Zeitschrift: Actes de la Société jurassienne d'émulation

Herausgeber: Société jurassienne d'émulation

Band: 106 (2003)

Artikel: Une approche théorique des facteurs influençant l'organisation socio-spatiale du blaireau européen

Autor: Do Linh San, Emmanuel

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-684833

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 12.07.2025

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

Une approche théorique des facteurs influençant l'organisation socio-spatiale du blaireau européen[1]

Emmanuel Do Linh San

Le blaireau, un carnivore pas comme les autres

Plusieurs études réalisées ces vingt dernières années dans différents pays d'Europe ont montré que le blaireau européen (*Meles meles*) constituait un cas singulier au sein de l'ordre des Carnivores. Alors que la plupart des espèces vivent soit de façon solitaire (lynx, ours, martre, etc.; Sandell 1989) ou forment des groupes coopératifs (lions, lycaons, mangoustes, etc.; Gittleman 1989), ce mustélidé semi-fouisseur et nocturne présente une organisation sociale et spatiale très variable à travers sa vaste aire de répartition dans la région Paléarctique (de l'Irlande à l'Ouest jusqu'au Japon à l'Est).

Dans les régions rurales de Grande-Bretagne, les blaireaux constituent des populations denses et vivent en groupes sociaux comprenant de 2 à 35 individus (Neal et Cheeseman 1996). Les membres d'un «clan» (Kruuk 1978a) partagent un terrier principal commun et défendent activement leur territoire contre les intrusions d'individus de groupes voisins. De plus, les frontières territoriales sont délimitées par des crottes et des marques odorantes qui sont déposées dans des latrines périphériques. Les groupes sont habituellement constitués d'animaux des deux sexes, bien que l'on ait aussi observé des groupes formés uniquement de mâles (Kruuk 1978a) ou exclusivement de femelles (Cheeseman *et al.* 1981).

D'autres recherches menées ailleurs en Grande-Bretagne ont cependant révélé que les observations décrites ci-dessus ne peuvent pas être généralisées. Dans les régions dédiées à l'agriculture intensive, de même que dans les zones périurbaines, où la densité des populations est plus modeste, les blaireaux adoptent un système social beaucoup moins rigide, caractérisé par le chevauchement des domaines vitaux de groupe (Cresswell et Harris 1988), voire vivent de façon solitaire et non territoriale (Kruuk et Parish 1987, Skinner et Skinner 1988). Dans plusieurs

populations d'Europe centrale, les blaireaux vivent en couple ou en petits groupes familiaux, mais ne présentent pas de comportement territorial prononcé (Graf *et al.* 1996, Ferrari 1997, Do Linh San 2002a, Hindenlang 2002). En zone méditerranéenne, où ils sont plutôt territoriaux, ces mustélidés peuvent vivre en groupe (Rosalino *et al.* 2003, Revilla et Palomares 2002), en couple (Martin-Franquelo et Delibes 1985) ou même mener une vie solitaire (Pigozzi 1987).

La grandeur des domaines vitaux individuels peut varier de 14 ha (Cheeseman *et al.* 1981) à plus de 1000 ha (Bock 1987, Broseth *et al.* 1997, Kowalczyk *et al.* 2003). A première vue, on pourrait penser que la taille du groupe est corrélée positivement avec la grandeur du territoire: les grands groupes posséderaient ainsi de grands territoires. A vrai dire, on observe plutôt la tendance inverse. Les groupes sociaux constitués de nombreux individus sont inféodés aux régions possédant des parcelles alimentaires très riches et peu éloignées les unes des autres, de sorte que de tels clans évoluent dans des territoires de petite dimension (Kruuk, Parish 1982).

Les blaireaux ont été définis par Kruuk (1989) comme socialement primitifs, car les individus vivant en groupe exhibent peu des interactions sociales complexes observées chez les Canidés (loups), les Félidés (lions) et les Viverridés (mangoustes) sociaux (Macdonald 1983). Bien que les membres du groupe partagent un terrier, pratiquent le toilettage mutuel (Neal et Cheeseman 1996), jouent entre eux, et peuvent exhiber des soins alloparentaux (Woodroffe 1993), ils recherchent leur nourriture seuls, un comportement qui pourrait bien correspondre à un vestige d'une vie solitaire récente.

La vie sociale singulière du blaireau européen a ainsi conduit plusieurs zoologues a s'intéresser aux facteurs qui déterminent ou du moins influencent l'organisation sociale et spatiale de cette espèce. Des recherches de terrain ont révélé que la disponibilité alimentaire et la structure de l'habitat jouaient un rôle important dans cette problématique. Ainsi Kruuk (1978b) soutient que l'organisation sociale est déterminée par la répartition spatio-temporelle des parcelles alimentaires. Doncaster et Woodroffe (1993) ont montré quant à eux que la distribution des terriers et des sites propices à leur construction pouvait déterminer la taille des territoires. Finalement, Cresswell et Harris (1988) suggèrent que l'organisation sociale des blaireaux est moins stable et que les animaux sont moins territoriaux lorsque la densité de population diminue et/ou lorsque, dans un habitat hétérogène, la disponibilité des ressources alimentaires est difficilement prévisible. Ces diverses observations ont poussé certains biologistes à transposer les hypothèses relatives à l'évolution de la socialité chez les Carnivores au cas du blaireau européen (voir synthèse dans la figure 1). Ces modèles – émis à l'origine pour d'autres espèces – ne s'appliquent malheureusement que de façon restreinte au cas

de ce mustélidé (Do Linh San 2002b). Par ailleurs, bien que ceux-ci traitent des circonstances favorables à la vie en groupe, ils ne livrent que peu voire pas d'explications sur la formation (ontogenèse) ou sur les mécanismes de régulation de tels groupes.

