

1045

UNIVERSITE DE NEUCHÂTEL

INSTITUT DE ZOOLOGIE

ÉCOLOGIE ET COMPORTEMENT

DE LA MARTRE (*MARTES MARTES L.*)

DANS LE JURA SUISSE

PAR

PAUL MARCHESI

LICENCIÉ EN BIOLOGIE

THÈSE PRÉSENTÉE À LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
POUR L'OBTENTION DU GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

1989

A Nathalie

ECOLOGIE ET COMPORTEMENT

DE LA MARTRE (*MARTES MARTES L.*)

DANS LE JURA SUISSE

PAR

PAUL MARCHESI

LICENCIE EN BIOLOGIE

THESE PRESENTEE A LA FACULTE DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITE DE NEUCHATEL
POUR L'OBTENTION DU GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

1989

Les cavités des pics servent à l'occasion de logis à la martre
(reproduction d'après photographie de E. Hüttenmoser)



IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Ecologie et comportement de la martre
(*Martes martes* L.) dans le Jura suisse

de Monsieur Paul Marchesi

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
FACULTÉ DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel,
sur le rapport des membres du jury,

Messieurs Cl. Mermod, W. Matthey, S. Debrot
(Fribourg) et M. Delibes (Séville)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 7 mars 1989

Le doyen:



F. Persoz

TABLE DES MATIERES

	page
1. <u>INTRODUCTION</u>	1
2. <u>TERRAINS D'ETUDE</u>	5
2.1. SITUATION GEOGRAPHIQUE ET DESCRIPTION DES ZONES D'ETUDE	6
2.1.1. Les Cornées	6
2.1.2. Valangin	6
2.1.3. La Chaux d'Abel	7
3. <u>MATERIEL ET METHODES</u>	11
3.1. MATERIEL ET METHODES DE TERRAIN	11
3.1.1. Piégeage	11
3.1.2. Récolte des fèces	12
3.1.3. Relevé de traces	12
3.1.4. Radiotéléométrie	13
3.2. MATERIEL ET METHODES DE LABORATOIRE	14
3.2.1. Capture	14
3.2.2. Narcose	14
3.2.3. Examens	14
3.2.4. Marquage	15
3.2.5. Radiographie	15
3.2.6. Lâcher	16
3.2.7. Recapture	16
3.2.8. Manipulation des cadavres	16
3.2.9. Analyses du régime alimentaire	16
3.2.10. Détermination de l'âge	19
3.3. ANALYSES DES DONNEES	20
3.3.1. Analyses des domaines vitaux (DV)	20
3.3.2. Saisons	24
3.3.3. Tests statistiques	24

	page
4. <u>RESULTATS</u>	26
4.1. POPULATIONS	26
4.1.1. Piégeages	26
4.1.2. Cadavres, causes de mortalité	28
4.1.3. Sex ratio	28
4.1.4. Reproduction	29
4.1.5. Structure d'âge	31
4.1.6. Ectoparasites	34
4.2. MORPHOMETRIE	36
4.2.1. Mensurations corporelles	36
4.2.2. Mensurations crâniennes	38
4.3. REGIME ALIMENTAIRE	40
4.3.1. Récolte des fèces	40
4.3.2. Aspects généraux du régime, qualitatifs et quantitatifs	41
4.3.3. Variations saisonnières	49
4.3.4. Différence de régime selon le sexe	51
4.3.5. Spécialisations individuelles	52
4.3.6. Variations régionales	52
4.3.7. Transport et cache de nourriture	55
4.4. HABITAT	56
4.4.1. Milieux préférés	56
4.4.2. Variations de l'habitat	58
4.5. GITES	61
4.5.1. Localisation	61
4.5.2. Aménagement	61
4.5.3. Description	62
4.5.4. Fréquentation	66
4.5.5. Choix des gîtes	68
4.6. ACTIVITE	74
4.6.1. Rythme circadien	74
4.6.2. Variations saisonnières	78
4.6.3. Influences des conditions météorologiques	80
4.6.4. Repos au gîte	84
4.6.5. Activité stationnaire	86
4.7. DEPLACEMENTS	86
4.7.1. Longueur des déplacements	86
4.7.2. Déplacement nocturne minimum	88
4.7.3. Vitesse de déplacement	89
4.7.4. Description des déplacements	92

	page
4.8. DOMAINES VITAUX	100
4.8.1. Surfaces des domaines vitaux	100
4.8.2. Description des domaines individuels	104
4.8.3. Evolution saisonnière des aires d'activité	120
4.8.4. Organisation spatiale	124
4.8.5. Densité de population	129
5. <u>DISCUSSION</u>	131
5.1. POPULATIONS	131
5.1.1. Piégeages	131
5.1.2. Causes de mortalité	132
5.1.3. Sex ratio	132
5.1.4. Reproduction	133
5.1.5. Structure d'âge et longévité	134
5.1.6. Ectoparasites	135
5.2. MORPHOMETRIE	136
5.3. REGIME ALIMENTAIRE	139
5.3.1. Proies et techniques de chasse	139
5.3.2. Niche alimentaire	140
5.3.3. Sexe et régime alimentaire	141
5.3.4. Comparaison entre les zones étudiées	142
5.3.5. Accessibilité des aliments	142
5.4. HABITAT	143
5.4.1. Milieux préférés	143
5.4.2. Variations annuelles et entre les sexes de l'habitat, relations avec l'alimentation	144
5.5. GITES	145
5.5.1. Localisation	145
5.5.2. Fréquentation	145
5.5.3. Fonctions et valeurs des gîtes	146
5.6. ACTIVITE	147
5.6.1. Rythme circadien	147
5.6.2. Influences des facteurs exogènes	148
5.7. DEPLACEMENTS	150
5.7.1. Longueur et vitesse des déplacements	150
5.7.2. Comportement de déplacement, et exploitation de l'espace vital	151

	page
5.8. DOMAINES VITAUX	153
5.8.1. Tailles des domaines vitaux	153
5.8.2. Utilisation des domaines vitaux	154
5.8.3. Stabilité des domaines vitaux	155
5.8.4. Organisation spatiale	157
6. <u>RESUME - CONCLUSION</u>	159
7. <u>ZUSAMMENFASSUNG</u>	163
<u>SUMMARY</u>	167
8. <u>REMERCIEMENTS</u>	170
9. <u>ANNEXES</u>	172
10. <u>BIBLIOGRAPHIE</u>	176

1. INTRODUCTION

Jusqu'à une époque très récente, les martres (Martes martes L.) sont restées fort méconnues. Seuls les chasseurs possédaient quelques notions sur les habitudes de ce carnivore, qu'ils capturaient pour sa fourrure. Cette pratique existait déjà au Néolithique (env. 2500 av. J.-C.); preuve en est, par exemple, les nombreux ossements découverts dans les sites palafittiques des rives du lac de Neuchâtel. Les traces d'incisions trouvées sur certains os témoignent des opérations de pelleterie (Desse 1975). Considérée encore actuellement dans de nombreuses régions comme nuisible, cette espèce est également persécutée afin de réduire ses effectifs.

Les moeurs discrètes, la grande mobilité, et les difficultés de capture de ce mustélidé, rendent délicate son observation en milieu naturel pour les biologistes. Ainsi la plupart des recherches effectuées sont basées sur l'analyse de cadavres, sur du matériel de collection, et sur l'étude des traces en hiver. C'est le cas de beaucoup de travaux menés dans les pays de l'Est et du Nord de l'Europe, dont plusieurs peuvent être consultés dans les ouvrages de King (1975b, 1980b). En ce qui concerne les études réalisées en milieu naturel dans ces pays, il apparaît important de citer les écrits de Yurgenson (1939, 1954), Mal'dzyunaite (1959), Nasimovic (1948) et Danilov & Tumanov (1976) (cités par Pulliainen 1981b), Nyholm (1970), Pelikan & Vackar (1978), Pulliainen (1981a, 1981b, 1982, 1984), Nesvadbová & Zejda (1984).

En Suisse, la martre n'a pas fait l'objet de recherches particulières avant la présente étude. En Europe de l'Ouest, mis à part le travail fondamental de Schmidt (1943), et les articles de Lockie (1964), Krott (1973), Waechter (1975, 1982a, 1982b), Velander (1983), et Baudvin et al. (1985a, 1985b), les études "in natura" concernent essentiellement son régime alimentaire (revue des auteurs par Marchesi & Mermod 1989). Nous pouvons

enfin mentionner les études par radiotracking de quelques martres, réalisées récemment par Labrid (1983) et Herrmann (1986).

En Europe centrale, la coexistence de la martre et de sa proche parente la fouine (Martes foina Erxl.) ajoute une difficulté supplémentaire à l'étude de ces espèces. En effet, leurs traces et leurs fèces sont très semblables (Goszczyński 1976, Marchesi 1985). C'est ainsi que la présence de ces deux mustélidés dans nos régions et les problèmes liés à la capture des martres nous ont conduits à utiliser la méthode du radiotracking. Par l'étude d'individus particuliers, cette technique permettait d'assurer l'origine des données. Elle nous offrait également la possibilité de poursuivre nos observations tout au long de l'année, et de pallier les mauvaises conditions d'enneigement souvent rencontrées pour l'analyse des traces en hiver. Les biologistes du Nord de l'Europe, où la fouine est absente, ne sont pas confrontés à de telles difficultés. De la sorte, ces chercheurs ont pu mener d'excellentes études essentiellement à partir des traces sur neige et des fèces trouvées en hiver (Nyholm 1970, Pulliainen 1981a, 1981b, 1982, 1984).

La présente étude s'inscrit dans la ligne des travaux dirigés par le Prof. C. Mermod de l'Université de Neuchâtel sur l'éco-éthologie des mustélidés. Elle a pour principal objectif de contribuer à une meilleure connaissance de l'autoécologie de la martre. Les thèmes étudiés concernent essentiellement:

- l'alimentation et les relations entre le prédateur et ses proies
- les périodes d'activité et les caractéristiques des lieux de repos
- les milieux fréquentés et les stratégies d'occupation de l'espace
- la description des domaines vitaux et leur répartition spatiale

Le radiotracking permettant d'obtenir des informations détaillées sur ces paramètres, nous nous sommes attachés à la description de leurs variations saisonnières, régionales, entre les sexes, et individuelles, peu connues jusqu'alors. L'étude de ces variations permet également de mettre en évidence les influences de divers facteurs écologiques (alimentaire, climatique, activité humaine, etc.) et de facteurs endogènes (cycles sexuels, etc.) sur l'utilisation de l'espace et du temps par cet animal. Enfin, par ce travail, nous cherchons à préciser la niche écologique de la martre dans le Jura suisse.

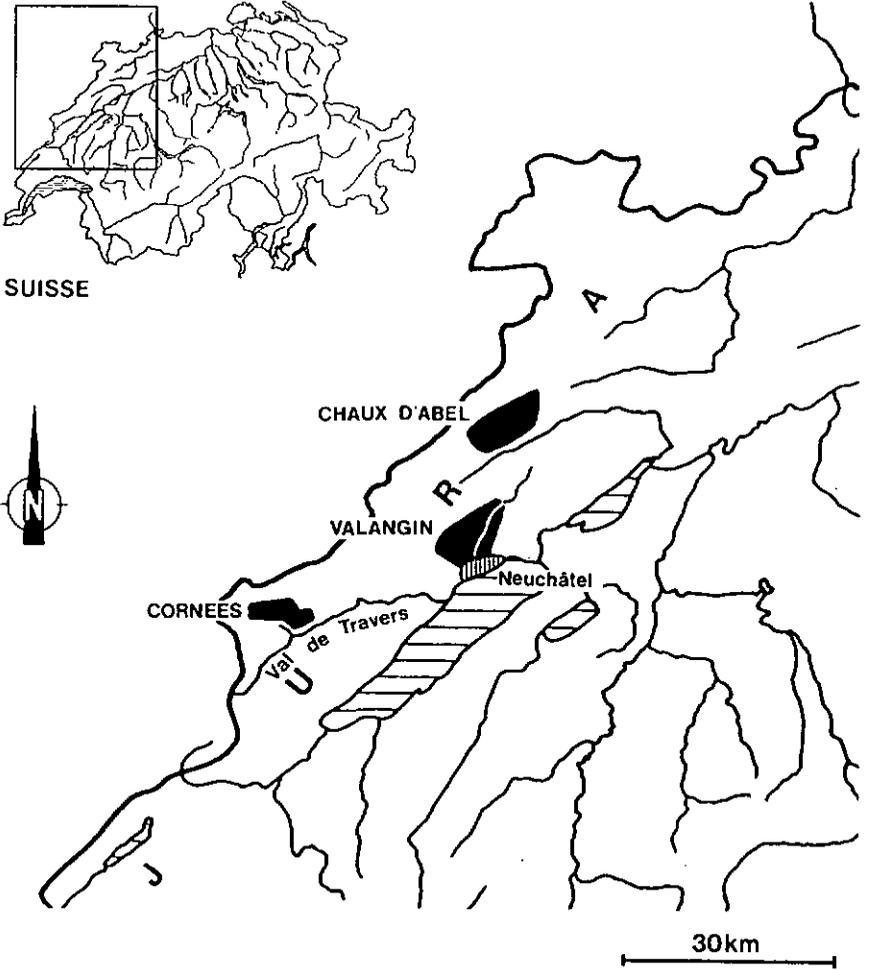


Figure 1 Situation géographique des trois zones d'étude dans le Jura suisse.

2. TERRAINS D'ETUDE

Au début de l'étude, plusieurs régions du canton de Neuchâtel (Jura suisse) furent prospectées à la recherche de traces, fèces, et autres indices signalant la présence de martres. Quelques piégeages d'essais ont été effectués au Val de Travers (Neuchâtel) près des communes de Môtiers (aux gorges de la Pouette Raisse) et de Couvet (aux vallons de Malmont-dessous et de Tremalmont). Mais le maigre succès rencontré lors de ces sessions, et les difficultés de déplacement dues à la topographie escarpée de ces endroits, nous ont conduit à rechercher d'autres zones plus favorables (fig.1).

Le grand massif forestier des Cornées dominant le village des Bayards a d'abord été retenu puis, une année plus tard, la région entourant le village de Valangin et enfin, à nouveau avec une année d'intervalle, celle de la Chaux d'Abel où débutait un autre projet dirigé par le Professeur C. Mermod sur les relations prédateurs-proies. La période d'observation à Valangin chevauche les deux autres.

La plus grande partie des données et du matériel recueillis pendant l'étude provient de ces trois zones.

Remarque: les données météorologiques figurent dans les descriptions des zones, et utilisées pour la représentation de leurs climatogrammes (fig.2), proviennent des travaux de Jornod (1985 à 1988).

2.1. SITUATION GEOGRAPHIQUE ET DESCRIPTION DES ZONES D'ETUDE

2.1.1. Les Cornées

Canton de Neuchâtel; 46°55'N, 6°32'E.
 Altitude comprise entre 900 m et 1240 m.
 Période d'étude: hiver 1984 - automne 1985.

Cette zone comprend principalement un anticlinal calcaire d'orientation SO - NE, très fissuré en surface et lapiézé.

A l'exception de quelques pâturages et clairières, il est recouvert d'une dense forêt de conifères où domine Picea abies, suivi de Abies alba, formant deux associations végétales typiques de l'étage montagnard supérieur et moyen: Abieti-Fagetum, Asplenio-Piceetum. Cette forêt est limitée au Sud et au Nord par des pâturages et des prairies de fauche.

La zone s'étend vers le SE jusqu'à une hêtraie de pente (Cardamino-Fagetum, Abieti-Fagetum, Seslerio-Fagetum) dominant le Val de Travers. Entre ces deux forêts s'étend un plateau vallonné recouvert de pâturages, boisés ou non, et de quelques petits bosquets isolés.

Les arbres et arbustes fruitiers tels que Sorbus spp., Crataegus spp., et Rosa spp. croissent surtout en lisière, dans les pâturages boisés, ou dans les haies.

L'impact humain y est faible (environ une ferme par km²), et consiste essentiellement en bûcheronnage et élevage de bovins.

Le climat de la partie Nord, bordant la vallée de la Brévine, est particulièrement rude. La température annuelle moyenne relevée à la station météorologique du village de la Brévine (1042m), située à quelques kilomètres, est de 4.4° (1984-87). La température aux Cornées descend parfois en dessous de - 40° en hiver. La partie Sud de la zone est un peu plus tempérée.

La pluviosité annuelle moyenne est abondante: 1644 mm à la Brévine (1984-87), et la couverture neigeuse, qui peut atteindre 2m, est présente pendant près de la moitié de l'année (de novembre à début mai).

2.1.2 Valangin

Canton de Neuchâtel; 47°01'N, 6°55'E.
 Altitude comprise entre 500 m et 1040 m.
 Période d'étude: hiver 1985 - automne 1986.

Cette zone peut être divisée en deux régions contiguës de topographie différente:

A) Les gorges escarpées du Seyon et les flancs de la montagne de Chaumont, recouvertes de forêts caducifoliées et mixtes où

F. sylvatica domine, suivi de P. abies et A. alba (Fagion, Phyllitydo-Aceretum), accompagnés d'espèces thermophiles telles que Quercus robur et Taxus baccata. Les arbustes fruitiers sont rares. Cette région s'étend jusqu'aux quartiers résidentiels périphériques de la ville de Neuchâtel. Les activités humaines y sont régulières et très diverses: bûcheronnage, exploitation de carrières, randonnée, équitation, militaire (tir).

B) Le Val de Ruz, vallée essentiellement agricole (maïs, blé, orge, etc.) et d'élevage, où les forêts se réduisent à de petits îlots dispersés (P. abies, Fraxinus excelsior), ou à des galeries boisées bordant les cours d'eau (Alnus spp., Salix spp., F. excelsior). Cette vallée comprend de nombreux villages, maisons isolées, et routes.

Le climat général de cette zone est plus tempéré que celui des Cornées et de la Chaux d'Abel. Les données météorologiques relevées de 1984 à 1987 aux stations de Neuchâtel (487m) et de Chaumont (1135m) indiquent des températures moyennes annuelles respectivement de 9.25° et 5.5°, et des précipitations moyennes annuelles de 1026,8 mm et 1250 mm.

2.1.3. La Chaux d'Abel

Canton de Berne; 47°09'N, 6°56'E.

Altitude comprise entre 1000 m et 1290 m.

Période d'étude: printemps 1985 - printemps 1987.

Cette zone correspond à celle du projet "prédateurs-proies" susmentionné, dont la surface est d'environ 30 km². La topographie en est vallonnée; plusieurs lignes de crêtes aux pentes boisées parfois assez abruptes divisent le paysage. La principale activité humaine est l'élevage de bovins. Environ 80 fermes, distribuées assez régulièrement sur toute la surface et assez isolées les unes des autres, sont reliées par de nombreuses petites routes. Très influencée par les activités humaines, la région se présente sous la forme d'une mosaïque de prairies, de pâturages, boisés ou non, et de forêts (14.5% de la surface) où l'épicéa domine (Abieti et Aceri-Fagetum). Comme pour la zone des Cornées, les arbres et arbustes fruitiers croissent surtout en dehors des massifs forestiers. Les érables (Acer pseudo-platanus) sont nombreux dans les pâturages boisés. Le climat humide, aux saisons contrastées, est assez semblable à celui des Cornées, mais les températures hivernales y atteignent rarement des minima aussi extrêmes. Les données météorologiques, relevées à la station de la Chaux-de-Fonds distante de quelques kilomètres, indiquent pour la période de 1984 à 1987 une température annuelle moyenne de 5.5°, et une pluviosité annuelle moyenne de 1460mm. La couverture neigeuse, pouvant atteindre 2m, persiste souvent plus de 5 mois.

Les recherches ont surtout porté sur le secteur Est de cette zone (Combe à la biche, Mont Soleil), où la proportion de surfaces boisées est plus élevée. Le reste de la surface a cependant été régulièrement prospecté par des relevés de traces et des piégeages. D'autre part, les captures et suivis de deux martres dont les domaines vitaux se trouvaient être partiellement ou totalement périphériques, ont élargi l'aire d'étude jusque vers le village des Breuleux, en territoire cantonal jurassien. Ce dernier secteur présente de grandes analogies avec la Chaux d'Abel, mais la proportion de forêts et de pâturages boisés y est plus élevée.

Les limites initialement choisies pour chaque zone durent être agrandies à cause de la distribution et de l'étendue des domaines vitaux des martres étudiées.

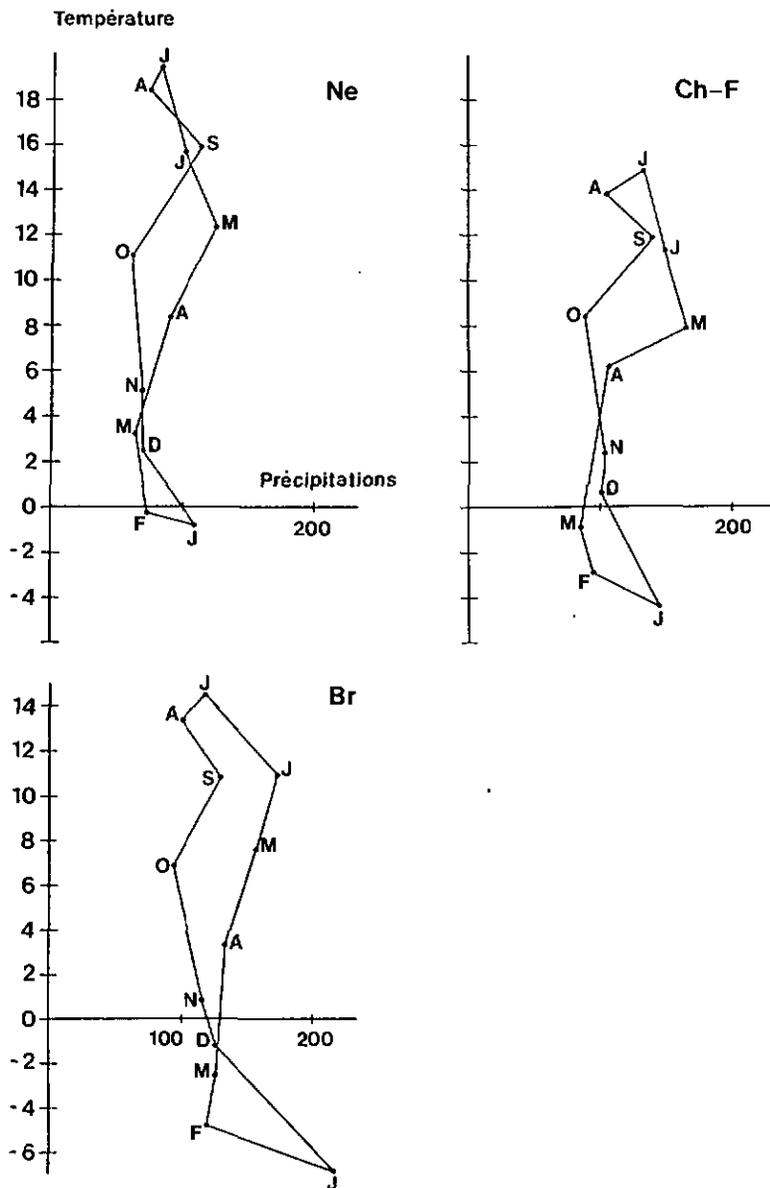


Figure 2 : Climatogrammes moyens relevés aux stations météorologiques les plus proches des trois zones d'étude : Neuchâtel (Ne) pour Valangin, La Chaux-de-Fonds (Ch -F) pour La Chaux d'Abel, La Brévine (Br) pour les Cornées. Les températures (°C) et les précipitations (mm) sont des moyennes mensuelles calculées sur quatre ans (1984 à 1987).

3. MATERIEL ET METHODES

3.1. MATERIEL ET METHODES DE TERRAIN

3.1.1. Piégeage

Les animaux ont été capturés à l'aide d'une vingtaine de trappes en grillage métallique résistant et à double porte tombante (mod. Tomahawk live Trap Co., n°206, Wisconsin, USA); poids: 3.2 kg, dimensions: 81.5 x 24.5 x 24.5 cm. Ces pièges sont pliables et donc fort pratiques pour le transport sur le terrain.

Ils ont été amorcés avec des têtes de poulets, ou des oeufs et du miel, déposés au niveau de la palette centrale de déclenchement. Nous avons renoncé à utiliser les têtes de poulets après quelque temps, parce qu'elles s'avéraient beaucoup trop attractives pour certains animaux non recherchés (chats, petits rongeurs, geais). Nous les avons remplacées par des oeufs, appâts plus sélectifs pour les martres, fouines, et putois (M. putorius). Ces oeufs ont parfois été cuits et attachés au grillage à l'aide d'un mince fil de fer, car certaines martres avaient pris l'habitude d'emporter l'appât sans déclencher le piège. Précisons que le miel déposé sur les oeufs et dans le piège est d'un attrait autant olfactif que gustatif. Les trappes ont été régulièrement enduites d'une fine couche de cire d'abeille à chaud. L'agréable odeur de cette cire est attrayante, et masque les odeurs du piègeur. Dans ce même but, les pièges furent manipulés autant que possible avec des gants. Ces techniques, développées pendant les six premiers mois de piégeage, nous ont permis d'améliorer sensiblement le rendement des captures.

Les pièges ne sont en général pas répartis au hasard sur le terrain, mais ont été placés à des endroits jugés favorables

tels que lieux de passage, de nourrissage, ou de marquage. Si possible, ils ont été posés ouverts (bloqués) et amorcés pendant une à trois semaines avant d'être tendus pour la capture. Un contrôle régulier permet de remplacer les oeufs disparus. L'animal s'habitue ainsi à venir s'alimenter à cet endroit, et sa méfiance s'atténue.

La stabilité, et surtout le camouflage des trappes avec du feuillage et des branches sont très importants, d'une part pour éviter leur déplacement par les animaux ou les promeneurs (4 pièges ont malgré tout été emportés), et d'autre part afin de diminuer le stress de l'animal qui se sent moins vulnérable et qui se trouve protégé des intempéries.

Finalement, le piège et ses alentours sont aspergés avec du lisier filtré pour masquer toute trace d'odeur humaine.

Les pièges sont contrôlés chaque matin, au cours d'une tournée nécessitant de 2 à 4 heures de marche, l'usage d'un véhicule étant rarement possible.

Les sessions de piégeages durent en général 1 à 2 semaines, parfois jusqu'à 2 mois pour la recapture d'un individu particulier.

3.1.2. Récolte des fèces

Le matériel recueilli pour l'analyse du régime alimentaire a pour origine:

- Les contenus stomacaux et intestinaux des martres disséquées.
- Les fèces trouvées soit dans les cages des martres capturées, soit sur le terrain lors des suivis de traces sur neige ou par télémétrie.

Ce matériel est conservé dans de l'alcool à 70% pour éviter toute dégradation.

Comme il est pratiquement impossible de distinguer uniquement d'après l'aspect et l'odeur les laissées de la martre de celles de la fouine, nous n'avons retenu que celles de provenance certaine. Ainsi près de 200 fèces récoltées au hasard sur le terrain ont été éliminées.

3.1.3. Relevé de traces

La description des traces et empreintes des mustélidés, figurent notamment dans les livres de Chaigneau (1957), Hainard (1971), Bang & Dahlström (1977), Mermod & Marchesi (1988). Les empreintes de martre se distinguent souvent mal de celles de la fouine, ce qui a entravé notre travail. Nous avons donc principalement suivi les traces sur neige de martres étudiées par télémétrie. De surcroît les margues sporadiques faites par l'antenne du collier émetteur sur la neige ont facilité les recherches.

Outre la découverte de fèces, ces suivis de traces fournissent de nombreuses informations sur les comportements de chasse et de

prédation, sur les déplacements et les lieux fréquentés par l'animal, et sur bien d'autres activités. Ces observations ont été prises sur dictaphone portatif, d'emploi pratique sur le terrain.

3.1.4. Radiotéléométrie

L'ensemble des appareils d'émission et de réception employés pour la téléométrie a été développé par K. Wagener © (Cologne, D.).

Les émetteurs de type MH/A sont fixés à l'aide d'un collier en plastique doublé de cuir au cou de l'animal. Ils sont équipés d'une antenne rectiligne et flexible d'environ 15 cm, qui repose sur le dos de l'animal. L'ensemble pèse environ 35-40 g. Les fréquences utilisées se situent entre 147.500 et 148.500 MHz (normes PTT). Alimentés par une pile au lithium, ces émetteurs ont une durée de vie théorique de 3 à 4 mois. En pratique certains ont cessé d'émettre après deux mois seulement (ce qui a provoqué la perte de deux martres), d'autres ont tenu plus de six mois. Cette durée de vie théorique nous a contraint à prévoir des recaptures après trois mois d'observation. Compte tenu des difficultés de capture, cette durée de vie est trop courte pour l'espèce étudiée.

Le rythme de pulsation est de 40 à 60 signaux par minute; leur portée varie de 1 à 10 km selon la configuration topographique et le milieu.

Deux martres légèrement irritées au cou par le collier nous ont incités à doubler celui-ci d'une bande de mousse autocollante. En ne serrant pas trop le collier autour du cou de l'animal (il doit pouvoir coulisser librement), ce genre d'incident a été évité.

Le signal est perçu par l'observateur grâce à un récepteur multibandes portatif (KWK 202) et une antenne Yagi à deux éléments (PH CV). La puissance et la variation d'intensité du signal permettent d'apprécier l'éloignement de l'animal et de déterminer s'il est actif ou au repos. Sa direction donne par triangulation la position du sujet.

Les localisations se font par suivis à pieds "au plus près" de l'individu marqué (entre 50 et 300 m), mais de manière à ne pas perturber son activité. Cette distance limite d'observation dépend de nombreux facteurs, et ne peut être estimée que par expérience.

La précision des localisations diminue avec l'éloignement. Aussi, lorsque la martre se trouvait dans un écotone (lisière par exemple) nous nous sommes rapproché d'elle, et avons augmenté le nombre de mesures afin de mieux déterminer le type d'habitat fréquenté.

Les recherches régulières des gîtes de repos diurnes des martres ont été exécutées au rythme de 2 à 3 fois par semaine. Dans la

mesure du possible, tous les mois chaque individu a été suivi durant 24h à raison de quatre sessions de 4 à 8 heures. Lors de ces suivis, la position, le biotope, l'activité, les conditions météorologiques et diverses remarques plus générales ont été relevés toutes les 30 minutes.

3.2. MATERIEL ET METHODES DE LABORATOIRE

3.2.1. Capture

Tous les mustélidés capturés sont transférés sur le terrain, du piège dans une cage de transport, par l'intermédiaire d'une boîte de transfert vitrée, puis sont amenés au laboratoire. Les animaux sont en général traités dans l'après-midi ou le jour suivant leur capture, après quelques heures de repos qui leur permettent de se remettre du stress éventuel dû au piégeage.

3.2.2. Narcose

Les martres sont d'abord pesées dans une boîte de transfert, pré-anesthésiées à l'éther, puis endormies sous narcose profonde par injection intramusculaire de 0,3 ml de solution à 50 mg/ml de chlorate de kétamine (Kétalar: Parke-Davis) par kilogramme de poids corporel. Ce dosage est suffisant pour 15 à 30 minutes de léthargie complète. Nous avons dû fortement diminuer nos dosages par rapport à ceux employés par Weber (1986) pour le putois (1 ml de solution par kilogramme), car les martres semblent être plus sensibles au narcotique.

3.2.3. Examens

- 1) Poids: comme indiqué, l'animal est pesé avant anesthésie pour le calcul de la dose à injecter. Le poids donne aussi une information sur son état de santé.
- 2) Détermination de l'espèce: les martres ont été distinguées des fouines par l'aspect et la couleur du pelage et du plastron, et surtout par l'absence d'échancre sur la face externe de la dernière molaire supérieure (M¹).
- 3) Détermination du sexe: le sexe est déterminé par la présence du baculum des mâles ou de l'orifice urogénital des femelles. L'état de développement des testicules, de la vulve et des mamelles a également été noté.

- 4) Mensurations: les longueurs suivantes ont été relevées:
- TC : tête et corps; du museau à l'orifice anal.
 Q : queue; de l'orifice anal à la dernière vertèbre caudale.
 PP : patte postérieure; du talon à l'extrémité des doigts, griffes non comprises.
- 5) Etat général: observation de l'état de la dentition (usures, caries), du pelage (densité, mue), et d'éventuelles blessures.
- 6) Ectoparasites: les tiques et puces sont récoltées sur tout le corps de l'animal, spécialement au niveau de la tête et du cou. Leur détection est plus difficile sur le tronc à cause de l'épaisseur du pelage.
- 7) Endoparasites: les oeufs et larves contenus dans les fèces ont été mis en évidence par les méthodes de "baermanisation" et de Teleman décrites par Weber (1986).

3.2.4. Marquage

Le marquage individuel est fait par découpage d'encoches sur le bord des oreilles (Twigg 1978), selon le code développé par Debrot (1982) permettant de marquer 255 animaux différents. Ces encoches pouvant parfois disparaître après un certain laps de temps à cause d'une cicatrisation partielle, nous avons aussi dessiné le plastron de chaque animal pour faciliter leur reconnaissance. La forme du plastron, ainsi que le nombre et l'aspect des taches sombres qu'il possède, sont en effet de bons critères distinctifs individuels.

3.2.5. Radiographie

Cette technique permet:

- de déterminer l'âge des animaux par l'observation de la largeur de la cavité pulpaire des canines, ainsi que de la longueur et le développement de la crête sagittale (Crista sagittalis).
- de mettre en évidence d'éventuelles déformations ou lésions osseuses dues au nématode: Skrjabinylus nasicola ou au trématode: Trogloitrema acutum présents dans les sinus des mustélidés.
- de prendre quelques mensurations crâniennes tels que: largeur bi-zygomatique (BZ), longueur condylobasale (CB), largeurs de la boîte crânienne (BC) et mastoïdienne (MA).

3.2.6. Lâcher

Afin qu'elles puissent se remettre de l'effet de la narcose, et pour vérifier le bon fonctionnement du collier émetteur, les martres sont gardées 12 à 24 heures dans une salle (4.9 x 2.55 x 2.35 m) ou une cage d'observation (2 x 0.5 x 0.5 m), et sont nourries de 3 à 4 souris de laboratoire.

Quelques individus ont été maintenus plus longtemps en captivité (1 à 2 semaines) pour des observations particulières de comportements alimentaires (études de B. Seeger) ou de réaction vis à vis du port du collier émetteur.

Les animaux sont relâchés non loin du lieu de capture.

3.2.7. Recapture

En cas de recapture, le mustélidé est pesé, son état général est contrôlé, et son collier est éventuellement changé.

3.2.8. Manipulation des cadavres

Les martres mortes (chassées, écrasées) souvent écorchées, voire démembrées et décapitées, nous ont été fournies par des gardes-chasse et des taxidermistes.

Les mensurations permises par leur état ont été relevées et, si la décomposition n'était pas trop avancée, elles furent disséquées pour prélever le contenu digestif, contrôler la cause du décès et rechercher d'éventuels endoparasites. Les crânes, de même que les bacculums des mâles, ont été cuits, débarrassés de leurs chairs, et blanchis à l'eau oxygénée (5%), pour être conservés en collection. Une canine fut déchaussée de chaque crâne pour la détermination de l'âge de l'animal (c.f. chap.3.2.10).

3.2.9. Analyses du régime alimentaire

Nous avons tenté, au début de l'étude, de distinguer les fèces de la martre de celles de la fouine par chromatographie sur gel (plaques TLC 5554 E. Merck ⊕, D.) des sels biliaires qu'elles contiennent, à partir des méthodes employées par Svendsen (1980) et Mark et al. (1980), et des conseils techniques fournis par la firme Merck (Merck, 1975). Les résultats n'ont pas été ceux escomptés. Appliquée avec plus ou moins de succès pour d'autres carnivores par les auteurs cités plus haut, cette technique ne semble pas assez fine pour distinguer des espèces aussi voisines que les nôtres. Elle est de plus assez dispendieuse en temps, et se révèle donc peu pratique pour l'analyse d'un grand nombre d'échantillons.

Pour l'analyse du régime, les échantillons sont d'abord dilacérés sous la loupe, et les fragments de proies triés en 5 grandes catégories: mammifères, fruits, oiseaux, insectes, et divers.

Les restes d'appâts (oeufs de poule, têtes de poulets) ne sont pas comptés.

Les restes de proies sont identifiés soit à l'aide des ouvrages de Debrot et al.(1982) et Chaline et al.(1974) pour les poils et les dents de mammifères, celui de Day (1966) pour les plumes d'oiseaux et de Hoehner (1973) pour leurs oeufs, soit par comparaison à des collections personnelles de griffes, becs et plumes d'oiseaux, de graines de fruits (fig.3), et de coléoptères. D. Borcard, entomologiste à l'Institut, nous a grandement aidé pour la détermination des Carabidae.

Dans la catégorie "divers", très variée, sont groupés les rares amphibiens et reptiles trouvés, les déchets alimentaires humains (os, légumes), les débris végétaux (feuilles, graminées), et les oligochètes. Les soies (chaetae) d'oligochètes sont recherchées à la loupe par transparence, et rapidement dénombrées.

Tous les restes de proies sont comptabilisés, pour autant qu'ils représentent plus du 10% du volume de l'échantillon pour les vertébrés et les fruits et plus du 30% pour les insectes et les végétaux, cela afin de ne pas surestimer ces dernières catégories dont les fragments sont en général plus volumineux. En revanche, certaines proies comme les mollusques et surtout les oeufs (dont les coquilles ne sont pas toujours absorbées) sont certainement sous-estimées.

Les oligochètes posent un problème plus délicat: nous avons constaté que les soies trouvées dans les fèces peuvent provenir du contenu stomacal d'une proie consommée par le mustélide, la taupe (Talpa spp.), les musaraignes (Sorex spp.), ou les Carabidae par exemple. Pour mettre en évidence ce phénomène, des mantes captives nourries depuis plusieurs jours uniquement avec des souris de laboratoire et dont les laissées étaient dépourvues de soies furent alimentées avec des taupes renfermant (après vérification) des soies dans leur contenu digestif. Par la suite, toutes les fèces formées de poils de taupe comprenaient des soies en nombre variable. Celles qui contenaient seulement des poils de souris blanches en étaient en général dépourvues. Les fèces de mantes alimentées de souris et de lombrics contenaient également des soies, mais en nombre plus important.

Nous avons donc fixé un nombre limite de 50 soies environ par fèces, en dessous duquel il n'en est pas tenu compte. Cette limite est nécessairement arbitraire. De plus, la détection des soies n'ayant pas été faite régulièrement pour la zone des Cornées, nous avons renoncé à donner des pourcentages pour les oligochètes, et ils ne seront jamais inclus dans la catégorie "divers".

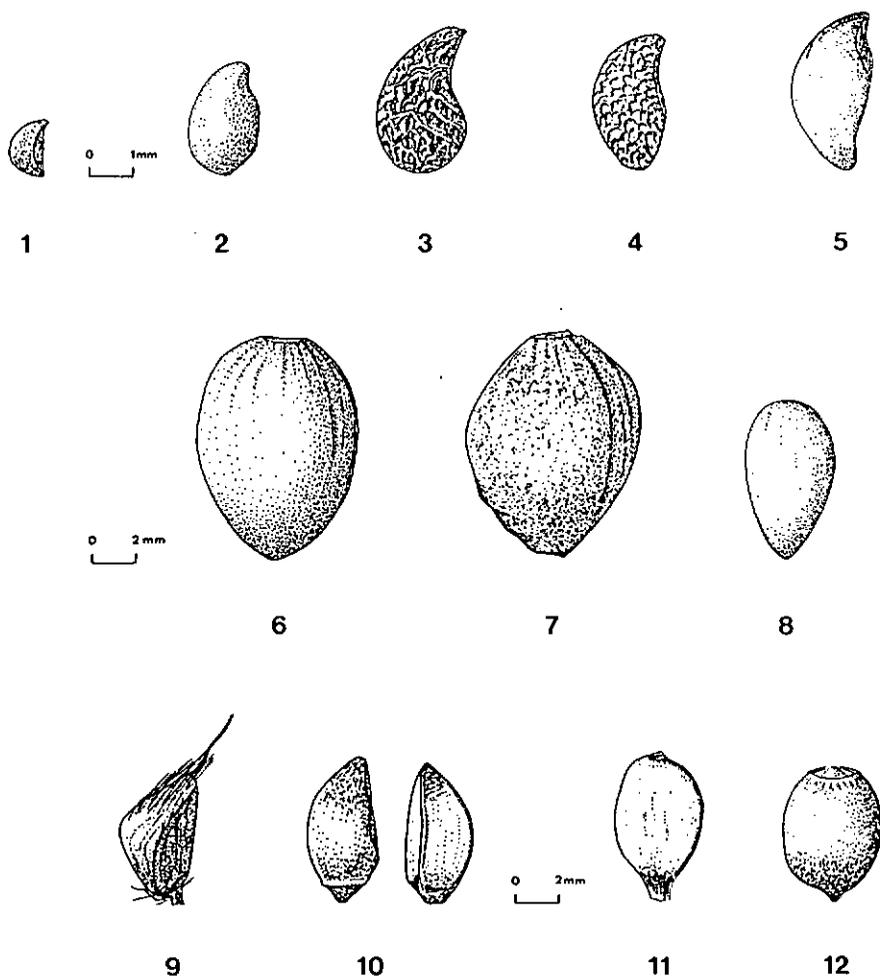


Figure 3 Graines des principaux fruits consommés par la martre. (Dessin : F.Burri)

1: Vaccinium myrtillus 2: Fragaria vesca 3: Rubus fruticosus 4: Rubus idaeus 5: Sorbus aucuparia
 6: Prunus avium 7: Prunus spinosa 8: Malus sylvestris 9: Rosa spp. 10: Sorbus aria 11: Viscum spp. 12: Taxus baccata

Pour le calcul de la niche alimentaire (BS) et du chevauchement des régimes (α) nous utilisons respectivement les formules de Hespeneheide (1975), et de Pianka (1975):

$$BS = (B - 1) / (n - 1) ; B = (\Sigma p_i^2)^{-1}$$

où n = nombre de catégories considérées

p_i = proportion de chaque catégorie sur le nombre total d'items.

$$\alpha_{xy} = \frac{\sum_i^n p_{ix} * p_{iy}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ix}^2 * \sum_i^n p_{iy}^2}}$$

p_i = proportion de chaque catégorie alimentaire des espèces x et y

Si $\alpha = 1.00$ les régimes sont identiques et si $\alpha = 0$ ils ne contiennent aucune proie en commun.

3.2.10. Détermination de l'âge

L'âge des martres décédées a été évalué d'après le comptage des anneaux cémentiques des racines dentaires.

Pour ces analyses nous avons suivi les techniques indiquées par A. Kappeler de l'Université de Berne (comm.pers.) qui s'inspirent de celles présentées par Grue & Jensen (1979): une dent, de préférence une canine où les lignes de croissance se distinguent bien, est prélevée sur la mâchoire, puis décalcifiée dans une solution de HNO_3 (5%) et de formaline (4%). La canine ramollie est sectionnée sagitalement à l'aide d'un microtome à cryostat pour obtenir des coupes d'environ 14 à 16 micromètres d'épaisseur, qui sont ensuite colorées à l'hématoxyline de Meyer ou de Harris.

Puis ces coupes sont montées entre lames et lamelles dans du Merckoglas (E. Merck, Darmstadt, D.), et observées au microscope optique ordinaire (grossissement: 10x-20x).

Les lignes de ciment ne sont pas toujours faciles à distinguer chez la martre, et leur comptage exige une certaine pratique, particulièrement chez les individus âgés où elles sont très serrées. La précision de la méthode est en général d'une année.

La validité et les limites de cette technique pour M. martes (bien que déjà appliquée par Grue & Jensen sur ce mustélidé) ne sont à notre connaissance pas vérifiées, faute de comparaisons avec des martres d'âge connu. Strickland et al. (1982, et cités par Clark et al. 1987) ont démontrés cependant qu'elle convient bien pour Martes pennanti et Martes americana.

Les juvéniles (<1 an) se reconnaissent facilement par leurs très larges cavités pulpaire, bien visibles sur les radiographies des dents.

Par souci éthique, nous n'avons pas prélevé de canine sur les mères capturées, qui ont seulement été radiographiées. Deux classes d'âge peuvent donc être distinguées chez ces animaux: les juvéniles, et les adultes âgés de plus d'une année.

3.3. ANALYSES DES DONNEES

3.3.1. Analyses des domaines vitaux (DV)

Chaque position de l'animal sur le terrain est indiquée par un chiffre sur une carte topographique. Ce numéro et le lieu-dit sont reportés sur fiches.

Par la suite, les coordonnées (carte nationale de la Suisse 1:25000) de chacun de ces points sont calculées à l'aide d'une table traçante et un programme de lecture.

Ces fichiers de données sont alors traités sur PC IBM-compatible (Supra 88 XT) par le programme MC Paal version 1.2 (M. Stüwe, Front Royal, USA), qui permet la représentation graphique et le calcul des domaines vitaux (DV) selon 6 méthodes différentes:

1. Quadrat (histogramme) (Siniff & Tester 1965): le programme superpose une grille de maille choisie (largeur d'une cellule en mètre) aux positions de l'animal. Le nombre de localisations dans chaque cellule est donné, mais la surface couverte par ces points n'est pas calculée.

Cette méthode permet de bien visualiser l'utilisation de l'habitat (cellules fréquentées ou non), l'intensité de cette utilisation (nombre de points par cellule), ainsi que des lieux de passage réguliers. Elle n'est en revanche pas aussi avantageuse que les autres méthodes pour le calcul de la surface vitale (décompte des cellules), car elle exige un plus grand nombre de localisations (Macdonald et al. 1980, Voigt & Tinline 1980, Kenward 1987).

La grille choisie pour nos analyses a une maille de 100 m x 100 m; contrairement aux calculs de surfaces réalisés à l'aide des autres méthodes, sa représentation groupe les données obtenues par télémétrie ainsi que les observations de suivis de traces. Pour ces dernières, chaque cellule est comptabilisée autant de fois qu'elle est traversée par le trajet. La somme des carrés occupés équivaut à la surface du DV.

2. Polygone convexe minimum (PC) (Mohr 1947): méthode non paramétrique qui représente le plus petit polygone convexe contenant toutes les positions observées. L'aire incluse dans ce polygone est égale à la surface du domaine vital. Cette méthode, très souvent utilisée pour les vertébrés terrestres, offre l'avantage d'être relativement simple et rapide. Elle présente pourtant deux défauts majeurs (Jenrich & Turner 1969, Anderson 1982):

- un certain biais dû à la grandeur de l'échantillon: la

taille du DV augmentant plus ou moins asymptotiquement (selon sa forme) avec le nombre d'observations.

- si le DV n'est pas de forme convexe (ce qui est souvent le cas en milieu hétérogène) cette méthode peut surestimer la surface en englobant des secteurs totalement ignorés par l'animal. Pour pallier ce défaut, on peut utiliser la méthode du polygone concave.

3. Polygone concave (Stickel 1954): pour cette méthode le programme Mc Paal permet de choisir la largeur de la cellule de la grille (en mètres), largeur de laquelle dépendra la concavité du polygone.

D'autres méthodes préconisent:

- de choisir un point interne lorsque la distance entre deux points est supérieure à un quart de la largeur du DV (Harvey & Barbour 1965)

- de joindre deux points en tenant compte de la distance au centre de la moyenne arithmétique d'activité (Voigt & Tinline 1980)

- d'exclure les aires non utilisées (Ables 1969).

Bien que cette méthode semble dessiner les limites du DV de manière plus convaincante que la précédente, elle comporte dans son approche un élément arbitraire qui n'est pas satisfaisant (Kenward 1987).

4. Ellipse (Jennrich & Turner 1969): méthode paramétrique, connue également sous le nom de méthode bivariée normale ou index A4. Elle représente le DV sous la forme d'une ellipse comprenant 95% (seuil de probabilité) des localisations.

Cette méthode suppose que les points soient indépendants et distribués normalement autour du centre d'activité ou barycentre (Hayne 1949), défini comme la moyenne arithmétique (\bar{Sc}) des coordonnées de ces points. En réalité les localisations sont rarement distribuées normalement par rapport à ce centre (forme circulaire ou elliptique par exemple) et ces ellipses comprennent de larges surfaces inutilisées par l'animal, ce qui est souvent le cas pour la martre.

5. Transformation de Fourier (Anderson 1982): méthode non paramétrique, basée sur une analyse statistique élaborée de la distribution des localisations. Mc Paal génère une table de valeurs des surfaces contenant 5% à 95% des localisations de l'animal. La taille du DV est donc le calcul de la plus petite surface incluse par un certain pourcentage. Anderson (1982) constate une certaine altération des valeurs pour les échantillons de petite taille, spécialement lorsque le pourcentage choisi est grand (95% par exemple), du fait de la forte influence que peuvent avoir certains points périphériques. Selon cet auteur, une estimation à 50% réduit ce facteur et peut dès lors être utilisée pour comparer la taille relative de différents DV. Ce programme exige un nombre minimum de 40 relevés pour le calcul.

6. "Harmonic mean transformation" (HMT) (Dixon & Chapman 1980): méthode non paramétrique dont le centre d'activité (point de plus grande activité) n'est pas basé sur le centre S_c comme dans le cas de l'ellipse, mais sur le centre de la moyenne harmonique (Hc). Selon ces auteurs, S_c n'a pas toujours une réelle signification biologique, puisqu'il peut être situé en dehors de la surface vitale (pour les DV en forme de croissant par exemple). Le premier moment inverse ($1/\sqrt{M_{-1}}$) de toutes les localisations est calculé par rapport à chaque intersection d'une grille qui leur est superposée. La limite supérieure de la grille de Mc Paal est de 25 x 25 cellules, et sera celle choisie pour nos calculs. Le centre (Hc) est situé à l'intersection de la grille présentant le moment de valeur minimal.

Cette analyse de type algorithme crée une série de matrices de valeurs permettant de tracer des lignes de contours (isolignes) dont la longueur dépend du pourcentage choisi de localisations à contenir (fig.4). Ces isolignes d'aspect graphique comparable à des courbes de niveaux permettent, en diminuant progressivement les pourcents choisis, de cerner une à plusieurs aires d'intense activité ou "core area" Kaufmann (1962, dans Samuel et al. 1985), Ewer (1968).

Les qualités et défauts de cette méthode, relevés par Dixon & Chapman (1980), Spencer & Barret (1984), et Samuel et al. (1985), seraient trop longs à expliquer dans le présent travail. Relevons pourtant que les isolignes peuvent aussi encercler (DV de formes particulières, concentrations de localisations) des surfaces non fréquentées par l'animal.

Suivant les conseils des auteurs, nous avons choisi de représenter et calculer les aires des DV par des isolignes englobant 95% des localisations (HMT 95%). Ce pourcentage permet par exemple de ne pas tenir compte d'éventuels points périphériques, correspondants à une ou deux excursions exceptionnelles de l'animal.

Pour les "core area", après quelques essais nous sommes restreints à des isolignes de 50% (HMT 50%), qui donnent pour chaque martre une bonne représentation de l'aire de plus intense activité.

Il n'existe donc à ce jour aucune méthode parfaitement fiable pour calculer la surface du domaine vital, indépendamment de sa forme et de la distribution des localisations, et qui rende compte de l'intensité d'utilisation des différentes parties de l'habitat.

Les domaines vitaux seront estimés à l'aide de toutes ces méthodes, polygone concave non compris, afin de profiter des différentes possibilités d'analyses qu'elles offrent, et pour que leurs superficies puissent être comparées à celles qu'obtiendront d'autres auteurs. Pour les représentations graphiques, descriptions et comparaisons des surfaces vitales, nous avons en revanche choisi de nous limiter aux méthodes: 1) quadrat 2) polygone convexe 3) harmonic mean transformation, qui suffisent à l'analyse et à l'interprétation de nos données.

