BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE

Quels indicateurs pour estimer la taille d'une population de blaireau européen (*Meles meles* L.) et avec quel niveau d'incertitude ? Un exemple en forêt feuillue de plaine dans le Nord-Est

François Lebourgeois[1,2]*, Denis Ablitzer[2], Philippe Jonvaux[2], Jean-Charles Raynaud[3]

1. Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, Silva, F-54000 Nancy
2. Groupe d'Étude des Mammifères de Lorraine, F-54230 Neuves-Maisons
3. Office national des forêts ; service Forêt, AG Meurthe-et-Moselle, F-54000 Nancy

Auteur correspondant : François Lebourgeois – francois.lebourgeois@agroparistech.fr
ORCID : 0000-0002-2040-6150

Quels indicateurs pour estimer la taille d'une population de blaireau européen (*Meles meles* L.) et avec quel niveau d'incertitude ? Un exemple en forêt feuillue de plaine dans le Nord-Est

À partir de la typologie des terriers, de leur structuration spatiale et de leur suivi par caméras (2018-2023), nous avons cherché à savoir avec quel niveau d'incertitude une population de blaireau européen (*Meles meles*) pouvait être prédite et avec quels indicateurs. La forêt feuillue de plaine étudiée, de 13,7 km², contient 81 terriers (23 terriers principaux et 68 terriers secondaires). La population a été estimée entre 50 et 90 blaireaux adultes avec une moyenne autour de 70 animaux (5 animaux par km²). 70 % de la population est estimée avec les seuls terriers principaux et 90 % en intégrant les terriers secondaires les plus actifs. L'analyse spatiale qui a déterminé 17 groupes sociaux est également pertinente pour estimer la population.

Which indicators can be used to estimate the size of a European badger (*Meles meles* L.) population, and with what degree of uncertainty? An example from a lowland deciduous forest in north-east France

Based on sett typology, spatial distribution and camera monitoring (2018–2023), we sought to determine how accurately the size of a European badger (*Meles meles*) population could be estimated and which indicators could be used. The lowland deciduous forest studied covers 13.7 km² and contains 81 setts (23 main setts and 68 secondary setts). The population was estimated at 50–90 adult badgers, with a mean estimate of approximately 70 animals (5 animals per km²). Using the main setts alone, it was possible to estimate 70% of the population; this figure rose to 90% when the most active secondary setts were included. The spatial analysis, which identified 17 social groups, is also useful for estimating population size.

Messages clés :

- Il n'est pas possible d'estimer précisément la taille de la population.
- Les terriers principaux permettent d'estimer 70 % de la population.
- Les approches spatiales déterminant les groupes sociaux sont également pertinentes pour estimer la population.

Mots-clés : blaireau européen – *Meles meles* ; agrégation spatiale ; terriers principaux ; population ; monitoring

Highlights:

- The population size cannot be estimated precisely.
- Main setts alone provide an estimate covering 70% of the population.
- Spatial approaches to identifying social groups are also useful for estimating population size.

Keywords: European badger – *Meles meles*; spatial aggregation; main setts; population size; monitoring

Citation de l'article : Lebourgeois, F., Ablitzer, D., Jonvaux, P. et Raynaud, J.C. (2026). Quels indicateurs pour estimer la taille d'une population de blaireau européen (*Meles meles* L.) et avec quel niveau d'incertitude ? Un exemple en forêt feuillue de plaine dans le Nord-Est. *Revue forestière française, 77*(3), 247-272. https://doi.org/10.20870/revforfr.2026.10449

Licence Creative Commons
Attribution - 4.0 International (CC BY 4.0)

Quels que soient les taxons considérés, le suivi des populations (Schmeller *et al.*, 2015) et l'estimation de leurs tailles sont toujours très complexes (coût, biais d'échantillonnage, imprécision des données, etc.) (de la Fuente *et al.*, 2021 ; Santini *et al.*, 2022 ; Zampetti *et al.*, 2024). Cependant, la taille d'une population est souvent un paramètre central à considérer en éthologie, en biologie de la conservation ou pour la gestion des populations (Callaghan *et al.*, 2024 ; Chevrier *et al.*, 2015). Cette taille dépend de nombreux paramètres intégrant à la fois les caractéristiques intrinsèques des espèces (capacité à se reproduire, à se déplacer, à s'adapter aux modifications des habitats, etc.), de l'environnement (contextes géographiques, climatiques, quantité, qualité et disponibilités des ressources, etc.) et de toutes les interactions intra- et interspécifiques (Santini, Isaac, & Ficetola, 2018 ; Santini, Isaac, Maiorano *et al.*, 2018).

L'amélioration du suivi de la faune sauvage a pu se faire notamment par la démocratisation de l'utilisation des caméras automatiques, qui sont parmi les dispositifs les plus utilisés (Angulo *et al.*, 2025 ; Can & Togan, 2009 ; Ferreras *et al.*, 2017 ; Ferreras *et al.*, 2018 ; Gregory *et al.*, 2014 ; Mason *et al.*, 2022 ; Miller *et al.*, 2017 ; Pyskova *et al.*, 2018 ; Rowcliffe *et al.*, 2008) et efficaces (Hoefer *et al.*, 2025) pour dénombrer les populations et suivre leurs dynamiques, même si l'analyse des images et des vidéos peut nécessiter un temps très long (Zampetti *et al.*, 2024). Concernant le blaireau européen, mustélidé de taille moyenne présent en Europe dans des contextes variés (Frantz *et al.*, 2014 ; Kurek *et al.*, 2022), ces méthodes ont permis de préciser, par exemple, l'organisation spatiale des animaux, la taille et la densité des clans (Balestrieri *et al.*, 2016 ; Horváth *et al.*, 2026 ; Miles *et al.*, 2024), les différents comportements et les rythmes d'activité (Akbaba & Ayas, 2012 ; Lebourgeois, 2021a, 2023 ; Nasiadka, 2020 ; Racheva *et al.*, 2012 ; Sidorchuk & Rozhnov, 2018), la temporalité de l'utilisation de l'espace et des habitats (Jimenez *et al.*, 2017 ; Lorenzetti *et al.*, 2025 ; Pyskova *et al.*, 2018) ou encore les comportements interspécifiques et le partage des terriers. Des méthodes plus complexes, comme les suivis télémétriques ou la « capture-recapture » (Do Linh San *et al.*, 2003, 2007 ; Frantz *et al.*, 2010 ; Hounsome *et al.*, 2005 ; Tuyttens *et al.*, 1999) voire de typages génotypiques (Frantz *et al.*, 2004 ; Jacquier *et al.*, 2020 ; Wilson, Frantz, *et al.*, 2003) ou encore l'analyse de l'utilisation des latrines (Tuyttens *et al.*, 2001), sont également des approches permettant une estimation des populations.

À large échelle (régions, pays), ces méthodes sont cependant difficilement applicables et il est nécessaire de mettre en place d'autres approches pour appréhender les densités. Le blaireau européen est un animal fouisseur qui vit en clan familial dans différents types de terriers (Lebourgeois, 2020a, 2020b ; Neal, 1986). On distingue ainsi le plus souvent sur le terrain les terriers dits « principaux » (TP) des terriers dits « secondaires » (TS) (Thornton, 1988). Les TP sont généralement les grands terriers avec beaucoup d'entrées, où le clan familial vit presque toute l'année et dans lesquels la reproduction est fréquente. Les TS sont des terriers de plus petites tailles, occupés occasionnellement par un ou quelques individus. Ainsi, le dénombrement des terriers, surtout les principaux, est considéré comme un indicateur non seulement de la présence des animaux mais aussi des populations si le nombre de blaireaux par terrier est connu (et plus ou moins constant dans le temps) (Jacquier *et al.*, 2021). Ce dénombrement passe par des prospections ciblées ou par maillage du territoire, des enquêtes ou encore des questionnaires auprès de différents acteurs (Bartmanska & Nadolska, 2003 ; Braun, 2007 ; Byrne *et al.*, 2014 ; Lebecel, 2010 ; Newton-Cross *et al.*, 2007 ; Schley *et al.*, 2004 ; Sleeman *et al.*, 2009 ; Wilson *et al.*, 1997). L'activité du terrier, définie avec différents indices comme des entrées bien dégagées, des déblais présents, de la litière, des sentes bien visibles ou encore une surface de sol bien dégagée avec un couvert herbacé peu développé (Lebourgeois, 2023, 2025 ; Wilson & Delahay, 2001 ; Wilson, Delahay, *et al.*, 2003), est également un critère important à prendre en compte pour caractériser le statut du terrier (principal ou secondaire) et juger de l'intensité d'utilisation avec des terriers qui peuvent être classés comme actifs, peu actifs ou inactifs.

Pour l'installation des terriers, les blaireaux choisissent des conditions écologiques favorables au creusement dans des habitats disposant des ressources alimentaires suffisantes au développement du groupe (Kruuk & Parish, 1982 ; Lebourgeois, 2020a). Dans les contextes où les blaireaux sont relativement « bien » présents, l'organisation spatiale des terriers est généralement considérée comme agrégée c'est-à-dire que les différents types de terriers sont regroupés, traduisant un mécanisme social d'éloignement et de territorialité des animaux (Broseth *et al.*, 1997 ; Kowalczyk, Zalewski, *et al.*, 2003 ; Macdonald, 1983). Ainsi, en se fondant sur l'hypothèse nommée « *Sett Dispersion Hypothesis*, SDH » (Macdonald *et al.*, 2004) qui considère les terriers (notamment principaux) et leur distribution comme une ressource clé pour comprendre la dynamique des populations, il paraît important d'étudier cette agrégation à travers l'utilisation de modèles spatiaux.

« Connaître, gérer, protéger, conserver » sont parmi les objectifs du suivi (Borucka, 2023) mais, pour le blaireau européen, s'ajoute une problématique épidémiologique importante liée à la lutte contre la tuberculose bovine (Gortazar *et al.*, 2012 ; Payne *et al.*, 2013) en raison du rôle de réservoir du blaireau dans cette maladie (Bouchez-Zacria *et al.*, 2024 ; Bouchez-Zacria *et al.*, 2023 ; Calenge *et al.*, 2024 ; Dicks *et al.*, 2021 ; Payne *et al.*, 2022 ; Robertson *et al.*, 2025). Depuis les dernières années, des essais de vaccination de la faune sauvage et notamment du blai-

reau ont été réalisés (Gormley *et al.*, 2017). Au niveau d'un territoire, l'efficacité de la vaccination dépend du nombre de blaireaux vaccinés (c'est-à-dire ayant consommés les appâts) et donc du choix des terriers dans lesquels les appâts sont disposés. Ainsi, déterminer le nombre minimum de terriers qui permet de vacciner le maximum d'animaux est un enjeu crucial pour lutter contre les transmissions et réduire les réservoirs potentiels.

À partir d'un inventaire exhaustif des terriers dans un massif forestier continu de 13,7 km² de feuillus de plaine très favorable au blaireau européen, de l'analyse de leur structuration spatiale, de celle des groupes sociaux et d'un suivi par caméras pendant six ans (de 2018 à 2023) de ces terriers, nous avons cherché à :

- Caractériser les terriers, préciser leur typologie et définir les densités dans le massif forestier ;
- Préciser le type d'agrégation des terriers puis le nombre de groupes sociaux. Nous avons émis comme première hypothèse que la structure était agrégée avec des terriers principaux associés à plusieurs terriers secondaires ; la seconde hypothèse étant que chaque « *cluster* » définissait un groupe social avec son territoire adjacent ;
- Définir la taille des groupes et la dynamique de production de jeunes et les évolutions sur six années grâce au suivi par caméras automatiques.

Finalement, nous avons comparé différentes méthodes pour estimer la taille de la population de blaireau européen sur ce territoire entièrement forestier, en essayant de savoir quels types de terriers étaient les plus importants à considérer et quel était l'effort minimum de suivi pour estimer le plus précisément possible la population.

CONTEXTES CLIMATIQUE, GÉOLOGIQUE ET SYLVICOLE DE LA FORÊT ÉTUDIÉE

Cette étude a été menée dans la forêt domaniale de Bezange-la-Grande d'une surface de 13,7 km² (environ 1 400 ha). Elle est située dans la grande région écologique « Grand Est semi-continental » (GRECO C) et la sylvoécorégion « Plaines et dépressions argileuses du Nord-Est » (SER C30). L'altitude est comprise entre 200 et 310 mètres avec un relief de plateau, de pentes et des vallons humides (le plus souvent) plus ou moins étroits (Lebourgeois, 2024, 2025). Le mésoclimat est un climat lorrain de type semi-continental, sous influence océanique avec des pluies annuelles autour de 750 mm et une température de 11,3 °C (sources : Météo-France, station de Nancy Tomblaine, alt. 212 m, période 2010-2020). La géologie est variée avec des formations superficielles de limons éoliens, des limons résiduels d'altération des marnes, des calcaires à gryphées, des argiles de Levallois, du grès Rhétien et des marnes versicolores du Keuper. À l'exception des fonds de vallon sur marnes avec des excès d'eau possibles dans les sols, le contexte pédologique est très favorable au creusement des terriers, et également pour la disponibilité des ressources alimentaires (sols très favorables au développement des vers de terre). La forêt présente également des ouvrages militaires anciens de la Première et de la Seconde Guerre mondiale, favorables également à l'installation des blaireaux. Le contexte sylvicole est représentatif des forêts feuillues de Plaine lorraine avec des Chênes (sessile majoritairement), du Charme, du Tilleul cordé, du Frêne commun et du Hêtre commun (Lebourgeois, 2024, 2025). Le massif est entouré de champs cultivés (blé, maïs), de pâturages (bovins) et de prairies naturelles, et se trouve à proximité d'un village de moins de 200 habitants. Sauf pour les activités sylvicoles courantes et la chasse, la forêt est interdite à la circulation, réduisant fortement la pression anthropique sur le milieu. Le massif est cependant davantage fréquenté par le public sur des courtes périodes au début du printemps (jonquilles) et en automne (champignons).

ÉCHANTILLONNAGE DES TERRIERS ET DESCRIPTION

L'habitat forestier des blaireaux ainsi que les terriers ont été décrits selon un protocole standardisé (Lebourgeois, 2021b). Pour chaque terrier, les conditions topographiques ont été caractérisées (altitude, pente, exposition, position topographique) ainsi que la texture des horizons de surface (Limon, Argile ou Sable) et la présence d'éléments grossiers à proximité des entrées (« gueules »). Les terriers ont été mesurés (longueur et largeur en mètres) et le nombre de gueules compté. Les différentes traces d'activités ont été notées (latrines, sentes, aire de toilettage, litière, traces diverses…). Le statut du terrier a été estimé (principal ou secondaire) ainsi que son niveau d'activité au moment de sa description (actif, peu actif, et inactif *;* ce dernier cas incluant les terriers apparemment abandonnés) selon les différents critères cités précédemment. Un grand terrier avec de nombreuses entrées a été jugé comme principal. Des entrées dégagées, une strate herbacée peu recouvrante (surface importante de sol nu), une aire de toilettage, des sentes marquées et des latrines actives ont été les éléments pris en compte pour juger un terrier comme actif. La proximité à des zones ouvertes, des chemins, a également été notée (plus ou moins de 50 mètres). La distance à la lisière la plus proche (en mètres) et au terrier le plus proche a également été calculée (sous SIG). Pour chaque terrier, un inventaire dendrométrique complet a été réalisé permettant d'estimer le capital, la structure et la composition en essences autour du terrier. La localisation de la grande majorité des ter-

riers était connue précisément grâce aux relevés effectués par l'Office national des forêts lors des travaux forestiers menés régulièrement depuis de nombreuses années dans la forêt. Cependant, afin de s'assurer de l'exhaustivité de l'échantillonnage, des prospections systématiques complémentaires sur toutes les parcelles ont été réalisées en 2018 et 2019, permettant de caractériser les terriers et leur environnement avec les mêmes indicateurs et de localiser d'éventuels terriers plus petits dans les parcelles les plus difficiles d'accès (Rietsch, 2019). Il est important de préciser qu'au cours des six années de suivi, tous les terriers échantillonnés ont conservé leur statut et leur niveau d'activité.

