

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/379824232>

Écologie spatiale et régime alimentaire du Raton laveur (*Procyon lotor*) en France métropolitaine

Thesis · January 2024

CITATIONS

0

READS

231

1 author:

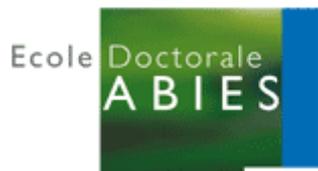


Manon Gautrelet

Université de Franche-Comté

6 PUBLICATIONS 10 CITATIONS

SEE PROFILE



UNIVERSITÉ DE REIMS CHAMPAGNE-ARDENNE

ÉCOLE DOCTORALE AGRICULTURE, ALIMENTATION, BIOLOGIE,
ENVIRONNEMENT, SANTÉ

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE REIMS CHAMPAGNE-ARDENNE

Discipline : PHYSIOLOGIE ET BIOLOGIE DES ORGANISMES - POPULATIONS - INTERACTIONS

Thèse Cifre portée par le Groupe de Recherche et d'Etude pour la Gestion de l'Environnement

Présentée et soutenue publiquement par

MANON GAUTRELET

Le 19 décembre 2023

Écologie spatiale et régime alimentaire du Raton laveur (*Procyon lotor*) en France métropolitaine

Thèse dirigée par **ALAIN DEVOS ET REMI HELDER**

JURY

Mme Caroline HABOLD,
M. Yves HANDRICH,
M. Yann TREMBLAY,
Mme Sophie LUMINEAU,
M. Benoît PISANU,
M. Jean-François GERARD
M. Pascal FOURNIER

Chercheuse,
Chercheur,
Chercheur,
Professeure des Universités,
Ingénieur de recherche
Chercheur
Directeur de recherche

CNRS-IPHC,
CNRS-IPHC,
IRD-MARBEC,
EthoS-DEPP,
CNRS-MNHN-OFB
INRAE-CEFS
GREGE

Présidente
Rapporteur
Rapporteur
Examinatrice
Examinateur
Examinateur
Invité



Remerciements

Il y a quelque chose comme 20 ans, je lisais une fiche-métier sur le « chercheur-zoologiste », à la fois émerveillée qu'un tel métier existe et persuadée qu'il n'était pas pour moi parce que, quand même, « bac + 8 ? impossible ». Aujourd'hui, à bac + 9 (et des grosses poussières), je me dois de corriger : « impossible seule ». Je tiens donc ici à remercier infiniment les très nombreuses personnes qui ont permis de faire exister l'impossible.

Tout d'abord, je tiens à remercier l'Association Nationale Recherche Technologie (ANRT), l'Office Français de la Biodiversité (OFB), les Dreal Grand Est et Nouvelle-Aquitaine, le Parc Naturel Régional de la Montagne de Reims (PNRMR), la Fédération des Chasseurs de la Marne (FDC51), le Conseil Départemental de la Gironde, la commune de Villenave d'Ornon, le GREGE et le CERFE d'avoir financé cette thèse.

J'adresse de chaleureux remerciement à Alain DEVOS, qui a accepté d'encadrer cette thèse extra-terrestre, pour son soutien, ses précieux conseils tout au long de ce travail, et sa présence à chaque fois que j'ai eu besoin de lui. J'adresse aussi mes sincères remerciements au GREGE, en la personne de son directeur Pascal FOURNIER, pour avoir porté ce projet et pour le soutien technique et financier sans lequel cette thèse n'aurait pas pu voir le jour. Enfin, je tiens à remercier tout particulièrement Rémi HELDER, co-directeur de cette thèse, sans qui je n'aurais jamais pu m'imaginer, me lancer, rester, survivre, dans cette incroyable aventure doctorale.

Je tiens ici à remercier infiniment Yves HANDRICH et Yann TREMBLAY d'avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse. Un très grand merci également à Sophie LUMINEAU, à Caroline HABOLD, à Benoît PISANU et à Jean-François GERARD d'avoir accepté d'en être les examinateurs.

Je souhaite également à remercier les membres de mon comité de suivi de thèse : Céline RICHOMME, Marie-Amélie FORIN-WIART, Stéphane BETOULLE, Jean-François GERARD, Freddy TALARICO, Florent CORMIER et Sandrine BOUCQUILLON pour leur bienveillance et leur précieux conseils. Je tiens ici à remercier tout particulièrement Céline pour son écoute, son aide et sa disponibilité qui m'ont été inestimables dans les moments obscurs de cette thèse. Un merci tout particulier également à JeF pour tout le temps et la patience qu'il m'a accordé pour réussir à dompter les analyses statistiques.

Le suivi GPS des ratons laveurs sauvages n'aurait pas été possible sans l'appui technique et le travail de coordination du PNRMR, en particulier Eva POILVÉ ; de la FDC51 en particulier Freddy TALARICO, Audran LE GOURRIEREC, Florent CORMIER et Adrien LE CARPENTIER ; de la mairie de Villenave d'Ornon, en particulier Isabelle MAILLÉ ; du GREGE, en particulier Pascal FOURNIER, Christine FOURNIER-CHAMBRILLON et Estelle ISÈRE-LAOUÉ, de la FDC08 et de Hervé Wirtz.

La réussite des captures et la pose de colliers GPS reviennent à Michael LARBRE, Sylvie et Bruno CHARPENTIER, Jean-Luc DAYER, Francis GILBERT, Vincent HUSSON, Yannick et Bruno DESMAREST, Michel MAZIER, Joël LEMAIRE, Pierre-Jean HEUILLARD, Jocelyn DUBOIS, Benjamin WEBER, André LYUBISIC, Marc MIGRAN, Pierre PATÉ, Hervé WIRTZ et Chantal HENRIET. Je tiens également à adresser à chacun mes profonds remerciements pour leur sympathie et pour nos échanges ô combien enrichissants.

J'ai eu la chance immense de pouvoir compter sur l'aide de la FDC51 et de mes collègues du CERFE et du GREGE pour la collecte des données GPS. J'adresse donc ici mes plus chaleureux remerciements à Lucille, Lucie, Clémence, Audran, Freddy, Estelle, Maëlle, Chloé, Léa, Mattéo, Quentin, Maden, Simon, Théo et Manon qui ont consacré de très nombreuses heures, de jour comme de nuit, dans le vent et la pluie, à pister les rats.