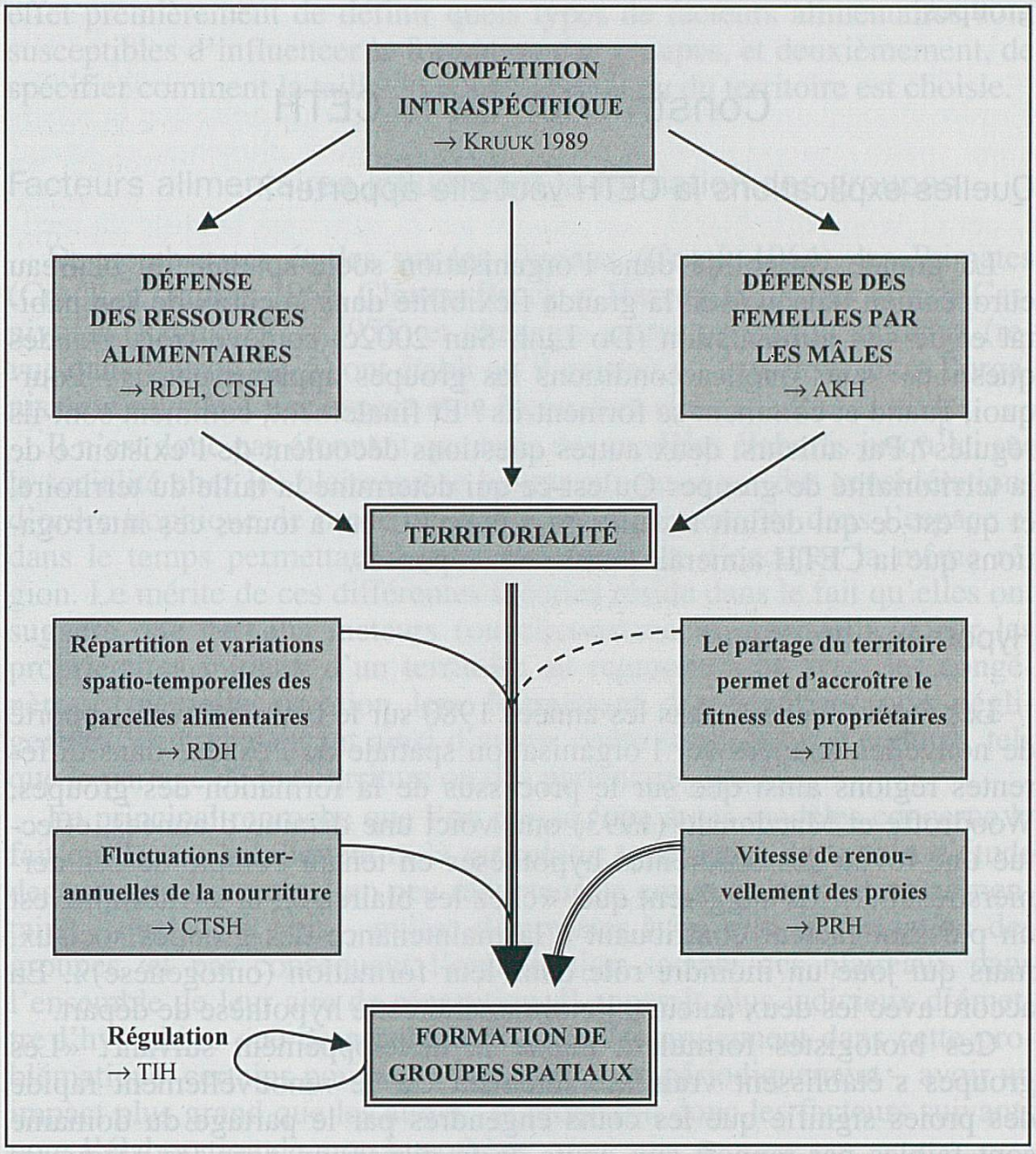

Figure 1. Plusieurs hypothèses ont été formulées pour expliquer la formation de groupes spatiaux (= non-coopératifs) chez le blaireau européen (*Meles meles*). Certains modèles stipulent que le comportement territorial est une condition requise à leur formation (RDH, CTSH, TIH), alors que celui-ci ne semble pas être un passage obligé pour la PRH. L'AKH, tout comme la RDH et la CTSH d'ailleurs, abordent les raisons de la territorialité. Finalement, la TIH semble apporter des explications au phénomène de la régulation des groupes. RDH: Resource Dispersion Hypothesis (Macdonald 1981, 1983) ; CTSH: Constant Territory Size Hypothesis (Lindström 1980, von Schantz 1984) ; AKH: Anti-Kleptogamy Hypothesis (Roper et al. 1986) ; TIH: Territory Inheritance Hypothesis (Lindström 1986) ; PRH: Prey Renewal Hypothesis (Waser 1981).

Le présent article a pour but de présenter un modèle conceptuel synthétique, l'*Hypothèse du Seuil Energétique Critique* (abrégé ci-dessous CETH pour *Critical Energy Threshold Hypothesis*), qui pourrait expliquer la large gamme d'organisations sociales et spatiales observées chez cette espèce, ainsi que les phénomènes de formation et de régulation des groupes.

Construction de la CETH

Quelles explications la CETH veut-elle apporter?

La grande variabilité dans l'organisation socio-spatiale du blaireau européen en liaison avec la grande flexibilité dans le choix de son habitat et de son alimentation (Do Linh San 2002c) soulève trois grandes questions: sous quelles conditions les groupes apparaissent-ils? Pourquoi, quand et comment se forment-ils? Et finalement, comment sont-ils régulés? Par ailleurs, deux autres questions découlent de l'existence de la territorialité de groupe: Qu'est-ce qui détermine la taille du territoire, et qu'est-ce qui définit la taille du groupe? C'est à toutes ces interrogations que la CETH aimerait fournir des réponses.

Hypothèse de départ

Les études menées dans les années 1980 sur le blaireau ayant apporté de nouvelles données sur l'organisation spatiale de l'espèce dans différentes régions ainsi que sur le processus de la formation des groupes, Woodroffe et Macdonald (1993) ont, voici une dizaine d'années, effectué une revue des différentes hypothèses en tenant compte de ces derniers résultats. Ils suggèrent que, «chez les blaireaux, la territorialité est un puissant facteur contribuant à la maintenance des groupes sociaux, mais qui joue un moindre rôle dans leur formation (ontogenèse)». En accord avec les deux auteurs, j'embrasserai cette hypothèse de départ.

Ces biologistes formulent même le développement suivant: «Les groupes s'établissent vraisemblablement car le renouvellement rapide des proies signifie que les coûts engendrés par le partage du domaine sont faibles par rapport aux coûts de la dispersion dans les premières étapes de colonisation. Lorsque la densité de population augmente, la compétition pour la nourriture croît et les domaines vitaux sont défendus en tant que territoires, de sorte que la dispersion devient même plus coûteuse. A ce stade, la taille du territoire est apparemment définie par la distribution spatiale de ressources-clés, telles que les parcelles de nourriture ou les sites des terriers. La taille du groupe se limite ensuite au nombre d'animaux qui peuvent être «supportés» par ce territoire minimum,

bien que le mécanisme de la régulation des groupes ne soit pas encore clair actuellement».

Ce raisonnement, nous le verrons, s'inscrit bien dans ligne de pensée de la CETH. Mais avant de nous pencher sur la CETH à proprement parler, il nous faut encore aborder deux points très importants. Il s'agit en effet premièrement de définir quels types de facteurs alimentaires sont susceptibles d'influencer la formation des groupes, et deuxièmement, de spécifier comment la taille du domaine vital ou du territoire est choisie.

Facteurs alimentaires influençant la formation des groupes

De nombreuses études sur les Oiseaux (Crook 1964), les Primates (Crook et Gartlan 1966, Clutton-Brock et Harvey 1977), les grands Carnivores (Kruuk 1972, 1975) et plusieurs autres groupes d'animaux (revue dans Wilson 1975) ont établi qu'il existait un lien étroit entre l'organisation sociale d'une espèce et la façon dont elle exploite ses vivres.

Il n'est donc pas étonnant que trois des modèles élaborés jusqu'ici sur la socialité chez les blaireaux se basent eux aussi sur des considérations d'ordre trophique, le mode de disponibilité alimentaire dans l'espace et dans le temps permettant à plusieurs animaux d'occuper la même région. Le mérite de ces différentes théories réside dans le fait qu'elles ont suggéré que certains facteurs (ou circonstances) pouvaient inciter les propriétaires initiaux d'un territoire au regroupement avec des congénères. Une telle situation leur fournissant des bénéfices non négligeables, contrebalançant ainsi d'autres coûts substantiels à endurer, tels que le partage de la nourriture ou des partenaires sexuels.

Le principal reproche que l'on puisse faire à ces modèles concerne le fait qu'ils ne s'appliquent qu'à un habitat type: celui du terrain d'étude des auteurs. Il est ainsi un peu réducteur de croire qu'un facteur alimentaire – quel qu'il soit – puisse déterminer à lui seul la formation des groupes, et par conséquent l'organisation sociale des blaireaux dans l'ensemble de leur aire de répartition. Il apparaît plus judicieux d'émettre l'hypothèse que de nombreux facteurs interviennent dans cette problématique, certains pouvant – localement ou périodiquement – avoir un impact plus grand que les autres. Je retiendrai donc les facteurs suivants pour l'élaboration de mon hypothèse:

(1) Densité et propriétés (qualité) des ressources alimentaires;

(2) Répartition des parcelles de nourriture (Kruuk 1978b, Kruuk et Parish 1982, Kruuk et Macdonald 1985) et distance entre celles-ci (Kruuk 1989, Doncaster et Macdonald 1992);

(3) Variation spatiale et temporelle de la nourriture (Macdonald 1981, 1983; Carr et Macdonald 1986, Lindström 1980, von Schantz 1984);

(4) Vitesse de renouvellement (régénération) des proies ou d'autres ressources utilisables (Waser 1981).

Comment la dimension et l'allure du domaine vital ou du territoire sont-elles choisies?

La plupart des explications apportées jusqu'ici sur le choix du domaine vital chez les blaireaux se basent avant tout sur des considérations d'ordre alimentaire. Kruuk et Parish (1982) suggèrent ainsi que la répartition spatio-temporelle et la richesse des parcelles alimentaires jouent un rôle prépondérant dans la détermination de la taille du territoire. Doncaster et Woodroffe (1993) ont montré par la suite que la taille du territoire pouvait dépendre de la répartition des terriers ou des sites favorables à leur construction.

Ces deux éléments influencent sans aucun doute l'animal lorsqu'il choisit la taille et l'allure de son domaine vital, mais il s'agirait de ne pas sous-estimer le rôle que peuvent jouer d'autres facteurs, que je passe en revue ci-dessous:

– Structure de l'habitat:
• Répartition et richesse des parcelles alimentaires et distance entre celles-ci (Kruuk et Parish 1982, Doncaster et Macdonald 1992);
• Distribution/disposition des terriers ou des sites favorables à leur construction (Doncaster et Woodroffe 1993);
• Autres données topographiques et écologiques du paysage (chemins, habitations, cours d'eau, présence de prairies ou de cultures...);
– Compétition:
• Intraspécifique (présence d'autres groupes de blaireaux);
• Interspécifique (par exemple, présence d'une population de renards, de sangliers, de lynx ou encore de chiens viverrins);
– Présence de facteurs déstabilisants (activités humaines, animaux: vaches, moutons, chiens) ou de prédateurs, suivant les régions;
– Besoins vitaux et rendement (activités) de l'animal:
• Besoin d'espace physique (grandeur, vagilité);
• Besoin d'espace psychique (vie sociale, territorialité).