Afin de mettre en évidence les liens entre les caractéristiques des terriers (dimensions, nombre d'entrées, etc.) et les variables du milieu (écologiques et sylvicoles), une analyse en composantes principales a été réalisée (FactoMineR et hclust R version 3.4.4). Pour les terriers, 13 variables ont été considérées : surface (Surf. en m^2), nombre d'entrées actives, inactives et total (nbae, nbie, nbte), statut (Stat., principal (1) ou secondaire (2)) et niveau d'activité (ActLe., actif (1), peu actif (2) et inactif (3)), présence de sentes externes (ExtPat.), présence de latrines (Latri.), présence d'aire de jeux (GroAr.), présence d'une zone ouverte ou d'un chemin à moins de 50 mètres (OpeZo. et ForPat.), la distance du terrier le plus proche (NeSet.) et la distance à la lisière (DisEd.). Pour les variables du milieu, les 13 variables prises en compte ont été : l'altitude (Alt.), la pente (Slope), l'exposition (Aspect), la topographie (Topo. *:* plateau, haut de pente, mi-pente, bas de pente et fond de vallon), la surface terrière totale, en gros bois, en bois moyen et en petit bois (en m^2, TotBA, StBA, MtBA, LtBA), le recouvrement des arbres, arbustes et des herbacés (CovTre., CovShr., CovHLa.), la texture de surface du sol (SoilTex., sable ou limon-argile) et la géologie (Geol. *:* grès, calcaires, limons des plateaux, argiles de levallois et marnes).

ANALYSE DE LA STRUCTURATION SPATIALE DES TERRIERS

Fonctions de Ripley et de Besag

Pour confirmer une structuration non aléatoire et agrégée des terriers, des fonctions de densité et des analyses spatiales ont été réalisées à partir de leur répartition géographique et de leurs caractéristiques (Floch *et al.*, 2018 *;* Marcon & Puech, 2017 *;* Marcon *et al.*, 2015). Ces méthodes examinent la distribution de points dans un espace donné et le type de leur interaction. En cas de répartition aléatoire, les points sont localisés dans tout l'espace avec la même probabilité et indépendamment les uns des autres (processus de Poisson homogène, « *Complete spatial randomness* » ou CSR). Dans une répartition régulière (dite aussi « répulsive »), les points sont plus régulièrement espacés qu'ils le seraient dans le cas d'une distribution totalement aléatoire ; les points « se repoussent » les uns les autres. La dernière configuration est dite « agrégée » c'est-à-dire que les points « s'attirent » en créant des agrégats des points (semis de points) avec une très forte interaction entre eux. Ainsi, les différentes méthodes statistiques comparent les distributions des points observées aux distributions de références selon l'hypothèse nulle d'une distribution homogène (c'est-à-dire d'un nombre de points constant par unité de l'espace considéré, on parle alors de distribution aléatoire). Pour ces analyses globales testant l'existence d'agrégats dans l'espace d'un territoire donné, les fonctions de Ripley et Besag sont les plus utilisées (Besag, 1977 ; Goreaud & Pélissier, 1999 ; Ripley, 1976, 1977).

La fonction $K(r)$ de Ripley est une fonction cumulative donnant le nombre de voisins à distance inférieure au rayon r de chaque point (standardisé par l'intensité du processus supposé homogène) (Ripley, 1976, 1977). La méthode fonctionne à partir d'une fenêtre mobile dont le rayon augmente progressivement. Pour chaque rayon, la fonction rapporte la valeur d'espacement moyen observé à la valeur moyenne sous un processus aléatoire. Ripley a montré que la fonction K atteint son point de référence pour $K(r) = \pi \times r^2$. Si $K(r)$ est plus grand que la surface $\pi \times r^2$ alors davantage de voisins sont trouvés dans l'espace défini par le rayon r de chaque point. Ce point est considéré comme « attractif » et une agrégation spatiale est détectée. À l'inverse, des valeurs de $K(r)$ inférieures à $\pi \times r^2$ indiquent que les points se repoussent les uns les autres à des distances supérieures à r (Marcon & Puech, 2017). Les résultats (courbe nommée « $K(r)$ ») sont comparés à ceux obtenus sous l'hypothèse d'une distribution homogène (processus de Poisson, courbe « $K_{pois}(r)$ ») qui est la valeur de référence attendue. Graphiquement, si les deux courbes, $K(r)$ et $K_{pois}(r)$, sont proches alors le processus est aléatoire. Si la courbe $K(r)$ est sous la courbe de Poisson, les points se repoussent (ils ont moins de voisins en moyenne dans un rayon r que sous l'hypothèse d'une distribution aléatoire). Enfin, si la courbe $K(r)$ est au-dessus de la courbe de Poisson, alors le processus est agrégé c'est-à-dire qu'il y a davantage de voisins dans le rayon r que sous l'hypothèse d'une distribution aléatoire. La significativité statistique des analyses est testée en traçant l'enveloppe de confiance (méthode de Monte Carlo) qui peut apparaître superposée, en dessous ou au-dessus de la courbe observée $K(r)$ (Baddeley *et al.*, 2014 ; Floch *et al.*, 2018).

Deux transformations de la fonction de Ripley sont fréquemment utilisées (Floch *et al.*, 2018) : les fonctions $L(r)$ de Besag et $L(r) - r$ jugées plus stables et dont les résultats sont plus facilement interprétables (Baddeley *et al.*, 2000). La transformation $L(r) - r$ donne un graphique avec

la fonction d'agrégation spatiale en ordonnée et la distance du rayon r en abscisse avec les agrégats indiqués par les points d'inflexion de la courbe. Ainsi, il est possible de définir à quelle échelle spatiale ces agrégats sont présents. Par exemple, pour les analyses effectuées ici sur les distances entre les terriers, si la fonction $L(r) - r$ atteint 100 mètres pour un rayon r de 30 mètres, cela signifie qu'en moyenne il y a autant de voisins à une distance de 30 mètres autour de chaque point (ici terrier) dans cette configuration qu'il n'y en aurait pour une distance de 130 mètres si la distribution était homogène.

Pour réaliser ces analyses, les packages « *Distance-Based Measures of Spatial Structures* » (dbmss, Version 2.9-0) (Marcon *et al.*, 2015) et « *Spatial Point Pattern Analysis, Model-Fitting, Simulation, Tests* » (spatstat, Version 3.0-8) (Baddeley & Turner, 2005) ont été utilisés.

Fonction de densité (« Kernel »)

Les approches globales sont un préalable à la mise en œuvre des analyses locales qui précisent les zones de « concentration » par la production de cartes dans lesquelles apparaissent des surfaces de densité. Une des fonctions les plus utilisées est l'estimation par noyau (méthode de Parzen-Rosenblatt *;* « *Kernel density estimation* » ou KDE ») (Floch *et al.*, 2018 *;* Seaman & Powell, 1996). C'est une méthode non paramétrique d'estimation de la densité de probabilité en tout point d'une zone d'une variable aléatoire. Cette méthode recherche de la « continuité » entre les points en fonction d'un paramètre de lissage qui peut être la distance d'agrégation définie par les fonctions précédentes.

Pour les différentes fonctions utilisées, il est important de rappeler que la structuration spatiale de points et sa représentation dépendent fortement de l'échelle d'observation et qu'il faut donc toujours analyser et interpréter les phénomènes dans l'espace défini (ici, forêt continue d'environ 14 km²).

SUIVI DES TERRIERS PAR CAMÉRAS AUTOMATIQUES

Six campagnes de suivi par caméras automatiques ont été effectuées entre 2018 et 2023. Pour ces six années, les suivis ont été effectués entre février et juillet avec la pose de 1 à 3 caméras par terrier (caméras de la marque Bushnell HD, modèles 119477, 119740, 119977). Le choix des terriers a été guidé par les analyses précédentes et les terriers les plus actifs ont été suivis en priorité. Ainsi, le suivi a concerné les 23 terriers principaux (20 actifs et 3 peu actifs) et 14 terriers secondaires actifs et 8 peu actifs soit un total de 45 terriers sur les 81 existants (56 %) (voir partie résultats). Les caméras ont été fixées sur des troncs à une hauteur comprise entre 1 et 1,5 mètre. Ces caméras ont été placées afin de prendre en compte le maximum d'entrées pour assurer les meilleures prises de vue. Les caméras ont été synchronisées et réglées de façon à enregistrer jour et nuit des séquences vidéos de 60 secondes espacées de 3 secondes entre chaque vidéo. Les caméras ont été relevées toutes les semaines pour s'assurer de l'absence de problème technique, changer les batteries et changer la position des caméras en cas d'absence d'activités sur les entrées observées. Sur les six années, le suivi a représenté un équivalent de 6 857 jours pour un total de 43 007 vidéos soit environ 718 heures d'observation. Chaque vidéo a été analysée « manuellement » en relevant différentes informations comme, par exemple, le nombre de blaireaux adultes et de jeunes (voir *infra* : « Résultats » :



Photo : © François Lebourgeois

« Suivis des terriers et effectifs des populations ») qui ont été intégrées dans une base de données.

RÉSULTATS

Caractéristiques des terriers et densité

81 terriers ont été inventoriés sur les 13,7 km² avec 23 terriers principaux (TP) et 58 terriers secondaires (TS) soit une densité respectivement de 1,6 et 4,2 TP et TS par km² (figure 1 et tableau 1). Pour les terriers principaux, 87 % ont été jugés actifs et 13 % peu actifs. Pour les terriers secondaires, environ 40 % de terriers sont apparus actifs. Les terriers principaux sont en moyenne 10 fois plus grands que les terriers secondaires avec 5 fois plus d'entrées (tableau 1).

Figure 1 | Cartographie des 81 terriers inventoriés sur les 13,7 km² du massif forestier
TP, TS = Terriers principaux et secondaires. A, PA, IN = actifs, peu actifs et inactifs.

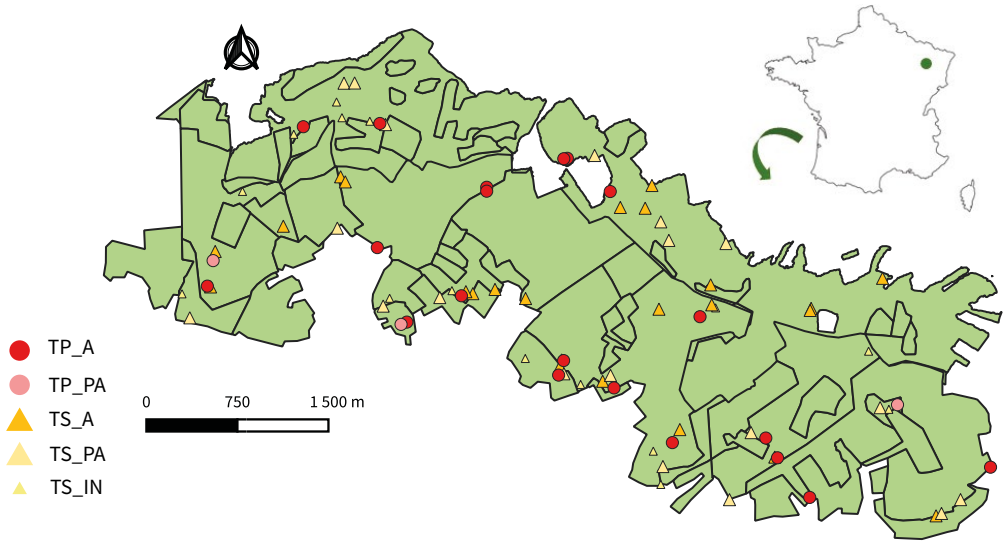


Tableau 1 | Caractéristiques moyennes (écart-types) des 81 terriers inventoriés sur les 13,7 km² du massif forestier
La fréquence correspond au nombre de terriers par catégorie présentant le paramètre observé. Par exemple, 85 % des terriers principaux actifs ont présenté au moins une sente (voir texte pour les détails).

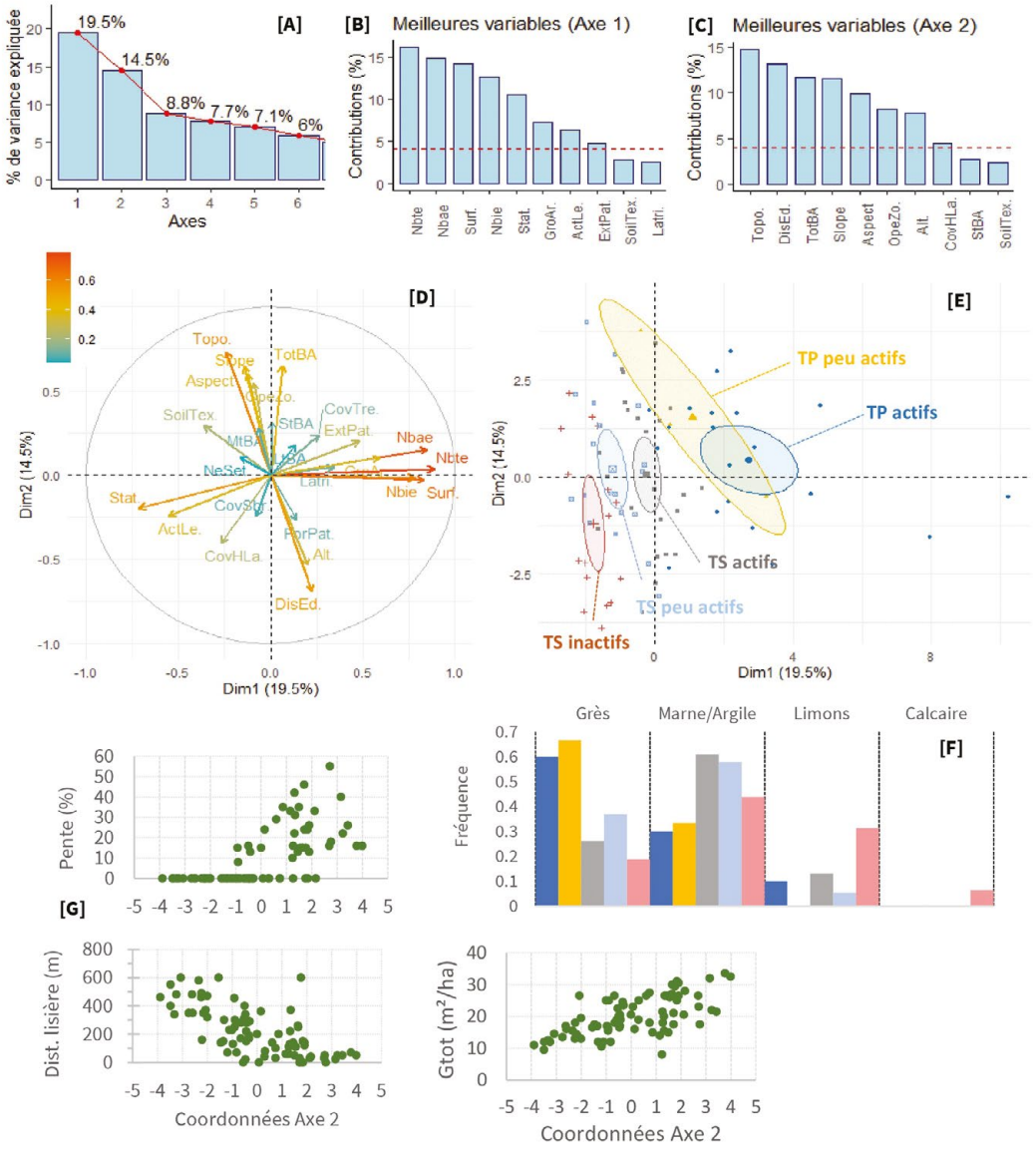
Type	Activité	Effectif	Longueur (m)	Largeur (m)	Surface (m²)	Nb. gueules totales	Nb. gueules actives	Sente (Fréq.)	Latrines (Fréq.)	Aire de toil. (Fréq.)	Zone ouverte (Fréq.)	Chemin (Fréq.)
Principal	actif	20	21 (12,3)	14,3 (9,1)	373 (493)	15,3 (13,9)	6,7 (3,1)	85 %	15 %	60 %	40 %	15 %
	peu actif	3	20,8 (5,1)	9,3 (8,5)	224 (245)	10,3 (8,4)	3 (1,7)	67 %	0 %	0 %	33 %	33 %
		23	20,9 (11,6)	13,7 (9,0)	354 (467)	14,7 (13,3)	6,2 (3,2)	83 %	15 %	60 %	39 %	18 %
Secondaire	actif	23	8,4 (4,5)	5,1 (2,8)	52 (49)	3,1 (2)	2,3 (1,3)	83 %	17 %	39 %	22 %	22 %
	peu actif	19	9,6 (6,8)	5,3 (3)	68 (85)	3,1 (2)	0,7 (0,7)	53 %	5 %	5 %	32 %	5 %
	inactif	16	6,7 (5)	4,2 (2,1)	36 (46)	2,6 (2)	0,1 (0,3)	6 %	0 %	0 %	19 %	6 %
		58	8,3 (5,5)	4,9 (2,7)	53 (63)	3 (1,9)	1,2 (1,4)	52 %	9 %	17 %	24 %	12 %

Conditions environnementales et typologie des terriers

Les deux premiers axes de l'ACP (analyse en composantes principales) expliquent 34 % de la variance (figure 2). L'axe 1 (19,5 %) sépare clairement les terriers selon le type (principal et secondaire) et le niveau d'activité (inactif, peu actif et actif) (figure 2-E). Les grands terriers principaux actifs correspondent aux coordonnées les plus positives et les petits terriers secondaires inactifs aux coordonnées les plus négatives ($r^2 = 0{,}589$, p-value < 0,0000). La géologie apparaît également liée à l'axe 1 ($r^2 = 0{,}119$, p-value = 0,0203) avec une relation positive avec les types de terriers. Ainsi, les grands terriers principaux correspondent en majorité aux grès et les secondaires aux matériaux marneux et argileux (figure 2-F). Cet effet de la géologie s'explique par

Figure 2 I Résultats de l'analyse en composantes principales effectuée sur les 81 terriers

[A] : % de variance expliquée par les différents axes. [B] : Contributions des 10 meilleures variables à l'interprétation de l'axe 1 (19,5 % de variance expliquée). [C] : Contributions des 10 meilleures variables à l'interprétation de l'axe 2 (14,5 % de variance expliquée). Pour [B] et [C], la ligne rouge en pointillé indique le seuil significatif de la contribution des variables (ici 1/25 * 100 = 4,0 %). [D] : répartition des variables sur le plan factoriel 1-2 (voir texte). La couleur indique l'importance de la variable pour l'explication des axes (cos2). [E] : répartition des 81 terriers sur le plan factoriel 1-2. La couleur indique le statut et le niveau d'activité du terrier. Le graphique [F] présente la fréquence (en %) des différents types de terriers selon le contexte géologique. Les couleurs correspondent à celles de la figure [E]. [G] : relation entre la pente (%), la distance à la lisière (mètres), la surface terrière totale (Gtot en m^2/ha) et les coordonnées des 81 terriers le long de l'axe 2. Voir texte pour les abréviations.



l'altération des grès qui donne des sols meubles aérés à texture sableuse dominante faciles à creuser et dans lesquels les blaireaux trouvent des conditions idéales à leur installation.

