

Domaine vital chez le lapin de garenne dans trois populations contrastées

Stéphane Marchandeu, Sébastien Devillard¹, Jacky Aubineau, Francis Berger, Yves Léonard & Alain Roobrouck

¹ UMR-CNRS 5558, Biométrie et Biologie Évolutive, Université de Lyon 1, 69622 Villeurbanne cedex

CONTEXTE DE L'ÉTUDE

Un important volet des études conduites actuellement sur le lapin de garenne concerne la relation entre l'impact des maladies virales (myxomatose et RHD) et la structure spatiale des populations de lapins (Fouchet *et al.*, 2006 ; Fouchet *et al.*, 2007 ; Fouchet *et al.* 2008). Le scénario idéal pour le lapin est une circulation permanente des virus qui entretient un fort niveau d'immunité caractéristique d'une situation d'endémie où l'expression de la maladie est faible. Inversement, la fragmentation des populations de lapins est un obstacle à la circulation des virus et conduit à la ré-émergence régulière de ces maladies sous une forme épidémique. Un des objectifs principaux en matière de gestion du lapin est donc de constituer des entités de population permettant un fonctionnement endémique.

Un des axes d'études développés dans le cadre de ce programme concerne le fonctionnement spatial des populations de lapins dans le but d'approcher l'échelle à laquelle la fragmentation intervient. La présente étude avait pour but de déterminer la taille des domaines vitaux des adultes dans trois populations évoluant dans des habitats contrastés. Elle a fait l'objet d'une publication scientifique en 2008 (Devillard *et al.*, 2008).

Sites d'étude

L'étude a été conduite sur trois territoires représentant des agro-écosystèmes différents. Aubas (Dordogne) est un openfield où se pratique la polyculture-élevage. L'assolement est majoritairement constitué de maïs et de plantations de noyers mais on y trouve aussi des céréales et des prairies permanentes. La densité y est estimée à environ 5 lapins/ha. Cerizay (Deux-Sèvres) est un territoire bocager de polyculture-élevage aménagé pour le lapin de garenne. La densité y est également estimée à 5 lapins/ha. Saint-Benoist (Yvelines) est une plaine cultivée à vocation cynégétique entrecoupée par des taillis. La densité de lapins est plus faible qu'à Aubas et Cerizay, et est estimée à 1-2 lapins/ha.

Méthode de suivi

Les animaux ont été suivis par télémétrie. Ils ont été équipés d'émetteurs Biotrack TW-5®

d'un poids de 30 g et d'une portée d'environ 1 500 m. Les localisations diurnes ont été réalisées lorsque les lapins sont gîtés, sans les lever pour ne pas induire un dérangement susceptible de biaiser les résultats. De nuit, lorsque les lapins sont actifs, seule la triangulation permet de localiser les animaux. Dans un premier temps nous avons déterminé l'erreur de localisation par triangulation. À 100 m, distance en-deçà de laquelle on peut considérer que l'observateur dérange l'animal et modifie sa localisation, l'erreur est de 300 m² environ. Nous avons considéré cette erreur trop importante au regard de la taille des domaines vitaux (voir résultats) et avons décidé de nous focaliser sur les domaines vitaux diurnes. Au total, 56 lapins ont été suivis avec un nombre moyen de 101 localisations (mini : 22, maxi : 385) et une durée moyenne de suivi de 269 jours (mini : 50, maxi : 549). La fin du suivi était généralement due à la mort de l'animal, y compris par la chasse, ou l'arrêt de fonctionnement de l'émetteur.