Ainsi, pour la CETH, contrairement à différents modèles élaborés jusqu'ici, l'animal choisit un **domaine vital minimum** non pas seulement en regard de la quantité de nourriture assurant sa survie, mais en fonction d'un compromis basé sur les différents paramètres énoncés ci-dessus.

Les deux phases explicatives de la CETH: habitat optimal et habitat suboptimal

Les facteurs alimentaires évoqués auparavant étant très variables aussi bien géographiquement que temporellement, et ceux-ci contribuant

largement à la qualité de l'habitat, on peut s'attendre à ce que celui-ci soit dans certaines situations très favorable à l'établissement d'un animal en son sein, et dans d'autres, plutôt défavorable.

Partant de ce principe de base très simple, la CETH se propose de considérer le cas d'un blaireau – parti du domaine natal, par exemple – désirant coloniser un nouveau milieu. Celui-ci peut alors être confronté à deux cas de figure très différents. La première situation correspond à un habitat optimal pour l'animal, la seconde à un habitat suboptimal. Il convient ici de définir ce que j'entends par optimal et suboptimal. Comme le montre la figure 2, un habitat est optimal lorsque le domaine vital défini par le blaireau contient suffisamment de nourriture pour plus d'un individu, et ceci tout au long de l'année. Un habitat est par conséquent suboptimal, lorsque ces conditions ne sont pas remplies. Dans cette optique, nous pouvons répartir chacun des 4 facteurs alimentaires considérés auparavant en deux catégories opposées, relativement à l'influence, favorable ou néfaste, qu'ils exercent sur la qualité de l'habitat (voir Table 1):

Paramètres alimentaires	**Habitat optimal**	**Habitat suboptimal**
(1) Distribution spatiale de la nourriture	*Homogène continue*	*Homogène continue*
Densité et/ou qualité des ressources alimentaires	Haute	Faible
(2) Distribution spatiale de la nourriture	*Homogène discontinue, ou hétérogène*	*Homogène discontinue, ou hétérogène*
Nombre de parcelles très riches Distance entre les parcelles	Plusieurs Relativement courte	Peu Longue
(3) Distribution spatiale de la nourriture	*Homogène discontinue, ou hétérogène*	*Homogène discontinue, ou hétérogène*
Variation spatio-temporelle des ressources alimentaires	Plusieurs parcelles contiennent suffisamment de nourriture au même moment	La nourriture des parcelles est accessible à des moments différents
Distance entre les parcelles	Courte	Longue
(4) Distribution spatiale de la nourriture	*Hétérogène*	*Hétérogène*
Renouvellement des proies	Rapide	Lent

Table 1. Paramètres alimentaires déterminant la qualité de l'habitat.

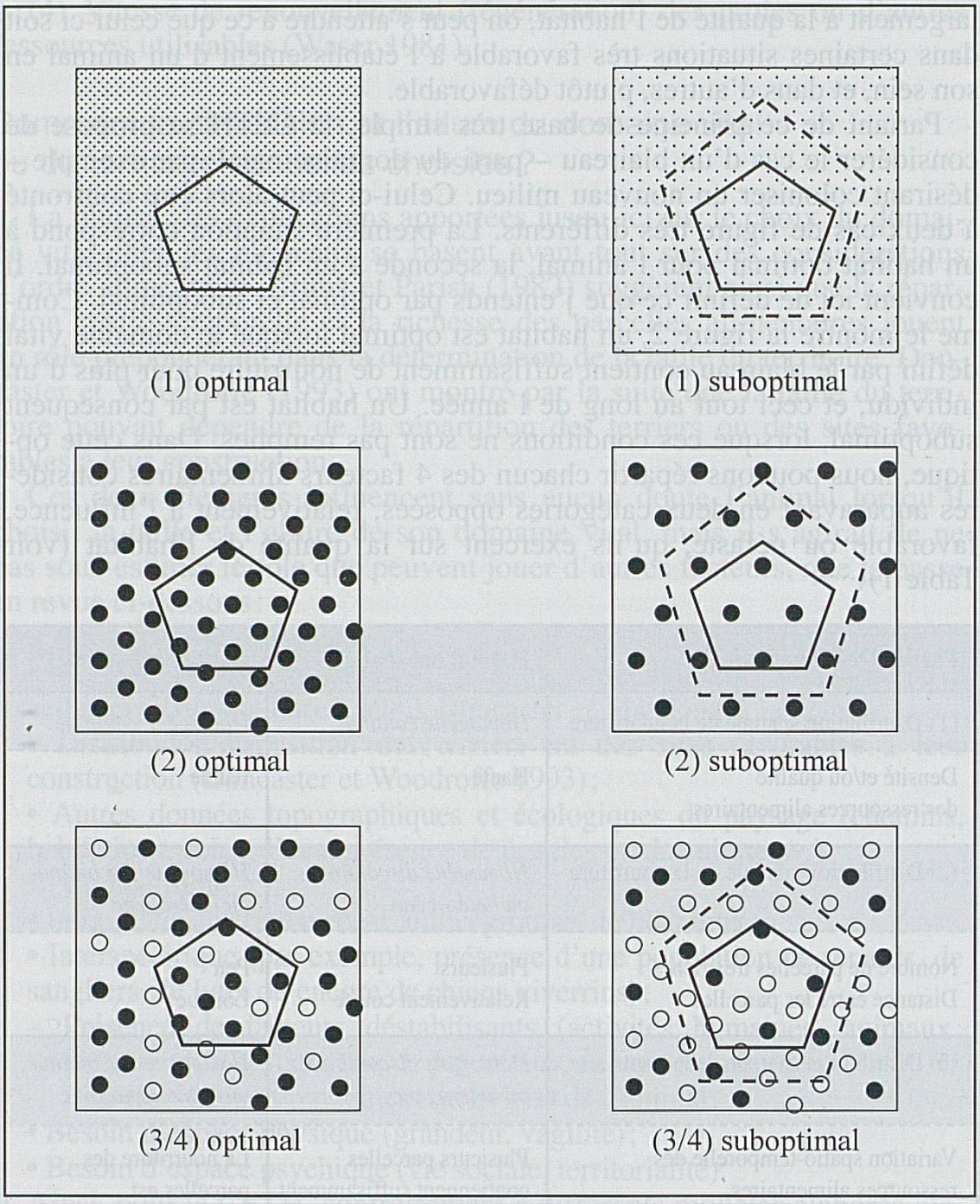

Figure 2. *Différents types d'habitats optimaux et suboptimaux.* L'habitat des blaireaux est représenté par un carré contenant des ressources alimentaires distribuées homogènement (petits points noirs) ou en parcelles (gros points noirs) plus ou moins riches. Le domaine vital choisi par l'animal colonisateur est représenté sous la forme d'un polygone. Dans un habitat optimal (colonne gauche), ce domaine vital, défini selon divers critères, contiendra assez de nourriture pour plusieurs individus durant toute l'année. En revanche, dans un habitat suboptimal (colonne droite), celui-ci lui procurera juste de quoi vivre; de la nourriture en surplus peut éventuellement être présente à différentes périodes de l'année. En comparaison, la taille du domaine vital (habitat suboptimal) qui contiendrait autant de nourriture que dans l'habitat optimal est figurée par un polygone à ligne discontinue. Les chiffres donnés entre parenthèses correspondent aux quatre types d'habitats décrits dans le texte et la table 1.

(1) Un premier type d'habitat optimal trivial est constitué par un environnement où la nourriture est distribuée de façon continue – et par conséquent homogènement – et la densité et/ou qualité de ces ressources est haute. Inversement, si la densité (et/ou qualité) de nourriture est faible, l'habitat est suboptimal.

(2) Un environnement constitué de nombreuses parcelles alimentaires très riches, distribuées homogènement ou hétérogènement, et proches les unes des autres peut aussi constituer un habitat optimal pour l'animal, car celui-ci devra dépenser peu d'énergie pour atteindre la nourriture. En revanche, lorsque les parcelles très riches sont peu nombreuses et distantes, la qualité des parcelles est largement éclipsée par l'importante dépense énergétique à fournir lors des déplacements.

(3) L'habitat peut également être favorable lorsque les parcelles sont moins riches, à condition qu'elles soient très rapprochées et que plusieurs d'entre elles soient accessibles au même moment. Si tel n'est pas le cas, l'habitat considéré est plutôt suboptimal.

(4) Finalement, comme l'a suggéré Waser (1981), un environnement dans lequel les proies (ou autres types de nourriture), disposées hétérogènement, se renouvellent rapidement, peut aussi constituer un habitat favorable. Au contraire, plus la régénération des ressources alimentaires est lente, plus la qualité de l'habitat ira *decrescendo*.