L'axe 2 explique 14,5 % de la variance. Pour les coordonnées positives, on trouve les terriers correspondant aux situations de versant ou de fond de vallon avec des pentes marquées (le plus souvent supérieurs à 20 %) et une orientation souvent ouest (sud-ouest au nord-ouest) (figure 2-G). La surface terrière des peuplements est souvent assez élevée (entre 20 et 30 m^2/ha). Ce sont en majorité des terriers secondaires ou principaux actifs et très proches d'une lisière (souvent moins de 100 mètres). Pour les coordonnées négatives, on trouve exclusivement les terriers en position de plateau éloignés de zones ouvertes et des lisières (plusieurs centaines de mètres) et localisés sous des peuplements à faible surface terrière (autour de 15 m^2/ha) (figure 2-G). Ce sont très souvent des terriers secondaires inactifs mais pas exclusivement. Le couvert herbacé sur ces terriers inactifs est généralement important, souvent très supérieur à 50 %.

Structuration spatiale des terriers

Sur la surface de 13,7 km^2 considérée, la structure spatiale des terriers est apparue hautement agrégée (figure 3-A) avec un rayon d'agrégation autour de 250 mètres (figure 3-B). La cartographie d'agrégation des terriers

Figure 3 | Représentation des fonctions K*(r)* de Ripley [A] et L*(r)* – *r* de Besag [B] réalisées sur les 81 terriers échantillonnés sur les 13,7 km^2 de la forêt domaniale de Bezange-la-Grande.

La figure [A] illustre la structure agrégée des terriers pour toutes les distances considérées car la courbe K*(r)* (noire) est toujours au-dessus de la courbe théorique de référence (processus totalement aléatoire, rouge) et de l'intervalle de confiance (courbes grises pointillées). La figure [B] montre une structure d'agrégation autour d'un rayon de 250 mètres (début du « plateau » correspondant à un rayon compris en 250 et 400 mètres). Pour cette figure, la ligne pointillée rouge avec la valeur nulle indique un processus totalement aléatoire.

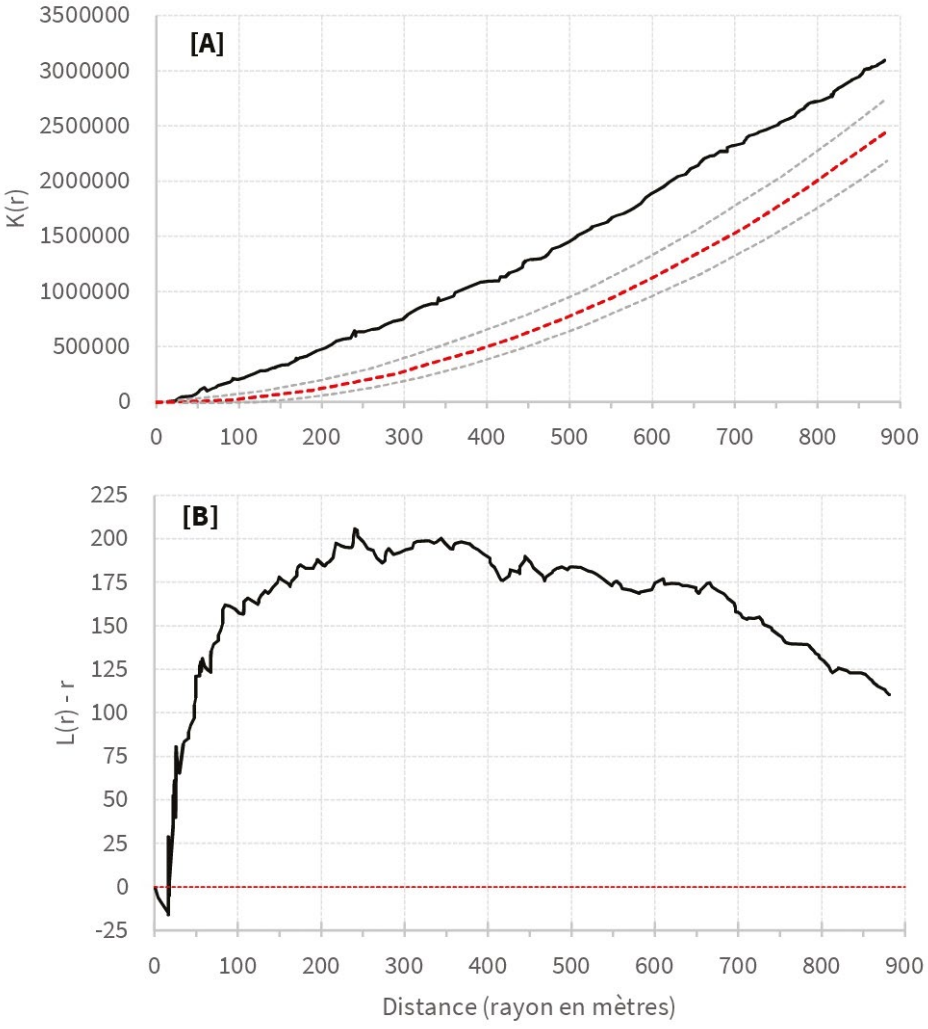
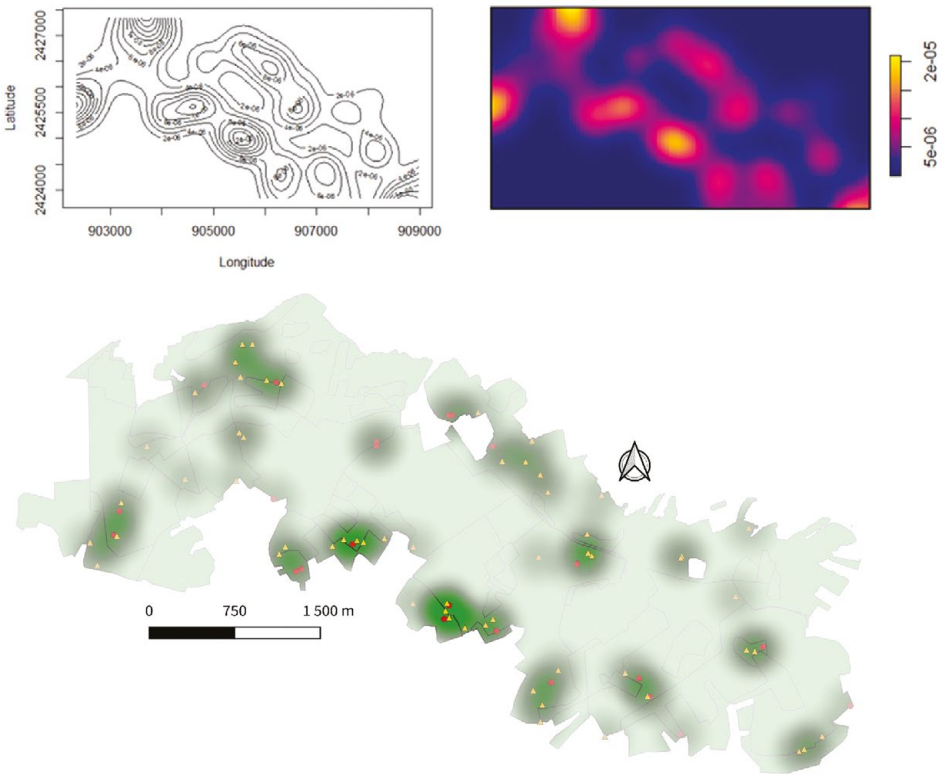


Figure 4 | Représentation des surfaces de densité « kernel » (probabilité de distribution des points) pour un rayon d'agrégation de 250 mètres

En haut à gauche, représentation des contours de probabilité et, à droite, représentation des couleurs (plus la couleur est claire et plus l'agrégation est forte). La figure du bas montre les différents « *clusters* » observables sur la forêt avec les différents terriers (ronds rouges les terriers principaux et triangles jaunes les terriers secondaires).



illustre des « *clusters* » qui s'organisent essentiellement autour des terriers principaux (figures 4 et 5). Les 23 terriers principaux correspondent à 17 *clusters* regroupant 68 (23 TP et 45 TS) des 81 terriers. Chaque *cluster* comporte en moyenne 4 (± 2,1) (1 à 7) terriers. 11 des 17 *clusters* (65 %) ont un seul TP associé avec aucun TS (dans 3 cas) ou au maximum 6 TS (4 ± 1,9). Pour les 6 *clusters* avec 2 TP (35 %), un *cluster* n'a pas de TS associé. Les 4 autres ont de 1 à 4 TS (2,6 ± 1,3). Pour les 13 terriers secondaires non clairement identifiés comme appartenant aux *clusters* avec des TP, 46 % ont été estimés inactifs ou peu actifs et 54 % actifs. Six terriers secondaires sont apparus très isolés et trois *clusters* de TS ont été identifiés regroupant 2 ou 3 terriers (figures 4 et 5). Pour les *clusters* associant TP et TS, les terriers secondaires s'organisent le plus souvent avec un « premier cercle » de terriers proches du TP (en moyenne 100 mètres) et un « second cercle » plus éloigné entre 250 et 300 mètres. Enfin, les 23 terriers principaux sont éloignés des uns des autres de 375 mètres en moyenne et les 58 terriers secondaires de 197 mètres. En considérant tous les terriers, la distance moyenne entre eux est de 146 mètres.

Suivis des terriers et effectifs des populations

• Effectif de blaireaux adultes par type de terriers et niveau d'activité

Sur la période 2018 à 2023, 45 terriers différents ont été suivis (figure 5) avec un nombre variant de 16 à 34 terriers suivis simultanément selon les années (tableau 2). Pour chaque *cluster*, de 1 à 5 terriers ont été suivis (TP et TS) et, sur les 6 années, tous les TP ont été suivis. Les terriers ont été suivis en moyenne 45 jours par an entre la fin de l'hiver et le début de l'été. Sur les 45 terriers, 12 ont été suivis sur les six ans (27 %), 5 sur cinq ans (11 %), 4 sur quatre ans (9 %), 5 sur trois ans (11 %), 5 sur deux ans (11 %) et 14 sur une seule année (31 %). Ainsi, 17 terriers ont été suivis sur 5 ou 6 ans.

Figure 5 l Cartographie des 17 *clusters* (C1 à C17, en haut) associant des terriers principaux (23) et secondaires (45) définis par l'analyse spatiale (voir figure 4 et texte)

Les 13 terriers restants sont des terriers secondaires isolés (6 terriers) ou regroupés en *clusters* de 2 ou 3 terriers (CTS) (petits ronds rouges). La lettre S indique les terriers suivis. La figure du bas présente les terriers qui ont été suivis au moins une année par caméra entre 2018 et 2023 en séparant les différents types. TP et TS = terriers principaux et secondaires ; a et p = actifs et peu actifs.

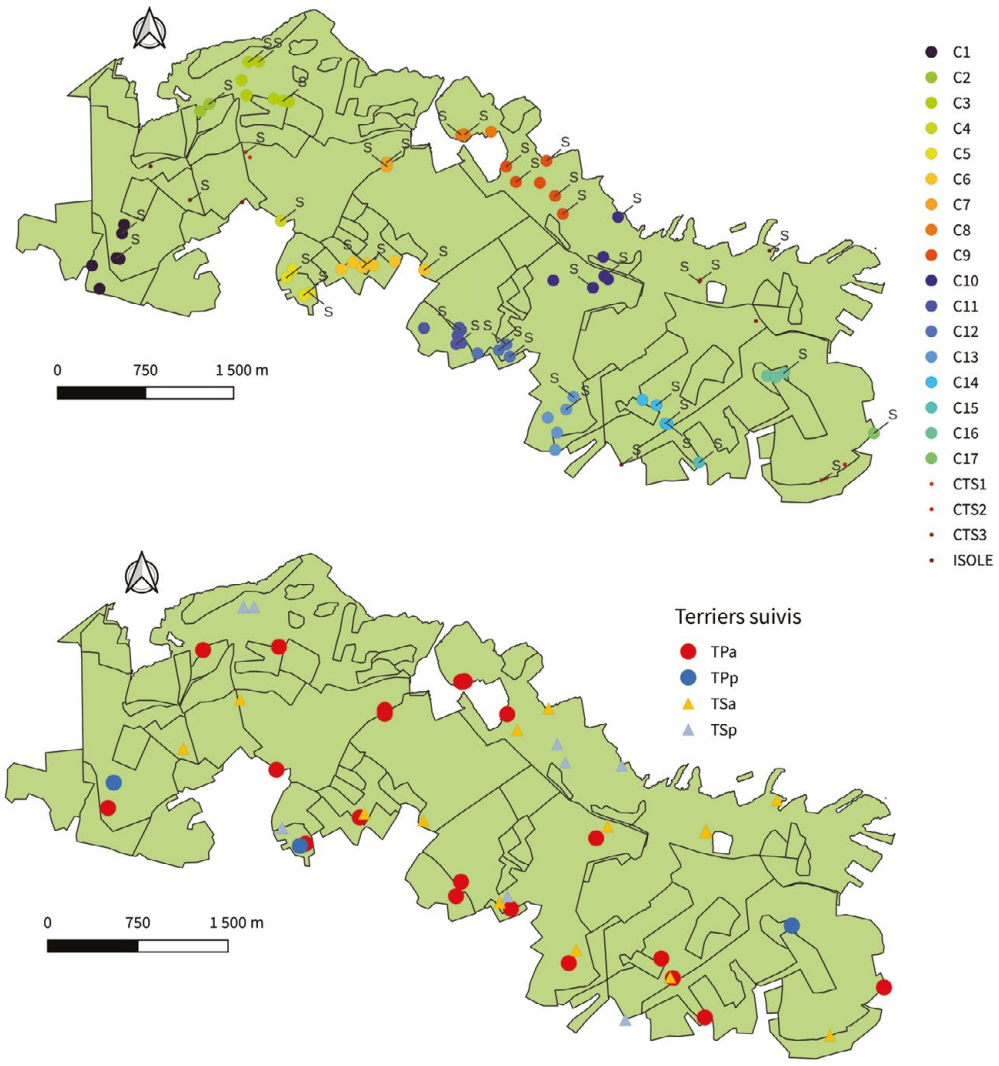


Tableau 2 l Synthèse du suivi par caméra des 45 terriers (16 à 34 selon les années) entre 2018 et 2023. Pour les jours de suivi, la valeur entre parenthèses correspond à l'écart-type et celles entre crochets aux min. et max.

