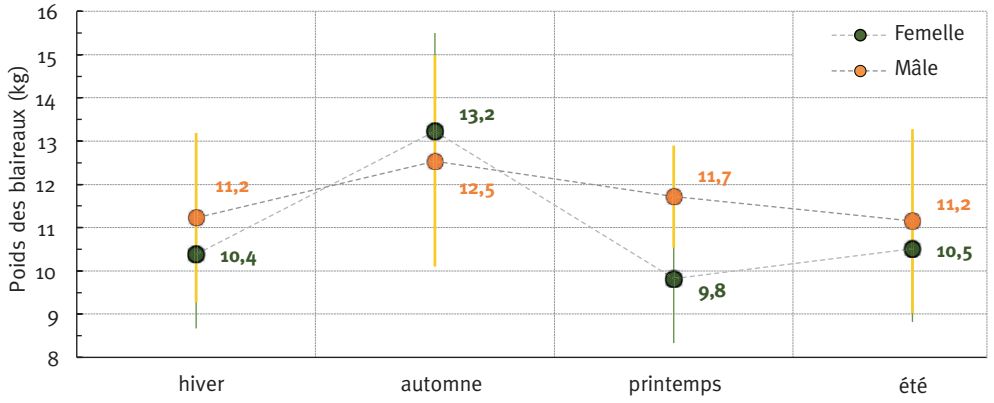
La dynamique des populations dépend d'un nombre important de facteurs parmi lesquels l'âge des femelles et des mâles, la fécondité des femelles et la mortalité juvénile jouent un rôle central (Anderson et Trewhella, 1985 ; Page *et al.*, 1994). Différents travaux ont montré que la spermatogénèse avait lieu tout au long de l'année, parfois même sur des jeunes mâles de 8 à 9 mois, avec cependant un pic important en hiver (janvier à mars) associé à des augmentations notables du taux de testostérone et du poids des testicules. Les femelles produisent régulièrement des follicules et sont donc fécondables toute l'année (forte réceptivité physiologique) (Corner *et al.*, 2015). L'ovulation semble possible avant un an mais elle est nettement plus importante pour les femelles adultes (2 ans et plus) qui présentent généralement deux pics d'ovulation (donc deux pics d'activité de reproduction) : un pic important entre janvier et mars, c'est-à-dire après la mise bas des jeunes qui sortiront du terrier au printemps (vers le mois d'avril généralement en contexte tempéré), et un second pic en automne (Cresswell *et al.*, 1992 ; Neal, 1986). Les accouplements de fin d'hiver semblent plus importants à en juger par une augmentation notable des graves morsures observées entre les mâles pendant cette période (3 fois plus fréquentes qu'en fin d'été ou en automne). Comme d'autres mammifères, les ovules fécondés après l'accouplement entrent en diapause embryonnaire (implantation différée) au stade blastocyste ; processus qui peut durer plusieurs mois (Canivenc et Bonnin, 1979). Ainsi, des blastocystes non implantés sont présents pour 80 % des femelles 11 mois de l'année (entre juillet et novembre) (Yamaguchi *et al.*, 2006). Même si l'accouplement a été fructueux, l'œstrus peut continuer pendant la diapause embryonnaire, ce qui suggère que les femelles sont capables de superfétation (nouvelle conception dans un utérus qui contient déjà un embryon en développement). *In fine*, le cycle pour un accouplement réussi en février-mars est une implantation en fin d'année (novembre-décembre) pour des naissances en janvier-février de l'année suivante.

Le processus d'implantation différée et la superfétation signifient qu'une femelle peut être fécondée par différents mâles, ce qui permet de limiter la compétition entre ces derniers et d'assurer le brassage génétique (Annavi *et al.*, 2014). En fait, la paternité entre les groupes familiaux (c'est-à-dire « *extra-group paternity* », EGP) est fréquente chez le blaireau et joue un rôle central dans le maintien des populations. Ainsi, il a été montré que 50 % de la paternité dans un groupe peut être le résultat de la fécondation des femelles par un mâle d'un autre groupe situé à proximité (Carpenter *et al.*, 2005). En fait, pendant l'hiver, les mâles adultes se déplacent davantage que les femelles et visitent de nombreux terriers.

UNE REPRODUCTION ASSURÉE PAR DES FEMELLES DOMINANTES… MAIS UNE FORTE MORTALITÉ JUVÉNILE

Les différents travaux portant sur l'analyse des blastocystes ou des suivis temporels des populations (observations de jeunes dans les terriers principaux) s'accordent sur une fréquence de reproduction moyenne d'environ 30 % (25 à 35 %), c'est-à-dire que seulement 3 femelles sur 10 se reproduisent chaque année. Ce sont les femelles dominantes les plus âgées (plus de 2 ans) qui se reproduisent le plus souvent (photo 2, p. 102). Ceci s'explique par le fait que la reproduction a un coût énergétique élevé car la gestation et la mise bas ont lieu en hiver pendant les périodes climatiquement moins favorables à la recherche de nourriture également en quantités plus limitées. À la fin de la lactation en mai, les femelles qui ont eu des jeunes ont beaucoup maigri (perte d'environ un quart de la masse corporelle ; 13 kg en automne et 10 kg au printemps, figure 1, ci-dessous).

Figure 1 **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)**



Cette perte de poids peut entraîner des surmortalités des femelles gestantes les plus jeunes (moins de 2 ans) par rapport aux non-gestantes ; surmortalité généralement non observée chez les femelles plus âgées. Le poids des femelles semble également moduler l'implantation des ovocytes et le sex-ratio *in utero* des jeunes. Ainsi, l'implantation est plus précoce (avant la fin janvier) chez les plus grosses femelles et le nombre de mâles émergeant du terrier plus important (60 % de mâles versus 40 % dans le cas d'une implantation tardive) (Dugdale *et al.*, 2003). Les explications de ces différences sont encore inconnues mais les auteurs suggèrent une stratégie adaptative, des infanticides liés à des autres membres du groupe familial ou encore des processus de mortalité fœtale différenciée entre les sexes. Si le sex-ratio semble dépendre en partie du poids des femelles, il évolue également après la naissance en fonction de l'âge des individus. Ainsi, une proportion croissante de femelles chez les individus âgés est souvent observée (environ 2/3 de femelles pour 1/3 de mâles) (Do Linh San, 2002 ; Rogers *et al.*, 1997). Ce déséquilibre pourrait être lié à un vieillissement plus rapide des mâles se traduisant par une perte de poids plus importante avec l'âge (environ – 40 % entre 5 et 13 ans pour les mâles et environ 10 % pour les femelles) et donc une mortalité des mâles plus précoce (Beirne *et al.*, 2015).

Même si les processus d'implantation différée et de superfétation semblent optimiser les chances de réussite de mise bas, la mortalité fœtale reste importante entre 30 et 40 %. Après l'émergence, la mortalité juvénile est également très élevée avec un jeune sur deux qui meurt dans la première année (Anderson et Trewhella, 1985 ; Page *et al.*, 1994).





Photo 2 Blairelle et ses jeunes à la sortie du terrier au printemps

© François Lebourgeois

UNE REPRODUCTION QUI DÉPEND AUSSI DES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES

Le déterminisme exact du cycle de reproduction reste mal connu mais certains travaux suggèrent un effet des cycles lunaires sur la fécondité des femelles (Dixon *et al.*, 2006) ou celui de la photopériode et de la température (Canivenc et Bonnin, 1979). Il a aussi été montré qu'après un été très sec limitant les ressources alimentaires, ce sont les femelles en bonne condition physique qui se reproduisent indépendamment de leur âge et de leur statut de dominance dans le groupe familial. À l'opposé, en cas de ressources non limitées après un été humide, les femelles sont toutes en meilleure santé et la reproduction ne concerne alors que les femelles dominantes du groupe. En fait, un été humide est un facteur favorable pour la survie des jeunes à travers le meilleur état de santé des femelles allaitantes mais également par la meilleure disponibilité en vers de terre (élément essentiel à l'alimentation du blaireau).