Estimation de la taille des domaines vitaux

Nous avons utilisé la méthode des polygones convexes (MCP) (Mohr, 1947) plutôt que la méthode de Kernel (Worton, 1989) ou la méthode des k plus proches voisins (k-NNCH) (Getz & Wilmers, 2004). D'une part, les localisations diurnes de lapins sont fortement agrégées (nombreuses localisations sur les mêmes sites de gîte ou dans les garennes), ce à quoi sont sensibles ces deux dernières méthodes. D'autre part, le but de cette étude n'étant pas de décrire l'utilisation du milieu mais seulement d'estimer la taille des domaines vitaux, la méthode des MCP nous est apparue la plus appropriée. Les domaines vitaux ont été caractérisés par deux indicateurs : MCP 95 % pour estimer l'aire d'activité des animaux et MCP 50 % pour estimer le cœur de leur domaine vital.

La taille du domaine vital augmente dans un premier temps avec le nombre de localisations

puis atteint un plateau. Pour chaque lapin nous avons déterminé par simulation le nombre de localisations k_{opt} nécessaire à l'estimation du domaine vital. 100 simulations de MCP 95 % ont été réalisées par bootstrap avec k localisations prises aléatoirement, k variant de 20 au nombre total de localisations avec une incrémentation de 5. k_{opt} a été estimé pour chaque lapin par la valeur de k pour laquelle le MCP 95 % est égal à 95 % du domaine vital obtenu avec la totalité du jeu de données (MCP 95 %). Pour l'analyse, nous avons retenu les animaux dont le nombre de localisations est supérieur à la médiane des k_{opt} de l'ensemble des individus, soit 41 lapins ayant plus de 50 localisations : 16 à Aubas, 16 à Cerizay et 9 à Saint-Benoist.

Analyse des données

D'éventuels processus d'extension ou rétraction des domaines vitaux pendant la période de suivi peuvent amener à sur- ou sous-estimer la taille des domaines vitaux, ce qui rend nécessaire d'analyser la stabilité des domaines vitaux sur la durée du suivi (White & Garrott, 1990). Pour chacun des 41 lapins suivis, nous avons séparé les données en deux parties de durée égale et comparé la taille des domaines vitaux ainsi obtenus.

Nous avons étudié les effets sexe, âge, territoire et saison de reproduction sur le domaine vital. Deux classes d'âge ont été définies. Les subadultes sont les animaux dont le suivi a débuté au cours de leur année de naissance. Les adultes sont les animaux qui étaient adultes au moment du début du suivi. Certaines études ont suggéré que la reproduction puisse affecter la taille des domaines vitaux, les femelles utilisant une plus grande surface (recherche de sites de mise-bas, accroissement des besoins alimentaires) alors que les mâles utilisent une moins grande surface en raison d'un accroissement de la territorialité (Hulbert *et al.*, 1996 ; Daniels *et al.*, 2003 ; Stott, 2003). Sur chaque territoire, la durée de la saison de reproduction a été définie à partir de l'estimation de la date

de naissance des jeunes capturés au cours de l'étude ($n = 81$ à Aubas, $n = 147$ à Cerizay et $n = 44$ à Saint-Benoist). Pour prendre en compte la durée de la gestation, nous avons considéré que la période de reproduction, au sens de période pendant laquelle la recherche d'accouplements est de nature à modifier l'occupation de l'espace par les animaux, débute un mois avant la première naissance et se termine un mois avant la dernière naissance. La reproduction a duré de décembre à août à Aubas, de février à septembre à Cerizay et de janvier à juillet à Saint-Benoist. Pour chaque individu nous avons comparé le domaine vital pendant la saison de reproduction à celui hors de la saison de reproduction en sélectionnant les animaux ayant au moins 20 localisations au cours de chaque période, ce qui réduit le jeu de données à 28 individus : 14 à Aubas, 10 à Cerizay et 4 à Saint-Benoist.