Année	Nb de terriers suivis	Nb de jours cumulés	Nb séq. [éq. Heures]	Jours de suivi par terrier
2018	23	637	5 575 [93 h]	28 (31) [6 - 92]
2019	34	1 158	9 332 [156 h]	34 (25) [6 - 120]
2020	30	1 006	4 012 [67 h]	24 (23) [5 - 96]
2021	28	1 430	10 245 [171h]	51 (41) [1 - 127]
2022	21	1 870	9 897 [165 h]	89 (26) [6 - 91]
2023	16	756	3 946 [66 h]	47 (26) [6 - 91]
		6857	43 007 [718 h]	45 (34) [1-127]

Figure 6 | Effectif maximum de blaireaux adultes observés sur chaque terrier suivi sur la période 2018 - 2023 (1 à 8 adultes) (n = 45 terriers différents).

TP et TS = terriers principaux et secondaires ; a et p = actifs et peu actifs.

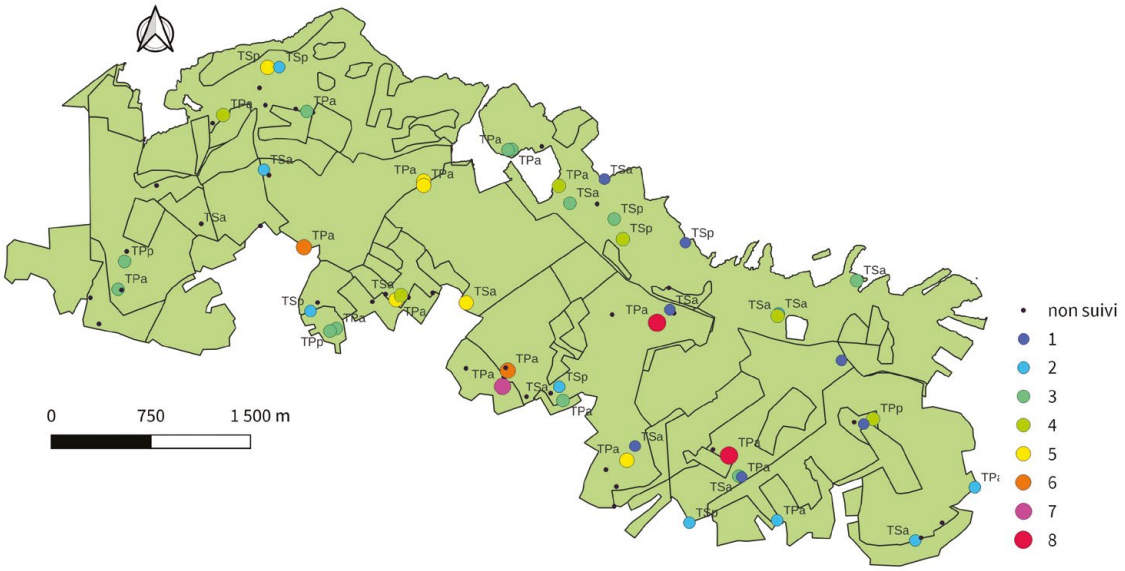


Tableau 3 | Effectif maximum moyen (écart-type, minimum et maximum) de blaireaux adultes par type de terriers et par année et cumul du nombre total d'adultes observés. Pour l'effectif des terriers et le cumul, les valeurs entre crochets correspondent au nombre de terriers suivis par type et aux cumuls par type.

Année	Nb de terriers	Principaux		Secondaires		Cumul du nombre max. de blaireaux adultes
	[TPa - TPpa - TSa - TSpa]	actifs	peu actifs	actifs	peu actifs	
2018	23 [13 - 2 - 4 - 4]	3,7 (2,3) [1 - 8]	2,7 (0,7) [2 - 3]	3,0 (1,1) [2 - 4]	2,5 (1,7) [1 - 5]	75 [48 - 5 - 12 - 10]
2019	34 [18 - 3 - 8 - 5]	3,1 (1,4) [1 - 6]	3,0 (0,0) [3 - 3]	1,6 (0,7) [1 - 3]	2,0 (1,2) [1 - 4]	88 [56 - 9 - 13 - 10]
2020	30 [15 - 1 - 9 - 5]	2,6 (1,6) [0 - 5]	2,0	2,0 (1,3) [0 - 4]	1,2 (0,4) [1 - 2]	64 [38 - 2 - 18 - 6]
2021	28 [15 - 1 - 7 - 5]	3,1 (1,8) [1 - 8]	2,0	2,1 (1,3) [1 - 4]	1,8 (1,3) [0 - 3]	72 [46 - 2 - 15 - 9]
2022	21 [14 - 1 - 5 - 1]	3,6 (1,7) [1 - 8]	1,0	2,8 (1,3) [2 - 5]	4,0	70 [51 - 1 - 14 - 4]
2023	16 [11- 1 - 3 - 1]	3,1 (1,9) [1 - 6]	4,0	2 (1) [1 - 3]	2,0	46 [34 - 1 - 6 - 2]
		3,2 (1,8)	**2,6 (0,9)**	**2,2 (1,2)**	**1,9 (1,2)**	

Comme attendu, le nombre maximum de blaireaux adultes observés a varié selon le type de terriers. Pour les terriers principaux, au moins 3 blaireaux ont été observés dans 60 % des cas avec plus de 5 adultes dans 17 % des cas (maximum de 8 adultes) (figure 6). Pour les terriers secondaires, un maximum de 2 blaireaux a été observé dans 72 % des cas avec cependant 15 % des cas avec 4 ou 5 adultes. Globalement, l'effectif maximal d'adultes observés a été d'autant plus important que le terrier avait été estimé actif et de statut principal (tableau 3). Pour les cinq premières années, le cumul du nombre maximum de blaireaux adultes a été du même ordre de grandeur soit en moyenne 70 adultes. Il a été plus faible en 2023 mais avec un effort de suivi moindre (tableau 3).

• Statut de reproduction des terriers et effectif de jeunes

Sur les six années, le nombre total de jeunes observés a varié de 16 à 33 pour une moyenne de 27 jeunes par an. Pour les terriers principaux, une reproduction a été observée sur un terrier sur deux en moyenne par an (tableau 4) avec un nombre de jeunes observés par terrier le plus souvent entre 2 et 3 (maximum de 5 jeunes). Sur les six années suivies, 65 % des terriers principaux (15 sur 23) ont eu une reproduction pour une à trois années et 22 % (5 sur 23) pour quatre à six années (un seul terrier avec une reproduction tous les ans). Aucun jeune n'a été observé sur 3 terriers principaux. Des jeunes ont été aussi observés sur des terriers secondaires mais dans une moindre fréquence (tableau 4). Pour ces terriers secondaires,

Tableau 4 l Nombre de terriers principaux et secondaires selon l'effectif de jeunes observés (de 0 à plus de 5 jeunes) par année. N = effectif de terriers suivis par année

La fréquence de reproduction correspond au rapport entre le nombre total de terriers N sur le nombre cumulé de terriers avec au moins un jeune observé. Par exemple, pour l'année 2018 et les terriers principaux, 40 % correspond au rapport 6 (2+2+2) / 15. L'avant-dernière colonne donne la moyenne et l'écart-type de jeunes par terrier et la dernière colonne donne le cumul des jeunes observés sur tous les terriers suivis.

Année	N	Principaux actifs et peu actifs						Fréq. avec reprod.	N	Secondaires actifs et peu actifs						Fréq. avec reprod.	Jeunes Moy. (std)	Jeunes Cumul
		0	1	2	3	4	5+			0	1	2	3	4	5+			
2018	15	9	2	0	2	2	0	40 %	8	6	1	0	0	0	1	25 %	2,8 (1,5)	22
2019	21	8	4	4	2	2	1	62 %	13	13	0	0	0	0	0	0 %	2,4 (1,3)	31
2020	16	10	2	1	2	1	0	38 %	14	8	1	2	3	0	0	43 %	2,2 (1,0)	28
2021	16	7	3	3	1	1	1	56 %	12	7	1	2	1	1	0	41 %	2,4 (1,3)	33
2022	15	8	2	3	1	1	0	47 %	6	5	1	0	0	0	0	17 %	2,0 (1,1)	16
2023	12	2	3	3	2	0	2	83 %	4	3	0	0	0	1	0	25 %	2,8 (1,9)	31
		46 %	17 %	15 %	11 %	7 %	4 %	54 %		74 %	7 %	7 %	7 %	4 %	2 %	25 %	2,4 (1,3)	27 (6,6)

Tableau 5 l Effectif moyen (écart-type) de blaireaux (adultes et jeunes) par type de terriers entre avril et juin pour les terriers avec reproduction

TP et TS : terriers principaux et secondaires (n = effectif total de terriers suivis)

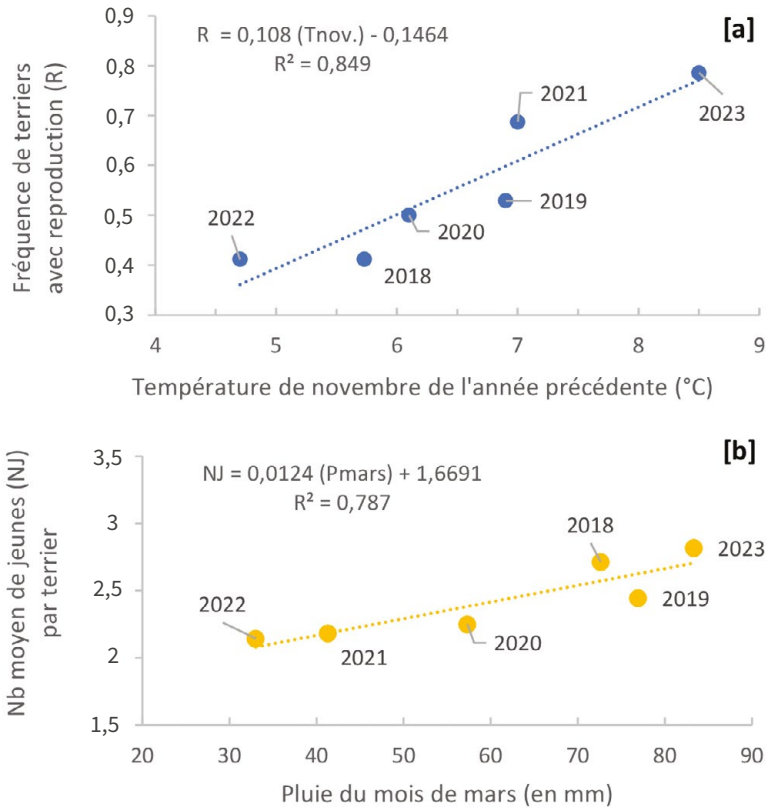
Type	Nombre avec reproduction	Effectif global
TP actif (n=20)	17	5,8 (1,8)
TP peu actif (n=3)	3	4,2 (0,3)
TS actif (n=14)	6	4,6 (1,2)
TS peu actif (n=8)	3	6 (3,5)
	29	5,4 (1,9)

18 % des terriers ont eu une seule reproduction sur les 6 années (4 terriers sur 22) et 18 % en ont eu deux (4 sur 22). Un seul terrier secondaire a présenté des jeunes 4 années sur les 6. Ainsi, au printemps, le groupe familial a le plus souvent varié entre 4 et 6 individus avec 2 à 3 adultes et 2 à 3 jeunes (tableau 5).

Sur les six années de suivi, la fréquence de terriers principaux avec une reproduction observée l'année n (observation des jeunes hors du terrier) est apparue fortement corrélée à la température moyenne du mois de novembre de l'année précédente (figure 7a). Plus les températures ont été élevées en fin d'automne et plus le nombre de terriers avec reproduction l'année suivante a augmenté. Par la suite, le nombre de jeunes observés hors du terrier est apparu fortement lié aux conditions pluviométriques de fin d'hiver (figure 7b). Ainsi, plus les pluies ont été élevées en mars et plus le nombre de jeunes observés hors du terrier (à partir de la mi-avril) a été important. Par exemple, l'année 2023 avec une fin d'automne douce et des fortes pluies au printemps a coïncidé avec une fréquence élevée de terriers avec reproduction et beaucoup de jeunes par terrier (total cumulé de 31). À l'opposé, pour l'année froide et sèche 2022, la fréquence a été très faible avec peu de jeunes par terrier. En 2022, seuls 15 jeunes ont été observés. Pour 2018, l'hiver précédent a été froid mais le printemps pluvieux ce qui s'est traduit par peu de terriers avec reproduction mais un nombre plus important de jeunes (19 jeunes au total). À l'opposé, l'année 2021 a bénéficié d'un hiver précédent doux mais de conditions sèches au printemps. Pour cette année, des reproductions ont été observées sur de nombreux terriers mais avec peu de jeunes (cumul de 24).

Figure 7 | Relation entre [a] la température du mois de novembre (en °C) de l'année n – 1 et la fréquence de terriers avec reproduction l'année n (observation de jeunes hors du terrier à partir de la mi-avril) et [b] les pluies du mois de mars (en mm) et le nombre moyen de jeunes observés par terrier (en cas de reproduction)

Pour établir les relations, seules les données correspondant aux 17 terriers principaux suivis sur 5 ou 6 ans entre 2018 et 2023 ont été considérées. Les données climatiques sont issues de la station de référence de Météo-France de Nancy (212 mètres ; 48,4 N-6,13 E).



- **Estimation de la population totale au niveau du massif**

Estimation *via* la typologie des terriers

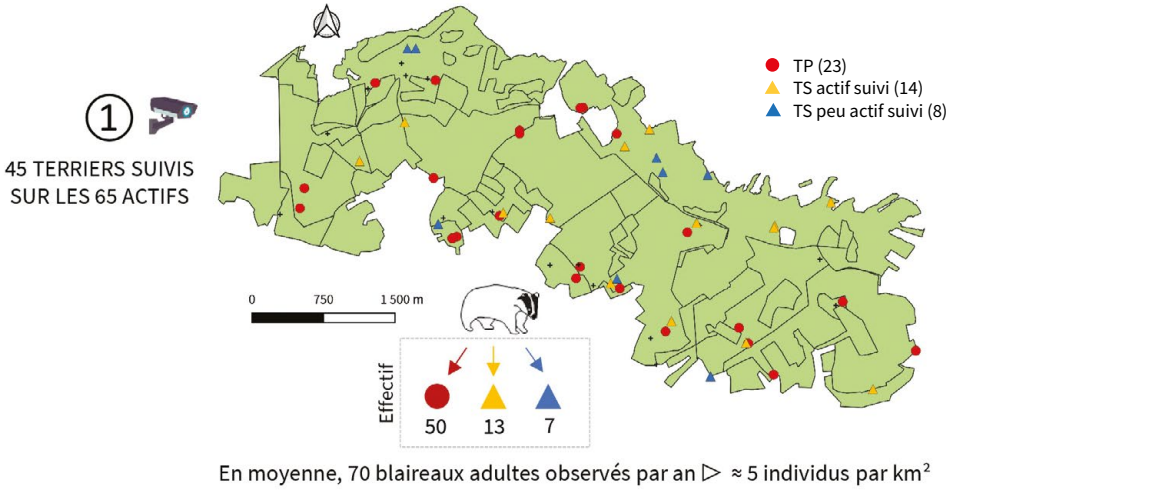
Sur les 81 terriers recensés dans le massif, tous les terriers principaux (23) ont été suivis. Pour les terriers secondaires, 14 des 23 terriers actifs (61 %) et 8 des 19 peu actifs (42 %) ont été suivis. Les 13 autres terriers sont des terriers secondaires abandonnés sans aucune trace de présence. Ainsi, sur les 6 années, 45 des 65 terriers actifs ont été suivis soit 70 % des terriers avec une présence plus ou moins régulière d'animaux. Par année, un cumul d'environ 70 blaireaux adultes a été observé en moyenne (tableau 3) avec 71 % de ce total correspondant aux seuls 23 terriers principaux, 19 % aux terriers secondaires actifs et 10 % aux terriers secondaires peu actifs. Cette estimation correspond à une densité d'animaux d'environ 5 individus par km² (figure 8). En ajoutant tous les autres terriers secondaires actifs (+ 20 terriers), l'estimation passe à environ 88 blaireaux adultes équivalent à une densité de 6,3 animaux par km² (figure 8).