UNE TAILLE DES PORTÉES VARIABLE MAIS SOUVENT COMPRISE ENTRE 1 ET 3 JEUNES PAR FEMELLE

Le tableau I (p. 104) présente la synthèse de la taille des portées observées dans différents pays. Dans la majorité des cas, les chiffres sont donnés au niveau du groupe familial. En partant du principe que, dans un groupe, c'est la femelle dominante qui se reproduit le plus souvent, on peut émettre l'hypothèse que les données obtenues au niveau du groupe familial sont comparables à celles obtenues au niveau individuel. Même si on ne peut exclure un biais quant aux différences d'estimation, la taille des portées apparaît très cohérente entre les études avec une majorité donnant des chiffres entre 1 et 3 jeunes pour une moyenne de 2 jeunes par portée (photo 3, p. 105).

La connaissance de ce taux de reproduction est essentielle quand on veut analyser la dynamique des populations qui peut varier en cas de maladies, de conditions climatiques très défavorables (c'est-à-dire de ressources limitées) ou encore d'élimination d'individus dans le cas de la lutte contre la tuberculose bovine. Cependant, la dynamique des populations est un phénomène complexe qui dépend de la densité initiale des individus sur un territoire donné (*N*), du taux de croissance intrinsèque (*r*) et de la capacité d'accueil du milieu (*K)*, aussi appelé densité d'équilibre de la population) (Anderson et Trewhella, 1985). Le taux de croissance intrinsèque (*r*) est la différence entre le taux de fécondité des femelles (*g*) et le taux de mortalité des individus (*b*) ; taux qui dépend lui-même de leur âge. Avec des valeurs de *g* et *b* autour de 0,6 et 0,4 par an, le taux de croissance intrinsèque *r* est estimé à 0,2 par an (Anderson et Trewhella, 1985).

L'accroissement temporel de la population (*dN/dt*) prend ainsi la forme donnée par l'équation [1]. Dans l'équation [1], le rapport *N/K* exprime la loi de densité-dépendance de l'accroissement et le facteur *c* l'importance de la liaison entre *N et K* (*mammal type density-dependent model* ; Anderson et Trewhella, 1985). À partir du suivi du retour à l'équilibre de plusieurs populations de blaireaux ayant fortement diminué suite à des perturbations, Anderson et Trewhella (1985) ont montré que le meilleur ajustement du modèle était obtenu avec la valeur 7 pour le coefficient *c*.

Équation [1]

$$\frac{dN}{dt} = r \times \left[1 - \left(\frac{N}{K}\right)^{c}\right] \times N$$

À partir de ce modèle simple, on peut donc estimer le retour à un état d'équilibre après perturbation. Par exemple, si sur 10 km², la population d'équilibre *K* est 25 (soit 2,5 individus au km²)

et qu'une perturbation élimine 15 individus (donc $N = 10$ après la perturbation), le taux de croissance de la population est d'environ 2 individus par an. Il faudra donc au moins 7 ans pour retrouver un équilibre sans autre perturbation et sans tenir compte du décalage temporel de la première reproduction des femelles. En fait, dans leurs travaux, Anderson et Trewhella (1985) suggèrent que les populations peuvent subir des oscillations importantes avec une amplitude et une périodicité qui dépendent fortement de l'âge de la première reproduction. Pour ces auteurs, dans les biotopes très favorables avec des femelles se reproduisant dès la deuxième année et des densités initiales fortes (5 individus au km^2), les populations sont stables au bout d'une dizaine d'années (atteinte de la capacité d'accueil du milieu). Dans les habitats moins favorables, les femelles se reproduisent plus tard entraînant une instabilité des populations avec des fortes oscillations de 6 ou 8 ans. Dans ces contextes, des perturbations externes importantes peuvent donc fortement compromettre le maintien des populations.

Tableau I **Taille des portées observées dans différents pays et pour différentes études**

Selon les cas, les auteurs précisent le nombre de jeunes observés par femelle (en italique) ou dans le groupe familial. Les données ont été ordonnées selon le gradient longitudinal Ouest-Est.
Pour les références complètes citées dans le tableau, voir Lebourgeois (2020a).
* Analyse de fœtus et de cicatrices placentaires.

Pays	Nombre de jeunes	Référence
Europe	*2,7* et 2,4*	Anderson et Trewhella, 1985
Portugal	3,5	Rosalino *et al.*, 2004
Irlande	1,9 ± 0,5	Sadlier et Montgomery, 2004
	2,5	Feore et Montgomery, 1999
Angleterre	*1,6 ± 0,3 (1996)*	Macdonald et Newman, 2002
	1,8 (1979)	Cheeseman *et al.*, 1981
	2,6 (1982)	Cheeseman *et al.*, 1985
	2,5 ± 0,2	Hofer, 1988
	2,6 (1988)	Da Silva *et al.*, 1993, 1994
	1,7 ± 0,4 (1978)	Rogers *et al.*, 1997 ; Tuyttens *et al.*, 2000
	3,7 ± 0,7 (1993)	Rogers *et al.*, 1997 ; Tuyttens *et al.*, 2000
Espagne	*1,4*	Revilla *et al.*, 1999
France	2,5 à 3,2	Schweyer, 1988
	2,4 ± 1,1	Lebecel et GEML, 2010
	2,5 ± 1,4	Lebourgeois *et al.*, non publié
	2,2 ± 1,2	Lebourgeois, non publié
	2,5	Thommès *et al.*, non publié

Tableau I (suite)

Pays	Nombre de jeunes	Référence
France	2,2 ± 0,8	Rigaux et Chanu, 2011, 2012
Luxembourg	1,9 ± 1,4	Schley, 2000 ; Schley *et al.*, 2004
Suisse	1,6	Do Linh San, 2002
Pays-Bas	0,9 ± 06	Van Apeldoorn *et al.*, 2006
Allemagne	2,3 ± 0,8	Walliser, 2003
Pologne	3 ± 1	Goszczynski et Skoczynska, 1996
	1,5 ± 1,4	Kowalczyk *et al.*, 2003
	2,3 ± 0,5	Goszczynski, 1999
	0,6 ± 0,3	Myslajek *et al.*, 2012



Photo 3 Blaireautins âgés d'environ deux mois et demi à 3 mois sortant du terrier le 26 avril 2010 à 19 h 55. La naissance a eu lieu entre janvier et février et la première sortie vers le 10-15 avril. Les blaireautins pèsent environ 3 kg soit à peu près 30 % du poids adulte.

© François Lebourgeois

DES DENSITÉS DE BLAIREAUX AU KM² QUI VARIENT BEAUCOUP SELON LE PAYS

Concernant les densités d'animaux, la moyenne est de 4,7 blaireaux (adultes et jeunes) par km² (126 données issues de 17 pays et 51 publications) (tableau II, ci-dessous). Cependant, il apparaît une très forte disparité selon la longitude (figure 2, p. 107) et le pays (figure 3, p. 108). 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 ± 2,3 individus (adultes et jeunes) au km² (n = 104 données, 37 publications, toutes les périodes considérées).