Ayant défini précisément les deux catégories d'habitats pouvant se présenter à un animal colonisant un nouveau milieu, nous pouvons maintenant nous concentrer sur les prévisions de la CETH pour chacun de ces cas de figure. Ceux-ci, nous allons le voir, mènent à des prédictions divergentes quant à l'organisation spatiale et sociale des blaireaux.

Formulation de la CETH dans un habitat optimal

Colonisation d'un espace vacant et passage d'un système non territorial à un système territorial

Une fois trouvé un habitat à sa convenance, l'animal va se doter d'un domaine vital, choisissant – comme nous l'avons vu – la grandeur et l'allure de celui-ci en fonction de différents facteurs, telle que la structure de l'habitat, la présence de compétiteurs ou d'éléments déstabilisants, mais surtout en fonction de ses besoins vitaux. Comme ce domaine vital n'est pas défendu en tant que territoire, l'animal adopte un **système non territorial individuel:** l'énergie qu'il dépense se limite à la recherche de nourriture. Je la désignerai par le terme d'*énergie de déplacement*.

La situation va cependant évoluer avec la venue d'autres colonisateurs (Fig. 3). Dans un premier temps, ceux-ci peuvent, si des terriers vacants ou des sites propices à leur construction sont présents, s'installer dans le voisinage, en vivant également de façon asociale. Cette situation

peut durer jusqu'à ce que les colonisateurs successifs ne trouvent plus de terriers où s'installer. Ceux-ci devront alors se joindre à un animal possédant un terrier. L'habitat étant optimal, cette situation n'augmente pas significativement l'énergie dépensée par le propriétaire initial.

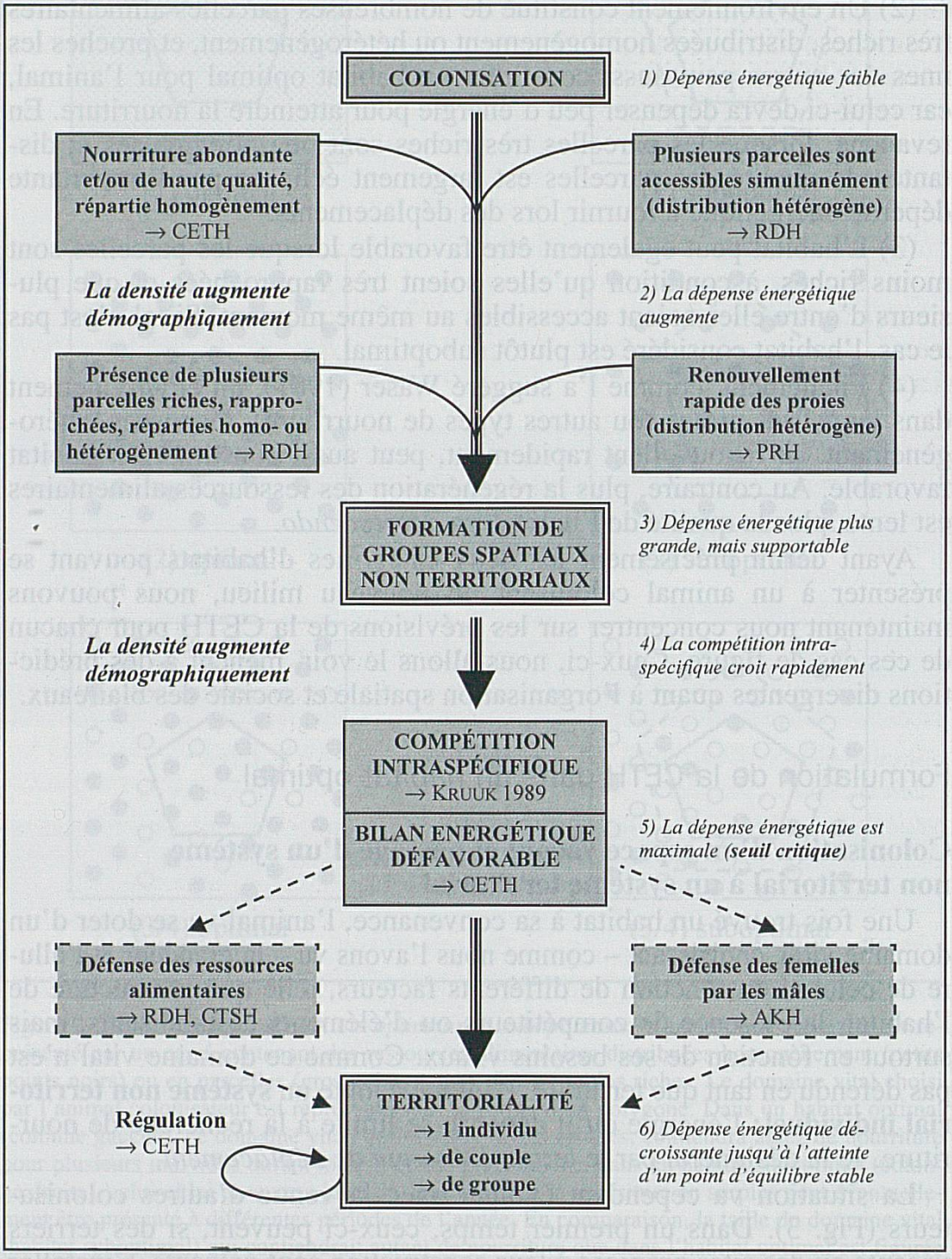

Figure 3. Résumé de l'évolution de l'organisation sociale des blaireaux en fonction de l'augmentation de la densité de population dans un habitat optimal.

La densité dans la région pourra ainsi croître suite à l'augmentation du nombre de blaireaux dans chaque terrier par le phénomène de colonisation. On assiste alors à la formation de **groupes non territoriaux.** Si les terriers libres sont rares dans les environs ou que les conditions nécessaires à leur excavation ne sont pas réunies (propriétés du sol, présence de forêts...), il n'est pas exclu que quelques individus colonisateurs (peut-être issus d'un même clan) forment directement un groupe non territorial. Une étude de Cheeseman *et al.* (1993) a mis en évidence que des groupes peuvent se former avant même que les limites du territoire soient définies, suggérant effectivement que le partage d'un espace vital est relativement peu coûteux pour les blaireaux vivant dans un habitat optimal.

Dans une étape ultérieure, ou parallèlement à la phase de colonisation d'un habitat, l'augmentation démographique s'opérera également par la naissance de jeunes, soit suite à l'accouplement des membres d'un même terrier (ou clan), ou successivement à l'union d'individus de terriers (ou clans) avoisinants. En effet, les systèmes adoptés étant non territoriaux, il est fort probable que les domaines vitaux des différents groupes se superposent en partie. Les futurs subadultes auront la possibilité de rester dans leur petit groupe d'origine, ou alors de rejoindre un groupe voisin.

Quoi qu'il en soit, avec l'augmentation significative de la densité de population dans la région, l'énergie dépensée va croître, car les individus devront parcourir de plus longues distances, composer avec un plus grand nombre de concurrents alimentaires ou s'investir éventuellement dans des affrontements. A une énergie de déplacement plus grande s'ajoute encore une *énergie de compétition*. Lorsque la densité atteint une valeur critique («**premier seuil énergétique critique**», par exemple 7 individus pour le cas de la figure 4), il devient plus judicieux d'adopter un **système territorial de couple**. En effet, à ce stade, l'énergie globale à fournir par un individu dans un territoire (énergie de déplacement plus *énergie de défense* individuelles) est plus faible que celle dépensée dans le système non territorial (énergie de déplacement plus énergie de compétition individuelles). Il y a certes équivalence entre l'énergie de compétition et l'énergie de défense dans chacun des systèmes, mais en revanche l'énergie de déplacement sera plus faible dans le système territorial, la nourriture nécessaire étant à nouveau «confinée» dans un espace plus restreint.