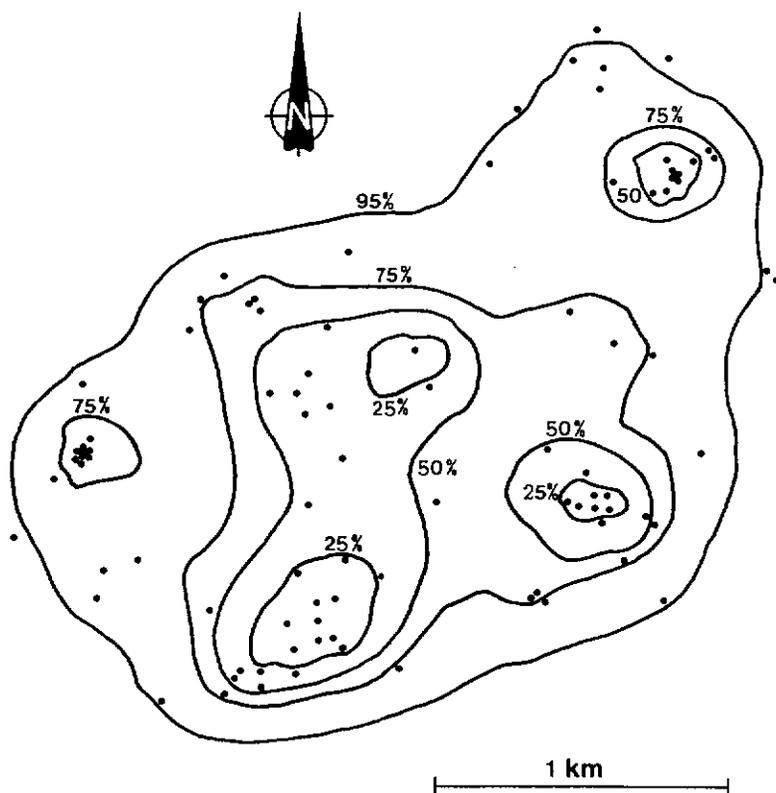


Figure 4 Exemple de représentation graphique d'un domaine vital (mâle MM12, 28.11.85 au 10.6.86) par la méthode de l'"harmonic mean transformation" (HMT). Les lignes de contours, ou isolignes, incluent respectivement 95%, 75%, 50% et 25% des localisations (N=107). Trois aires de plus intense activité ou "core area" sont cernées par les isolignes 50%.

L'ellipse 95% a d'emblée été écartée, car la distribution des localisations ne correspond pas aux conditions exigées par cette méthode.

3.3.2. Saisons

Pour les interprétations saisonnières des résultats, l'année sera divisée en saisons météorologiques de trois mois:

hiver: décembre à février
 printemps: mars à mai
 été: juin à août
 automne: septembre à novembre.

Le terme de période "nivale" sera utilisé par opposition à celui de période "estivale" pour désigner les mois de novembre à avril; mois pendant lesquels la neige peut recouvrir le sol dans nos régions.

3.3.3. Tests statistiques

Pour comparer deux proportions, nous avons appliqué le test du Khi^2 ou, pour les faibles échantillons, le test de fréquence double (tfd) (fisher exact probability test, Siegel 1956), aux risques choisis de $p \leq 0,05$ et $p \leq 0,01$.

Pour comparer deux moyennes, le test-t de Student-Fisher est utilisé. Lorsque l'échantillon ne suit pas une distribution normale, le test non-paramétrique de Mann-Withney (Mann-Withney U test, Siegel 1956) est préféré.

Les analyses multivariées des données ont été réalisées à l'aide d'analyses factorielles des correspondances (reciprocal averaging, Hill 1973).

Les corrélations calculées sont caractérisées par le coefficient de corrélation r et le niveau de probabilité p .

4. RESULTATS

4.1. POPULATIDNS

4.1.1. Piégeages

De février 1984 à octobre 1987 près de 3000 heures de piégeage (pose et contrôle des pièges) ont permis: 40 captures de 20 martres (Martes martes), 4 captures de putois (Mustela putorius), et 12 captures de 11 fouines (Martes foina).

Le tableau 1 indique pour chaque zone le décompte de ces captures par espèce et par sexe. Une description plus détaillée de chacune d'elle est donnée dans le tableau 27 en annexe.

La capture d'une martre ou d'une fouine n'est pas aisée. Pour chacune il faut compter en moyenne 2 à 3 semaines avec une quinzaine de pièges. Certains individus se sont fait prendre le jour suivant la pose des trappes, d'autres ont nécessité jusqu'à 1 à 2 mois de piégeage en continu.

Seront également comprises dans nos résultats les données provenant de deux martres capturées (dans les cantons de Bâle et Soleure) et mises à notre disposition par D. Weber, ainsi qu'une martre piégée par S. Debrot dans le Val de Ruz (canton de Neuchâtel) lors de son étude sur l'hermine (Mustela erminea) (Debrot 1982).

Si aucun cas de mortalité dû au piégeage n'est à signaler, nous devons tout de même déplorer le décès d'une martre mâle (MM19) n'ayant pas supporté la narcose.

Le nombre de martres capturées est plus élevé en été (N=16) et en automne (N=13), qu'au printemps (N=9) et en hiver (N=5). Mais il faut préciser que les conditions de piégeage sont plus difficiles lors de ces dernières saisons à cause de la neige et du froid qui bloquent souvent les trappes.

zone	espèce	captures			recaptures		
		N	m	f	N	m	f
Cornées	martre	2	1	1	3	-	3
	fouine	2	-	2	-	-	-
Valangin	martre	7	5	2	6	5	1
	fouine	3	1	2	-	-	-
Chaux d'Abel	martre	9	6	3	11	5	6
	fouine	5	3	2	1	-	1
Môtiers-Couvet	martre	2	1	1	-	-	-
	fouine	2	1	1	-	-	-
	putois	4	3	1	-	-	-

Tableau 1 Répartition des captures par zones, pour la période du 02.1984 au 10.1987.

Les captures des animaux de la Chaux d'Abel ont été réalisées en collaboration avec les membres du projet "prédateurs - proies".

collectif considéré (ad + juv)	N	Pf	valeur de p	résultat du test
premières captures	23	0.35	0.21	NS ($p > 0.05$)
cadavres	57	0.25	0.0002	HS ($p < 0.01$)
cadavres - écrasés	24	0.33	0.15	NS ($p > 0.05$)
cadavres - tirés	17	0.29	0.14	NS ($p > 0.05$)
cadavres - piégés	16	0.06	0.0005	HS ($p < 0.01$)

Tableau 2 Sex ratio des martres. Proportions de femelles (Pf), et comparaisons avec la sex ratio théorique de 1:1, par le test binomial exact.

Signalons enfin les captures anecdotiques de trois jeunes renards ainsi que de nombreux chats, écureuils, hérissons, geais, et Turdidae.

4.1.2. Cadavres, causes de mortalité

Nous avons reçu ou trouvé 51 carcasses et 3 crânes isolés de martres. Dix d'entre eux ne proviennent pas du massif jurassien, mais des Préalpes suisses. Nos résultats tiendront également compte de trois cadavres reçus et mesurés avant le début de cette étude.

Causes de mortalité: 30% de ces martres (N=57) ont été tirées essentiellement de septembre à janvier pendant la période de chasse. Le piégeage, effectué en grande partie de novembre à février pour la qualité des fourrures, est responsable du 28% des décès. Le pourcentage restant (42%) représente les martres écrasées tout au long de l'année. Les caractéristiques de ces cadavres sont détaillées au tableau 27 en annexe.

4.1.3. Sex ratio

La sex ratio peut être exprimée par la proportion de femelles (Pf) du collectif d'animaux considéré (Caughley 1977). Chez la plupart des vertébrés, cette proportion est de 0.5 à la naissance; autrement dit il naît autant de mâles que de femelles. C'est le cas par exemple chez l'hermine (Müller 1970). La sex ratio des martres à la naissance est mal connue, aussi émettons-nous l'hypothèse qu'elle est de 0.5 (1:1). Nos résultats sont comparés à cette valeur théorique par le test binomial exact (Conover 1980), de meilleur emploi dans ce cas que le test χ^2 . La signification du test est donnée par la valeur de p. Adultes et juvéniles sont regroupés dans tous les calculs.

Dans tous les échantillons, le nombre de mâles est supérieur à celui des femelles (tabl.2). Les sex ratio des premières captures et des martres tirées ou écrasées ne sont pourtant pas significativement différentes de la valeur théorique.

4.1.4. Reproduction

Malgré la rareté des observations visuelles des mères sur le terrain, quelques indications, souvent indirectes, sur leur cycle de reproduction ont pu être relevées.

1) Accouplement:

Le 3 juillet 1985 à 21 h 45, derrière le village de Valangin la femelle MM5 se déplace au sol sur les feuilles mortes ou sur les arbres en compagnie d'un autre individu. Ces deux animaux émettent régulièrement des ronronnements, des grondements sourds et de puissants cris aigus comparables à ceux que peuvent faire les chats. Les cris et virevoltes durent environ 1 h 15, puis subitement les mères se séparent, et la femelle cesse toute activité à 0 h 30.

Le développement externe des testicules permet d'estimer la période d'activité sexuelle des mâles: chez les mères décédées et capturées ces organes étaient nettement proéminents de juin à août (N=11), et regressés de septembre à mai (N=16). En mai et en août, quelques individus montraient un état de développement intermédiaire (N=5).

2) Appariement:

Quelques observations simultanées de mères des deux sexes peuvent être relatées:

La femelle MM6 et le mâle MM7 ont été capturés le 18.06.85 à moins de 500 m de distance, dans la zone de la Chaux d'Abel. Le mâle possédait des testicules bien développés, tandis que la vulve de la femelle n'était pas saillante. Les 22 et 23 juin ces deux mères se reposaient dans deux gîtes différents situés à une trentaine de mètres l'un de l'autre. Quelque temps après, le 8 et le 12 juillet, un autre mâle, non marqué, était proche de cette femelle.

A quelque distance de ce premier "couple", dans la région des Combes le 20.06.85, la femelle MM8 et le mâle MM9 ont également été piégés à environ 300 m l'un de l'autre. Les testicules du mâle étaient très proéminents. La vulve de la femelle était gonflée et suintante, et ses mamelles sécrétaient du lait.

Le 13.08.86 à 9 h, visible très distinctement aux jumelles, une femelle non marquée se déplace sur les arbres en compagnie du mâle MM15. Quinze jours plus tard, ce mâle est à nouveau accompagné d'une femelle. Ils se nourrissent pendant plus d'une heure de mûres et framboises dans un parterre de ronces, et effrayent par ailleurs une hermine qui émet un cri puis s'enfuit.

Enfin, un garde-chasse neuchâtelois a piégé le 15.05.86 une martre mâle adulte (M34) dans un chalet-refuge où une femelle élevait une portée (Lessy, Ne, alt. 1365 m).

Ces observations d'appariement se placent toutes de mai à août. D'autre part, à maintes reprises en hiver la neige garde les traces rapprochées et de même direction d'un mâle et d'une femelle. S'il est souvent impossible d'affirmer la simultanéité des déplacements des deux animaux, dans quelques cas le recouvrement de la piste de l'un d'eux par son partenaire, suivi de la situation inverse, nous permet de le démontrer. Ces appariements hivernaux, dont il est souvent question dans la littérature sous le nom de faux rut ou rut secondaire, ont été remarqués de décembre à mars: décembre (N=1), janvier (N=8), février (N=11), mars (N=10).

En dehors de ces exemples nous n'avons jamais vu que des mères ou des pistes de mères solitaires.

3) Mise bas:

Nous ne possédons que peu de renseignements sur la période et le lieu de mise bas, ainsi que sur l'importance de la portée:

Parmi les mères décédées, les femelles MA4 et M42 (11 ans), écrasées respectivement le 8.04.79 et le 25.03.85, présentaient pour la première 3 embryons bien développés dans ses trompes utérines et, pour la deuxième, 3 renflements de la trompe gauche et 2 renflements de la droite.

Seules deux des 6 femelles capturées pendant la période d'avril à juin étaient visiblement allaitantes. Il s'agit de MM8 (capturée le 20.08.85 à la Chaux d'Abel) et de MM11 (piégée le 14.04.87 dans cette même zone). Cette dernière, qui fut capturée pour la première fois en septembre 1985 à l'âge adulte, et suivie depuis lors par télémétrie, n'avait pas eu de portée au printemps 1986. Au printemps 1987, aucun signe particulier de reproduction n'a été enregistré jusqu'au 10 avril. Quelques jours plus tard, le 13 avril, de petits couinements caractéristiques révélaient la présence de nouveaux-nés dans le gîte visité: une cavité pénétrant sur plus d'un mètre de hauteur au coeur d'un épicea, l'unique trou de sortie se trouvait au niveau de la base du tronc, entre les racines. Plusieurs laissées jonchaient le sol à l'entrée du gîte. Capturée le lendemain, cette femelle présentait des mamelles gonflées, sécrétant du lait. La mise bas avait donc eu lieu entre le 10 au soir et le matin du 13 avril. Relâchée immédiatement, sans collier, elle est retournée à sa cavité.

Deux nichées ont été trouvées par les gardes-chasse dans le canton de Neuchâtel:

1) En mai 1986 les gardes découvrent dans une cabane située au Val de Travers (Lessy, alt. 1365 m) une portée de deux jeunes

martres, mesurant une dizaine de centimètres, aux yeux encore clos. Cette bâtisse, séparée de la forêt par une cinquantaine de mètres de pâturage, reste inoccupée durant toute la période hivernale, de décembre à mai. Le nid se trouvait entre le lattage et les tuiles du toit. La femelle, et peut-être le mâle cité plus haut, s'étaient copieusement nourris pendant l'hiver des rayons de cire d'abeille et des restes de miel, qui avaient été entreposés dans la chambre sous le toit. De nombreuses laisses trouvées dans et autour de la cabane attestent de ces repas.

2) Malgré le dénichage de ces deux jeunes en 1986, la femelle est revenue mettre bas en cet endroit au printemps 1987. Cette fois, les gardes ont ramassés (le 2 mai) trois jeunes martres guère plus développées que les précédentes.

Selon les indications fournies par Habermehl (1985), on peut estimer que toutes ces jeunes martres étaient âgées d'environ une à deux semaines. La mise bas a donc eu lieu dans la deuxième moitié du mois d'avril.

En résumé, l'accouplement a certainement lieu de juin à août. En dehors de cette période les martres adultes vivent généralement solitaires, sauf peut-être durant l'hiver où des appariements "secondaires" ont pu être observés.

La mise bas paraît avoir lieu dans nos régions dans le courant du mois d'avril.

4.1.5. Structure d'âge

La classification par âge des martres est basée arbitrairement sur les considérations suivantes:

1) Les mises bas pouvant avoir lieu en mars et avril (c.f. chap.5.1.4), le premier avril est choisi comme date de base pour les naissances.

2) Sont considérés comme juvéniles les individus ayant moins d'une année (classe d'âge 0+: 0-12 mois), c'est à dire capturés ou décédés avant le premier avril de l'année suivant leur naissance.

Ce critère présente deux avantages. Tout d'abord la reconnaissance d'un individu juvénile est relativement aisée grâce à la largeur de la cavité pulpaire de ses canines sur radiographie.

Ensuite cette date se trouve approximativement au milieu de la période de dépôt d'une nouvelle couche de ciment dentaire: février à mai (Grue et Jensen 1979). En cas de doute la date de décès/capture et la taille de l'animal permettent la distinction.

3) Sont considérés comme adultes, indifféremment de la maturité sexuelle, tous les individus ayant plus d'un an ($\text{âge} \geq 1+$).

Pour les animaux capturés, seules ces deux classes d'âge seront adoptées. Tandis que les animaux décédés (49 carcasses, 3 crânes isolés, 4 sujets décédés pendant l'étude), dont l'âge a pu être déterminé par le comptage des anneaux cémentiques, pourront être de plus répartis en classes d'âge plus précises d'une année ($0+, 1+, 2+, \dots$).

Proportions de juvéniles: les juvéniles ne dépassent pas le 30% des martres des différents échantillons (tabl.3). Aucune comparaison entre les proportions de ces échantillons n'est significative ($\text{Khi}^2, p > 0.05$). De même, les pourcentages de mâles juvéniles ne sont jamais significativement plus élevés que ceux des femelles ($\text{Khi}^2, p > 0.05$).

Fréquences et moyennes d'âge: la distribution des fréquences par classe d'âge pour chaque sexe est donnée à la figure 5. La mortalité est élevée en bas âge puisque les juvéniles des deux sexes représentent 30% des animaux décédés ($N=56$), et que 46% de ces martres n'atteignent pas 3 ans.

Les moyennes d'âge, juvéniles y compris, sont de 3.2 ans ($SD=2.3, N=56$) pour l'ensemble des martres, 2.9 ans ($SD=1.7, N=44$) pour les mâles, et 4.2 ans ($SD=3.6, N=12$) pour les femelles.

La comparaison mâles-femelles est presque significative ($t=1.76, \text{ddl}=54, p=0.08$).

collectif	total		mâles		femelles	
	N	juv	N	juv	N	juv
premières captures	23	22%	15	27%	8	13%
cadavres	57	30%	43	28%	14	36%
Ensemble des martres	80	28%	58	28%	22	27%

Tableau 3 Proportions de juvéniles dans les échantillons.
N : nombre de martres analysées

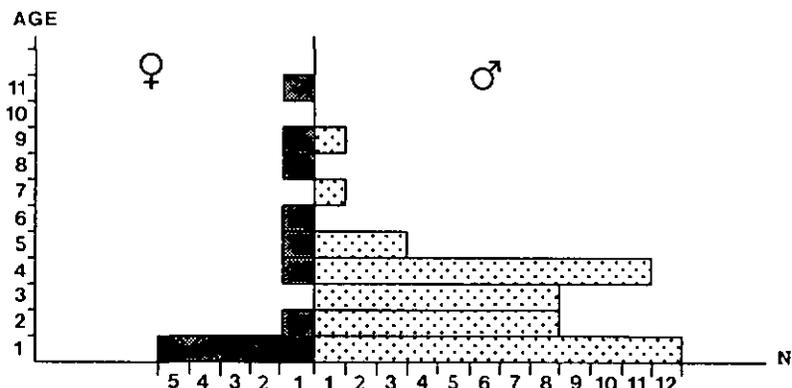


Figure 5 Fréquences par classes d'âge et par sexe des martres décédées (N=56).

4.1.6. Ectoparasites

1) Ixodides

Les 38 tiques récoltées, provenant de 11 martres piégées et d'un cadavre, appartiennent à une espèce exophile: Ixodes ricinus, et deux espèces endophiles : Ixodes (Pholeoixodes) hexagonus et Ixodes (Pholeoixodes) canisuga (tabl.4).

Taux d'infestation pour les martres capturées: 27.5% (N=40).

Ce sont essentiellement des femelles adultes de l'espèce I.ricinus, la plus abondante (73.7%).

Les infestations sont faibles, de l'ordre de une à cinq tiques par individu. Seule une martre mâle portait 12 adultes d'I.ricinus et une larve d'I. hexagonus. Quatre autres martres présentaient des infestations mixtes, l'une avec deux larves de tiques des espèces I.hexagonus et I.canisuga, les autres avec I.ricinus et I.hexagonus.

A l'exception d'une larve d'I. hexagonus trouvée en février, toutes les tiques ont été récoltées de mai à décembre. Le maximum d'individus (N=22) provient du mois de juin.

2) Siphonaptères

Nous avons trouvé, par une recherche non exhaustive, 27 puces appartenant à 4 espèces et sous-espèces (tabl.4), sur 10 martres capturées.

Taux d'infestation: 25% (N=40).

Les espèces les plus fréquentes, M.s.sciurorum (48.1%) et T.o.octodecimentata (40.7%) proviennent, à une exception près, uniquement de la Chauv d'Abel. En revanche, les trois individus des deux autres espèces (D.g.gallinulae, H.talpaee ssp.) n'ont été trouvés que sur des martres de Valançin.

Parasites	Hôte principal	Mad	Fad	NN	LL	Nm
IXODIDES						
<u>Ixodes ricinus</u> Linné 1758	Télotrope	4	24	-	-	9
<u>Ixodes hexagonus</u> Leach 1815	Carnivores Hérisson	-	3	3	3	7
<u>Ixodes canisuga</u> Johnston 1849	Carnivores	-	-	-	1	1
SIPHONAPTERES						
<u>Monopsyllus s. sciurorum</u> Schrank 1803	Ecureuil	7	6			7
<u>Tarsopsylla o. octodecimentata</u> Kolenati 1863	Ecureuil	6	5			2
<u>Dasypsyllus g. gallinulae</u> Dale 1878	Passereaux	2	-			2
<u>Hystrichopsylla talpae ssp</u>	Taupe	-	1			1

Tableau 4 Ectoparasites récoltés sur les martres capturées.

Mad : mâles adultes Fad : femelles adultes

NN : nymphes LL : larves

Nm : nombre de martres infestées

4.2. MORPHOMETRIE

4.2.1. Mesurations corporelles

Les mesures de poids et de tailles corporelles sont groupées pour toutes les martres capturées et décédées dans le massif jurassien dans le tableau 5, en fonction du sexe et de l'âge.

Les moyennes de poids rassemblent les pesées des premières captures et des recaptures.

Les différentes variables sont comparées au tableau 6 par classe d'âge et de sexe à l'aide du test-t. N'ont pas été retenues pour ces comparaisons les mesures de poids (N=2) et de la patte postérieure (N=1) des femelles juvéniles, car les données sont insuffisantes.

Toutes les mesures des mâles adultes sont significativement plus élevées que celles des femelles adultes.

Le dimorphisme sexuel, calculé pour chaque variable par le rapport de la valeur moyenne des mâles sur celle des femelles, est le suivant: Poids: 1.39, TC: 1.07, Q: 1.08, PP: 1.09

Les mâles sont donc environ 7% plus grands et 40% plus lourds que les femelles.

Bien que les valeurs obtenues pour les mâles juvéniles soient toujours plus élevées que celles des femelles juvéniles, seule la longueur tête-corps est significativement plus grande.

Aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les classes d'âge de chaque sexe, malgré des mesures généralement plus élevées chez les adultes.

Les moyennes calculées pour les quelques martres mâles adultes provenant des Préalpes sont les suivantes :

Poids: 1543.3 g (SD=179.3, N=3), TC: 451.6 mm (SD=12.3, N=9),
Q: 236.4 mm (SD=11.5, N=9).

Ces données ne sont pas significativement différentes de celles des mâles adultes du Jura (test-t, $p > 0.05$).

En ce qui concerne les variations de poids saisonnières, le manque de données nous contraint à la prudence. Cependant, les mâles montrent un poids maximal en hiver ($m=1623.9$, $N=7$), significativement différent (test-t, $p < 0.05$) de celui de l'été ($m=1418.8$, $N=16$) ou de l'automne ($m=1393.2$, $N=5$), mais pas de celui du printemps ($m=1537.2$, $N=5$). Les femelles atteignent un poids maximal au printemps ($m=1077.5$, $N=6$) et minimal en été ($m=1036.5$, $N=4$), mais ces valeurs ne sont pas significativement différentes (test-t, $p > 0.05$) de celles des autres saisons: automne ($m=1053.8$, $N=8$), hiver ($m=1065.2$, $N=5$).

Les données morphométriques des putois, déjà mentionnées dans les travaux de thèse de J.-M. Weber (1986) et de D. Weber (1987), et celles des fousines capturées et décédées figurent dans le tableau 27 en annexe.

	s	a	m	SD	N	MIN	MAX
PDS	M	A	1469.7	173.5	30	1240	1850
	F	A	1059.4	113.7	23	856	1264
	M	J	1359.4	129.7	7	1226	1600
	F	J	1150	212	2	1000	1300
TC	M	A	457.3	10.9	31	430	480
	F	A	427.3	14.9	14	405	450
	M	J	454.1	12.3	14	425	470
	F	J	424.2	11.9	6	407	439
Q	M	A	235.8	13.8	30	205	260
	F	A	218.9	9.3	12	205	237
	M	J	234.6	16.4	14	211	260
	F	J	220.8	11.9	5	200	230
PP	M	A	89.6	3.3	20	85	98
	F	A	82.1	2.4	11	78.5	86
	M	J	89.5	2.9	6	85	92
	F	J	81	-	1	81	81

Tableau 5 Morphométrie des mantes capturées et décédées du Jura (N = 69)
s: sexe a: âge m: moyenne SD: écart-type
N: collectif
M: mâle F: femelle A: adulte J: juvénile
PDS: poids (g) TC: long. tête corps (mm)
Q: long. queue (mm)
PP: long. patte postérieure (mm)

4.2.2. Mensurations crâniennes

Les mensurations prises sur les crânes préparés des martres décédées du Jura, ainsi que les longueurs des bacculums des mâles, sont indiquées au tableau 7. Ces valeurs sont comparées à l'aide du test-t par classe d'âge et de sexe dans le tableau 6. Pour chaque sexe, la mesure BC des juvéniles est supérieure à celle des adultes. Cette contraction de la boîte crânienne, due au vieillissement de l'animal, s'observe aussi chez d'autres mustélidés, dont l'hermine (Debrot 1982). Les dimensions des variables BZ (bi-zygomatique) et BAC (bacculum) sont plus élevées chez les mâles adultes que juvéniles.

Les mâles présentent des dimensions crâniennes plus importantes (5% à 9%) que les femelles.

Comme pour les mensurations corporelles, le dimorphisme sexuel est mieux marqué chez les adultes que chez les juvéniles.

	Pds	TC	Q	PP	CB	BZ	BC	MA	BAC
M ad.- F ad.	++	++	++	++	++	+	++	-	
M juv.- F juv.	-	++	-		+	-	-	+	
M ad.- M juv.	-	-	-	-	-	+	++	-	++
F ad.- F juv.	-	-	-		-	-	+	-	

Tableau 6 Comparaisons par le test-t de Student-Fisher de la taille des martres.

- : différence non significative ($p > 0.05$)
- + : différence significative ($0.05 > p > 0.01$)
- ++ : différence hautement significative ($p < 0.01$)

M : mâle F: femelle

Pds: poids TC: long. tête corps Q: long. queue

PP : long. patte postérieure

CB : larg. condylo-basale

BZ : larg. bi-zygomatique

BC : larg. boîte crânienne

MA : larg. mastoïdienne BAC : long. bacculum

	s	a	m	SD	N	MIN	MAX
CB	M	A	85.0	2.11	19	80.7	90.0
	F	A	78.1	1.06	3	76.9	78.8
	M	J	85.4	1.82	7	83.2	88.2
	F	J	80.5	4.87	4	76.4	86.5
BZ	M	A	50.5	3.09	19	38.9	53.5
	F	A	46.6	0.55	3	46.1	47.2
	M	J	48.2	1.09	7	47.0	50.1
	F	J	46.0	2.63	5	43.9	49.7
BC	M	A	36.5	0.96	18	34.3	37.6
	F	A	34.8	0.15	3	34.7	35.0
	M	J	37.7	1.12	8	36.3	39.1
	F	J	36.9	1.15	4	35.3	38.8
MA	M	A	40.7	3.11	19	37.5	53.0
	F	A	37.2	0.20	3	37.0	37.4
	M	J	40.0	1.09	8	38.4	41.8
	F	J	38.2	1.57	4	36.7	40.2
BAC	M	A	42.4	2.15	15	38.4	46.1
	M	J	38.2	1.57	7	35.9	40.6

Tableau 7 Dimensions crâniennes (mm) des martres décédées du Jura (N=42).
s : sexe a: âge m: moyenne SD: écart-type
N : collectif
M : mâle F: femelle A: adulte J: juvénile
CB : long. condylo-basale BZ: larg. bi-zygomatique
BC : larg. boîte crânienne MA: larg. mastoïdienne
BAC: long. baculum

4.3. REGIME ALIMENTAIRE

4.3.1. Récolte des fèces

Nos résultats portent sur l'analyse de 823 fèces et de 41 contenus stomacaux de martres (dont 10 se révélaient vides d'aliments) provenant de différents cantons du massif jurassien (Vaud, Neuchâtel, Berne, Jura, Bâle).

Les fèces sont d'aspect et de taille assez variables, suivant le type de proie qu'elles contiennent, et le lessivage qu'elles ont subi. Elles comprennent en général un à deux types proies ou items (73%, N= 823), et au maximum six. Il en va de même pour les contenus stomacaux.

La valeur énergétique des différentes proies n'étant pas identique (et leur volume à notre avis trop difficile à estimer, surtout pour les fruits et les insectes), l'expression de nos résultats devra être comprise en termes d'abondance relative.

Le tableau 8 donne la fréquence des fèces dans les différents lieux de ramassage. La plupart sont trouvées au sol, au hasard, ou sur des voies de passage tels que chemins et sentiers, et sur des objets proéminents tels que souches, arbres tombés etc...

Le mode de recherche influence certainement ces pourcentages: ainsi le nombre de fèces trouvées sur les arbres est assurément en deçà de la quantité réelle d'excréments déposés par la martre en ces lieux. 34% des fèces (N=803) furent récoltées dans un rayon d'environ 30 m autour du gîte. Ce pourcentage (bien que certainement trop fort car la chance de trouver des fèces autour du gîte est plus grande) est nettement plus élevé en hiver, et correspond, comme nous avons pu l'observer, à une défécation dans le gîte ou depuis celui-ci, la martre évitant ainsi une perte calorifique. Ces fèces représentent probablement aussi un marquage des lieux de repos ou de reproduction.

Les suivis de traces sur neige ont permis de constater que la martre peut déposer une à plus de six laissées par nuit (c.f. chap.4.8.4).

Il n'est pas rare de trouver des laissées près des lieux de nourrissage, et certains endroits et passages (murets, souches, roches) servent régulièrement de latrine. Des amas importants de fèces n'ont été observés qu'à proximité des gîtes.

Les laissées et mictions sont réparties de façon aléatoire sur la surface vitale. Elles ne sont pas plus fréquentes en bordures de domaine. Une même répartition est relevée par Pulliainen (1981b, 1982), qui lui confère une signification de marquage intraspécifique.

	%
Sol	44.5
Chemin / sentier	24.7
Souche	7.8
Muret	5.2
Captivité	3.9
Caillou	3.1
Roche	2.2
Tronc couché	2.2
Maison	2.0
Cavité	1.5
Nid	1.4
Sur arbre	0.5
Butte	0.5
Autres	0.5
Total	100 %

Tableau 8 Proportions de fèces trouvées dans les différents lieux de récolte (N = 803).

4.3.2. Aspects généraux du régime, qualitatifs et quantitatifs

En plus de l'aspect qualitatif (liste des aliments), nos résultats indiquent en général les pourcentages de chaque type de proies (items) par rapport au nombre total d'aliments identifiés, et plus rarement par rapport au nombre total de fèces analysées. Soit respectivement le pourcentage "absolu" et le pourcentage "de présence" selon Kalpers (1983).

La martre consomme une grande variété de proies, aussi bien végétales qu'animales (tabl. 9). Son spectre alimentaire est très large puisque nous avons notamment recensé 61 espèces et 54 genres différents, hormis les débris végétaux, les déchets alimentaires humains et les proies identifiées avec moins de précision au niveau systématique.

Les mammifères occupent la première place du régime, soit le 38% des items (N=1566). Suivent les fruits, les insectes, les oiseaux et les divers.

		N	% 1)	% 2)	
MAMMIFERES	* Clethrionomys glareolus	127	8.1	14.9	
	* Apodemus spp	115	7.3	13.5	
	Microtus arvalis	9	0.6	1.1	
	Microtus agrestis	4	0.3	0.5	
	Microtus spp	20	1.3	2.3	
	Pitymys subterraneus	1	0.1	0.1	
	Microtus / Pitymys spp	89	5.7	10.4	
	Talpa europaea	82	5.2	9.6	
	* Sorex araneus	8	0.5	0.9	
	Sorex minutus	1	0.1	0.1	
	* Sorex spp	53	3.4	6.2	
	Arvicola terrestris sch.	37	2.4	4.3	
	* Sciurus vulgaris	24	1.5	2.8	
	Lepus capensis	9	0.6	1.1	
	* Capreolus capreolus	6	0.4	0.7	
	* Muscardinus avellanarius	4	0.3	0.5	
	Eliomys quercinus	2	0.1	0.2	
	Felis cat. / Vulpes vulp.	2	0.1	0.2	
	Mus musculus	1	0.1	0.1	
	Rattus spp	1	0.1	0.1	
	OISEAUX	Oiseaux non identifiés	45	2.9	5.3
		Turdus merula	8	0.5	0.9
		* Turdus philomelos	4	0.3	0.5
Turdinae		15	1.0	1.8	
* Parus ater		5	0.3	0.6	
Parus major		1	0.1	0.1	
* Parus cristatus		1	0.1	0.1	
Parus spp		7	0.4	0.8	
Corvus corone		5	0.3	0.6	
* Garrulus glandarius		2	0.1	0.2	
Pica pica		1	0.1	0.1	
Fringilla coelebs		3	0.2	0.4	
* Regulus spp		3	0.2	0.4	
Passer domesticus		2	0.1	0.2	
Sturnus vulgaris		1	0.1	0.1	
Ficedula spp		1	0.1	0.1	
* Troglodytes troglodytes		1	0.1	0.1	
Passeriformes non identifiés		63	4.0	7.4	
Asio otus		1	0.1	0.1	
Rapaces non identifiés		1	0.1	0.1	
Poules		2	0.1	0.2	
OEUFS		Oeufs non identifiés	6	0.4	0.7
		* Turdus philomelos	2	0.1	0.2
	Turdus merula	1	0.1	0.1	
	Ficedula spp	1	0.1	0.1	
	* Troglodytes troglodytes	1	0.1	0.1	
	Sturnus vulgaris	1	0.1	0.1	
	Poules	3	0.2	0.4	
Buteo buteo	1	0.1	0.1		

FRUITS	Rosa spp	107	6.8	12.5	
	Sorbus aucuparia	95	6.1	11.1	
	Sorbus aria	75	4.8	8.8	
	* Rubus idaeus	49	3.1	5.7	
	Rubus fruticosus	3	0.2	0.4	
	* Fragaria vesca	43	2.7	5.0	
	* Viscum spp	37	2.4	4.3	
	Pyrus spp / Malus spp	21	1.3	2.5	
	* Vaccinium myrtillus	21	1.3	2.5	
	Prunus domestica	6	0.4	0.7	
	Prunus spp	5	0.3	0.6	
	Ribes spp	5	0.3	0.6	
	Prunus avium	5	0.3	0.6	
	* Taxus baccata	4	0.3	0.5	
	Rhamnus cathartica	1	0.1	0.1	
	Fruits non identifiés	1	0.1	0.1	
	INSECTES	* Coleoptera	147	9.4	17.2
		Hymenoptera	73	4.7	8.5
		Insectes non identifiés	6	0.4	0.7
Diptera		1	0.1	0.1	
DIVERS	Débris végétaux	39	2.5	4.6	
	Déchets / charognes	19	1.2	2.2	
	Miel	11	0.7	1.3	
	Mollusca	5	0.3	0.6	
	Amphibia	3	0.2	0.4	
	Reptilia	1	0.1	0.1	
	Annelida	107	***	***	
TOTAL		1673	100 %		

Tableau 9 Régime alimentaire de la martre.

N : fréquence des items

1): pourcentage "absolu" (N items = 1566)

2): pourcentage "de présence" (N échantillon = 854)

* : proie de préférence forestière

56.2% (N=854) des fèces et contenus stomacaux contiennent des restes de mammifères.

Le groupe le plus important est celui des Arvicolidae (48.2%, N=595) avec, par ordre d'importance, les genres : Clethrionomys, Microtus, Arvicola, et Pitymys.

Le seul campagnol vraiment forestier, C.glaucolus, est le plus courant, suivi de peu par les campagnols des genres Pitymys/Microtus, que la martre chasse dans les clairières et le long des lisières.

L'examen des poils ne permet pas de distinguer les Pitymys des Microtus. Ces derniers sont cependant certainement plus fréquents car nous n'avons déterminé à l'aide des dents qu'un seul Pitymys contre 34 Microtus. Les Microtus sont aussi plus faciles à capturer par la martre, vu leur mode de vie moins souterrain.

Les autres petits rongeurs, mis à part les Apodemus (très nombreux) n'apparaissent qu'occasionnellement (5.4%, N=595).

L'écureuil (S.vulgaris), plus difficile à chasser que la plupart des autres mammifères, n'est pas une proie très régulière pour la martre dans nos régions. Mais les populations d'écureuils, estimées d'après le nombre de traces et de captures, étaient relativement basses au début de notre étude, et ont nettement augmenté à partir de l'automne 1986.

Les chevreuils (C.capreolus), chats (F.catus) et renards (V.vulpes) mangés, sont probablement des charognes.

La présence d'insectivores en nombre important (24.2%, N=595) est de prime abord assez surprenante, les taupes étant souterraines et les soricidés souvent négligés par les prédateurs.

La plupart des mammifères ingérés vivent sur le sol ou sont souterrains, ce qui corrobore l'importance (plus du 85%) des déplacements de la martre au niveau du sol (Nyholm 1970, Pulliainen 1981b, Marchesi 1985).

Les observations, essentiellement sur la neige, permettent de préciser ses techniques de chasse : elle explore systématiquement les broussailles denses, tas de branchages, cavités de toutes sortes, et autres lieux de refuge pour les rongeurs et insectivores. Sa taille ne lui permet pas, par contre, de pénétrer dans les galeries des micromammifères souterrains. Aussi les débusque-t-elle lors de leurs déplacements sur le sol ou lorsqu'ils remontent à la surface, aux trous de sortie ou dans les "taupinières". Nous avons vu par exemple une martre inspecter successivement presque toutes les "taupinières" d'une clairière (c.f. chap.4.7.4, point A de la figure 27). Au printemps, la martre creuse souvent dans la neige peu épaisse, à la recherche de nids de Microtus.

Elle consomme une grande quantité de fruits (30.5%, N=1566) tout au long de l'année (fig.6), principalement ceux des sorbiers (Sorbus spp.) (35.6%) et des églantiers (Rosa spp.) (22.4%) (N=478).

47.9% (N=854) des échantillons contiennent des fruits.

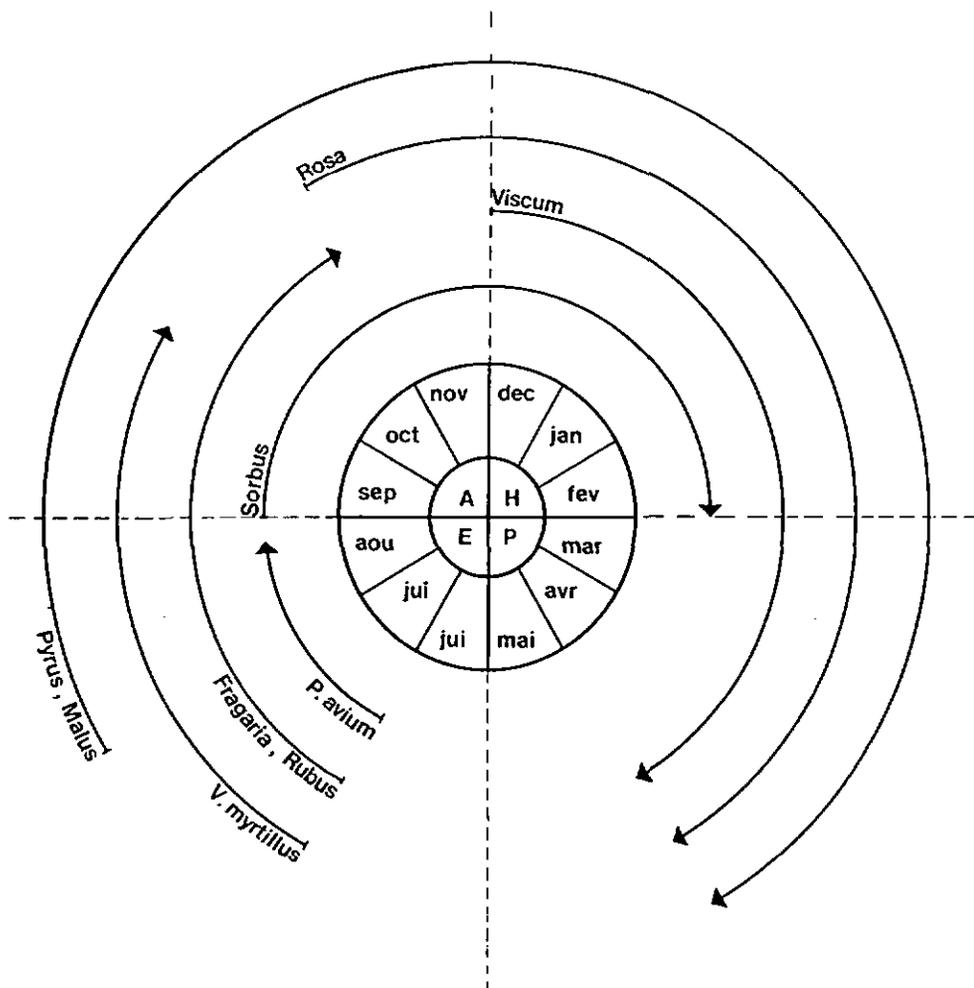


Figure 6 Cycle de consommation des fruits par la martre.

Le choix ne dépend pas uniquement de la disponibilité de ces fruits, mais aussi d'une préférence incontestable pour certains d'entre eux. Nous n'avons par exemple jamais trouvé de Sambucus spp. ou de Crataegus spp. malgré leur présence parfois abondante dans les régions concernées.

La martre cueille les fruits sur les arbres et les buissons, parfois à plus de 15 m du sol, ou les ramasse une fois tombés. Les fruits des espèces épineuses (Rubus spp., Rosa spp.) sont en général attrapés avec les dents depuis le sol, ou depuis un buisson voisin, l'animal se dressant à l'occasion sur ses pattes postérieures.

Les fruits avalés ne sont pas toujours mûrs, et parfois assez mal digérés (Sorbus par exemple). Des débris de feuilles et de tiges apparaissent souvent dans les fèces en même temps que les fruits.

Les insectes représentent la troisième catégorie en importance du régime alimentaire (14.5%, N=1566).

Il s'agit presque exclusivement de coléoptères (64.8%) et d'hyménoptères (32.2%) (N=227).

Comme nous n'avons pas toujours pu déterminer tous les fragments d'insectes, nous n'indiquons dans le tableau 10 que la liste des espèces et leur fréquence dans les fèces.

Près du 90% des coléoptères appartiennent à la famille des Carabidae. Les tailles extrêmes, citées dans la littérature, montrent que la plupart sont de relativement grande taille, supérieure à 15 mm, et allant jusqu'à environ 35 mm.

A quelques exceptions près, ces Carabidae sont surtout crépusculaires et nocturnes; ils se reposent et se déplacent généralement au sol. Ces remarques nous apportent indirectement des informations supplémentaires sur les habitudes de chasse de la martre.

Les hyménoptères, insectes sociaux, se trouvent souvent en plus grand nombre par fèces que les coléoptères. La martre peut s'attaquer à leurs nids, pendant la nuit, alors qu'ils sont inactifs (obs. pers.); d'autres peuvent être croqués de jour pendant la cueillette des fruits. Les fèces ont d'ailleurs livré à plusieurs reprises les nymphes et les larves de ces insectes.

Le mustélidé furète aussi aux alentours des ruchers à la recherche d'abeilles (A.mellifera), vivantes ou mortes, et de miel. Remarquons que la martre ne semble pas dérangée par le venin des hyménoptères, car les aiguillons se retrouvent régulièrement dans les fèces.

Nous avons observé peu d'oiseaux (ou leurs oeufs) dans les échantillons (21.1%, N=854) (12.4%, N=1566).

Plus du 70% (N=172) sont des passeriformes, essentiellement des Turdinae, Paridae et Corvidae. Leurs tailles sont très variables.

	N ---	TAILLES (mm) -----
COLEOPTERA Carabidae		
Carabus :		
C. monilis	44	17 - 32
* C. auronitens	24	18 - 34
* C. violaceus	24	22 - 35
C. nemoralis	22	18 - 28
* C. intricatus	3	24 - 36
* C. problematicus	2	20 - 30
* C. irregularis	1	19 - 30
Abax :		
* A. ater	20	16 - 21
* A. ovalis	4	11 - 15
Pterostichus :		
* Pt. selmanni	20	16 - 20
Pt. melanarius	6	13 - 17
* Pt. metallicus	6	12 - 15
Pt. niger	2	15 - 21
Pt. madidus	1	13 - 18
Autres		
* Molops piceus	2	9 - 14
Poecilus cupreus	1	9 - 13
Cychrus attenuatus	1	11 - 17
Loricera pilicornis	1	6 - 8
Agonum mülleri	1	7 - 9
AUTRES COLEOPTERA		
Geotrupes spp	17	12 - 25
Necrophorus vespilloides	1	12 - 22
HYMENOPTERA		
Vespula spp	57	
Apis spp	13	
Formicidae	2	
* Siricidae	1	

Tableau 10 Régime alimentaire de la martre.
Liste et fréquence des insectes déterminés.

Tailles: données extraites de la littérature
*: espèce se trouvant de préférence en milieu forestier

Plusieurs scénarios de chasse des oiseaux sont possibles :

1) Au nid, pendant la période de reproduction où adultes, oeufs et juvéniles peuvent être capturés, sans oublier les jeunes à l'envol. Citons par exemple l'observation d'une martre qui après avoir dévoré une merlette (T. merula) et ses oeufs au matin, s'est reposée toute la journée dans le nid vidé de ses occupants.

2) Au dortoir, ou au gîte de repos individuel. Des geais (G. glandarius) et des mésanges (Parus spp.) sont capturés au sol en hiver, dans des tas de bois, entre des racines d'arbres tombés, dans des creux de rochers.

3) La martre traque et débusque aussi les oiseaux pendant le jour ou au crépuscule. Une martre (MM11) s'était ainsi emparée d'un moyen-duc mâle (A. otus) pendant sa période de chant matinale le 31.03.87.

4) Découverte de cadavres ou de restes alimentaires.

Nous n'avons que peu de prédation sur des rapaces ou sur leurs oeufs, alors que la martre est bien connue pour ses visites de nichoirs (Baudvin et al. 1985b). Deux observations intéressantes ont pu être réalisées à ce sujet : une martre installée dans un nid d'épervier (Accipiter nisus), est houspillée par le couple de rapaces. Une autre, confortablement endormie en boule dans un nid de moyen-duc, avec deux jeunes hiboux perchés à moins de 20 m. Malheureusement, l'absence de restes ou fèces empêche de confirmer une quelconque prédation dans ces deux cas.

De plus la martre s'installe parfois dans des cavités de pic noir (Dryocopus martius) (c.f. chap.4.5.3), nid possible pour la chouette de Tengmalm (Aegolius funereus) entre autres.

Parmi les divers, les amphibiens (anoures) et reptiles (un seul lacertidé) ne sont que des proies exceptionnelles pour la martre.

Il est difficile de savoir si les débris végétaux (retenus seulement s'ils représentent plus du 50% de l'échantillon) comme les aiguilles de sapin, feuilles en tout genre, font vraiment partie du régime alimentaire, servent de ballast, ou sont absorbés en même temps qu'une autre proie.

Dans les déchets d'origine humaine, retenons la présence de viande, graisse et peau de lapin, porc et vache, ainsi que de légumes tels que choux, oignons etc.. Ces déchets sont trouvés par l'animal dans des dépôts d'ordures, des composts, ou des charniers.

Remarquons enfin le grand nombre d'échantillons contenant des soies d'oligochètes. Bien que certainement surreprésenté, ce groupe fait pourtant partie intégrante du régime de la martre, car des lombrics entiers se trouvaient dans plusieurs estomacs de ces mustélidés.

4.3.3. Variations saisonnières.

La figure 7 montre que le régime alimentaire varie fortement en fonction des saisons.

Les mammifères sont significativement plus chassés au printemps qu'aux autres saisons (Khi^2 , $p < 0.01$). Suivent l'hiver, l'été, et l'automne (Khi^2 , A-E et A-H : $p < 0.01$; E-H : $p < 0.05$).

Au niveau des genres identifiés, trois groupes ressortent avec des fluctuations saisonnières assez différentes:

1) Les rongeurs forestiers : campagnols roussâtres (C. glareolus) mulots (Apodemus spp.), écureuils (S.vulgaris) (N=266), chassés surtout au printemps (46.6%) et en hiver (22.6%).

2) Les rongeurs de milieux ouverts : Microtus, Pitymys, campagnols terrestres (A. terrestris) (N=160), capturés principalement au printemps (41.3%) et en été (26.9%).

3) Les insectivores : musaraignes, taupes (N=144), atteignent un maximum en hiver (38.2%) et des proportions quasiment identiques au printemps et en été ($\approx 30\%$). La taupe est surtout consommée en janvier - février (32%), et en juillet (21%, N=82).

La prédation sur les oiseaux s'exerce surtout en été, un peu moins en hiver (Khi^2 , $p > 0.05$), et très peu au printemps et en automne. Ils ont principalement été trouvés en juin - juillet (N=57) et en janvier - février (N=44).

L'été montre le plus grand nombre d'insectes (N=108), mais la proportion n'est pas significativement différente de celle de l'automne (Khi^2 , $p > 0.05$). Ils sont nombreux au printemps et presque absents en hiver (N=3). 94% des coléoptères (N=147) sont absorbés d'avril à octobre, avec un maximum en juillet-août (N=62). Les abeilles sont surtout prises en juillet-août, et près du 90% des guêpes (N=57) de juillet à novembre.

La martre absorbe des fruits durant pratiquement toute l'année, surtout en automne et en hiver (Khi^2 , A-H : $p > 0.05$). Ces deux saisons totalisent 66.1% (N=478) de la consommation annuelle. La présence de fruits est pratiquement nulle (N=2) pour les mois de mai et juin. C'est en septembre que la diversité en fruits est la plus grande (8 genres différents), mais leur abondance dans les fèces est maximale en septembre et décembre.

La niche alimentaire (BS) calculée à partir des 5 catégories de proies, mammifères, fruits, insectes, oiseaux, divers sans oligochètes, prend des valeurs moyennes, sauf pour l'été, présentant la niche la plus large.

été: 0.7994, automne: 0.5649, hiver: 0.4236, printemps: 0.4053

La valeur annuelle de BS est de : 0.6579.

En résumé, les caractéristiques de chaque saison sont les suivantes :

Printemps : une diversité étroite, axée sur les mammifères dont essentiellement : campagnols roussâtres, mulots, et le groupe Pitymys / Microtus. A cette saison commence la prédation sur les oiseaux au nid et les premiers coléoptères, alors que les fruits d'églantier disparaissent peu à peu.

Été : niche alimentaire large, répartie sur toute les catégories de proies. La martre dispose à cette saison d'une grande variété d'animaux et de végétaux.

Automne : niche alimentaire assez large. Grande diversité de fruits, les plus consommés étant l'alise (S.aria) et la sorbe (S. aucuparia). Moins de mammifères, mais toujours beaucoup d'insectes.

Hiver : caractérisé par le tandem mammifères-fruits, dont : les insectivores, et l'églantier. Parmi les oiseaux, on trouve surtout des passereaux tels que mésanges, geais, et troglodytes (T.troglodytes).

4.3.4. Différence de régime selon le sexe

596 fèces, récoltées dans les cages ou lors de suivis d'animaux, provenant donc de mères connues, nous permettent de comparer le régime de chaque sexe (fig.8). Si le régime alimentaire du mâle est globalement (par comparaison entre les 5 catégories de proies) différent de celui de la femelle (Khi^2 , $p < 0.01$; $\text{ddl} = 4$), la valeur du "chevauchement" de ces régimes est par contre très élevée $\alpha = 0.98$.

La femelle mange significativement plus d'oiseaux (tfd, $p < 0.01$), et le mâle plus de fruits (tfd, $p < 0.05$) et de divers (tfd, $p < 0.01$).

Pour ces catégories, la femelle se distingue par des proportions plus élevées de passereaux (10.1%, $N = 553$), et d'églantier (8.1%) que celle du mâle, qui consomme pour sa part plus d'allier (6.6%, $N = 572$), de fruits cultivés (31%) de déchets carnés (2.8%) et de corvidés.