Tableau II **Caractéristiques des populations de blaireaux en Europe (moyennes et écarts types)**

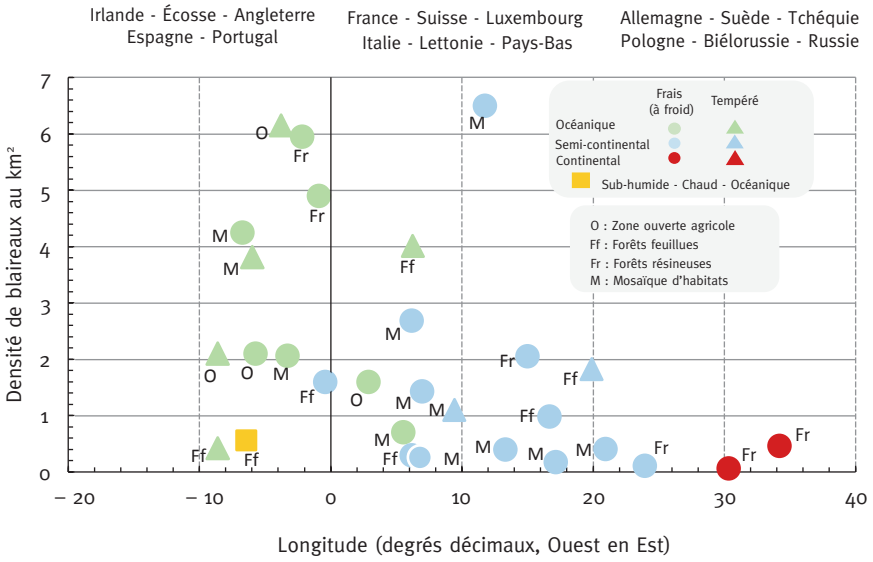
N = nombre de données ayant servi aux statistiques. Les données observées à Wytham Woods en Angleterre en 2004 par Coombes et Viles (2015) n'ont pas été considérées en raison de leur caractère tout à fait exceptionnel : 66 terriers au km² et plus de 50 individus au km² sur 4,24 km².

	Densité au km²		Nombre par groupe familial	
	Moyenne (std)	N	Moyenne (std)	N
Adultes et jeunes				
Avec données anglaises	4,7 (8,8)	126	4,6 (2,1)	71
Sans données anglaises	1,8 (2,3)	104	3,8 (1,2)	53
Adultes				
Avec données anglaises	6,8 (9,7)	48	3,9 (2,3)	74
Sans données anglaises	1,4 (2,3)	29	2,6 (1,1)	42
Jeunes				
Avec données anglaises	2,8 (3,1)	34	1,8 (0,8)	33
Sans données anglaises	0,9 (1,2)	19	1,7 (0,8)	22

Ces différences entre pays et selon la longitude s'expliquent essentiellement par des différences de conditions climatiques. Des analyses en composantes principales effectuées en associant les densités de blaireaux et des données climatiques (données WorldClim 1971-2000, https://www.worldclim.org/) relatives à chaque étude montrent que la variation de densité est d'abord liée aux facteurs climatiques exprimant la continentalité [amplitude thermique annuelle, température minimale hivernale (janvier-février), pluies automnale et hivernale, axe 1 de l'ACP, 41,5 % de la variance] et la sécheresse estivale (pluie estivale, température maximale d'été, axe 2 de l'ACP, 26,4 % de la variance) (data non montrées). Les régions plus à l'Est, sous climat continental ou semi-continental frais à froid avec une forte amplitude thermique annuelle, ont donc généralement des densités nettement plus faibles de l'ordre de 1 à 2 blaireaux par 10 km² que les régions d'Europe de l'Ouest sous climat océanique tempéré ou frais (souvent supérieure à 2 par km²) (figure 2, p. 107 et figure 3, p. 108). Concernant l'effet du milieu, les habitats en mosaïque ou dominés par les forêts de feuillus sont les zones privilégiées pour l'installation des terriers (voir article précédent) et les densités sont généralement plus élevées dans ces contextes.

Figure 2 **VARIATION DE LA DENSITÉ MOYENNE DES BLAIREAUX (adultes et jeunes par km²) SELON LA LONGITUDE**

Les moyennes ont été calculées avec toutes les données disponibles (1 à 26 données par étude ; 17 pays). Pour la figure, deux valeurs moyennes pour l'Angleterre n'ont pas été représentées en raison de leurs caractères « exceptionnels » (12,7 blaireaux au km² en zone urbaine et 21 blaireaux au km² dans un contexte de mosaïque d'habitats). La sélection des seules données postérieures à 1990 (12 pays au lieu de 18) donne la même tendance. Les grands types climatiques affectés à chaque étude sont issus de la classification climatique de Botti (2018). La xéricité est définie selon l'indice d'aridité Qn_2 associant les pluies, les températures et l'amplitude thermique (voir Botti, 2018). Tous les contextes sont humides (valeurs supérieures à 76) sauf un cas avec un contexte subhumide (entre 50 et 76). Contexte frais (froid), tempéré et chaud : Température de l'année comprise entre 4,5 ± 0,5 et 10 ± 1 °C, 10 ± 1 et 16,5 ± 1 °C, 16,5 ± 1 et 23 ± 2 °C respectivement. La continentalité se définit par rapport à la différence de température moyenne Dt entre le mois le plus froid (janvier) et le plus chaud (juillet). Océanique,]9 à 16 °C], Semi-continental,]16 à 22 °C], Continental,]22 à 42 °C]. Pour chaque cas, le contexte écologique a été précisé ; O : zone ouverte dominée par les cultures ; Ff : Forêts à base de feuillues et généralement des chênaies ; Fr : Forêts à base de résineux (pins, épicéas…) : M = Mosaïque d'habitats (zone ouverte, prairies, pâtures, forêts mixtes…).