La figure 5 suggère que si le système social ne bascule pas immédiatement, l'énergie dépensée *per capita* peut hypothétiquement croître jusqu'à ce qu'elle dépasse la valeur de l'énergie que fournirait un animal en formant un **système territorial individuel**. Le changement de système s'opérerait donc plus tard. Ce scénario paraît cependant moins probable, vu les énormes sacrifices énergétiques à concéder par les individus

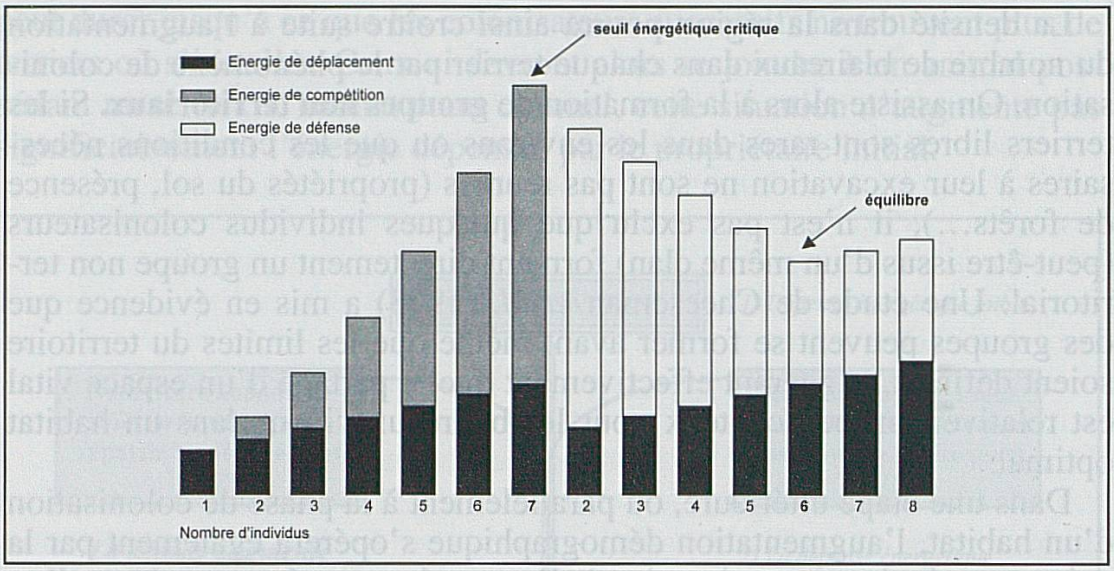

Figure 4. *Evolution de l'énergie globale dépensée par un blaireau lors de la colonisation successive d'un espace vacant par plusieurs individus.* On remarque qu'a partir d'une certaine densité critique (ici 7 individus; seuil énergétique critique), l'organisation sociale change. On passe d'un système non-territorial de groupe à un système territorial de couple. Pour la suite des explications, se référer à la légende de la figure 5.

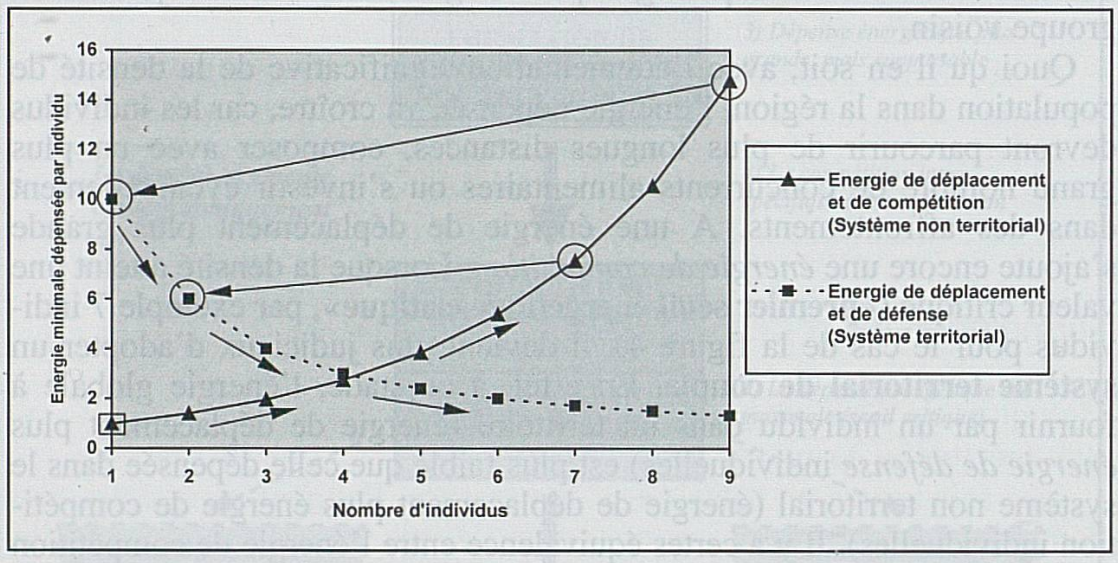

Figure 5. *Energie requise par un blaireau pour vivre dans son environnement.* Lors de la colonisation d'un espace vacant, l'animal adopte un système non territorial: l'énergie qu'il dépense se limite à la recherche de nourriture (énergie de déplacement). Suite à l'augmentation de la densité par l'arrivée d'autres colonisateurs, l'énergie dépensée croît (ici exponentiellement), car l'individu doit parcourir de plus longues distances, éviter les concurrents ou s'investir dans d'éventuels affrontements (énergie de déplacement et de compétition). Il devient à ce moment là plus judicieux d'adopter par exemple un système territorial de couple, car l'énergie totale (énergie de déplacement et de défense) à dépenser par individu y est plus faible. Les flèches noires indiquent l'évolution du système social adopté par les blaireaux en fonction de l'augmentation de densité de population. Les deux cercles de droite (entourant les triangles) désignent les premier et deuxième « seuils énergétiques critiques ». Suite des explications dans la légende de la figure 6.

jusqu'à l'atteinte du «**deuxième seuil énergétique critique**». Un autre scénario imaginable consisterait en la formation directe, une fois le premier seuil critique atteint, d'**un système territorial de groupe**, vu que l'énergie dépensée *per capita* y est encore plus faible que dans le système de couple. Celui-ci pourrait par exemple se former lorsque les individus partageant un terrier sont parents. Quoi qu'il en soit, lorsque la densité atteinte dans l'espace colonisé est trop grande, un groupe territorial individuel, de deux, trois ou plusieurs individus se formera, conformément à la baisse d'énergie globale à fournir.

En revanche, en reprenant l'exemple de la figure 5, je n'envisage pas la possibilité d'un passage direct (énergétiquement réalisable) d'un groupe non territorial de 5 individus à un groupe territorial (de 5 individus). **L'atteinte du premier seuil énergétique critique représente sans doute un stimulus nécessaire pour déclencher la transition entre les différents systèmes sociaux**.

Formation de groupes territoriaux (spatiaux) stables

Lorsque la nourriture présente sur le territoire est suffisante, le couple ou les membres du groupe territorial nouvellement formé peuvent admettre d'autres individus dans leur domaine vital (Fig. 2 et 4). Celui-ci n'étant pas seulement choisi en fonction de la nourriture, il est fort probable qu'il croisse légèrement au fur et à mesure que le nombre d'individus admis augmente (besoin d'espace physique!), mais en contre partie, l'*énergie de défense* à fournir par chaque individu diminue. Cette baisse d'énergie étant plus grande en valeur absolue que celle fournie suite à l'augmentation de la distance de déplacement, la dépense énergétique totale de chaque individu diminue significativement. Le groupe atteint un effectif d'équilibre (6 individus dans l'exemple décrit) lorsque la **surface alimentaire minimale** pour nourrir le groupe coïncide avec le domaine vital de celui-ci. Il s'agit d'un **point d'équilibre**, car bien que l'acceptation de membres supplémentaires n'exigerait pas d'augmentation de l'énergie de défense individuelle, celle-ci entraînerait une énergie de déplacement légèrement plus grande par individu.

Comme le confirment les observations de Cheeseman *et al.* (1987) en Angleterre, de tels groupes territoriaux peuvent être très stables, possédant des limites territoriales fixes durant de longues périodes – pouvant atteindre la décennie –, en dépit des fluctuations de la taille du groupe. De plus, lorsque plusieurs groupes sociaux furent retirés d'une zone située à l'intérieur du site d'étude du comité de Gloucester, très peu d'individus quittèrent leurs groupes d'origine pour recoloniser l'espace nouvellement créé. Il fallut d'ailleurs près de dix ans pour que les nouveaux groupes établissent leurs territoires (Cheeseman *et al.* 1993). On imagine en effet qu'un territoire plus grand, facile à s'approprier, demanderait par la suite une plus grande énergie de défense par individu, pour le même effectif.

Pourquoi l'effectif des groupes territoriaux peut-il varier de 2 à 35 individus?

La CETH, nous l'avons vu, permet d'expliquer la présence de différents systèmes sociaux chez les blaireaux vivant dans un habitat optimal et semble fournir une bonne explication au sujet de la formation des groupes territoriaux. Une question qui reste encore en suspens concerne la grande variation observée dans le nombre d'animaux qui constituent les groupes spatiaux. En fait, la réponse est directement liée à la qualité de l'habitat, comme l'avaient déjà signalé d'autres modèles. Un habitat peut certes être propice à la formation de groupes (territoriaux ou non), mais cela ne veut pas dire pour autant qu'il contient suffisamment de nourriture permettant la formation de groupes sociaux démesurément grands. Ceci requiert un habitat exceptionnel, tel que cela semble être le cas pour certaines régions d'Angleterre. Ainsi, le type et le degré de qualité d'un habitat donné définissent la «capacité» maximale d'animaux que celui-ci pourra supporter.