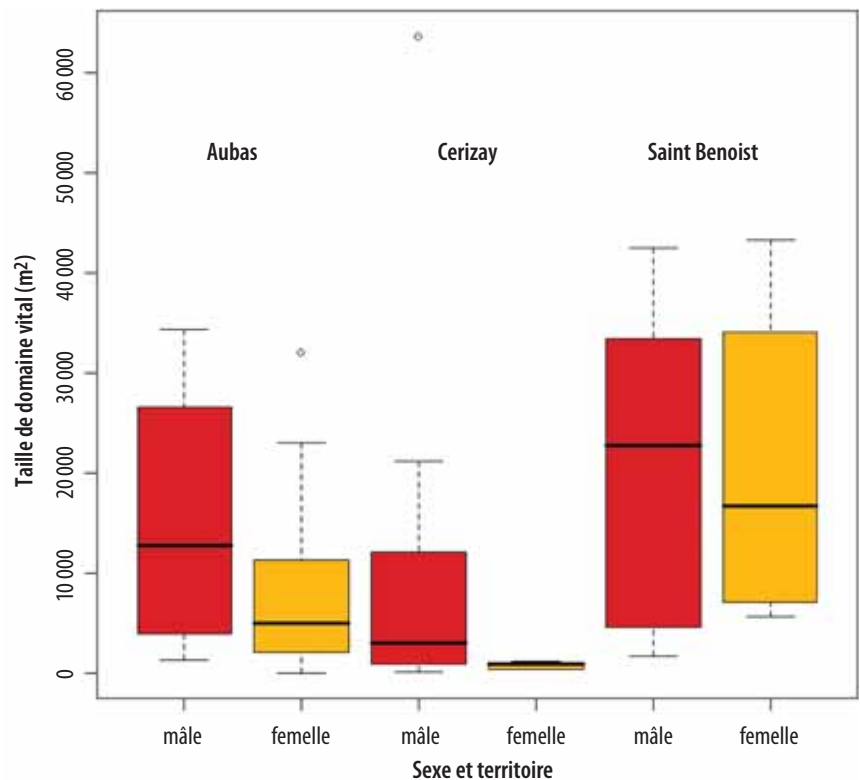
Nous avons utilisé les modèles linéaires généralisés (GLM) pour tester les effets sexe, âge et territoire sur la taille des domaines vitaux. L'effet de la saison de reproduction sur la taille des domaines vitaux et la stabilité temporelle des domaines vitaux ont été étudiés à l'aide de modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM). La sélection des modèles a été réalisée à l'aide de l'AICc (*corrected Akaike information criterion*) qui prend en compte la taille de l'échantillon (Burnham *et al.*, 1995).

Résultats

Stabilité temporelle des domaines vitaux

Plus de la moitié des animaux (25/41) ont une différence de taille de domaine vital de moins

Figure 1 : Taille des domaines vitaux (MCP 95 %) par sexe et par territoire. Le trait gras représente la médiane, les zones colorées définissent les 1^{er} Q1 et 3^e Q3 quartiles, les traits fins représentent la plus petite et la plus grande taille de domaine vital non « outliers », i.e. comprises dans l'intervalle $[Q1 - (Q3 - Q1) ; Q3 + (Q3 - Q1)]$. La quantité $(Q3 - Q1)$ est appelée écart interquartile. Les points représentent les « outliers ».



de 5 000 m² entre les deux périodes. Parmi les 16 animaux pour lesquels cette différence dépasse 5 000 m², 5 semblent avoir déplacé leur domaine vital au cours du suivi et tous ont une plus faible taille de domaine vital au cours de la seconde période. Ce résultat suggère une phase d'exploration du milieu avant l'installation définitive sur un nouveau territoire. Pour ces animaux, prendre en compte la totalité des localisations conduit à sur-estimer la taille du domaine vital. Par conséquent, dans la suite de l'étude seules les localisations de la seconde partie du suivi ont été retenues.