La collecte des échantillons de fèces a également bénéficié du soutien technique et logistique du PNRMR, de l'AAPA, de l'ADGPAG en particulier Fabien EGAL, de l'APM, de la FDC51, de la FDC08, de la FDC16, de l'OFB, de l'ANSES, du Service Public de Wallonie en particulier Benoît LEURIS, et de l'aide précieuse d'un grand nombre de piègeurs ou chasseurs volontaires, particuliers, agents de terrain, collègues, amis... Dont la longue liste est « détaillée » ici :



Je tiens à remercier sincèrement le Laboratoire de la Rage et de la Faune Sauvage de Nancy (LRFSN), plus particulièrement Céline RICHOMME, Gérald UMHANG et Franck BOUÉ, ainsi que Christine et Pascal pour m'avoir permis de me former aux autopsies de rats laveurs et autres joyeusetés qui ont su mettre l'ambiance à mes repas de famille. Je remercie également le LRFSN, le laboratoire départemental des Ardennes et l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse pour la mise à disposition des moyens humains et techniques nécessaires à la réalisation de ces autopsies.

J'adresse ici tout mon respect et mes remerciements à Hubert FERTÉ ainsi qu'à Celya DANZELLE et à l'équipe du laboratoire URCA-VECPAR (Transmission vectorielle et Épidémiosurveillance de maladies parasitaires) pour la mise en œuvre des analyses parasitologiques sur les échantillons et les riches échanges qui en ont découlés.

Un grand merci également au Parc Argonne Découverte et à son équipe qui m'a permis de tenter tout un tas d'expériences visuelles sur leurs pensionnaires et grâce à qui j'ai pu passer des moments uniques.

Je tiens à remercier le Laboratoire des Pyrénées et des Landes pour avoir conduit les analyses de metabarcoding sur les échantillons de fèces. En particulier, je tiens à adresser mes chaleureux remerciements à Isabelle VITTE et à Adeline JOUANILLOU, qui ont mené à bien ces analyses, pour leur investissement, leur incroyable patience et leur profonde sympathie.

De nouveau, je tiens à remercier le GREGE et son équipe pour la réalisation de ce projet de thèse. Merci à Pascal et à Christine pour leurs nombreuses corrections et pour m'avoir appris à me remettre en question et à chercher toujours plus loin les réponses à mes interrogations. Merci à mes lointains collègues, en particulier à Estelle (haaaw) pour sa sympathie et pour toute l'aide apportée dans ce projet, ainsi qu'à Katia, Léa et Maëlle avec qui j'ai passé de très chouettes moments, beaucoup trop courts. J'espère de tout cœur que nos chemins se recroiseront.

Merci à la Ra-ra-raccoon team, Lucie, Lucille, Théo et Manon, pour leur contribution à ce grand programme, pour leur motivation, et pour leur enthousiasme et leur aide dans les expériences les plus inattendues (allant de la coloration de bananes au déterrage de 4x4).

Merci à mon « petit » Chat et ma sœur d'amour, à mes parents (tous), à mes grand-mères, à ma famille... Pour leur amour et leur patience, et pour avoir su composer avec mon monde décalé et mon emploi du temps chaotique.

Au peuple Boutât et sa grande agglomération, qui m'a vu débarquer en AX il y a presque 7 ans maintenant, j'adresse toute ma reconnaissance et ma plus profonde affection. Je ne prendrai pas le risque de dresser une liste exhaustive de toutes les âmes incroyables que j'ai eu la chance de rencontrer dans ces contrées ardennaises, au Foyer Rural des Boutâts, à la MARS, à la Maison de la Nature, autour d'un verre, autour d'un jardin, autour de plein d'autres choses étranges... J'espère simplement du fond de mon cœur que vous saurez ressentir mes mots.

J'aimerais également adresser mes profonds remerciements à Virginie Lefort, qui m'a accompagné pendant plus de 3 ans et m'a appris à déplacer mon regard de quelques degrés.

À mes collègues du CERFE, ma deuxième famille. Merci. Merci infiniment de m'avoir nourri (au sens propre comme au figuré), de m'avoir toujours donné envie de me lever le matin, d'avoir supporté le mauvais, d'avoir fait ressortir le meilleur.

Merci Rémi, Chef, Mimi (mimi !) pour ton accueil, ta tolérance et ton soutien. Tu as été un père pour moi depuis mon arrivée et je ne serai jamais arrivée jusqu'ici sans ta confiance et ton investissement. J'espère que cette thèse te rendra fier.

Merci Marie pour tes précieux conseils et pour toutes ces riches conversations et ces envolées lyriques qui m'ont si souvent redonné de l'énergie.

Merci Pauline, ma Popo, pour ta présence, ton écoute, ton soutien, tes conseils, ta folie douce, tes blagues, ton aide, ta patience, ta bienveillance, ta franchise... Tout le monde devrait avoir une Popo dans sa vie ! Merci de toujours avoir réussi à me montrer le meilleur dans le pire.

Merci Maden pour ta générosité incroyable, ton humilité et pour cette façon que tu as de donner envie de tout découvrir, parce que tout est possible ! Merci d'avoir été le moteur de ma vie ardennaise et de m'avoir permis de découvrir tellement de choses.

Merci à toi ma Lulu, toute première stagiaire Raton, pour cette folle énergie que tu envoies et pour tous ces moments de grand n'importe quoi qui m'ont rendu moins « soleil-nuage ».

Merci Clem pour tes nombreux coups de main, pour être la première cliente de mes blagues (nulles) et pour tous ces trucs qui ne feront rire ou n'énervent que nous.

Merci Rose pour ta douceur, ta générosité, ton écoute (plein !) et ta bienveillance (et pour tes blagues grasses aussi parce qu'il faut déconner quand même).

Merci aux anciens cerfeux.se.s et tous les électrons avec qui j'ai partagé un bout de route pour votre aide et pour m'avoir fait sourire : Quentin, Thomas, Tim, Nico, Simon, Mel...

Enfin, merci à toi, ma Lucille, pour tout le travail que tu as apporté à cette thèse en tant que stagiaire Raton (oups), en tant que service civique, en tant que collègue, et en tant que compagne. Merci pour ton soutien incommensurable, merci d'être le meilleur de moi, merci d'être la plus belle récompense de ce doctorat.

À vous qui m'avez fait renaître et grandir, cette thèse vous est dédiée.

Pour finir, je tiens à remercier Rétame, Rony, Rosie, Ratafia, Ricard, Roro, Remy, Roméo, Rocky, Robert, Ronfleur, Râleur, Richard, Rantanplan, Rita, Romane, Rebelle, Renée, Reblochon, Ricrac, Ratatouille, Rohingyas, Rain, Rêve, Riton, Rodéo, Remington, Renée, Raoul, Roudoudou, Rotule, Capucine, Marjorie, Brenda et Doug ainsi que les Ral et les RL pour leur importante contribution à ce travail de recherche.