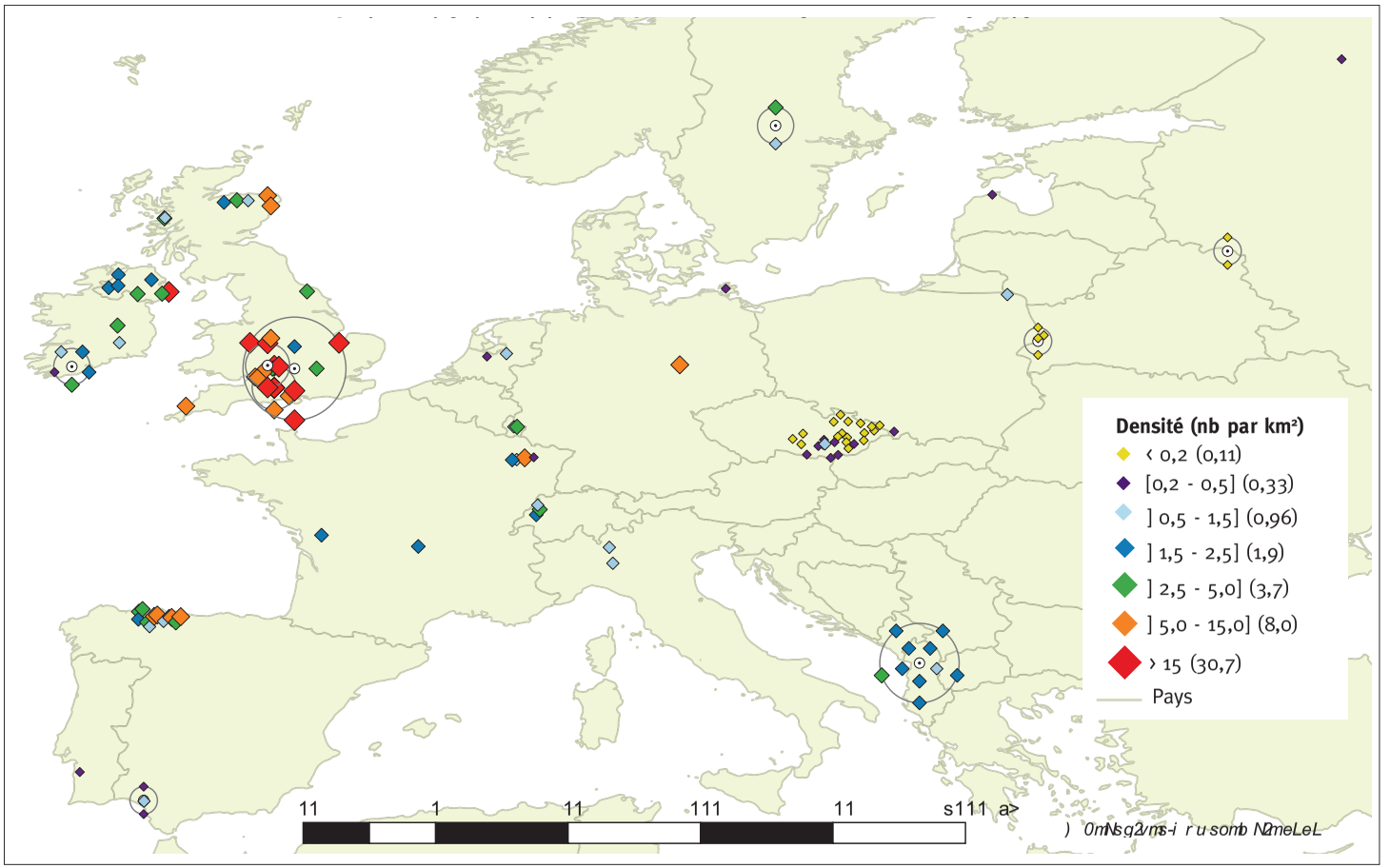




© François Lebourgeois

Figure 3 **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 et 51 publications. 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).

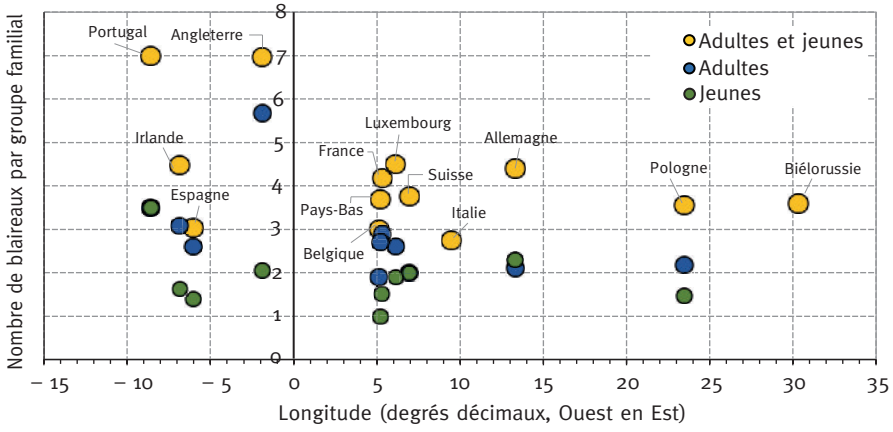


UNE TAILLE DE GROUPE FAMILIAL ASSEZ CONSTANTE ENTRE 3 ET 5 INDIVIDUS

Concernant la taille des groupes familiaux, la moyenne européenne est de 4,6 ± 2,1 individus (adultes et jeunes) (tableau II, p. 106). En excluant les données anglaises (7 ± 2,5 individus), la moyenne européenne est de 3,8 ± 1,2 individus (avec 2,6 ± 1,1 adultes) avec des variations assez faibles entre les pays (figure 4, ci-dessous). Globalement, un groupe familial correspond à 2 ou 3 adultes et 1 à 3 jeunes (figure 5, p. 110).

Figure 4 **VARIATION DU NOMBRE MOYEN DE BLAIREAUX PAR GROUPE FAMILIAL (adultes & jeunes, adultes, jeunes) ORDONNÉE SELON LA LONGITUDE (Ouest en Est)**

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. Pour ne pas alourdir le graphique, le pays a été précisé pour seulement le nombre total de blaireaux par groupe familial.

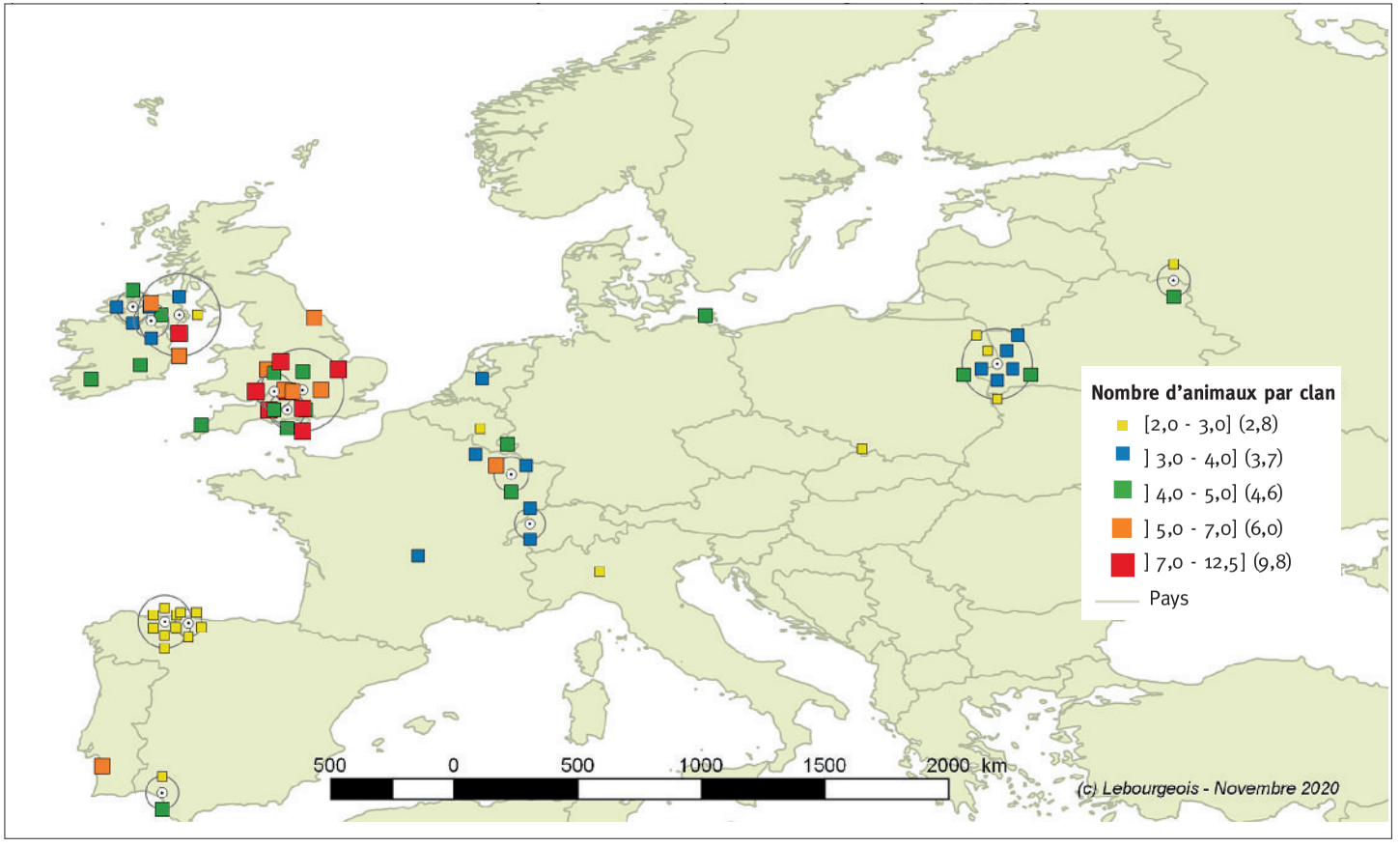




© François Lebourgeois

Figure 5 **NOMBRE MOYEN DE BLAIREAUX PAR GROUPE 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).