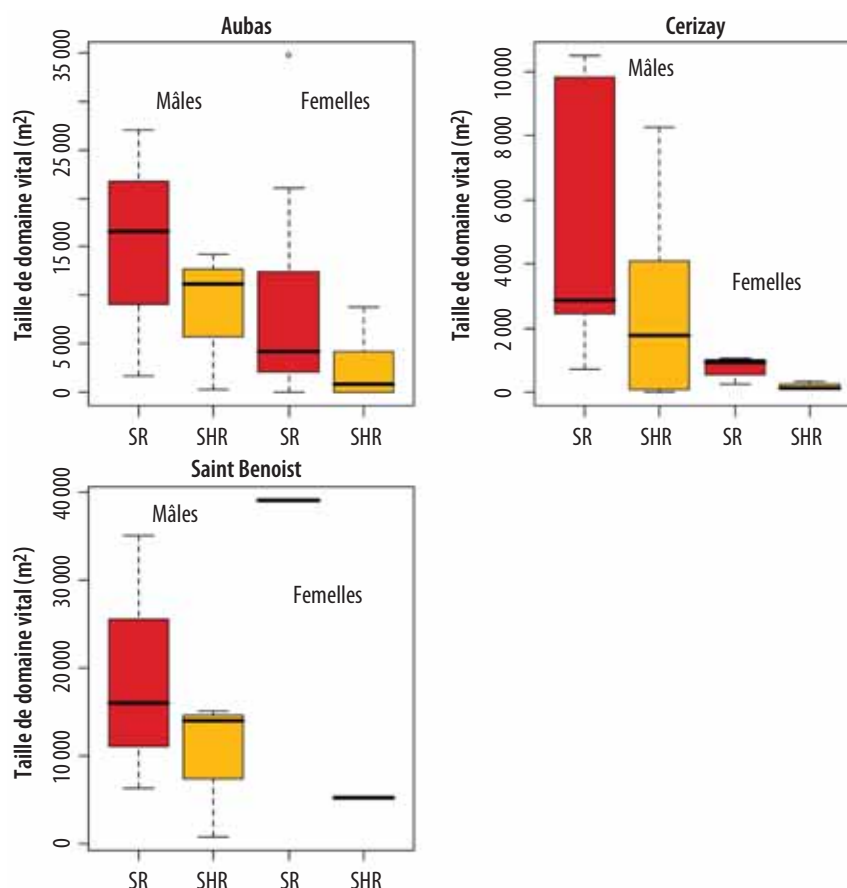
Effets de l'âge, du sexe, du territoire et de la saison de reproduction sur la taille du domaine vital

L'analyse met en évidence des effets sexe et territoire sur la taille du MCP 95 %, mais pas d'effet âge. Les MCP 95 % sont plus grands à Saint-Benoist (moyenne = 20 492 m²) que sur les deux autres territoires (Aubas : moyenne = 7 333 m² ; Cerizay : moyenne = 6 878 m²) (figure 1). Globalement, le MCP 95 % des mâles (moyenne = 13 180 m²) est plus grand que celui des femelles (moyenne = 7 058 m²) (figure 1).

Le sexe, le territoire mais aussi l'âge ont un effet significatif sur le MCP 50 %. Le cœur du domaine vital des mâles (moyenne = 4 611 m²) est plus grand que celui des femelles (moyenne = 738 m²). Comme pour le MCP 95 %, le cœur des domaines vitaux est plus grand à Saint-Benoist (moyenne = 6 332 m²) qu'à Aubas (moyenne = 1 651 m²) et Cerizay (moyenne = 1 519 m²). Enfin, les subadultes ont un MCP 50 % plus vaste (moyenne = 3 194 m²) que celui des adultes (moyenne = 2 184 m²).

Pour les 28 animaux pour lesquels on dispose de suffisamment de données pour étudier l'effet de la période de reproduction, l'étude du MCP 95 % sélectionne le modèle « territoire + sexe*saison », confirmant l'effet territoire et montrant une interaction entre sexe et saison. Pour les deux sexes, le MCP 95 % est plus grand pendant la saison de