Comment les groupes sont-ils régulés démographiquement?

La CETH nous livre également quelques prédictions très intéressantes quant à la régulation des groupes territoriaux en fonction de la disponibilité alimentaire et quant à l'utilisation de l'espace en fonction de la variation des facteurs démographiques (natalité, mortalité, immigration, émigration). Voici les prédictions de la CETH pour un **groupe territorial au point d'équilibre** dans les deux cas de figure suivants:

a) Diminution de la quantité de nourriture sur le territoire:
   - Eviction d'un ou plusieurs individus (subadultes?);
   - Taux de mortalité plus élevé;
   - Augmentation de la taille du territoire (lorsque cela est possible);
   - Légère superposition du territoire du groupe avec ceux de groupes voisins qui n'ont pas encore atteint le point d'équilibre.

La première méthode de régulation est sans doute souvent appliquée dans les grands groupes territoriaux. En effet, pour un clan assez nombreux, l'augmentation de l'énergie de défense individuelle n'est pas très significative suite à la «perte» d'un membre. Certes, l'individu chassé devra faire preuve d'une grande force pour survivre, mais de cette façon, il ne met pas le groupe en danger. De telles régulations de densité (entre autre une diminution de la taille du groupe) sur un territoire aux limites très stables ont été observées par Cheeseman *et al.* (1987).

Un cas d'augmentation de la mortalité a été reporté par Nolet et Killingley (1987) dans le comité de Buckingham, en Angleterre. Ces biologistes ont enregistré une diminution de la taille d'un groupe suite à l'abandon des pâturages et des champs avoisinants en vue de la construction d'un

immeuble. Les années suivantes, le nombre de jeunes par portée diminua jusqu'à atteindre zéro. La grandeur du territoire, elle, n'avait pas changé, vraisemblablement car la situation géographique ne permettait aucune expansion de celui-ci.

La troisième prédiction de la CETH correspond tout à fait aux observations de Kruuk et Parish (1987) à Speyside en Ecosse. Ils ont remarqué que lorsque les conditions sont particulièrement critiques, les terres vacantes sont immédiatement incorporées en territoire. En revanche, lorsque le territoire est lui-même entouré par d'autres territoires, la prise de «terres» à un ou plusieurs groupe(s) voisin(s) exige une trop grande dépense d'énergie.

Les blaireaux ne se privent cependant pas d'aller se nourrir sur le territoire des voisins. Kruuk et Parish ont enregistré une augmentation de la superposition des domaines vitaux de différents groupes de 9% à 23% sur une période 5 ans, durant laquelle la disponibilité alimentaire baissait. De même, Shepherdson *et al.* (1990) ont observé une augmentation de ces superpositions à la fin de l'été, lorsque l'offre alimentaire est faible.

b) Augmentation de la quantité de nourriture sur le territoire, mort naturelle ou accidentelle d'un individu, ou dispersion d'un membre du groupe:

- Augmentation de la taille du groupe par des naissances ou admission d'un autre individu;
- Légère réduction de la taille du territoire.

La première prédiction correspond à la formulation de la CETH sur la formation de groupes territoriaux stables. Si le domaine vital contient une parcelle alimentaire inutilisée, le groupe peut admettre un nouvel individu. Cheeseman *et al.* (1987) ont par exemple observé l'admission de nouveaux membres dans leur terrain d'étude lors de périodes fastes. L'autre «solution» consiste à «jouer» avec le facteur natalité.

De même, il est possible qu'une augmentation à long terme de la quantité de nourriture puisse entraîner une contraction de la taille du territoire. Da Silva *et al.* (1993) ont démontré qu'une augmentation de la qualité de l'habitat dans une partie du site d'étude de Wytham (Angleterre) – suite à un changement dans la pratique agricole – coïncidaient avec la fission de plusieurs territoires dans la région concernée.

En résumé, les conditions suivantes sont requises pour la mise bas par les femelles, la survie des jeunes ou l'émigration d'un individu dans le territoire:

a) Nourriture en surplus sur le territoire;

b) Mort naturelle ou accidentelle (circulation, chasse) d'un individu.

Les prédictions de la CETH pour un habitat suboptimal

Le scénario concernant l'habitat suboptimal peut maintenant s'expliquer très brièvement. Le domaine vital (en principe plutôt grand) choisi par un animal colonisateur ne pouvant fournir de la nourriture que pour un individu au maximum durant toute l'année (Fig. 4), la formation de groupes spatiaux est improbable. La région concernée est/sera donc occupée par des animaux adoptant un **système non territorial individuel**, l'énergie dépensée se limitant à la recherche de nourriture (énergie de déplacement). La tenue d'un territoire demanderait, au vu de la grandeur de celui-ci, une dépense énergétique beaucoup trop importante. Par ailleurs, la qualité de l'habitat limitant sérieusement l'augmentation de la densité de population, le nombre d'«adversaires» potentiels serait de toute façon restreint. On peut imaginer qu'il est plus profitable, lorsque certaines ressources sont disponibles en grande quantité dans le domaine vital, de tolérer la présence de congénères, puis de pouvoir aller se nourrir dans les domaines voisins, lorsque la nourriture y est à son tour abondante. Les domaines vitaux des animaux devraient donc s'entrecouper suivant les périodes de l'année.

Synthèse des prédictions et évaluation de la CETH

La table 2 présente un aperçu global des prédictions de la CETH pour un habitat optimal d'un côté, et pour un habitat suboptimal de l'autre. Si la CETH est valide, le nombre d'habitats suboptimaux doit alors être assez rare, vu le peu d'endroits où les blaireaux vivent de façon solitaire et non territoriale (dans un habitat suboptimal; certains individus, nous l'avons vu, peuvent vivre de cette façon lors de la phase de colonisation d'un habitat optimal). La plupart des habitats semblent donc être optimaux, mais leur degré de qualité varie considérablement, comme le suggère la grande variabilité observée dans le nombre d'individus composant les groupes spatiaux et dans la grandeur des domaines vitaux ou territoires.

Rappelons que les prédictions pour l'«habitat optimal» ne s'appliquent qu'à des populations en état d'équilibre, c'est-à-dire aux régions où la densité maximale de population est atteinte. Certains habitats peuvent donc apparaître très favorables au premier abord, mais tant que certains facteurs déstabilisants opèrent (chasse, gazages, mortalité due au trafic routier,...), les populations présenteront toujours des effectifs inférieurs à la capacité maximale supportée, de sorte que la dépense énergétique *per capita* se maintiendra en dessous du seuil critique déclenchant

Paramètres biologiques et écologiques	Habitat optimal	Habitat suboptimal
Bilan alimentaire et énergétique par rapport à la formation d'un groupe	Favorable	Défavorable
Territoire / domaine vital (colonisation)	Domaine vital	Domaine vital
Territoire / domaine vital (à l'équilibre)	Territoire	Domaine vital
Raisons de la territorialité lors de l'augmentation de densité des animaux	Baisse de l'énergie totale à dépenser	La défense d'un territoire exige trop d'énergie
Facteurs principaux déterminant la dimension et l'allure du territoire respectivement du domaine vital de base	Structure de l'habitat, compétition, facteurs déstabilisants, besoins vitaux et rendement de l'animal	La répartition des parcelles alimentaires joue un rôle prépondérant
Facteurs principaux déterminant l'effectif du groupe	Quantité de nourriture à l'intérieur du territoire	Bilan énergétique défavorable à la constitution d'un groupe
Structure sociale	Vie en groupe spatiaux (clans) de 2 à plusieurs individus ; exceptionnellement, vie solitaire territoriale	Vie solitaire (rencontre mâle-femelle limitée uniquement à la période de reproduction) ou mère avec jeunes
Dispersion des jeunes	Uniquement lorsqu'aucun des membres du groupe n'a péri ou émigré ou lorsque la quantité de nourriture sur le territoire n'augmente pas	Dès l'âge de la maturité sexuelle atteint (12-15 mois) éventuellement en septembre de la première année déjà
Mortalité des jeunes	Plus faible vu le milieu favorable et l'assurance de vivre au sein d'un groupe	Plus élevée vu le milieu défavorable et la nécessité de trouver un nouvel habitat
Utilisation des terriers	Les terriers principaux sont utilisés continuellement	Changement fréquent de terrier afin d'accéder à une nourriture très dispersée et temporellement variable
Précision de la connaissance des domaines vitaux par l'animal	Très précise vu la petite taille du territoire	Peu précise vu la grandeur du territoire et la variabilité des ressources alimentaires

Table 2. Les deux phases explicatives de la CETH.

le passage d'un système non territorial à un système territorial. Ceci pourrait donc expliquer pourquoi, dans la plupart des régions d'Europe centrale, le blaireau vit presque toujours en couple ou en petits groupes spatiaux non territoriaux, vu la pression – passée, actuelle ou continue – exercée par la chasse, les persécutions et la circulation routière. En revanche, pour les pays d'Europe où l'espèce est protégée et la loi strictement appliquée (Royaume-Uni, Italie, Espagne), la CETH prévoit que les blaireaux y mènent une vie territoriale. Ce qui se vérifie admirablement bien puisque, dans plusieurs régions d'Angleterre ou d'Irlande, la capacité maximale supportée par les différents milieux est souvent atteinte et les blaireaux vivent en groupes territoriaux, le nombre d'individus par unité sociale dépendant largement du type et de la qualité de l'habitat (dans tous les cas optimal). De même, dans le Parc Naturel de Maremma, en Italie, ou dans le Parc National de Doñana, en Espagne, les blaireaux possèdent des territoires individuels ou de couple, respectivement. La présence d'aussi peu d'individus par territoire (et donc d'une capacité maximale – mais atteinte ! – très basse) s'explique sans doute par la richesse trophique beaucoup plus faible des zones arides méditerranéennes (faibles densités de population) en comparaison avec les régions rurales d'Outre-Manche caractérisées par un climat doux et humide (fortes densités de population).