RESUME

Écologie spatiale et régime alimentaire du Raton laveur (*Procyon lotor*) en France métropolitaine

Le Raton laveur, classé Espèce Exotique Envahissante, est en expansion sur le territoire français et constitue une menace pour la biodiversité locale. L'objectif de cette thèse était d'acquies les connaissances pionnières sur son écologie spatiale et son régime alimentaire en France pour évaluer les possibles répercussions de sa présence sur les espèces indigènes. Ces travaux, conduits sur les populations de rats laveurs du Nord-Est (Marne et Ardennes) et de Gironde, ont mis en lumière la flexibilité écologique de l'espèce. Le suivi GPS de 14 individus a montré que les rats laveurs de la Marne avaient des domaines vitaux deux à trois fois plus grands que ceux de Gironde. Les deux populations montraient une affinité pour les milieux boisés, toutefois les individus marnais fréquentaient régulièrement les milieux anthropisés tandis que ceux de Gironde préféraient les milieux aquatiques. L'analyse par metabarcoding de 200 échantillons de fèces a révélé que le Raton laveur consommait une grande variété d'aliments. Les végétaux apparaissaient le plus souvent suivis des invertébrés puis des vertébrés. L'alimentation de la population girondine était dominée par les écrevisses, celle du Nord-Est consommait davantage de lombrics et d'insectes. Nos résultats montrent que le Raton laveur peut avoir un impact sur les espèces autochtones en exerçant une compétition spatiale ou une pression de prédation. Ces travaux constituent une première approche scientifique pour guider les stratégies de gestion de cette espèce en France en vue de minimiser les impacts négatifs de l'espèce sur son nouvel environnement.

Mots-clés : *Procyon lotor* · Écologie spatiale · Régime alimentaire · Espèce Exotique Envahissante · Utilisation de l'espace · Sélection de l'habitat · Suivi GPS · Metabarcoding · France

ABSTRACT

Spatial ecology and diet of the Raccoon (*Procyon lotor*) in France

The Raccoon, listed as an Invasive Alien Species, is expanding in France and represents a threat to native biodiversity. The aim of this thesis was to acquire the first knowledge of its spatial ecology and diet in France, in order to assess the potential impact of its presence on indigenous species. This work, carried out on the Northeast (Marne and Ardennes) and Gironde raccoon populations, highlighted the ecological flexibility of the species. GPS tracking of 14 individuals showed that raccoons from the Marne population had home ranges two to three times larger than those from Gironde population. Both populations exhibited a preference for woodlands, although the Marne individuals regularly visited anthropized areas, while those from Gironde preferred aquatic environments. Metabarcoding analysis of 200 faecal samples revealed that raccoons consumed a wide variety of foods. Plants were the most frequently eaten, followed by invertebrates and then vertebrates. The diet of the Gironde raccoons was dominated by crayfish, while those of the North-East consumed more earthworms and insects. Our results show that raccoons can have an impact on native species through spatial competition or predation. This work represents a preliminary scientific approach to guiding management strategies for this species in France, in order to minimize the negative impacts of the species on its new environment.

Keywords : *Procyon lotor* · Spatial ecology · Diet · Invasive Alien Species · Spatial use · Habitat selection · GPS tracking · Metabarcoding · France

Liste des abréviations

- AAPA** : Association Ardennaise des Piégeurs Agréés
- ADN** : Acide Désoxyribonucléique
- ADPAG** : Association Départementale des Piégeurs Agréés
- AFB** : Agence Française pour la Biodiversité
- a-LoCoH** : adaptative-Local Convex Hull
- APM** : Association des Piégeurs Marnais
- AsFrA** : Association Française d'Arachnologie
- BLAST** : Basic Local Alignment Search Tool
- CEFS** : Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage
- CERFE** : Centre de recherche et de Formation en Eco-éthologie
- dBBMM** : dynamic Brownian Bridge Motion Model
- DOP** : Dilution of Precision
- EEE** : Espèces Exotiques Envahissantes
- ENS** : Espace Naturel Sensible
- ENVT** : Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
- FDC** : Fédération Départementale des Chasseurs (Intro page 13)
- GEGENAA** : Groupe d'Etude sur les Géomatériaux et les Environnements Naturels, Anthropiques et Archéologiques
- GMT** : Greenwich Mean Time
- GPS** : Global Positioning System
- GREGE** : Groupe de Recherche et d'Etude pour la Gestion de l'Environnement
- HDOP** : Horizontal Dilution of Precision
- IAS** : Invasive Alien Species
- INRAE** : Institut National de la Recherche Agronomique
- iSSA** : integrated Step Selection Analysis
- IT** : Intervalle de Temps
- IUCN** : International Union for Conservation and Nature
- KDE** : Kernel Density Estimator
- LE** : Erreur de Localisation (Location Error)
- LPL** : Laboratoire des Pyrénées et des Landes
- LPO** : Ligue pour la Protection des Oiseaux
- LRFSN** : Laboratoire de la Rage et de la Faune Sauvage de Nancy
- MCP** : Minimum Convex Polygon

MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle
MRI : Mesure du Ratio Isotopique
MRRNP : Montagne de Reims Regional Natural Park
MSCT : Minimum Sequence Copy Thresholds
NCBI : National Center for Biotechnology Information
NGS : Séquençage Nouvelle Génération (New Generation Sequencing)
OFB : Office Français de la Biodiversité
ONCFS : Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage
OPIE : Office Pour les Insectes et leur Environnement
OTAN : Organisation du Traité de l'Atlantique Nord
OTU : Operational Taxonomic Unit
PCR : Polymerase Chain Reaction
PDOP : Position Dilution of Precision
PNR : Parc Naturel Régional
PNRMR : Parc Naturel Régional de la Montagne de Reims
RDP : Ribosomal Database Project
RF : Radio Frequency
RFID : Radio Frequency Identification
RL : Raton Laveur
RPG : Registre Parcellaire Graphique
SEF : Société Entomologique de France
SEOF : Société d'Etudes Ornithologiques de France
SFEPM : Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères
SFI : Société Française d'Ichtyologie
SHF : Société Herpétologique de France
UE : Union Européenne
UHF : Ultra Haute Fréquence
URCA : Université de Reims Champagne-Ardenne
URSS : Union des Républiques Socialistes Soviétiques
USA : Etats-Unis (United States of America)
UTC : Universal Time Coordinated
UV : Ultraviolet
VECPAR : Transmission vectorielle et Epidémiosurveillance de maladies parasitaires
VHF : Very High Frequency

Communications autour de la thèse

Publications scientifiques

- Gautrelet M.**, Gerard J.-F., Helder R., Fournier P., Fournier-Chambrillon C., Hubert P., Isère-Laoué E., Capitaine L., Dupuy M., Dispan de Floran L., Alleman C., Devos A. (2024). First look on the home range, movement and habitat selection of the invasive Northern Raccoon (*Procyon lotor*) in France through two contrasted populations.
- Larroque, J., Chevret, P., Berger, J., Ruelle, S., Adriaens, T., Van Den Berge, K., Schockert, V., Léger, F., Veron, G., Kaerle, C., Régis C., **Gautrelet M.**, Maillard J.-F., Devillard, S. (2023). Microsatellites and mitochondrial evidence of multiple introductions of the invasive raccoon *Procyon lotor* in France. *Biological Invasions*, 25(6), 1955–1972.