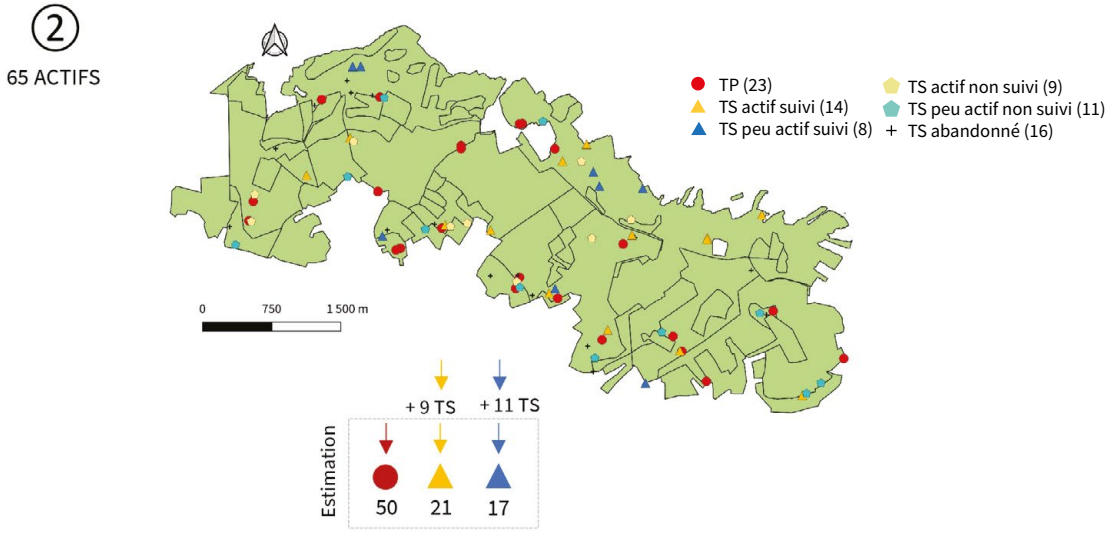
Photo : © François Lebourgeois

Figure 8 | Estimation de la population globale de blaireaux adultes sur le massif (13,7 km²) à partir de la typologie des terriers et des effectifs moyens observés par type sur la période 2018-2023

TP et TS = terriers principaux et terriers secondaires. En haut, cartographie des 45 terriers actifs suivis et cumul moyen des animaux observés par an et par type. En bas, cartographie des 65 terriers actifs et estimation du cumul moyen des animaux observés par an et par type.



En moyenne, 70 blaireaux adultes observés par an ▷ ≈ 5 individus par km²



Estimation environ 88 blaireaux adultes par an ▷ ≈ 6,3 individus par km²

Estimation *via* les clusters

L'analyse spatiale a révélé 17 *clusters* (voir figure 5) associant des terriers principaux et secondaires. En émettant l'hypothèse que chaque *cluster* représente un groupe social distinct (et donc que ce sont les mêmes animaux qui fréquentent les terriers principaux et secondaires du *cluster*) et que chaque groupe contient en moyenne 3 adultes (tableau 6), l'estimation est d'environ 50 blaireaux pour les 17 *clusters*. En intégrant les trois *clusters* de terriers secondaires et les terriers isolés pour lesquels des individus ont été observés (en moyenne 2) (tableau 6), l'estimation globale annuelle est d'environ 65 animaux soit une densité de 4,6 animaux par km².



Photo : © François Lebourgeois

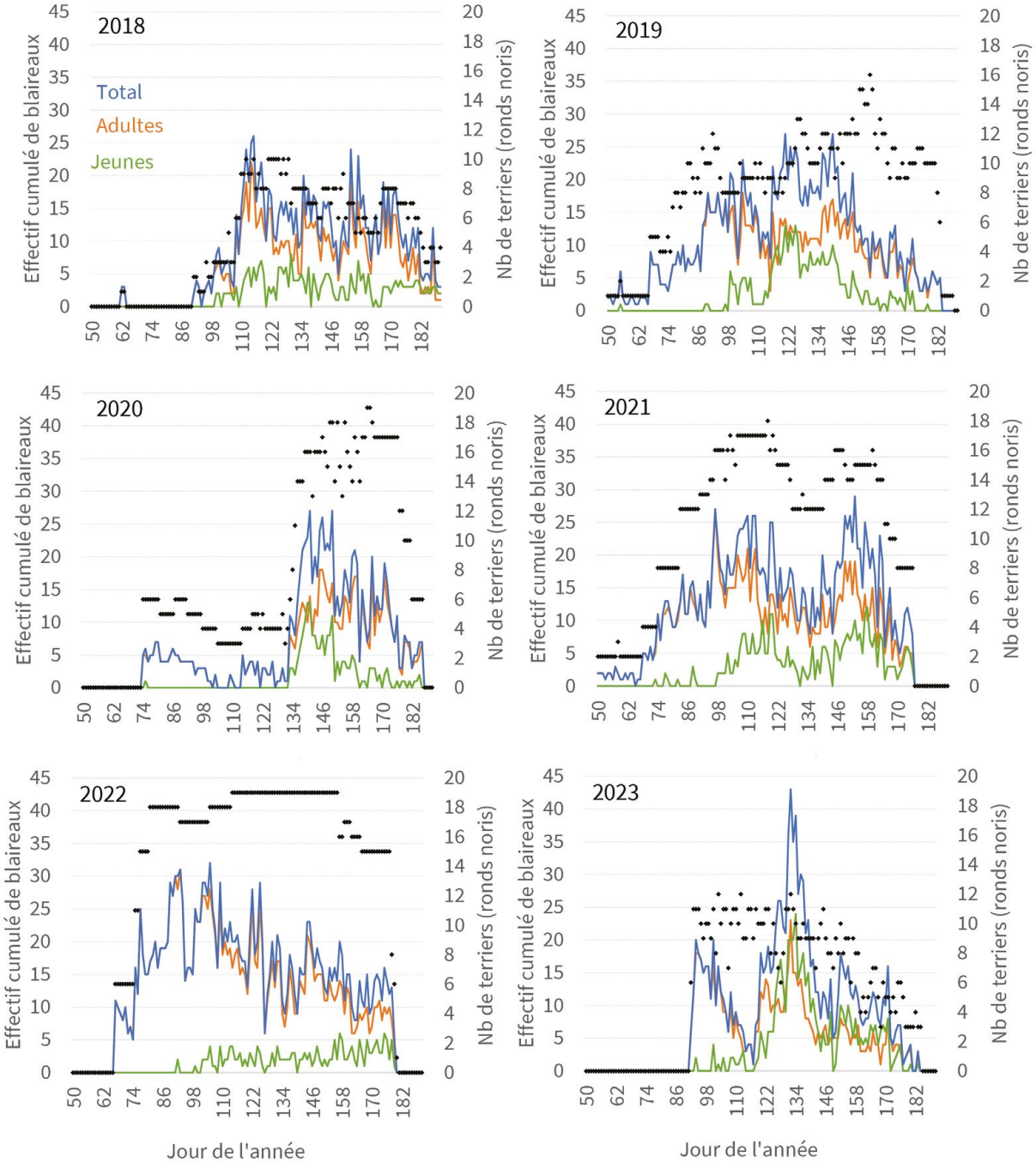
Tableau 6 | Effectif maximal moyen (*std,* écart-type) de blaireaux adultes par *cluster* (C). TP et TS : terriers principaux et secondaires. Voir la figure 5 pour la cartographie des *clusters*.

Cluster	Nb et type de terriers par cluster					Terriers suivis							
						Terrier principal				Terrier secondaire			
	Total	TP	TS actif	TS peu actif	TS inactif	Nb	Nb années de suivi	Moyenne (std)	Cumul 2018-2023	Nb	Nb années de suivi	Moyenne (std)	Cumul 2018-2023
C1	6	2	2	1	1	2	6	3,3 (1,4)	20	-	-	-	-
C2	2	1	-	-	1	1	6	3,0 (1,3)	18	-	-	-	-
C3	7	1	-	3	3	1	1	3	3	2	3	3,7 (2,9)	11
C4	1	1	-	-	-	1	6	3,0 (1,5)	18	-	-	-	-
C5	4	2	-	1	1	2	3	2,7 (1,5)	8	1	1	2	2
C6	7	1	4	1	1	1	6	3,5 (1,4)	21	2	6	4,5 (2,3)	27
C7	2	2	-	-	-	2	6	2,5 (1,0)	24	-	-	-	-
C8	3	2	-	1	-	2	5	3,2 (1,9)	16	-	-	-	-
C9	6	1	3	2	-	1	5	2,6 (1,1)	13	4	6	4,0 (2,6)	24
C10	6	1	3	1	1	1	6	4,7 (2,2)	28	2	1	2	2
C11	6	2	1	1	2	2	6	7 (1,9)	42	-	-	-	-
C12	4	1	1	1	1	1	3	3 (0)	9	2	3	1,3 (0,6)	4
C13	5	1	1	1	2	1	6	3,5 (1,0)	21	1	1	1	1
C14	4	2	1	1	-	2	6	6,3 (2,0)	38	1	3	2,0 (1,0)	6
C15	1	1	-	-	-	1	1	2	2	-	-	-	-
C16	3	1	-	1	1	1	5	2,6 (1,1)	13	-	-	-	-
C17	1	1	-	-	-	1	1	2	2	-	-	-	-
CTS1	2	-	2	-	-	-	-	-	-	1	1	2	2
CTS2	3	-	1	2	-	-	-	-	-	1	4	1,8 (0,5)	7
CTS3	2	-	2	-	-	-	-	-	-	2	6	3,2 (1,3)	19
ISOLE	6	-	2	2	2	-	-	-	-	3	6	2,3 (1,0)	14

Estimation *via* les suivis journaliers

Une autre façon d'estimer la population est de considérer les évolutions journalières des effectifs cumulés pour chacune des années (figure 9). Cette analyse journalière minimise les risques de décompte multiple d'un ou de plusieurs animaux. Par exemple, si on analyse des données pour le jour j et que l'on compte 4 blaireaux pour le terrier 1 et 3 pour le terrier 2, on peut émettre l'hypothèse que la population est de 7 blaireaux. Ce décompte sera d'autant plus précis que les terriers sont éloignés des uns des autres et que les blaireaux sont observés à la même heure sur des vidéos différentes. Les évolutions journalières montrent que l'on peut observer, selon les années, la période et le nombre de terriers suivis, jusqu'à 20 voire 25 blaireaux adultes simultanément (figure 9). En intégrant les jeunes, qui sortent du terrier généralement entre le 10 et 15 avril, on peut observer simultanément jusqu'à 30 à 40 animaux au printemps.

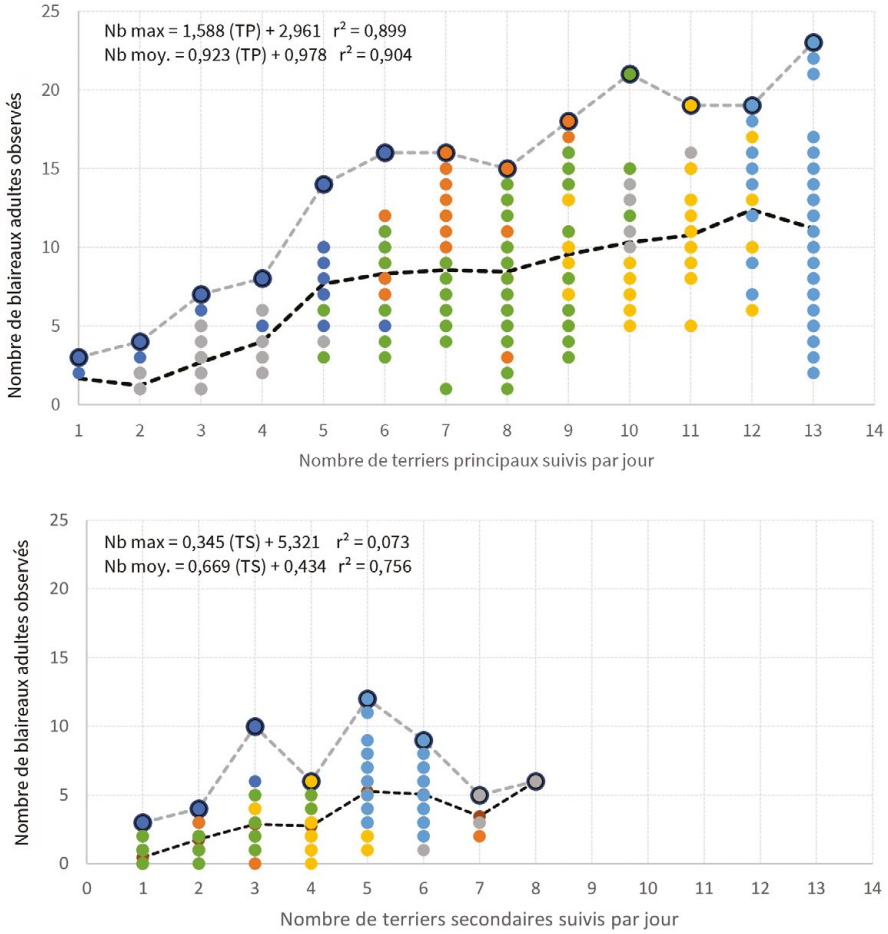
Figure 9 | Évolution journalière du cumul de blaireaux (adultes et jeunes) observés par année de suivi. Le nombre de terriers (principaux et secondaires) suivis est également présenté. L'année 2020 est partiellement tronquée en raison des restrictions de déplacement dues à la COVID-19.



Pour les terriers principaux, l'effectif moyen ou maximal de blaireaux adultes observés augmente linéairement avec le nombre de terriers suivis (figure 10). Un effort de suivi doublé se traduit globalement par un doublement du nombre (maximum ou moyen) de blaireaux observés. Pour les terriers secondaires, les effectifs sont nettement inférieurs à ceux observés pour les terriers principaux et les tendances plus faibles (figure 10). En appliquant les équations présentées dans la figure 10 à tous les TP (23) et aux TS non inactifs (42), on retrouve une estimation autour de 70 animaux adultes par an.

Figure 10 l Évolution du nombre de blaireaux adultes observés par jour selon le nombre de terriers suivis simultanément et selon le type de terrier

En haut, relation observée avec les terriers principaux (TP) et en bas avec les terriers secondaires (TS). Le trait pointillé gris avec les ronds noirs correspond au maximum de blaireaux observés et le trait pointillé noir à la moyenne. Les équations des relations linéaires entre les effectifs et le nombre de terriers suivis sont données en haut de chaque figure. Pour les TS, la relation avec le nombre maximal n'est pas significative. Chaque couleur représente une année différente (2018 à 2023).



DISCUSSION

Un contexte d'étude très favorable

Le contexte pédoclimatique et sylvicole du massif de 13,7 km² étudié ici constitue un des habitats européens de plaine les plus favorables à l'installation du blaireau : forêt de feuillus à base de Chênes et de Hêtre présentant des ressources alimentaires importantes et sols faciles à creuser (Lebourgeois, 2020a). Les 81 terriers recensés confirment la richesse de l'habitat, avec des densités de terriers respectivement de 1,6 terriers par km² pour les terriers principaux (23), 3 par km² pour les terriers secondaires actifs (42) et 1,1 pour les terriers secondaires inactifs ou abandonnés (16). Globalement, la densité de terriers est d'environ 5,8 terriers par km² ce qui représente une densité très élevée en Europe (Lebourgeois, 2020a).

Les prospections très régulières réalisées dans cette forêt depuis plusieurs années par les forestiers pour la gestion courante du massif ont permis une connaissance fine des terriers et de leur localisation. Ainsi, notre échantillonnage peut être considéré comme exhaustif pour tous les terriers principaux et secondaires actifs, mais on ne peut pas exclure totalement l'existence de très petits terriers très peu actifs (terriers plus difficiles à repérer). Même si ces terriers existent, les résultats présentés dans ce travail montrent que de tels terriers jouent un rôle très restreint dans l'estimation des populations et donc que leur non-prise en compte ne peut pas remettre en cause les approches développées ici.