En ce qui concerne les mammifères, le mâle mange nettement plus de Pitymys/Microtus (10.5%) et de lièvre (L. capensis), et la

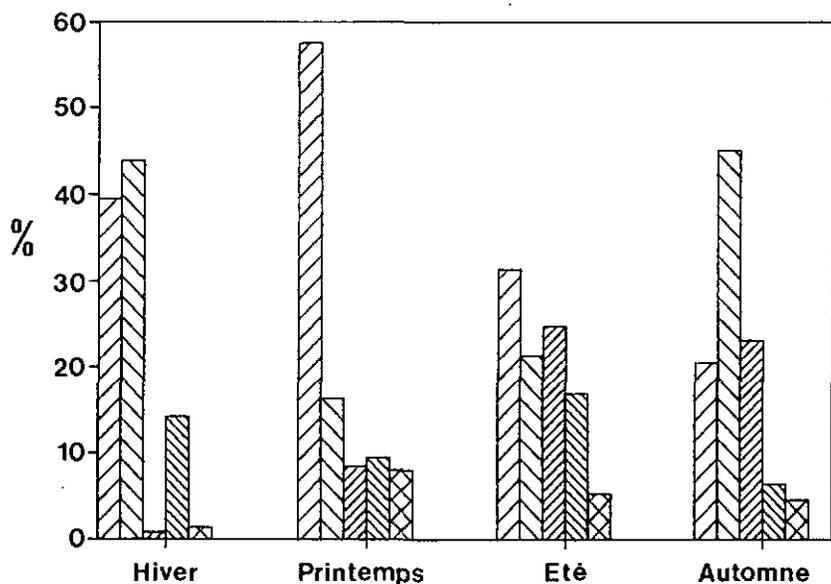


Figure 7 Variations saisonnières des catégories de proies. Pourcentage "absolu".

NH=364 NP=422 NE=435 NA=345

▨: mammifères

▤: fruits

▧: insectes

▥: oiseaux

▩: divers

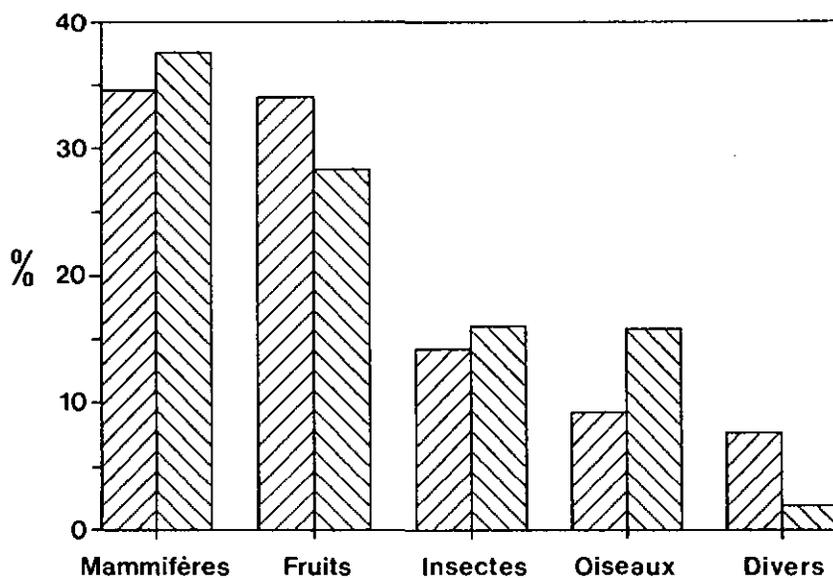


Figure 8 Différence de régime selon le sexe.

Pourcentage "absolu".

▨: mâles (N=572)

▤: femelles (N=553)

4.3.5. Spécialisations individuelles

Les martres effectuent des choix alimentaires certains, sélectionnant un ou plusieurs types de proies. Nous mentionnerons ici deux exemples, pris dans la zone de Valangin:

1) Le mâle MM12, suivi de novembre 1985 à juin 1986, avait un régime composé pour près d'un quart (23.8%, N=145) de gui (Viscum spp.). La découverte de ce fruit dans ses fèces est surprenante, mais les suivis de traces ont confirmé que non seulement il les cueillait très haut au sommet des arbres, mais aussi au sol, sur des branches ou des arbres tombés. Cet animal ne s'est nourri de gui que pendant les mois où la neige était présente, soit de décembre à début avril.

2) Un autre mâle MM10, dont le domaine vital bordait le Nord de la ville de Neuchâtel, préférait l'if (T. baccata), et les fruits cultivés : pommes (Malus spp.) et pruneaux (P. domestica), qu'il allait voler dans les jardins des villas. Ces animaux sont les seuls parmi toutes nos martres, à avoir consommé du gui ou de l'if, dans cette région ou ailleurs.

4.3.6. Variations régionales

Dans ce chapitre, nous nous proposons de comparer nos trois régions principales : Cornées (Co), Valangin (Val), Chaux d'Abel (Chx). Pour ces zones, la presque totalité des fèces (97.8%, N=773) a été récoltée sur deux années consécutives, à chaque saison.

Un premier test χ^2 appliqué pour la comparaison de ces trois zones, en fonction des cinq grandes catégories alimentaires, révèle que le régime des Cornées diffère globalement peu de celui de Valangin ($p > 0.05$, $ddl=4$). Par contre celui de la Chaux d'Abel est significativement différent de celui des deux autres zones ($p < 0.01$, $ddl=4$).

Le tableau 11, où nous comparons chaque catégorie, et la figure 9 illustrent bien ces différences. Les mammifères sont mieux représentés aux Cornées et à Valangin qu'à la Chaux d'Abel, et les fruits à la Chaux d'Abel. De plus la Chaux d'Abel présente plus d'insectes et d'oiseaux. Seule la catégorie divers, un peu plus importante à Valangin, est assez constante (4-5%). Dans ce tableau (11) ne sont pas indiquées les comparaisons Co-Val, toujours non significatives (NS).

	Cornées / Chaux d'Abel	Valangin / Chaux d'Abel
Mammifères	Co > Chx ++	Val > Chx ++
Oiseaux	Chx > Co +	Chx > Val -
Insectes	Chx > Co -	Chx > Val ++
Fruits	Chx > Co +	Chx > Val ++

Tableau 11 Comparaison du régime alimentaire des mères dans les trois zones étudiées. Test du khi².

- : p > 0.05, NS

+ : p < 0.05

++ : p < 0.01

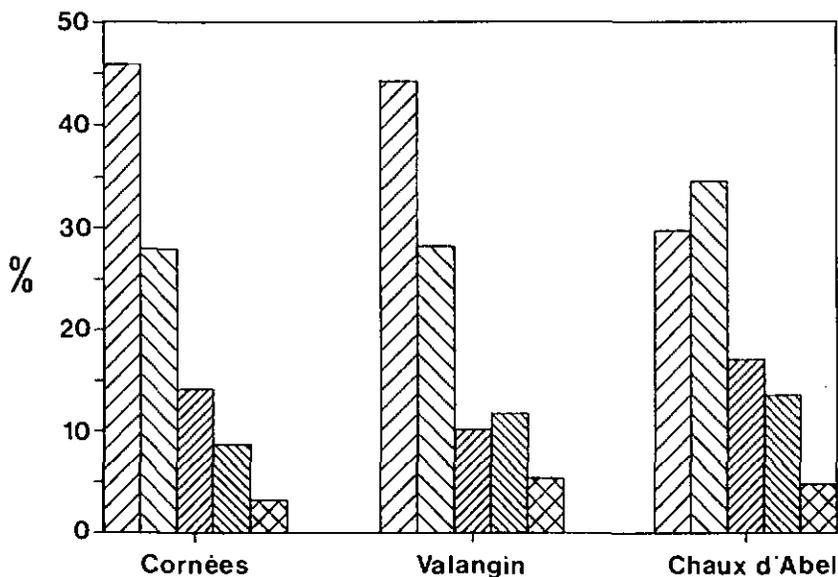


Figure 9 Variations régionales du régime des mères dans les trois zones étudiées.

Pourcentage "absolu".

N Co=346 N Val=424 N Chx=648

▨ : mammifères ▩ : fruits ▧ : insectes
 ▤ : oiseaux ▦ : divers

Le régime détaillé de chaque zone se caractérise de la manière suivante :

- 1) Cornées : grand nombre de rongeurs forestiers (64.2%, N=159) dont le campagnol roussâtre (39.6%) (tfd, Co-Val, Co-Chx : $p < 0.01$). Les fruits sont dominés par l'alise (tfd, Co-Val, Co-Chx : $p < 0.01$), puis les cynorhodons (Rosa spp.), et les myrtilles (V. myrtillus) (tfd, Co-Val, Co-Chx : $p < 0.01$). L'absence de sorbes (S. aucuparia) est remarquable. En ce qui concerne les insectes, les guêpes dominent, mais les coléoptères sont moins nombreux et moins diversifiés que dans les autres régions. Les espèces principales sont dans l'ordre : C. auronitens, P. selmanni, C. nemoralis, C. violaceus, A. ater. Toutes sauf C. nemoralis (ubiquiste) se trouvent de préférence en milieux forestiers.
- 2) Valanquin : régime contenant également beaucoup de mammifères, les principaux étant dans l'ordre : les mulots (tfd, Val-Co : $p > 0.05$; Val-Chx : $p < 0.01$), Pitymys/Microtus, le campagnol roussâtre. Le lièvre y est plus fréquent que dans les autres régions, le rat (Rattus spp.) et la souris (Mus musculus) ne se trouvent qu'ici, et en faible quantité. Cette zone est la seule à présenter des fruits cultivés : pommes, poires (Pyrus spp.), pruneaux, cerises (Prunus avium), et de l'if, du gui, des mûres (Rubus spp.). Les fruits de sorbiers et d'églantiers sont très peu fréquents. Les corneilles (C. corone), merles (T. merula) et étourneau (S. vulgaris) déterminés, sont propres à cette région. Les carabes principaux sont dans l'ordre : C. violaceus (nombreux), C. nemoralis, C. monilis, A. ater. Donc aussi bien des espèces forestières qu'ubiquistes, ou préférant un climat plus tempéré : C. violaceus, C. intricatus, C. problematicus. Les déchets carnés (et charognes) sont plus nombreux qu'ailleurs.
- 3) Chaux d'Abel : Comme nous l'avons vu cette zone se différencie nettement des autres. Les mammifères de milieux ouverts y sont en plus grand nombre (56.4%, N=193) : Pitymys/Microtus, taupes, campagnols terrestres, ainsi que les écureuils. Les rongeurs forestiers sont aussi présents. Parmi les fruits sont importants les sorbes (tfd, Chx-Co, Chx-Val : $p < 0.01$), les cynorhodons (tfd, Chx-Val : $p < 0.01$; Chx-Co : $p > 0.05$), les fraises (F. vesca), et les framboises (R. idaeus). Bien qu'en plus grande quantité, les fruits sont un peu moins variés que dans les autres zones. Les coléoptères y sont supérieurs en quantité (tfd, $p < 0.01$) et en nombre d'espèces. Citons dans l'ordre d'abondance : C. monilis, C. auronitens, P. selmanni, A. ater, C. nemoralis, C. violaceus, soit des espèces de milieux forestiers et/ou plus fréquentes en altitude dans nos contrées (Borcard 1981), mais aussi, en moins grand nombre, des espèces ubiquistes ou de milieux ouverts. Geotrupes spp., à une exception près, n'est présent que dans cette zone (influence probable de l'élevage du bétail).

4.3.7. Transport et cache de nourriture

La martre peut déplacer sur une distance plus ou moins grande les proies qu'elle a capturées. Ces transports ont été constatés à plusieurs reprises lors des suivis sur neige, mais ne sont pas systématiques; souvent le mustélidé consomme sa nourriture sur place.

Les proies emportées dans la gueule étaient des rongeurs, des insectivores, des oiseaux, ou des oeufs. Ainsi MM11 a transporté, malgré son enfoncement important dans la neige, un geai (G. glandarius) sur plusieurs centaines de mètres (Mermod et Marchesi 1988, et point E fig.23). Cette même martre a trouvé à plusieurs reprises sous la neige (jusqu'à près d'un mètre d'épaisseur) des oeufs-appâts déposés 3 à 6 mois plus tôt pour les piégeages; quelques-uns furent déplacés d'une dizaine de mètres. Des transports de même nature pourraient être cités avec des mulots (Apodemus spp.) ou des musaraignes (Sorex spp.). Deux martres ont d'ailleurs été capturées avec des musaraignes-proies.

Les plumes, ossements et autres restes de proies trouvés dans les nids, ou à leur pied, indiquent que la martre emporte et consomme également de la nourriture sur les arbres. Un morceau de peau et de lard pourri pesant environ 100g, des restes d'écureuils, ou des plumes de corneilles, découverts dans des nids, montrent que la nourriture transportée peut être assez volumineuse et lourde.

Une martre mâle observée en captivité a pu, après les avoir tuées, placer simultanément quatre souris de laboratoire dans sa gueule, ce qui représente un poids d'environ 140g, et les emmener à son lieu de repos.

Les exemples de caches temporaires de proies en dehors des nids paraissent peu fréquents; ont été trouvés seulement un mulot (A. sylvaticus) dans une souche pourrie, et un campagnol (C. glareolus) dans une cavité rocheuse. Mais la découverte de ces proies souvent bien cachées est très aléatoire.

4.4. HABITAT

4.4.1. Milieux préférés

Le biotope traversé par les martres a pu être déterminé lors de la plupart des relevés de télémétrie (95%, N=4602). Puisque beaucoup de suivis se déroulaient pendant la nuit, il n'était pas toujours possible de décrire avec précision les unités de végétation fréquentées par l'animal. Aussi 8 types de biotopes ont été distingués en tenant compte essentiellement de l'aspect de la structure végétale: herbacée ou arborescente.

Ces types se définissent comme suit:

- 1) Forêts: des petits bois aux vastes futaies de conifères, de feuillus, ou mixtes.
- 2) Lisières: franges s'étendant jusqu'à 50 mètres de part et autre de la limite de la forêt.
- 3) Pâturages boisés: surfaces pâturées avec arborisation plus ou moins dense.
- 4) Pâturages-prairies: surfaces herbacées, pâturées ou fauchées.
- 5) Haies-bosquets: bandes boisées jusqu'à 30 mètres de large, ou petits groupes d'arbres, arbustes.
- 6) Labours-cultures: surfaces cultivées.
- 7) Jardins: terrains clôturés autour d'une habitation, vergers.
- 8) Arbres épars: surfaces herbacées, non pâturées avec quelques arbres isolés.

Ces biotopes peuvent être groupés en trois catégories :

- milieux forestiers: forêts, lisières, pâturages boisés
- milieux ouverts: pâturages-prairies, labours-cultures, arbres épars
- milieux intermédiaires: haies-bosquets, jardins.

La répartition des observations de présence de martres (actives ou inactives) dans les différents types de biotopes est donnée dans le tableau 12, où sont également distinguées les observations diurnes des nocturnes. Ces résultats ne prennent pas en compte les biotopes des gîtes qui seront traités séparément au chapitre 4.5.5.

La martre est très nettement liée aux milieux forestiers (93%, N=1198), la comparaison avec tous les autres biotopes groupés est hautement significative (Khi^2 , $p < 0.01$). Cette préférence s'observe aussi bien de jour (95.8%, N=260) que de nuit (92.2%, N=938). Suivent les milieux intermédiaires (4%) et les milieux ouverts (3%, N=1198).

Les milieux ouverts sont très peu parcourus de jour, et les jardins ne sont jamais fréquentés durant cette période, sauf pour le repos au gîte (c.f. chap.4.6.5). Le pourcentage de présence dans les pâturages boisés, bien que plus élevé de jour n'est pas significativement différent de celui de la nuit (Khi^2 , $p > 0.05$).

Biotopes	Nuit		Jour		Total	
	N	%	N	%	N	%
Forêts	653	69.6	186	71.5	839	70.0
Lisières	135	14.4	32	12.3	167	13.9
Pâturages boisés	77	8.2	31	11.9	108	9.0
Haies - bosquets	26	2.8	5	1.9	31	2.6
Pâturages - prairies	21	2.2	3	1.2	24	2.0
Jardins	16	1.7	--	--	16	1.3
Labours - cultures	6	0.6	2	0.8	8	0.7
Arbres épars	4	0.4	1	0.4	5	0.4
Total	938	100.0	260	100.0	1198	100.0

Tableau 12 Présence de la martre dans les différents types de biotopes, en période d'activité (N=1422). Observations des périodes de repos aux gîtes non incluses.

Les périodes du jour et de la nuit sont calculées d'après les moyennes mensuelles du lever et du coucher du soleil.

4.4.2. Variations de l'habitat

Si la forêt est toujours le milieu vital préférentiel de la martre, les proportions relatives mensuelles des différents types de biotopes varient au cours de l'année (fig.10).

L'habitat diffère également suivant le sexe des animaux (tabl.13). Les comparaisons indiquent que les femelles ont été observées significativement plus souvent dans les milieux forestiers que les mâles (tfd, $p < 0.001$).

A l'inverse, ceux-ci fréquentent davantage les milieux ouverts (tfd, $p = 0.004$) et intermédiaires (tfd, $p < 0.001$). En ce qui concerne ces milieux, en dehors des labours-cultures et des jardins (où jamais une femelle n'a été localisée), seule la comparaison pour le type haie-bosquet est significative.

Le tableau 14 rassemble les résultats obtenus dans chaque zone d'étude. Les comparaisons statistiques (tfd) de ces valeurs sont indiquées dans le tableau 15.

Relevons que les martres des Cornées et celles de Valangin ont surtout été observées en forêt, alors que celles de la Chaux d'Abel répartissent plus leur activité dans les différents biotopes.

	Mâles		Femelles		Comparaison Mâles/Fem.
	N	%	N	%	
Forêts	369	66.4	470	73.2	+
Lisières	86	15.5	81	12.6	-
Pât. boisés	38	6.8	70	10.9	+
Pât.-prairies	14	2.5	10	1.6	-
Haies-bosquets	21	3.8	10	1.6	+
Labours-cultures	8	1.4	--	---	
Jardins	16	2.9	--	---	
Arbres épars	4	0.7	1	0.2	-
total	556	100.0	642	100.0	

Tableau 13 Biotopes fréquentés par les martres mâles et femelles en période d'activité locomotrice.

Comparaisons par le test de fréquence double (tfd).

- : non significatif + : significatif ($p < 0.05$)

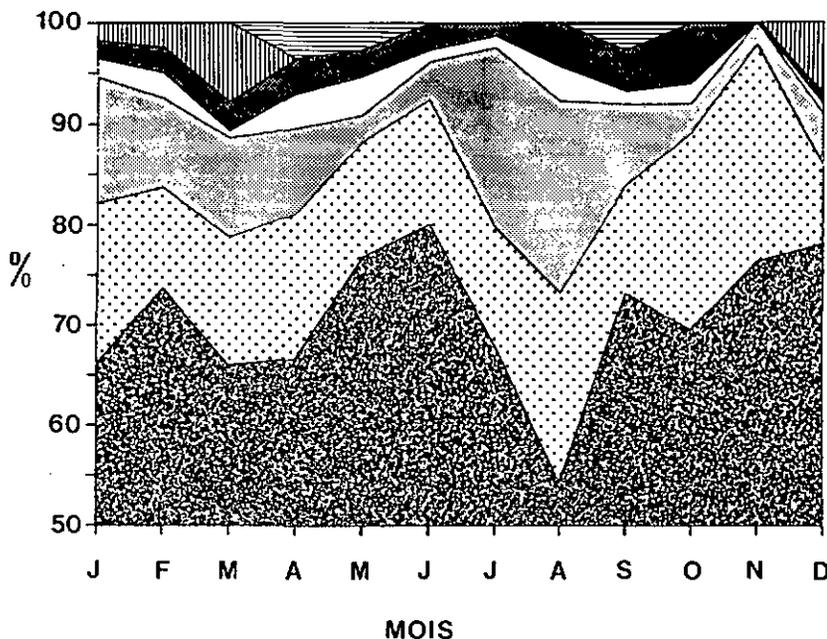


Figure 10 Taux de fréquentation des différents biotopes au cours de l'année, pendant les périodes d'activité. Les pourcentages non indiqués (0 à 50%) concernent le type forêt.

■: forêts ▨: lisières ▩: pâturages-boisés
 ▤: haies-bosquets ▥: pâturages-prairies
 ▦: labours-cultures ▧: arbres épars-jardins

Biotores	Cornées		Valangin		Chaux d'Abel	
	N	%	N	%	N	%
Forêts	242	84.9	253	81.1	344	57.2
Lisières	30	10.5	33	10.6	104	17.3
Pâturages boisés	7	2.5	---	---	101	16.8
Pâturages - prairies	2	0.7	4	1.3	18	3.0
Haies - bosquets	4	1.4	7	2.2	20	3.3
Labours - cultures	---	---	8	2.6	---	---
jardins	---	---	7	2.2	9	1.5
Arbres épars	---	---	---	---	5	0.8
Total	285	100.0	312	100.0	601	100.0

Tableau 14 Habitat des martres: fréquence des observations (en période d'activité locomotrice) dans chaque type de biotope et par zone d'étude.

	Forêts	Lisières	Pât. boisés	Pât.- prai.	Haies- bosg.	Lab.- cult.	Jardins
Co / Val	-	-		-	-		
Co / Chx	++	++	++	+	-		
Val / Chx	++	++		-	-		-

Tableau 15 Habitat: comparaison (test de fréquence double, tfd) entre les zones d'étude.

- : non significatif + : significatif ($p < 0.05$)
 ++ : hautement significatif ($p < 0.01$)

4.5. GITES

4.5.1. Localisation

Les relevés de télémétrie ont permis 476 observations de 303 différents sites de repos diurnes de martres, localisés avec plus ou moins de précision.

Ceux-ci se situent en majorité sur les arbres (87.5%), et dans une moindre mesure au niveau du sol, ou même sous celui-ci (12.5%, N=303). Ces gîtes sont en général si discrets et si camouflés, que nous n'avons pu décrire, à l'aide de la télémétrie, que les 57% (N=303) d'entre eux. Leur détection par les suivis de traces sur neige n'est pas plus aisée, car la martre accède par exemple à son nid depuis les arbres voisins, ou bien effectue de nombreuses boucles déroutantes autour de son trou au sol avant de le gagner.

Sur les arbres la hauteur moyenne au sol des gîtes est de 15.8 m (SD: 6.21, N=129, Min: 2 m, Max: 32 m). Près du 76% sont placés à plus de 10 mètres de hauteur (tabl.16), cachés par le feuillage, ce qui contribue à rendre difficile leur observation et leur accès. Nous avons trouvé significativement plus de gîtes sur les arbres pour les femelles (94.4%, N=143) que pour les mâles (81.3%, N=160) (Khi^2 , $p < 0.01$).

La majorité des gîtes se situe en forêt ou en lisière (91.7%, N=303). Mais leur répartition varie pourtant suivant leur emplacement: les gîtes au sol sont proportionnellement un peu plus nombreux en forêt (73.7%, N=38) que les gîtes sur les arbres (67.2%, N=265). Ces derniers sont en revanche plus fréquents en lisière (24.9% N=265, contre 15.8% N=38). Ces différences ne sont cependant pas significatives (Khi^2 , $p > 0.05$).

4.5.2. Aménagement

La martre ne construit en général pas elle-même ses gîtes, mais profite de divers refuges naturels, ou de nids édifiés par d'autres espèces animales.

Elle peut pourtant agrandir et améliorer les accès et l'espace habitable de ces abris par creusement et déblaiement. Elle dégage des galeries parfois assez longues (près d'un mètre) pour atteindre le coeur d'un tas de branchages, ou bien élargit par grattage l'entrée et l'intérieur d'une cavité (trou d'arbre, souche etc.). Ce travail a l'avantage de lui fournir parfois une litière isolante de copeaux, brindilles, feuilles ou mousses. Nous n'avons en revanche jamais remarqué d'apports de matériaux externes à l'exception de la nourriture, dont les restes (plumes, poils) peuvent également servir de "matelas".

En hiver, la martre creuse à l'occasion un à plusieurs tunnels dans la neige pour atteindre des cavités souterraines ou entre des racines d'arbres.

En général relativement "confortables", les refuges sont quelque fois si petits (nids de turdinés, balais de sorcière) que la martre ne peut y tenir entièrement: une partie de son corps, la queue par exemple, dépasse du gîte.

4.5.3. Description

Les 172 différents gîtes décrits ont été classés en 9 types principaux (fig.11) :

1) Les nids, totalisent 62.2% (N=172) des différents gîtes. Nous les avons trouvés presque uniquement en forêt (68.2%) ou en lisière (23.4%, N=107). Ce sont essentiellement des nids de corneilles (Corvus corone), moins souvent ceux d'autres corvidés (Garrulus glandarius, Pica pica), d'écureuils (S.vulgaris), de rapaces (Buteo buteo, Accipiter gentilis ...), ou encore de turdinés (Turdus spp.).

Ils se situent en général à plus de 10 m de hauteur.

Ces nids reposent fréquemment à la naissance des branches, en partie appuyés contre le tronc, mais sont aussi accrochés sur des ramifications ou sur les fourches formées par les rameaux sommitaux de l'arbre. Dans ce dernier cas particulièrement, ils apparaissent comme de véritables "donjons", d'où la martre peut scruter les alentours et s'enfuir rapidement sur les arbres voisins en cas de dérangement.

La martre occupe aussi bien des nids fraîchement construits que de plus anciens, abandonnés, pourvu que la plateforme lui fournisse un appui suffisant. Certains de ces nids, par exemple ceux d'écureuils, véritables sphères tapissées de mousses et de lichens, offrent une bonne protection contre les intempéries et le froid. Dans les autres nids, le mustélidé est malgré tout protégé de la pluie par le feuillage de l'arbre. On considère qu'en forêt de résineux les couronnes des arbres interceptent les deux tiers des pluies faibles, et au moins le cinquième des pluies d'orage (Dajoz 1975). Ces valeurs sont plus élevées pour des feuillus.

2) Les cavités au sol, second type en importance (9.9%), regroupent toutes sortes de trous naturels tels que: fissures de parois rocheuses et lapiez, espaces libres sous un rocher ou sous l'amas de terre et de racines d'un arbre tombé, et à deux occasions des terriers fréquentés sporadiquement par des renards (Vulpes vulpes).

Parfois rudimentaires (petits surplombs rocheux), ces cavités peuvent être longues et profondes (jusqu'à 1-2 m), mais sont en général assez étroites (10-30cm). Elles présentent souvent plusieurs entrées.

Hauteur	1-5	6-10	11-15	16-20	21-25	>25	Total
N gîtes	5	26	39	39	12	8	129
%	3.9	20.2	30.2	30.2	9.3	6.2	100

Tableau 16 Elévation des gîtes sur les arbres, par classes de 5 mètres.

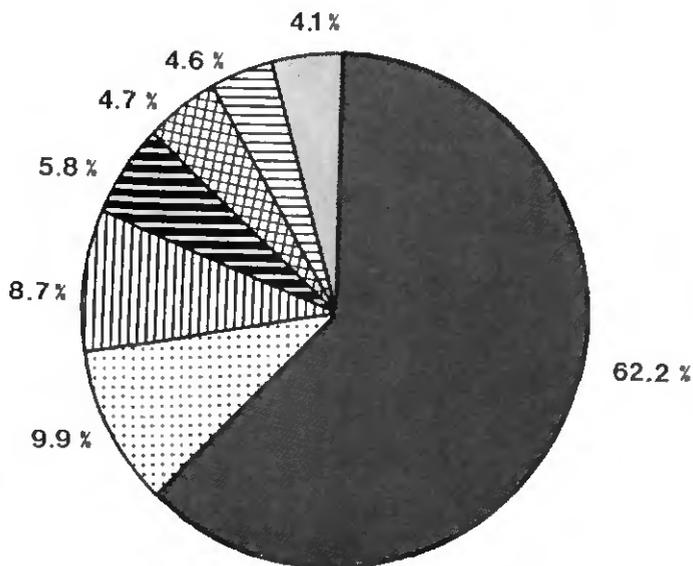


Figure 11 Proportions des différents gîtes occupés par les martres (N=172). Les gîtes non décrits (N=131) ne sont pas pris en compte.

- : nids □: cavités au sol
- ▨: balais de sorcières ▩: tas de branchages
- ▧: trous de pics ▪: autres
- ▦: cavités entre des racines d'arbres

Malgré une certaine fraîcheur et humidité, ces trous offrent une bonne protection contre le froid et le vent hivernal, spécialement lorsqu'ils sont recouverts d'une couche de neige isolante.

A une exception près, ces cavités ont toutes été trouvées en forêt (N=16).

3) Les balais de sorcière (8.7%), sont des formations malades dues à un champignon du genre Melampsorella chez les sapins. Chacun des rameaux attaqués se redresse, puis se ramifie abondamment, ce qui lui donne l'aspect d'un petit buisson touffu.

Leurs situations sont comparables à celle des nids, et ils sont d'ailleurs utilisés comme tels par la martre. Ils offrent un abri rudimentaire, fragile, et parfois trop étroit pour le mustélidé.

4) Les tas de branchages (5.8%), très fréquents dans nos régions, et parfois assez volumineux, sont formés de bûchettes, branches, brindilles, feuilles, inutilisées et amassées par les bûcherons. Nous avons aussi inclus dans cette catégorie deux gîtes trouvés dans des amas de branches et de foin abandonnés par les paysans.

Ces tas sont le refuge de nombreux animaux (mustélidés, rongeurs, insectes etc.) dont la martre. Ils leur procurent une assez bonne protection contre le dérangement et les chutes de neige, mais sont relativement perméables à la pluie. Un de ces gîtes a même été observé dans un jardin.

5) les trous de pics (4.7%). Comme beaucoup d'autres animaux, écureuils, chouettes, étourneaux, mésanges etc., la martre profite des anciennes cavités creusées par les pics. Ce sont le plus souvent des trous de pics noirs (Dryocopus martius), aménagés dans des hêtres, des épicéas et des sapins. Leur ouverture est plus grande (11-12 x 8-11 cm) que celle des pics verts (Picus viridus) (6cm) ou des pics épicéas (Dendrocopos major) (5-6 cm). Ces deux derniers ont été occupés par des martres dans des hêtres, et des chênes (Quercus spp.).

Les trous de pics sont assez rares dans nos régions, car leurs arbres sont rapidement abattus; ceci en explique probablement le faible taux de fréquentation.

Remarque: les martres peuvent, selon Nyholm (1970), passer par un trou d'environ 5 à 6 cm, ce qui est à peine supérieur à la largeur de leur crâne (BZ, c.f. tabl.7).

6) Les cavités entre racines d'arbres (4.1%) sont de quatre sortes:

- 1° Un petit renfoncement dans le sol entre deux racines, légèrement surplombé par le tronc.
- 2° Un espace libre sous la base du tronc qui est surrélevé sur ses racines (jusqu'à 50 cm du sol).

- 3° Une fissuration du sol sous un arbre, créée par le travail de ses racines.
- 4° Des cavités à l'intérieur d'une racine ou de la base du tronc pourri. Ces trous peuvent se prolonger jusqu' à un mètre de hauteur au coeur du tronc.

Pour les trois premières, la protection de l'abri est fréquemment assurée en plus par des branchages ou de la neige.

Ce type de gîte à toujours été trouvé en forêt ou en lisière.

7) Les souches (1.7%). De temps à autre la martre peut s'abriter à l'intérieur de vieilles souches pourries, où elle s'aménage une cavité.

8) Les branches (1.7%). Exceptionnellement, quelques martres ont été vues endormies, par beau temps, sur de grosses branches d'arbres. La difficulté de ces observations, due à l'immobilité et au "mimétisme" de l'animal, a sans doute pour corrolaire une sous-représentation de ces lieux de repos dans nos résultats.

9) Les pierriers (1.2%). Deux martres mâles ont été trouvées à l'intérieur d'un tas de pierres, en forêt et en lisière. Ces amas ne sont pourtant pas rares dans nos régions, même en forêt.

Ne sont pas compris dans ces résultats les quelques observations de martres non marquées dans des refuges tels que nichoirs à hulotte et chalet (c.f. chap.4.1.4).

Remarque : dans les prochains chapitres nous tiendrons compte de toutes les observations de gîtes diurnes (N=476), y compris celles de gîtes déjà visités, afin de dégager d'éventuels comportements et choix préférentiels de la martre.

4.5.4. Fréquentation

La martre change très fréquemment de gîte. Peu d'entre eux ont été réutilisés plusieurs fois. Ainsi, le taux de retour aux gîtes (rapport du nombre d'observations dans des gîtes déjà connus sur l'ensemble des gîtes observés) est au total de 36.3% (N=476). Il est identique pour les mâles (36.3%, N=251) et pour les femelles (36.4%, N=225). En revanche, pour chaque sexe les taux saisonniers varient (fig.12).

Les mâles reviennent significativement moins souvent à des refuges connus en été qu'aux autres saisons (Khi^2 , $p < 0.05$). Les autres comparaisons saisonnières ne sont pas significatives (Khi^2 , $p > 0.05$).

Pour les femelles, les taux sont significativement plus élevés en hiver et au printemps qu'aux autres saisons (Khi^2 , $p < 0.05$). Les comparaisons hiver-printemps, et été-automne, ne sont pas significatives (Khi^2 , $p > 0.05$).

Il existe un classement très proche lorsque le nombre de gîtes fréquentés plus de deux fois dans la même saison est considéré:

sexe		hiver	printemps	été	automne
mâles	N	6	6	0	6
femelles	N	5	7	1	2

A titre indicatif quelques observations de fréquentation élevée de gîtes peuvent être mentionnées:

martre	sexe	N obs.	type de gîte	période (mois)
MM17	m	10	trou sous un tas de branchage	1 à 4
MM12	m	7	trou dans lapiez	12 à 2
MM15	m	6	nid de corneille	4
MM10	m	5	nid	12
MM11	f	8	cavité entre des racines	4 à 5
MM11	f	7	nid d'écureuil	1 à 2
MM4	f	6	nid d'écureuil	4 à 5

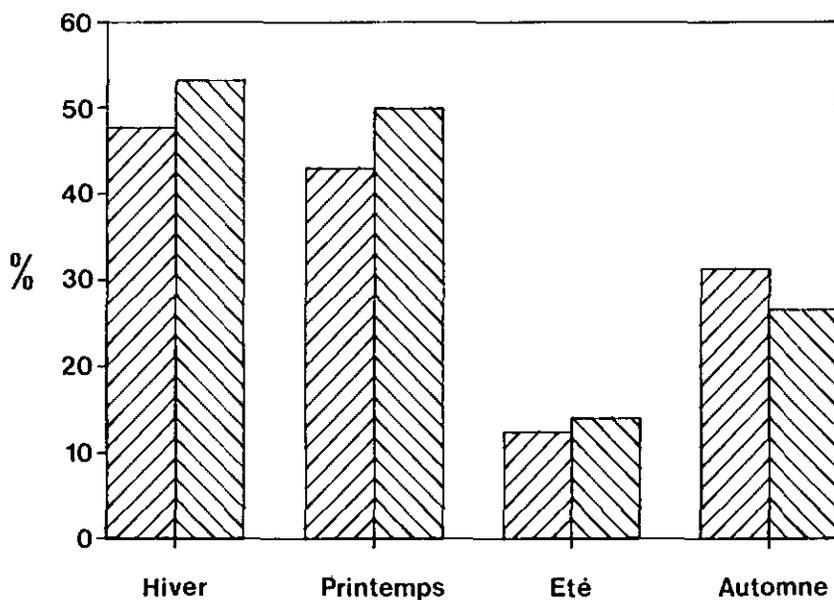


Figure 12 Variations saisonnières du taux de retour à des gîtes déjà fréquentés.

▨: mâles NH=65 NP=78 NE=35 NA=69

▩: femelles NH=60 NP=62 NE=73 NA=30

Ces valeurs sont bien sûres inférieures aux possibilités réelles d'occupation d'un même refuge, puisque nous n'avons pas recherché chaque jour les gîtes de nos martres sur le terrain.

4.5.5. Choix des gîtes.

Dans ce chapitre nous voulons mettre en évidence quelques facteurs pouvant influencer le choix d'un type de gîte.

1) Le milieu

Nous avons vu que les différents sites de repos décrits se répartissent inégalement dans les divers biotopes. Les mêmes tendances et occupations préférentielles peuvent être constatées lorsque l'ensemble des observations de gîtes (N=476) est pris en considération (tabl.17).

Les nids sont le type le plus fréquenté en milieu forestier; suivent, selon les biotopes, les cavités au sol, les cavités entre racines d'arbre, ou les balais de sorcière. Dans le milieu forestier, beaucoup de gîtes n'ont pas pu être décrits car ils étaient situés trop haut sur les arbres; ce sont probablement pour la plupart également des nids. En milieu ouvert, les quelques refuges utilisés sont des tas de branchages et des trous de pics.

Le choix d'un type de gîte ne paraît pas uniquement influencé par sa fréquence dans le milieu, puisque les cavités et les tas de branchages sont par exemple aussi nombreux en forêt que les nids.

2) Différences entre sexes

Les proportions de chaque type de gîte diffèrent passablement selon le sexe de l'animal (fig.13).

Les pierriers, branches, souches, et tas de branchages, n'ont été habités que par les mâles, qui se reposent d'autre part significativement plus souvent dans les cavités au sol (tfd, $p < 0.001$). Inversement, les femelles préfèrent les nids (tfd, $p < 0.01$) et les cavités entre racines d'arbre (tfd, $p < 0.001$).

Type de gîte	forêts	lisières	haies- bosquets	pâturages boisés	arbres épars	jardins	pâturage- prairies	N	% 1)	% 2)
inconnu	133	46	2	6	--	2	--	189	39.7	---
nid	106	48	5	8	--	--	--	167	35.1	58.2
cavité au sol	28	--	3	--	--	--	--	31	6.5	10.8
racines d'arbre	16	9	--	--	--	--	--	25	5.3	8.7
tas de branchages	7	4	1	--	10	1	--	23	4.8	8.0
balai de sorcière	8	9	3	--	--	--	--	20	4.2	7.0
trou de pics	10	--	--	--	--	--	2	12	2.5	4.2
souche	4	--	--	--	--	--	--	4	0.9	1.4
branche	1	2	--	--	--	--	--	3	0.6	1.0
pierrier	1	1	--	--	--	--	--	2	0.4	0.7
total	314	119	14	14	10	3	2	476	100.0	100.0

Tableau 17 Fréquences des gîtes de martre dans les différents types de biotopes.

1) ensemble des gîtes observés 2) gîtes décrits

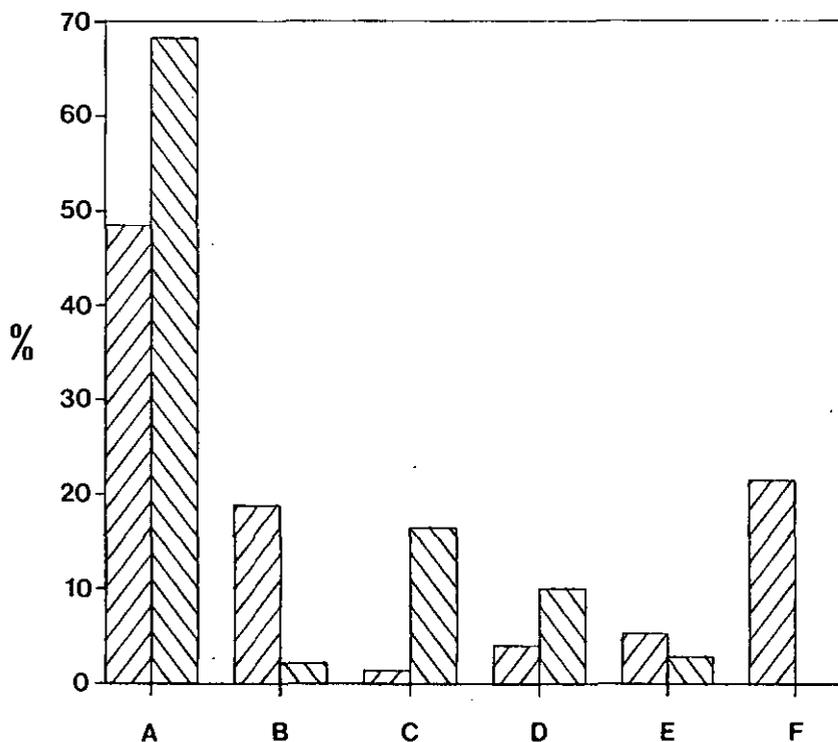


Figure 13 Fréquence d'occupation des gîtes diurnes (N=287) pour chaque sexe.

▨: mâles (N=148) ▤: femelles (N=139)

A: nids B: cavités au sol C: cavités entre des résines d'arbres D: balais de sorcières
E: trous de pics F: autres (pierriers, branches, souches, tes de brancheges.)

3) Influence des facteurs météorologiques

Afin de mettre en évidence et de préciser les différents facteurs météorologiques ou saisonniers pouvant influencer les choix de gîtes, nous avons procédé à une analyse factorielle des correspondances (Hill, 1973), tenant compte des variables suivantes:

1° Températures (en °C): T-3 (-30° à -21°), T-2 (-20° à -11°), T-1 (-10° à -1°), T0 (0° à 9°), T1 (10° à 19°), T2 (20° à 29°), T3 (30° à 39°).

2° Précipitations: nulle (PR0), pluie (PR1), neige (PR2).

3° Saisons (météorologiques): hiver (HIV), printemps (PRI), été (ETE), automne (AUT).

La représentation graphique des résultats de l'analyse est donnée par la figure 14.

Analyse et brèves interprétations:

Nombre de variables: 14

Nombre d'observations (types de gîtes): 8 (pierriers éliminés)

Effectif total: 858

Khi² observé: 152 ddl=91 L'indépendance des lignes et des colonnes peut être rejetée avec un risque $p < 0.001$

Facteur 1: valeurs propres: 0.097 (55% de la variabilité totale).

Ce facteur révèle un gradient assez marqué, où s'opposent:

- les T° inférieures à 0° groupées avec la variable hiver, auxquelles sont liés les gîtes de types cavités au sol (CAV) ou entre les racines d'arbres (RAC).
- les T° supérieures à 10° avec l'été et l'automne, auxquels sont liés les balais de sorcière (BASO) et les nids (NID). Les températures extrêmes T-3 et T3 ont moins d'influence, car elles comptent peu de données.

Facteur 2: valeurs propres: 0.030 (17% de la variabilité totale).

Ce facteur, non représenté graphiquement, est une fonction quadratique du premier. Le plan 1 x 2 montre donc une parabole caractéristique d'un effet de gradient.

Ces deux premiers axes cumulent 72% de la variabilité, due aux facteurs températures et saisons.

Facteur 3: valeurs propres:0.021 (12% de la variabilité totale).

Cet axe oppose essentiellement:

- le facteur pluie, auquel sont liés les souches (SOUC) et les trous de pics (PIC).
- les autres types de précipitation, et T2, accompagnés des gîtes de types balais de sorcière (BASO), branches (BRAN), et tas de branchages (TAS).

Il faut rester prudent quant à l'interprétation des résultats sur cet axe, puisque nous n'avons que peu d'observations pour la plupart de ces types de gîtes.

En résumé, ce lot de données montre que le facteur météorologique principal agissant sur le choix des gîtes est la température.

Le troisième axe indique que certains types de gîtes (BASO, BRAN, TAS) sont plus particulièrement délaissés par les martres lors de temps pluvieux.

Précisons enfin que les gîtes au sol sont significativement plus fréquentés (χ^2 , $p < 0.01$) en période nivale (22.5%, N=275) qu'en période estivale (11.4%, N=201).

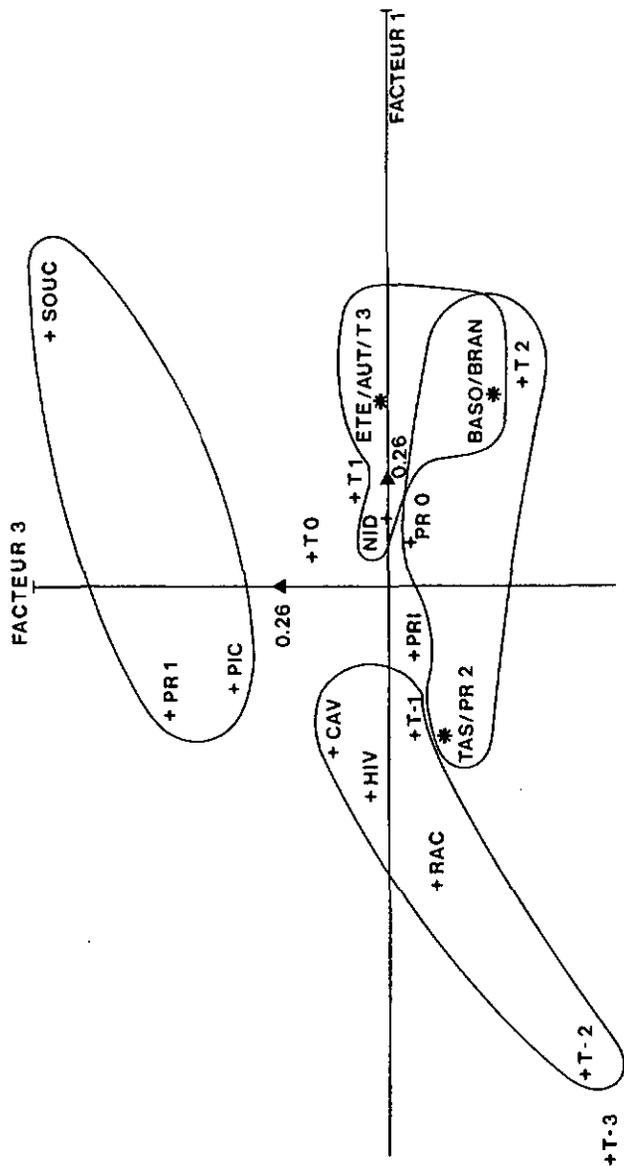


Figure 14 Illustration par analyse factorielle des correspondances de l'influence des facteurs climatiques et des saisons sur le choix des gîtes par la martre.
Explications détaillées dans le texte.

4.6. ACTIVITE

Les suivis des 12 martres par télémétrie, de l'automne 1984 au printemps 1987, ont permis 4602 relevés pris, rappelons-le, à intervalle d'une demi-heure. Ces relevés représentent à eux seuls environ 2300 heures de recherches sur le terrain. D'après les variations d'intensité ou de direction du signal perçu, il a été possible de distinguer 3 catégories principales d'activité:

- 1) Le repos au gîte, sans déplacement durant plusieurs heures.
- 2) L'activité ou inactivité stationnaire en dehors du gîte.
- 3) L'activité locomotrice, impliquant un déplacement lent ou rapide de l'animal.

Les deux premières catégories seront groupées dans les résultats sous le terme inactivité, par opposition à l'activité proprement dite ne désignant que l'activité locomotrice.

4.6.1. Rythme circadien

Bien que la martre puisse être observée à toute heure de la journée, elle est essentiellement nocturne et crépusculaire, comme le montre la figure 15, où sont regroupées toutes les observations annuelles.

L'aspect de cette courbe est caractéristique d'un rythme d'activité de type unimodal (Aschoff 1981). Les comparaisons successives, par le test de Fisher (tfd) au risque choisi de $p < 0.01$, de chacun de ces pourcentages horaires d'activité, permettent de dégager 2 périodes significativement différentes: la première s'étend de 9 h à 16 h, la deuxième de 20 h à 4 h. Au sein d'une même période, les pourcentages sont en revanche très comparables ($p > 0.05$). Le rythme d'activité se sépare donc bien en deux phases, activité et repos, elles-mêmes non subdivisées. Le pourcentage maximum d'activité se situe à 21 h.

L'activité nocturne est parfois entrecoupée de une à deux phases de repos ou d'inactivité de durées variables, et se plaçant à n'importe quel moment de la nuit. Elles sont néanmoins plus fréquentes aux environs de minuit.

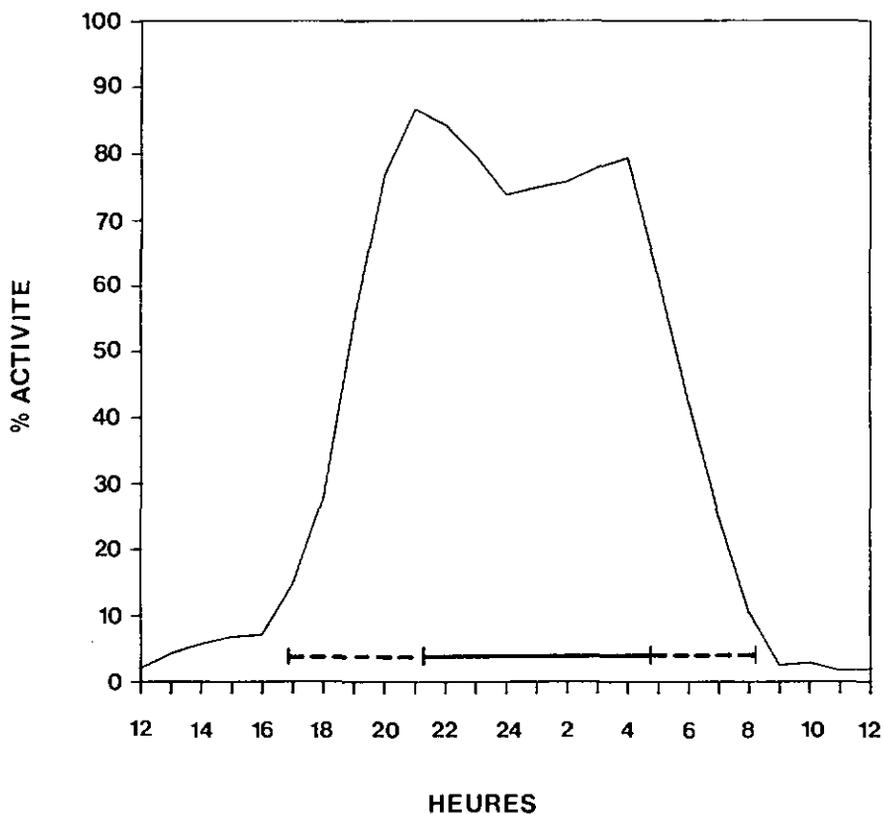
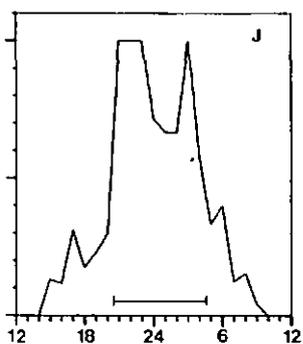
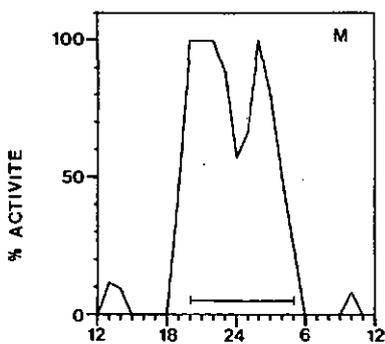
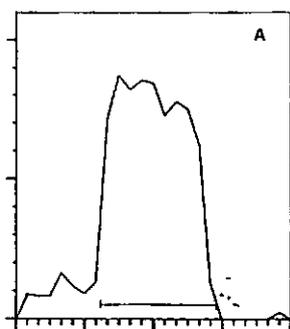
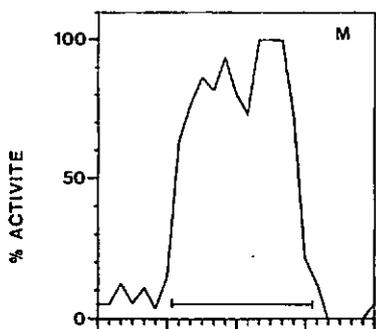
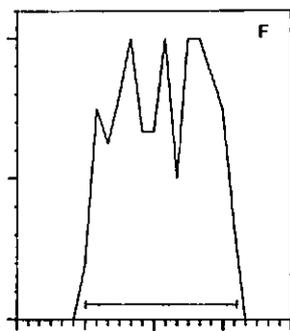
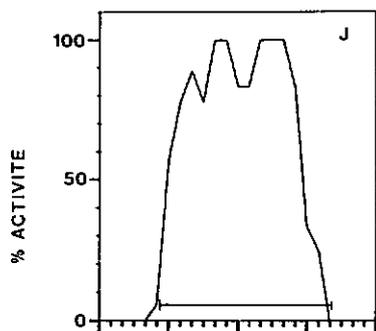


Figure 15 Activité locomotrice circadienne de la martre, exprimée en pourcentage d'activité par heure pour l'ensemble des relevés annuels (N=4602). Le nombre des relevés horaire est en moyenne de 192 (min: 82 max: 363).
 —: période crépusculaire et nocturne minimale
 - - - : variation annuelle du coucher et du lever du soleil.