Figure 2 : Domaines vitaux (MCP 95 %) par territoire et par sexe en fonction de la saison (SR : saison de reproduction ; SHR saison hors reproduction). Le trait gras représente la médiane, les zones colorées délimitent les 1^{er} Q1 et 3^e Q3 quartiles, les traits fins représentent la plus petite et la plus grande taille de domaine vital non « outliers », i.e. comprises dans l'intervalle [Q1 – (Q3 – Q1) ; Q3 + (Q3 – Q1)]. La quantité (Q3 – Q1) est appelée écart interquartile. Les points représentent les « outliers ».



reproduction mais l'écart est plus important chez les femelles (7 971 m² vs 1 958 m²) que chez les mâles (10 295 m² vs 6 027 m²) (figure 2). Pour le MCP 50 % le modèle sélectionné est « territoire + saison ». Pour les deux sexes le MCP 50 % est plus vaste pendant la saison de reproduction (385 m² vs 348 m² chez les femelles ; 1 622 m² vs 1 246 m² chez les mâles).

Discussion

L'erreur faite lorsqu'on localise les animaux par triangulation nous a conduit à ne travailler que

sur des données diurnes, ce qui sous-estime probablement la taille des domaines vitaux. Des localisations nocturnes faites sur quelques animaux lors de cette étude ont montré que cette sous-estimation est de 7 % environ (Devillard *et al.*, 2008).

Comme attendu, les mâles ont un plus vaste domaine vital (MCP 95 % et MCP 50 %) que les femelles mais l'écart est moins important pendant la période de reproduction. Au cours de cette période, mâles et femelles accroissent leur domaine vital mais cet accroissement est plus important chez les femelles. Cet effet de la saison de reproduction sur la taille des domaines vitaux était connu chez les femelles

mais pas chez les mâles (Hulbert *et al.*, 1996 ; Daniels *et al.*, 2003 ; Stott, 2003). Il a été suggéré que l'accroissement du domaine vital chez les femelles pendant la saison de reproduction puisse être lié à des interactions sociales à leur maximum entre les sexes (Gibb, 1993). Cette explication peut s'appliquer aux mâles mais une autre hypothèse peut être avancée. L'accroissement du domaine vital des mâles pourrait être une réponse à l'accroissement de l'activité des femelles, ce qui est caractéristique d'un système de reproduction basé sur l'accès aux femelles plutôt que sur l'accès au territoire.

Cette étude montre que les domaines vitaux sont plus vastes à Saint-Benoist que sur les autres territoires. Cette différence pourrait être due à une différence de qualité des milieux. En

effet, le domaine vital de chaque individu doit lui fournir l'ensemble des ressources dont il a besoin en termes de maintenance et de reproduction. Dans le cas du lapin, il doit y trouver les zones dans lesquelles il creuse son terrier, celles où il s'alimente et celles où il trouve des sites de gîte diurnes. Un habitat de qualité minimise les distances entre ces trois composantes (Daniels *et al.*, 2003). Cette différence de qualité d'habitat est étayée par les différences de densité de population entre Saint-Benoist (1-2 lapins/ha) et Aubas et Cerizay (5 lapins/ha).

Les domaines vitaux estimés dans ces trois populations sont plus petits que ceux enregistrés dans d'autres études (de 1,3 à 9,7 ha en fonction du sexe, de l'habitat et de la saison) (Hulbert *et al.*, 1996 ; Daniels *et al.*, 2003 ;

Stott, 2003 ; White *et al.*, 2003). Ces différences ne peuvent être exclusivement dues à l'absence de localisations nocturnes puisque nous avons évalué la sous-estimation à 7 % seulement. Là encore, la différence de qualité des milieux pourrait expliquer cette différence.

Enfin, la faible taille des domaines vitaux enregistrés montre que les lapins bougent peu. C'est particulièrement vrai si l'on ne considère que le cœur de leur domaine vital. Ceci suggère que la fragmentation des populations en noyaux se fait à très petite échelle. Cette caractéristique de l'espèce pourrait être pour partie responsable du déclin qu'elle enregistre depuis le milieu du xx^e siècle, la fragmentation des populations augmentant l'impact des maladies virales (myxomatose et RHD) (Fouchet *et al.*, 2007 ; Fouchet *et al.*, 2008).