UN DOMAINE VITAL TRÈS VARIABLE SELON LES SAISONS ET ENTRE LES SEXES

La détermination des domaines vitaux 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 ; Harris *et al.*, 1990 ; Tuyttens *et al.*, 2002). À partir de données géoréférencées des déplacements, les domaines vitaux peuvent être estimés (Burt, 1943 ; Hayne, 1949) et représentés spatialement (au niveau individuel ou du groupe familial) par différentes techniques dominées par la méthode du polygone convexe minimum (MCP, *Minimum Convex Polygon method* ; 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 domaine vital (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 (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.

La synthèse présentée ici s'appuie sur 460 données issues de 32 publications provenant de 15 pays (1 à 9 publications par pays) : 136 données concernent le domaine vital des groupes familiaux et 327 données ceux des individus (120 pour les femelles, 175 pour les mâles et 32 sans distinction du sexe). Parmi ces 460 données, 47 % ont été obtenus par la méthode 100MCP, 23 % par la méthode 95MCP et 24 % par la méthode Kernel 95 % ; le reste concernant des estimations obtenues par la méthode des appâts marqués. De façon à juger des écarts entre les différentes méthodes, les relations entre les différentes estimations ont été calculées à partir des données trouvées dans 18 publications (issues de 9 pays) (Lebourgeois, 2020a). Les analyses montrent que les trois méthodes donnent des résultats similaires pour les « petits » domaines vitaux individuels inférieurs à 100 ha. En revanche, plus le domaine vital est grand et plus les écarts sont importants entre 100MCP et les deux autres 95MCP et 95K. Ils sont généralement compris entre 100 et 200 ha (figure 6, p. 112). Les tendances sont les mêmes pour les domaines vitaux des groupes familiaux (données non montrées). L'estimateur 100MCP surestimant les DV par intégration des points extrêmes, toutes les données recueillies dans la littérature ont été « standardisées » pour cette synthèse selon l'estimateur 95MCP jugé plus réaliste (équations [2] et [3]). Les petits domaines vitaux de moins de 10 ha n'ont pas été modifiés en raison de l'absence de différences entre les estimateurs.

Équation [2], pour les individus :

$$DV\ 95MCP = 0{,}7864\ (DV\ 100\ MCP) - 5{,}6019\ (r^2 = 0{,}965\ n = 61)$$

Équation [3], pour les groupes familiaux :

$$DV\ 95MCP = 0{,}6457\ (DV\ 100\ MCP) + 26{,}478\ (r^2 = 0{,}857\ n = 12)$$

Figure 6 **RELATION ENTRE L'ESTIMATION DU DOMAINE VITAL (DV) INDIVIDUEL PAR LES MÉTHODES 95 ET 100MCP**

MCP = méthode du polygone convexe minimum au seuil de 100 et 95 %. Les données sont issues de 18 études provenant de 9 pays différents. N = nombre de données utilisées pour établir les relations. Voir Lebourgeois (2020a) pour les autres relations.

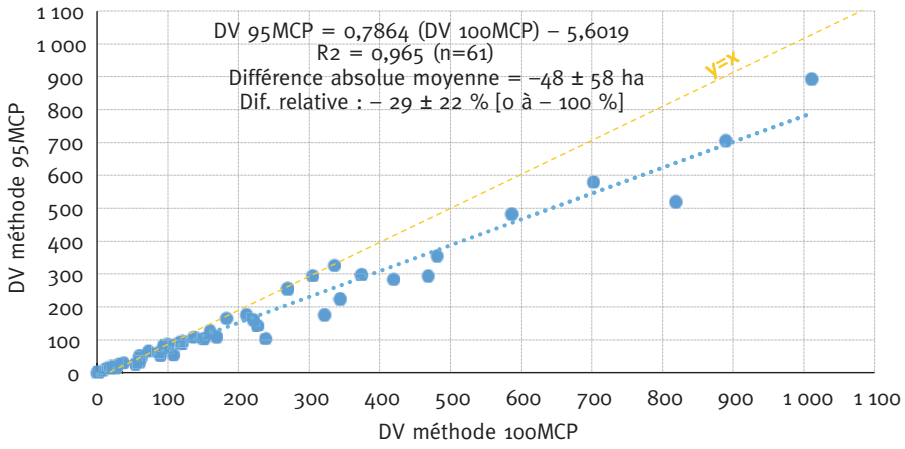
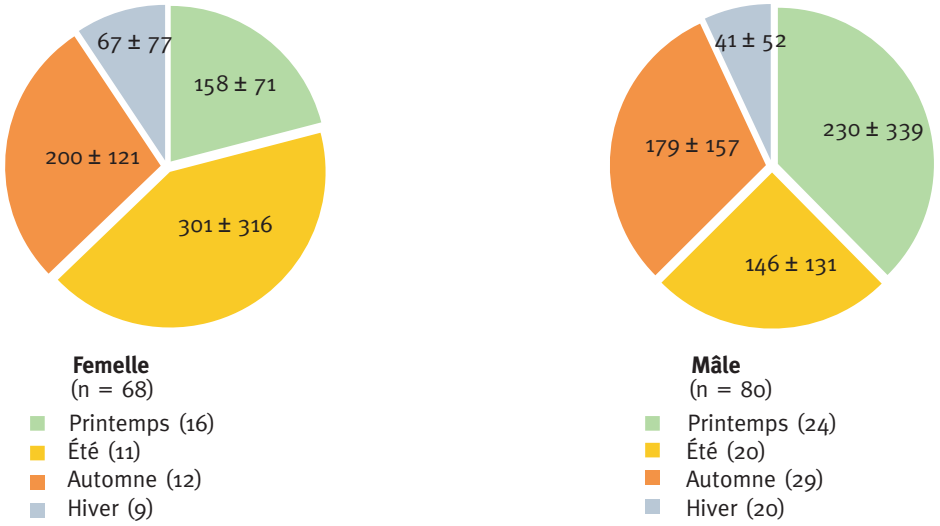


Figure 7 **VARIATION SAISONNIÈRE DU DOMAINE VITAL INDIVIDUEL (en ha) DES BLAIREAUX EN EUROPE (moyenne ± écart-type)**

Les données sont issues de 13 études provenant de 12 pays différents. Le chiffre entre parenthèses après les saisons correspond au nombre de données disponibles. Données standardisées selon les estimations MCP 95 % (voir texte pour les détails).



Le domaine vital tend à augmenter au printemps et en été et à diminuer en automne ; la plus petite valeur étant observée en hiver (figure 7, p. 112). Les femelles tendent à avoir un domaine vital plus petit que les mâles (environ – 40 %) avec des différences importantes entre les saisons, notamment au printemps et en été. Ces variations saisonnières sont en partie liées aux effets des conditions environnementales sur les activités des blaireaux ; activités qui dépendent très fortement de la photopériode et des températures extérieures (Lebourgeois, 2020a). Le plus grand domaine vital des femelles en été pourrait être lié à la nécessité de récupérer le poids perdu au printemps (figure 1, p. 101) après la naissance des jeunes et leur sevrage (forte dépense énergétique pour la lactation). Pour l'automne, un domaine vital plus important permet de stocker des graisses qui serviront pendant la phase hivernale de moindre activité et disponibilité alimentaire en optimisant l'état sanitaire pour une nouvelle gestation. De nombreuses études ont montré que les domaines vitaux des blaireaux d'un même groupe familial se chevauchaient fréquemment et qu'il y avait aussi des chevauchements entre les groupes familiaux. Enfin certains auteurs ont également défini un cœur de domaine vital très fréquemment utilisé par les blaireaux ; cœur représentant quelques dizaines de pourcents du domaine vital entier.