Communications orales

- Gautrelet M.**, Dispan de Floran L., Le Gourrierec A., Fournier P., Isère-Laoué E. et Helder R. (2021). Exploitation de l'espace et sélection des habitats par le Raton laveur. Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal, distanciel.
- Gautrelet M.**, Capitaine L., Fournier P., Isère-Laoué E. et Helder R. (2022). First results of space and habitats use of raccoons (*Procyon lotor*) monitored in two contrasted landscapes. Colloque Ecology&Behaviour – IPHC, Strasbourg.
- Gautrelet M.**, Capitaine L., Le Gourrierec A., Fournier P., Isère-Laoué E. et Helder R. (2022). Exploitation de l'espace et sélection des habitats par le Raton laveur. Rencontres Scientifiques CIFRE de l'ANRT, distanciel.
- Gautrelet M.**, (in alphabetic order) Baduel C., Capitaine L., Delamare R., Dupuy M., Fournier P., Helder R., Hubert P., Isère-Laoué E., Maudet S. (2023). GPS tracking and multiscale study of space use and habitat selection by three populations of raccoons (*Procyon lotor*) across contrasted landscapes. First European Raccoon Colloquium, Lyon

Contribution à des groupes d'experts

- Bournez L., Umhang G., Couval F., Caillot C., Fournier-Chambrillon C., **Gautrelet M.**, Isère-Laoué E., Fournier P., Richomme C. (2022). Le Raton laveur, espèce exotique envahissante en Europe : Quelle contribution sur les dynamiques de populations de tiques locales ? Etude de son infestation dans deux écosystèmes français. Séminaire Tiques et Maladies à Tiques, Nancy
- Bournez L., Umhang G., Couval F., Galon C., Moutailler S., Caillot C., Fournier-Chambrillon C., **Gautrelet M.**, Isère-Laoué E., Fournier P., Richomme C. (2022). The Raccoon, an invasive alien species in Europe: What contribution to the population dynamics of local ticks and their infectious agents? Study of tick infestation and tick-borne pathogen infection of raccoons in two French ecosystems. 10th Tick and Tick-Borne Pathogen Conference, Murighiol, Romania.
- Maillard J.-F., Pisanu B., **Gautrelet. M.**, Fournier-Chambrillon C., Umhang G., Richomme C., Egal F., Fournier P., Le Loc'h G., Devillard S. (2022). **From scientific research to raccoon management concerns in France.** Online international meeting on Raccoon management.

Communications auprès de partenaires techniques

- Comité de Pilotage Raton laveur – Maison du Parc, Coucy, PNR de la Montagne de Reims – 2 Juillet 2020
- Conférence – Assemblée Générale de la Fédération Des Gardes-Chasse Particuliers de la Marne – Maison de la Chasse et de la Nature, Fagnières – 12 Septembre 2020
- Comité de Pilotage Raton laveur – Maison du Parc, Coucy, PNR de la Montagne de Reims – 28 Septembre 2021
- Conférence – Assemblée Générale de l'Association Ardennaise des Piégeurs Agréés, Fédération Départementale de Chasseurs des Ardennes, Saint-Laurent – 9 Avril 2022

Médiation scientifique

- Animations au Parc Argonne Découverte – Saisons estivales 2019 à 2022
- Conférence Grand Public – Musée de la Bière, Stenay – 27 novembre 2021
- Poster – Fête de la ruralité – 24 et 25 Juin 2022

Presse écrite

- « Les Ratons laveurs sous bracelets électroniques dans la Montagne de Reims » – L'Union - 18/02/2019
- « Montagne de Reims – Etude Raton laveur » – Chasseur de la Marne n°68
- « Le Raton laveur, une peluche menaçante en Meuse » – L'Est Républicain - 07/12/2021
- « Mignons mais nuisibles, les ratons laveurs prolifèrent » – L'Union - 29/08/2022
- « Le Raton laveur étend son empire au-delà d'Epernay » - L'Union – 15/06/2023

Reportage télévisé

- « Pourquoi Chercher Plus Loin » France 2 – Diffusé le 1er Mars 2020
- « Enquête sur les nouveaux envahisseurs » TF1 – Diffusé le 8 Janvier 2021
- « RACCOON Enquête sur un envahisseur masqué » – Projet documentaire de fin d'étude Master IFFCAM – Rémi Emeriau
- Reportage pour France 3 Champagne-Ardenne – Diffusé le 9 Décembre 2021
- « Ragondins, sangliers... Ces espèces invasives qui déstabilisent l'espace naturel » TF1 – Diffusé le 31 Août 2022

Sommaire

INTRODUCTION GENERALE	13
I. LA PROBLÉMATIQUE DES ESPÈCES EXOTIQUES ENVAHISSANTES	14
1. DEFINITION ET ENJEUX	14
2. LES EEE : UN DANGER POTENTIEL POUR LA BIODIVERSITE LOCALE	14
3. COUTS ECONOMIQUES DES EEE	16
II. LE CONSORTIUM RATON LAVEUR	17
III. LE RATON LAVEUR	17
1. DESCRIPTION	18
2. ÉCO-ETHOLOGIE DANS SON AIRE D'ORIGINE	20
3. MALADIES	21
4. EXPANSION GEOGRAPHIQUE	23
4.1. Aires d'introduction	23
4.2. Populations françaises	24
5. IMAGE AUPRES DU PUBLIC	25
IV. UNE MENACE POUR LA BIODIVERSITÉ FRANÇAISE ?	27
1. ESPECES AUTOCHTONES SENSIBLES SUSCEPTIBLES D'ÊTRE MENACEES PAR LA PRESENCE DU RATON LAVEUR	27
2. STATUT DU RATON LAVEUR EN FRANCE	30
V. OBJECTIFS DE LA THÈSE	31
ÉTUDE DE L'ÉCOLOGIE SPATIALE DU RATON LAVEUR PAR LE SUIVI GPS D'INDIVIDUS SAUVAGES	33
I. INTRODUCTION	34
II. CONSIDÉRATIONS TECHNIQUES ET PRATIQUES DU SUIVI PAR COLLIERS GPS DE RATONS LAVEURS SAUVAGES	37
1. CONTEXTE	37
2. MODELES DE COLLIERS GPS UTILISES	40
2.1. Colliers LiteTrack 140 RF®	41
2.2. Colliers Agom-systèmes®	43
3. IMPACT ET RESISTANCE DU COLLIER VIS-A-VIS DU RATON LAVEUR	45
3.1. Tests des colliers au Parc Argonne Découverte	45
3.2. Bilan des suivis de rats laveurs sauvages	47
4. BILAN DE PERFORMANCES DES COLLIERS GPS	50
4.1. Difficultés propres au Raton laveur	50
4.2. Durée de vie des colliers	50