HEURES

HEURES

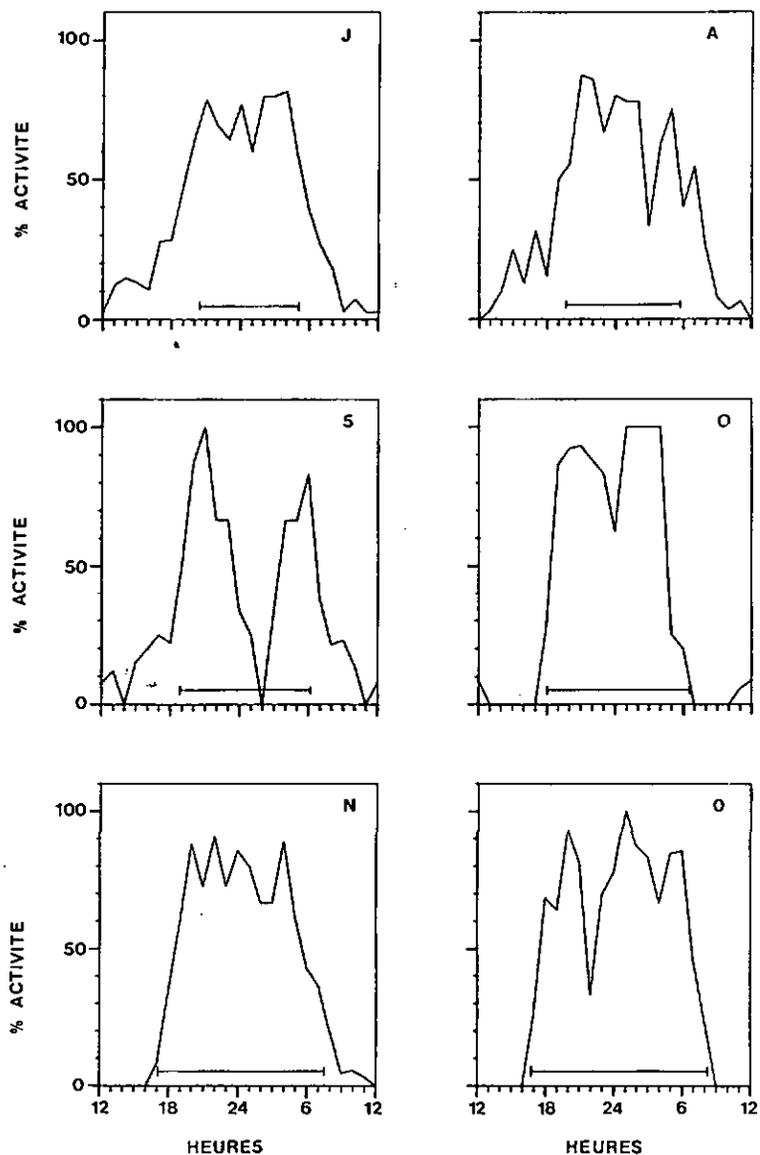


Figure 16 Variations mensuelles de l'activité locomotrice circadienne de la martre.
 —: période crépusculaire et nocturne moyenne.

4.6.2. Variations saisonnières

Ces tendances générales subissent pourtant des variations saisonnières voire mensuelles importantes (fig.16)

En hiver (N=1095), l'activité est strictement nocturne et crépusculaire, et s'étend environ de 17 h à 8 h. Une seule marte femelle a été observée en activité pendant le jour (N=690). Ces données sont du reste confirmées par les suivis de traces sur neige.

De nuit les relevés avec déplacement totalisent 68.6% (N=405) des observations.

Au printemps (N=1311), l'activité demeure principalement nocturne (77.3% des relevés avec activité, N=361), et s'étend approximativement de 18 h à 6 h.

Les déplacements de jour sont nettement moins fréquents qu'en été (5.3%, N=950) et concernent plus les femelles (8.7%, N=496) que les mâles (1.5%, N=454) (Khi^2 , $p < 0.01$).

En été (N=1209), l'activité est beaucoup mieux répartie sur les 24h. Les phases d'activité nocturne dépassent souvent de plusieurs heures la durée de la nuit. Les marts sont malgré tout moins souvent actives de jour (15.4%, N=960) que de nuit (74.3%, N=249) (Khi^2 , $p < 0.01$).

A nouveau, des différences entre sexes se dégagent: les mâles sont plus souvent actifs de jour (18.3%, N=339), surtout en juillet et août, que les femelles (13.8%, N=621). La comparaison statistique est presque significative ($\text{Khi}^2=2.98$, $\text{ddl}=1$, $p=0.08$).

En automne (N=987), le rythme circadien d'activité présente des caractéristiques intermédiaires entre celles de l'été et celles de l'hiver. Il passe progressivement d'une activité étalée sur 24 h en septembre, à une activité plus strictement nocturne en novembre. Les relevés avec déplacements totalisent 65% (N=361) des observations nocturnes.

De jour, le pourcentage d'activité se réduit (5.8%, N=626), et aucune différence significative ne se dégage entre les sexes (Khi^2 , $p > 0.05$).

Les débuts et fins de périodes d'activité nocturnes (fig.17) reflètent les mêmes particularités saisonnières. Ils sont plus diffus et décalés sur le jour de juin à septembre, par rapport à la courbe du coucher et lever du soleil.

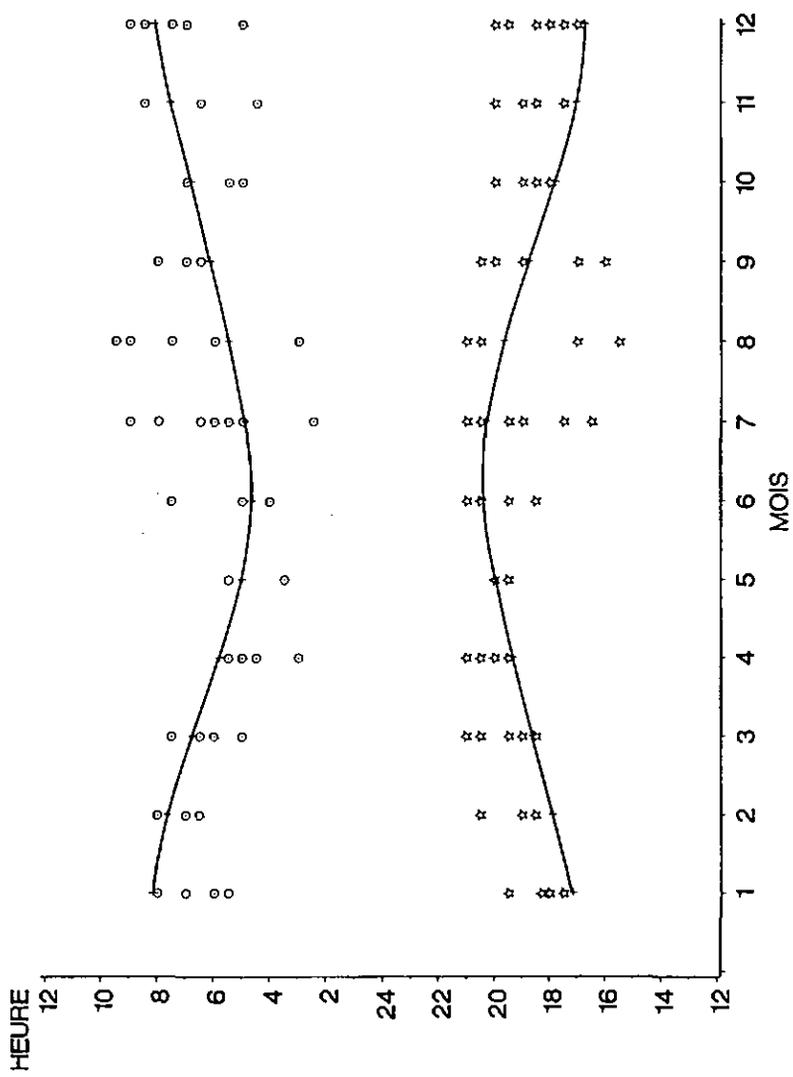


Figure 17 Distribution annuelle des débuts ☆ et des fins ○ de périodes d'activité nocturnes de la martre. Les lignes continues représentent les variations annuelles du lever et du coucher du soleil.

Pour évaluer la variation globale d'activité au cours de l'année, nous avons calculé pour chaque mois la moyenne arithmétique des proportions d'activité horaires. Ces moyennes forment les quantités mensuelles d'activité représentées à la figure 18 pour chaque sexe. Les femelles réduisent notamment leur activité en avril et en septembre, et les mâles en mai-juin et en octobre. La quantité d'activité augmente principalement en mai, octobre, et décembre pour les femelles, et en décembre, janvier, et juillet-août, pour les mâles. Le tableau 18 présente les quantités d'activité obtenues, selon la même méthode, à chaque saison.

Vu le nombre très variable de données recueillies pour chaque tranche-horaire, ces résultats ne peuvent être interprétés valablement par les statistiques; ces variations ont donc plus une signification biologique que statistique (Moret comm. pers.).

4.6.3. Influences des conditions météorologiques

Trois facteurs atmosphériques ont été relevés lors des suivis:

- 1) La couverture nuageuse: beau temps, nuageux, couvert, précipitations (pluie ou neige).
- 2) Les précipitations: nulles, averses de pluie, chutes de neige.
- 3) La température: notée par classes d'intervalles de 10°C (c.f. chap.4.5.5). Ce classement permet entre autre de diminuer les écarts possibles de température entre l'observateur et l'animal.

1) Couverture nuageuse

De jour, le type de couverture nuageuse ne paraît avoir que peu d'influence sur l'activité (fig.19). Les comparaisons n'apportent aucune différence significative (Khi^2 , $p > 0.05$). De nuit en revanche, l'activité observée est significativement plus élevée par temps nuageux ou couvert, et diminue sensiblement lors de précipitations ou par temps clair (Khi^2 , b-n, b-c, n-p, et c-p: $p < 0.01$; b-p et c-n: $p > 0.05$).

2) Précipitations

De jour comme de nuit (fig.20) l'activité est nettement restreinte par les chutes de neige (Khi^2 : ne-nu, ne-p: $p < 0.01$). Les autres comparaisons ne sont pas significatives ($p > 0.05$). Quelques particularités saisonnières méritent d'être mentionnées:

En été, seule saison sans chutes de neige, le pourcentage d'activité nocturne est plus grand par temps pluvieux (95.8%, N=24) que dégagé (72%, N=225) (tfd, $p = 0.012$). En automne et au printemps, l'activité nocturne est très réduite par la neige (tfd, $p < 0.001$), ce qui n'est pas le cas en hiver (tfd, $p > 0.05$).

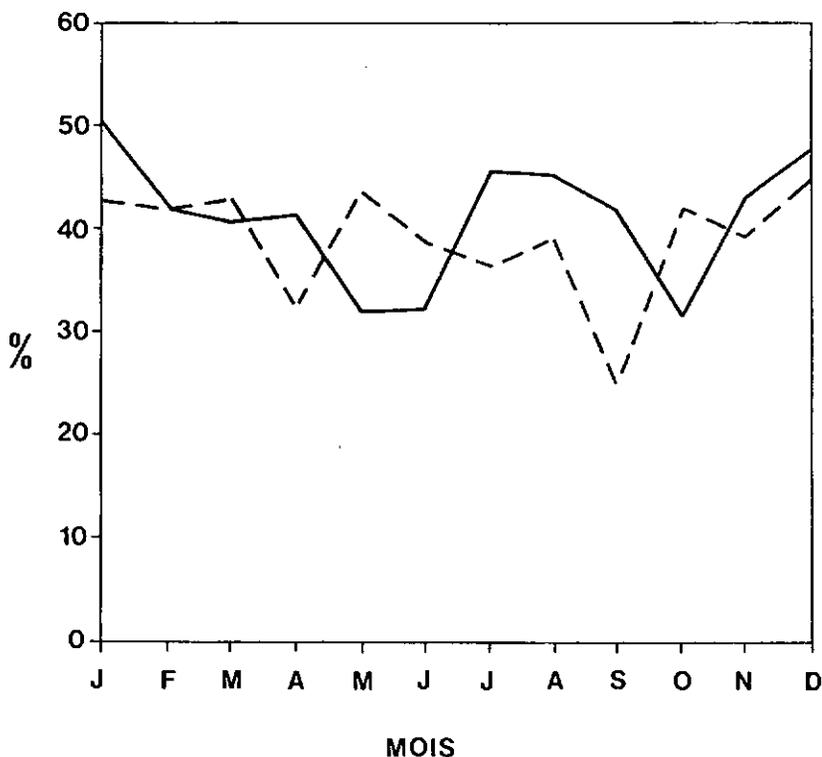


Figure 18 Variations mensuelles de la quantité d'activité observées chez les mâles (—) et chez les femelles (---).

Collectif		Hiver	Printemps	Eté	Automne
mâles	%	46.9	38.2	41.2	39.1
	N	476	593	421	644
femelles	%	43.3	39.4	38.1	35.7
	N	619	718	788	343
total	%	44.8	36.9	39.6	39.8
	N	1095	1311	1209	987

Tableau 18 Quantité d'activité, en pourcent, observée chez les mères à chaque saison. La méthode de calcul est identique à celle utilisée pour la figure 18.

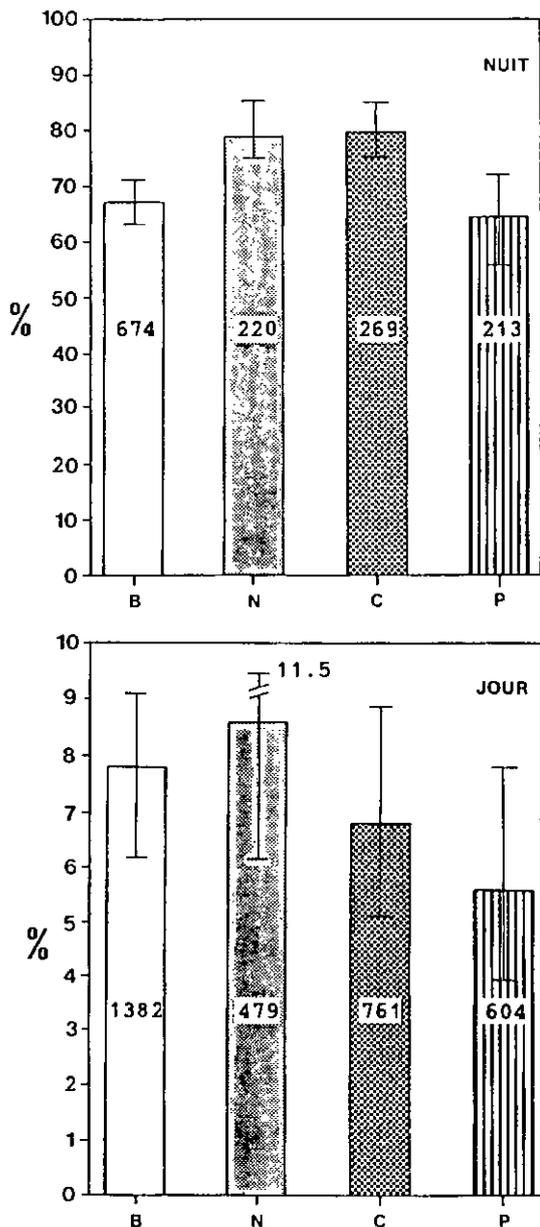


Figure 19 Influence de la couverture nuageuse sur l'activité locomotrice nocturne ou diurne de la martre.
 Intervalles de confiance ($p=0.05$)
 Chiffres dans les colonnes: nombre de relevés
 B: beau N: nuageux C: couvert P: précipitations

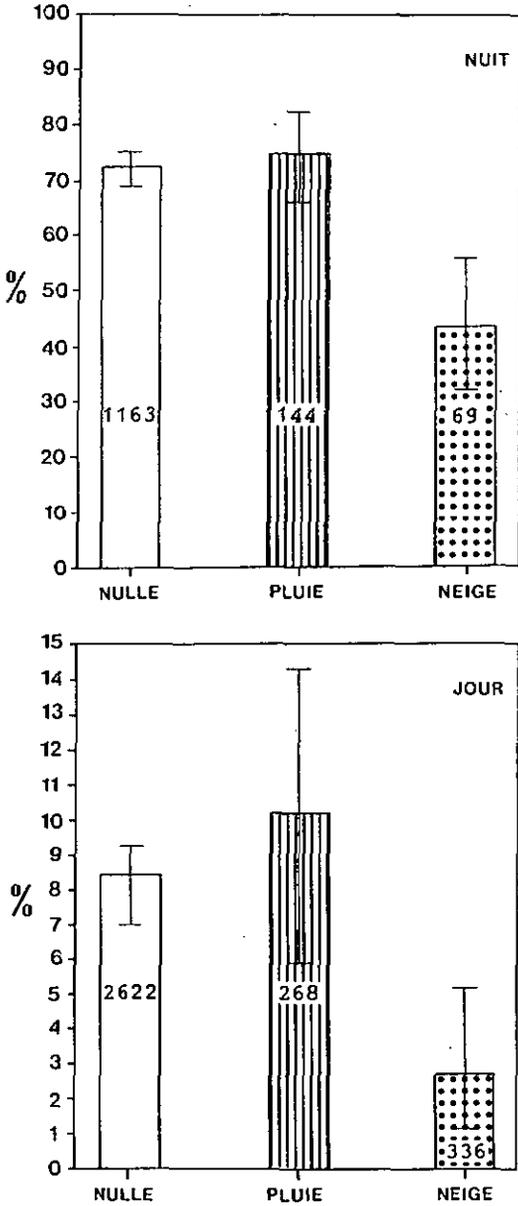


Figure 20 Influence des précipitations sur l'activité locomotrice nocturne ou diurne de la martre. Intervalles de confiance (p=0.05) Chiffres dans les colonnes: nombre de relevés

3) Température

La figure 21 indique les évolutions saisonnières, pour le jour et la nuit, des pourcentages d'activité relevés par classes de température. Quelques tendances peuvent être dégagées; cependant, comme le montre les grands intervalles de confiances ($p=0.05$), elles demanderaient à être confirmées par des observations supplémentaires.

En hiver et en été, l'activité nocturne semble augmenter en fonction inverse de la température. Les suivis de traces (c.f. chap.4.7.4) avaient révélés que les martres pouvaient se déplacer par des températures très basses (-20° à -40°C), mais une telle tendance paraît de prime abord assez surprenante. Au printemps et en automne ce sont les classes médianes de température qui présentent les pourcentages d'activité les plus élevés.

L'activité diurne, inexistante ou presque en hiver, aurait tendance à augmenter avec l'élévation de la température.

4.6.4. Repos au gîte

La martre quitte généralement peu son gîte diurne. Bien que cette période de repos ait été considérée comme "inactivité", il serait excessif de prétendre qu'elle soit dépourvue de tout mouvement. Nous avons en effet remarqué de courtes phases d'animation au gîte, qui correspondent notamment aux activités suivantes: un toilettage, un changement de position, une défécation, une observation des alentours suite à un dérangement créé par une autre espèce animale ou par l'homme. Ces mouvements sont assez fréquents une demi-heure à une heure avant le départ du gîte, surtout en hiver.

Quelques observations intéressantes peuvent être mentionnées à ce propos:

- plusieurs martres se sont reposées près de routes à fort trafic, près de fermes habitées, voire près d'un stand de tir, sans que leur sommeil soit perturbé par les bruits, parfois puissants mais réguliers, émanant de ces lieux. En revanche, dans un environnement sonore calme, elles sont rapidement mises en alerte par un bruit inhabituel comme le passage d'un animal ou d'un véhicule.
- bien que réveillée par les travaux de bûcherons abattant un épicéa de taille respectable (haut d'environ 30 m) voisin de celui sur lequel elle se reposait, la femelle MM4 n'a pas quitté son gîte.
- deux écureuils se sont poursuivis à grands cris sur l'arbre où se reposait la femelle MM6, passant très près de son nid, sans que la martre, qui les guettait, ne s'élançe pour les attraper.

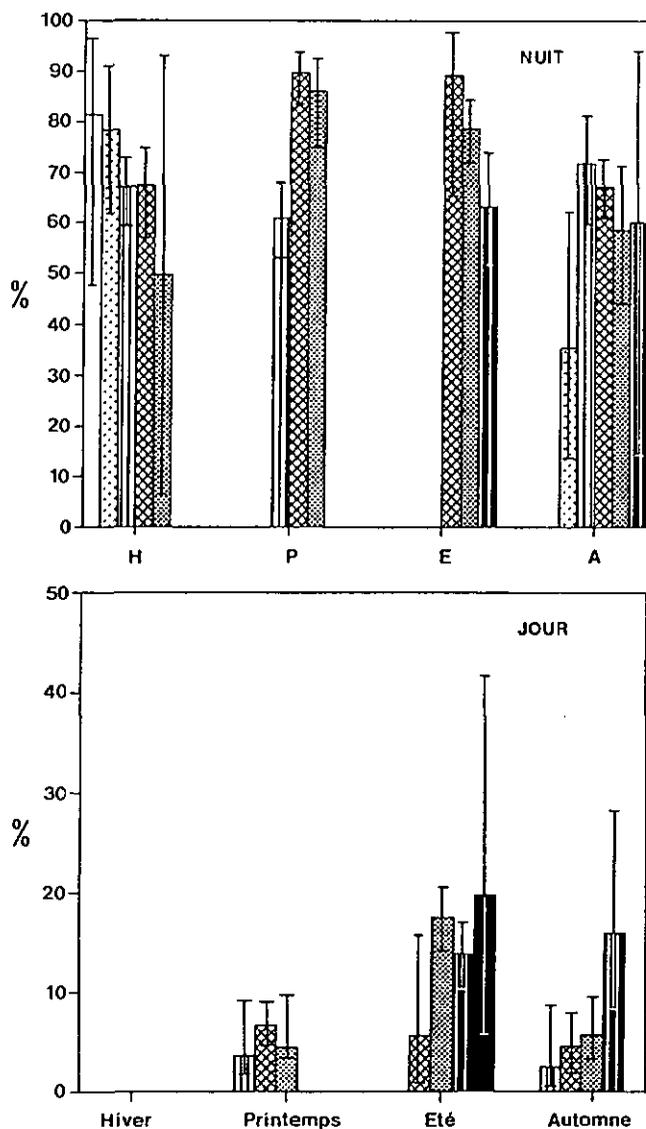


Figure 21 Variations saisonnières de l'activité locomotrice nocturne ou diurne de la martre en fonction des classes de températures. Intervalles de confiance ($p=0.05$)

Nuit: NH=11/33/199/158/4 NP=149/139/73 NE=15/150/79
NA=17/71/215/53/5

Jour: NP=237/434/257 NE=52/432/456/20 NA=12/75/262/221/56

□: -30 à -21°C ▤: -20 à -11°C ▨: -10 à -1°C
▩: 0 à 9°C ▦: 10 à 19°C ▧: 20 à 29°C ■: >30°C

- quelques essais de captures au gîte nous ont montré que celui-ci sert véritablement de refuge pour la martre, qui ne le quitte pas volontiers.

4.6.5. Activité stationnaire

L'activité - ou inactivité - stationnaire représente 14.8% (N=1422) des relevés effectués en dehors de la période de repos au gîte. Ce faible pourcentage signifie que les animaux s'arrêtent peu souvent lors de leurs déplacements, ou qu'ils ne s'arrêtent pas pendant un temps suffisamment long pour être perçu par l'observateur.

Cette catégorie regroupe les mouvements stationnaires, les déplacements trop faibles pour être enregistrés, ou encore les arrêts temporaires de toute activité, durant une période d'activité locomotrice. Ne sont en revanche pas comprises les quelques observations de repos nocturnes au gîte.

Nous avons remarqué, essentiellement grâce aux traces sur neige, que ce type d'activité correspond par exemple à :

- une recherche de proie (grattage, inspection d'une cavité)
- une consommation sur place de la nourriture
- une défécation ou une miction
- une orientation (arrêts fréquents sur des souches ou autres objets proéminants)
- une perturbation (la martre se réfugie sur un arbre).

4.7. DEPLACEMENTS

4.7.1. Longueur des déplacements

La majorité des déplacements de quelque importance sont nocturnes, c'est à dire situés entre 17 h et 9 h. Cette durée a été divisée pour l'étude de télémétrie en deux périodes d'environ huit heures, essentiellement pour des raisons de fatigue et de perte d'attention de l'observateur.

Pour évaluer les distances parcourues par demi-nuit (1. début de l'activité à 24 h, 2. 24 h à l'arrêt de l'activité) nous avons additionné les déplacements mesurés à vol d'oiseau entre chaque localisation d'une période de relevé.

La longueur des déplacements par période varie entre 0 et 6860m. Les valeurs moyennes sont très proches (test-t, $p > 0.05$) d'une période à l'autre (tabl.19). A chacune d'elle par contre, les déplacements des mâles sont significativement plus grand que ceux des femelles (1. $t=2.49$, $ddl=41$, $p=0.017$) (2. $t=2.09$, $ddl=28$, $p=0.045$). Au niveau individuel, les longueurs moyennes de déplacement par demi-nuit varient de 1340 m à 3720 m pour les mâles, et de 1090 m à 2021 m pour les femelles.

Période	Sexe	Nombre de sessions	Distance moyenne	Min. - Max.
1	mâles	18	2280.6	520 - 6860
1	femelles	25	1426	0 - 3040
1	collectif	43	1783.7	0 - 6860
2	mâles	11	2269.1	890 - 5430
2	femelles	19	1397.4	0 - 3620
2	collectif	30	1717	0 - 5430

Tableau 19 Distance parcourue par les martres par période de relevé de télémétrie.

Première période : début de l'activité à 24 h
 Deuxième période : 24 h à l'arrêt de l'activité

Sexe	N	0	0 > 0.5	0.5 - 1	1 - 1.5	1.5 - 2	2 - 3	> 3
m	105	22.8	21.0	32.4	9.5	6.7	3.8	3.8
f	89	36.0	12.3	22.5	13.5	9.0	6.7	---

Tableau 20 Distribution (en pourcentage) de la distance (en kilomètre) séparant les sites de repos diurnes fréquentés entre deux jours consécutifs.

N : nombre d'observations

En réunissant ces deux périodes, nous observons un déplacement nocturne moyen d'environ 3.5 km (4.5 km pour les mâles, 2.9 km pour les femelles). Ces valeurs sont certainement inférieures à la réalité, puisque les mesures ne tiennent pas compte de la sinuosité du trajet. En regard de quelques sessions où il a été possible de noter simultanément les déplacements par télémétrie et par suivi de traces sur neige, nous pensons que ces valeurs peuvent quasiment être doublées (1.5x à 2x).

Les déplacements moyens par demi-nuit ne diffèrent pas statistiquement (test-t, $p > 0.05$) entre la période estivale (1. 2035m, N=19; 2. 1772m, N=15) et la période nivale (1. 1585m N=24; 2. 1662m, N=15).

Quand les conditions climatiques et le temps disponible le permettait, ce qui n'a malheureusement pas souvent été le cas, nous avons pu suivre en hiver quelques trajets nocturnes complets.

Les longueurs de ces déplacements sont les suivantes:

Mâles : 15 km, 9 km, 8 km, 6 km, 4.5 km, 3.1 km

Femelles : 7 km, 5.5 km, 4.8 km, 4 km, 4 km, 2.8 km, 500 m
50 m, 0 m

Plusieurs de ces parcours correspondent à de très petits déplacements, plus faciles à observer en totalité que les longs trajets où la trace se perd souvent. Les distances moyennes nocturnes parcourues sans ces petits déplacements exceptionnels, dûs en général aux mauvaises conditions climatiques, sont d'environ 8 km pour les mâles, et 5 km pour les femelles.

4.7.2. Déplacement nocturne minimum

Les distances linéaires mesurées entre deux gîtes consécutifs, soit localisés à un jour d'intervalle, correspondent également aux déplacements minimaux effectués par les martres en une nuit. Les valeurs obtenues sont indiquées au tableau 20 .

En moyenne ces déplacements sont de 811.2 m pour les mâles (SD=987.8, N=105, Min: 0 m, Max: 5000 m), et de 680.2 m pour les femelles (SD=734, N=89, Min: 0 m, Max: 2630 m). Ces moyennes ne sont toutefois pas significativement différentes ($t=1.03$, $ddl=192$, $p=0.303$).

Sans tenir compte des retours aux mêmes gîtes (N=56), près du 31% des déplacements des mâles (N=81) et du 25% de ceux des femelles (N=57) sont supérieurs à 1 km.

Comme nous l'avons précisé au chapitre 4.5.4, le taux de retour au gîte est peu élevé (28.9%). Pour ce lot spécifique de données, il est de 22.8% pour les mâles et de 36% pour les femelles ($\chi^2=3.41$, $ddl=1$, $p=0.06$).

4.7.3. Vitesse de déplacement

Les vitesses moyennes de déplacement des martres figurées dans le tableau 21 sont obtenues par le rapport de la somme des distances rectilignes entre chaque localisation, sur le nombre d'heures de suivis par télémétrie de chaque session. Ces valeurs n'expriment pas exactement les vitesses réelles de déplacement, puisqu'elles ne tiennent pas compte de la sinuosité du trajet et de l'imprécision des localisations: cercle dont le diamètre est d'environ 50 m.

La vitesse moyenne des déplacements est assez faible: environ 0.5 Km/h. Bien que légèrement plus élevée, la vitesse moyenne des mâles n'est pas statistiquement différente de celle des femelles ($t=1.72$, $ddl=109$, $p=0.089$).

Suivant les mêmes remarques, la figure 22 présente la distribution de fréquence des distances parcourues en une demi-heure par classes de 100 m. 86.9% (N=832) des données sont inférieures à 500 m. Ce pourcentage est légèrement plus grand pour les femelles (85.3%, N=470) que pour les mâles (84.5%, N=362) (χ^2 , $p>0.05$).

Trois valeurs sont supérieures à 1500 m chez les mâles.

Quelques exemples de déplacements particulièrement rapides peuvent être cités:

- Le mâle MM3 a parcouru au Cornées le 5.10.84, 6860 m en 4 h 30 (1.5 km/h).
- Le mâle MM17 s'est déplacé de 5430 m en 5 h 30 (0.99 km/h) le long de la rivière Seyon et de l'un de ses affluents. Au cours de ce même trajet, il a effectué le déplacement le plus rapide observé entre deux pointages: 3.6 km/h.
- Lors de son lâcher le mâle MM9 a atteint une vitesse de fuite d'environ 18 km/h.
- La femelle MM4 a effectué 3720 m en 2 h 30 (1.5 km/h) et la femelle MM11 5500 m en 4 h 30 (1.2 km/h). Lors de ce suivi, cette dernière a parcouru 1260 m entre deux pointages (2.5 km/h).

Ces exemples correspondent tous à des trajets quasiment rectilignes de martres gagnant rapidement un autre secteur de leur domaine vital.

	m	SD	N	Min	Max
Mâles	515.3	322.6	48	40.0	1524.4
MM3	714.0	390.0	8	291.4	1524.4
MM9	608.0	303.2	9	333.3	1286.7
MM10	535.2	477.4	6	136.9	1450.0
MM12	365.9	279.7	4	130.0	767.5
MM15	465.5	319.8	8	40.0	987.3
MM17	396.3	161.4	13	144.0	633.3
Femelles	416.2	282.0	63	45.0	1488.0
MM4	635.1	343.2	16	140.0	1488.0
MM5	269.4	180.1	7	66.7	545.7
MM6	326.1	134.4	6	133.3	548.0
MM11	350.6	240.3	30	45.0	1150.0
MM13	423.9	190.6	4	220.0	654.3
Ensemble des martres	459.0	302.9	111	40.0	1524.4

Tableau 21 Vitesses moyennes de déplacement des martres en mètres/heure.

m: moyenne SD: écart-type.

N: nombre de sessions de télémétrie

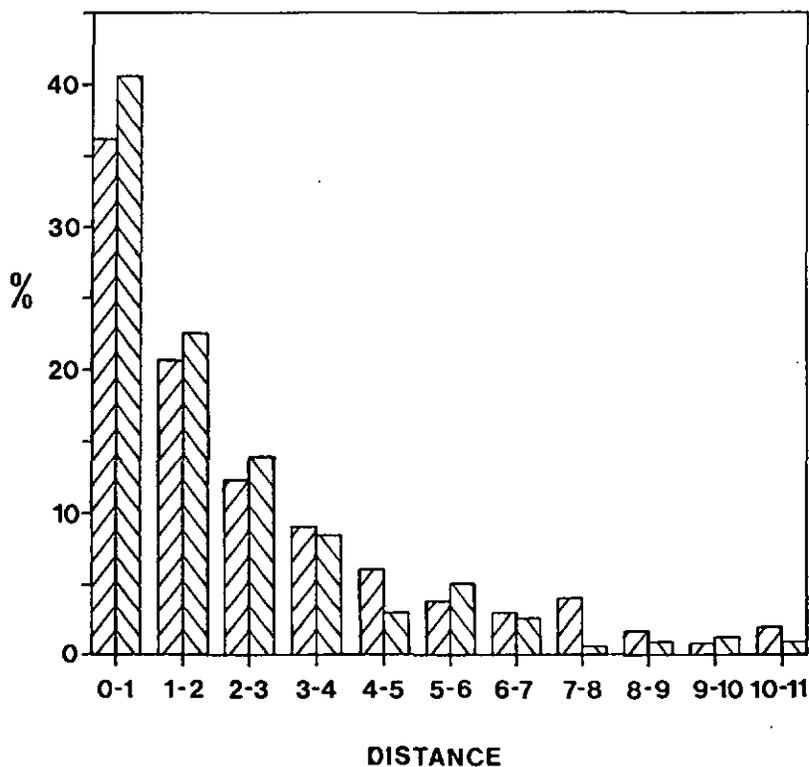


Figure 22 Distribution de fréquence des distances parcourues par les mêtres en une demi-heure, par classes de 100m.

▨: mâles ▩: femelles

4.7.4. Description des déplacements

Pour illustrer quelques particularités des modes et comportements de déplacement des martres, nous avons choisi de représenter trois exemples de suivis complets de traces sur neige, un suivi par télémétrie, et un trajet étudié simultanément par ces deux méthodes (fig.23 à 27). Les conditions d'observation et la description des trajets sont données au bas de chaque figure.

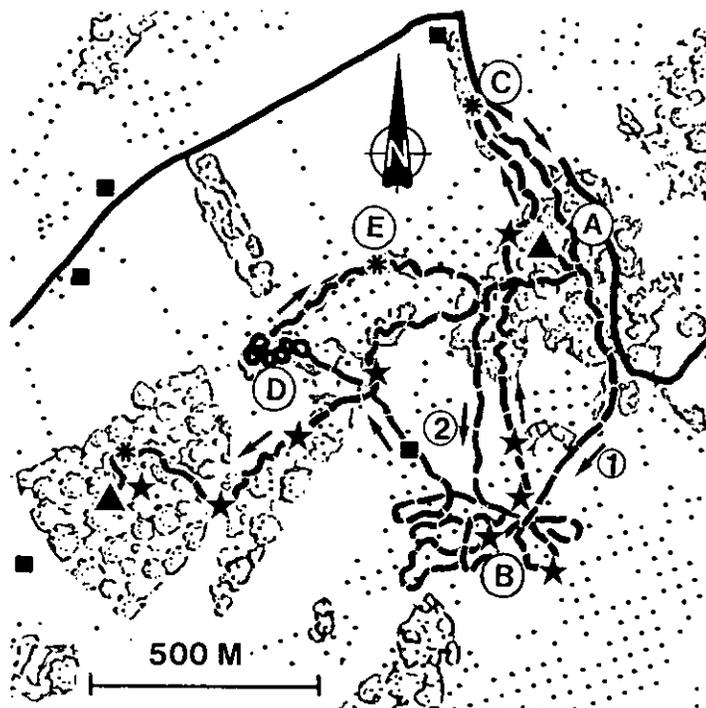
Les observations de traces et les suivis par télémétrie montrent que la martre se déplace surtout au sol. Le mouvement locomoteur principal est le bond. La marche, déplacement plus lent, est utilisée, par exemple, pour l'exploration et la recherche de nourriture sur de petites surfaces.

Très agile, la martre n'est que peu gênée dans sa progression par des obstacles tels que troncs couchés, petites parois rocheuses, sols fissurés ou accidentés. En revanche, des perturbations et difficultés de déplacement ont été constatées dans les conditions suivantes:

- L'avance est ralentie en forêt lorsque le sous-bois est jonché de branches mortes et d'arbres versés.
- Les grands axes routiers peuvent être des barrières quasi infranchissables. Plusieurs observations, notamment des martres mâles MM12 et MM15 dans la zone de Valangin, révèlent que la traversée des routes est un facteur de stress important pour l'animal. Celui-ci hésite souvent, puis se précipite dans une traversée hâtive, au risque de se faire écraser.
- Une épaisse couverture de neige, surtout fraîche et poudreuse, rend les déplacements difficiles. Le trajet de la femelle MM4 à la figure 25 en est un exemple. Après deux jours de fortes chutes de neige, cette martre n'a parcouru qu'une courte distance, certainement à cause de son enfoncement dans la neige poudreuse. De plus, la recherche de proie est peu aisée dans ce genre de conditions. Parfois, l'animal reste cloîtré pendant plus de 24 h dans son gîte à cause de la neige.

L'enfoncement des pas est inférieur à 1 cm sur neige durcie, gelée, de 2 à 8 cm sur neige tassée ou peu épaisse, et de 5 à 15 cm sur neige poudreuse épaisse, où la trace du corps reste parfois marquée. En quelques occasions nous avons pu remarquer des glissades et des reptations sur une dizaine de mètres. Les martres ne se sont jamais déplacées sous la neige, comme peut le faire l'hermine (Marchesi 1983).

Les températures basses, inférieures à -10°C , ne paraissent réduire ni l'activité ni l'amplitude des déplacements. Le trajet effectué par la femelle MM11 (fig.23), décrit avec de plus amples détails dans l'ouvrage de Mermod et Marchesi (1988), en est un exemple. Des pistes de martres actives par des températures avoisinant -40°C ont pu être suivies dans la zone des Cornées.



Légende générale pour les cartes des figures 23 à 27 :

- : forêts
 : pâturages boisés
 : haies
 ■ : maisons
 — : routes

Figure 23 Trajet nocturne de la femelle MM11, obtenu par suivi de trace sur neige le 12.02.1987 dans la région de la Combe à la Biche (Chaux d'Abel).

- Sens du déplacement
 ▲ Gites : trous entre racines d'arbre
 ★ Laissées : 7, mictions : 7 * Repas : 4

Grattis : 25 Distance parcourue : 7 km
 Couverture neigeuse : 30 - 40 cm, dont 10 cm de neige poudreuse en surface.
 Température : -25° à -30°C
 Explications complémentaires dans le texte.

Si, au cours d'une période d'activité, la martre grimpe sporadiquement aux arbres pour chasser, pour cueillir des fruits, pour se réfugier ou pour se reposer, les déplacements d'un arbre à l'autre sur plus d'une centaine de mètres sont peu fréquents. Au parcours de la figure 23, la martre a effectué environ 200 m sur les arbres après avoir quitté son gîte (A), ce qui ne représente guère que 2.9% du trajet total. Lors du déplacement représenté à la figure 24, le mâle MM17 est toujours resté au sol, sauf pour se reposer et se mouvoir d'une vingtaine de mètres sur des épicéas proches d'une maison (point A). Les déplacements sur les arbres sont généralement plus lents qu'au sol. Quelques observations visuelles ont pourtant permis d'apprécier la remarquable agilité de la martre dans ces circonstances (Marchesi 1985, Mermod et Marchesi 1988).

La structure des trajets permet de dégager trois principaux types de comportements de déplacement:

1) L'allure rapide, correspond à des trajets plus ou moins rectilignes, de longueur variable: flèches 1 et 2 de la figure 23, 1 et 3 de la figure 24, 3 et 4 de la figure 26, 3 et 4 de la figure 27.

La vitesse de ces déplacements est relativement élevée (c.f. chap.4.7.3).

Les localisations cartographiées de télémétrie apparaissent espacées (fig.26 et 27).

2) L'allure de chasse (recherche de nourriture) au sol se reconnaît en général par l'aspect sinueux du trajet, avec des boucles et retours au point de départ: points B et D de la figure 23, B de la figure 24.

La vitesse, très variable, est en général plus lente que pour le premier type. Les localisations de télémétrie sont rapprochées, voire confondues (point A, fig.27).

3) L'allure lente, d'exploration d'une petite surface, de capture et ingestion de proies statiques (rongeurs au nid, fruits), de recherche et capture de proies sur les arbres, se distingue parfois difficilement de l'allure précédente: points C et E de la figure 23, A de la figure 24. Les mouvements et les déplacements sont souvent si rapprochés qu'ils ne peuvent être représentés que par un point unique sur les figures. De même, les cercles de localisations se touchent ou sont confondus: point A de la figure 26.

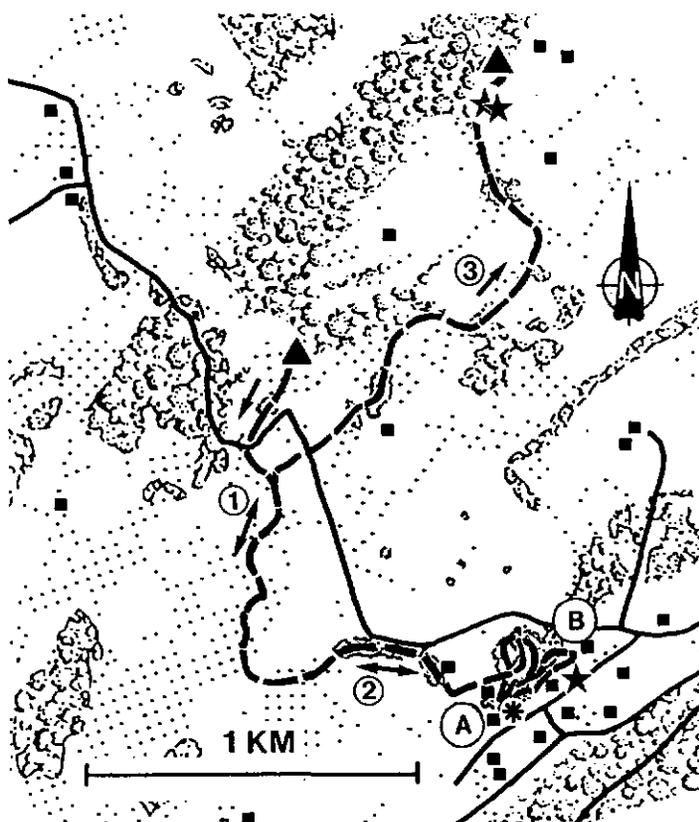


Figura 24 Trajet nocturna du mâle MM17, obtenu par suivi de trace sur neige le 13.03.1987 dans la région du Mont Solail (Chaux d'Abal).

→ Sens du déplacement

▲ Gites : trous au sol

★ Laissées : 2, miction : 1 * Repas : 1

Grattis : 4 Distance parcourue : 6 km
 Couverture neigeuse : 40 - 60 cm de neige tassée.
 Température : -5° à -7°C
 Explications complémentaires dans le texte

La martre emprunte régulièrement dans ses déplacements certaines voies de passages tels que haies, cordons boisés, murets, particulièrement dans les environnements très hétérogènes: flèches 2 et 3 de la figure 24, 1,2,4 et 5 de la figure 27. En forêt, elle longe souvent le sommet ou la base des parois rocheuses, les lignes de crêtes, et emprunte parfois les sentiers.

Lors de son déplacement la martre s'arrête régulièrement pour:

- déféquer : 1 à 7 laissées par trajet
- uriner : 2 à 5 mictions par trajet, parfois jusqu'à 10. Défécation et miction ne sont pas forcément simultanées.
- creuser : en secteur de chasse, la fréquence est d'environ 1 grattage par 100 m. Le maximum a été de 60 trous, sur un trajet total de 500 m, effectués par une femelle probablement affamée après deux jours de fortes chutes de neige.
- s'orienter: (?) arrêts sur des souches et autres éminences.

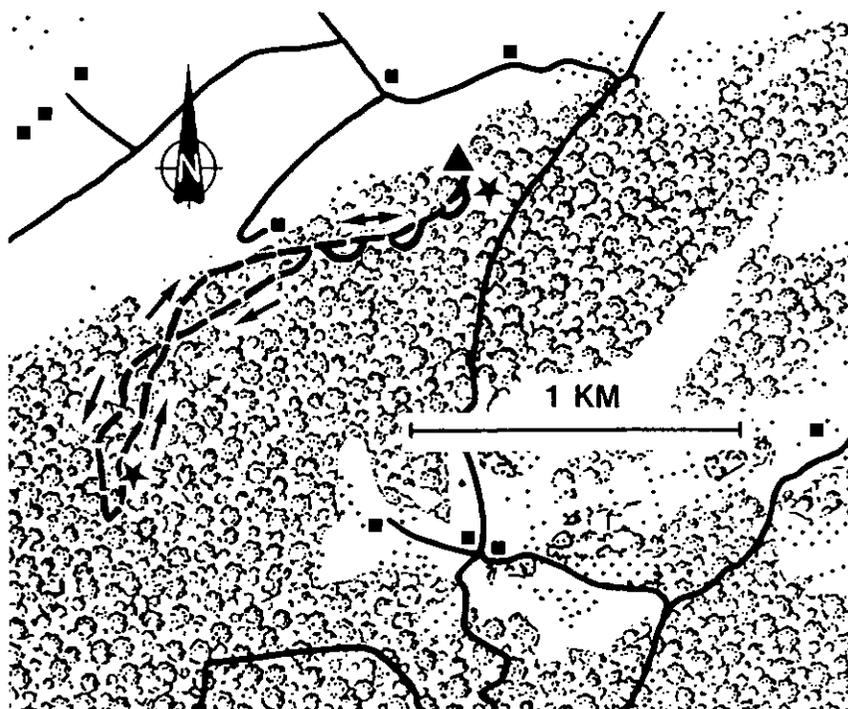


Figure 25 Trajet nocturne de la femelle MM4, obtenu par suivi de trace sur neige le 19.03.85 dans la région des Envers (Cornées).

→ Sens du déplacement

▲ Gîte : nid d'écureuil sur épicéa

★ Laissée : 1, miction : 1 Repas : 0

Grattis : 2 Distance parcourue : 2.8 km
 Couverture neigeuse : 50 cm de neige poudreuse.
 Température : -5° à -10°C
 Explications complémentaires dans le texte.

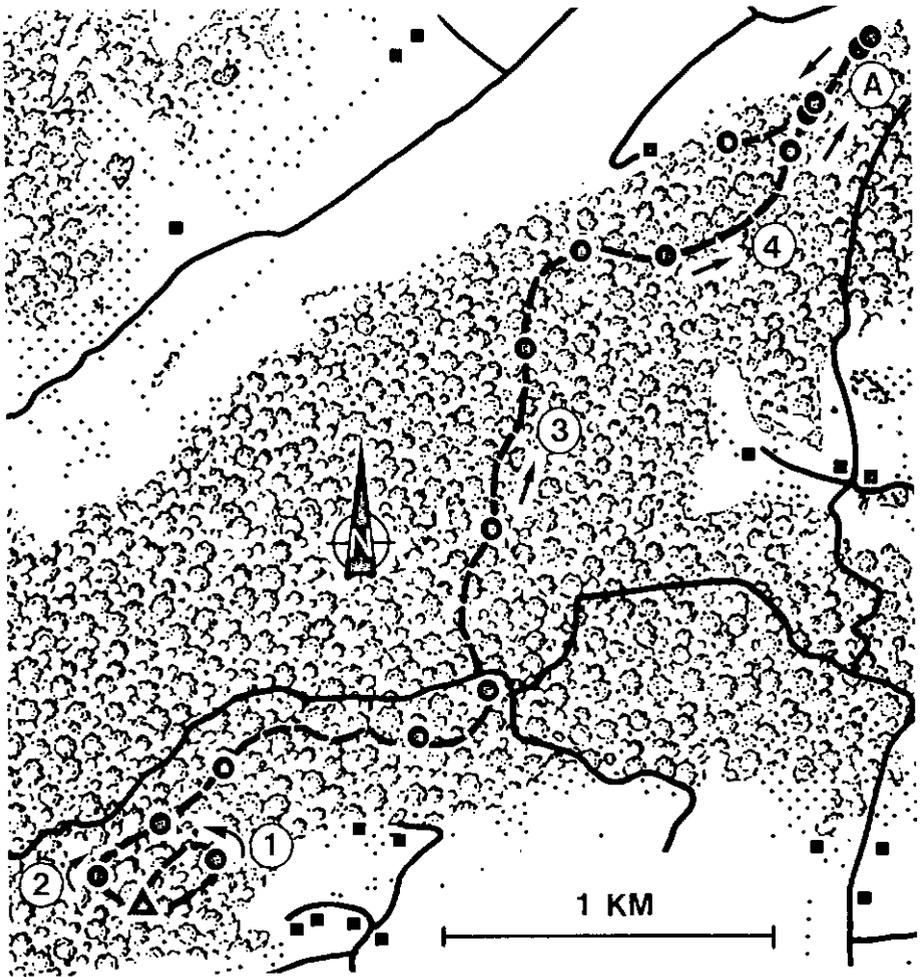


Figure 26 Trajet incomplet de la femelle MM4, obtenu par télémétrie les 29 et 30.05.85 dans la région des Cornées. Le chemin reliant les localisations effectuées toutes les demi-heures, a été estimé grâce à des relevés intermédiaires.
 1. Déplacement diurne (de 15h à 16h)
 2. Déplacement nocturne incomplet (de 20h30 à 4h)

→ Sens du déplacement ● localisations

▲ Gîte : nid de corneille sur épicea

Distances parcourues (linéaires) : 200 m et 4,5 km

Température : 10° à 15°

Explications complémentaires dans le texte

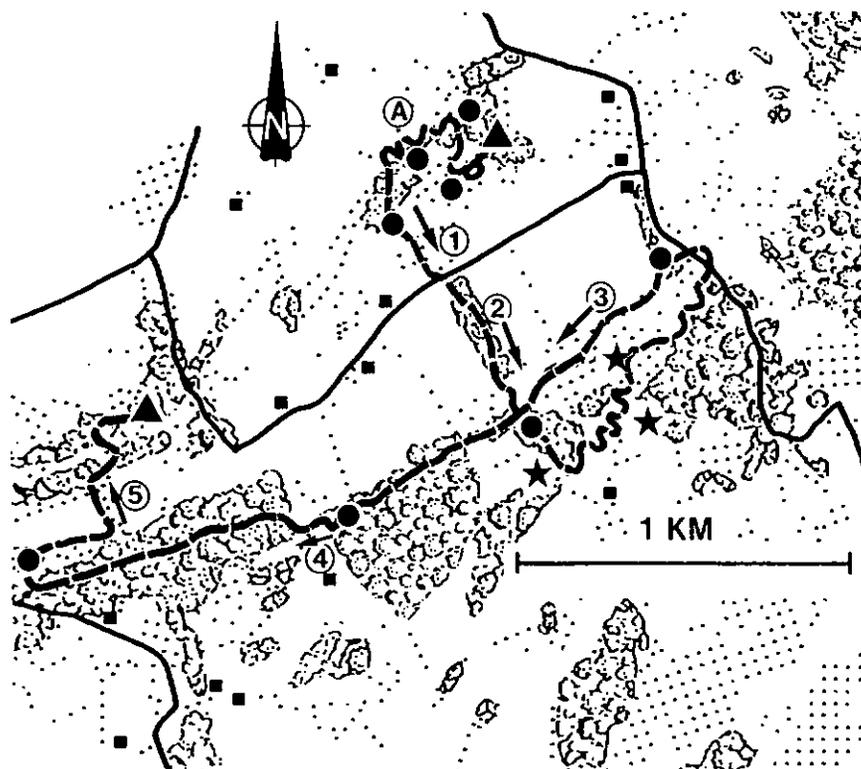


Figure 27 Trajet diurne complet de la femelle MM11, obtenu par suivi de trace sur neige et par télémétrie le 10.04.86 dans la région de la Combe à la Biche (Chaux d'Abel). Déplacement de 13h30 à 18h.