Une organisation spatiale agrégée avec de nombreux groupes sociaux

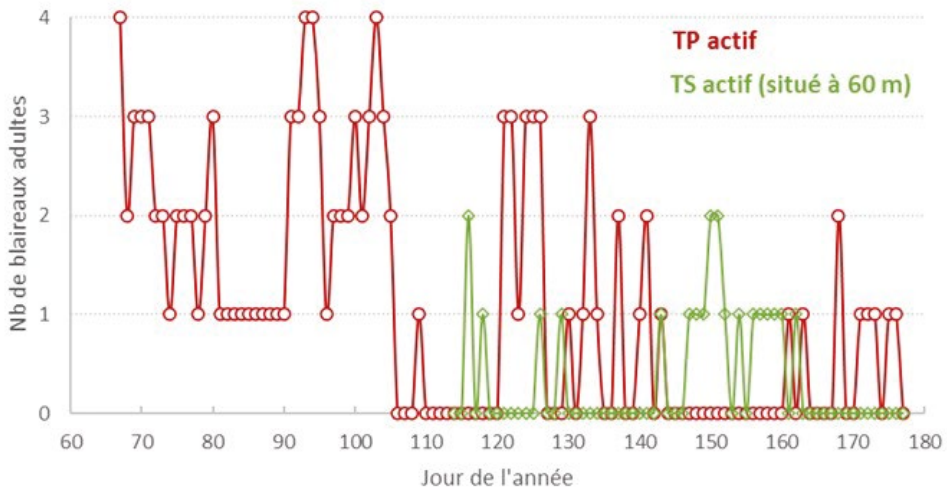
Dans cet habitat de plaine très favorable, la structuration des terriers est hautement agrégée avec un total de 17 *clusters* associant des terriers principaux et secondaires. Cette agrégation suggère l'existence de 17 groupes familiaux distincts (environ 1 groupe par km²) et suppose que les mouvements et les échanges entre les groupes sont peu importants. Ces mouvements ont été étudiés par différents auteurs. Ils apparaissent liés à la densité d'animaux avec des mouvements plus rares dans le cas de forte densité mais, en cas de mouvement, des distances parcourues plus grandes (Cheeseman *et al.*, 1988 ; Cheeseman *et al.*, 1981). Une étude menée en Angleterre sur 18 ans entre 1978 et 1993 dans un contexte forestier (feuillus de plaine) avec une très forte densité d'animaux (36 groupes pour 11 km² soit environ 3 groupes par km²) a montré que 70 % des individus étaient peu mobiles et restaient dans leur groupe (1 763 blaireaux suivis) avec un système d'appariement fondé sur une majorité d'accouplements dans le groupe ou avec seulement les individus des groupes adjacents proches. Les blaireaux les plus mobiles sont les mâles adultes qui bougent donc essentiellement vers les groupes les plus proches, de petite taille avec davantage de femelles (Rogers *et al.*, 1998). Les mâles qui se dispersent semblent être les « supers mâles » caractérisés par une activité testiculaire plus longue et intense que les autres. Ainsi la moitié des jeunes d'un groupe social peut être issue de mâles venant d'autres groupes (notion de « *extra-group paternity* » (Annavi *et al.*, 2014 ; Da Silva *et al.*, 1994). Les femelles peuvent également se disperser pour s'éloigner des grands groupes sociaux et augmenter leur chance de se reproduire (utilisation des terriers secondaires). La dispersion, qui apparaît être un processus progressif, peut ainsi se faire à plusieurs femelles sur des distances assez importantes ou des territoires adjacents (Roper & Moore, 2003 ; Woodroffe & Macdonald, 1995a, 1995b ; Woodroffe *et al.*, 1995). Dans le cas de fortes densités d'animaux (supérieures à 3 par km²), il apparaît également que les domaines vitaux sont petits souvent autour de 40 à 60 ha voire de quelques hectares seulement (Lebourgeois, 2020b). Même si les densités constatées ici ne sont pas du même niveau que celles observées en Angleterre (qui sont les plus élevées dans la littérature pour le blaireau européen), les densités de terriers et d'animaux sont néanmoins très importantes dans la forêt étudiée. Ainsi, au regard des résultats obtenus en Angleterre et des données de la littérature, on peut émettre l'hypothèse que les *clusters* reflètent bien des groupes sociaux « stables » avec peu d'échanges entre les groupes et que les territoires sont compris entre 20 ha (cercle correspond au rayon d'agrégation des *clusters* autour de 250 mètres) et 80 ha (forêt d'environ 1 400 ha et 17 *clusters*).

Des approches différentes mais cohérentes pour estimer la taille de la population

Pour estimer la population au niveau du massif, nous avons comparé trois méthodes associant l'approche la plus classique fondée sur la typologie des terriers (TP *versus* TS), l'approche par *cluster* intégrant la notion de groupes sociaux s'organisant autour d'un ensemble de terriers partagés par le groupe, et l'analyse des vidéos journalières sur différents types de terriers. Même avec un effort conséquent de suivi sur six ans au printemps de plusieurs dizaines de terriers par an, les estimations restent larges de l'ordre de 50 à 90 blaireaux adultes par an. En retenant une estimation médiane de 70 animaux (la plus probable), la densité sur le massif est de l'ordre de 5 animaux au km². Nos analyses confirment les différences d'occupation entre les terriers et selon leur niveau d'activité et montrent que, en suivant exclusivement les terriers principaux (ici 23 TP sur les 65 terriers définis comme non abandonnés ou totalement inactifs), on estime environ 70 % de la population totale. En intégrant les terriers secondaires les plus actifs, environ 90 % de la population est prise en compte. Ainsi, même si la définition des types de terriers est toujours une phase délicate sur le terrain (Jacquier *et al.*, 2021 ; Lebourgeois, 2020a ; Thornton, 1988), cette classification apparaît pertinente pour appréhender la population. Dans notre cas, les terriers principaux sont des grands terriers (moy. 400 m²) avec de nombreuses gueules (15) et pour lesquels les sentes et les aires de toilettage sont fréquents. Avant la naissance des jeunes, on y observe souvent 3 à 4 adultes. Les terriers secondaires actifs sont nettement plus petits (50 m² et 3 gueules) mais possèdent également fréquemment des sentes et des aires de toilettage. Le nombre d'adultes est souvent compris entre 1 et 3. Il est également à noter que dans les terriers les plus actifs, la flore herbacée et son couvert changent fortement ce qui donne une indication supplémentaire des statuts (Lebourgeois, 2025).

Dans notre étude, l'approche par *cluster* pour estimer les populations s'avère également pertinente, en intégrant la structuration sociale des groupes et la prise en compte simultanément des TP et des TS et donc les possibilités d'utilisations différentes des terriers au cours de la saison. En effet, même si les blaireaux privilégient les TP comme résidence principale, plusieurs travaux ont montré que l'utilisation des différents types de terriers peut varier au cours de la saison (Bodin, 2005 ; Loureiro *et al.*, 2007 ; Roper *et al.*, 2001 ; Weber & Ferrari, 2005 ; Wilson *et al.*, 1997). Dans notre étude, l'exemple présenté dans la figure 11 illustre ces mouvements du terrier principal au terrier secondaire le plus proche pendant une partie de la saison. Ainsi, entre fin avril (jour julien 114) et mi-juin (jour julien 161) (n = 48 jours), des blaireaux ont été observés simultanément dans les deux terriers dans 21 % des cas (n = 10 jours), seulement dans le TP dans 10 % (5) et

Figure 11 | Exemple d'évolution du nombre de blaireaux adultes observés par jour pour l'année 2022 pour le terrier principal actif (80 m², 5 gueules actives) et le terrier secondaire actif le plus proche du TP (environ 60 mètres, 20 m², 3 gueules dont 2 actives) du *cluster* 6 (voir figure 5).



dans le TS dans 56 % (27). Aucun blaireau n'a été observé dans 13 % des cas (6). Ainsi, l'approche par *cluster* permet sans doute une estimation plus réaliste des populations en minimisant le risque de comptage multiple d'animaux.

Des jeunes tous les ans mais pas tout le temps sur les mêmes terriers

Notre analyse confirme également que, pour les terriers actifs, la reproduction (appréhendée par l'observation de jeunes à partir de la mi-avril hors du terrier) a lieu beaucoup plus fréquemment pour les terriers principaux que pour les terriers secondaires. Cependant, comme observé dans des études précédentes, un terrier principal ne signifie par une reproduction tous les ans. Dans notre cas, la fréquence a été globalement d'une année sur deux avec, en moyenne, 2 à 3 jeunes en cas de reproduction. Pour des études réalisées aux Pays-Bas (van Apeldoorn *et al.*, 2006), en Pologne (Myslajek *et al.*, 2012), en Suisse (Do Linh San, 2002) ou en encore en Espagne (Revilla *et al.*, 1999), la fréquence a été respectivement de 34 %, 25 %, 36 % et 65 %. Sur les six années, le nombre moyen de jeunes a été de 30 par an pour un effectif d'adultes estimé à 70 individus soit un taux de renouvellement d'environ 40 %. Ces chiffres doivent être mis en relation avec la fréquence des femelles et des mâles qui se reproduisent tous les ans estimée entre 30 et 40 % (Carpenter *et al.*, 2005 ; Cresswell *et al.*, 1992 ; Dugdale *et al.*, 2007 ; Macdonald & Newman, 2002) et le taux de mortalité des juvéniles pendant la première année souvent autour de 50 % et des adultes autour de 25 % (Anderson & Trewhella, 1985 ; Page *et al.*, 1994). En combinant les chiffres moyens de mortalité, les effectifs d'adultes et de jeunes observés suggèrent donc une population en équilibre.

La mise en relation entre les fréquences de terriers présentant une reproduction, le nombre de jeunes observés à partir de la mi-avril hors du terrier et les conditions climatiques suggèrent qu'un automne doux (novembre) suivi d'un début de printemps pluvieux (mars) favorisent la reproduction. Le cycle de reproduction du blaireau est complexe et présente une saisonnalité marquée avec des pics d'activité (Ahnlund, 1980 ; Buesching *et al.*, 2009 ; Corner *et al.*, 2015 ; Cresswell *et al.*, 1992 ; Page *et al.*, 1994 ; Woodroffe & Macdonald, 1995b ; Yamaguchi *et al.*, 2006). Les plus forts taux d'activité ont lieu en hiver en relation avec des taux maximums de testostérone pour les mâles et des pics d'ovulation pour les femelles. Après une longue diapause embryonnaire, l'implantation des blastocystes a lieu entre novembre et janvier pour une naissance des jeunes quelques semaines plus tard (février-mars) (Canivenc & Bonnin, 1979 ; Yamaguchi *et al.*, 2006). Comme pour beaucoup de mammifères, les cycles de reproduction et d'activités des blaireaux peuvent être fortement modulés par les conditions climatiques d'une façon directe ou indirecte (Do Linh San *et al.*, 2007 ; Noonan *et al.*, 2014). Plusieurs études ont montré qu'une fin d'été fraîche et humide était favorable pour la survie des jeunes et des adultes et la fécondité des femelles l'année suivante (Macdonald *et al.*, 2010 ; Nouvellet *et al.*, 2013 ; Woodroffe & Macdonald, 1995a, 1995b, 2000) ; effet expliqué essentiellement à travers une plus forte disponibilité en vers de terre à la surface dans ces conditions (Gerard, 1967 ; Kruuk & Parish, 1982) permettant un gain de poids plus important des animaux (coût énergétique plus faible de l'acquisition des ressources) (Macdonald *et al.*, 2002 ; Noonan *et al.*, 2014). D'autres études portant sur les durées des activités nocturnes des blaireaux ont également montré que les variations entre les saisons étaient liées

aux conditions climatiques (Cresswell & Harris, 1988 ; Do Linh San *et al.*, 2007 ; Kowalczyk, Jedrzejewska*, et al.*, 2003 ; Lebourgeois, 2023 ; Virgos *et al.*, 2004) et que ces variations pouvaient augmenter l'efficacité d'utilisation des ressources et du territoire. Dans notre étude, pour les conditions automnales, la plus forte reproduction observée selon les conditions climatiques pourrait être liée à une meilleure prospection du territoire favorisant l'acquisition des ressources, un meilleur état de santé des blaireaux et donc une capacité à se reproduire plus importante ou encore à une meilleure implantation des blastocystes après la période de diapause avec une plus faible mortalité *in utero*. Après la naissance des jeunes et avant leur sortie du terrier, en favorisant l'activité des vers de terre, les pluies importantes de printemps pourraient permettre à la blairelle de bien s'alimenter, favorisant ainsi la croissance des jeunes et diminuant la mortalité après la naissance.

Des résultats en cohérence avec les différentes théories d'organisation des groupes sociaux

Dans le contexte forestier continu de feuillus de plaine étudié, de nombreux groupes sociaux coexistent et se partagent donc l'espace et les ressources alimentaires. L'intérêt de vivre en groupes a été abondamment questionné avec des hypothèses liées à la coopération pour la chasse ou la recherche des ressources alimentaires, l'acquisition du territoire et sa défense contre les prédateurs ou les intrus, la reproduction, l'éducation des jeunes, le partage d'expériences… (Johnson *et al.*, 2002 ; Macdonald, 1983). La vie en groupe est souvent aussi considérée comme le ratio entre des coûts et des bénéfices comme, par exemple, le coût lié à la nécessité de partager des ressources (parfois limitées) et le bénéfice lié à la reproduction (probabilité d'accouplement plus forte) (Carr & Macdonald, 1986 ; Da Silva *et al.*, 1994 ; Hatchwell & Komdeur, 2000 ; Johnson, Macdonald*, et al.*, 2001 ; Koenig *et al.*, 1992).

Pour de nombreuses espèces et particulièrement le blaireau, la répartition spatiale et la quantité des ressources sont également des facteurs environnementaux essentiels à considérer pour expliquer les groupes sociaux et la territorialité (Kruuk, 1978a, 1978b ; Kruuk & Parish, 1982) dans le cadre de la théorie nommée « *Resource Dispersion Hypothesis*, RDH » (Johnson, Baker*, et al.*, 2001 ; Johnson *et al.*, 2002 ; Johnson, Macdonald*, et al.*, 2001 ; Macdonald, 1983 ; Roberston *et al.*, 2015 ; Woodroffe *et al.*, 1995). Cette théorie suppose que la taille d'un territoire (TT, ou domaine vital) est indépendante de la taille du groupe social (GS) dans le cas où les ressources sont très disponibles et bien réparties sur le territoire (notion de « *patchiness* »). La taille d'un groupe social peut donc augmenter sans augmentation du territoire, et ce dernier est supposé avoir la dimension minimale pour assurer les activités vitales et les besoins métaboliques d'autres animaux que le « couple fondateur » (Carr & Macdonald, 1986 ; McNab, 1963).

Même si cette théorie a été explorée pour de très nombreux taxons, elle a reçu de nombreuses critiques et est encore débattue (Dugdale *et al.*, 2007 ; Johnson *et al.*, 2002 ; Macdonald & Johnson, 2015 ; Revilla, 2003 ; Revilla & Palomares, 2002 ; Roberston *et al.*, 2015 ; von Schantz, 1984). Parmi les différentes critiques, on peut citer les variations de comportements entre animaux (sexe, âge, statut social), les difficultés pour estimer la taille d'un territoire et de ses bordures, les difficultés pour appréhender la quantité, la qualité et la répartition des ressources entre années (par exemple, les estimations de la biomasse en vers de terre), les contraintes démographiques liées au taux de mortalité, aux opportunités d'accouplement et aux autres facteurs non facilement observables favorisant la dispersion plutôt que la philopatrie. La question de densité-dépendance a été également posée avec une moindre fécondité des animaux, une perte plus importante des jeunes et une diminution des poids des adultes dans le cas de densité forte. Ainsi, au cours du temps et dans le cas de ressources disponibles, il peut exister un point de basculement sur la fécondité dans ces conditions (Anderson & Trewhella, 1985 ; Carpenter *et al.*, 2005) obligeant les animaux à se disperser pour se reproduire, à se réorganiser spatialement et à occuper de nouveaux sites (Da Silva *et al.*, 1994 ; Macdonald *et al.*, 2002).