4.3. Erreurs propres au suivi GPS	50
5. FILTRAGE DES POINTS ABERRANTS	53
5.1. Indicateurs de précision des colliers	53
5.2. Lissage des données	56
III. ARTICLE : FIRST LOOK ON THE HOME RANGE, MOVEMENT AND HABITAT SELECTION OF THE INVASIVE NORTHERN RACCOON (<i>PROCYON LOTOR</i>) IN FRANCE THROUGH TWO CONTRASTED POPULATIONS	66
<u>ANALYSE DU REGIME ALIMENTAIRE DU RATON LAVEUR PAR LA METHODE DU METABARCODING99</u>	
I. INTRODUCTION	100
II. MATÉRIEL ET MÉTHODE	104
1. METABARCODING	104
1.1. Principe de la méthode	104
1.2. Choix des marqueurs	105
1.3. Constitution des bases de séquences ADN de références	105
1.4. Extraction, amplification et séquençage des ADN	105
1.5. Assignment taxonomique des séquences ADN	106
1.6. Contrôle qualité de la méthode	107
2. COLLECTE ET ECHANTILLONNAGE DES FECES DANS LES POPULATIONS SAUVAGES	109
3. TRAITEMENT INFORMATIQUE DES DONNEES BRUTES ISSUES DU SEQUENÇAGE	112
3.1. Vérification des assignations taxonomiques et filtrage des artéfacts	112
3.2. Assignment des items alimentaires	114
4. CALCUL DES FREQUENCES ET PROPORTIONS RELATIVES D'OCCURRENCES	115
5. ANALYSES STATISTIQUES	115
III. RÉSULTATS	116
1. ITEMS ALIMENTAIRES IDENTIFIES DANS LES FECES DES RATONS LAVEURS SAUVAGES	116
2. CONTROLES QUALITE DE LA METHODE D'ANALYSE PAR METABARCODING	116
2.1. Performances de la base curée	116
2.2. Fiabilité du processus analytique en laboratoire	117
2.3. Fiabilité de détection des aliments dans les fèces des ratons laveurs captifs	120
3. CLASSIFICATION DES ITEMS EN SOUS-CATEGORIES	122
3.1. Végétaux	122
3.2. Invertébrés	123
3.3. Vertébrés	123
4. COMPOSITION ALIMENTAIRE DES FECES DE RATONS LAVEURS SAUVAGES	124
4.1. Fréquence d'occurrence des catégories d'aliments selon les sites et les périodes	124

4.2. Composition et représentation détaillées des catégories alimentaires dans les échantillons de fèces de rats laveurs sauvages	125
IV. DISCUSSION	140
1. LIMITES DE LA METHODE D'ANALYSE PAR METABARCODING	140
2. COMPOSITION DU REGIME ALIMENTAIRE DES RATONS LAVEURS DU GRAND-EST ET DE LA GIRONDE	142
3. CONSOMMATION D'ESPECES AUTOCHTONES SENSIBLES	147
4. CONCLUSION	149
DISCUSSION GENERALE	150
I. RAPPEL DU CONTEXTE	151
II. UNE ADAPTATION RÉUSSIE	151
III. IMPACT SUR LA BIODIVERSITÉ LOCALE	154
1. PREDATION	154
2. COEXISTENCE AVEC LES MAMMIFERES FORESTIERS	156
3. RISQUES DE TRANSMISSION DE PATHOGENES	158
IV. LE FACTEUR HUMAIN DANS LA PROPAGATION DU RATON LAVEUR	159
1. IMPORTANCE DE LA NOURRITURE D'ORIGINE ANTHROPIQUE	159
2. LA POPULARITE DU RATON LAVEUR : UN DEFI POUR LA GESTION DES POPULATIONS	161
V. CONSIDÉRATIONS POUR LA GESTION DE L'ESPÈCE	162
1. STRATEGIES DE REGULATION	162
2. INTERET DES CONNAISSANCES SUR L'ECO-ETHOLOGIE DU RATON LAVEUR	164
VI. LIMITATIONS DE L'ÉTUDE ET DIFFICULTÉS RENCONTRÉES	166
1. DEFAUTS TECHNIQUES ET MECANIQUES DES COLLIERS GPS	166
2. QUALITE ET NETTOYAGE DES DONNEES GPS	166
3. DESEQUILIBRE DE LA COLLECTE D'ECHANTILLONS DE FECES	167
VII. CONCLUSION	168
BIBLIOGRAPHIE	169
ANNEXE	185
TABLE DES FIGURES	199
TABLE DES TABLEAUX	201
TABLE DES MATIERES	202

Introduction générale

I. La problématique des Espèces Exotiques Envahissantes

1. Définition et enjeux

Selon l'IUCN (International Union for Conservation and Nature), les Espèces Exotiques Envahissantes (EEE) sont aujourd'hui reconnues comme la troisième cause responsable de l'érosion de la biodiversité mondiale, après la destruction ou la dégradation des écosystèmes et l'exploitation non durable de la biodiversité. La présence d'EEE affecte plus d'un quart des espèces menacées, et la moitié des extinctions d'espèces connues leur est imputable de manière directe ou en tant que co-facteurs (IUCN 2023). Une EEE est définie comme « *une espèce introduite par l'homme en dehors de son aire de répartition naturelle (volontairement ou fortuitement) et dont l'implantation et la propagation menacent les écosystèmes, les habitats ou les espèces indigènes avec des conséquences écologiques et/ou économiques et/ou sanitaires négatives* » (Genovesi & Shine, 2011). Ces conséquences peuvent prendre plusieurs formes : modification des habitats, prédation et concurrence vis-à-vis des espèces autochtones, transmission de pathologies ou encore modification génétique par hybridation avec les espèces locales. Face à cette menace, le Conseil Européen a placé le problème des EEE comme un « défi majeur du prochain millénaire en matière de conservation en Europe ». Dans sa **Stratégie européenne relative aux espèces exotiques envahissantes**, il souligne l'importance de disposer de connaissances scientifiques portant notamment sur l'écologie des EEE et sur l'évaluation des retombées négatives de ces dernières sur la diversité biologique indigène (Genovesi & Shine, 2011).