→ Sens du déplacement

▲ Gîte de départ : nid
 ▲ Gîte d'arrivée : trou entre racines d'arbre

Laissée : 0 ★ Mictions : 3 Repas : ?

Grattis : 4 Distance parcourue : 5,5 km
 Couverture neigeuse : 40 à 60 cm de neige fondante.
 Parfois sol dégagé dans les clairières bien exposées
 Température : -5° à -10°C
 Explications complémentaires dans le texte

4.8. DOMAINES VITAUX

4.8.1. Surfaces des domaines vitaux

Des 12 martres étudiées par télémétrie (tabl.22), 11 ont été retenues pour les analyses des domaines vitaux. Le mâle MM7 éliminé n'a pu être localisé qu'en quatre occasions avant son décès, ce qui est insuffisant pour une interprétation correcte de sa surface vitale.

Les surfaces des domaines vitaux obtenues par les différentes méthodes d'analyse sont indiquées au tableau 23. Les données prises pour les calculs comprennent les localisations en période d'activité, et une seule localisation par période de repos au gîte diurne.

Les superficies varient considérablement selon la méthode utilisée. Les valeurs maximales sont fournies par la méthode de l'ellipse au seuil de probabilité de 95%, dont les contours englobent en général de larges étendues jamais fréquentées par les animaux. La méthode du quadrat, malgré l'apport des observations de traces, produit les plus petites valeurs. Comme nous l'avons indiqué dans la présentation des méthodes (chap. 3.3.1), cette méthode exige beaucoup plus de données que les autres pour une estimation valable de la surface d'habitation. Nous avons pourtant retenu ses représentations graphiques qui mettent bien en évidence des secteurs d'utilisation plus intense, ou des voies de passage.

Rappelons que pour les analyses seules les méthodes du polygone convexe (PC) et de l'"harmonic mean transformation" (HMT 95% ou 50%) sont utilisées. Les superficies calculées à l'aide des autres méthodes, et présentées au tableau 23, sont fournies à titre indicatif.

Les surfaces varient d'un individu à l'autre (PC: c.v.=108%). Elles s'élèvent en moyenne à $6.6 \pm 2.2 \text{ km}^2$ par la méthode du PC, ainsi que par la méthode de l'HMT 95%. Les valeurs extrêmes sont respectivement comprises entre 1.5 et 24 km^2 , et entre 1.6 et 25.9 km^2 . La comparaison de ces deux moyennes n'est évidemment pas significative ($t=0.003$, $ddl=20$, $p>0.05$).

Les aires d'utilisation plus intense ou "core area", définies par les isolignes de l'HMT 50%, sont en moyenne de $0.8 \pm 0.2 \text{ km}^2$ ($SD=0.63$, $N=11$, $Min:0.1$, $Max:2.2$). Elles couvrent 2 à 38% de la surface totale délimitée par les isolignes de l'HMT 95%.

Les domaines vitaux des mâles, souvent plus grands que ceux des femelles, atteignent en moyenne:

PC: $9.7 \pm 3.5 \text{ km}^2$ ($N=6$, $Min:1.5$, $Max: 24$)

HMT 95%: $9.2 \pm 3.8 \text{ km}^2$ ($N=6$, $Min:1.5$, $Max:25.9$).

Les femelles occupent en moyenne une surface de:

PC: $2.9 \pm 1.1 \text{ km}^2$ (N=5, Min: 1.5, Max:7.3)

HMT 95%: $3.4 \pm 1.3 \text{ km}^2$ (N=5, Min: 1.6, Max: 8.4).

Remarque: en ne tenant compte que du premier DV de MM3 et de MM17 (voir explications données au chap.4.8.2), la surface moyenne s'élève à 5.8 km^2 (PC) et 4.7 km^2 (HMT 95%) pour les mâles.

Les surfaces calculées ne suivant pas une distribution normale, ces résultats sont comparés à l'aide du test de Mann-Whitney: les surfaces couvertes par les mâles sont supérieures à celles occupées par les femelles d'après la méthode du PC (U=5.5, $p < 0.05$) mais pas d'après celle de l'HMT 95% (U=9, $p > 0.05$).

La variabilité interindividuelle est élevée pour les deux sexes: mâles (PC: c.v.= 88.3%), femelles (PC: c.v.= 86%).

Cette variabilité semble surtout être due aux différences observées entre les zones: les martres des Cornées couvrent en moyenne une plus grande surface (PC: 15.6 km^2 , N=2) que celles de la Chaux d'Abel (PC: 5.4 km^2 , N=4) ou de Valangin (PC: 3.7 km^2 , N=5).

Martre	Sexe	Age	Zone	Date capture	Nombre de recaptures	Période d'observation	Nombre de relevés	Remarques
MM3	m	ad	Co	10.08.84	0	01.09.84 au 12.11.84	250	émetteur défectueux, disparue
MM4	f	ad	Co	14.03.85	3	16.03.85 au 08.08.85	559	relâchée sans collier
MM5	f	ad	Val	19.06.85	1	19.06.85 au 04.09.85	211	relâchée sans collier
MM6	f	ad	Chx	18.06.85	1	19.06.85 au 11.10.85	186	décédée, morsures à la tête
MM7	m	ad	Chx	18.06.85	1	19.06.85 au 11.07.85	15	décédée, cause pathologique inconnue
MM9	m	ad	Chx	20.06.85	2	23.06.85 au 04.10.85	197	relâchée sans collier
MM10	m	ad	Val	27.08.85	1	30.08.85 au 29.01.86	340	pires épuisées, non recapturée
MM11	f	ad	Chx	20.09.85	5	04.10.85 au 14.04.87	1384	relâchée sans collier
MM12	m	ad	Val	26.11.85	1	28.11.85 au 10.06.86	360	décédée, cause pathologique inconnue
MM13	f	ad	Val	14.12.85	0	17.12.85 au 06.03.86	128	émetteur défectueux, disparue
MM15	m	ad	Val	21.03.86	2	25.03.86 au 21.09.86	296	relâchée sans collier
MM17	m	ad	Chx	20.06.86	2	21.06.86 au 28.04.87	676	relâchée sans collier

Tableau 22 Descriptif des martres capturées et étudiées par radiotéléométrie.

m : mâle f: femelle ad: adulte Co: Corneés Val: Valangin Chx: Chaux d'Abel

Martre	Sexe	Age	Zone	Nombre de jours d'étude	Nombre de localisations	PC	HMT 95%	HMT 50%	Q	E 95%	TF 95%	TF 50%
T					117	24.0	13.9	2.2	---	53.7	16.0	5.2
MM3	1	m	Co	73	61	12.8	9.7	1.5	---	21.9	19.8	8.5
	2				56	1.9	1.7	0.4	---	5.4	4.0	1.7
MM4		f	Co	145	214	7.3	8.4	1.5	3.3	10.8	4.2	1.5
MM5		f	Val	77	83	1.5	2.1	0.2	0.8	2.8	2.2	0.8
MM6		f	Chx	94	74	1.5	2.0	0.1	0.7	1.9	1.1	0.4
MM7		m	Chx	18	4	---	---	---	---	---	---	---
MM9		m	Chx	103	97	4.3	3.2	1.2	1.2	6.3	5.2	2.0
MM10		m	Val	148	111	1.5	1.7	0.3	0.8	3.1	1.6	0.5
MM11		f	Chx	539	455	2.8	3.1	0.9	2.0	4.7	1.6	0.5
MM12		m	Val	196	107	3.2	3.4	0.8	2.4	6.0	4.8	1.6
MM13		f	Val	71	60	1.5	1.6	0.4	1.2	3.3	3.9	2.0
MM15		m	Val	160	127	10.8	7.3	0.9	1.8	16.8	2.9	0.9
T					223	14.3	25.9	0.5	1.7	13.1	2.0	0.5
MM17	1	m	Chx	287	207	2.4	2.6	0.3	1.4	3.1	1.0	0.3
	2				16	1.3	0.5	0.1	0.3	0.8	---	---

Tableau 23 Surfaces (en km²) des domaines vitaux des domaines suivies par télémétrie.

Co : Cornées Val : Valangin Chx : Cheux d'Abel
 PC : polygone convexe HMT : harmonic mean transformation Q : quadrat
 E : ellipse TF : transformation de Fourier
 m : mâle f : femelle ad : adulte
 T : surfaces calculées avec l'ensemble des données 1 - 2 : 1er - 2me domaine

4.8.2. Description des domaines individuels

Les figures 28 à 38 (pages 109 à 119) présentent, pour chaque animal, les limites des domaines vitaux par la méthode du polygone convexe, les "core area" par les isolignes 50%, et les différents gîtes de repos observés.

Le mâle MM3 (fig.28), étudié pendant plus de deux mois en automne 1984, occupe les vastes forêts situées au Nord et à l'Est du village des Bayards (zone des Cornées). Lors de sa capture, et durant les 37 premiers jours de suivis, il ne s'est tenu que dans les forêts des Cornées (A) et de la Baume (B). Une excursion exceptionnelle est à signaler dans le bois de Chincul (D). Puis ce mâle s'est subitement déplacé dans la région du Mont de Boveresse (C), située 3 km plus au Sud, où il est resté jusqu'à l'arrêt de son émetteur défectueux. Trois semaines de piégeage n'ont pas permis sa recapture.

Les raisons de ce déplacement sont probablement d'ordre alimentaire: il s'est alors principalement nourri de baies de S.aria, beaucoup plus fréquent à cet endroit (C) que dans les autres régions (A,B).

Nous sommes donc tentés de diviser sa surface d'occupation en deux domaines: A-B et C, dont les superficies s'élevaient respectivement à : 1° PC: 12.8 km², HMT 95%: 9.7 km² et 2° PC: 1.9 km², HMT 95%: 1.7 km². Cette division ne paraît pas totalement arbitraire puisque le calcul par la méthode de l'HMT 95% sur l'ensemble des données distingue également deux superficies (isolignes 95%) placées aux mêmes endroits.

Le "core area" du secteur A coïncide avec une zone de gîtes, et celui du secteur C entoure de plus les lisières riches en S.aria.

Capturée peu de temps après MM3, la femelle MM4 nous était connue depuis plusieurs mois déjà par ses traces et par ses visites de nos pièges. Le milieu recouvert par son vaste domaine est essentiellement forestier (fig.29). Les surfaces de pâturages situées au Nord (Brévine), au centre (Cernil), et au Sud (Bayards), n'ont jamais été parcourues par cette martre, sauf pour de courtes excursions à moins de 50 m de la lisière. La plupart de ses gîtes se trouvent en périphérie de l'aire forestière.

Au printemps, MM4 a surtout été localisée dans les secteurs A et B, et s'est fréquemment reposée en période froide dans le gîte 1: un nid d'écureuil.

Au début de juillet, elle a beaucoup parcouru les secteurs B et C, puis plus tard le secteur D. Ce changement de secteur correspond notamment au décalage de maturité observé entre le versant Sud et le versant Nord de V.myrtillus, alors souvent consommé par la martre.

La femelle MM5 fut, après un long effort de piégeage, la première martre capturée dans la zone de Valangin. Son domaine vital, de forme assez elliptique (l'ellipse 95% convient bien dans ce cas), de petite taille, épouse dans sa longueur les gorges du Seyon (fig.30). Il est limité à l'Ouest par les hautes falaises creusées par cette rivière.

MM5 a concentré son activité dans les aires forestières A et B, s'approchant parfois du village de Valangin. Peu effrayée par l'homme ou les automobiles, nous l'avons observée visuellement à plusieurs reprises.

Les pièges posés pour sa recapture ont permis de prendre MM10, mâle dont nous soupçonnions la présence depuis quelques semaines déjà. Par rapport à celui de la femelle, son domaine est décalé vers le Sud, et touche la ville de Neuchâtel (fig.31).

La superficie délimitée par le PC comprend une grande zone de milieux ouverts (Pierrabot) jamais parcourue par l'animal.

Cette martre présente la particularité de fréquenter des secteurs à forte influence humaine tel le bois A, et les jardins B, C et D.

Pour se rendre au lieu E, MM10 a souvent dû traverser les gorges du Seyon peu avant le point D. Cet endroit est, à notre connaissance, l'unique point de passage possible de la partie Sud des gorges.

Environ un mois et demi avant sa disparition (arrêt de l'émetteur), MM10 a souvent été localisé dans la forêt E où la femelle MM13 a pu être capturée. Le domaine de cette dernière est présenté à la figure 33.

Le domaine vital du mâle MM12, situé sur les flancs de la montagne de Chaumont (fig.32), chevauche en partie ceux de MM5 et MM10. L'aire qu'il recouvre, très homogène, s'inscrit dans un PC à peu près régulier, de surface pratiquement identique à celle obtenue par la méthode de L'HMT 95%.

Environ 70% des mailles de cette surface ont d'ailleurs été visitées par la martre au cours de 6.5 mois d'étude.

En période hivernale, tant que la neige était présente, la plupart des gîtes choisis par MM12 étaient des cavités au sol, telle la fissure de lapiez régulièrement fréquentée au point 1. Dès la fonte des neiges, il se reposait par contre surtout sur les arbres.

Aux mois de novembre et décembre MM12 se déplaçait beaucoup dans la région A, riche en sorbiers et en églantiers. Il a exploité quasiment toute la surface du domaine en hiver et, en mai et juin, il est venu plusieurs fois se nourrir sur une décharge publique, ou chasser des oiseaux en lisière, dans la région B.

Les limites de calcul et de représentation graphique des méthodes d'analyses sont atteintes avec l'exemple du domaine vital de MM15, placé en pleine zone agricole du Val de Ruz (fig.34). Pendant près de 6 mois, ce mâle a été localisé presque exclusivement dans quelques îlots forestiers résiduels de cette vallée, dans de rares haies, et le long des rives boisées des cours d'eau. Ces dernières apparaissent comme des couloirs de passage uniques, permettant à la martre d'atteindre les surfaces boisées dispersées de son domaine. Ces ripisylves servent également de voies de cheminement aux hermines, aux putois et aux fouines de la vallée (Debrot 1982, Mermod et Marchesi 1983, obs. pers.).

La figure du quadrat illustre bien ce phénomène pour la martre; les trois secteurs d'utilisation intense (carrés foncés) correspondant aux "core area" A, B et C du domaine, sont reliés par des alignements de carrés, qui illustrent les voies mentionnées. Parfois, des passages en milieux ouverts sont obligatoires, par exemple à travers des terres labourées ou cultivées pour atteindre des forêts isolées (D,E). Dans ce cas, les déplacements sont particulièrement rapides. En revanche, durant l'été, nous avons pu observer 2 ou 3 fois ce mâle s'éloigner des forêts pour aller chasser sous le couvert des cultures.

La succession des secteurs exploités par cette martre dessine une forme de croissant que ne peut respecter le polygone convexe. Celui-ci englobe en effet de larges surfaces ignorées par l'animal, à l'image de celles au NO du domaine. L'HMT respecte mieux cette courbure; cependant, fortement influencé par la disjonction des concentrations de points, il crée trois isolignes 95%, dont la plus grande englobe également des aires inexploitées. Spencer et Barret (1984) ont rencontré le même genre de problème pour des représentations de domaines de Martes americana.

Les méthodes du quadrat et de Fourier paraissent plus efficaces dans ce cas.

La surface vitale de MM15 chevauche en partie celle occupée 9 mois auparavant par la femelle MM5. Une autre femelle (ou 2 ?), non marquée, a pu être observée aux jumelles en compagnie de ce mâle dans les forêts des secteurs A et C.

Le mâle MM16, capturé au point 1 puis recapturé au point 2, après s'être échappé de notre animalerie, occupe probablement une aire située au SO du village de Valangin.

Le mâle MM7 et la femelle MM6 ont été piégés le même jour, à moins d'1km de distance, sur le coteau Sud de la Combe à la Biche (Chaux d'Abel). Ces deux martres ont été localisées à deux reprises dans des gîtes individuels proches d'une trentaine de mètres (région A, fig.35). Le mâle s'est ensuite éloigné de quelques kilomètres à l'Ouest, où il a été retrouvé mort 3 semaines plus tard.

La femelle s'est maintenue à proximité de sa région de capture, essentiellement dans une forêt entourée de vastes pâturages boisés (B). La plupart de ses gîtes sont concentrés dans cette

forêt. Une grande quantité de fèces a par ailleurs pu être récoltée à cet endroit. Un (ou 2 ?) mâle non marqué, observé visuellement non loin de la femelle dans les région C et D fréquente également cette surface.

Le domaine vital de MM6 quasi elliptique, est très hétérogène. Il est parsemé de nombreux pâturages peu traversés par la martre, sauf pour se rendre d'une forêt à l'autre.

Une autre "paire" de martres a pu être capturée lors de cette même session de piégeage printannière. Il s'agit de la femelle MM8, que nous n'avons pas pu suivre par manque d'émetteur, et du mâle MM9, pris non loin d'elle.

Ce mâle s'est rapidement déplacé de quelques kilomètres à l'Est, près de la commune des Breuleux (canton du Jura). Il s'est maintenu dans cette région pendant les 3.5 mois d'étude. Ce déplacement explique l'angle très aigu que dessine le PC au SO (fig.36). Les forêts et les pâturages boisés recouvrent un pourcentage élevé de la surface Nord du domaine, secteur principalement fréquenté par la martre.

Deux ans après l'arrêt de son étude par télémétrie, ce mâle à été recapturé 5 km à l'Ouest dans la région de la Combe à la Biche, ce qui pourrait indiquer un déplacement de son domaine vital.

La surface vitale occupée par MM11 (fig.37), sur laquelle se trouve notre local de recherche et d'habitation (A), est à la fois aisée d'accès et bien adaptée à l'étude par télémétrie. Sa topographie légèrement vallonnée influe peu sur la direction des ondes d'émission, qui peuvent être perçues à grande distance. Ces facteurs favorables alliés à la relative facilité de capture de cette martre nous ont conduit à l'étudier plus longtemps que les autres.

Pendant une année et demie MM11 est restée fidèle à son aire vitale, englobant le vallon de la Combe à la Biche dans toute sa longueur. Aucune excursion comparable à celles entreprises par MM3 ou MM9 en dehors de leurs aires d'occupation courantes n'a été remarquée. Même si certains secteurs (B, C) n'ont été fréquentés que temporairement par MM11, une grande partie du domaine a été parcouru à chaque saison.

Le fond de la vallée, surface médiane de l'aire vitale, formé de pâturages et prairies, n'est traversé par l'animal qu'au niveau de quelques haies et plantations transversales (flèches: 1,3,4 et 5), et parfois au niveau de la flèche 2 où les forêts sont rapprochées. Ces voies de passage sont également bien visibles avec la méthode du quadrat. Les zones ouvertes centrales étant englobées par les limites du PC et des isolignes 95% et 50%, les surfaces fournies par ces méthodes sont donc un peu trop élevées. Beaucoup de gîtes de MM11 sont placés en lisière, et sont concentrés dans le secteur délimité par le "core area". Cet endroit, peu perturbé par les activités humaines, présente un environnement varié aux nombreuses ressources alimentaires potentielles.

Ont été capturés dans la surface circonscrite par le polygone les mâles: MM7 le 18.06.85 (pt D), MM18 (pt E) et MM19 (pt F) le 21.08.86, et MM9 (pt G) le 22.10.87. Nous ne pouvons certifier la présence de MM11 dans ce périmètre lors des captures de MM7 et MM9, puisque ces dernières ont eu lieu en dehors de la période de suivis de la femelle, mais la stabilité du domaine de MM11, et sa recapture dans la région (pt H) une année plus tard (11.07.88), nous la laisse pourtant supposer.

Les considérations émises au sujet du domaine de MM3, sont également valables pour celui de MM17. En effet, cette martre est restée durant 10.5 mois dans la région du Mont Soleil (fig.38). Puis subitement, au mois d'avril 1987, elle s'est déplacée en une nuit d'environ 7km à vol d'oiseau pour aller s'installer dans la région du village des Breuleux (Jura), où elle a été localisée pendant une vingtaine de jours, avant sa recapture. Son domaine vital complet comprend donc une très vaste zone intermédiaire où elle n'a jamais été observée. Aussi, en regard de ce changement probable d'aire vitale, sommes-nous tentés de le subdiviser en deux domaines temporaires dont les surfaces s'élèvent respectivement à: 1° PC: 2.4 km², HMT 95%: 2.6 km², et 2° PC: 1.3 km², HMT 95%: 0.5 km².

Seul le contour du premier domaine est représenté à la figure 38. Le "core area" A ceinture le secteur forestier des Combes, où se situent plus de la moitié des gîtes de MM17. En mars et début avril la martre s'est souvent rendue dans le secteur B, notamment pour se nourrir de déchets de cuisine sur un compost. Les voies de communication entre ces deux secteurs se réduisent à deux passages contournant les pâturages de la crête du Mont Soleil.

Légende générale pour les cartes
des figures 28 à 38

-  : pâturages boisés
-  : agglomérations
-  : forêts
- : routes
- : haies
- : maisons

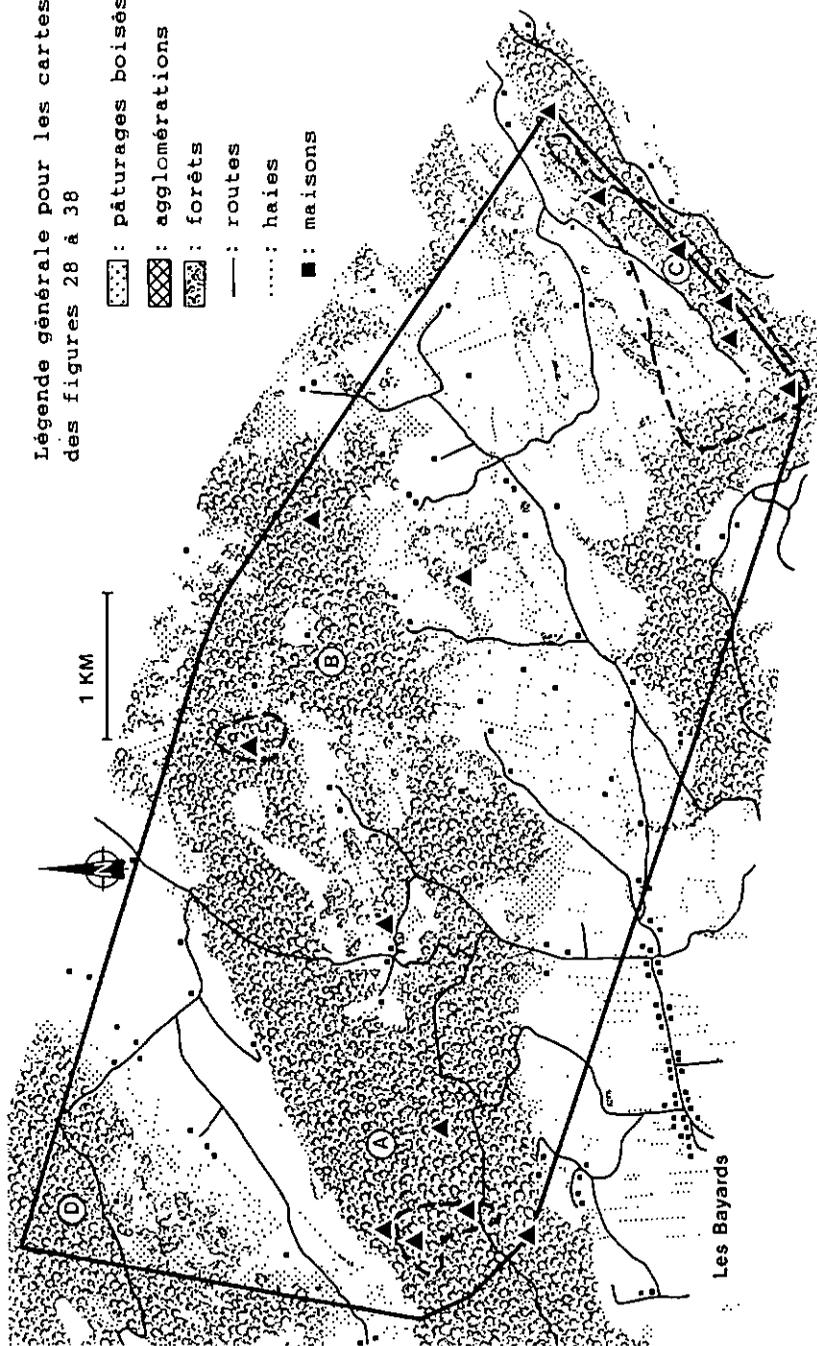


Figure 28

Représentation du domaine vital du mâle MM3 dans la zone des Cornées (1.9 au 12.11.84) par la méthode du polygone convexe (—) et de l'HMT 50% (---). ▲: gîte
Explications complémentaires dans le texte

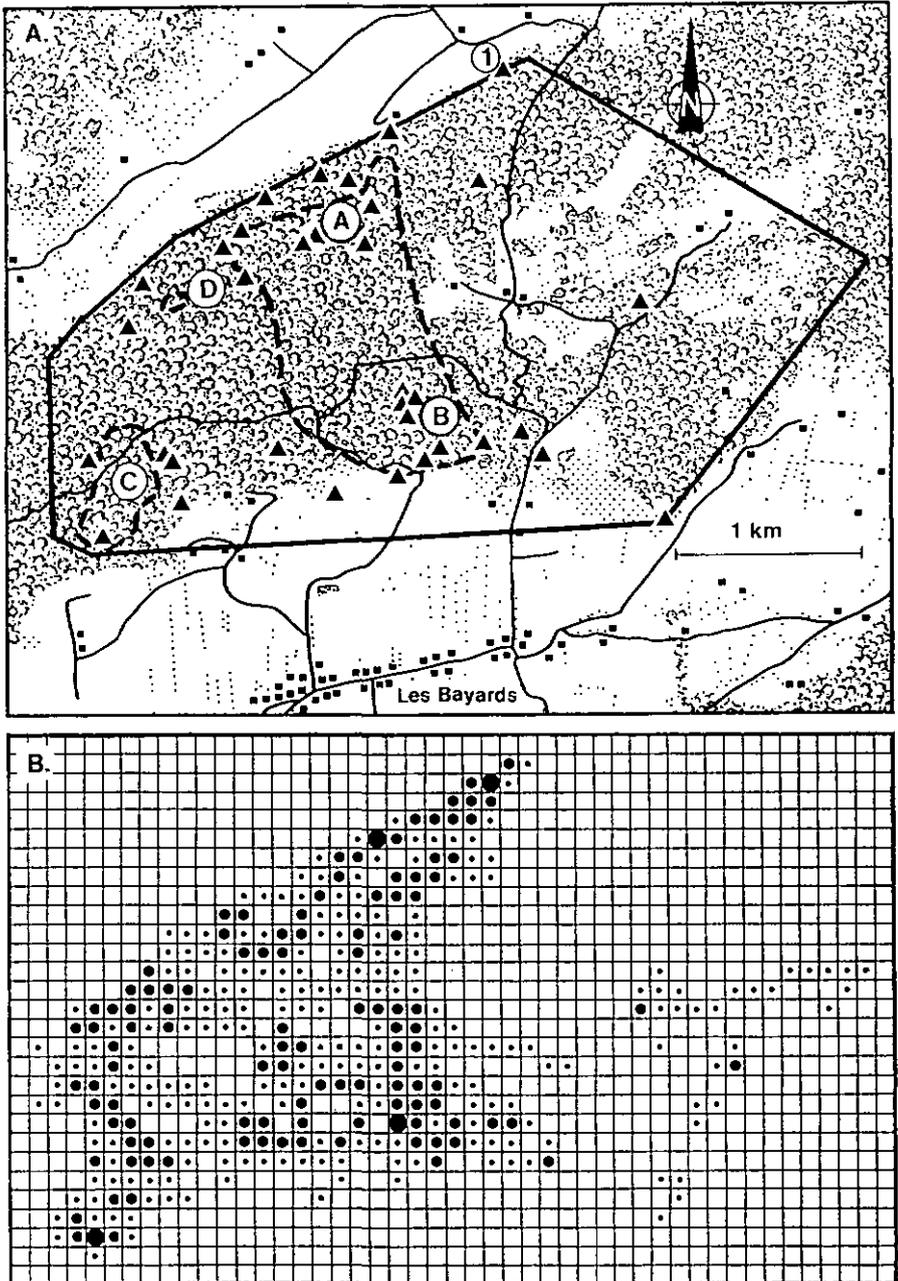


Figure 29 Représentation du domaine vital de la femelle MM4 dans la zone des Cornées (16.3 au 8.8.85) par:
 A. : la méthode du polygone convexe (—) et de l'HMT 50% (---), ▲ : gîte
 B. : la méthode du quadrat
 Nombre de localisations et de traces observées par mailles : ■ 1 à 5 ● 6 à 10 ● > 10
 Explications complémentaires dans le texte

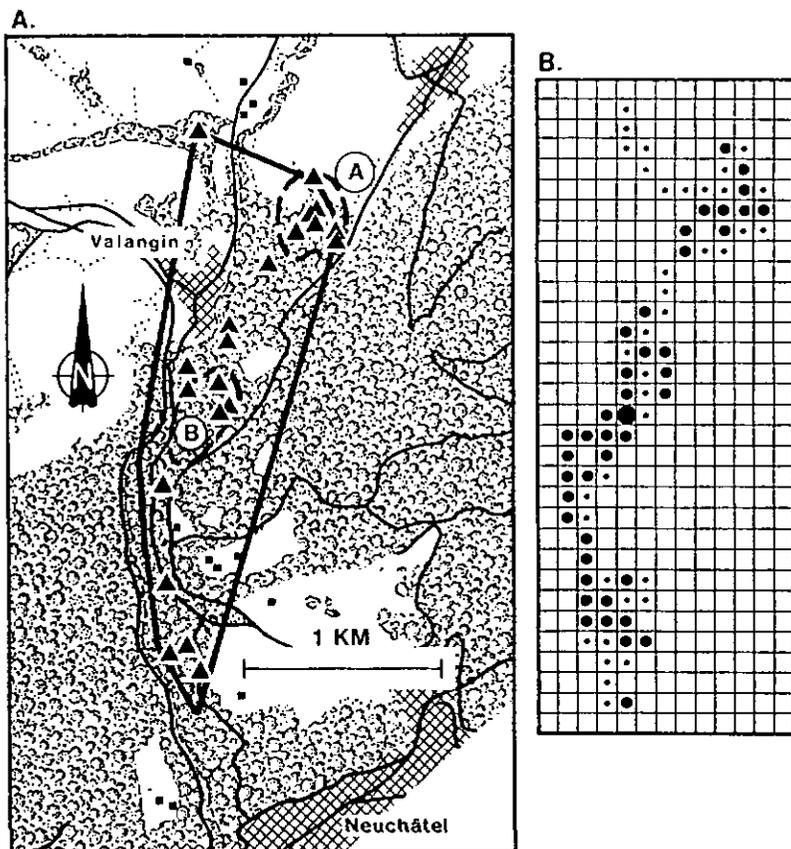


Figure 30 Représentation du domaine vital de la femelle MMS dans la zone de Valangin (19.6 au 4.9.85) par:
 A. : la méthode du polygone convexe (—) et de l'HMT 50% (---), ▲: gîte
 B. : la méthode du quadrat
 Nombre de localisations et de traces observées par mailles : • 1 à 5 ● 6 à 10 ● > 10
 Explications complémentaires dans le texte

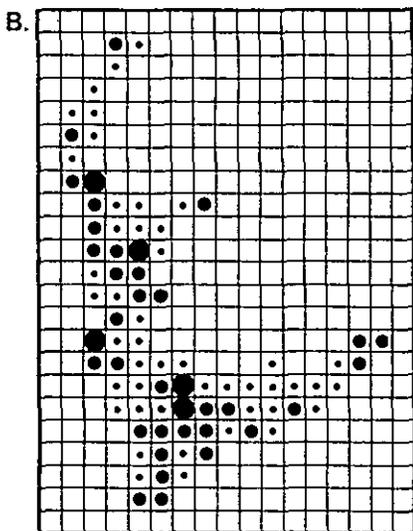
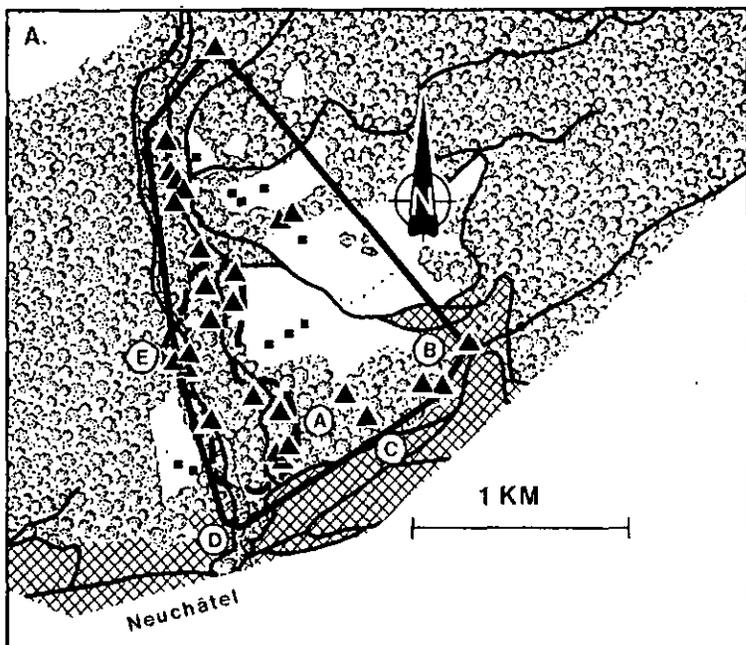


Figure 31 Représentation du domaine vital du mâle MM10 dans la zone de Valangin (30.8.85 au 29.1.86) par:
 A. : la méthode du polygone convexe (—) et de l'HMT 50% (---), ▲: gite
 B. : la méthode du quadrat
 Nombre de localisations et de traces observées par mailles : • 1 à 5 ● 6 à 10 ● > 10
 Explications complémentaires dans le texte

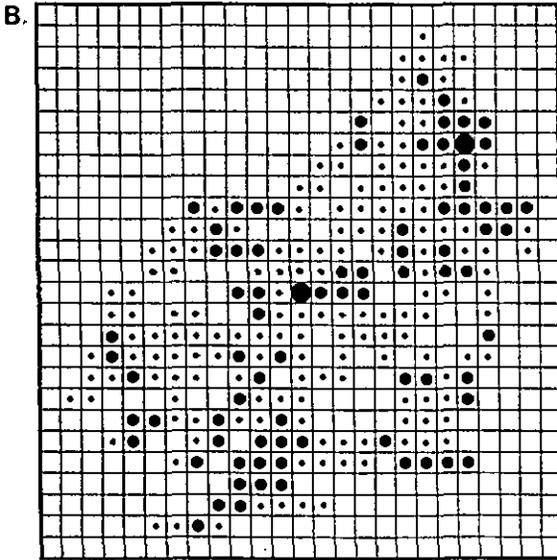
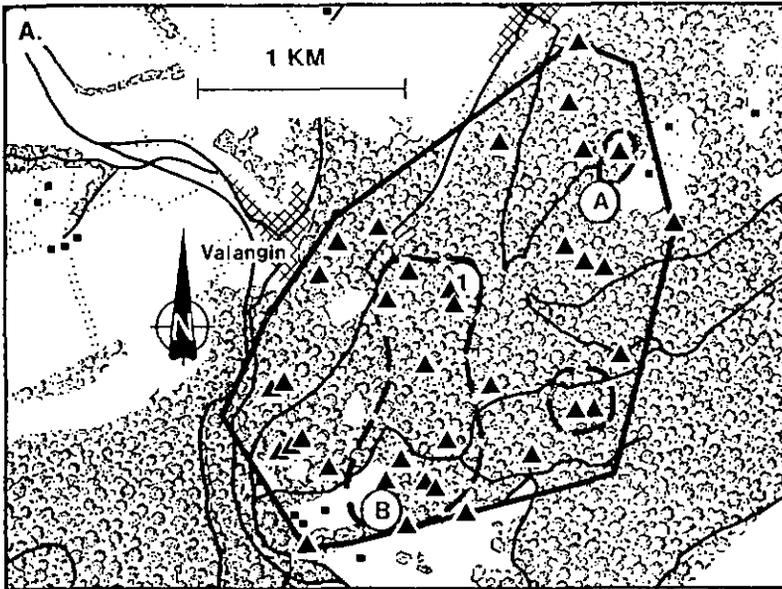


Figure 32 Représentation du domaine vital du mâle MM12 dans la zone de Valangin (28.11.85 au 10.6.86) par:
 A. : la méthode du polygone convexe (—) et de l'HMT 50% (- -), ▲ : gîte
 B. : la méthode du quadrat
 Nombre de localisations et de traces observées par mailles : • 1 à 5 ● 6 à 10 ● > 10
 Explications complémentaires dans le texte

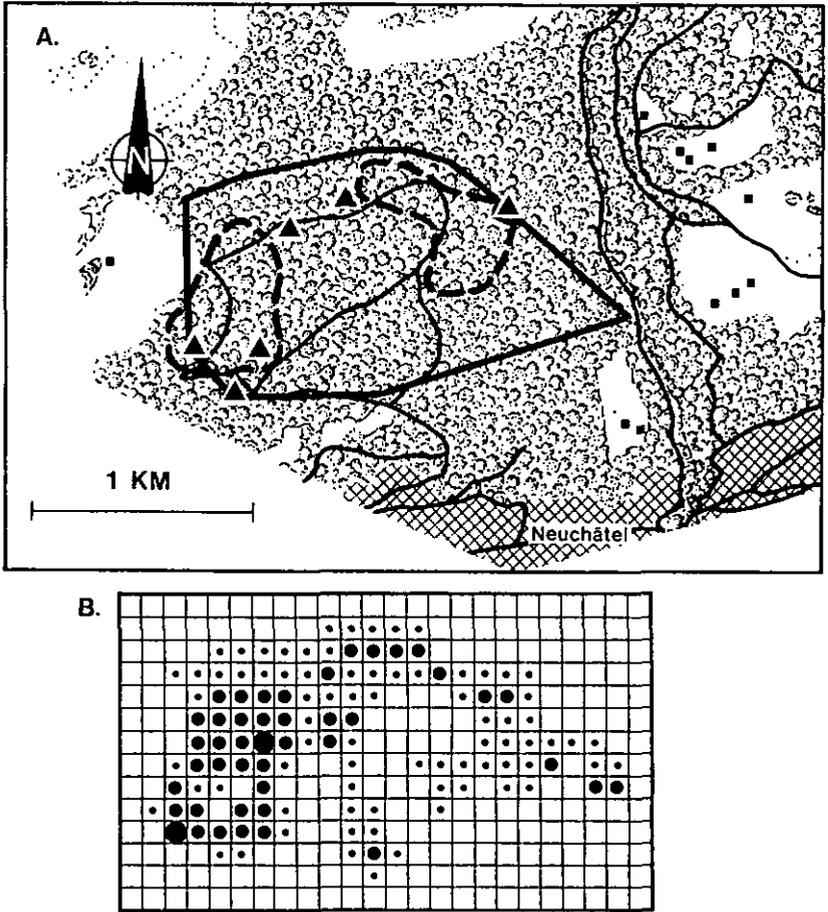


Figure 33 Représentation du domaine vital de la femelle MM13 dans la zone de Valangin (17.12.85 au 6.3.86) par:
 A. : la méthode du polygone convexe (—) et de l'HMT 50% (---), ▲: gîte
 B. : la méthode du quadrat
 Nombre de localisations et de traces observées par mailles : • 1 à 5 ◐ 6 à 10 ● > 10
 Explications complémentaires dans le texte

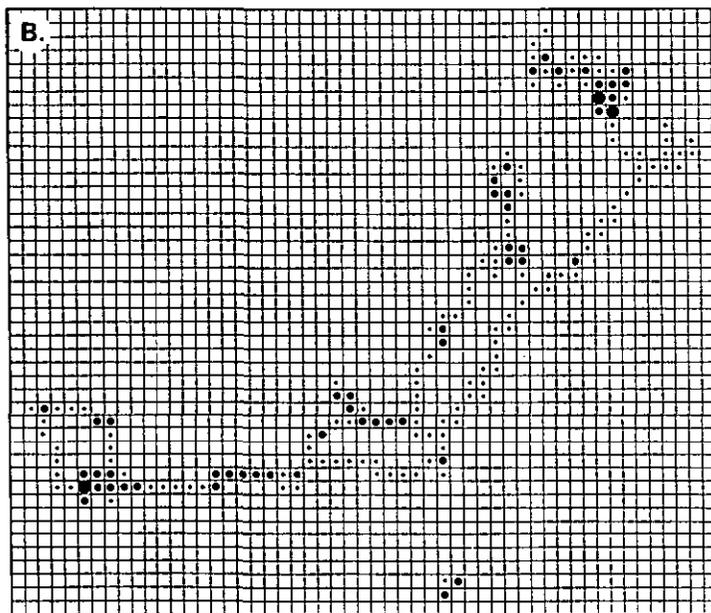
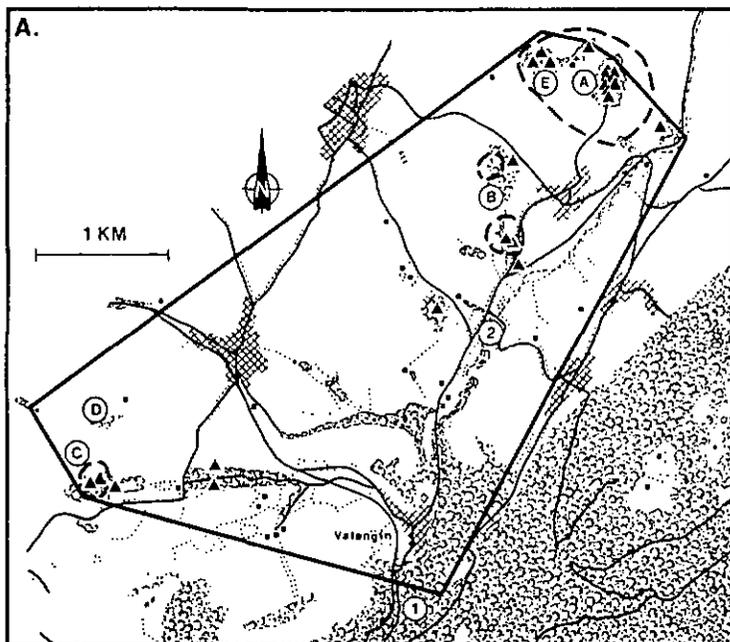


Figure 34 Représentation du domaine vital du mâle MM15 dans la zone de Valengin (25.3 au 21.9.86) par:
 A. : la méthode du polygone convexe (—) et de l'HMT 50% (---), ▲ : gîte
 B. : la méthode du quadrat
 Nombre de localisations et de traces observées par mailles : • 1 à 5 • 6 à 10 ● > 10
 Explications complémentaires dans le texte

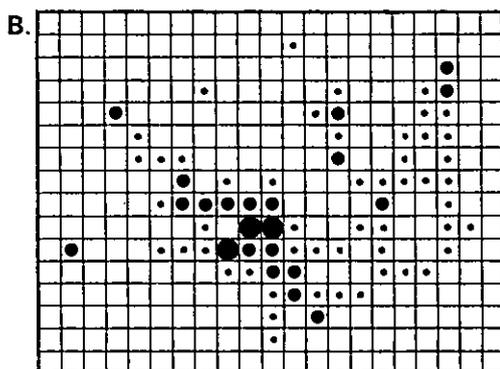
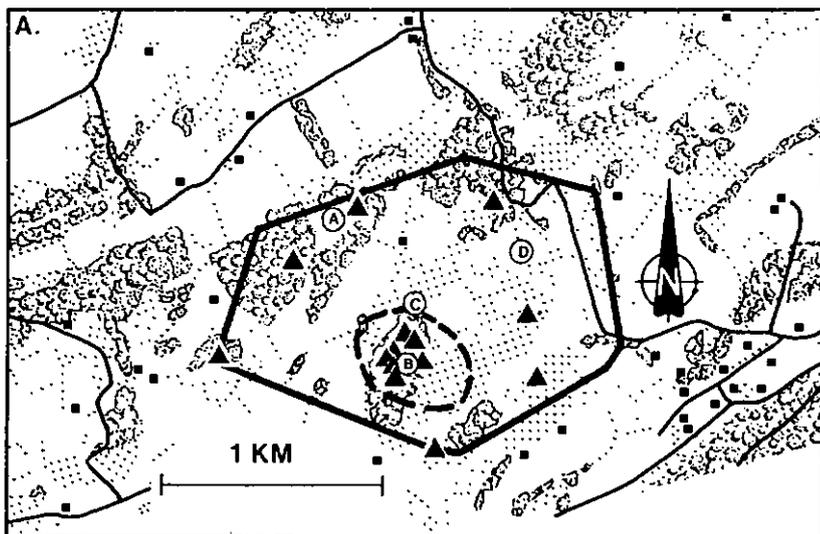


Figure 35 Représentation du domaine vital de la femelle MM6 dans la zone de la Chauv d'Abel (19.6 au 11.10.85) par:
 A. : la méthode du polygone convexe (—) et de l'HMT 50% (---), ▲: gîte
 B. : la méthode du quadrat
 Nombre de localisations et de traces observées par mailles : • 1 à 5 ● 6 à 10 ● > 10
 Explications complémentaires dans le texte

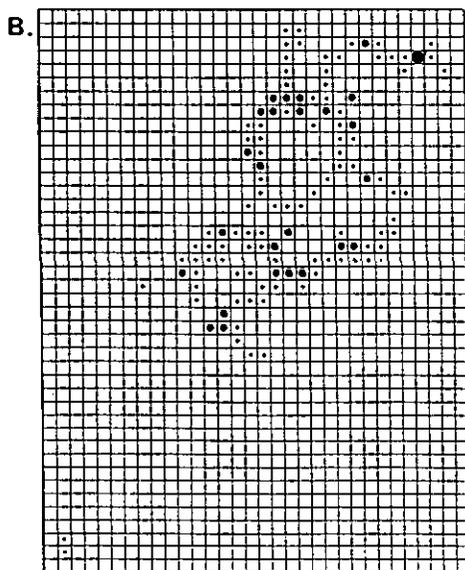
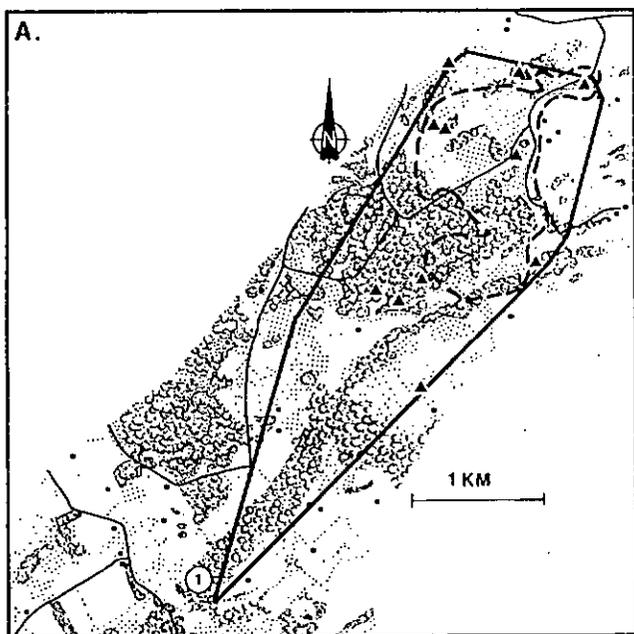


Figure 36 Représentation du domaine vital du mâle MM9 dans la zone de la Chaux d'Abel (23.6 au 4.10.85) par:
 A.: la méthode du polygone convexe (—) et de l'HMT 50% (---), ▲: gîte
 B.: la méthode du quadrat
 Nombre de localisations et de traces observées par mailles : · 1 à 5 • 6 à 10 ● > 10
 Explications complémentaires dans le texte

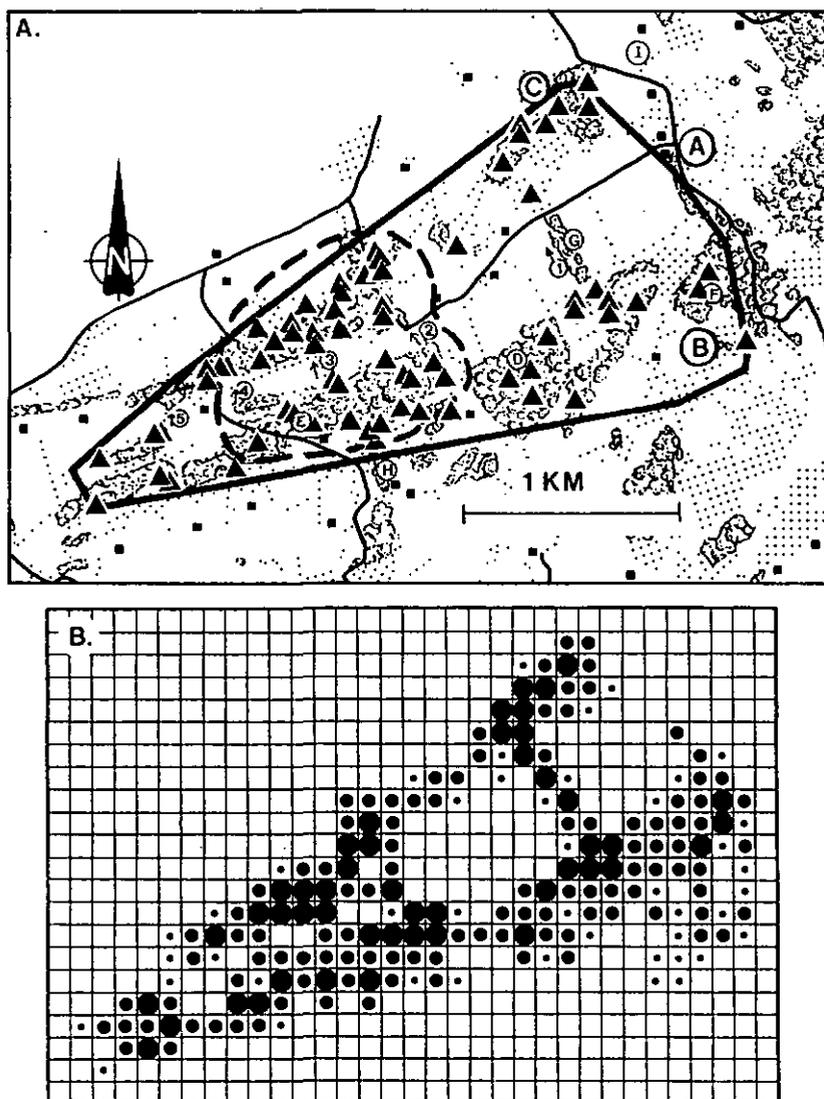


Figure 37 Représentation du domaine vital de la femelle MM11 dans la zone de la Chaux d'Abel (4.10.85 au 14.4.87) par:
 A.: la méthode du polygone convexe (—) et de l'HMT 50% (---), ▲: gîte
 B.: la méthode du quadrat
 Nombre de localisations et de traces observées par mailles : • 1 à 5 ● 6 à 10 ● > 10
 Explications complémentaires dans le texte

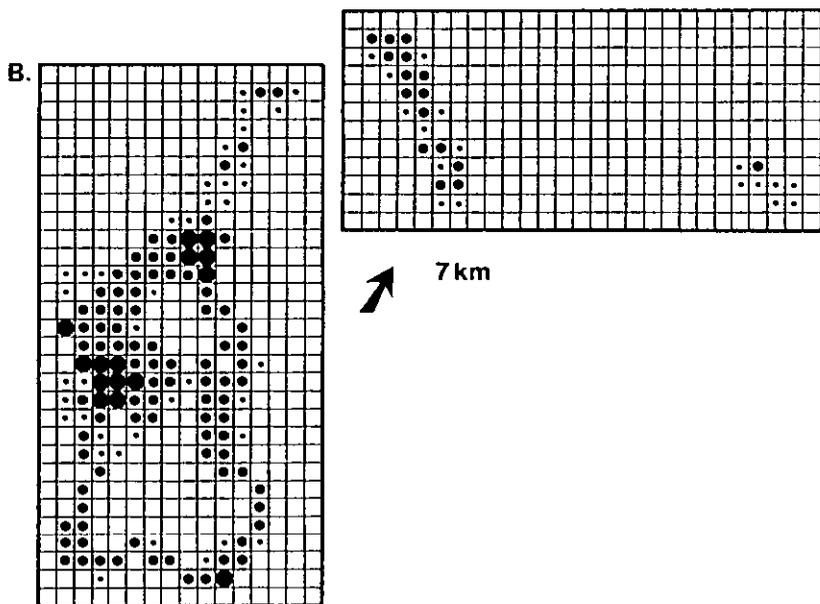
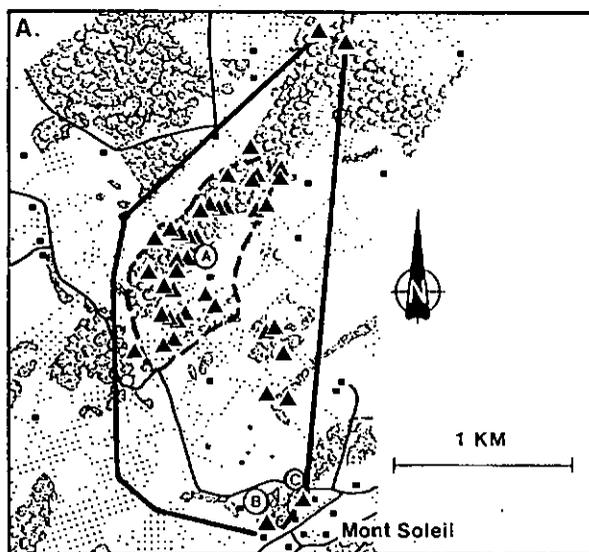


Figure 38 Représentation du domaine vital du mâle MM17 dans la zone de la Chaux d'Abel par:
 A. : la méthode du polygone convexe (—) et de l'HMT 50% (---), ▲: gîte (1°DV: 21.6.86 au 6.4.87)
 B. : la méthode du quadrat (1°+ 2°DV: 21.6.86 au 28.4.87)
 Nombre de localisations et de traces observées par mailles : • 1 à 5 ● 6 à 10 ● > 10
 Explications complémentaires dans le texte

4.8.3. Evolution saisonnière des aires d'activité

La taille des domaines vitaux et des aires de principale activité varie au cours de l'année. Le tableau 24 expose les résultats obtenus pour les quelques mères suivies sur plus d'une saison. Seules les observations du mâle MM17 et de la femelle MM11 couvrent un cycle d'une année ou plus: MM11 a été étudiée pendant 7 saisons consécutives. Pour cette dernière, les valeurs de l'hiver, de l'été et de l'automne, sont des moyennes calculées sur deux saisons.