UN DOMAINE VITAL QUI DÉPEND AUSSI TRÈS FORTEMENT DE LA DENSITÉ DES INDIVIDUS, DU CLIMAT ET DES RESSOURCES ALIMENTAIRES

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.*, 2015). Selon cette hypothèse, il n'y a pas de relation entre la surface du domaine vital et la taille du groupe familial car elles dépendent de l'hétérogénéité et de l'abondance des ressources. 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 domaine vital plus grand (Adams, 2011). Les méta-analyses menées par Kauhala et Holmala (2011) sur le blaireau et Salek *et al.* (2015) sur 8 carnivores suggèrent cependant que, pour la majorité des espèces, la taille du domaine vital varie fortement quand la densité des individus au km² change.

La nouvelle analyse menée dans cette étude confirme la très forte dépendance du domaine vital annuel moyen (DV) à la densité des individus au km² (figure 8, p. 114). Ainsi, les domaines vitaux les plus petits (40 à 60 ha voire quelques ha seulement) sont observés avec des densités d'individus généralement supérieures à 3. Des densités inférieures à 0,2 individu par km² correspondent à des domaines vitaux généralement supérieurs à 500 ha. Ces variations « taille du DV-Densité » correspondent également au gradient longitudinal Ouest-Est (figure 9, p. 114 et figure 10, p. 115). Ainsi, les fortes densités et les domaines vitaux les plus petits sont observés en Europe de l'Ouest sous climat océanique (densités les plus fortes et domaines vitaux plus petits pour l'Angleterre). En Europe de l'Est, sous climat semi-continental ou continental, les densités diminuent et les domaines vitaux augmentent. Les domaines vitaux varient aussi selon l'habitat avec généralement des domaines plus petits dans les zones ouvertes ou présentant une grande mosaïque d'habitats (forêts, prairies, pâtures…) (ressources alimentaires maximum notamment en vers de terre qui constituent la base de l'alimentation des blaireaux). Par exemple, en Europe de l'Est dans les zones à faibles densités d'animaux (~ 0,2 individu par km²), le domaine vital est environ deux fois supérieurs en zone forestière dominée par les résineux que dans les zones ouvertes agricoles (~ 700 ha versus 350 ha) ; les zones forestières feuillues ou avec une mosaïque d'habitats correspondant à des domaines vitaux autour de 500 ha.

Figure 8 **RELATION ENTRE LA DENSITÉ MOYENNE DE BLAIREAUX (adultes et jeunes par km²) ET LA TAILLE MOYENNE DU DOMAINE VITAL ANNUEL (DV en ha) (40 études, 15 pays, 278 données au total)**

Les grands types climatiques affectés à chaque étude sont issus de la classification climatique de Botti (2018). La xéricité est définie selon l'indice d'aridité Qn2 associant les pluies, les températures et l'amplitude thermique (voir Botti, 2018). Tous les contextes sont humides (valeurs supérieures à 76) sauf un cas avec un contexte subhumide (entre 50 et 76). Contexte frais (froid), tempéré et chaud : Température de l'année comprise entre 4,5 ± 0,5 et 10 ± 1 °C, 10 ± 1 et 16,5 ± 1 °C, 16,5 ± 1 et 23 ± 2 °C respectivement. La continentalité se définit par rapport à la différence de température moyenne Dt entre le mois le plus froid (janvier) et le plus chaud (juillet). Océanique,]9 à 16 °C], Semi-continental,]16 à 22 °C], Continental,]22 à 42 °C].

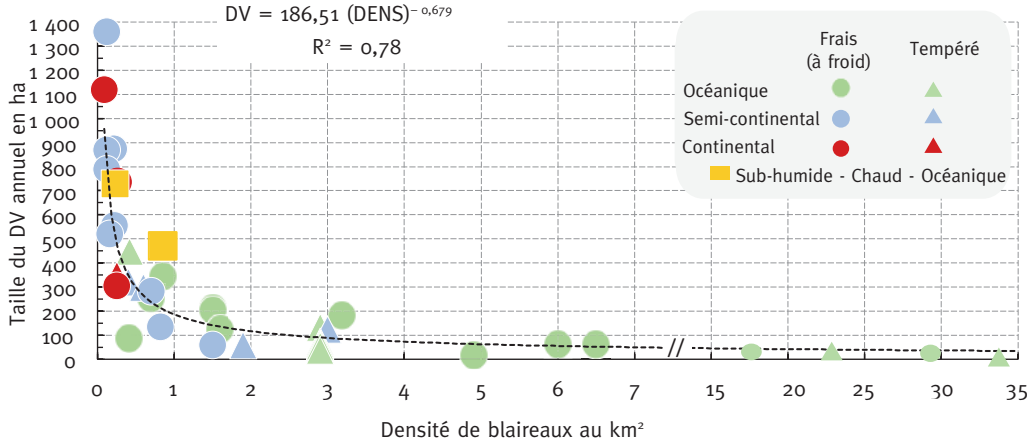


Figure 9 **VARIATION DE LA TAILLE DU DOMAINE VITAL MOYEN ANNUEL (en ha) DES BLAIREAUX (sans distinction des sexes des individus) LE LONG DU GRADIENT LONGITUDINAL OUEST-EST (40 études, 15 pays, 278 données au total)**

La taille du symbole est proportionnelle à la densité des individus (adultes et jeunes) au km² (de moins de 0,4 individu au km² à plus de 15 individus). La couleur indique la continentalité définie par rapport à la différence de température moyenne Dt entre le mois le plus froid (janvier) et le plus chaud (juillet). Océanique]9 à 16 °C], Semi-continental]16 à 22 °C], Continental]22 à 42 °C] (d'après Botti, 2018). Pour simplifier la figure, seule la distinction climat océanique versus semi-continental à continental a été conservée.