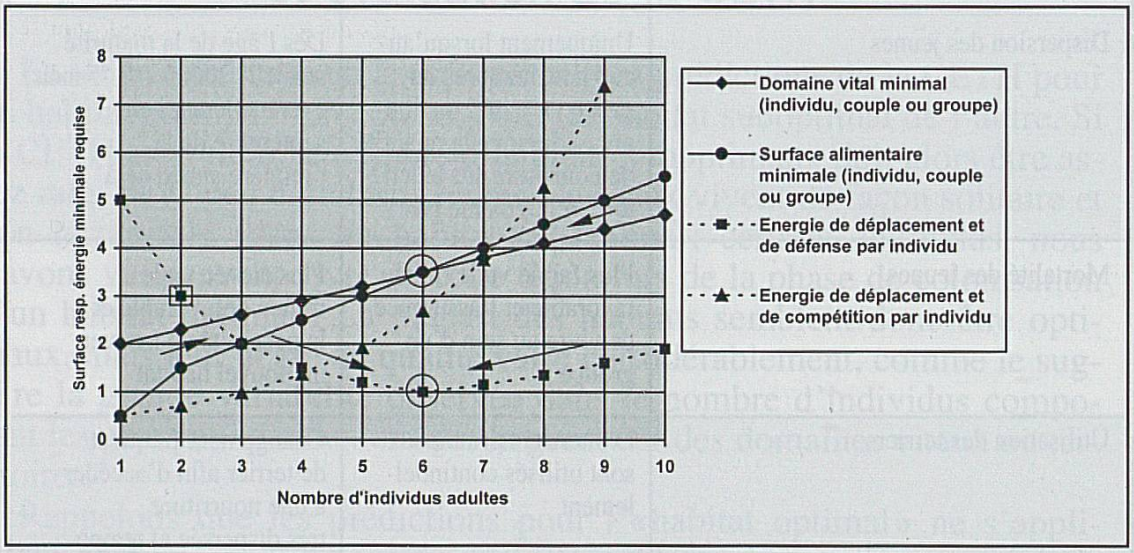

Figure 6. Formation de groupes territoriaux stables. Lorsque la quantité de nourriture présente dans le territoire est suffisante, le couple peut accepter d'autres individus dans son domaine vital. Celui-ci croît légèrement au fur et à mesure que le nombre d'individus admis augmente, d'où une augmentation de l'énergie de déplacement, mais en contrepartie, l'énergie de défense à fournir par chaque individu diminue. Le groupe atteint un effectif stable (équilibre, ici 6 individus) lorsque la surface alimentaire minimale pour nourrir le groupe coïncide avec le domaine vital de celui-ci.

Remerciements

Ma profonde gratitude va au Dr Karin Hindenlang et au Dr Werner Suter qui m'ont donné la possibilité d'étudier l'écologie du blaireau dans le cadre de mon travail de diplôme à l'EPFZ. J'adresse également mes plus sincères remerciements au Me Pierre Lachat, président de la SJE, et à M. Pierre Reusser, membre de la Commission des Editions de la SJE, pour m'avoir proposé de publier ce travail théorique sur le blaireau.

Emmanuel Do Linh San (Delémont), biologiste de terrain, s'intéresse à l'écologie comportementale des Mammifères et spécialement à celle des Carnivores. Après avoir réalisé un travail de diplôme sur l'écologie du blaireau dans la région zurichoise (Ecole polytechnique fédérale de Zurich, 1997), il achève actuellement une thèse de doctorat sur cette espèce dans la Broye vaudoise et fribourgeoise (Université de Neuchâtel, 1999-2004).

NOTE

[1] La matière de cet article est extraite d'une annexe à mon travail de diplôme de biologie (Do Linh San 1997). L'annexe en question a déjà fait l'objet d'une première publication (Do Linh San 2002b) qui consistait en une revue des différentes hypothèses visant à expliquer les variations observées dans l'organisation sociale et spatiale du blaireau européen. Cette synthèse incluait également une brève présentation de mon hypothèse (CETH), afin de la comparer aux autres. L'objet du présent article, en revanche, est d'exposer en détail le modèle conceptuel que j'ai élaboré. Le lecteur ne s'étonnera toutefois pas de retrouver les Fig. 2 et 3 de ce travail dans la première publication, puisque celles-ci correspondent justement à un résumé schématique des différents modèles. Il est finalement bon de souligner que depuis l'élaboration de ce modèle en 1997, celui-ci a été affiné et retravaillé afin d'incorporer les résultats des dernières recherches sur l'écologie comportementale du blaireau. J'ai toutefois pris le parti de présenter ici, à quelques exceptions près, le modèle tel que formulé originellement.

GLOSSAIRE

Le développement du modèle abordé dans les pages précédentes faisant largement intervenir des notions ambiguës ou possédant plusieurs significations, il est nécessaire d'indiquer ici quel sens a été attribué aux différents termes utilisés:

Social: Une espèce est sociale «si la rencontre de plusieurs individus dans un espace restreint est un événement régulier et non fortuit» (Wickler 1967, cité dans Immelmann 1990), c'est-à-dire si elle vit durablement en couple, en famille ou en groupe et si le répertoire comportemental se compose en grande partie de conduites sociales.

Asocial/Solitaire: Une espèce asociale est composée d'individus ne formant ni couples ni groupes durables, mais vivant seuls la plupart du temps. Mâles et femelles occupent souvent

des territoires séparés et ne se rencontrent qu'aux fins de l'accouplement (Immelmann 1990). Exemples: paresseux, orangs-outans, nombreux félidés.

Non-coopératif: Qualifie un animal qui ne coopère jamais avec des individus conspécifiques, période de reproduction exceptée (Sandell 1989).

Corollaires:

• Un animal **non-coopératif** peut vivre de façon asociale (seul), sociale (en couple ou en groupe) ou les deux à la fois, suivant son aire de répartition et le milieu dans lequel il vit. Exemples: le lynx est animal non-coopératif et asocial; le blaireau est non-coopératif et asocial en Italie, mais non-coopératif et social en Angleterre ou en Irlande.

• De même, un animal **social** (« génétiquement» ou localement), peut être soit non-coopératif ou coopératif. Exemples: les loutres de mer vivent en société, mais les individus ne coopèrent pas entre eux; les lycaons vivent également en groupes, mais coopèrent lors de la chasse.

BIBLIOGRAPHIE

BOCK, W.F. (1987). Die Lebensraumnutzung des Dachses (*Meles meles*), erste Ergebnisse aus dem Raum Berchtesgaden. In *Das Bärenseminär.* Forschungsbericht 11, National Park Berchtesgaden: 46-51.

BROSETH, H., KNUTSEN, B. et BEVANGER, K. (1997). Spatial organization and habitat utilization of badgers *Meles meles*: effects of food patch dispersion in the boreal forest of central Norway. Z. *Säugetierkunde* 62: 12-22.

CARR, G.M. et MACDONALD, D.W. (1986). The sociality of solitary foragers: a model based on resource dispersion. *Anim. Behav.* 34: 1540-1549.

CHEESEMAN, C.L., JONES, G.W., GALLAGHER, J. et MALLISON, P.J. (1981). The population structure, density and prevalence of tuberculosis (*Mycobacterium bovis)* in badgers (Meles meles) from four areas in south-west England. *J. Appl. Ecol.* 18: 795-804.

CHEESEMAN, C.L., MALLISON, P.J., RYAN, J. et WILESMITH, J.W. (1987). Badger population dynamics in a high-density area. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 58: 279-294.