2. Les EEE : Un danger potentiel pour la biodiversité locale

Les EEE animales sont généralement caractérisées par une grande capacité de dispersion, un taux de reproduction important, et un mode de vie généraliste qui leur permet d'exploiter une grande variété d'habitats et d'aliments (Forsyth et al., 2004 ; Simberloff, 2010). De fait, l'arrivée d'une nouvelle espèce animale dans un écosystème peut bouleverser l'équilibre établi au sein de celui-ci et avoir un impact sur la faune sauvage et la flore locale (Clout & Russell, 2007 ; Nentwig et al., 2010 ; Kumschick et al., 2013).

D'une part, l'espèce introduite va utiliser les ressources disponibles dans son nouveau milieu pour pouvoir survivre. Cette accapuration de ressources engendre de fait une réduction de la quantité de ressources disponibles pour les autres espèces animales occupant le site. L'espèce introduite entre alors en compétition avec les espèces locales utilisant les mêmes ressources.

Selon le type de ressources considérées, cette compétition peut être spatiale ou alimentaire. Dans le cas de la compétition spatiale, la ressource disputée correspond à des lieux ayant un intérêt particulier pour l'espèce. Les sites de bains de soleil, par exemple, permettent à la Cistude d'Europe (*Emys orbicularis galloitalica*) de réguler sa température corporelle, or, ces sites sont également plébiscités par la tortue de Floride invasive (*Trachemys scripta elegans*). Cette dernière espèce, dominant largement l'utilisation de ces sites, pousse la Cistude d'Europe à utiliser des sites moins bien exposés (Joly, 2003). Cette compétition spatiale peut également s'exercer pour les gîtes, essentiels à l'animal pour pouvoir se reposer, se cacher ou encore élever ses petits. Selon les espèces, les gîtes peuvent prendre différentes formes : nids, terriers, cavités d'arbres, tas de bois... Pour certaines d'entre elles, les gîtes doivent remplir des conditions spécifiques qui les rendent plus ou moins difficiles à trouver dans la nature. Dans le cas d'espèces dites « spécialistes », ne pouvant occuper qu'un nombre limité de gîtes, la réduction de leur disponibilité peut impacter la survie de l'espèce. Une étude réalisée en Belgique montre par exemple que la raréfaction des cavités d'arbre, utilisées par les sittelles torche-pot autochtones (*Sitta europea*) et par les perruches à collier invasives (*Psittacula krameri*), engendrait une diminution significative du nombre de couple de sittelles tandis que les perruches à collier pouvaient utiliser des cavités alternatives (Strubbe & Matthysen, 2009).

La compétition alimentaire se manifeste par une lutte entre espèces pour l'accès aux ressources alimentaires. Une EEE peut ainsi s'accaparer des ressources essentielles à la survie d'autres espèces. La raréfaction des ressources alimentaires peut particulièrement mettre en péril la survie des espèces spécialistes qui ne parviendraient pas à se satisfaire de nouvelles sources de nourriture. Par exemple, l'étude de Wauters et al. (2002), réalisée en Italie, a montré que l'Écureuil gris invasif (*Sciurus carolinensis*) pillait les cachettes de noisettes de l'Écureuil roux (*Sciurus vulgaris*) et ainsi entraînait une réduction de la masse corporelle de ce dernier dans les régions où coexistent les deux espèces.

D'autre part, les EEE peuvent également avoir un impact significatif en tant que prédatrices des espèces locales. Cette pression de prédation peut être particulièrement marquée lorsque l'EEE n'a pas elle-même de prédateur naturel dans son nouveau milieu (Doherty et al., 2016). Cette absence de régulateurs naturels accroît le risque que l'espèce exotique prolifère de manière incontrôlée, mettant ainsi en danger les espèces autochtones qui ne sont pas adaptées à cette nouvelle forme de prédation. En Australie par exemple, l'introduction intentionnelle il y a moins de 200 ans de deux espèces de prédateurs exotiques, le Chat (*Felis catus*) et le Renard roux (*Vulpes vulpes*) sont probablement à l'origine de l'extinction de plusieurs espèces (le

nombre précis est aujourd'hui indéterminé) de mammifères, d'oiseaux et de reptiles endémiques qui n'avaient jusque-là jamais été confrontés à des prédateurs de cette taille (Dickman, 1996 ; Woinarski et al., 2015 ; Doherty et al., 2016).

Enfin, l'espèce exotique est susceptible d'apporter de nouveaux pathogènes dans son nouvel environnement. La propagation de la peste bovine en Afrique en est un exemple. Introduite à la fin du XIX^{ème} siècle via l'importation de bovidés domestiques par l'armée italienne, le virus s'est rapidement répandu sur le continent, causant la mort de millions de bovins domestiques et sauvages ainsi que d'importantes pertes humaines et la modification durable des paysages africains (Morand et al., 2014). L'apparition d'une nouvelle espèce dans un environnement peut également faciliter la transmission de pathogènes déjà présents et conduire à l'augmentation de la prévalence des maladies associées dans l'écosystème (Keller et al., 2011). Par exemple, l'introduction pour sa fourrure du chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides*) en Russie européenne a créé un nouveau réservoir pour le virus de la rage, initialement associé au renard roux dans cette région (Morand et al., 2014).

3. Coûts économiques des EEE

Les EEE peuvent également engendrer d'importants coûts économiques. L'étude de Diagne et al. (2021) a en effet estimé que, à l'échelle mondiale, le coût annuel moyen engendré par les invasions biologiques atteignait au moins 162,7 milliards de dollars américains en 2017, dont 1,3 milliards de dollars américains exclusivement imputables aux animaux vertébrés. La plupart de ces coûts (environ 88 %) concernent les Mammifères.

En Europe, le coût total des EEE en Europe a été estimé à 116,61 milliards d'euros entre 1960 et 2020 (Haubrock et al., 2021). Ces coûts sont principalement liés aux pertes économiques et aux dommages matériels provoqués par les EEE. Le secteur le plus touché est l'agriculture, fortement impacté par la perte de rendement due aux ravages causés par des espèces invasives de champignons et d'insectes sur les cultures (Paini et al., 2016).

Face à ces enjeux, le Parlement Européen et le Conseil de l'Union Européenne, au travers du règlement (UE) N°1143/2014, ont enjoint les états membres à entreprendre des recherches scientifiques afin de « créer une base de connaissances utile pour répondre aux problèmes des espèces exotiques envahissantes » (article 22 du règlement). En 2016, le règlement d'exécution (UE) N°1141/2016 de la Commission Européenne adopte une liste de 37 espèces exotiques envahissantes préoccupantes pour l'Union Européenne. Parmi elles, le Raton laveur.