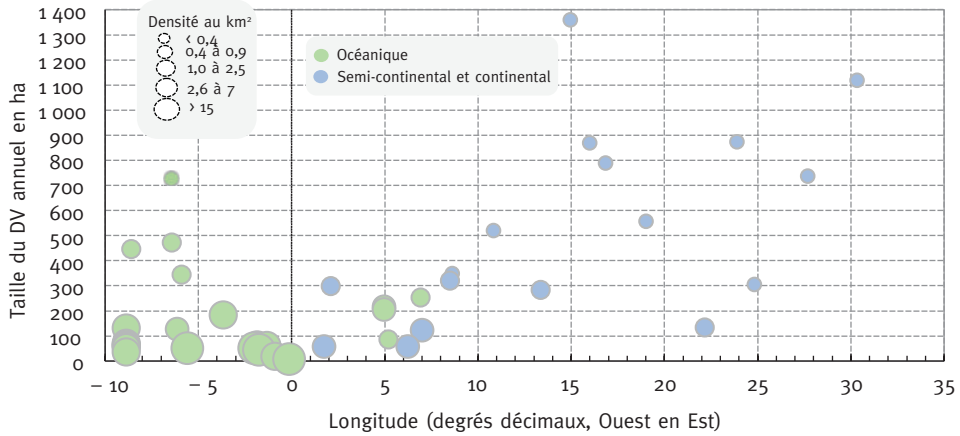
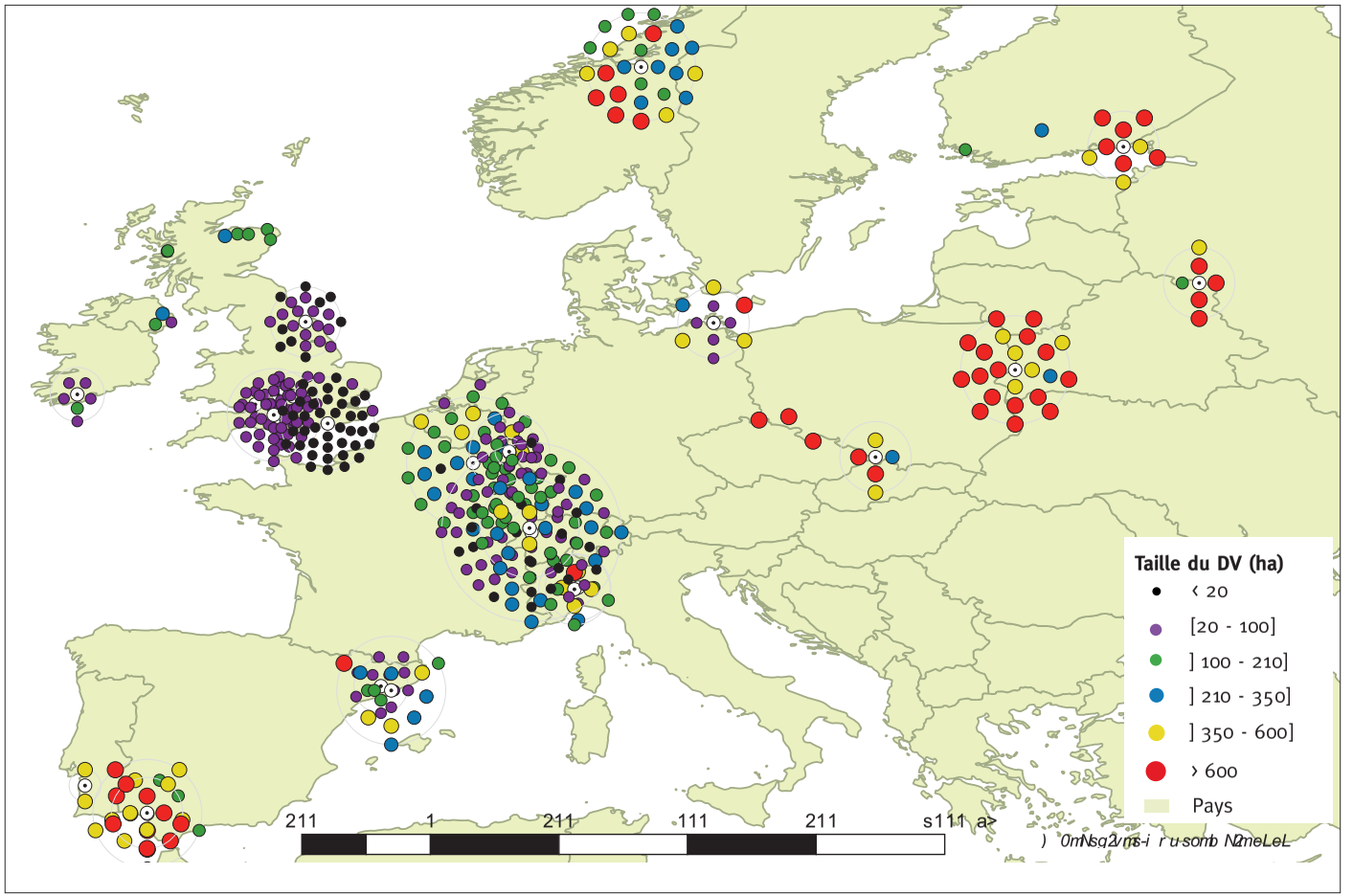


FIGURE 10 **DOMAINE VITAL INDIVIDUEL ANNUEL MOYEN (en ha) DES BLAIREAUX (sans distinction des sexes) EN EUROPE**

La carte a été construite à partir des données issues de 40 études, 15 pays, 278 données au total. Certains points ont été déplacés de façon à éviter les chevauchements (barycentre = points blancs avec cercle).



CONCLUSIONS

Ce second article présente une synthèse des données européennes sur la taille et la composition des groupes familiaux, la dynamique des populations et les variations des domaines vitaux. Le cycle de reproduction des blairelles est complexe avec un processus d'implantation différée des ovocytes. Une femelle donne naissance à en moyenne 1 à 3 jeunes mais seulement 30 % des femelles se reproduisent tous les ans. En Europe, un groupe familial correspond à 2 ou 3 adultes et 1 à 3 jeunes. Même si le blaireau est un animal bien présent en Europe, les données récoltées dans la littérature suggèrent des fortes variations spatiales des densités des animaux avec une densité qui décroît fortement d'Ouest en Est. La densité des animaux diminuant leur domaine vital tend en revanche à augmenter et ceci d'autant plus que les conditions environnementales sont moins favorables. Le domaine vital dépend donc fortement à la fois de la densité d'animaux sur un territoire et de la capacité d'accueil du milieu. Il dépend aussi de la saison et varie entre les femelles et les mâles.

François LEBOURGEOIS
Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, Silva
AgroParisTech
14 rue Girardet
CS14216
F-54042 NANCY CEDEX
et
Groupe d'Études des Mammifères de Lorraine
F-54230 NEUVES-MAISONS
(francois.lebourgeois@agroparistech.fr)

Remerciements

L'auteur remercie Nathalie Briot et David Gasparotto du Centre de documentation d'AgroParisTech de Nancy pour l'aide apportée dans la recherche documentaire ainsi que les membres du Groupe d'Études des Mammifères de Lorraine pour leur soutien dans ces travaux.

BIBLIOGRAPHIE

ADAMS E., 2011. Approaches to the study of territory size and shape. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32, pp. 277-303.

ANDERSON R.M., TREWHELLA W., 1985. Population dynamics of the badger (*Meles meles*) and the epidemiology of bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 310 (1145), pp. 327-381.

ANNAVI G., NEWMAN C., DUGDALE H.L., BUESCHING C.D., SIN Y.W., BURKE T., MACDONALD D.W., 2014. Neighbouring-group composition and within-group relatedness drive extra-group paternity rate in the European badger (*Meles meles*). *Journal of Evolutionary Biology*, 27 (10), pp. 2191-2203.

BEIRNE C., DELAHAY R., YOUNG A., 2015. Sex differences in senescence: the role of intra-sexual competition in early adulthood. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 282 (1811), pp. 1-9.

BOTTI D., 2018. A phytoclimatic map of Europe. *Cybergeo : European Journal of Geography, Environnement, Nature, Paysage*, pp. 1-23. DOI: 10.4000/cybergeo.29495.

BURGMAN M.A., FOX J.C., 2003. Bias in species range estimates from minimum convex polygons: implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation*, 6, pp. 19-28.

BURT W.H., 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24 (3), pp. 346-352.

CANIVENC R., BONNIN M., 1979. Delayed implantation is under environmental control in the badger (*Meles meles* L.). *Nature*, 278, 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., 2005. Mating system of the Eurasian badger, *Meles meles*, in a high density population. *Molecular Ecology*, 14 (1), pp. 273-284.

COOMBES M.A., VILES H.A., 2015. Population-level zoogeomorphology: the case of the Eurasian badger (*Meles meles* L.). *Physical Geography*, 36, 3, pp. 215-238.

CORNER L.A.L., STUART L.J., KELLY D.J., MARPLES N.M., 2015. Reproductive Biology Including Evidence for Superfetation in the European Badger *Meles meles (Carnivora: Mustelidae)*. *Plos One*, 10, pp. 1-10.

CRESSWELL W.J., HARRIS S., CHEESEMAN C.L., MALLINSON P.J., 1992. To breed or not to breed - an analysis of the social and density-dependent constraints on the fecundity of female badgers (*Meles meles*). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 338 (1286), pp. 393-407.