Les surfaces sont minimales en automne, environ de moitié inférieures à celles de l'été. Les autres saisons paraissent prendre des positions intermédiaires.

Si la superficie des "core area" varie peu, excepté pour la femelle MM4 (tabl.24), leurs emplacements changent du moins passablement d'une saison à l'autre. Les "core area" successifs de MM11 et MM17 présentés aux figures 39 et 40 en sont des exemples. Les représentations graphiques ainsi que les calculs de surfaces pour MM17 ne tiennent pas compte du déplacement de son domaine dans la région des Breuleux en avril 1987.

Nous pouvons discerner pour ces deux animaux, 1 à 4 "core area" par saison. Plusieurs d'entre eux se chevauchent dans la région indiquée par un point noir sur leur figure respective.

Les "core area" de MM17 sont concentrés dans le secteur boisé des Combes et des Allevaux. Seul un des "core area" du printemps est isolé au Sud dans la région du Mont Soleil.

Les "core area" successifs de MM11 se répartissent mieux sur la surface délimitée par le polygone convexe. Ils sont plus disséminés en été et en hiver qu'au printemps et en automne, saisons pendant lesquelles cette femelle a souvent été localisée dans la forêt de la petite Coronelle (points de la figure 39), où se trouvent passablement d'arbres fruitiers, et son gîte de reproduction.

Saisons		MM11 ¹⁾	MM17 ²⁾	MM4	MM12	MM15
Hiver	N	149	70		32	
	HMT 95%	1.9	0.7		1.5	
	HMT 50%	0.4	0.2		0.4	
Printemps	N	138	55	138	75	69
	HMT 95%	2.4	0.5	8.9	3.3	5.0
	HMT 50%	0.3	0.1	1.6	0.5	0.5
Eté	N	77	43	76		46
	HMT 95%	2.8	1.0	2.9		9.2
	HMT 50%	0.4	0.1	0.5		0.2
Automne	N	91	39			
	HMT 95%	1.4	0.5			
	HMT 50%	0.2	0.1			

Tableau 24 Variations saisonnières de la taille des domaines vitaux et des "core area". Surfaces en km².

N : nombre de localisations.

1) : hiver, print., aut. : moyennes des surfaces calculées sur deux saisons.

2) : nouveau domaine du printemps non compris.

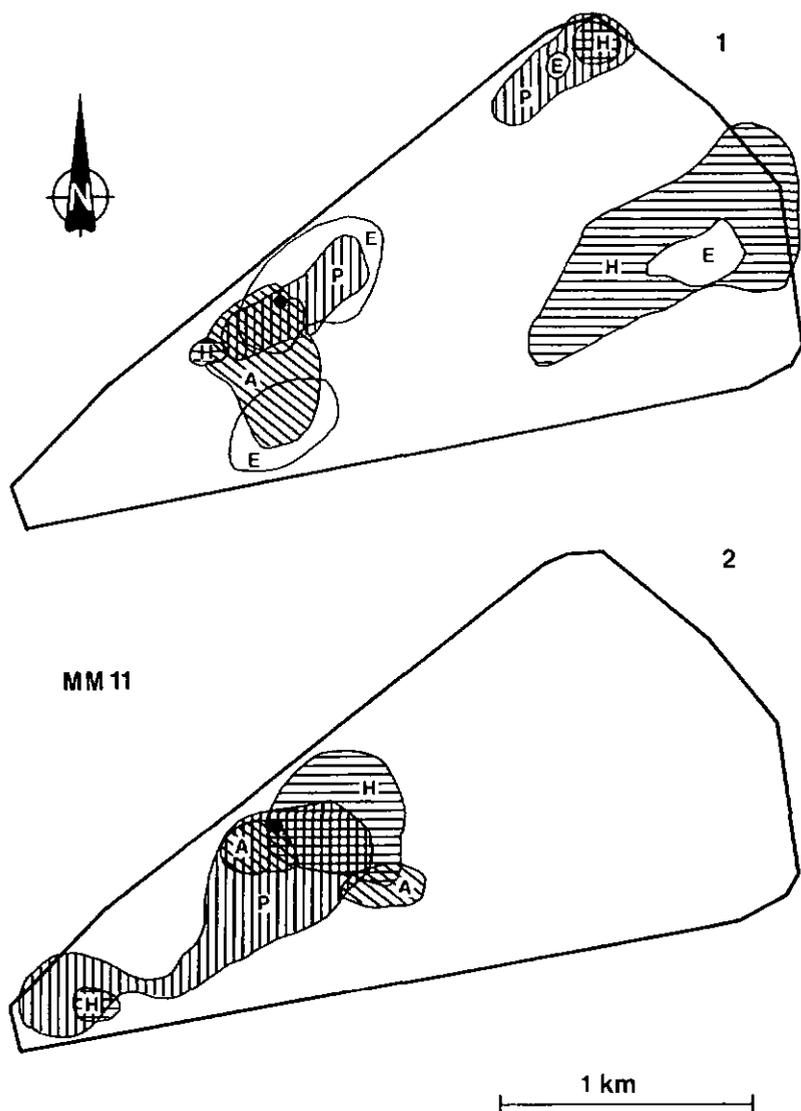


Figure 39 Représentation des "core area" saisonniers de la femelle MM11 durant la période du 1) 4.10.85 au 31.8.86 et du 2) 1.9.86 au 14.4.87.

— : domaine vital (polygone convexe)
 H : hiver P : printemps E : été A : automne

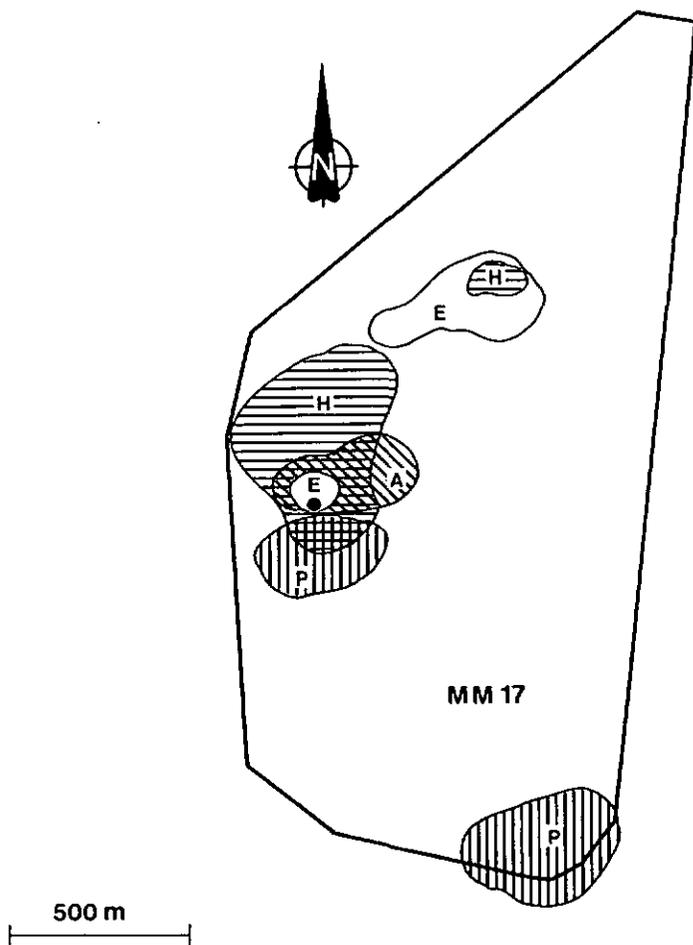


Figure 40 Représentation des "core area" saisonniers du mâle MM17 durant la période du 21.6.86 au 6.4.87.
 — : domaine vital (polygone convexe)
 H : hiver P : printemps E : été A : automne

4.8.4. Organisation spatiale

Nous ne possédons que peu d'informations sur la distribution spatiale et l'agencement des aires d'activité des martres, car le nombre d'individus étudié par zone est faible, et les périodes de pistage sont souvent décalées dans le temps. Ceci est dû principalement aux difficultés de piégeage rencontrées avec cette espèce. Nos descriptions et interprétations ne constituent donc qu'une première approche de l'organisation spatiale des populations de martre, qui demandent à être étayées par des études plus approfondies.

Les figures 41 à 43 (pages 126 à 128) présentent les arrangements spatiaux des domaines pour chaque zone d'étude. Ces représentations ne tiennent pas compte des décalages temporels entre l'étude des individus.

1) distribution des femelles:

Les domaines vitaux des deux femelles MM5 et MM13 de la zone de Valangin, étudiées à trois mois d'intervalle, sont nettement distincts (fig.42). Aucune trace (sur neige) de femelle autre que MM13 n'a pu être observée dans son aire vitale.

L'existence d'une troisième femelle dans la partie Sud de la zone ne peut être confirmée, car les traces trouvées en même temps que celles du mâle MM10 en janvier 1986 peuvent provenir de la femelle MM5. Les deux observations de femelles non marquées environ 5 mois plus tard au Val de Ruz prouvent la présence d'une, voire de deux femelles dans cette vallée.

Nous pensons pouvoir certifier la présence simultanée des trois femelles de la Combe à la Biche (Chaux d'Abel, fig.43) en été 1985 car: 1° MM6, suivie pendant 5 mois, a été piégée deux jours avant MM8. Cette dernière, allaitante, occupait certainement à ce moment un domaine fixe dans la région des Combes (point 1, fig.36, page 117). 2° Au vu de la stabilité du domaine de MM11 pendant les 18 mois qu'ont durés son étude, il est pratiquement certain que cette femelle fréquentait déjà ces lieux trois mois avant sa capture.

Si les domaines de MM6 et MM11 se chevauchent en partie, leurs "core area" sont nettement séparés, et ne sont pas traversés par les limites du polygone, ou de l'HMT 95%, de la voisine.

2) distribution des mâles:

A Valangin, les domaines des mâles MM10 et MM12 suivis conjointement pendant deux mois se recoupent partiellement (fig.42). Une part de l'un des "core area" de MM12 est même couvert par le polygone de MM10. L'aire du troisième mâle (MM15), capturé au printemps suivant, empiète également sur celle de MM12.

Deux autres mâles peuvent être signalés dans la zone durant cette période hivernale. Les traces du premier ont été observées à l'intérieur du domaine de MM13. Le deuxième, un mâle juvénile (MM14), fut capturé à l'intérieur de la surface occupée par MM12. Aucune trace de MM14 n'avait été relevée auparavant. Nous pouvons donc être certains de la présence de quatre mâles au minimum, ou même de cinq si MM10 est resté sur place, dans la zone de Valangin en mars 1986.

La distribution des mâles de la Chaux d'Abel, résumée à la figure 43, doit être séparée en deux périodes:

1° En été 1985, au moins trois mâles vivent dans la région de la Combe à la Biche. Il s'agit de MM7 et MM9, aux domaines semble-t-il nettement distincts (le décès de MM7 ne permet pas l'affirmative), et du ou des mâles non marqués observés non loin de MM6.

2° En été 1986, sont présents les mâles MM17, MM18 et MM19, ainsi qu'un mâle "inconnu" capturé au point I de la figure 37 (page 118), qui s'est échappé de sa cage avant d'être marqué (c'est pourquoi cet individu n'a jusqu'alors jamais figuré dans les résultats).

Au printemps 1987, le mâle MM20 (point C, Fig.38, page 119) a été capturé dans l'aire qu'a quittée un jour plus tôt MM17, et MM9 a été recapturé au point G de la figure 37 (page 118) en automne de cette même année.

3) Relations entre les domaines des mâles et ceux des femelles:

Bien que les suivis par télémétrie de nos mâles et femelles soient souvent décalés dans le temps, les informations obtenues par les piégeages et l'étude des traces nous permettent les constatations suivantes:

- Les domaines des mâles chevauchent ceux des femelles: une femelle pour MM3, pour MM12, MM15, MM17, et probablement MM9, avec la femelle MM8; deux femelles pour MM10 et MM7.
- Inversement, les domaines de toutes les femelles, sauf MM4, sont parcourus par deux mâles, peut-être 3 ou 4 pour la femelle MM5.

Ces constatations sont appuyées par les captures très proches dans le temps et l'espace des "couples": MM1 et MM2 toutes deux juvéniles, et des adultes: MM6 et MM7, MM8 et MM9; ainsi que par les observations d'appariements indiquées au chapitre 4.1.4.

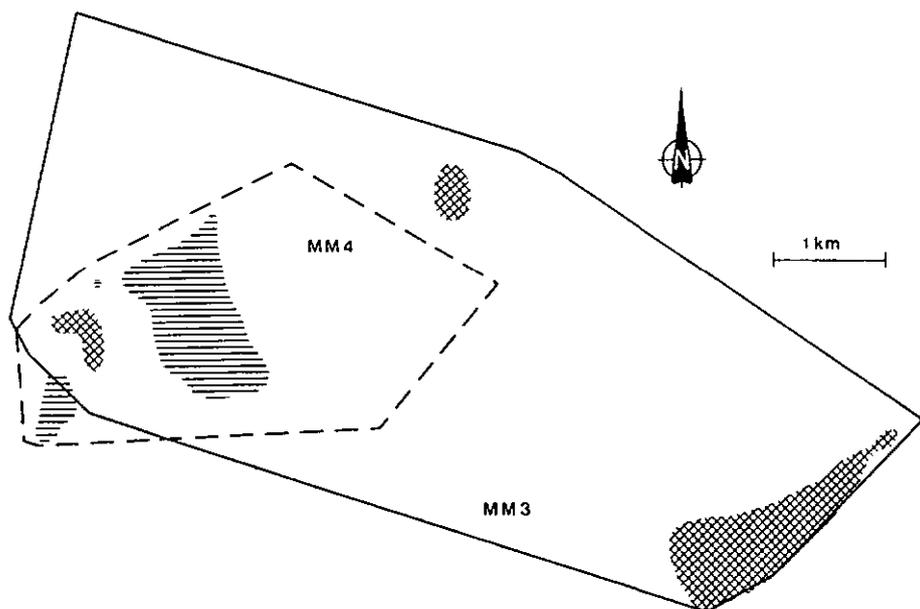


Figure 41 Distribution spatiale des domaines vitaux (polygones convexes) du mâle MM3 et de la femelle MM4 dans la zone des Cornées.

- ☒: "core area" du mâle (N=3)
 ≡: "core area" de la femelle (N=3)

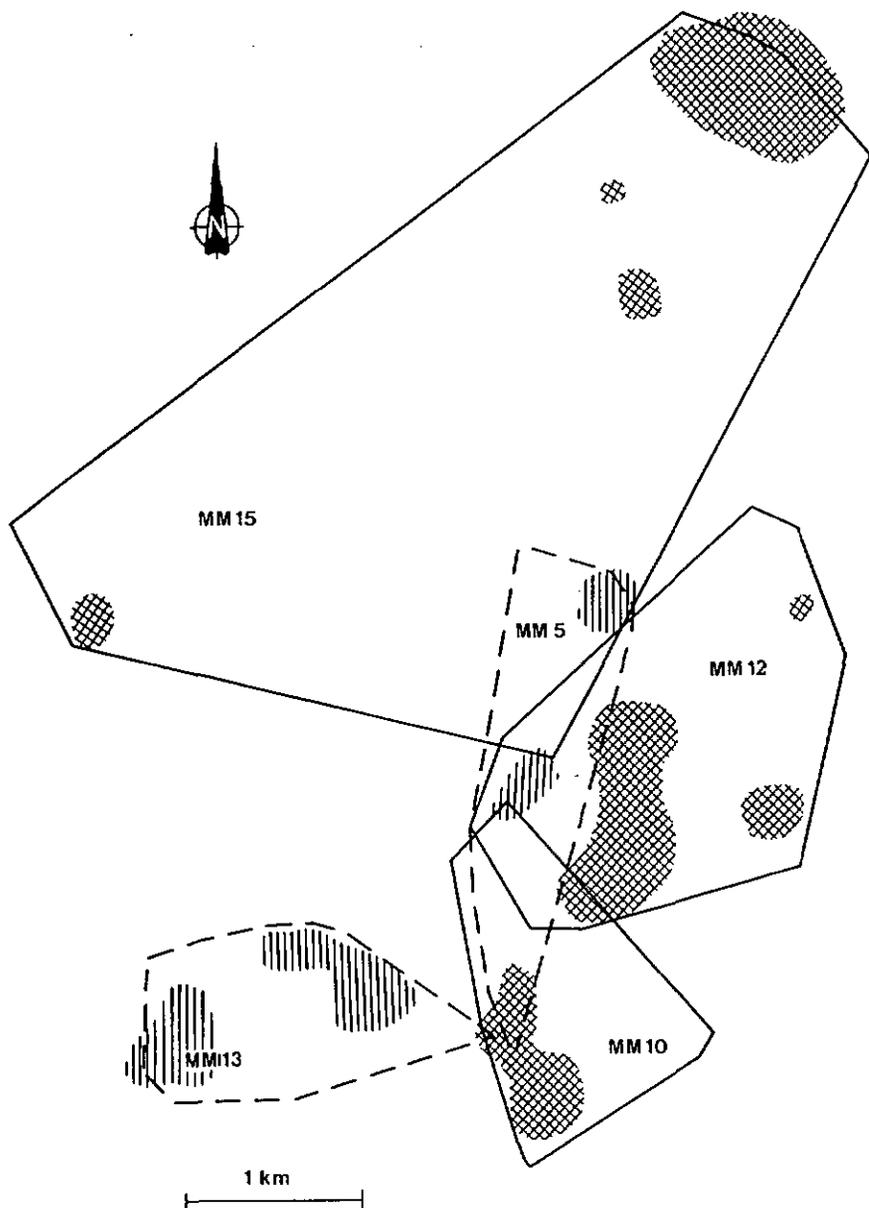


Figure 42 Distribution spatiale des domaines vitaux (polygones convexes) des mâles MM10, MM12, MM15 et des femelles MM5, MM13 dans la zone de Valangin.

- ⊠: "core area" des mâles
- ▨: "core area" des femelles

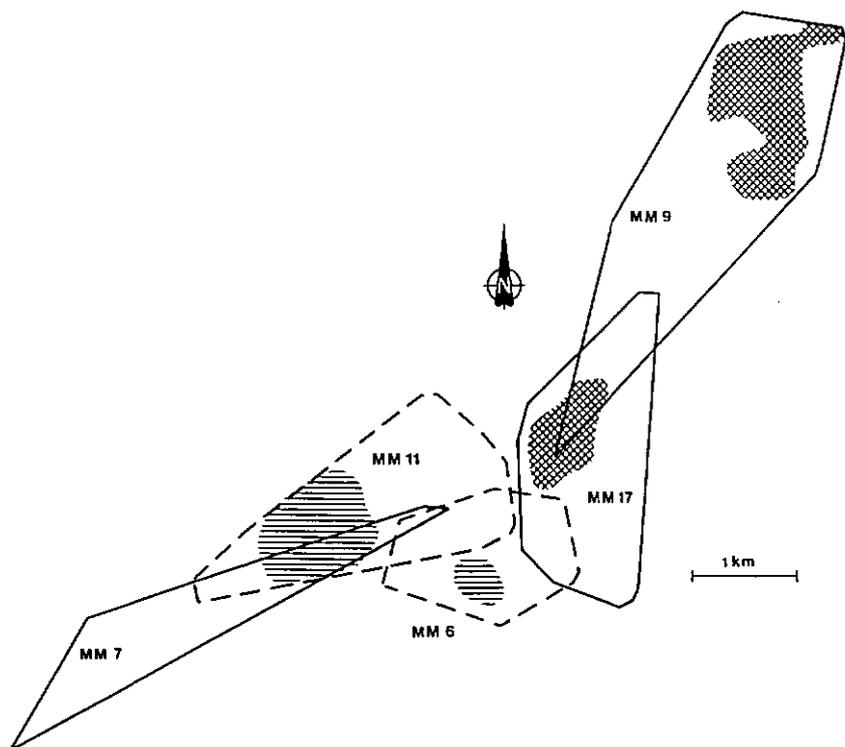


Figure 43 Distribution spatiale des domaines vitaux (polygones convexes) des mâles MM7, MM9, MM17 et des femelles MM11, MM6 dans la zone de la Chaux d'Abel.

⊠: "core area" des mâles
 ≡: "core area" des femelles

4.8.5. Densité de population

Il est très difficile d'évaluer la densité de population d'un animal aussi mobile et difficile à capturer ou à observer que la martre. Aussi, pour estimer les densités de chaque zone d'étude, nous avons tenu compte de toutes les observations visuelles de martres ou de leurs traces, des captures, et des animaux suivis par télémétrie. Les valeurs obtenues, indiquées au tableau 25, comprennent donc aussi bien les animaux adultes que juvéniles, les résidents que les éventuelles erratiques.

Les densités varient de 0.1 à 0.8 martres par km². Les Cornées et la région du Val de Ruz (Valangin) présentent les densités les plus faibles. La valeur maximale est observée dans les gorges du Seyon (Valangin). Enfin les densités sont plus élevées dans le secteur Est de la Chaux d'Abel que dans le reste de la zone.

En comparaison, nous avons relevé en hiver 1986, sur la superficie du projet prédateurs-proies à la Chaux d'Abel, une densité de fouines trois fois supérieure (≈ 1 individu/km²) à celle des martres (Marchesi et al. 1989).

Zone	Période	Surface	Nombre d'individus	Densité par km ²
Cornées ¹⁾	10.84-04.85	18 km ²	2 à 4	0.1 à 0.2
Valangin ²⁾	10.85-04.86	10 km ²	5 à 8	0.5 à 0.8
Valangin ³⁾	06.86-09.86	14.5 km ²	2 à 3	0.1 à 0.2
Chx Abel ⁴⁾	06.85-09.85	11 km ²	6 à 7	0.5 à 0.6
Chx Abel ⁵⁾	12.85-04.86	30 km ²	10 à 13	0.3 à 0.4

Tableau 25 Estimation de la densité de population des martres par zone, ou par secteur de zone, étudiée.

- 1) Surfaces de milieux ouverts de la Brévine et des Bayards exclues.
- 2) Partie Sud de la zone: Gorges du Seyon
- 3) Partie Nord de la zone: surface à peu près équivalente à celle du domaine de MM15
- 4) Secteur Est: Combe à la Biche, les Combes, pâturages des Breuleux
- 5) Surface couverte par le projet prédateurs-proies

5. DISCUSSION

5.1. POPULATIONS

Nos observations dans des domaines tels que la reproduction, la mortalité, et la sex ratio, sont trop fragmentaires, et les captures trop peu nombreuses, pour apporter une documentation suffisante sur la dynamique de population des martres de nos régions. De plus, nos analyses de population doivent rester prudentes, au vu de la diversité de provenance des cadavres examinés. Ces données seront donc simplement rapprochées de celles acquises dans les zones d'étude. Les travaux d'autres auteurs permettent enfin d'étalonner nos propres observations, et de préciser quelques caractéristiques de population, éléments indispensables à la compréhension de la biologie des martres étudiées.

Notre discussion sur certains chapitres de population ayant déjà fait l'objet de plusieurs publications et synthèses, que ce soit sur la martre ou d'autres mustélidés, restera intentionnellement laconique.

5.1.1. Piégeages

Malgré une augmentation sensible du rendement des piégeages, dû à une amélioration des techniques de capture durant les premières années d'étude, il faut relever que les martres restent des animaux difficiles à capturer (vivants !). La longue tradition de leur piégeage dans nos régions explique peut-être en partie leur méfiance à l'égard des trappes. Nos rendements sont par exemple nettement inférieurs à ceux obtenus par Weckwerth & Hawley (1962) avec Martes americana dans un parc national américain.

Des différences de comportement ont été remarquées vis-à-vis des pièges, certains individus, semble-t-il moins méfiants, se laissant plus facilement recapturer que d'autres.

A l'exception d'un seul individu, toutes les fouines ont été prises en lisière ou en forêt par des trappes posées spécifiquement pour la martre. Elles ont parfois été capturées très à l'intérieur du massif forestier, et à plusieurs kilomètres de la maison la plus proche. Les suivis de traces sur neige confirment par ailleurs que ces deux espèces partagent souvent les mêmes surfaces forestières.

Nous pouvons également signaler les captures répétées de chats apparemment harets, souvent très agressifs, dans le bois des Cornées. La découverte de deux chatons, âgés de quelques semaines, dans l'une de nos trappes située au centre de cette forêt, atteste la reproduction de ces félidés à l'écart des habitations.

5.1.2. Causes de mortalité

Les causes de décès des cadavres analysés sont toutes d'origine humaine. A l'exception de la femelle MM6 (9 ans) déjà affaiblie, puis retrouvée morte avec des morsures de chat à la tête (expertise de l'Institut de Bactériologie Vétérinaire de l'Univ. de Berne), et des martres MM7 et MM12 mortes de raisons pathologiques non identifiées, nous n'avons reçu ou trouvé aucune martre morte de cause naturelle telle que maladie, famine ou prédation. Nyholm (1970) mentionne des cas de prédation par l'aigle royal (Aquila chrysaetos), Velandér (1983) par un chien, et Pulliainen (1981b) observe des martres poursuivies par des renards. Peu d'années avant notre étude, plusieurs martres décédées de la rage ont été signalées dans le Jura suisse.

5.1.3. Sex ratio

Le déséquilibre de la sex ratio en faveur des mâles, tel qu'il apparaît dans nos résultats, peut être remarqué dans la majorité des échantillons de martres étudiés (Yurgenson 1947, Lampio 1951, Grakov 1964, Rossolimo & Pavlinov 1974). Seul un des lots de fourrure (N=462) examiné par Lampio (1951) montre autant de mâles que de femelles. Ce phénomène, observé chez beaucoup de petits mustélidés, a déjà été fréquemment discuté. Les hypothèses avancées sont multiples et mettent notamment en cause, outre la méthode d'échantillonnage, des facteurs alimentaires ou comportementaux (déplacement, activité). Clark et al. (1987) signalent que la proportion de mâles peut déjà être chez M. americana plus élevée à la naissance, mais n'est pas significativement différente de 1:1.

Notre faible quantité de données et la disparité de nos échantillons ne nous permettent pas de trancher pour l'une ou l'autre de ces hypothèses. Les résultats ne sont d'ailleurs pas tous significativement différents d'une répartition théorique égale.

Il est cependant probable que l'activité (c.f. chap.4.6.2) et les déplacements (c.f. chap.5.7.1) plus importants chez les mâles expliquent la sex ratio particulièrement déséquilibrée des mères piégées.

5.1.4. Reproduction

Les informations obtenues sur les différentes phases du cycle de reproduction des mères du Jura sont en accord avec celles fournies par la littérature.

Une brève revue de ces phases nous sera utile pour la compréhension de certains changements comportementaux annuels évoqués dans les chapitres suivants.

La période d'activité sexuelle des mâles, indiquée par la production de spermatozoïdes matures et le développement testiculaire, dure environ trois mois. De juin à août pour Schmidt (1943), en juin et juillet pour Danilov & Tumanov (1972) et pour Krott (1973). Danilov & Tumanov (1972) trouvent des spermatozoïdes matures depuis mai, et notent une régression puis le repos de la spermatogenèse de la fin août à mi-mars. Il y a donc peu de chance pour que des fécondations aient lieu pendant l'appariement secondaire hivernal. La fréquence maximale d'accouplement se situe d'après plusieurs de ces auteurs en juillet. L'accouplement chez M. americana se produit à la même époque (revue des auteurs par Clark et al. 1987).

Les femelles ayant mis bas sont donc fécondées à l'époque du sevrage des jeunes. Les vulves proéminentes des femelles en oestrus et les appariements observés dans le Jura se placent tous pendant la période d'accouplement décrite pour les mâles.

Schmidt (1943) constate que (en nature) plusieurs mâles peuvent couvrir la même femelle. Réciproquement, nos résultats sur la répartition spatiale des domaines vitaux (c.f. chap.4.8.4) montrent clairement la possibilité pour un mâle de couvrir plusieurs femelles.

Les ovules fécondés se développent en blastocystes demeurant libres dans la cavité utérine durant 8 à 9 mois, pour ne s'implanter qu'en février ou mars suivant (Canivenc 1970, Danilov & Tumanov 1975, Sandell 1985). Ce phénomène d'implantation retardée ou différée, que l'on observe également chez la fouine et l'hermine par exemple, a fait l'objet de plusieurs discussions notamment sur ses avantages et ses origines par Sandell (1984, 1985) et King (1984). L'implantation serait contrôlée par la photopériode (Pearson & Enders 1944).

La durée de la gestation (suivant l'implantation) est d'environ 1 mois (environ 27 jours chez *M. americana*, Jonckel & Weckwerth 1963). Ainsi que nous l'avons constaté dans le Jura, la parturition a lieu de la mi-mars à fin avril (Schmidt 1943, Krott 1973, Baudvin et al. 1985b), parfois jusqu'en mai (Danilov & Tumanov 1975).

Le nombre de jeunes par portée est en moyenne de 3 (3.3 N=36, pour Danilov & Tumanov 1975), mais varie de 1 à 6 (Schmidt 1943, Krott 1973, Danilov & Tumanov 1975, Baudvin et al. 1985b, Velander 1983).

Le développement des jeunes, détaillé par Habermehl (1985), est assez rapide, puisqu'ils atteignent leur taille et leur poids d'adulte à environ 6 mois (Ryabov 1962, Habermehl 1985). Peu d'informations existent sur la séparation des jeunes de leur mère; elle a probablement lieu aux alentours de septembre-octobre (Krott 1973, Habermehl 1985). La dispersion et l'établissement des juvéniles dans une aire vitale n'ont pas encore été étudiés.

Le développement sexuel est tardif puisque les femelles, bien que parfois matures à 15 mois (Schmidt 1943, Krott 1973), ne mettent souvent bas pour la première fois qu'à l'âge de trois ans (Danilov & Tumanov 1975). D'après nos observations les femelles matures n'ont pas forcément des jeunes chaque année. Danilov & Tumanov (1975) signalent malgré tout une stimulation des organes sexuels (donc hormonale) chez les femelles non portantes, qui explique peut-être le cycle d'activité particulier des femelles au printemps (c.f. chap.4.6.2).

En général, les mâles ne sont matures qu'après deux ans (Danilov & Tumanov 1972).

Mis à part les rencontres pendant les périodes de rut et l'appariement hivernal, mâles et femelles vivent solitaires. A l'encontre de Krott (1973) nous pensons que le mâle ne participe pas à l'élevage des jeunes. La formation d'un couple serait contraire à une stratégie polygynique de reproduction (Moors 1980, Sandell 1984).

5.1.5. Structure d'âge et longévité

Les proportions de juvéniles des deux échantillons de mères capturées ou décédées présentent, malgré leur provenance différente, des similitudes remarquables.

Ces valeurs sont inférieures à celles trouvées dans la littérature: Rossolimo & Pavlinov (1974) en Russie 31.1%¹⁾, Mal'dzhyunaite (1957) en Russie 45%²⁾, Grakov (1964) en Russie 50.9%²⁾, Kruger (com. pers en 1987) en Allemagne 58.6%¹⁾.

Note : 1) et 2): détermination de l'âge par 1) comptage des anneaux cémentiques 2) mensurations corporelles ou crâniennes.

Mais les données de ces auteurs proviennent généralement d'animaux piégés pour leur fourrure. Strickland et al. (1982, cités par Clark et al. 1987) remarquent que la proportion de juvéniles augmente en fonction de la pression du piégeage. Comme le note Quick (1956), l'élimination de martres résidentes provoque une colonisation des surfaces inoccupées par des individus erratiques, qui sont pour la plupart des juvéniles. Une population régulièrement déséquilibrée par des piégeages intensifs compte donc beaucoup de jeunes de l'année.

Dans ce sens, la structure d'âge de notre lot d'animaux est mieux équilibrée que celle de la plupart des échantillons étudiés par les auteurs; ce lot comprend près de 50% d'individus reproducteurs. Cette "population" ne paraît ni en phase de fort accroissement ou réduction, ni déséquilibrée par le piégeage ou un autre facteur.

La méthode et la période d'échantillonnage peuvent dénaturer passablement les résultats. Quick (1956) et Grakov (1964) observent que la proportion de mâles juvéniles piégés au début de l'hiver est notablement plus élevée que celle des femelles de même âge, contrairement à d'autres périodes de l'année. Debrot (1982) constate chez M.erminea que la proportion de juvéniles est beaucoup plus grande en été qu'aux autres saisons. A propos de M.nivalis, King (1980a) pense que la littérature ne présente pas d'analyses fiables de la dynamique des populations naturelles, vu les méthodes habituellement utilisées.

En raison de ces remarques, et des réserves avancées en début de chapitre - populations -, l'équilibre commenté dans notre cas reste du domaine de l'hypothèse. Nous ne pouvons en effet pas être certains que la structure d'âge des échantillons examinés soit représentative d'une quelconque population naturelle.

Le plus vieil individu identifié est une femelle gravide, âgée de 11 ans. Schmidt (1943) signale une femelle ayant atteint 15 ans en captivité. Clark et al. (1987), se référant à plusieurs études, mentionnent des femelles M.americana de 12 à 15 ans toujours sexuellement actives.

5.1.6. Ectoparasites

1) Ixodides

Même si nous écartons le cas d'infestation massive d'une martre par la tique exophile I.ricinus, celle-ci reste plus courante que les espèces endophiles I.hexagonus et I.canisuga.

Les deux premières espèces sont également signalées chez la martre en France par Gilot & Aubert (1985). Aubert (1983) relève que dans l'Est de la France I.canisuga est relativement rare chez la martre ou la fouine.

Contrairement à ce que nous avons observé chez la martre, I.hexagonus est l'espèce majoritaire chez l'hermine (Debrot 1982), chez la fouine (Zimmerli 1982, Gilot & Aubert 1985), et est quasiment la seule tique parasitant le putois (Mermod et al. 1983, Gilot & Aubert 1985).

Le comportement et l'écologie des hôtes, au regard de l'habitat usuel de ces tiques, expliquent certainement ces différences. En effet, I.hexagonus est localisée essentiellement au dessous du niveau du sol (cavités, terriers de micromammifères), à l'intérieur d'un abri naturel (tas de feuilles, arbres creux) ou artificiel (fentes de mur, granges) (Gilot & Aubert 1985). Ces lieux sont plus souvent fréquentés par les autres mustélinés que par la martre.

I.canisuga ne peut pratiquement être trouvé, selon Gilot & Aubert (1985), que dans les parties moyennes à profondes des terriers de V.vulpes et de M.meles, ou dans les grottes (inexistantes dans la région de découverte des deux tiques à la Chauv d'Abel), ce qui confirme l'occupation de ces terriers par la martre pour le repos (c.f. chap.4.5.3).

2) Siphonaptères

Aucune des puces récoltées n'est spécifique aux carnivores. M.s.sciurorum, parasite courant de S.vulgaris et parfois des gliridés, a souvent été trouvé chez la martre (Schmidt 1943, Smit 1966, Beaucournu 1973), du reste considérée par Smit comme hôte secondaire. Cette puce est signalée chez tous les mustélinés européens des genres Martes et Mustela (Beaucournu 1973, Artz 1975, Debrot & Mermod 1982, Zimmerli 1982).

T.o.octodecimdentata, également lié aux sciuridés, se rencontre plus rarement chez la martre (Beaucournu 1973) ou la fouine (Zimmerli 1982).

Les deux autres espèces identifiées n'ont pas encore été signalées, à notre connaissance, chez la martre.

Les deux espèces de puces liées à l'écureuil vivent essentiellement dans les nids de cet animal ou dans les nids d'oiseaux qu'il fréquente (Smit 1966, Beaucournu 1973). Comme ce rongeur n'a été qu'une proie exceptionnelle pour nos martres, nous pensons qu'elles acquièrent surtout ces puces aux gîtes de repos; et plus rarement par contact direct avec les proies. Il en va certainement de même pour D.g.gallinulae, habitant les nids d'oiseaux.

Lors de la visite des nids ayant servi de gîtes aux martres, nous avons été plusieurs fois envahis et agressés par ces parasites indésirables.

5.2. MORPHOMETRIE

Le tableau 26 rassemble les données de poids et de tailles corporels des martres que nous avons trouvées dans la littérature. Les comparaisons de nos résultats avec ces données sont difficiles, car elles n'indiquent le plus souvent que les valeurs extrêmes des mesures (Min., Max.); le nombre d'animaux examinés est parfois très faible ou n'est pas mentionné (Schmidt 1943); les classes d'âges ne sont que rarement séparées.

Auteurs, Pays	MALES			FEMELLES		
	TC	Q	PDS	TC	Q	PDS
Corbet&Southern(1977),GB 1)	441-507 (3)	205-241 (3)	1049-1418 (3)	430-439 (2)	202-225 (2)	1049-1418 (3)
Heptner et al.(1967)URSS 2)	405-473 (93)	185-228(104)	670-1050 (59)	365-420(102)	170-210(100)	484- 850 (49)
Schmidt(1943),D 3)	480-530	250-280	1200-1650	400-450	230-260	800-1350
Pucek(1981),POL	420-590 (23)	185-255 (23)	790-1490 (14)	385-425 (19)	160-225 (19)	983-1070 (13)
Hutterer&Geraets(1978),I 4)	420-570 (6)	190-230 (6)		490 (1)	190 (1)	1500 (1)
König&Müller(1986),D	420-510 (31)	207-280 (31)	1050-1865 (31)	410-455 (14)	178-225 (14)	870-1380 (14)
Présente étude(1989),CH 5)	425-480 (45)	205-260 (44)	1226-1850 (37)	405-450 (20)	200-237 (17)	856-1300 (25)
Ryabov (1962), URSS 6)	466 (53)	240 (53)	1360 (53)	430 (73)	227 (73)	950 (73)

Tableau 26 Mesurations morphométriques (Min. et Max.) de Martes martes : Quelques données de la littérature.

PDS : poids (g) TC - Q : tailles (mm) Chiffres entre parenthèses : collectif mesuré (N)

1) poids des mâles non distingués de ceux des femelles 2) cités par Corbet & Southern (1977)

3) N inconnu 4) Sardaigne 5) juvéniles et adultes regroupés 6) Caucases, tailles et poids moyens d'animaux adultes (> 12 mois).

Les martres russes de Heptner et al. (1967, dans Corbet & Southern 1977) sont nettement plus petites et plus légères que les nôtres. Nos mesures sont au contraire proches de celles des autres auteurs, à la différence près que les martres d'Allemagne et du Caucase paraissent un peu plus grandes, et celles de Pologne plus légères. D'après des mensurations crâniennes, Anderson (1970) note que les martres de Finlande et d'Europe centrale sont plus petites que celles du Danemark, de Suède et d'Angleterre.

Les mensurations de nos martres adultes ne se distinguent en général pas statistiquement de celles des juvéniles, ce qui est compréhensible puisque ces derniers sont tous âgés de plus de 6 mois (c.f. chap.5.1.4).

Les variations saisonnières de poids observées ne confirment pas celles mises en évidence par Schmidt (1943) et König & Müller (1986), ou par Weckwerth & Hawley (1962) pour M.americana. Ces auteurs trouvent pour les deux sexes des valeurs plus élevées de mars ou avril à octobre qu'en hiver.

Bien que non quantifiées, les réserves de graisse intra abdominales nous ont paru (lors des dissections) moins abondantes chez les martres que chez les fouines. Une étude détaillée de ces réserves serait certainement intéressante en vue d'une comparaison des stratégies alimentaires et adaptatives de ces espèces. Les réserves plus importantes de la fouine lui permettent peut-être de jeûner plus longtemps que la martre en période de disette hivernale, et donc d'être moins dépendante de la disponibilité en nourriture. Elles lui seraient favorables d'autre part pour la reproduction (mortalité des embryons et des jeunes réduite). Ce facteur intervient probablement aussi dans la considérable expansion des populations de fouines observée en Europe.

Le poids est sujet à de grandes variations suivant la quantité de nourriture ingérée avant la capture ou la mort de l'animal. Si le tube digestif d'une dizaine de martres s'est révélé absolument vide d'aliments, nous avons en revanche trouvé jusqu'à 80g de proies diverses, voire près de 135g de fruits (S.aria, P.malus), dans les estomacs de trois individus.

Le dimorphisme sexuel des martres a souvent été relevé. Lampio (1951) estime que les mâles sont environ 12% plus grands que les femelles. Clark et al. (1987) signalent des valeurs plus élevées pour M.americana. Les raisons et les avantages du dimorphisme sexuel des mustélidés, encore plus marqué chez les espèces du genre Mustela que chez celles du genre Martes, ont suscité quelques discussions:

Brown & Lasiewski (1972) pensent qu'il permet de diminuer la compétition intersexuelle pour les ressources alimentaires, chaque sexe pouvant exploiter des proies de tailles différentes. Moors (1980) est plus nuancé. S'il ne rejette pas totalement l'hypothèse alimentaire, il considère que le dimorphisme sexuel a surtout un rôle adaptatif, chaque sexe étant soumis à des pressions sélectives différentes pour la reproduction.

La petite taille des femelles leur permet de dépenser moins d'énergie pour leur propre maintenance, énergie qu'elles réservent en période de mise bas pour l'élevage des jeunes. Les mâles sont plus grands à cause de la sélection sexuelle favorisant la mobilité (accès aux femelles) et peut-être la dominance (compétition intrasexuelle pour les femelles). L'hypothèse de Moors est confortée par l'étude récente de Powell & Leonard (1983) sur les dépenses d'énergie des femelles Martes pennanti pendant la lactation.

5.3. REGIME ALIMENTAIRE

5.3.1. Proies et techniques de chasse

L'étroite relation apparaissant entre l'écologie des proies (en grande partie forestières) ingérées par la martre et les milieux de chasse qu'elle fréquente (c.f. chap.4.4.1), démontre que ce mustélidé trouve l'essentiel de sa nourriture en forêt, ou - si elle est facilement accessible - en lisière, dans les clairières et dans les pâturages boisés.

Contrairement à la fouine, la martre exploite peu les proies commensales de l'homme ou d'autres types de nourriture liés à l'activité humaine, tels que souris, rats, moineaux, étourneaux, ou fruits des vergers. En certaines occasions, les régimes de ces deux espèces peuvent pourtant montrer de grandes similitudes (Marchesi et al. 1989).

La plupart des proies sont de petite taille, pesant moins de 50g, vivent au sol (mulots, campagnols roussâtres, carabidae), ou sont de moeurs endogées, comme les taupes et les campagnols terrestres.

Le comportement des proies et leur mode d'activité, souvent polyphasique pour les micromammifères, agit aussi sur la composition saisonnière du régime alimentaire de la martre. Ainsi, les techniques commentées pour la chasse des micromammifères souterrains n'expliquent pas les proportions maximales de taupes trouvées en juillet, ou en janvier et février. En hiver, les taupes s'enfoncent fréquemment plus profondément dans le sol pour rechercher leur nourriture (vers de terre, etc.), et leurs galeries sont de plus régulièrement recouvertes d'une épaisse couche de neige. Mais le caractère saisonnier de cette prédation s'éclaircit si on garde en mémoire que la dispersion de ces insectivores juvéniles a lieu précisément en juillet, et que leurs déplacements réguliers à la surface du sol les rend particulièrement vulnérables aux prédateurs (Corbet & Southern 1977, Stone 1986). D'autre part, la terre des galeries profondes creusées en hiver par les taupes doit être évacuée en surface (Stone 1986), et cette nécessité a pour effet de placer les taupes à la portée de la martre, comme en témoignent les fréquents creusages dans la neige observés à cette période de l'année.

Plusieurs études laissent supposer que l'écureuil est la proie préférée de la martre, qui peut ainsi avoir une grande influence sur les populations de ce rongeur. Ce sujet a été longtemps débattu par les auteurs scandinaves et russes. Dans ce travail, on constate que cette espèce ne représente qu'un faible pourcentage des proies. Nous pensons que la capture d'un écureuil, qui est aussi agile que la martre dans les arbres, exige une importante dépense d'énergie de la part du prédateur. Il est donc probable que les individus capturés soient pour la plupart des jeunes ou des adultes pris au nid, ou qu'il s'agit de cadavres découverts par la martre (ce que nous avons pu observer à une ou deux reprises en hiver). Les considérations de Yazan (1970) vont dans ce sens. Selon cet auteur, l'écureuil n'est qu'une proie secondaire, la martre ne s'y attaquant systématiquement que lorsque les proies principales - tels les campagnols - sont rares.

Il en va peut-être de même pour les tétraonidés : le grand tétaras (Tetrao urogallus) et la gelinotte (Tetrastes bonasia) sont présents dans la région des Cornées, et, pour la gelinotte, dans la région de Valangin. Or, nous n'avons jamais identifié ces proies dans les fèces de martres. Il est cependant possible que cette absence soit imputable au hasard, ces deux oiseaux étant en effet assez rares dans les régions mentionnées.

Les autres espèces gibier n'apparaissent que rarement (lièvres, chevreuils) voire pas du tout (bécasses des bois (Scolopax rusticola)) dans le régime de nos martres.

5.3.2. Niche alimentaire

La liste des espèces consommées (Tabl.2, 3) montre à l'évidence le très large spectre alimentaire de la martre, caractéristique d'un carnivore généraliste. Même si les micromammifères constituent sa nourriture de base, nos résultats démontrent que, parfaitement opportuniste, la martre peut profiter des périodes de fructification des arbres et des arbustes sauvages ou cultivés, ce qui provoque de fortes variations saisonnières et régionales dans le régime, ou encore peut se nourrir, partiellement tout au moins, d'oiseaux, d'insectes ou de lombrics.

Si nous comparons nos résultats à ceux d'autres auteurs, on retrouve chez ces derniers cette même diversité. Pour Nyholm (1970), les proies principales sont des mammifères; parmi ceux-ci, Höglund (1960), Lockie (1961), Gribova (1964), Yazan (1970), Morozov (1976) observent surtout des rongeurs, Rzebik-Kowalska (1972) et Pulliainen (1981a, 1983) insistent sur le rôle des arvicolidés. Les mammifères dominants sont souvent: le campagnol roussâtre, les Microtus, l'écureuil, plus rarement le lièvre ou le lemming (Lemmus lemmus). Rivera & Rey (1983), de même que Baudvin et al. (1985b), relèvent les quantités importantes de fruits consommés, particulièrement ceux de Sorbus spp. et de Vaccinium spp.

La télémétrie, qui permet de suivre des animaux particuliers, nous a permis de récolter leurs fèces sur une période assez longue, et de démontrer ainsi l'existence de préférences individuelles pour certains fruits, ce qui n'avait - à notre connaissance - pas encore été relevé chez ces mustélidés. Ces observations sont d'autant plus étonnantes que certaines baies ingérées contiennent des substances toxiques: taxine dans les graines d'if, et viscotoxine, choline et acétylcholine dans les baies de gui (Becker 1984). Cependant, la martre ne digère que l'arille (pulpe) de l'if qui est inoffensif.

5.3.3. Sexe et régime alimentaire

Si nous constatons effectivement une différence de régime entre mâles et femelles, ils ont tout de même beaucoup de proies communes, ce que nous indique entre autres la valeur très élevée du chevauchement.

Au chapitre 5.2, nous avons vu que, pour Brown & Lasiewski (1972), la compétition alimentaire intersexuelle est la cause du dimorphisme sexuel des mustélidés. Les femelles ont tendance à se nourrir de proies plus petites que les mâles. Pour Erlinge (1979) et Moors (1980), les différences de régime observées entre les sexes sont plutôt une conséquence du dimorphisme sexuel. Ce dimorphisme étant nettement moins marqué chez les martres que chez les espèces du genre *Mustela* (c.f. chap.5.2), on peut s'attendre à de faibles variations alimentaires entre les sexes. Moors (1980) remarque aussi que le dimorphisme est plus grand chez les espèces spécialistes carnivores que chez les généralistes et opportunistes. La martre se classe dans ces dernières et, par conséquent, "les habitudes alimentaires des mâles et des femelles sont variables et mal définies, aussi bien quant aux types qu'aux tailles des proies" (Moors 1980). Nos résultats étayaient fortement cette théorie: les variations observées portent en effet moins sur la taille des proies que, semble-t-il, sur des comportements de chasse différents. Les femelles, plus légères, ne consomment en général pas des aliments de plus petite taille, mais des proies demandant plus d'agilité pour leur capture (passereaux, écureuils) que celles des mâles. Ces derniers, plus mobiles (c.f. chap.5.7.1) et peut-être plus audacieux dans leurs recherches hors du couvert forestier (c.f. chap.4.4.2), se nourrissent, quant à eux, plus de lièvres, de cadavres rencontrés lors de leurs déplacements, et de proies de milieux ouverts (*Microtus*, *Arvicola*) ou liées aux activités humaines (fruits cultivés, corvidés). Ces remarques concordent avec celles de Yazan (1970), de Pulliainen (1981a), et de Morozov (1976). Pulliainen (1981a) n'observe que peu de différences entre les sexes, alors que Yurgenson (1947) détermine la présence d'un plus grand nombre d'écureuils et de "gros oiseaux" dans le régime des mâles. Selon Powell (1979), les différences que Yurgenson observe entre l'alimentation des mâles et celle des femelles ne sont pas statistiquement significatives.

Les particularités alimentaires des mâles ou des femelles sont donc assez subtiles, et sont surtout liées à des dissemblances de comportement de chasse, d'activité (c.f. chap.4.6.2 et 5.7.1), et d'utilisation de l'habitat (c.f. chap.4.4.2).