Plusieurs théories alternatives ont alors été proposées pour expliquer les origines de la sociabilité des blaireaux (Revilla, 2003) ; théories également discutées encore actuellement (Macdonald *et al.*, 2004). Parmi ces alternatives, deux sont liées aux *clusters* associant terriers principaux et secondaires. La première nommée « *Den Site Hypothesis* » (DSH) énonce que ce sont les terriers principaux qui représentent la « ressource clé » modulant la dynamique des populations, car leur construction représente un investissement à long terme avec un coût élevé. Ainsi, la localisation et la taille de ces terriers principaux gouvernent la taille du territoire et, en retour, module la taille des groupes (Doncaster & Woodroffe, 1993 ; Macdonald *et al.*, 2004). La seconde hypothèse nommée « *Passive Range Exclusion Hypothesis* » (PREH) stipule que l'utilisation des ressources se fait à partir du terrier principal, ce qui crée un gradient de disponibilité alimentaire qui maintient la taille et l'enveloppe du territoire à partir de ce point central (Doncaster & Woodroffe, 1993 ; Stewart *et al.*, 1997) et dont les limites sont déterminées par le positionnement des latrines externes qui jouent alors un rôle majeur dans la coordination des différents groupes sociaux (maintien de l'espace entre les territoires) (Delahay *et al.*, 2007 ; Jordan *et al.*, 2007 ; Kilshaw *et al.*, 2009 ; Pigozzi, 1990 ; Roper *et al.*, 1993 ; Tuyttens *et al.*, 2001). Selon la théorie « *Sett Dispersion Hypothesis* » (SDH) (Revilla, 2003),

considérer les terriers principaux comme ressource clé et analyser leur répartition spatiale permet donc de révéler non seulement la répartition des ressources mais également la taille des territoires selon le mécanisme d'exclusion des groupes voisins (Doncaster, 2001 ; Doncaster & Woodroffe, 1993 ; Stewart *et al.*, 1997).

Même si ces théories sont encore discutées, nos résultats semblent cohérents avec ces dernières. Dans cet habitat forestier caractérisé par des ressources alimentaires importantes et bien réparties (conditions édaphiques très favorables aux vers de terre sur tout le massif), nous avons observé une organisation très structurée dans l'espace des terriers principaux (associés le plus souvent avec quelques terriers secondaires) correspondant à de nombreux groupes sociaux contenant le plus souvent 3 à 5 adultes avec des territoires sans doute compris entre 20 et 80 ha. Les terriers principaux jouent un rôle clé et, sur les six années, la population semble être stable et en équilibre.

CONCLUSION

Notre étude confirme qu'il n'est pas possible d'estimer précisément la taille de la population à une large échelle, même avec un suivi très régulier pendant plusieurs années de nombreux terriers de statuts différents. Il est cependant possible de donner une estimation probable et raisonnable à partir des terriers principaux et des terriers secondaires les plus actifs ou par les *clusters* définis par l'analyse spatiale. Il est important de rappeler que l'approche par *cluster* dépend de l'échelle spatiale considérée mais également du niveau d'hétérogénéité du contexte étudié. La définition des terriers principaux et secondaires utilisée ici est pertinente, mais il est important de confirmer ces résultats dans d'autres contextes moins favorables avec des densités plus faibles de blaireaux. ■

Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre des actions menées par le Groupe d'Étude des Mammifères de Lorraine (GEML) pour la connaissance et la protection du blaireau européen en Lorraine. Nous tenons à remercier l'Office national des forêts (UT Forêt de Haye-Grand couronné – Zone de loisir – Velaine en Haye – 54201 Toul ; responsable actuelle : Chantal Lemoine) qui nous a donné l'accès à la forêt et permis la réalisation de ces projets autour du blaireau européen. Nous remercions également Apolline Rietsch qui a participé à la caractérisation des terriers lors de son stage de deuxième année d'ingénieur à AgroParisTech – Campus de Nancy en 2019. Cet article est dédié à Denis Ablitzer qui nous a quittés avant la fin de cette étude.

RÉFÉRENCES

Ahnlund, H. (1980). Sexual maturity and breeding-season of the badger, *Meles meles* in Sweden. *Journal of Zoology*, *190*(JAN), 77-95. <Go to ISI>://WOS:A1980JD30100006

Akbaba, B., & Ayas, Z. (2012). Camera trap study on inventory and daily activity patterns of large mammals in a mixed forest in north-western Turkey. *Mammalia*, *76*(1), 43-48. https://doi.org/10.1515/mamm.2011.102

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), 327-381. https://doi.org/10.1098/rstb.1985.0123

Angulo, J. L., *et al.* (2025). Evaluation of camera trapping as a method for estimating abundances in the European badger *Meles meles* (Linnaeus, 1758). *Ecosistemas*, *34*(1), Article 2867. https://doi.org/10.7818/ecos.2867

Annavi, G., *et al.* (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), 2191-2203. https://doi.org/10.1111/jeb.12473

Baddeley, A., *et al.* (2014). On tests of spatial pattern based on simulation envelopes. *Ecological Monographs*, *84*(3), 477-489. https://doi.org/10.1890/13-2042.1

Baddeley, A. J., *et al.* (2000). Non- and semi-parametric estimation of interaction in inhomogeneous point patterns. *Statistica Neerlandica*, *54*(3), 329-350. https://doi.org/10.1111/1467-9574.00144

Baddeley, A. J., & Turner, R. (2005). spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point Patterns. *Journal of Statistical Software*, *12*(6), 1-42. https://doi.org/doi:10.18637/jss.v012.i06.

Balestrieri, A., *et al.* (2016). Spatial organisation of European badger (*Meles meles*) in northern Italy as assessed by camera-trapping. *European Journal of Wildlife Research*, *62*(2), 219-226. https://doi.org/10.1007/s10344-016-0996-y

Bartmanska, J., & Nadolska, M. (2003). The density and distribution of badger setts in the Sudety Mountains, Poland. *Acta Theriologica*, *48*(4), 515-525. https://doi.org/10.1007/bf03192497

Besag, J. E. (1977). Comments on Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society*, *B39*(2), 193-195.

Bodin, C. (2005). Partage de l'espace et relation de voisinage dans une population continentale de blaireaux européens (*Meles meles*). *Thèse Université de Montpellier II*, 138 pages.

Borucka, A. (2023). Monitoring proposition of the European Badger (*Meles meles*). *Folia Pomer. Univ. Technol. Stetin., Agric., Aliment., Pisc., Zootech.*, *366(65)*(1), 1-15. https://doi.org/DOI: 10.21005/AAPZ2023.65.1.1

Bouchez-Zacria, M., *et al.* (2024). Intra- and interspecies infectious neighbourhoods as determinant parameters for Mycobacterium bovis infection among badgers in southwestern France. *Preventive Veterinary Medicine*, *225*, Article 106146. https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2024.106146

Bouchez-Zacria, M., *et al.* (2023). Spatial association of Mycobacterium bovis infection in cattle and badgers at the pasture interface in an endemic area in France. *Preventive Veterinary Medicine*, *220*, Article 106044. https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2023.106044

Braun, C. (2007). Estimation de la densité du Blaireau d'Europe (*Meles meles*) dans le Piémont Bas-Rhinois. *Ciconia*, *31*(1), 7-18.

Broseth, H., *et al.* (1997). Spatial organization and habitat utilization of badgers *Meles meles*: Effects of food patch dispersion in the boreal forest of central Norway. *International Journal of Mammalian Biology*, *62*(1), 12-22. <Go to ISI>://WOS:A1997WP81700002

Buesching, C. D., *et al.* (2009). Seasonal and inter-individual variation in testosterone levels in badgers *Meles meles*: evidence for the existence of two endocrinological phenotypes. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, *195*(9), 865-871. https://doi.org/10.1007/s00359-009-0465-0

Byrne, A. W., *et al.* (2014). Estimating badger social-group abundance in the Republic of Ireland using cross-validated species distribution modelling. *Ecological Indicators*, *43*, 94-102. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.02.024

Calenge, C., *et al.* (2024). Assessing the dynamics of Mycobacterium bovis infection in three French badger populations. *Peer Community Journal*, *4*, Article 10. https://doi.org/10.24072/pcjournal.363

Callaghan, C. T., *et al.* (2024). Population abundance estimates in conservation and biodiversity research. *Trends in Ecology & Evolution*, *39*(6), 515-523. https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.01.012

Can, O. E., & Togan, I. (2009). Camera trapping of large mammals in Yenice Forest, Turkey: local information versus camera traps. *Oryx*, *43*(3), 427-430. https://doi.org/10.1017/s0030605308000628

Canivenc, R., & Bonnin, M. (1979). Delayed implantation is under environmental control in the badger (*Meles meles* L.). *Nature*, *278*, 849-850.

Carpenter, P. J., *et al.* (2005). Mating system of the Eurasian badger, *Meles meles*, in a high density population. *Molecular Ecology*, *14*(1), 273-284. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02401.x

Carr, G. M., & Macdonald, D. W. (1986). The sociality of solitary foragers - a model based on resource dispersion. *Animal Behaviour*, *34*, 1540-1549. https://doi.org/10.1016/s0003-3472(86)80223-8

Cheeseman, C. L., *et al.* (1988). Comparison of dispersal and other movements in 2 badger (*Meles meles*) populations. *Mammal Review*, *18*(1), 51-59. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1988.tb00071.x

Cheeseman, C. L., *et al.* (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*(3), 795-804.

Chevrier, T., *et al.* (2015). Suivi des populations d'ongulés et de leurs habitats. *Fiches techniques Indicateurs de changement écologique (ICE)*, 83 pages.

Corner, L. A. L., *et al.* (2015). Reproductive Biology Including Evidence for Superfetation in the European Badger *Meles meles* (Carnivora: Mustelidae). *Plos One*, *10*(10), Article e0138093. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138093

Cresswell, W., & Harris, S. (1988). The effects of weather conditions on the movements and activity of badgers (*Meles meles*) in a suburban environment. *Journal of Zoology*, *216*, 187-194.

Cresswell, W. J., *et al.* (1992). To breed or not to breed - an analysis of the social and density-dependent constraints on the fecundity of female badgers (*Mele meles*). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, *338*(1286), 393-407. https://doi.org/10.1098/rstb.1992.0157

Da Silva, J., *et al.* (1994). Net costs of group living in a solitary forager, the eurasian badger (*Meles meles*). *Behavioral Ecology*, *5*(2), 151-158. <Go to ISI>://WOS:A1994NJ34800005

de la Fuente, A., *et al.* (2021). Predicting species abundance by implementing the ecological niche theory. *Ecography*, *44*(11), 1723-1730. https://doi.org/10.1111/ecog.05776

Delahay, R. J., *et al.* (2007). Distribution of badger latrines in a high-density population: habitat selection and implications for the transmission of bovine tuberculosis to cattle. *Journal of Zoology*, *272*(3), 311-320. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00271.x

Dicks, F., *et al.* (2021). Vaccination as a Control Tool in Bovine Tuberculosis: Social Media Monitoring to Assess Public Response to Government Policy Development and Implementation. *Vaccines*, *9*(4), Article 314. https://doi.org/10.3390/vaccines9040314

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), 77-119.

Do Linh San, E., *et al.* (2003). Le blaireau (*Meles meles* L.) dans le Jura suisse : succès de capture, paramètres démographiques et ectoparasites. *Revue Suisse De Zoologie*, *110*(3), 565-580. <Go to ISI>://WOS:000185740000007

Do Linh San, E., *et al.* (2007). Spatio-temporal ecology and density of badgers *Meles meles* in the Swiss Jura Mountains. *European Journal of Wildlife Research*, *53*(4), 265-275. https://doi.org/10.1007/s10344-006-0085-8

Doncaster, C. P. (2001). What determines territory configurations of badgers? *Oikos*, *93*(3), 497-498. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.930315.x

Doncaster, C. P., & Woodroffe, R. (1993). Den site can determine shape and size of badger territories - implications for group living. *Oikos*, *66*(1), 88-93. https://doi.org/10.2307/3545199

Dugdale, H. L., *et al.* (2007). Polygynandry, extra-group paternity and multiple-paternity litters in European badger (*Meles meles*) social groups. *Molecular Ecology*, *16*(24), 5294-5306. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03571.x

Ferreras, P., *et al.* (2017). Optimizing camera-trapping protocols for characterizing mesocarnivore communities in south-western Europe. *Journal of Zoology*, *301*(1), 23-31. https://doi.org/10.1111/jzo.12386

Ferreras, P., *et al.* (2018). Improving mesocarnivore detectability with lures in camera-trapping studies. *Wildlife Research*, *45*(6), 505-517. https://doi.org/10.1071/wr18037

Floch, J. M., *et al.* (2018). Chapitre 4. Les configurations de points. *Insee Méthodes «Manuel d'analyse spatiale. Théorie et mise en oeuvre pratique avec R»*, *131*(Octobre), 73-113.

Frantz, A. C., *et al.* (2014). Revisiting the phylogeography and demography of European badgers (*Meles meles*) based on broad sampling, multiple markers and simulations. *Heredity*, *113*(5), 443-453. https://doi.org/10.1038/hdy.2014.45

Frantz, A. C., *et al.* (2004). Estimating population size by genotyping remotely plucked hair: the Eurasian badger. *Journal of Applied Ecology*, *41*(5), 985-995. https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00951.x

Frantz, A. C., *et al.* (2010). Spatial organisation of badgers (*Meles meles*) in a medium-density population in Luxembourg. *Hystrix-Italian Journal of Mammalogy*, *21*(1), 3-18. <Go to ISI>://WOS:000280348900001

Gerard, B. M. (1967). Factors Affecting Earthworms in Pastures. *Journal of Animal Ecology*, *36*(1), 235-252.

Goreaud, F., & Pélissier, R. (1999). On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K-function. *Journal of Vegetation Science*, *10*(3), 433-438. https://doi.org/10.2307/3237072

Gormley, E., *et al.* (2017). Oral Vaccination of Free-Living Badgers (*Meles meles*) with Bacille Calmette Guerin (BCG) Vaccine Confers Protection against Tuberculosis. *Plos One*, *12*(1), Article e0168851. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168851

Gortazar, C., *et al.* (2012). The status of tuberculosis in European wild mammals. *Mammal Review*, *42*(3), 193-206. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00191.x

Gregory, T., *et al.* (2014). Arboreal camera trapping: taking a proven method to new heights. *Methods in Ecology and Evolution*, *5*(5), 443-451. https://doi.org/10.1111/2041-210x.12177

Hatchwell, B. J., & Komdeur, J. (2000). Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding. *Animal Behaviour*, *59*, 1079-1086. https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1394

Hoefer, S., *et al.* (2025). Sensors versus surveyors: Comparing passive acoustic monitoring, camera trapping and observer-based monitoring for terrestrial mammals. *Methods in Ecology and Evolution*, *16*(11), 2603-2621. https://doi.org/10.1111/2041-210x.70169

Horváth, Z., *et al.* (2026). The Number and Habitat Use of Mesopredators Based on the Camera Trapping and Location of Burrows in Hungary. *Life-Basel*, *16*(2), Article 187. https://doi.org/10.3390/life16020187

Hounsome, T. D., *et al.* (2005). An evaluation of distance sampling to estimate badger (*Meles meles*) abundance. *Journal of Zoology*, *266*, 81-87. https://doi.org/10.1017/s0952836905006606

Jacquier, M., *et al.* (2020). Population genetic structures at multiple spatial scales: importance of social groups in European badgers. *Journal of Mammalogy*, *101*(5), 1380-1391. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa090

Jacquier, M., *et al.* (2021). Breaking down population density into different components to better understand its spatial variation. *Bmc Ecology and Evolution*, *21*(1), 1-13, Article 82. https://doi.org/10.1186/s12862-021-01809-6

Jimenez, J., *et al.* (2017). Estimating carnivore community structures. *Scientific Reports*, *7*, Article 41036. https://doi.org/10.1038/srep41036

Johnson, D. D. P., *et al.* (2001). Long-term resource variation and group size: A large-sample field test of the Resource Dispersion Hypothesis. *Bmc Ecology*, *1*(2), 1-18.

Johnson, D. D. P., *et al.* (2002). Does the resource dispersion hypothesis explain group living? *Trends in Ecology & Evolution*, *17*(12), 563-570.

Johnson, D. D. P., *et al.* (2001). Group size versus territory size in group-living badgers: a large-sample field test of the Resource Dispersion Hypothesis. *Oikos*, *95*, 264-274.