DIXON D.R., DIXON L.R.J., BISHOP J.D., PETTIFOR R.A., 2006. Lunar-related reproductive behaviour in the badger (*Meles meles*). *Acta Ethologica*, 9 (2), pp. 59-63.

DO LINH SAN E., 2002. Biologie et écologie du blaireau *Meles meles (Mustelidae, Carnivora)* dans la Broye : résultats préliminaires. *Bulletin de la Société vaudoise de sciences naturelles*, 88 (1), pp. 77-119.

DUGDALE H.L., MACDONALD D.W., NEWMAN C., 2003. Offspring sex ratio variation in the European badger, *Meles meles*. *Ecology*, 84 (1), pp. 40-45.

HARRIS S., CRESSWELL W.J., FORDE P.G., TREWHELLA W., WOOLLARD T., WRAY S., 1990. Home-range analysis using radio-tracking data – a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review*, 20 (2-3), pp. 97-123.

HAYNE D.W., 1949. Calculation of Size of Home Range. *Journal of Mammalogy*, 30 (1), pp. 1-18.

JOHNSON D.D.P., MACDONALD D.W., NEWMAN C., MORECROFT M.D., 2001. Group size versus territory size in group-living badgers: a large-sample field test of the Resource Dispersion Hypothesis. *Oikos*, 95, pp. 264-274.

KAUHALA K., HOLMALA K., 2011. Landscape features, home-range size and density of northern badgers (*Meles meles*). *Annales Zoologici Fennici*, 48 (4), pp. 221-232.

KIE J.G., MATTHIOPOULOS J., FIEBERG J., R.A. P., CAGNACCI F., MITCHELL M.S., GAILLARD J.M., MOORCROFT P.R., 2010. The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 365, (1550), pp. 2221-2231.

LAVER P.N., KELLY M.J., 2008. A critical review of home range studies. *Wildlife management*, 72 (1), pp. 290-298.

LEBOURGEOIS F., 2020a. *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*. AgroParisTech – GEML. 118 p.

LEBOURGEOIS F., 2020b. Le Blaireau Européen (*Meles meles* L.). Synthèse des connaissances européennes. Partie 1 : Choix de l'habitat, structure et densité spatiale des terriers. *Revue forestière française*, LXXII (1), pp. 11-32.

MOHR C., 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist*, 37 (1), pp. 223-249.

NEAL E., 1986. *The natural history of Bagders*. Book Club Associates. 238 p.

PAGE R.J.C., ROSS J., LANGTON S.D., 1994. Seasonality of reproduction in the european badger *Meles meles* in south-west England. *Journal of Zoology*, 233, pp. 69-91.

ROBERTSON A., MCDONALD R.A., DELAHAY R.J., KELLY S.D., BEARHOP S., 2015. Resource availability affects individual niche variation and its consequences in group-living European badgers *Meles meles*. *Oecologia*, 178 (1), pp. 31-43.

ROGERS L.M., CHEESEMAN C.L., MALLINSON P.J., CLIFTONHADLEY R., 1997. The demography of a high-density badger (*Meles meles*) population in the west of England. *Journal of Zoology*, 242, pp. 705-728.

SALEK M., DRAHNIKOVA L., TKADLEC E., 2015. Changes in home range sizes and population densities of carnivore species along the natural to urban habitat gradient. *Mammal Review*, 45 (1), pp. 1-14.

SEAMAN D.E., POWELL R.A., 1996. An Evaluation of the Accuracy of Kernel Density Estimators for Home Range Analysis. *Ecology*, 77 (7), pp. 2075-2085.

TUYTTENS F.A.M., MACDONALD D.W., RODDAM A.W., 2002. Effects of radio-collars on European badgers (*Meles meles*). *Journal of Zoology*, 257, pp. 37-42.

WORTON B.J., 1989. Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology*, 70, pp. 164-168.

YAMAGUCHI N., DUGDALE H.L., MACDONALD D.W., 2006. 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*, 81 (1), pp. 33-48.

LE BLAIREAU EUROPÉEN (*MELES MELES* L.). SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES EUROPÉENNES. PARTIE 2 : GROUPES FAMILIAUX, DYNAMIQUE DES POPULATIONS ET DOMAINES VITAUX (Résumé)

Cet article présente une synthèse des connaissances européennes sur les groupes familiaux, la dynamique des populations et les domaines vitaux. Le cycle de reproduction des blairelles est complexe avec un processus d'implantation différée des ovocytes. Le pic majeur de reproduction a lieu en hiver (janvier-février) après la mise bas des jeunes issus des accouplements précédents. Seulement environ 30 % des femelles se reproduisent tous les ans (femelles dominantes en bonne santé). Le nombre de blaireautins dans une portée varie en moyenne de 1 à 3 mais la mortalité avant un an est forte souvent autour de 50 %. En Europe, la densité moyenne des blaireaux est de 1,8 ± 2,3 individus (adultes et jeunes) au km² (4,7 en considérant les fortes densités anglaises). Cependant, des densités nettement plus faibles de l'ordre de 1 blaireau par 10 km² sont souvent observées en Europe de l'Est. La taille des groupes familiaux est de 3,8 ± 1,2 individus (avec 2,6 ± 1 adultes) avec des variations assez faibles entre les pays (4,6 ± 2,1 individus avec les données anglaises). Le domaine vital varie fortement selon le sexe et la saison. Il est plus grand pour les mâles. Il est minimal en hiver pour les deux sexes mais plus grand en été pour les femelles. Il varie également très fortement selon la densité des animaux au km². Ainsi, les domaines vitaux les plus grands (› 500 ha) sont observés dans les zones de plus faibles densités d'animaux (1 à 2 individus aux 10 km²) sous climat contraignant et dans les contextes de moindres ressources alimentaires (Europe de l'Est et contexte méditerranéen). Dans les zones plus favorables en contexte océanique tempéré, le domaine vital est nettement plus petit (‹ 100 ha) avec des densités d'animaux souvent supérieurs à 2 ou 3 individus au km².

THE EUROPEAN BADGER (*MELES MELES* L.). REVIEW OF KNOWLEDGE IN EUROPE. PART 2: FAMILY GROUPS, POPULATION DYNAMICS AND HOME RANGES (Abstract)

This article presents a review of knowledge in Europe about badger family groups, population dynamics and home ranges. The reproductive cycle of female badgers is complex, involving delayed implantation of oocytes. The peak reproduction time is in winter (January, February), once the cubs arising from previous matings are born. Only roughly 30% of females breed every year (dominant sows in good health). The number of cubs per litter varies on average between 1 and 3 but mortality in the first year is very high, in the region of 50%. In Europe, the mean density of badgers is 1.8 ± 2.3 individuals (adults and juveniles) per km² (4.7 if the high densities observed in Britain are taken into acocunt). However, far lower densities of the order of 1 badger per 10 km² are often recorded in Eastern Europe. The size of family groups is 3.8 ± 1.2 individuals (with 2.6 ± 1 adults) and is fairly invariable from one country to the next (4.6 ± 2.1 individuals, taking into account data for Britain). Home ranges vary considerably according to the gender and the season. It is larger for males and minimal for both sexes in winter, but larger for females in the summer. It too varies considerably depending on the population density per km². Hence, the larges home ranges (› 500 ha) are found in the areas where the animal density is at its lowest (1 to 2 individuals per 10 km²), where the climate is adverse and in environments where food resources are scarce (Eastern Europe and Mediterranean environment). In more favourable areas with a temperate oceanic climate, the home range is far smaller (‹ 100 ha) with animal densities often in excess of 2 or 3 individuals per km².

Licence Creative Commons
Attribution + Pas de Modification + Pas d'Utilisation Commerciale (BY ND NC)