5.3.4. Comparaison entre les zones étudiées

La disponibilité des proies varie dans l'espace et dans le temps. Les trois zones étudiées diffèrent fortement par l'altitude, la couverture forestière et la présence humaine, trois facteurs qui peuvent influencer la distribution des proies, leur abondance, voire leur présence (insectes et végétaux par exemple). Il est donc compréhensible que, dans ce travail, des différences dans l'alimentation des martres aient été observées, bien que la distance à vol d'oiseau séparant les deux zones les plus éloignées ne soit que de 30 km. Le régime des martres aux Cornées est surtout de caractère forestier. A Valangin, il est fortement influencé par l'activité humaine (région proche d'une ville et d'une zone agricole). A la Chaux d'Abel, où le paysage est varié, avec des haies, des pâturages boisés et des forêts, le régime comprend plus d'espèces de milieux ouverts et de lisières. Certaines différences entre la Chaux d'Abel et les deux autres régions sont peut-être aussi dues en partie à un décalage de la période des observations : les recherches ont débuté aux Cornées pour se terminer à la Chaux d'Abel. La période des observations à Valangin chevauche les autres.

5.3.5. Accessibilité des aliments

La valeur énergétique des aliments absorbés par la martre est, comme nous l'avons dit précédemment, très difficile à estimer, de même que le taux d'assimilation, certainement plus faible pour des fruits que pour des proies animales. On ne peut donc pas établir de véritable bilan, mais, plus simplement, considérer la dépense d'énergie nécessitée pour l'obtention des différentes catégories alimentaires: même si les petits mammifères sont nombreux en automne, on constate que les martres consomment plus de fruits et d'insectes à cette saison. Ces catégories sont toutes abondantes à cette période de l'année, mais les fruits sont d'accès plus facile. Nous avons remarqué que, en automne et en hiver, des martres se nourrissent parfois pendant une à deux semaines presque exclusivement de fruits, aliments riches en hydrates de carbone (calories), en vitamine C (inutile pour les mustélidés qui la synthétise, Ewer 1973), mais pauvres en protéines. Au contraire, au printemps et dans les régions étudiées, la martre ne dispose pratiquement d'aucune autre ressource alimentaire que celle des micromammifères, d'où leur importance à cette saison dans le régime alimentaire.

5.4. HABITAT

5.4.1. Milieux préférés

La martre est connue depuis longtemps comme un animal typiquement sylvicole. De nombreuses études européennes mentionnent sa prédilection pour le milieu forestier (Yurgenson 1939, Schmidt 1943, Lockie 1961, Nyholm 1970, Waechter 1975, Pulliainen 1981b, Labrid 1983, Velandar 1983, Nesvadbová & Zejda 1984, Marchesi 1985, Herrmann 1986).

Se basant sur des données de piégeages, Waechter (1975) observe en Alsace que 70.3% des prises sont faites en forêt, et le solde en lisière. Ces résultats sont proches des nôtres. Nesvadbová & Zejda (1984), en Tchécoslovaquie, relèvent de plus fortes densités de martres dans les bois de conifères et les bois mixtes que dans ceux de feuillus. Plusieurs auteurs remarquent les mêmes prédilections pour les forêts de conifères et mixtes. Nos données ne nous permettent pas de dégager de réelles préférences (à cause de la méthode de relevé des biotopes). Nous observons pourtant dans les forêts mixtes ou de feuillus de la zone de Valangin des densités qui excèdent celles des étendues de conifères des autres zones (c.f. chap.4.8.5). Cependant ces différences proviennent certainement de la diversité et de l'abondance des ressources alimentaires, qui sont moindres en forêts de résineux d'altitude.

Nos martres, à l'encontre de celles étudiées par la majorité des auteurs, ne vivent pas uniquement dans les grands massifs forestiers. Plusieurs individus occupent des surfaces très hétérogènes, où les forêts sont morcelées par des prairies et des cultures. L'un de ces animaux ne dispose même que de petits bois isolés (c.f. chap.4.8.2). La martre peut donc s'adapter aux surfaces transformées par l'agriculture, pour autant que les cordons boisés soient respectés.

Ce mustélidé n'apprécie pas la présence humaine, mais à l'occasion il s'approche très près des habitations, vient se nourrir dans les vergers ou sur les composts, et peut se reposer au bord des routes. Les rares maisons visitées sont en principe inhabitées. Quelques martres ont été trouvées écrasées en ville de Neuchâtel, l'une d'elles à plus de 300m de la forêt.

Les milieux ouverts, sans arbres ni arbustes, sont clairement évités, ou parcourus à peu de distance de la lisière. Leur traversée est rapide, rectiligne, et ne dépasse guère 300m. Ces observations renforcent celles de Pulliainen (1981b), et sont identiques aux comportements signalés notamment par Hawley & Newby (1957), Soutière (1979), et Spencer et al. (1983) pour M.americana.

5.4.2. Variations annuelles et entre les sexes de l'habitat, relations avec l'alimentation

Nous avons déjà mentionné au chapitre 5.3.1 les relations étroites existant entre le régime alimentaire et l'habitat des martres.

Les variations annuelles de l'habitat reflètent les fluctuations et la disponibilité des aliments, et les cycles saisonniers de la végétation qui joue aussi un rôle de protection lors des déplacements. Les amplitudes de ces variations sont pourtant peu marquées et difficiles à interpréter, car la forêt demeure, tout au long de l'année, le principal habitat de la martre, aussi bien pour le repos que pour l'activité locomotrice.

En hiver, ce mustélidé quitte peu les milieux forestiers, sauf pour se nourrir par exemple sur des églantiers proches de la lisière. Comme le souligne Pulliainen (1981b), le pelage foncé de la martre la rend peut-être plus vulnérable sur la neige en milieu ouvert que l'hermine. Mais cette explication ne nous paraît pas suffisante car la fouine, au pelage également très sombre, traverse souvent à cette époque de l'année les surfaces non boisées. Nous pensons que la martre visite peu les espaces ouverts à cette saison car la nourriture y est plus difficilement accessible qu'en forêt où la couche de neige est moins épaisse (ce qui facilite aussi le déplacement), et où le prédateur peut rechercher les proies dans leurs refuges (tas de branchages, cavités sous des arbres etc.).

Au printemps, les martres fréquentent beaucoup les milieux ouverts et les écotones à la recherche de micromammifères. La fonte des neiges leur permet d'accéder aux nids et aux galeries de surface des rongeurs de prairie.

Les milieux forestiers sont très parcourus en été; notamment les forêts en juin, et les pâturage boisés en août. La martre y trouve, à cette saison, une abondance et une diversité de nourriture suffisante (carabes, fruits, oiseaux nicheurs, etc.) pour ne pas avoir à quitter le couvert forestier.

En automne, les fruits sont très recherchés en lisière et dans les haies.

Les différences d'habitat observées entre les sexes confirment les hypothèses avancées au chapitre 5.3.3 concernant le régime alimentaire. Les femelles chassent plus régulièrement en milieux forestiers que les mâles. Ces derniers prospectent davantage les surfaces ouvertes et les écotones, où ils peuvent trouver d'autres proies. Ces constatations corroborent les impressions de Pulliainen (1981b), pour qui les femelles semblent également plus liées à l'habitat optimum de l'espèce (forêt) que les mâles.

5.5. GITES

5.5.1. Localisation

La majorité des gîtes observés se situe en forêts ou en lisière de forêts. La comparaison des pourcentages de présence obtenus en périodes de repos ou d'activité, dans les différents biotopes, (tabl. 12, 17) montre que les lisières et les arbres épars sont significativement plus fréquentés pendant le repos (χ^2 ; $p < 0.01$), tandis que les pâturages boisés et les pâturages-prairies le sont en périodes d'activité locomotrice (χ^2 ; $p < 0.01$ et $p < 0.05$). Aucun refuge n'a été localisé dans les labours-cultures. Les raisons de cette disparité sont, semble-t-il, d'ordre comportemental et environnemental: les milieux ouverts offrent certainement peu d'abris favorables à l'espèce, et les nids de corvidés nous ont parus plus fréquents dans les écotones qu'aux centres des massifs forestiers.

Nos résultats complètent et confirment la diversité de gîtes mentionnés dans la littérature (par ex: Schmidt 1943, Pulliainen 1981b, Krott 1973, Velandar 1983, Labrid 1983, Herrmann 1986). Quelques refuges ayant servi pour la mise bas sont signalés dans des trous de pic ou d'autres cavités dans les arbres, ainsi que dans des nichoirs à rapaces (Baudvin et al. 1985b).

La plus grande partie des gîtes observés au cours de cette étude, aussi bien en hiver que durant le reste de l'année, se situe sur les arbres. Une même préférence pour les refuges placés au-dessus du niveau du sol est remarquée par Herrmann (1986) chez des martres aussi bien captives que sauvages. Labrid (1983) ne signale qu'un seul abri à terre sur les 26 gîtes occupés par sa martre femelle. A l'inverse, Pulliainen (1981b) mentionne moins de 6% (N=666) de gîtes sur les arbres pendant la période nivale. La majorité des abris qu'il décrit sont des cavités recouvertes par la neige, et les observations des auteurs russes qu'il cite sont identiques.

5.5.2. Fréquentation

La martre retourne rarement au gîte de la veille. Habituellement, elle se repose dans un site proche de l'endroit où ses dernières activités nocturnes l'ont conduite. Il se peut pourtant, particulièrement en hiver, qu'elle exécute de longues distances à l'aube pour revenir à un gîte préféré (c.f. fig.24). L'importance de certains abris se concrétise par des taux plus élevés de retour au gîte en hiver pour les deux sexes, et au printemps (en période de mise bas) pour les femelles. Il est probable que le vagabondage des mâles en été ne favorise pas les retours au gîte.

Pour expliquer cette faible réoccupation, nous émettons l'hypothèse que les grands déplacements nocturnes de la martre

amènent souvent l'animal à une distance respectable de son abri de départ. Il lui serait donc coûteux du point de vue énergétique, voire vain, de regagner ce gîte, puisque de nombreux autres refuges potentiels existent dans son aire d'activité. Cette inconstance de fréquentation implique une très bonne mémorisation des sites potentiels qui, tels les nids par exemple, doivent être très difficilement détectables de nuit. Cette détection est peut-être facilitée par les marquages (urine, crottes, sécrétions des glandes péri-génitales) déposés lors de la découverte d'un nouveau refuge. Ces remarques permettent également d'expliquer les déplacements rectilignes vers un abri, en fin d'activité nocturne (Pulliainen 1981b, obs. pers.), et les dépôts de fèces remarqués à l'entrée, autour, voire à l'intérieur des gîtes. Les marquages trouvés sur des nichoirs (Baudvin et al. 1985b, obs. pers.), ou sur d'autres objets proéminants tels que souches et murs de pierres, servent certainement aussi à cette orientation spatiale olfactive. Les fonctions multiples des marquages, intra ou inter-spécifiques, ont été analysées par Lockie (1966) et Pulliainen (1981b, 1982). La recherche de nouveaux refuges peut aussi être stimulée par leurs courtes durées de vie: bon nombre de nids et de cavités se dégradent et disparaissent en moins d'une année.

5.5.3. Fonctions et valeurs des gîtes

Nos résultats montrent que le choix d'un gîte est très nettement influencé par les facteurs météorologiques. Lors de précipitations (pluie, neige), les gîtes exposés aux intempéries sont délaissés. Les baisses de températures incitent les mères à sélectionner des abris offrant une meilleure protection thermique comme les nids d'écureuil, ou une isolation thermique renforcée par la couverture de neige, comme les cavités au sol ou entre les racines d'arbres. Ces abris protègent aussi la mère des vents hivernaux. Buskirk et al. (1988) remarquent que les sites de repos de la mère sous la neige présentent une température relativement constante (-2.5 à -1°C), supérieure à celle de l'environnement. Ils constatent d'autre part que ces sites sont réchauffés par les pertes de chaleur de l'animal, dont la température corporelle varie autour des 38°C.

La préférence marquée pour les gîtes au sol en hiver, ou l'influence que peut avoir la protection thermique des abris sur le bilan énergétique des mères, sont relevées par quelques auteurs (Pulliainen 1981b, Steventon & Major 1982, Buskirk 1984, Marchesi 1985, Buskirk et al. 1988).

Dans leur étude sur la thermorégulation de M.americana au repos, Buskirk et al. (1988) trouvent une température minimale critique équivalente à 16°C pour ces mères. Si la température ambiante descend au-dessous de ce seuil de thermoneutralité, l'animal doit augmenter son taux métabolique pour compenser les pertes de chaleur (Calder 1984). Or, les mères étudiées par Buskirk et al., à l'instar de celles de nos régions, sont souvent exposées à des températures très inférieures à cette température

critique. Elles sont, poursuivent-ils, par ailleurs mal adaptées au froid puisque: leurs réserves de graisses sont extrêmement limitées, leur forme allongée et leur pelage au pouvoir isolant médiocre favorisent les pertes de chaleur (c.f. chap.5.6.2), elles sont actives même par les températures les plus basses, et enfin elles ne font pas (ou peu) de réserves de nourriture.

Nos observations confirment plusieurs de ces points pour M.martes. Brown & Lasiewski (1972) signalent encore que la position en forme de "disque" prise par l'hermine au repos, position que nous avons généralement observé chez la martre, ne limite pas les pertes de chaleur aussi efficacement que la position sphérique adoptée par d'autres mammifères.

Le bilan énergétique des martres au repos et les caractéristiques des gîtes sont, selon Buskirk et al., des facteurs très critiques pour la survie de l'animal. Ces auteurs relèvent trois stratégies adaptatives permettant notamment à la martre d'atténuer les pertes énergétiques:

- elle réduit sa température corporelle de 2.9°C en moyenne (Max: 5.1°C) durant son sommeil, ce qui permet une économie d'énergie journalière d'environ 4%.
- comme nous l'avons relevé, elle sélectionne des gîtes de bonne protection thermique, pouvant facilement être réchauffés, et améliore leur isolation par des fibres de bois ou autres débris.
- elle augmente la durée de son repos par grands froids.

Ces stratégies ne sont certainement pas uniques, mais elles ont l'avantage d'éclairer certains des comportements étonnants que nous avons observés chez nos martres en hiver. Une étude comparative de la thermodynamique des martres et des fouines au repos permettrait probablement de préciser les disparités des niches écologiques de ces espèces.

5.6. ACTIVITE

5.6.1. Rythme circadien

Peu d'informations sur le rythme d'activité de la martre sont disponibles dans la littérature. Les données fournies par les auteurs sont souvent ponctuelles, basées sur une quantité restreinte d'observations visuelles, obtenues par l'étude de quelques individus, ou portent uniquement sur la période hivernale.

Schmidt (1943) et Lockie (1961) pensent que la martre est plutôt diurne et crépusculaire. Nyholm (1970), et Pulliainen (1981b) la décrivent comme généralement nocturne (en période nivale); les deux martres mâles équipées de colliers émetteurs et suivies par Herrmann (1986) le sont également. Ces martres, précise-t-il, sont malgré tout plus souvent actives de jour que les fouines.

Les résultats obtenus dans la présente étude font clairement ressortir la prédominance nocturne et crépusculaire de l'activité locomotrice, ainsi que le caractère unimodal du rythme circadien de la martre.

Des variations apparaissent cependant au cours de l'année. L'activité diurne, inexistante en hiver, augmente à mesure que les nuits se font plus courtes; elle a été remarquée surtout de juin à septembre. Ce phénomène s'observe également chez le putois (Weber 1987), la fouine (Skirnisson 1986), et *M. americana* (Zielinski et al. 1983). Les variations annuelles de la durée de la luminosité (cycle nyctéméral) semblent être le facteur exogène exerçant le plus d'influence sur le rythme circadien des mammifères (Aschoff 1964, Saint Girons 1966). Ce facteur paraît très important chez la martre, dont l'activité locomotrice est réglée durant une bonne partie de l'année par les heures du coucher et du lever du soleil. Ces dernières peuvent être considérées, au sens énoncé par Aschoff (1964), comme des synchroniseurs (Zeitgeber) qui règle le rythme interne (horloge biologique) de l'animal.

S'il est probable que les martres compensent, dans une certaine mesure, la durée réduite des nuits en été par des déplacements diurnes plus fréquents, les différences trouvées entre les sexes prouvent que l'influence de l'activité sexuelle ne doit pas être négligée. Pendant l'époque du rut, les mâles sont plus actifs, notamment de jour, que les femelles. L'inverse se vérifie au printemps, mais il nous est difficile d'évaluer le rôle joué par la reproduction (c.f. chap.5.1.4), puisque nous n'avons pu certifier qu'une seule mise bas chez les femelles étudiées. Powell & Leonard (1983) constatent par exemple une augmentation de l'activité chez la femelle *M. pennanti* élevant une nichée.

5.6.2. Influences des facteurs exogènes

De nombreux facteurs écologiques autres que l'intensité lumineuse peuvent modifier la durée et l'intensité de l'activité (Aschoff 1964, Saint Girons 1966). L'action souvent très temporaire de ces facteurs est parfois difficile à mettre en évidence car ils sont en constante interaction. Nous avons néanmoins pu constater l'influence de certains d'entre eux sur l'activité de la martre.

La couverture nuageuse et les précipitations exercent des effets assez variables suivant l'heure et la saison. Leurs actions sont fréquemment cumulées à celle d'autres facteurs. De nuit, la martre préfère se déplacer et chasser par temps

couvert et humide. En période nivale, l'activité diminue par chutes de neige. Ce facteur doit certainement être lié aux difficultés de déplacement provoquées par une couche de neige fraîche. Tous ces éléments agissent aussi sur l'activité des animaux-proies, et donc indirectement sur celle de la martre.

Nos résultats sur les relations entre l'activité et la température en période froide paraissent entrer en contradiction avec ce qui est communément observé chez les mammifères vivant sous les mêmes latitudes. Ceux-ci diminuent ordinairement leur activité par température basse afin de réduire les pertes de chaleur corporelle qui, en devenant trop importantes, pourraient conduire à un déséquilibre du bilan énergétique de l'animal. Ces pertes sont élevées chez les mustélidés à cause de leur corps allongé et du mauvais pouvoir isolant de leur fourrure (Scholander et al. 1950, Iversen 1972, Brown & Lasiewski 1972). Or, non seulement nos martres montrent une plus grande quantité d'activité en hiver qu'aux autres saisons, mais leur activité ne diminue pas par les températures les plus froides. Zielinski et al. (1983) remarquent également une corrélation négative entre l'activité (surtout nocturne) de M.americana et la température en hiver, et une relation inverse en été. Ils notent en revanche une quantité d'activité supérieure en été. Les martres (M.americana) étudiées par Buskirk et al. (1988) sont toujours actives en hiver, même par les températures les plus basses et par les vents les plus forts. Le froid ne gêne donc pas ces deux espèces "cousines".

Skirnisson (1986) et Herrmann (1987) apportent des comparaisons intéressantes sur les comportements assez divergents des fouines vivant à la campagne et de celles établies en milieu urbain. Si ces deux catégories de fouines réduisent la durée et l'intensité de leurs activités avec les baisses de températures hivernales, cette diminution est nettement moins marquée chez les fouines de la campagne. Ces auteurs expliquent que les fouines pouvant profiter des habitations, comme cela est aussi le cas pour le putois (Weber 1987) et les hermines (Marchesi 1983) en période froide, bénéficient d'une nourriture plus abondante, et d'abris mieux isolés. Leurs pertes énergétiques sont donc moindres que celles des fouines "forestières" (Wald oder Freilandmardern), qui dépensent plus de temps et d'énergie à rechercher de la nourriture.

Cette explication s'applique sans conteste à la martre, qui ne pénètre qu'exceptionnellement dans les maisons. Le phénomène est certainement amplifié par le climat plus froid de nos régions. En hiver, les fouines des Cornées et de la Chaux d'Abel se reposent très souvent dans les habitations.

En définitive nos martres ne peuvent pas se permettre de rester trop longtemps (plus de 2 jours) inactives, et doivent même probablement augmenter leur temps de chasse par grand froid pour trouver des proies à ce moment dispersées, moins abondantes et souvent peu actives.

5.7. DEPLACEMENTS

5.7.1. Longueur et vitesse des déplacements

Les résultats obtenus à l'aide de la télémétrie donnent, compte tenu de la sinuosité du trajet, un déplacement moyen avoisinant 5 à 7 km par nuit. Le maximum observé est d'environ 14 km pour une demi-nuit. Ces valeurs concordent avec celles des suivis de traces qui varient de 0 à 15 km. En général, nos données sont proches de celles fournies par les auteurs qui ont pisté les martes sur neige dans le Nord et l'Est de l'Europe. En Finlande, Nyholm (1970) mentionne des déplacements moyens de 8.4 km (N=133, variation: 0-21 km) pour les martes résidentes, et de 30.7 km (N=22, var: 16-54 km) pour les individus erratiques. Dans le même pays, Pulliainen (1981b) indique un déplacement nocturne moyen de 4.6 km (N=506, var: 0-28.2 km), il cite également des moyennes de 7.8 km, 7.2 km (N=20), et 5 km (N=29) énoncées par des auteurs russes.

La télémétrie paraît donc une méthode valable pour l'étude des déplacements en dehors de la période nivale, période à laquelle étaient limitées les recherches sus-mentionnées.

Le partage de la nuit en deux sessions de radio-tracking, et la réduction des données qui en a résulté, ne favorise malheureusement pas les comparaisons saisonnières.

Statistiquement, les longueurs des déplacements ne diffèrent pas au cours de l'année, mais elles tendent tout de même à diminuer en période nivale. Une réduction des parcours et de l'activité en hiver ou par température basse se remarque chez plusieurs espèces de mustélidés (c.f. chap.5.6.2). En ce qui nous concerne, nous n'observons pas de diminution de l'activité chez la martre due au froid, mais nous notons régulièrement des trajets plus courts lorsque l'épaisseur de neige au sol perturbe la locomotion. Dans ce sens, il est significatif de constater que la martre passe le plus souvent possible au pied des arbres, là où la neige est généralement moins épaisse. Pour faciliter également sa progression elle emprunte parfois les pistes d'autres animaux. Une croûte de neige gelée en surface, condition fréquente à la fin de l'hiver, favorise en revanche les grands trajets. La présence et la qualité de la couverture neigeuse agissent donc plus que la température sur la longueur des déplacements.

Les parcours des mâles sont en moyenne plus longs que ceux des femelles, leur vitesse de progression est sensiblement plus élevée, et leurs gîtes successifs sont en général plus éloignés les uns des autres. Cette plus grande mobilité des mâles, remarquée chez nombre de mustélidés, est en relation certaine avec le dimorphisme sexuel de ces animaux.

Le corps allongé, et surtout les pattes relativement courtes des mustélidés, adaptations pour la chasse dans les galeries, les cavités et les fourrés, ne leur permettent pas une progression

très rapide. La vitesse moyenne de déplacement des martres est comparable à celle du putois: 0.5 km/h (Weber 1987), et de *M.americana*: 0.3 à 0.6 km/h (Taylor & Abrey 1982). Elle est un peu inférieure à la vitesse enregistrée par Skirnisson (1986) pour la fouine: 0.5 à 1.5 km/h.

Si nous considérons les différentes valeurs individuelles mesurées, nous observons une corrélation linéaire positive entre les longueurs moyennes de déplacement par demi-nuit et les vitesses moyennes ($r=0.69$, $p<0.05$), et entre ces longueurs moyennes et les surfaces des domaines vitaux, que celles-ci soient calculées par la méthodes du PC ($r=0.91$, $p<0.001$) ou par celle de l'HMT 95% ($r=0.86$, $p<0.001$). Autrement dit, les individus occupant de grands domaines se déplacent en moyenne plus rapidement et sur de plus grandes distances que les autres.

5.7.2. Comportement de déplacement, et exploitation de l'espace vital

Les faibles taux de retour au gîte et les déplacements minimaux nocturnes observés montrent que la martre exploite rarement son domaine à partir d'un gîte principal, mais alterne plutôt de lieux de repos (plusieurs martres ont même alterné chaque jour, pendant une semaine ou plus, entre deux zones de repos ou entre deux gîtes). Les trajets de la martre ne rayonnent donc pas habituellement à partir d'un lieu central, mais sont plutôt de nature itinérante.

Nos martres, comme celles de Nyholm (1970) et de Pulliainen (1981b) se déplacent presque exclusivement au sol. Si leurs parcours varient en général d'un jour à l'autre (voir Pulliainen 1984), certaines voies de passage peuvent être utilisées régulièrement. Ces passages leur offrent non seulement une bonne protection (couvert végétal en milieux ouverts par exemple), une facilité de déplacement, mais aussi de la nourriture (Mermod & Marchesi 1988). Au regard des nombreux marquages (fèces, mictions) observés, il est très probable que ces voies particulières servent également à l'orientation de l'animal dans son milieu.

A cause du coût énergétique non négligeable impliqué par la locomotion, la martre a intérêt à minimiser l'amplitude et la vitesse de ses déplacements. Les déplacements rapides et relativement rectilignes pour atteindre par exemple un gîte en fin de nuit, un autre secteur du domaine, ou pour traverser une surface non boisée, sont peu fréquents ou limités dans le temps. Nous n'avons pas d'autre part observé de "patrouilles" régulières en limites d'aire, qui leur demanderaient certainement trop de temps et d'énergie (Lockie 1966, Pulliainen 1984).

La martre doit en revanche contrôler ses déplacements afin d'exploiter au mieux les ressources alimentaires dont elle dispose. Les comportements de déplacement observés sont vraisemblablement très dépendant de la répartition de la nourriture dans l'habitat, de son abondance, et de son taux de renouvellement. Les parcours de chasse sont généralement de type exploratoire, aléatoire, l'animal trouvant ses proies au hasard de ses déplacements. La martre ne pratique en principe pas de chasse à l'affût (Spencer & Zielinski (1983) en relèvent cependant quelques observations pour *M. americana*). La chasse exploratoire est particulièrement évidente lorsque les proies sont dispersées dans le milieu, comme cela peut être le cas pour des insectes, des fruits ou des rongeurs forestiers. Les trajets sont alors peu sinueux et de vitesse moyenne assez régulière; la martre ne s'arrête en général qu'un court instant pour inspecter les nombreux refuges potentiels de ses proies.

La capture d'une proie induit souvent la recherche d'autres aliments dans le secteur. Aussi, lorsque l'animal traverse une zone où les proies sont agrégées et abondantes, la sinuosité de son trajet va nettement augmenter et sa vitesse diminuera. Cette dernière sera pratiquement nulle si les aliments sont groupés et statiques (fruits par exemple). Lorsque les proies sont abondantes, la martre reviendra dans ce secteur les jours ou les semaines suivants, jusqu'à ce que le taux de prise de nourriture descende en dessous du seuil de rentabilité.

La chasse exploratoire est donc couplée à une chasse dirigée vers des endroits connus. L'exploitation régulière de composts, de charniers ou d'arbres fruitiers atteste la mémorisation spatiale de lieux aux ressources profitables. Nous pouvons également signaler que certains individus sont revenus intentionnellement à des placettes de piégeage où nous déposions des oeufs six mois plus tôt.

La martre concentre donc souvent son activité sur des surfaces qui varient au cours de l'année en fonction des ressources disponibles. Cette utilisation "en taches" de l'espace est illustrée par l'occupation irrégulière des refuges et par l'alternance des trois principaux comportements de déplacement décrits au chapitre 4.7.4.

En définitive, ce mustélidé adapte son comportement d'exploitation à l'hétérogénéité de son environnement en modulant la sinuosité et la vitesse de ses déplacements, et en mémorisant les secteurs les plus favorables de son habitat.

5.8. DOMAINES VITAUX

5.8.1. Tailles des domaines vitaux

Les surfaces vitales mentionnées par Corbet & Southern (1977), Nyholm (1970), et Pulliainen (1981b, 1984) pour les martres du Nord de l'Europe, sont basées sur l'étude des traces en hiver; elles varient de 1.3 à 82 km². Nous n'avons pas trouvé de superficies aussi étendues, et les surfaces moyennes obtenues sont inférieures à celles de Pulliainen (1984): 22 km², (nous trouvons 20 km² d'après ses données), et à celles calculées à l'aide de plusieurs travaux par Goszczyński (1986): 13.5 km². Relevons que les comparaisons peuvent être gênées par les méthodes différentes utilisées pour l'étude des animaux et pour la mesure de leurs domaines. Nos résultats se rapprochent plus de ceux obtenus à l'aide de la télémétrie et de la méthode du PC par Labrid (1983), en France, pour une martre femelle: 2.4 km², ou pour M.americana : 3 à 20 km² (valeurs citées par Clark et al. 1987). Les surfaces fournies par la technique de capture-recapture, comme c'est apparemment le cas pour M.americana (Steventon & Major 1982, Clark et al. 1987), sont en général plus faibles. En ce qui nous concerne, elles ne dépasseraient guère 1 km² pour MM4 (4 captures) et pour MM11 (6 captures). Harestad & Bunnell (1979) notent que "indépendamment du statut trophique ou du poids moyen de l'espèce, la taille des domaines vitaux des mammifères tend clairement à augmenter avec la latitude". Cette constatation explique peut-être également les écarts qui peuvent ressortir entre nos résultats et ceux des auteurs nordiques.

Dans la présente étude, nous avons observé des différences parfois importantes dans les tailles des domaines selon les individus, selon leurs sexes, mais aussi, bien que portant sur moins de données, selon les zones d'étude. Ces variations dépendent souvent de plusieurs facteurs dont l'importance est parfois difficile à mettre en évidence. Ainsi, les différences notées dans une région entre les individus de même sexe, sont certainement liées aux caractéristiques de l'habitat, mais aussi aux méthodes appliquées (PC et HMT 95%), qui peuvent englober de larges surfaces inutilisées par l'animal lorsque son environnement est très hétérogène. Ce phénomène est bien illustré par la très grande surface calculée pour MM15, alors que ce mâle n'exploite en réalité que de petites aires disjointes.

Nous avons vu au chapitre 4.8.1 que les superficies des domaines vitaux varient également suivant les zones d'étude. Ces différences résultent probablement de facteurs alimentaires, qui varient en fonction de l'altitude et du milieu forestier. Par ailleurs, nous avons trouvé une densité de martres plus forte dans les forêts de feuillus de basse altitude de Valangin que dans les bois de conifères des autres zones. Du reste, Harestad & Bunnell (1979) signalent à ce propos que la taille du domaine

d'un animal dépend de la productivité de l'habitat. L'influence de ce facteur est soulignée par plusieurs auteurs pour les mustélinés, notamment pour le genre Martes (par ex: Lensink et al. 1955, Weckwerth & Hawley 1962, Stevenon & Major 1982, Skirnisson 1986, Thompson & Colgan 1987). Nos résultats, à l'instar de ceux de Pulliainen (1984), montrent que le domaine vital des martres mâles est généralement supérieur à celui des femelles, ce qui s'observe également chez nombre de mustélinés (par ex: King 1975a, Harestad & Bunnell 1979, Debrot & Mermod 1983, Skirnisson 1986, Clark et al. 1987). Nous pouvons établir le rapport suivant entre la taille des domaines des femelles et ceux des mâles: 0.3 (PC) et 0.37 (HMT 95%). Ces résultats sont comparables à celui que nous avons obtenu en nous basant sur les données de Pulliainen (1984): 0.34. Les différences de superficies observées peuvent certainement être mises en relation avec le dimorphisme sexuel de ces animaux, et donc avec leurs activités liées à la reproduction.

En résumé, il apparaît que la taille des domaines vitaux des martres dépend non seulement de la disponibilité alimentaire, mais aussi de leurs activités sexuelles et de la qualité de leurs habitats; l'importance de ces facteurs variant dans l'espace et le temps. De plus, ces facteurs influent sur la longueur et la vitesse des déplacements qui sont corrélés positivement avec les surfaces vitales individuelles (c.f. chap.5.7.1).

5.8.2. Utilisation des domaines vitaux

L'estimation de la superficie occupée temporairement par un individu est une première approche nécessaire à la description de son domaine, qui permet notamment de quantifier l'amplitude maximale de ses mouvements. Cependant cette approche n'est pas suffisante, car le domaine vital ne correspond pas uniquement à une surface globale d'occupation au sens défini par Burt (1943), mais il présente une véritable structure interne qui dépend de l'intensité d'utilisation par l'animal de différentes parties de ce domaine. Les représentations par les méthodes du quadrat et de l'HMT 50% nous ont permis de démontrer que la martre n'exploite pas son espace vital de manière uniforme: certains secteurs ne sont que rarement voire jamais parcourus par l'animal, tandis que d'autres sont souvent visités. Les aires de plus intense activité (core area) se répartissent de façon aléatoire dans les domaines, et leurs emplacements varient au cours de l'année. Elles se situent ordinairement dans des secteurs forestiers propices au niveau des gîtes et des ressources alimentaires, et sont par là le reflet de l'hétérogénéité de l'environnement occupé par l'animal. Cette utilisation en "tache" de l'espace s'accorde bien aux comportements de déplacement décrits au chapitre 5.7.2.

La martre explore chaque nuit une portion très variable de son domaine, qui peut s'élever à un quart, voire à la moitié de sa surface (polygone convexe de suivis de traces). Plusieurs jours devraient donc être nécessaires pour que la totalité du domaine soit visitée. En réalité la martre ne couvre pas à chaque saison l'ensemble de cette surface, mais concentre de préférence son activité dans des secteurs qui comprennent souvent des places de nourrissage avantageuses.

Il apparaît que seule la méthode du quadrat donne une image fidèle des milieux réellement fréquentés par ces animaux. Toutes les autres méthodes englobent des surfaces plus ou moins grandes de milieux ouverts que les martres évitent. Les représentations par quadrats mettent bien en évidence d'autre part les voies de passages importantes à travers ces milieux, et les parcours de liaison entre les sites privilégiés. Cette méthode demande malheureusement une quantité considérable de localisations pour que l'ensemble des mailles potentiellement visitables par un animal au domaine aussi vaste que celui de la martre soit évalué. Ainsi, nous pensons que les mailles vides apparaissent dans les milieux forestiers correspondent certainement à un manque de données.

5.8.3. Stabilité des domaines vitaux

Les domaines vitaux des femelles nous ont parus stables durant leur période d'étude (3 mois à une année et demi). La fidélité de la femelle MM11 à son domaine pendant près de 18 mois, puis sa recapture, 2 ans et 10 mois après son premier piégeage, à moins de 300m de la limite Sud de son domaine, démontrent une stabilité possible de la surface vitale sur plusieurs années. D'autres part, aucune des femelles étudiées n'a pratiqué de grandes excursions exceptionnelles en dehors de son domaine habituel, phénomène que nous avons observé chez les mâles.

La stabilité des domaines des mâles est moins claire, en effet, hormis les excursions mentionnées, deux d'entre eux ont changé subitement de surface d'activité après 2 et 10.5 mois d'occupation d'une aire bien définie (MM3 et MM17). De plus, la première et la dernière capture (après plus de 2 ans) du mâle MM9 ont été réalisées à plusieurs kilomètres de la surface qu'il avait régulièrement parcourue durant ses 3.5 mois d'observation. De pareilles excursions ou changements d'aires avec retour éventuel, sont décrits par Nyholm (1970), Pulliainen (1984), Taylor & Abrey (1982, pour M.americana).

Les excursions observées sont probablement des déplacements exploratoires permettant à l'animal soit de découvrir de nouvelles sources de nourriture, soit de reconnaître les éventuels occupants, mâles ou femelles, des domaines voisins, soit enfin de chercher des femelles pour l'accouplement (MM9 en juin 1985). Ces excursions peuvent durer une nuit ou quelques jours. Comme nous le verrons par la suite, elles offrent également à l'animal la possibilité de trouver une nouvelle surface à coloniser. Nous pouvons donner comme exemple

l'excursion effectuée par le mâle MM3 dans la forêt de Chincul, où un autre mâle et une femelle résidaient. Ces individus furent ensuite piégés par le garde-chasse. Ces excursions paraissent donc compatibles avec les grands domaines et la mobilité des mâles, que nous avons mis en relation avec l'accès aux femelles. Les individus erratiques remarqués au cours des piégeages de Hawley & Newby (1957), de Weckwerth & Hawley (1962), et par Nyholm (1970), relèvent peut-être de telles excursions.

En ce qui concerne les déplacements d'aires observés pour les mâles, nous émettrons les hypothèses suivantes:

- Le mâle peut exploiter de manière très irrégulière un domaine particulièrement grand, restant plusieurs mois dans un secteur défini, puis se déplaçant pour en occuper un autre. Cette hypothèse serait peu compatible avec le concept de territorialité intrasexuelle admis par plusieurs auteurs pour les mustélidés (Lockie 1966, Powell 1979), un mâle voisin pouvant par exemple s'approprier le secteur vacant.
- La surface d'activité subit un déplacement progressif, régulier, peut-être de direction aléatoire, qui dépend des besoins de l'animal. Si sa taille peut rester relativement constante, sa position variera dans l'espace et dans le temps. Ce domaine de caractère "dynamique à déplacement progressif" ne correspond toutefois pas aux changements d'aires subits relevés chez les mâles.
- La stabilité des domaines est temporaire. Le mâle occupe une surface définie durant quelques mois, voire quelques années (Hawley & Newby 1957), puis il en colonise une autre. Un retour dans une aire précédente est possible. Les informations concernant les comportements de dominance et d'agressivité dans la littérature sont insuffisantes (voir à ce propos les considérations de Powell 1979 sur le genre Martes, et de Pulliainen 1984) pour établir si un mâle résidant peut être chassé par un nouvel arrivant. Cette hypothèse paraît plus compatible que les précédentes avec les brusques déplacements de domaines observés, et avec l'extension progressive des nouvelles surfaces occupées par les deux mâles. Les observations de Nyholm (1970) sur des martres alternant entre plusieurs territoires de chasse s'inscrivent peut-être dans cette hypothèse.

Soulignons que les déplacements de domaines précèdent en général la période de rut (en avril pour MM17) ou celle dite de "rut secondaire" (en novembre pour MM3), et correspondent peut-être (du moins pour le premier) à la restructuration de la distribution spatiale signalée par Debrot & Mermod (1983) chez l'hermine mâle au printemps.

Une étude à plus long terme devrait permettre de préciser les variations temporelles des domaines vitaux qui semblent plus dynamiques chez les mâles que chez les femelles.

5.8.4. Organisation spatiale

L'organisation spatiale et les relations interindividuelles des martres adultes étudiées dans le Jura peuvent être résumées de la manière suivante:

- En dehors de la reproduction et des rencontres fortuites (notamment en hiver), les martres vivent solitaires. Elles occupent, au moins pendant plusieurs mois, des aires définies et dont la structure leur est connue, qui sont certainement personnalisées par des marquages de caractère visuel et olfactif.
- Le domaine vital des mâles peut apparemment recouvrir le domaine vital de plusieurs femelles, et un mâle peut partager un lieu de nourrissage avec une femelle. Leur présence simultanée en ce lieu a pu être observée en quelques occasions.
Si certains gîtes ont été utilisés alternativement par un mâle et par une femelle, nous n'y avons jamais remarqué les deux individus en même temps.
- Les surfaces vitales des mâles, ainsi que celles des femelles, peuvent être exclusives, ou se chevaucher partiellement. Il nous apparaît dans ce dernier cas que les animaux de même sexe n'occupent pas simultanément le secteur de recouvrement des domaines (ségrégation spatiotemporelle). Quelques observations de plusieurs mâles se nourrissant d'une même proie, faites par Pulliainen (1981b) prouvent que des exceptions sont possibles (lors de disette?)
- En dehors de la fonction présumée de reconnaissance interindividuelle des marquages urinaires ou fécaux, aucun comportement territorial tel que patrouille ou marquage intensif en limite de domaine, agression entre individus, ou relation de dominance ne peut être signalé.
- Des obstacles topographiques (vallons, gorges) ou d'origine humaine (surfaces déboisées, constructions) peuvent limiter et séparer les domaines.
- La martre partage très souvent son domaine et ses ressources alimentaires avec d'autres carnivores, notamment avec le putois et la fouine. Mis à part les morsures de chats trouvées sur MM6, aucune prédation par ces espèces n'a été remarquée.

RESUME - CONCLUSION

Divers aspects de l'écologie de la martre (Martes martes) ont été étudiés dans trois régions du Jura suisse. Les données proviennent essentiellement de l'analyse de fèces et de contenus stomacaux, de l'étude des traces en hiver, des captures et recaptures de 20 martres différentes, et de l'observation de 12 individus par radiotracking.

Les thèmes abordés dans ce travail ont permis de préciser la niche écologique de ce mustélidé, son utilisation de l'espace et du temps, et de relever quelques comportements particuliers.

Vu les difficultés de capture de ces animaux, les questions relatives aux caractéristiques de population n'ont été que partiellement abordées. Les quelques résultats obtenus confirment cependant les données également peu abondantes de la littérature.

Les dates mises en évidence pour les différentes phases du cycle de reproduction des martres dans le Jura suisse correspondent à celles relevées dans les autres pays d'Europe. Le rut a lieu durant les mois de juin à août, et la mise-bas dans le courant du mois d'avril. Les femelles n'ont pas forcément des jeunes chaque année.

Dans le lot de cadavres analysés, plus de la moitié des individus étaient en âge de se reproduire. Les juvéniles, âgés de moins d'une année, n'ont jamais représenté plus du 30% des martres échantillonnées. Le comptage des anneaux cémentiques des racines dentaires a démontré que les martres pouvaient atteindre 11 ans en milieu naturel. Une femelle de cet âge se révélait gravide.

Aucun des ectoparasites récoltés n'est spécifique à la martre. Celle-ci les acquiert surtout dans ses gîtes de repos (puces) et lors de ses déplacements au sol (tiques).

Les mensurations morphométriques effectuées sur les animaux capturés et décédés, ont révélé que les adultes se distinguent mal des juvéniles de plus de 6 mois et que le dimorphisme sexuel est davantage marqué chez les adultes que chez les juvéniles, mais il reste inférieur à celui des espèces du genre Mustela. Enfin les mesures des martres du Jura sont comparables à celles que signalent les auteurs européens.

Les analyses alimentaires démontrent pleinement le caractère généraliste du régime de la martre, qui consomme aussi bien des proies animales que végétales. Les micromammifères et les fruits des genres Sorbus et Rosa, constituent sa nourriture principale, suivis des insectes, des oiseaux et des diverses autres proies. Les variations régionales et saisonnières du régime montrent des différences significatives qui reflètent, en grande partie, la disponibilité des proies dans l'espace et dans le temps. Ces variations illustrent bien le comportement alimentaire opportuniste de la martre. La majorité des proies consommées sont de petite taille et proviennent du milieu forestier ou de son voisinage immédiat.

Les relevés de télémétrie ont confirmé que la martre chasse et se repose essentiellement dans ces milieux. Tous les types de forêts sont fréquentés, indifféremment de leurs tailles et des essences qui les composent. Cependant, les densités de martres observées se sont révélées plus fortes dans les forêts de feuillus de basse altitude que dans les bois de conifères de montagne. La disponibilité de la nourriture explique probablement ces différences.

Les milieux ouverts sont peu parcourus et ne sont traversés généralement qu'au long de structures particulières, telles que haies et murets, qui offrent couvert et nourriture. La martre peut s'adapter aux surfaces transformées par l'agriculture et s'approcher occasionnellement des habitations, pour autant que des cordons boisés soient conservés.

L'activité locomotrice de la martre est surtout nocturne et crépusculaire. Le cycle annuel du lever et du coucher du soleil est certainement le synchroniseur principal du rythme circadien d'activité. Conformément aux théories émises par Aschoff (1964) pour les animaux nocturnes, un léger décalage des débuts et fins d'activité est observé au cours de l'année par rapport à ce cycle. Si l'activité est strictement nocturne en hiver, des déplacements diurnes sont observés en été. L'influence d'autres facteurs exogènes et de facteurs endogènes sur l'activité a pu être relevée.

De jour, la martre se repose essentiellement sur les arbres, les nids de corvidés ou d'autres animaux constituant la majorité de ses gîtes. Il a été démontré que le choix d'un type de gîte ne dépend pas uniquement de sa fréquence dans le milieu, mais également du sexe de l'animal, des conditions météorologiques et de la saison.

Si la martre se repose et se nourrit parfois dans les arbres, ses déplacements se font essentiellement au sol. Elle parcourt de 5 à 7 km par nuit, à une vitesse moyenne de 0.5 km/h.

La martre explore chaque nuit une portion très variable de son domaine, dont l'ensemble de la surface n'est pas nécessairement couvert à chaque saison.

Les superficies des domaines vitaux calculées par la méthode du polygone convexe, s'étendent de 1.3 à 24 km². Celles des mâles sont en général supérieures à celles des femelles. Il apparaît que ces superficies sont difficiles à estimer pour la martre, en raison de leur caractère dynamique. Comme nous l'avons vu, les surfaces occupées peuvent varier en fonction des saisons; d'autre part, quelques déplacements de domaines vitaux ont été observés chez les mâles.

Les observations obtenues à l'aide de la télémétrie et des traces sur neige, ont permis d'illustrer quelques aspects de l'utilisation de l'espace vital. Ainsi, les comportements de déplacement décrits peuvent être mis en relation avec des stratégies visant à optimiser l'exploitation des ressources alimentaires. Ces stratégies vont dépendre de l'accessibilité et de la disponibilité de la nourriture.

Si les parcours de chasse sont généralement de type exploratoire, la martre trouvant ses proies au hasard de ses déplacements, cette recherche aléatoire est régulièrement couplée à une chasse dirigée vers des endroits connus, où les proies sont abondantes.

La martre concentre donc souvent son activité sur des surfaces particulières qui varient en cours d'année. Cette utilisation "en tache" de l'espace s'exprime également par les faibles taux de réoccupation des gîtes, et par les zones d'intense activité (concentration des localisations), ou "core area", mises en évidence par les méthodes de l'"harmonic mean transformation" et du quadrat.

Si les martres, en dehors de la période de rut, vivent solitaires, les domaines vitaux des mâles recouvrent apparemment ceux de plusieurs femelles. Des rencontres sont donc possibles, et ont notamment été observées en hiver. En revanche, les domaines vitaux des individus de même sexe s'excluent ou ne se chevauchent que partiellement.

Enfin, quelques particularités saisonnières méritent d'être mentionnées:

- En période nivale (de novembre à avril), la niche alimentaire de la martre est étroite, et son régime se compose principalement de micromammifères et de fruits d'églantier (*Rosa spp.*). Si, durant ces saisons, la martre est essentiellement nocturne, une augmentation de l'activité diurne a été observée chez les femelles en période de mise-bas. Les baisses de température, même importantes, n'affectent pas l'activité de ce mustélidé, mais ses déplacements peuvent être entravés par la neige.

La température intervient en revanche dans le choix des gîtes, qui doivent offrir une bonne protection thermique. Les conséquences de ce choix sur le bilan énergétique de l'animal sont examinées.

- En période estivale (de mai à octobre), la niche alimentaire est plus large, l'animal trouvant une grande diversité de nourriture. De nombreuses espèces de fruits, aliments facilement accessibles, sont consommées en automne. De juin à septembre, une activité diurne s'ajoute à l'activité nocturne du reste de l'année. Ce regain d'activité a été mis en relation avec la période de rut, et avec la grande mobilité des mâles. Peut-être joue-t-il également un rôle dans la diminution des poids corporels observés à cette période.

L'ensemble des observations réalisées au cours de ce travail fait ressortir la complexité des relations s'établissant entre les paramètres écologiques étudiés et les facteurs environnementaux, dont les actions sont souvent synergiques. Si les résultats obtenus en éclairent certains points, de nombreuses perspectives de recherche restent ouvertes.

Il serait intéressant de compléter ce travail par une étude des relations intraspécifiques au niveau de l'organisation spatiale, et des relations interspécifiques, notamment avec la fouine lorsque celle-ci cohabite avec la martre.

7. ZUSAMMENFASSUNG

Verschiedene Aspekte der Ökologie des Marders (Martes martes) wurden in 3 Gebieten des schweizerischen Juras untersucht. Die Gebiete unterscheiden sich in der Höhenstufe und in der Zusammensetzung des Lebensraumes. Die Ergebnisse stammen hauptsächlich aus der Analyse von 823 Faeces und 41 Mageninhalten, dem Studium von Spuren im Winter, aus Fängen und Wiederfängen von 20 verschiedenen Mardern und der Beobachtung von 12 Individuen mit Hilfe der Radiotelemetrie. Die in dieser Arbeit untersuchten Themen erlauben genauere Aussagen über die ökologische Nische dieses Musteliden, über ihre zeitliche und räumliche Nutzung, sowie über einige spezielle Verhaltensweisen.

Da diese Tiere nur schwer zu Fangen sind, konnten nicht alle Fragen zu den Populationsmerkmalen erschöpfend beantwortet werden. Die vorhandenen Ergebnisse bestätigen jedoch die wenigen Daten, die aus der Literatur bekannt sind.

Wie die Befunde zeigen, entsprechen die verschiedenen Phasen des Reproduktionszyklus der Marder im schweizerischen Jura denjenigen, die in anderen Ländern Europas ermittelt wurden. Die Brunst findet in den Monaten Juni bis August statt, der Wurf im April. Die Weibchen werfen nicht unbedingt jedes Jahr.

Mehr als die Hälfte der untersuchten toten Individuen waren geschlechtsreif. Der Anteil an Jungtieren, die weniger als 12 Monate alt waren, überstieg niemals 30%. Das Auszählen der Annuli im Wurzel-Cementum ergab, daß Marder in natürlicher Umgebung 11 Jahre alt werden können.

Keiner der gefundenen Ektoparasiten war typisch für den Marder. Der Marder wird hauptsächlich am Ruheplatz von Parasiten befallen (Siphonaptera) oder bei der Fortbewegung am Boden (Ixodidae).

Morphologische Messungen an gefangenen und toten Tieren ergaben nur geringe Unterschiede zwischen Adulten und Juvenilen, die älter als 6 Monate waren. Der Geschlechtsdimorphismus ist bei Adulten deutlicher ausgeprägt als bei Jungtieren, ist jedoch geringer als bei anderen Arten der Gattung Mustela. Die Maße der Marder aus dem Jura sind mit denen, die andere europäische Autoren angeben, vergleichbar.

Die Nahrungsanalysen beweisen deutlich, daß der Marder ein Allesfresser ist. Er friß sowohl tierische, als auch pflanzliche Nahrung. Seine Hauptnahrung sind Säugetiere. Bevorzugt werden Wühlmäuse (Clethrionomys, Microtus), Waldmäuse (Apodemus) und Insektenfresser (Talpa, Sorex) gefressen, gefolgt von Früchten (vor allem Sorbus und Rosa) und Insekten (Carabidae, Vespula, Apis). Vögel (vor allem Singvögel), deren Eier und andere Beutetiere wurden weniger häufig gefunden (Annelida, Abfälle). In der Nahrungszusammensetzung ergeben sich signifikante regionale und saisonale Unterschiede, die zum großen Teil das zeitliche und räumliche Nahrungsangebot widerspiegeln. Diese Variationen zeigen deutlich das opportunistische Nahrungsverhalten des Marders. Kleine Lebewesen machen den größten Anteil der Beute aus und stammen aus dem Wald oder der unmittelbaren Umgebung des Waldes.

Die Ergebnisse der Radiotelemetrie (N=4602) bestätigen, daß der Marder hauptsächlich in dieser Waldgebieten jagd und ruht. Alle Waldtypen werden aufgesucht, unabhängig von der Größe und der Zusammensetzung des Waldes. Die Dichte der beobachteten Marder ist jedoch in Laubwäldern in niedriger Höhe größer als in montanen Nadelwäldern. Dies ist wahrscheinlich durch Unterschiede im Nahrungsangebot zu erklären.

Offene Flächen werden kaum aufgesucht und nur entlang von Strukturen, die Deckung und Nahrung bieten wie z.B. Hecken und Steinmauern, überquert. Der Marder kann sich an durch Bewirtschaftung veränderte Flächen anpassen und dringt gelegentlich bis in bewohnte Zonen vor, vorausgesetzt daß einige Waldstreifen stehen geblieben sind.

Der Marder ist vor allem nacht- und dämmerungsaktiv. Das Aktivitätsmaximum findet sich gegen 21 Uhr. Im Jahresverlauf ergeben sich allerdings Unterschiede: Während die Marder im Winter strikt nachtaktiv ist, konnten im Sommer auch Bewegungen während des Tages beobachtet werden. Exogene Einflüsse (Wetterbedingungen) und endogene Einflüsse (sexueller Zyklus) konnten festgestellt werden.