II. Le consortium Raton laveur

Pour répondre à ce besoin de connaissances, le “consortium Raton laveur” a été créé en 2019, réunissant plusieurs collaborateurs scientifiques et techniques français menant des recherches sur l’espèce (**Figure 1**) afin de mutualiser la collecte d’échantillons et les savoir-faire. La thématique de l’éco-éthologie du Raton laveur en France, dans laquelle s’inscrivent les travaux de cette thèse, fait ainsi l’objet d’une convention Cifre établie entre le Groupe de Recherche et d’Etude pour la Gestion de l’Environnement (GREGE) et l’Université de Reims Champagne-Ardenne (URCA) représentée par les laboratoires du Groupe d’Etude des Géomatériaux et des Environnements Naturels, Anthropiques et Archéologiques (GEGENA) et le Centre de Recherche et de Formation en Eco-éthologie (CERFE).

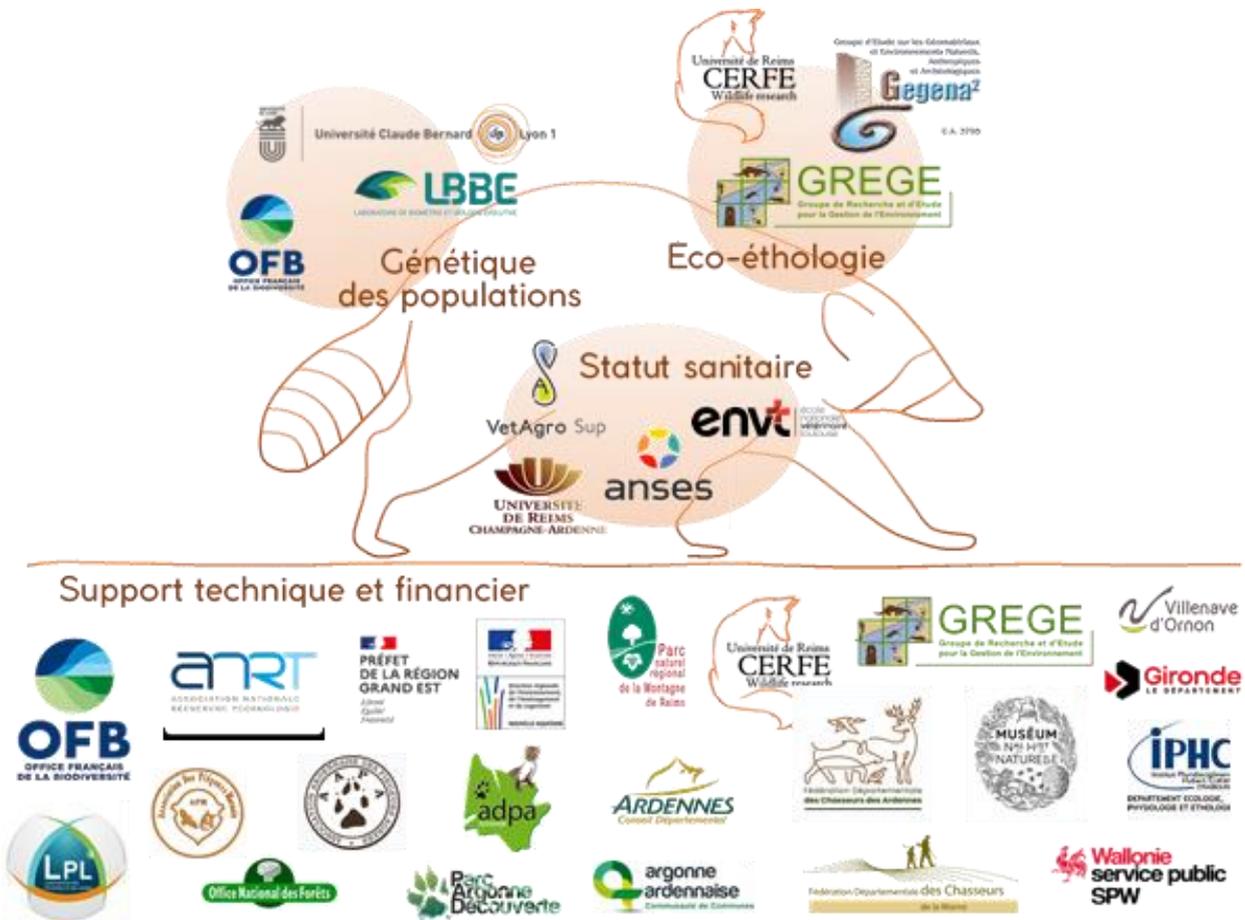


Figure 1. Structures impliquées dans le consortium Raton laveur

III. Le Raton laveur

1. Description

Le Raton laveur (*Procyon lotor*, Linnaeus 1758), Mammifère originaire d'Amérique du Nord, a été introduit en Europe durant le dernier siècle (Léger, 2003). Dans son aire d'origine, sa distribution s'étend du Sud du Canada au Nord de l'Argentine. Il est reconnaissable à son masque noir autour des yeux et à sa queue alternant des anneaux clairs et des anneaux foncés. La robe est généralement grisâtre, tirant parfois sur le brun ou le roux (Figure 2).



Figure 2. Raton laveur (*Procyon lotor*)

La longueur du Raton laveur varie de 60 à 100 cm, queue comprise. La masse corporelle des adultes est généralement comprise entre 3,6 et 9 kg. Des mâles pesant plus de 10 kg sont toutefois régulièrement observés, avec un record de 28,4 kg pour un individu tué dans le Wisconsin (États-Unis) en 1950 (Scott, 1951). En Amérique du Nord, la taille des individus varie selon leur aire de répartition, avec des individus généralement plus grands et plus lourds dans les régions de hautes latitudes (Oregon, Washington, Idaho) que celles de basses latitudes (Floride, Mexique) (Ritke & Kennedy, 1988). En général, les mâles sont environ 25% plus imposants que les femelles (Zaveloff, 2002).

Le Raton laveur est célèbre pour son habilité à saisir et à manipuler des objets. Cette particularité lui a par ailleurs valu son nom de « laveur » après que l'animal ait été observé à de très nombreuses reprises en train de manipuler consciencieusement ses proies dans l'eau (Zaveloff, 2002). Ces aptitudes manuelles lui sont conférées par des capacités tactiles particulièrement développées (Walker, 1995). Grâce à cette dextérité et à la présence de griffes, le Raton laveur est capable d'escalader presque tous les types de surfaces comme les arbres, les escarpements rocheux, les murs ou les grillages. Il peut également ouvrir une grande variété de systèmes de fermetures (Zaveloff, 2002), ce qui lui permet d'accéder à de nombreuses sources de nourritures d'origine anthropique comme les poubelles, les boîtes à couvercle ou encore les agrainoirs à oiseaux (Prange & Gehrt, 2004 ; Bozek et al., 2007).