CHEESEMAN, C.L., WILESMITH, J.W., RYAN, J. et MALLISON, P.J. (1993). Recolonisation by badgers in Gloucestershire. In HAYDEN, T.J. (éd.). *The badger.* Royal Irish Academy, Dublin: 78-93.

CLUTTON-BROCK, T.H. et HARVEY, P.H. (1977). Primate ecology and social organisation. *J. Zool., Lond.* 183: 1-39.

CRESSWELL, W.J. et HARRIS, S. (1988). Foraging behaviour and homerange utilization in a suburban Badger *(Meles meles)* population. *Mammal Rev.* 18: 37-49.

CROOK, J.H. (1964). The Evolution of social organisation and visual communication in weaver birds (*Ploceinae*). *Behaviour* (*Suppl.*) 10: 1-178.

CROOK, J.H. et GARTLAN, J.S. (1966). Evolution of primate societies. *Nature* 210: 1200-1203.

DA SILVA, J., WOODROFFE, R.B. et MACDONALD, D.W. (1993). Habitat, food availability and group territoriality in the European badger, *Meles meles. Oecologia* 95: 558-564.

DO LINH SAN, E. (1997). *Habitatwahl, Nahrungsspektrum und Sozialorganisation des Dachses (Meles meles L.) in einer offenen Kulturlandschaft des schweizerischen Mittellandes (Knonaueramt, ZH).* Travail de diplôme, Ecole Polytechnique Fédérale de Zurich.

DO LINH SAN, E. (2002a). Biologie et écologie du blaireau *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora) dans la Broye: résultats préliminaires. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 88: 77-119.

DO LINH SAN, E. (2002b). Socialité, territorialité et dispersion chez le blaireau européen (*Meles meles)*: état des connaissances, hypothèses et besoins de recherche. In CHAPRON, G. et MOUTOU, F. (éd.). *L'étude et la conservation des carnivores.* Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris: 74-86.

DO LINH SAN, E. (2002c). *Le blaireau.* Eveil Nature, Saint Yrieix sur Charente.

DONCASTER, C.P. et MACDONALD, D.W. (1992). Optimum group size for defending heterogeneous distribution of resource: a model applied to red foxes, Vulpes vulpes, in Oxford city. *J. theor. Biol.* 159: 189-198.

DONCASTER, C.P. et WOODROFFE, R.B. (1993). Den site can determine shape and size of badger territories: implications for group living. *Oikos* 66: 88-93.

FERRARI, N. (1997). *Éco-éthologie du blaireau européen (Meles meles L., 1758) dans le Jura suisse: comparaison de deux populations vivant en milieu montagnard et en milieu cultivé de plaine*. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel.

GITTLEMAN, J.L. (1989). Carnivore group living: comparative trends. In GITTLEMANN, J.L. (éd.). *Carnivore behaviour, ecology, and evolution*. Chapman & Hall, London & Cornell University Press, New York: 183-207.

GRAF, M., WANDELER, A.I. et LÜPS, P. (1996). Die räumliche Habitatnutzung einer Dachspopulation (*Meles meles L.*) im schweizerischen Mittelland. *Rev. suisse Zool.* 103: 835-850.

HINDENLANG, K. (2002). Von Wald- und Felddachsen. *Wildbiologie - Wildbiologie in der Schweiz* 6/35.

IMMELMANN, K. (1990). *Dictionnaire de l'éthologie*. Pierre Mardaga, Lièges-Bruxelles.

KOWALCZYK, R., ZALEWSKI, A., JEDRZEJEWSKA, B. et JEDRZEJEWSKI, W. (2003). Spatial organization of badgers (*Meles meles)* in Bialowieza Primeval Forest, Poland, and the influence of earthworms on badger densities in Europe. *Can. J. Zool.* 81: 74-87.

KRUUK, H. (1972). *The Spotted Hyena*. Chicago University Press, Chicago.

KRUUK, H. (1975). Functional aspects of social hunting by carnivores. In BAERENDS, G., BEER, C. et MANNING, A. (éds.). *Function and Evolution in Behaviour.* Clarendon Press, Oxford: 119-141.

KRUUK, H. (1978a). Spatial organization and territorial behaviour of the European badger (*Meles meles*). *J. Zool.*, Lond. 184: 1-20.

KRUUK, H. (1978b). Foraging and spatial organisation of the European badger, *Meles meles L. Behav. Ecol. Sociobiol.* 4: 75-89.

KRUUK, H. (1989). *The social badger: ecology and behaviour of a group-living carnivore.* Oxford University Press, Oxford.

KRUUK, H. et MACDONALD, D.W. (1985). Group territories of carnivores: empires and enclaves. In SIBLY, R.M. & SMITH, R.H. (éd.). *Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour.* Symposia of the British Ecological Society 25, Blackwell Scientific Publications, Oxford: 521-536.

KRUUK, H. et PARISH T. (1982). Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles. J. Zool., Lond.* 196: 31-39.

KRUUK, H. et PARISH T. (1987). Changes in the size of groups and ranges of the European badger (*Meles meles L.)* in an area in Scotland. *J. Anim. Ecol.* 56: 351-364.

LINDSTRÖM, E. (1980). The red fox in a small game community of the south taiga region in Sweden. In ZIMEN, E. (éd.). *The Red Fox*. Junk, The Hague: 177-184.

LINDSTRÖM, E. (1986). Territory inheritance and the evolution of group-living in carnivores. *Anim. Behav.* 34: 1825-1835.

MACDONALD, D.W. (1981). Resource dispersion and the social organization of the red fox (Vulpes vulpes). In CHAPMAN, J.A. et PURSLEY, D. (éds.). *Proc. Worldwide Furbearer Conf. 1*. University of Maryland Press, Maryland: 918-949.

MACDONALD, D.W. (1983). The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* 301: 379-384.

MARTIN-FRANQUELO, R. et DELIBES, M. (1985). *Ecology of the badger in Doñana, Mediterranean Spain*. Poster présenté au IVe Congrès International de Thériologie, Edmonton.

NEAL, E.G. et CHEESEMAN, C. (1996). *Badgers*. T & AD Poyser, London.

NOLET, B.A. et KILLINGLEY, C.A. (1987). The effects of a change on food availability on group and territory size of a clan of badgers **Meles meles** (L., 1758). *Lutra* 30: 1-8.

PACKER, C. et PUSEY, A.E. (1982). Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory? *Nature* 296: 740-742.

PIGOZZI, G. (1987). *Behavioural ecology of the European badger (Meles meles L.): diet, food availability and use of space in the Maremma Natural Park, Central Italy.* Thèse de doctorat, Université d'Aberdeen.

REVILLA, E. et PALOMARES, F. (2002). Spatial organization, group living and ecological correlates in low-density populations of Eurasian badgers, *Meles meles. J. Anim. Ecol.* 71: 497-512.

ROPER, T.J., SHEPHERDSON, D.J. et DAVIES, J.M. (1986). Scent marking with faeces and anal secretion in the European badger (*Meles meles*): seasonal and spatial characteristics of latrine use in relation to territoriality. *Behaviour* 97: 94-117.

ROSALINO, L.M., LOUREIRO, F., SANTOS-REIS, M. et MACDONALD, D.W. (2003). First data on the social and spatial structure of an Eurasian badger (*Meles meles L.*, 1758) population in a cork oak woodland (SW Portugal). *Revista Biol. (Lisboa)* 20: 147-154.

SANDELL, M. (1989). The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. In GITTLEMANN, J.L. (éd.). *Carnivore behaviour, ecology, and evolution.* Chapman & Hall, London & Cornell University Press, New York: 164-182.

SHEPHERDSON, D.J., ROPER, T.J. et LÜPS, P. (1990). Diet, food availability and foraging behaviour of badgers (*Meles meles L.*) in southern England. *Z. Säugetierkunde* 55: 81-93.

SKINNER, C.A. et SKINNER, P.J. (1988). Food of Badgers (Meles meles) in an arable area of Essex. J. Zool., Lond. 215: 360-362.

VON SCHANTZ, T. (1984). Carnivore social behaviour - does it need patches? *Nature* 307: 389.

WASER, P.M. (1981). Sociality or territorial defense? The influence of resource renewal. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8: 231-237.

WICKLER, W. (1967). Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In HEBERER, G. (éd.). *Die Evolution der Organismen.* 3. Aufl. Band I. Fischer, Stuttgart.

WILSON, E.O. (1975). *Sociobiology: The New Synthesis.* Harvard University Press, Cambridge, MA.

WOODROFFE, R.B. (1993). Alloparental behaviour in the European badger. *Anim. Behav.* 46: 413-415.

WOODROFFE, R.B. et MACDONALD, D.W. (1993). Badger sociality - models of spatial grouping. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 65: 145-169.