Tagesüber ruht der Marder vor allem auf Bäumen. Die Mehrzahl der Schlafplätze waren Nester von Corviden oder anderen Tieren (N=476). Es konnte gezeigt werden, daß die Wahl des Ruheplatzes nicht nur von der Häufigkeit des Vorkommens in der Umgebung abhängt, sondern auch vom Geschlecht des Tieres, sowie von den Wetterbedingungen und von der Jahreszeit.

Auch wenn der Marder auf Bäumen ruht und dort auch manchmal Nahrung aufnimmt, so findet seine Fortbewegung im allgemeinen doch auf dem Boden statt.

Er wandert 5 bis 7 km pro Nacht mit einer mittleren Geschwindigkeit von 0.5 km/h.

Der Marder sucht jede Nacht einen unterschiedlich großen Teil seines Reviers ab. Während einer Saison wird nicht unbedingt das gesamte Revier benützt. Die Reviergröße, berechnet nach der Minimum-Convex-Polygon-Methode, beträgt 1.3 bis 24 km². Reviere der Männchen sind im allgemeinen größer als die der Weibchen. Es stellte sich heraus, daß die Größe eines Marderreviers wegen der für sie charakteristischen Dynamik schwierig zu schätzen ist. Wie wir gesehen haben, ist die Nutzung eines Reviers von Jahreszeit abhängig. Außerdem konnten einige Revierverlegungen bei Männchen beobachtet werden.

Die Beobachtungen mit Hilfe von Radiotelemetrie und die Auswertung der Spuren auf Schnee erlauben es, einige Aspekte der Raumnutzung aufzuzeigen. So kann das beschriebene Bewegungsverhalten mit Strategien in Verbindung gebracht werden, die auf eine optimale Nutzung des Nahrungsangebotes zielen. Diese Strategien hängen von der Erreichbarkeit und der Verfügbarkeit der Nahrung ab.

Die Nahrungsjagd erfolgt in der Regel explorativ, d.h. der Marder findet seine Beute per Zufall während der Fortbewegung. Diese Zufallsjagd kann aber mit einer gezielten Jagd verbunden sein, bei der der Marder vorzugsweise Orte aufzucht, an denen reichlich Beute vorhanden ist. So konzentriert der Marder seine Aktivitäten häufig auf bestimmte Stellen seines Reviers, die jedoch im Laufe des Jahres wechseln. Diese eher "punktuelle" Ausnutzung des Reviers wird gleichermaßen durch die niedrige Wiederbenützungsrates von Schlafplätzen, wie auch durch die Zonen verstärkter Aktivität - "core area"- (lokale Konzentration) verdeutlicht, die durch die Methoden der "harmonic mean transformation" und der Quadratierung bestimmt werden konnten.

Außerhalb der Brunstzeit leben Marder solitär, wobei die Reviere der Männchen jedoch die Reviere mehrerer Weibchen überdecken. Dadurch sind Begegnungen möglich, die vor allem im Winter beobachtet werden konnten. Im Gegensatz dazu überlappen sich die Reviere gleichgeschlechtlicher Individuen nicht oder nur wenig.

Zum Schluß soll noch auf einige jahreszeitliche Besonderheiten hingewiesen werden:

- Während der Schneefallperiode (November bis April) ist die Nahrungsnische des Marders eng begrenzt. Die Nahrung besteht hauptsächlich aus Kleinsäugetern und Hagebutten (*Rosa spp.*). Auch wenn die Marder während dieser Zeit hauptsächlich nachtaktiv sind, so konnte doch bei Weibchen eine Zunahme der Tagesaktivität festgestellt werden. Selbst ein deutliches Absinken der Temperatur hat keinen Einfluß auf die Aktivität der Musteliden, während jedoch die Fortbewegung durch den Schnee erschwert sein kann.

Die Temperatur beeinflusst aber die Wahl des Schlafplatzes, der bei Kälte einen guten Wärmeschutz bieten muß wie z.B. ein Eichhörnchennest oder eine schneebedeckte Höhle. Der Erfolg der Schlafplatzwahl auf die Energiebilanz der Tiere wurde untersucht.

- Während der Sommerperiode (Mai bis Oktober) ist die Nahrungsnische größer; das Tier findet eine reichliche Auswahl an Nahrung. Im Herbst werden viele Arten von Früchten, die leicht zu erbeuten sind, verzehrt. Von Juni bis September läßt sich neben der gewohnten Nachtaktivität eine gewisse Tagesaktivität beobachten. Diese Aktivitätszunahme läßt sich sowohl mit der Brunst als auch mit der großen Mobilität der Männchen in Verbindung bringen. Vielleicht steht diese Aktivitätszunahme auch mit dem in dieser Zeit beobachteten Gewichtsverlust in Zusammenhang.

SUMMARY

Different aspects of the pine marten (Martes martes) ecology were studied in three areas of the Swiss Jura Mountains. These areas differ in their altitude as well as in their environmental composition. The data are mainly the result of the analyses of 823 faeces and 41 stomach contents, tracking on snow, the capture and recapture of 20 different martens and the radiotracking of 12 individuals.

The topics of this work have enabled us to determine precisely the ecological niche of this mustelid, its use of space and time and to point out a few particularities of its behaviour.

Since these animals were difficult to trap, the different questions concerning the population characteristics were only partly approached. However, the results obtained confirm the few available data in the existing literature.

The different phases of the marten reproduction cycle in the Swiss Jura correspond to those in other European countries. The mating season lasts from June to August and parturition takes place in April. The females do not necessarily have young every year.

Among the analysed carcasses more than half of the individuals were in age to reproduce. Juveniles, aged under 12 months, did not represent more than 30% of the sampled martens. Counting of annuli in tooth cementum allowed an estimation of ages, that can amount to 11 years in the wild (a gravid female).

None of the ectoparasites were specific to the pine marten. These parasites are picked up by the animal on resting sites (Siphonaptera) and while travelling on the ground (Ixodidae).

The morphometric measures taken on live trapped or dead animals showed that the adults hardly differ from the juveniles of 6 months or more.

The sexual dimorphism is also more pronounced in adults, but it stays inferior to that of the other Mustela genus species. The measurements of the pine marten of the Jura were comparable to those from other European countries.

Faeces analysis clearly showed the marten's generalist diet, the animal feeding as well on animals as on plants. Mammals are the main source of food and are represented mostly by voles (Clethrionomys, Microtus), yellow-necked and wood mice (Apodemus) and insectivores (Talpa, Sorex). Fruits come next (especially Sorbus and Rosa), followed by insects (Carabidae, Vespula, Apis). Birds (essentially passerines), their eggs and other preys (Annelida, garbage) are less frequent. Regional and seasonal variations of the diet show significant differences, reflecting to a large extent the availability of preys in time and space. These variations illustrate well the opportunistic dietary behaviour of the marten. The majority of preys are small and are found in or nearby woodland.

Telemetric fixes (N=4602) confirmed that the marten preys and rests essentially in wooded habitats, the type of forest, height and species of the trees being indifferent. Nevertheless, the density of the studied marten was higher in low altitude deciduous forest than in mountain coniferous forest. The abundance of food probably explains this difference. Open surfaces are avoided; when crossed, martens use certain structures such as hedges or low walls that offer cover and food. The marten adapts itself to areas altered by agriculture and occasionally approaches houses, but only if a wooded habitat is present.

The locomotor activity of the marten is essentially nocturnal or crepuscular, with a peak at 9 p.m. Variations occur during the year: in winter the activity is only nocturnal, whereas diurnal travelling is observed in summer. Other factors, that could be exogenous (weather conditions) or endogenous (sexual cycle), also influence this activity.

During the day, martens rest mostly in trees. Nests of corvids or other animals are the main sites used (N=476). It was shown that the choice of a resting site doesn't only depend on its frequency in an area, but also on the sex of the animal, the weather conditions and the season.

The marten normally travels on the ground, 5 to 7 km a night, with an average speed of 0.5 km/h. Every night a varying portion of the home range is explored, the surface of which may not necessarily be entirely covered each season. The home range surface, calculated by the minimum-area method, is of 1.3 to 24 km². Males generally occupy larger surfaces than females do. Because of their dynamic character, marten home ranges are difficult to estimate: not only do they vary with the season, but a change of home ranges has been observed in certain males.

Telemetric and snow track observations made it possible to illustrate a few aspects of the marten's use of space. The above mentioned travelling behaviour can be linked with optimal foraging strategies. These will depend on the accessibility and abundance of food.

The hunting circuit of the marten is generally one of the exploration type, during which prey is found randomly. This foraging technique is also coupled to a planned hunt directed towards known places where preys are numerous. The marten thus centers its activity on particular areas that change during the year. This "spotted" use of space is also enhanced by the low rate of reoccupied resting sites and by zones of intense activity or core areas clearly seen through the harmonic mean transformation and grid cell methods.

Marten are solitary animals except during the mating season. Since the male home ranges cover those of several females, meetings are possible and have been observed in winter. On the other hand, the home ranges of individuals of the same sex are exclusive or overlap only slightly.

At last, a few seasonal particularities need to be mentioned:

- During the snow period (November to April), the marten's food niche is narrow; its diet mainly consists of small mammals and of dog-rose fruit (Rosa spp.). The marten is essentially nocturnal in winter but females increase their diurnal activity around parturition time. Even very low temperatures do not alter the activity of this mustelid, but its travelling can be hindered by snow. Temperature does, on the other hand, determine the choice of the resting sites, that must offer good thermal protection, such as found in squirrels' nests and snow covered hollows. The consequences of this choice on the animal's energetic budget are discussed.
- During the summer period (May to October) the food niche is larger as the choice of food is greater. Many species of easily accessible fruits are eaten in autumn. From June to September a diurnal activity is added to yearlong nocturnal activity. This revival of activity has been linked to the mating season and the great mobility of the males. It may also explain the weight loss observed during this period.

10. REMERCIEMENTS

Je tiens sincèrement à remercier ici toutes les personnes qui m'ont encouragé et soutenu au long de ce travail.

Ma gratitude va tout d'abord:

- au Prof. Dr. Claude Mermod, directeur de thèse, pour sa disponibilité, ses conseils et la peine qu'il s'est donnée pour corriger les manuscrits
- au Prof. Dr. A. Aeschlimann, directeur de l'Institut de zoologie de l'Université de Neuchâtel, pour son soutien moral et pour le matériel mis à ma disposition, sans lequel ce travail n'aurait pas été réalisable
- aux membres du jury de thèse, le Prof. Dr. W. Matthey de l'Université de Neuchâtel, le Dr. S. Debrot de l'Université de Fribourg, et le Dr. M. Delibes de la Estacion Biologica de Doñana, Sevilla, España
- au Dr. J.-C. Pedroli, ancien Inspecteur de la chasse et de la pêche du canton de Neuchâtel pour les diverses autorisations qu'il m'a accordées, ainsi qu'au garde-chasse J.-J. Humbert.
- à J. Moret, conseillère en statistique de la faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel dont l'aide et les conseils m'ont grandement aidé à analyser mes données
- à N. Jeanneret pour la correction du manuscrit, ainsi que I. Messerknecht, T. Haug, et D. Robert-Bliss pour les traductions
- à F. Huguenin, "braconnier", qui m'a initié à l'art du piégeage

- à D. Weber pour m'avoir familiarisé aux pratiques du radiotracking et pour tous ses précieux renseignements
- à D. Borcard pour son aide appréciable dans la détermination des carabidae et pour les discussions enrichissantes que nous avons eues
- à V. Manhart du Museum de Genève qui a bien voulu déterminer les Siphonaptères, ainsi qu'à B. Papadopoulos et L. Toutoungi de l'Université de Neuchâtel pour la détermination des Ixodides
- à A. Kappeler de l'Université de Berne pour son aide dans les analyses des dents de martres.

Je tiens à remercier également tous mes collègues de laboratoire et de terrain, C. Barroffio, S. Blackwell, F. Chappuis, G. Donzé, J. Mariaux, A. Paratte, F. Saucy, B. Seeger, J.-M. Weber, et tout particulièrement M. Borboën et Ph. Debiève pour leur enthousiasme aux piégeages et Stéphane Aubry pour ses nombreux "coups de mains" lors des analyses en laboratoire.

Que les familles Roland Fatton, Robert Fatton, Huguenin, Sunier et Noirjean qui m'ont si bien accueilli, séché et réchauffé lors de mon travail sur le terrain, soient ici remerciées.

Un grand merci encore à mes parents, et à la famille Burri pour l'intérêt, les encouragements et les conseils qu'ils m'ont prodigués tout au long de ce travail.

Je remercie enfin tout particulièrement ma femme Nathalie tant pour la patience qu'elle a su montrer lors de ses longues nuits de solitude que pour l'aide inestimable qu'elle m'a apportée sur le terrain et pour la rédaction de cet ouvrage.

9. ANNEXES

Tableau 27 Liste descriptive des mustélidés capturés et des cadavres.

m : mâle f : femelle

* : animal décédé avant ou après la capture

Pds : poids TC : longueur tête corps Q : long. queue

PP : long. patte postérieure (mesures en g et mm)

I) MARTRES (Martes martes)

Martres capturées

NO	Sexe	Age	Lieu (canton)	Date	Pds	TC	Q	PP	Origine
01	MM1	m juv (0+)	Pouetta Raisse (Ne)	24.02.84	1226	470	260	87.5	
02	MM2	f juv (0+)	Pouetta Raisse (Ne)	29.02.84	1000	407	230	81.0	
03	MM3	m ad	Cornées (Ne)	10.08.84	1240	461	252	86.0	
				24.08.84	1252	---	---	---	
04	MM4	f ad	Cornées (Ne)	14.03.85	1011	440	225	81.0	
05	MM4	f ad	Cornées (Ne)	24.03.85	---	---	---	---	
06	MM4	f ad	Cornées (Ne)	01.05.85	1012	---	---	---	
07	MM4	f ad	Cornées (Ne)	08.08.85	1030	---	---	---	
08	MM5	f ad	Gorges du Seyon (Ne)	19.06.85	982	435	228	83.0	
09	MM5	f ad	Valangin (Ne)	04.09.85	1065	---	---	---	
10	MM6	f ad	Combe à la Biche (Be)	18.06.85	1144	450	218	86.0	
11	MM6	f ad	Combe à la Biche (Be)	18.09.85	856	---	---	---	
				08.10.85	1264	---	---	---	
12	MM6*	f ad (8+)	Combe à la Biche (Be)	31.10.85	930	---	---	---	
13	MM7	m ad	Combe à la Biche (Be)	18.06.85	1306	457	243	86.0	
14	MM7	m ad	Combe du Pelu (Be)	28.06.85	---	---	---	---	

15	MM7*	m ad (4+)	Gros Verron (Be)	11.07.85	----	----	----	----
16	MM8	f ad	Les Combes (Be)	20.06.85	990	418	210	78.5
17	MM9	m ad	Les Combes (Be)	20.06.85	1495	450	245	92.0
18	MM9	m ad	Les Breuleux (Ju)	24.10.85	1425	----	----	----
19	MM9	m ad	Combe à la Biche (Be)	22.10.87	1392	----	----	----
20	MM10	m ad	Pierrabot (Ne)	27.08.85	1395	460	259	90.0
21	MM10	m ad	Pierrabot (Ne)	04.09.85	----	----	----	----
22	MM11	f ad	Combe à la Biche (Be)	20.09.85	884	446	237	84.0
23	MM11	f ad	Combe à la Biche (Be)	27.01.86	970	----	----	----
24	MM11	f ad	Grande Coronelle (Be)	22.05.86	977	----	----	----
25	MM11	f ad	Combe à la Biche (Be)	23.05.86	1109	----	----	----
26	MM11	f ad	Grande Coronelle (Be)	14.11.86	1111	----	----	----
27	MM11	f ad	Petite Coronelle (Be)	14.04.87	1060	----	----	----
28	MM12	m ad	Pierrabot (Ne)	26.11.85	1530	471	260	92.0
29	MM12*	m ad (3+)	Borcaderie (Ne)	10.06.86	1610	----	----	----
30	MM13	f ad	Chanet (Ne)	14.12.85	926	414	221	80.5
31	MM14	m juv (0+)	Trois Bornes (Ne)	13.03.86	1310	439	212	85.0
32	MM15	m ad	La Cernia (Ne)	21.03.86	1310	452	228	85.0
33	MM15	m ad	La Bonneville (Ne)	08.07.86	1342	----	----	----
34	MM15	m ad	La Bonneville (Ne)	26.10.86	1311	----	----	----
35	MM16	m ad	La Cernia (Ne)	11.06.86	1538	465	230	89.0
36	MM16	m ad	Pont de Fenin (Ne)	01.07.86	1335	----	----	----
37	MM17	m ad	Les Allevaux (Be)	20.06.86	1323	456	223	85.0
38	MM17	m ad	Les Combes (Be)	30.10.86	1308	----	----	----
39	MM17	m ad	Les Breuleux (Ju)	28.04.87	1500	----	----	----
40	MM18	m ad	Grande Coronelle (Be)	21.08.86	1303	455	223	87.5
41	MM19*	m ad (8+)	Combe à la Biche (Be)	21.08.86	1257	467	220	87.5
42	MM20	m ad	Mont Soleil (Be)	09.04.87	1516	475	205	89.0
43	M01	m juv (0+)	Rodersdorf (So)	08.02.84	1340	450	253	92.0
44	M02	f ad	Leymen (Ba)	25.09.84	1100	440	----	83.0
43	MA2	m juv (0+)	La Bonneville (Ne)	24.10.78	1350	468	215	92.0

Cadavres de martres

01	M1	m juv (0+)	Lucelle (Ju)	30.10.83	----	457	241	----	tirée
02	M2	f juv (0+)	Rebeuvellier (Ju)	01.10.83	----	419	222	----	tirée
03	M3	f ad (7+)	Bellelay (Ju)	18.11.83	----	----	----	----	tirée
04	M4	m ad (1+)	Le Vaud (Vd)	22.12.83	1450	458	240	95.0	écrasée
05	M5	m ad	Les Jordans (Ne)	05.12.83	1737	460	244	92.0	piégée
06	M6	f ad (5+)	Pierrabot (Ne)	17.01.83	1170	420	215	79.5	piégée
07	M7	m ad (2+)	Bellelay (Ju)	14.11.83	----	469	230	----	tirée
08	M8	m ad (3+)	Lignièrre (Ne)	18.02.84	1800	463	245	87.7	piégée
09	M9	m juv (0+)	Vue des Alpes (Ne)	30.03.84	1600	465	244	91.5	écrasée
10	M10	m ad (1+)	Gruyères (Fr)	01.84	----	450	230	----	piégée
11	M11	m ad (1+)	Albeuve (Fr)	01.84	----	456	255	----	piégée
12	M12	m ad (2+)	La Trème (Fr)	01.84	1430	453	236	----	piégée
13	M13	m juv (0+)	Moutier (Ju)	05.01.84	----	447	240	----	tirée
14	M14	f ad (1+)	Pierrabot (Ne)	20.04.84	1160	405	208	83.0	écrasée
15	M15	m ad (1+)	Lignièrre (Ne)	10.83	----	480	244	----	tirée
16	M16	f ad (3+)	Courtedoue (Ju)	12.07.84	----	415	213	----	écrasée
17	M17	m ad (2+)	Les Jordans (Ne)	19.11.84	----	460	252	----	piégée
18	M18	m ad (3+)	Combe Pellaton (Ne)	24.11.84	----	449	226	----	piégée
19	M19	m juv (0+)	Canton du Jura	10.84	----	461	252	----	tirée
20	M20	f ad	La Sagne (Ne)	17.10.84	1220	----	----	----	tirée

21	M22	f	ad	(4+)	Les Brenets (Ne)	10.84	----	406	227	----	écrasée
22	M23	f	juv	(0+)	Le Doubs (Ne)	10.84	1300	436	227	----	tirée
23	M24	m	ad	(6+)	Lignière (Ne)	02.02.85	1750	466	225	----	piégée
24	M25	m	ad	(3+)	Mont Tramelan (Ju)	20.10.84	----	455	245	----	écrasée
25	M26	m	ad	(4+)	Vue des Alpes (Ne)	27.05.85	1850	430	237	98.0	écrasée
26	M27	m	ad	(3+)	Préalpes bernoise	15.01.85	1450	465	230	----	écrasée
27	M28	f	juv	(0+)	Jura vers Yverdon (Vd)	30.11.84	----	439	225	----	écrasée
28	M29	m	ad	(3+)	Enge (Ne)	18.11.85	----	452	230	----	piégée
29	M30	f	juv	(0+)	Landeron (Ne)	31.01.86	----	419	200	----	tirée
30	M31	m	ad	(2+)	Guggisberg (Be)	07.01.85	1750	442	244	----	tirée
31	M32	m	ad	(1+)	La Sagne (Ne)	10.10.85	----	442	257	----	tirée
32	M33	m	juv	(0+)	La Sagne (Ne)	01.86	----	449	212	----	tirée
33	M34	m	ad	(3+)	Creux du Van (Ne)	15.05.86	1510	473	220	89.0	piégée
34	M35	m	ad	(3+)	Gaumois (Fr)	27.06.86	----	433	215	----	écrasée
35	M36	m	juv	(0+)	Montfaucon (Ju)	10.10.85	----	451	211	----	écrasée
36	M37	f	juv	(0+)	Moutier (Ju)	10.12.85	----	425	---	----	écrasée
37	M38	m	juv	(0+)	Anet (Be)	11.86	----	450	243	----	tirée
38	M39	m	juv	(0+)	Lac Noir (Fr)	01.86	----	461	246	----	tirée
39	M40	m	ad	(2+)	Delémont (Ju)	02.04.85	----	460	---	----	écrasée
40	M41	m	ad	(3+)	Noiraigue (Ne)	14.09.85	----	448	225	----	tirée
41	M42	f	ad	(10+)	Saint Imier (Be)	25.03.85	----	421	---	----	écrasée
42	M43	m	ad	(1+)	Singine (Fr)	01.86	----	459	235	----	piégée
43	M44	m	ad	(3+)	Neuchâtel (Ne)	15.06.87	1550	452	214	89.0	écrasée
44	M45	m	ad	(1+)	Lucens (Vd)	05.05.85	----	469	236	----	écrasée
45	M46	m	juv	(0+)	Saint Imier (Be)	29.08.85	1240	425	235	89.0	écrasée
46	M47	m	ad	(4+)	Chaux du Milieux (Ne)	28.06.86	1468	448	235	88.0	écrasée
47	M48	m	ad	(1+)	La Sagne (Ne)	07.03.86	----	454	233	----	tirée
48	M49	m	juv	(0+)	Les Jordans (Ne)	03.85	----	465	234	----	piégée
49	M50	m	ad	(2+)	Jaunpass (Fr)	18.11.85	----	437	247	----	écrasée
50	M51	m	juv	(0+)	Val de Travers (Ne)	20.12.84	1450	460	232	----	piégée
51	M52	m	ad	(2+)	Mont de Boudry (Ne)	01.84	----	---	---	----	piégée
52	M53	m	ad	(2+)	Treytel (Ne)	21.08.87	1750	435	235	92.5	écrasée
53	M60	m	ad	(3+)	Bonneville (Ne)	10.86	----	---	---	----	écrasée
54	MA3	f	ad		Pierrabot (Ne)	24.02.83	1151	432	220	85.0	écrasée
55	MA4	f	ad		Pierrabot (Ne)	08.04.79	1245	440	205	80.0	écrasée
56	MA5	m	ad		Sorvillier (Ju)	01.07.79	1537	455	250	91.0	écrasée
57	M0	m	juv		Côtes aux Fées (Ne)	24.01.81	----	---	---	----	piégée

II) FOUINES (*Martes foina*)

Fouines capturées

01	F8	m	juv	(0+)	Fleurier (Ne)	16.08.84	1780	481	241	81.0	
02	F9	f	juv	(0+)	Môtiers (Ne)	30.08.84	1024	412	230	75.5	
03	F10	f	ad		Verrières (Ne)	14.03.85	1068	395	210	73.0	
04	F10*	f	ad		Verrières (Ne)	10.04.85	1075	---	---	----	
05	F16	f	juv	(0+)	Cornées (Ne)	08.08.85	1022	396	220	73.0	
06	F17	f	ad		Gorge du Seyon (Ne)	11.12.85	1295	455	218	76.0	
07	F30	f	ad		Peseux (Ne)	04.04.86	----	---	---	----	
08	F31	m	juv	(0+)	Borcaderie (Ne)	04.07.86	----	---	---	----	
09	FA4	m	ad		Les Combes (Be)	18.06.86	1572	470	240	82.0	
10	FA6	f	juv	(0+)	Combe à la Biche (Be)	19.08.86	770	388	218	75.5	
11	FA6	f	juv	(0+)	Combe à la Biche (Be)	25.08.86	----	---	---	----	
12	FA7	m			Combe à la Biche (Be)	12.11.86	1316	440	259	84.0	

13	FA7*	m		Combe à la Biche (Be)	----	----	----	----	
14	FA9	f	ad	Combe des Allevaux(Be)	07.04.87	1260	455	220	79.0

Cadavres de fouines

01	F2	m	ad	Côtes aux Fées (Ne)	17.01.81	2050	467	282	86.0	piégée
02	F3	m	ad	Les Jordans (Ne)	19.11.84	----	455	234	82.0	piégée
03	F4	m	juv (0+)	Boveresse (Ne)	01.12.84	----	444	252	----	piégée
04	F5	f	ad	Les Jordans (Ne)	24.11.84	----	431	251	----	piégée
05	F6	m	juv (0+)	Rochefort (Ne)	29.11.84	----	445	252	----	écrasée
06	F11	f	juv (0+)	Cornaux (Ne)	25.05.85	800	340	182	74.0	trouvée
07	F12	m	juv (0+)	Cornaux (Ne)	25.05.85	740	340	182	71.5	trouvée
08	F14	f	ad	La Sagne (Ne)	30.01.84	----	407	200	----	piégée
09	F15	m	ad	Cornaux (Ne)	22.06.85	2015	466	252	84.4	écrasée
10	F18	m	juv (0+)	Robella (Ne)	22.05.86	234	210	85	41.5	trouvée
11	F19	f	juv (0+)	Robella (Ne)	22.05.86	223	215	84	40.5	trouvée
12	F20	f	ad	Les Jordans (Ne)	12.84	----	403	231	----	piégée
13	F21	f	ad	Les Jordans (Ne)	12.84	----	435	231	----	piégée
14	F22	m	juv (0+)	Les Jordans (Ne)	12.84	----	448	223	----	piégée
15	F23	f	ad	Les Jordans (Ne)	15.11.84	----	437	243	----	piégée
16	F24	m	ad	Les Jordans (Ne)	01.85	----	480	255	----	piégée
17	F25	f	ad	Les Jordans (Ne)	01.85	----	432	---	----	piégée
18	F26	f	ad	Chaumont (Ne)	07.87	1550	398	232	75.5	écrasée

III) PUTOIS (Mustela putorius) (capturés)

01	P48	m	ad (1+)	Môtiers (Ne)	25.09.83	617	379	143	53.5
02	P51	m	ad (2+)	Trémalmont (Ne)	08.01.85	1435	434	134	61.0
03	P55	m	juv (0+)	Trémalmont (Ne)	14.04.85	1210	410	145	62.0
04	P56	m	juv (0+)	Trémalmont (Ne)	21.01.85	1074	424	153	62.0

8. BIBLIOGRAPHIE

- Ables, E.D. 1969. Home-range studies of red foxes (Vulpes vulpes). J. Mamm. 50 : 708 - 720.
- Anderson, D.J. 1982. The home range: a new nonparametric estimation technique. Ecology, 63 (1) : 103 - 112.
- Anderson, E. 1970. Quaternary evolution of the genus Martes (Carnivora, Mustelidae). Acta Zool. Fenn. 130 : 1 - 132.
- Artz, V. 1975. Zur Synökologie der Ektoparasiten von Kleinsäugetern in Norddeutschland (Siphonaptera, Acarina, Coleoptera: Leptinidae). Entomol. Ger. 1 (2): 105 - 143.
- Aschoff, J. 1964. Die Tagesperiodik licht-und dunkelaktiver Tiere. Rev. Suisse Zool. 71 : 528 - 558.
- Aschoff, J. 1981. Handboock of behavioral neurobiology vol 4. Plenum Press New York. : 563 pp.
- Aubert, M.F.A. 1983. Contribution à l'étude des ectoparasites du Renard et d'autres Carnivores sauvages de l'Est de la France et à l'étude du rôle des Arthropodes dans l'épizootie de Rage vulpine. Thèse de doctorat, Université de Nancy I : 346 pp.
- Bang, F. & P. Dahlström. 1977. Guide des traces d'animaux. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel : 240 pp.
- Baudvin, H., J.-L. Dessolin, G. Barabant & G. Olivier. 1985a. Quelques données recueillies en visitant des nichoirs à chouette de Tengmalm (Aegolius funereus). Nos Oiseaux 38 : 19 - 24.
- Baudvin, H., J.-L. Dessolin & C. Riols. 1985b. L'utilisation par la martre (Martes martes) des nichoirs à chouettes dans quelques forêts bourguignonnes. Circonia 9 (2) : 61-104.
- Beaucournu, J.-C. 1973. Notes sur les Siphonaptères parasites de Carnivores en France. Anals Parasit. hum. comp. 48 : 497 - 516.

- Becker, G. 1984. Plantes toxiques. Gründ, Paris : 224 pp.
- Borcard, D. 1981. Utilisation de pièges Barber dans l'étude des carabides forestiers sur un transect Grand-Maraais-Chasseral. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat. 104 : 107-118.
- Brown, J.H. & R.C. Lasiewski. 1972. Metabolism of weasels: The cost of being long and thin. Ecology 53 (5) : 939 - 943.
- Burt, W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. J. Mamm. 24 : 346 - 352.
- Buskirk, S.W. 1984. Seasonal use of resting sites by marten in south-central Alaska. J. Wildl. Manage. 48 (3) : 950-953.
- Buskirk, S.W., H.J. Harlow & S.C. Forrest. 1988. Temperature regulation in american marten (Martes americana) in winter. National Geographic Research 4 (2) : 208 - 218.
- Canivenc, R. 1970. Contrôle de la biologie lutéale chez les espèces à ovo-implantation différée. Colloque C.N.R.S. No 927 : 223 - 233.
- Caughley, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. J.Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto : 234 pp.
- Clark, T.W., E. Anderson, C. Douglas & M. Strickland. 1987. Martes americana. Ed Am. Soc. Mamm., Mammalian Species 289 : 1 - 8.
- Calder, W.A. 1984. Size, Function, and Life History. Harvard Univ. Press : 431 pp.
- Chaline, J., H. Baudvin, D. Jammot & M.-C. Saint-Girons. 1974. Les proies des rapaces (petits mammifères et leur environnement). Doin, Paris: 141 pp.
- Chaigneau, A. 1957. Les animaux nuisibles à la chasse. La Maison Rustique, Paris : 176 pp.
- Conover, W.J. 1980. Practical nonparametric statistics. John Wiley & Sons, New York : 493 pp.
- Corbet, G.B. & H.N. Southern. 1977. The Handbook of British Mammals. Blackwell Scientific Publications : 520 pp.
- Dajoz, R. 1975. Précis d'écologie. Bordas, Paris (3ème ed.) : 549 pp.
- Danilov, P.I. & I.L. Tumanov. 1972. Male reproductive cycles in the mustelidae. In : King, C.M. ed. 1980. Biology of mustelids : some soviet research, vol 2 : 70 - 80.
- Danilov, P.I. & I.L. Tumanov. 1975. Female reproductive cycles in mustelidae. In : King, C.M. ed. 1980. Biology of mustelids : some soviet research, vol 2 : 81 - 92.
- Day, M.G. 1966. Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. J. Zool., London 148 : 201 - 217.
- Debrot, S. 1982. Ecologie de Mustela erminea L.: dynamique des composantes structurales, trophiques et parasitaires de deux populations. Thèse de doctorat non publiée. Univ. Neuchâtel. : 279 pp.

- Debrot, S. & C. Mermod. 1982. Quelques Siphonaptères de Mustélidés, dont Rhadinopsylla pentacantha (Rothschild, 1897), nouvelle espèce pour la Suisse. Rev. Suisse Zool. 89 (1) : 27 - 32.
- Debrot, S. & C. Mermod. 1983. The spatial and temporal distribution pattern of the stoat (Mustela erminea L.). Oecologia 59 : 69 - 73.
- Debrot, S., G. Fivaz, C. Mermod & J.-M. Weber. 1982. Atlas des poils de mammifères d'Europe. Ed. Institut de Zoologie, Univ. de Neuchâtel : 208 pp.
- Desse, J. 1975. Vestiges témoignant d'une activité de pelleterie sur le chantier néolithique récent d'Auvergnier Brise-Lames. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat. 98 : 203 - 208.
- Dixon, K.R. & J.A. Chapman. 1980. Harmonic mean measure of animal activity areas. Ecology, 61 (5) : 1040 - 1044.
- Erlinge, S. 1979. Adaptive significance of sexual dimorphism in weasels. Dikos 33 : 233 - 245.
- Ewer, R.F. 1968. Ethology of Mammals. Legos Press, London, England : 418 pp.
- Ewer, R.F. 1973. The Carnivores. Cornell Univ. Press : 494 pp.
- Gilot, B. & M.F.A. Aubert. 1985. Les Ixodidae (Acariens, Ixodoidea) parasites de Carnivores sauvages dans les Alpes françaises et leur avant-pays. Acarologia 26 : 215 - 233.
- Goszczynski, J. 1976. Composition of the food of martens. Acta Theriol. 21 : 527 - 534.
- Goszczynski, J. 1986. Locomotor activity of terrestrial predators and its consequences. Acta Theriol. 31 (6) : 79 - 95.
- Grakov, N.N. 1964. Studying the sex and age structure of populations of the pine marten. N.V. Biol. Abstr. 45, No 54402.
- Gribova, Z.A. 1964. Food of the pine marten in the Vologda district. N.V. Biol. Abstr. 45, No 22262.
- Grue, H. & B. Jensen 1979. Review of the formation of incremental lines in tooth cementum of terrestrial mammals. Danish Rev. Game Biol. 11 (3) : 1 - 48.
- Habermehl, K.-H. 1985. Altersbestimmung bei Wild-und Pelztieren. Verlag P. Parey, 2 Auflage, Hamburg und Berlin. : 223 pp.
- Hainard, R. 1971. Mammifères sauvages d'Europe. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel vol 1 : 320 pp.
- Harestad A.S. & F.L. Bunnell. 1979. Home range and body weight-a reevaluation. Ecology 60 (2) : 389 - 402.

- Harvey, M.J. & R.W. Barbour. 1965. Home range of Microtus ochrogaster as determined by a minimum area method. J. Mamm. 46 : 398 - 402.
- Hawley, V.D. & F.E. Newby. 1957. Marten home ranges and population fluctuations. J. Mamm. 38 : 174 - 184.
- Hayne, D.W. 1949. Calculation of size of home range. J. Mamm. 30 : 1 - 18.
- Hespenheide, H.A. 1975. Prey characteristics and predator niche width. pp: 158-180. In : Ecology and evolution of communities (M.L.Cody & J.M.Diamond, eds). Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. : 545 pp.
- Herrmann M. 1986. Freilanduntersuchungen und Aufzuchtbeobachtungen Steinmardern (Martes foina) und Baumardern (Martes martes). Poster 10 Ethologentreffen Hamburg : 12 pp.
- Herrmann M. 1987. Zum Raum-Zeit-System von Steinmarderrüden (Martes foina, Erxleben 1777) in unterschiedlichen Lebensräumen des südöstlichen Saarlandes. Travail de diplôme non publié, Bielefeld Deutschland : 64 pp.
- Hill, M.O. 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. J. Ecol. 61 : 237 - 249.
- Hoeher, S. 1973. Nids et oeufs des oiseaux d'Europe centrale et occidentale. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel : 272 pp.
- Höglund, N.H. 1960. Studier över näringen vintertid hos marden (Martes m.martes Lin.) i Jämtlands län. Viltrevy 1 : 319 - 337.
- Hutterer, R. & A. Geraets. 1978. Über den Baumarder (Martes martes) Sardinien. Z. Säugetierk. 43 (6) : 374 - 380.
- Iversen, J.A. 1972. Basal energy metabolism of mustelids. J. comp. Physiol. 81 : 341 - 344.
- Jennrich, R.I. & F.B. Turner. 1969. Measurement of non-circular home range. J. Theoret. Biol., 22 : 227 - 237.
- Jonckel, C.J. & R.P. Weckwerth. 1963. Sexual maturity and implantation of blastocysts in the wild pine marten. J. wildl. Manage. 27 (1) : 93 - 98.
- Jornod, G. 1985 à 1988. Observations météorologiques faites à l'Observatoire cantonal de Neuchâtel. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat., vol. 108 à 111.
- Kalpers, J. 1983. Contribution à l'étude éco-éthologique de la fouine (Martes foina). Stratégie d'utilisation du domaine vital et des ressources alimentaires. I Introduction générale et analyse du régime alimentaire. Cahiers d'Ethol. Appl. (3) 2 : 145 - 163.
- Kenward, R. 1987. Wildlife Radio Tagging: Equipment, Field Techniques and Data Analysis. Academic Press, London : 222 pp.
- King, C.M. 1975a. The home range of the weasels (Mustela nivalis) in an English woodland. J. Anim. Ecol. 44 : 639 - 668.

- King, C.M. 1975b. Biology of Mustelids, some soviet research: volume 1. British Lib. Lend. Div., Boston Spa. : 266 pp.
- King, C.M. 1980a. Population biology of the weasel (Mustela nivalis) on British game estates. Holarctic Ecol. 3 (3): 160 - 168.
- King, C.M. 1980b. Biology of Mustelids, some soviet research: volume 2. Sciences Information Division, Dpt. Scientific and Industrial Research, Wellington, New Zealand : 214pp.
- King, C.M. 1984. The origin and adaptative advantages of delayed implantation in Mustela erminea. Oikos 42 (1) : 126 - 128.
- König, R. & F. Müller. 1986. Morphometrische Untersuchungen am mitteleuropäischen Baumarder (Martes martes L.) und Steinmarder (Martes foina Erxl.) I. Jagd & Hege 4 : 31-33.
- Krott, P. 1973. Die fortpflanzung des Edelmartes (Martes martes) in freier Wildbahn. Zool. Jagdwiss. 19 : 113 - 117.
- Labrid, M. 1983. Utilisation de l'espace et du temps par la martre (Martes martes) et la fouine (Martes foina) en forêt de Chizé (deux-Sèvres), par la méthode de radio-tracking. Travail de diplôme non publié, Univ. de Paris XIII : 85 pp.
- Lampio, T. 1951. On the sex-ratio, sex differentiation and regional variation in the marten in Finland. Pap. Game Res. Helsinki 7 : 1 - 120.
- Lensink, C.J., R.O. Skoog & J.L. Buckley. 1955. Food habits of marten in interior Alaska and their significance. J. Wildl. Manage. 19 (3) : 364 - 368.
- Lockie, J.D. 1961. The food of the pine marten Martes martes in West Roos-Shire, Scotland. Proc. Zool. Soc. Lond. 136 : 187 - 195.
- Lockie, J.D. 1964. Distribution and fluctuations of the pine marten, Martes martes (L.), in Scotland. J. Anim. Ecol. 33 : 349 - 356.
- Lockie, J.D. 1966. Territory in small carnivores. Symp. Zool. Soc. Lond. 18 : 143 - 165.
- Macdonald, D.W., F.G. Ball & N.G. Hough. 1980. The evaluation of home range size and configuration using radio tracking data. In: A Handbook on Biotelemetry and Radio Tracking (C.J. Amlaner & D.W. Macdonald, eds). Pergamon Press, Oxford : 405 - 424.
- Mal'dzhyunaite, S.A. 1957. Age determination and age structure of pine martens in Lithuania. In : King, C.M. ed. 1975. Biology of mustelids : some soviet research, vol 1 : 132 - 144.
- Mal'dzhyunaite, S.A. 1959. Biology of marten in forest of Lithuania (en russe). Trud. Akad. Nauk. Lith. SSR Ser. B. 1 (17) : 189 - 201.

- Marchesi, P. 1983. Ecologie de *Mustela erminea* L. dans les Préalpes vaudoises. Travail de licence non publié. Univ. Neuchâtel : 90 pp.
- Marchesi, P. 1985. Ecologie de la Martre (*Martes martes* L.) en forêt montagnarde du Jura suisse : résultats préliminaires. Trans. Congr. Int. Union game Biol. 17 : 303 - 310.
- Marchesi, P. & C. Mermod. 1989. Régime alimentaire de la martre (*Martes martes* L.) dans le Jura suisse (Mammalia : Mustelidae). Rev. Suisse Zool. 96 (1) (sous presse)
- Marchesi, P., N. Lachat, R. Lienhard, P. Debiève & C. Mermod. 1989. Comparaison des régimes alimentaires de la fouine (*Martes foina* Erxl.) et de la martre (*Martes martes* L.) dans une région du Jura suisse. Rev. Suisse Zool. (sous presse)
- Mark, K., D.R. Aldred & T.E. Martin. 1980. Feces, bile acids and furbearers. Chapman J.A., Pursley D. (eds). Worldwide Furbearer Conf., vol.2 : 1143 - 1150.
- Merck, E. 1975. Réactifs Merck, révélateurs pour la chromatographie en couche mince et papier. E. Merck, Darmstadt, Deutschland.
- Mermod, C. & P. Marchesi. 1983. Etude d'une population de mustelidés dans les Alpes vaudoises (Suisse); comparaison avec une population du Jura. Actes VII Coll. Nat. Mammalogie, Grenoble : 143 - 153
- Mermod, C. & P. Marchesi. 1988. Les petits carnivores. Atlas Visuel, Payot, Lausanne : 64 pp.
- Mermod, C., S. Debrot, P. Marchesi, & J.-M. Weber. 1983. Le Putois (*Mustela putorius* L.) en Suisse romande. Rev. Suisse Zool. 90 (4) : 847 - 856.
- Mohr, C.O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. American Midland Naturalist. 37 : 223 - 249.
- Moors, P.J. 1980. Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora): the role of food habits and breeding systems. Oikos 34 (2) : 147 - 158.
- Morozov, V.F. 1976. Osobennosti pitaniya lesnoj kunicy v razlicnyh oblastjah severo-zapada SSSR. Zool.Zurnal 55 : 1886 - 1892.
- Müller, H. 1970. Beitrage zur Biologie des Hermelins (*Mustela erminea* L.). Säugetierk. Mitt. 18 : 293 - 380.
- Nesvadbová, J. & J. Zejda. 1984. The pine marten (*Martes martes*) in Bohemia and Moravia. Folia Zoologica 33 (1) : 57 - 64.
- Nyholm, E. 1970. Näddän elintavoista, saalistuksesta ja ravinnosta. Suomen Riista 22 : 105 - 118.
- Pearson O.P. & R.K. Enders. 1944. Duration of pregnancy in certain mustelids. J. Exp. Zool. 95 : 21 - 25.
- Pelikan, J. & J. Vackar. 1978. Densities and fluctuations in number of red fox, badger and pine marten in the "Buccin" forest. Folia Zool. 27 (4) : 289 - 303.

- Pianka, E.R. 1975. Niche relations of desert lizards pp: 292-314. In: Ecology and Evolution of communities, (M.L.Cody & J.M.Diamond eds). Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. : XII + 545 pp.
- Powell, R.A. 1979. Mustelid Spacing Patterns: Variations on a Theme by Mustela. Z. Tierpsychol. 50 : 153 - 165.
- Powell, R.A. & D. Leonard. 1983. Sexual dimorphism and energy expenditure for reproduction in female fisher Martes pennanti. Dikos 40 : 166 - 174.
- Pucek, Z. 1981. Keys to vertebrates of Poland Mammals. PWN Polish Sci. Publ., Warszawa : 367 pp.
- Pulliaainen, E. 1981a. Food and feeding habits of the pine marten in Finnish Forest Lapland in winter. Chapman J.A., Pursley D. (eds). Worldwide Furbearer Conf. Proc., vol. 1 : 580 - 598.
- Pulliaainen, E. 1981b. Winter habitat selection, home range, and movements of the pine marten (Martes martes) in a Finnish Lapland forest. Chapman J.A., Pursley D. (eds). Worldwide Furbearer Conf. Proc., vol 2 : 1068 - 1087.
- Pulliaainen, E. 1982. Scent-marking in the pine marten (Martes martes) in Finnish Forest Lapland in winter. Z. Säugetierkunde 47 (2) : 91 - 99.
- Pulliaainen, E. 1983. Näädän Talviekologiaa. Oulanka Reports 4 : 92 - 95.
- Pulliaainen, E. 1984. Use of the home range by pine martens (Martes martes L.). Acta Zool. Fenn. 171 : 271 - 274.
- Quick, H.F. 1956. Effects of exploitation on a marten population. J. Wildl. Manage. 20 (3) : 267 - 274.
- Rivera, J.G. & A.C. Rey. 1983. Structure d'une communauté de carnivores dans la cordillère Cantabrique occidentale. Rev. Ecol.(Terre Vie), vol 37 : 145 - 160.
- Rossolimo, O.L. & I.J. Pavlinov. 1974. Sexual dimorphism in the development, size, and proportions of the skull in the pine marten (Martes martes L.: Mammalia, Mustelidae). In : King, C.M. ed. 1980. Biology of mustelids : some soviet research, vol 2 : 180 - 191.
- Ryabov, L.S. 1962. The morphological development of Caucasian pine martens and stone martens in relation to age determination. In : King, C.M. ed. 1975. Biology of mustelids : some soviet research, Vol 1 : 145 - 157.
- Rzebik-Kowalska, B. 1972. Badania nad pokarmem ssaków drapieżnych w Polsce. Acta Zool. Cracoviensia, 17 : 415-506.
- Saint Girons, M.C. 1966. Le rythme circadien de l'activité chez les mammifères holarctiques. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle. Série A, Zoologie. 15 (3) : 101-187.

- Samuel, M.D., D.J. Pierce & E.O. Garton. 1985. Identifying areas of concentrated use within the home range. *J. Anim. Ecol.* 54 : 711 - 719.
- Sandell, M. 1984. To have or not to have delayed implantation : the example of the weasel and stoat. *Oikos* 42 (1) : 123-126.
- Sandell, M. 1985. Ecology and behavior of the stoat Mustela erminea and a theory on delayed implantation. Dissertation, Univ. Lund, Sweden. pp. : 83 - 115.
- Schmidt, F. 1943. Naturgeschichte des Baum- und des Steinmarders. Monogr. Wildsäugetiere 10, Leipzig: 258 pp.
- Scholander, P.F., R. Hock, V. Walters & L. Irving. 1950. Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. *Biol. Bull.* 99 : 259 - 271.
- Siegel, S. 1956. Non parametric statistics for the behavioral sciences. Mc Graw-Hill Kogakusha Ltd., Tokyo, Japan : 312 pp.
- Siniff, D.B. & J.R. Tester. 1965. Computer analysis of animal movement data obtained by telemetry. *Biosciences* 15 : 104 - 108.
- Skirnisson, K. 1986. Untersuchungen zum Raum-Zeit-System freilebender Steinmarder (Martes foina Erxleben 1777). *Beitr. Wildbiologie* 6, Hamburg : 200 pp.
- Smit, F.G.A.M. 1966. *Insecta helvetica*. I : Siphonaptera. Imprimerie de la Concorde, Lausanne. : 107 pp.
- Soutière, E.C. 1979. Effects of timber harvesting on marten in Maine. *J. Wildl. Manage.* 43 (4) : 850 - 860.
- Spencer, W.D. & W.J. Zielinski. 1983. Predatory behavior of pine martens Martes americana. *J. Mamm.* 64 (4) : 715 - 717.
- Spencer, W.D., R.H. Barrett & W.J. Zielinski 1983. Marten habitat preferences in the northern Sierra Nevada. *J. Wildl. Manage.* 47 (4) : 1181 - 1186.
- Spencer, W.D. & R.H. Barret. 1984. An evaluation of the harmonic mean measure for defining carnivore activity areas. *Acta Zool. Fen.* 171 : 225 - 259.
- Steventon, J.D. & J.T. Major. 1982. Marten use of habitat in a commercially clear-cut forest. *J. Wildl. Manage.* 46 : 175 - 182.
- Stickel, L.F. 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *J. Mamm.* 35 : 1 - 15.
- Stone, D. 1986. Moles. *Mammal Society Series*. England. (A. Nelson Ltd) : 20 pp.
- Strickland, M.A., C.W. Douglas, M.K. Brown & G.R. Parsons. 1982. Determining the age of fisher from cementum annuli of the teeth. *New York Fish and Game Journal* 29 (1) : 90 - 94.
- Svendsen, G.E. 1980. Identifying scats by recovery of bile acids. *J. Wildl. Manage.* 44 (1) : 290 - 293.
- Taylor M.E. & N. Abrey. 1982. Marten, Martes americana, movements and habitat use in Algonquin Provincial Park, Ontario. *Canadian Field-Nat.* 96 (4) : 439 - 447.

- Thompson, I.D. & P.W. Colgan. 1987. Numerical responses of martens to a food shortage in northcentral Ontario. *J. Wildl. Manage.* 51 (4) : 824 - 835.
- Twigg, G.I. 1978. Marking mammals by tissue removal. In: *Animal marking, recognition marking of animals in research* (B. Stonehouse, ed), pp. : 109-118. The Macmillan Press, London : 257 pp.
- Voigt, D.R. & R.R. Tinline. 1980. Strategies for analyzing radio tracking data. In: *A Handbook on Biotelemetry and Radio Tracking* (C.J. Amlaner & D.W. Macdonald, eds). Pergamon Press, Oxford : 387 - 404.
- Velander, K.A. 1983. Pine marten survey of Scotland, England and Wales 1980 - 1982. V.W.T., London. : 28 pp.
- Waechter, A. 1975. Ecologie de la fouine en Alsace. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, vol 29 (3) : 399 - 457.
- Waechter, A. 1982a. Les populations de Fouines et de Martres dans l'Alsace du Nord. *Rapport D.P.N.* (1): 68 pp.
- Waechter, A. 1982b. Etude de la dynamique des populations de Martres et de Fouines dans les Vosges du Nord. *Rapport D.P.N.* (2) : 48 pp.
- Weber, D. 1987. Zur Biologie des Iltisses (Mustela putorius L.) und den Ursachen seines Rückganges in der Schweiz. Thèse de doctorat Univ. Basel, Nat. Hist. Museum Basel: 194 pp.
- Weber, J.-M. 1986. Aspects quantitatifs du cycle de Skrjabinogylus nasicola (Leuckart, 1842) nématode parasite des sinus frontaux des mustélidés. Thèse de doctorat Univ. Neuchâtel. : 136 pp.
- Weckwerth, R.P. & V.D. Hawley. 1962. Marten food habits and population fluctuations in Montana. *J. Wildl. Manage.* 26 (1) : 55 - 74.
- Yazan, Yu.P. 1970. Relations between the marten (Martes martes), sable (Martes zibellina), and kidas (M.martes x M.zibellina) as predators, and the squirrel (Sciurus vulgaris) as a prey. In : King, C.M. ed. 1980. *Biology of mustelids : some soviet research*, vol 2 : 36 - 45.
- Yurgenson, P.B. 1939. [Types of habitat and the forest marten: a contribution to the ecology of the marten]. *Voprosy. Ekologii i Biotenologii (Problems in Ecol. & Biocenol.)*, 4, 142. (Translation 84, Elton Library, Oxford.)
- Yurgenson, P.B. 1947. Sexual dimorphism in feeding as an ecological adaptation of a species. In : King, C.M. ed. 1975. *Biology of mustelids : some soviet research*, vol 1 : 79 - 83.
- Yurgenson, P.B. 1954. On the influence of marten (Martes martes L.) on the numbers of squirrels (Sciurus vulgaris L.) in the Northern Taiga. *Zool. Zhurn.* 33 (1) : 166 - 173.

- Zielinski, W.J., D. Spencer & R.H. Barrett 1983. Relationship between food habits and activity patterns of pine martens. *J. Mamm.* 64 (3) : 387 - 396.
- Zimmerli, J. 1982. Etude des parasites de la Fouine (Martes foina) dans le canton de Vaud durant la période 1980-1981. Thèse de doctorat non publiée. Univ. de Berne. : 101 pp.