Jordan, N. R., *et al.* (2007). Latrine distribution and patterns of use by wild meerkats: implications for territory and mate defence. *Animal Behaviour*, *73*, 613-622. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.06.010

Kilshaw, K., *et al.* (2009). Coordinated Latrine Use by European Badgers, *Meles meles*: Potential Consequences for Territory Defense. *Journal of Mammalogy*, *90*(5), 1188-1198. https://doi.org/10.1644/08-mamm-a-200.1

Koenig, W. D., *et al.* (1992). The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *Quarterly Review of Biology*, *67*(2), 111-150. https://doi.org/10.1086/417552

Kowalczyk, R., *et al.* (2003). Annual and circadian activity patterns of badgers (*Meles meles*) in Bialowieza Primeval Forest (eastern Poland) compared with other Palaearctic populations. *Journal of Biogeography*, *30*(3), 463-472. <Go to ISI>://WOS:000181739300013

Kowalczyk, R., *et al.* (2003). Spatial organization and demography of badgers (*Meles meles*) in Bialowieza Primeval Forest, Poland, and the influence of earthworms on badger densities in Europe. *Canadian Journal of Zoology*, *81*(1), 74-87. https://doi.org/10.1139/z02-233

Kruuk, H. (1978a). Foraging and spatial organization of European badger, *Meles meles*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *4*(1), 75-89. https://doi.org/10.1007/bf00302562

Kruuk, H. (1978b). Spatial organization and territorial behaviour of the European badger *Meles meles*. *Journal of Zoology*, *184*(1), 1-19.

Kruuk, H., & Parish, T. (1982). Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles*. *Journal of Zoology*, *196*(JAN), 31-39. <Go to ISI>://WOS:A1982MZ19000002

Kurek, P., *et al.* (2022). Badger (*Meles meles*) as Ecosystem Engineer and Its Legal Status in Europe. *Animals*, *12*(7), Article 898. https://doi.org/10.3390/ani12070898

Lebecel, Y. C. (2010). Le blaireau d'eurasie *Meles meles* en Lorraine, taille des groupes, succès reproductif et estimation de densités. *Ciconia*, *34*(1), 25-38.

Lebourgeois, F. (2020a). Le blaireau Européen (*Meles meles* L.) . Synthèse des données européennes. Partie 1: choix de l'habitat, structure et densité spatiale des terriers. *Revue Forestière Française*, *72*(1), 11-32. https://doi.org/https://doi.org/10.20870/revforfr.2020.5305

Lebourgeois, F. (2020b). Le blaireau Européen (*Meles meles* L.). Synthèse des données européennes. Partie 2 : groupes familiaux, dynamiques des populations et domaines vitaux. *Revue Forestière Française*, *72*(2), 99-118. https://doi.org/https://doi.org/10.20870/revforfr.2020.5313

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

Lebourgeois, F. (2021b). Protocole de description des terriers de blaireau (*Meles meles* L.) pour l'étude de l'habitat et des populations. *Bulletin annuel du GEML*, *1*, 11-12.

Lebourgeois, F. (2023). Activités saisonnières et comportements du blaireau européen (*Meles meles* L.) en contexte forestier tempéré de feuillus de plaine : résultats de 11 ans de suivi journalier (2013-2023). *Revue Forestière Française*, *74*(4), 449-471. https://doi.org/https://doi.org/10.20870/revforfr.2023.7890

Lebourgeois, F. (2024). Analyse de la diversité végétale et des peuplements forestiers en forêt domaniale de Bezange-la-Grande (Plaine lorraine). *Rapport scientifique final*, *Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE*, 56 p.

Lebourgeois, F. (2025). Le blaireau européen (*Meles meles* L.) favorise l'hétérogénéité locale de la flore en forêt feuillue de plaine. *Revue Forestière Française*, *76*(1), 33-54. https://doi.org/https://doi.org/10.20870/revforfr.2024.9369

Lorenzetti, L.*, et al.* (2025). Habitat use of European badger in a mountainous landscape. *Mammalian Biology*, *105*(3), 319-328. https://doi.org/10.1007/s42991-025-00480-4

Loureiro, F.*, et al.* (2007). Use of multiple den sites by Eurasian badgers, *Meles meles*, in a Mediterranean habitat. *Zoological Science*, *24*(10), 978-985. https://doi.org/10.2108/zsj.24.978

Macdonald, D. W. (1983). The ecology of carnivore social behavior. *Nature*, *301*(5899), 379-384. https://doi.org/10.1038/301379a0

Macdonald, D. W., & Johnson, D. D. P. (2015). Patchwork planet: the resource dispersion hypothesis, society, and the ecology of life. *Journal of Zoology*, *295*(2), 75-107. https://doi.org/10.1111/jzo.12202

Macdonald, D. W., & Newman, C. (2002). Population dynamics of badgers (*Meles meles*) in Oxfordshire, UK: numbers, density and cohort life histories, and a possible role of climate change in population growth. *Journal of Zoology*, *256*, 121-138. https://doi.org/10.1017/s0952836902000158

Macdonald, D. W.*, et al.* (2010). Are badgers 'Under The Weather'? Direct and indirect impacts of climate variation on European badger (*Meles meles*) population dynamics. *Global Change Biology*, *16*(11), 2913-2922. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02208.x

Macdonald, D. W.*, et al.* (2004). The distribution of Eurasian badger, *Meles meles*, setts in a high-density area: field observations contradict the sett dispersion hypothesis. *Oikos*, *106*(2), 295-307. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12879.x

Macdonald, D. W.*, et al.* (2002). Density-dependent regulation of body mass and condition in badgers (*Meles meles*) from Wytham Woods. *Ecology*, *83*(7), 2056-2061. https://doi.org/10.2307/3071787

Marcon, E., & Puech, F. (2017). A typology of distance-based measures of spatial concentration. *Regional Science and Urban Economics*, *62*, 56-67. https://doi.org/10.1016/j.regsciurbeco.2016.10.004

Marcon, E.*, et al.* (2015). Tools to Characterize Point Patterns: dbmss for R *Journal of Statistical Software*, *67*(October), 1-15. https://doi.org/10.18637/jss.v067.c03

Mason, S. S.*, et al.* (2022). Camera trap distance sampling for terrestrial mammal population monitoring: lessons learnt from a UK case study. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, *8*(5), 717-730. https://doi.org/10.1002/rse2.272

McNab, B. K. (1963). Bioenergetics and determination of home range size. *American Naturalist*, *97*(894), 133-140. https://doi.org/10.1086/282264

Miles, V.*, et al.* (2024). Evaluating camera-based methods for estimating badger (*Meles meles*) density: Implications for wildlife management. *Ecological Solutions and Evidence*, *5*(3), Article e12378. https://doi.org/10.1002/2688-8319.12378

Miller, A. B.*, et al.* (2017). Coupling visitor and wildlife monitoring in protected areas using camera traps. *Journal of Outdoor Recreation and Tourism-Research Planning and Management*, *17*, 44-53. https://doi.org/10.1016/j.jort.2016.09.007

Myslajek, R. W.*, et al.* (2012). Factors shaping population density, demography and spatial organization of the Eurasian badger *Meles meles* in mountains - the Western Carpathians (Southern Poland) as a case study. *Animal Biology*, *62*(4), 479-492. https://doi.org/10.1163/157075612x650159

Nasiadka, P. (2020). Seasonal and daily activity of bait utilization by various animal species in the context of the ASF spread in the forest environment. *Sylwan*, *164*(8), 663-675. https://doi.org/10.26202/sylwan.2020041

Neal, E. (1986). *The natural history of Bagders*. Book Club Associates, 238 pages.

Newton-Cross, G.*, et al.* (2007). Modelling the distribution of badgers *Meles meles*: comparing predictions from field-based and remotely derived habitat data. *Mammal Review*, *37*(1), 54-70. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2007.00103.x

Noonan, M. J.*, et al.* (2014). Climate and the Individual: Inter-Annual Variation in the Autumnal Activity of the European Badger (*Meles meles*). *Plos One*, *9*(1). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083156

Nouvellet, P.*, et al.* (2013). A Multi-Metric Approach to Investigate the Effects of Weather Conditions on the Demographic of a Terrestrial Mammal, the European Badger (*Meles meles*). *Plos One*, *8*(7). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068116

Page, R. J. C., *et al.* (1994). Seasonality of reproduction in the european badger *Meles meles* in south-west England. *Journal of Zoology*, *233*, 69-91. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1994.tb05263.x

Payne, A., *et al.* (2013). Bovine tuberculosis in "Eurasian" badgers (*Meles meles*) in France. *European Journal of Wildlife Research*, *59*(3), 331-339.

Payne, A., *et al.* (2022). Estimation of Bait Uptake by Badgers, Using Non-invasive Methods, in the Perspective of Oral Vaccination Against Bovine Tuberculosis in a French Infected Area. *Frontiers in Veterinary Science*, *9*, Article 787932. https://doi.org/10.3389/fvets.2022.787932

Pigozzi, G. (1990). Latrine use and the function of territoriality in the European badger, Mele meles, in a mediterranean coastal habitat. *Animal Behaviour*, *39*, 1000-1002. https://doi.org/10.1016/s0003-3472(05)80972-8

Pyskova, K., *et al.* (2018). Carnivore distribution across habitats in a central-European landscape: a camera trap study. *Zookeys*(770), 227-246. https://doi.org/10.3897/zookeys.770.22554

Racheva, V., *et al.* (2012). Camera Traps Recorded Use of Sett Sites by Badgers (*Meles meles* L., Mammalia) in Different Habitats. *Acta Zoologica Bulgarica*, *64*(2), 145-150. <Go to ISI>://WOS:000305777800006

Revilla, E. (2003). What does the resource dispersion hypothesis explain, if anything? *Oikos*, *101*, 428-432.

Revilla, E., *et al.* (1999). Physical and population parameters of Eurasian badgers (*Meles meles* L.) from Mediterranean Spain. *Zeitschrift fur Saugetierkunde*, *64*(5), 269-276.

Revilla, E., & Palomares, F. (2002). Spatial organization, group living and ecological correlates in low-density populations of Eurasian badgers, *Meles meles*. *Journal of Animal Ecology*, *71*(3), 497-512. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00617.x

Rietsch, A. (2019). Déterminisme de l'habitat du blaireau (*Meles meles*) en forêt de Bezange-la-Grande (Grand-Est). *Rapport Scientifique de stage de 2A AgroParisTech*, 1-59.

Ripley, B. D. (1976). The second-order analysis of stationary point processes. *J. Appl. Probab*, *13*(2), 255-266.

Ripley, B. D. (1977). Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, *39*(2), 172-192. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1977.tb01615.x

Roberston, A., *et al.* (2015). Group size correlates with territory size in European badgers: implications for the resource dispersion hypothesis? *Oikos*, *124*(4), 507-514. https://doi.org/10.1111/oik.01459

Robertson, A., *et al.* (2025). Can badger vaccination contribute to bovine TB control? A narrative review of the evidence. *Preventive Veterinary Medicine*, *238*, Article 106464. https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2025.106464

Rogers, L. M., *et al.* (1998). Movement of badgers (*Meles meles*) in a high-density population: individual, population and disease effects. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, *265*(1403), 1269-1276. https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0429

Roper, T. J., *et al.* (1993). Territorial marking with feces in badgers (*Meles meles*): a comparison of boundary and hinterland latrine uses. *Behaviour*, *127*, 289-307. https://doi.org/10.1163/156853993x00074

Roper, T. J., & Moore, J. A. H. (2003). Ventilation of badger *Meles meles* setts. *Mammalian Biology*, *68*(5), 277-283. https://doi.org/10.1078/1616-5047-00096

Roper, T. J., *et al.* (2001). Sett use in European badgers *Meles meles*. *Behaviour*, *138*, 173-187. https://doi.org/10.1163/15685390151074366

Rowcliffe, J. M., *et al.* (2008). Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology*, *45*(4), 1228-1236. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01473.x

Santini, L., *et al.* (2022). Population density estimates for terrestrial mammal species. *Global Ecology and Biogeography*, *31*(5), 978-994. https://doi.org/10.1111/geb.13476

Santini, L., *et al.* (2018). TetraDENSITY: A database of population density estimates in terrestrial vertebrates. *Global Ecology and Biogeography*, *27*(7), 787-791. https://doi.org/10.1111/geb.12756

Santini, L., *et al.* (2018). Global drivers of population density in terrestrial vertebrates. *Global Ecology and Biogeography*, *27*(8), 968-979. https://doi.org/10.1111/geb.12758

Schley, L., *et al.* (2004). Distribution and population density of badgers *Meles meles* in Luxembourg. *Mammal Review*, *34*(3), 233-240. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2004.00040.x

Schmeller, D. S., *et al.* (2015). Towards a global terrestrial species monitoring program. *Journal for Nature Conservation*, *25*, 51-57. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2015.03.003

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

Sidorchuk, N. V., & Rozhnov, V. V. (2018). Daily activity of the European badger (*Meles meles*, Mustelidae, Carnivora) on setts in Darwin reserve and Meschera national park (Russia) in summer and autumn. *Nature Conservation Research*, *3*(2), 47-56. https://doi.org/10.24189/ncr.2018.032

Sleeman, D. P., *et al.* (2009). How many Eurasian badgers *Meles meles* L. are there in the Republic of Ireland? *European Journal of Wildlife Research*, *55*(4), 333-344. https://doi.org/10.1007/s10344-008-0244-1

Stewart, P. D., *et al.* (1997). A mechanism for passive range exclusion: Evidence from the European badger (*Meles meles*). *Journal of Theoretical Biology*, *184*(3), 279-289. https://doi.org/10.1006/jtbi.1996.0248

Thornton, P. S. (1988). Density and distribution of Badgers in south-west England–a predictive model. *Mammal Review*, *18*(1), 11-23.

Tuyttens, F., *et al.* (2001). Estimating group size and population density of Eurasian badgers *Meles meles* by quantifying latrine use. *Journal of Applied Ecology*, *38*(5), 1114-1121.

Tuyttens, F. A. M., *et al.* (1999). Differences in trappability of European badgers *Meles meles* in three populations in England. *Journal of Applied Ecology*, *36*(6), 1051-1062. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1999.00462.x

van Apeldoorn, R. C., *et al.* (2006). Dynamics of a local badger (*Meles meles*) population in the Netherlands over the years 1983-2001. *Mammalian Biology*, *71*(1), 25-38. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2005.08.005

Virgos, E., *et al.* (2004). Food habits of European badgers (*Meles meles*) along an altitudinal gradient of Mediterranean environments: a field test of the earthworm specialization hypothesis. *Canadian Journal of Zoology*, *82*(1), 41-51. https://doi.org/10.1139/z03-205

von Schantz, T. (1984). Carnivore social-behaviour - does it need patches. *Nature*, *307*(5949), 389-390. <Go to ISI>://WOS:A1984SA08600057

Weber, J. M., & Ferrari, N. (2005). Badger *Meles meles* setts in the Swiss Jura Mountains: characteristics and utilization patterns. *Revue Suisse De Zoologie*, *112*(3), 677-687. <Go to ISI>://WOS:000232636300006

Wilson, G., *et al.* (1997). Changes in the British Badger Population, 1988–1997. . *People's Trust for Endangered Species, London.*, 143 pages.

Wilson, G. J., & Delahay, R. J. (2001). A review of methods to estimate the abundance of terrestrial carnivores using field signs and observation. *Wildlife Research*, *28*(2), 151-164. https://doi.org/10.1071/wr00033

Wilson, G. J., *et al.* (2003). Quantification of badger (*Meles meles*) sett activity as a method of predicting badger numbers. *Journal of Zoology*, *259*, 49-56. https://doi.org/10.1017/s0952836902002947

Wilson, G. J., *et al.* (2003). Estimation of badger abundance using faecal DNA typing. *Journal of Applied Ecology*, *40*(4), 658-666. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00835.x

Woodroffe, R., & Macdonald, D. W. (1995a). Costs of breeding status in the european badger, *Meles meles*. *Journal of Zoology*, *235*, 237-245. <Go to ISI>://WOS:A1995QJ63300005

Woodroffe, R., & Macdonald, D. W. (1995b). Female/Female Competition in European Badgers *Meles meles*: Effects on Breeding Success. *Journal of Animal Ecology*, *64*(1), 12-20. https://doi.org/10.2307/5823

Woodroffe, R., & Macdonald, D. W. (2000). Helpers provide no detectable benefits in the European badger (*Meles meles*). *Journal of Zoology*, *250*, 113-119. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2000.tb00582.x

Woodroffe, R., *et al.* (1995). Dispersal and philopatry in the European badger, Meles-Meles. *Journal of Zoology*, *237*, 227-239. <Go to ISI>://WOS:A1995TD67400005

Yamaguchi, N., *et al.* (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), 33-48. https://doi.org/10.1086/503923

Zampetti, A., *et al.* (2024). Towards an automated protocol for wildlife density estimation using camera-traps. *Methods in Ecology and Evolution*, *15*(12), 2276-2288. https://doi.org/10.1111/2041-210x.14450