BIBLIOGRAPHIE

- Burnham K.P., White G.C. & D.R. Anderson (1995) – Model selection strategy in the analysis of capture-recapture data. *Biometrics* 51: 888-898.
- Daniels M.J., Lees J.D., Hutchings M.R. & A. Greig (2003) – The ranging behaviour and habitat use of rabbits on farmland and their potential role in the epidemiology of paratuberculosis. *The Veterinary Journal* 165: 248-257.
- Devillard S., Aubineau J., Berger F., Léonard Y., Roobrouck A. & S. Marchandeau (2008) – Home range of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in three contrasting French populations. *Mammalian Biology* 73: 128-137.
- Fouchet D., Guitton J.S., Marchandeau S. & D. Pontier (2008) – Impact of myxomatosis in relation to local persistence in wild rabbit populations: the role of waning immunity and the reproductive period. *Journal of Theoretical Biology* 250: 593-605.
- Fouchet D., Marchandeau S., Bahi-Jaber N. & D. Pontier (2007) – The role of maternal antibodies in the emergence of severe disease as a result of fragmentation. *Journal of the Royal Society Interface* 4: 479-489.
- Fouchet D., Marchandeau S., Langlais M. & D. Pontier (2006) – Waning of maternal immunity and the impact of diseases: the example of myxomatosis in natural rabbit populations. *Journal of Theoretical Biology* 242: 81-89.
- Getz W.M. & C.C. Wilms (2004) – A local nearest-neighbour convex-hull construction of home ranges and utilization distributions. *Ecography* 27: 489-505.
- Gibb J.A. (1993) – Sociality, time and space use in a sparse population of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Zoology of London* 229: 581-607.
- Hulbert I.A.R., Iason G.R., Elston D.A. & P.A. Racey (1996) – Home-range sizes in a stratified upland landscape of two lagomorphs with different feeding strategies. *Journal of Applied Ecology* 33: 1479-1488.
- Mohr C.O. (1947) – Table of equivalent populations of North American mammals. *American Midland Naturalist* 37: 223-247.
- Stott P. (2003) – Use of space by sympatric European hares (*Lepus europaeus*) and European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in Australia. *Mammalian Biology* 68: 317-327.
- White G.C. & R.A. Garrott (1990) – Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press Inc., San Diego, 383 pp.
- White P.C.L., Newton-Cross G.A., Gray M., Ashford R., White C. & G. Saunders (2003) – Spatial interactions and habitat use of rabbits on pasture and implications for the spread of rabbit haemorrhagic disease in New South Wales. *Wildlife Research* 30: 49-58.
- Worton B.J. (1989) – Kernel method for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70: 164-168.

ABSTRACT

Home range of European rabbit in three contrasted populations

Stéphane Marchandeu, Sébastien Devillard, Jacky Aubineau, Francis Berger, Yves Léonard & Alain Roobrouck

- Despite their pest status in numerous areas throughout the World, the populations of European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) have strongly decreased in south western Europe since the mid-20th century. Such a decrease constitutes a major threat on top predators and calls for a better understanding of its mechanisms to provide suitable management responses. Infectious diseases have been invoked as the main responsible factors, but they cannot by themselves explain the magnitude of this decrease. Habitat fragmentation may indeed act as a synergetic factor, and habitat use studies are needed to better understand the impact of fragmentation on rabbit population dynamics. We investigated the variability of home range size with respect to age, sex and season in three wild populations of rabbits using telemetry. Home ranges were smaller in the highest density populations (7,333 and 6,878 vs. 20,492m²) suggesting differences in habitat quality between the populations. In addition, home range sizes were larger during the reproductive season for both sexes, and adults tended to have smaller home ranges than juveniles. Clearly, the home range sizes reported here were smaller than those previously reported in rabbits.



© S. Marchandeu/ONCFS

Territoire d'étude d'Aubas en Dordogne