L'espèce a des mœurs majoritairement nocturnes, il n'est cependant pas rare que celui-ci se déplace également en journée pour boire ou s'alimenter (Leismester et al., 2015). Le Raton laveur peut entrer en période de dormance dans les régions nordiques de son aire de répartition où les hivers sont plus rigoureux, limitant ses déplacements pour économiser de l'énergie. Avant cette période d'activité ralentie, il augmente sa consommation de nourriture pour accumuler des réserves de graisse (Pitt et al., 2011).

Dans leur aire d'origine, la période d'accouplement des ratons laveurs se situe entre janvier et mars, les populations les plus au Nord ayant tendance à se reproduire plus tôt dans l'année (Zaveloff, 2002). Les femelles sont matures sexuellement à un an et ne font qu'une seule portée par an (Bissonnette & Csech, 1938). La période de mise bas s'étend de Mars à Juin après 62 à 65 jours de gestation (Stuewer, 1943). Les portées comptent entre un et sept ratonneaux, avec une moyenne de trois petits. La femelle élève seule les petits qui commencent à devenir autonomes dès leur premier hiver (Bissonnette & Csech, 1938).

Le comportement social des ratons laveurs peut varier considérablement. Les individus peuvent être solitaires et avoir un domaine vital exclusif ou former des groupes sociaux de plusieurs dizaines d'individus avec des domaines vitaux fortement associés (Zaveloff, 2002).

En Amérique du Nord, les lynx (*Lynx rufus*), les coyotes (*Canis latrans*), les pumas (*Puma concolor*) et les hiboux grand-duc d'Amérique (*Bubo virginianus*) peuvent occasionnellement consommer des ratons laveurs (respectivement Maehr & Brady, 1986 ; Cepek, 2004 ; Kertson et al., 2011 ; Bosakowski & Smith, 1992). De manière plus anecdotique, le Loup (*Canis lupus*) et l'Ours noir (*Ursus americanus floridanus*) peuvent également exercer une pression de prédation mineure (respectivement Chavez & Gese, 2005 ; Roof, 1997). L'Humain est le principal prédateur du Raton laveur. En Amérique du Nord, il était autrefois chassé pour sa fourrure et pour sa viande (Otfinoski, 2011). Aujourd'hui, il est surtout éliminé pour les dégâts qu'il est susceptible d'occasionner dans les cultures ou les habitations (Zaveloff, 2002).

2. Éco-éthologie dans son aire d'origine

Dans son aire d'origine, le régime alimentaire du Raton laveur est qualifié d'« omnivore opportuniste ». L'espèce est en effet capable de consommer une large gamme d'aliments d'origine animale, comme les insectes, écrevisses, micromammifères, amphibiens, oiseaux et poissons, ou végétale comme les fruits, graines et noix (revues bibliographiques de [Zaveloff, 2002](#) et [Whiteside, 2009](#)). Il peut également se nourrir de charognes ou d'aliments d'origine anthropique comme les restes de repas ou les aliments destinés aux animaux domestiques ([Prange & Gehrt, 2004](#) ; [Whiteside, 2009](#) ; [Boncompagni et al., 2021](#)). Le caractère opportuniste s'exprime par le fait que les individus vont en première instance se tourner vers les aliments disponibles et facilement accessibles ([Zaveloff, 2002](#)). Par ailleurs, les ratons laveurs sont capables d'apprendre et de transmettre des comportements leur permettant d'exploiter une nouvelle ressource alimentaire ([Lotze & Anderson, 1979](#) ; [Semel & Nicolaus, 1992](#)). La composition du régime alimentaire, en lien avec la disponibilité des aliments, peut varier considérablement en fonction des saisons et/ou des habitats dans lesquels évoluent les populations ([Parsons et al., 2013](#) ; [Rulison et al., 2012](#) ; [Demeny et al., 2019](#)).

Le domaine vital, c'est-à-dire la zone traversée par l'individu au cours de ses activités normales de recherche de nourriture, de partenaire, et de soins aux jeunes ([Burt, 1943](#)), peut être de taille très variable chez les ratons laveurs. Les données connues font état de domaines vitaux allant de cinq à plusieurs milliers d'hectares selon la population étudiée ([Zaveloff, 2002](#)). De manière générale, les mâles ont un domaine vital plus grand que celui des femelles ([Gehrt & Fritzell, 1997](#)). Le type de milieu, en lien avec la disponibilité des ressources (nourriture et gîtes), et la densité de population, peuvent également influencer l'étendue du domaine vital des ratons laveurs ([Prange & Gehrt, 2004](#) ; [Beasley, 2005](#)).

De la même manière, la grande adaptabilité du raton laveur lui permet d'exploiter une large gamme d'habitats différents dans son aire d'origine. Cependant, la proximité de l'eau et la présence d'une couverture forestière semblent particulièrement attrayantes pour l'espèce, qui est principalement observée dans les marécages, les forêts mixtes, les forêts de feuillus, les marais d'eau douces ou d'eaux saumâtres, et les mangroves ([Zaveloff, 2002](#)).

Le Raton laveur peut utiliser de nombreuses typologies de gîtes. Les plus souvent mentionnées dans la littérature sont les cavités d'arbres, particulièrement en hiver et en période de mise bas (Smith & Endres, 2012 ; Owen et al., 2015). Toutefois, les terriers, cavités rocheuses, tas de bois, cavernes et fourches d'arbres peuvent également être exploités, de même que les granges, les greniers ou les habitations abandonnées (Tibbs et al., 2008). Les ratons laveurs ne sont pas particulièrement fidèles à leurs gîtes qui peuvent d'une journée à l'autre en dehors de la période de mise bas et d'élevage des petits (Owen et al., 2015).

Qualifiés de « synanthropes », c'est-à-dire proches de l'Homme, les ratons laveurs sont également connus pour fréquenter les milieux urbains au sein desquels ils peuvent atteindre des densités importantes (Prange et al., 2003 ; Ordeñana et al., 2010). En outre, l'étude de Cunze et al. (2023) suggère que le milieu urbain est susceptible d'être un facteur moteur dans la distribution de l'espèce. Par ailleurs, la prolifération de ratons laveurs autour des habitations constitue un important risque sanitaire (Bradley & Altizer, 2007).

3. Maladies

Le Raton laveur peut être porteur d'un très grand nombre de pathogènes. La thèse vétérinaire de Nathan Thénon (2022), inscrite dans les travaux du consortium et dressant le bilan des principaux pathogènes portés par l'espèce à l'échelle mondiale, fait état de 12 maladies virales, 16 maladies bactériennes et 23 maladies parasitaires susceptibles d'être portées par le Raton laveur. Parmi elles, des pathologies transmissibles aux animaux domestiques comme la tuberculose bovine, la grippe aviaire, la rage, la parvovirose ou la maladie de Carré, mais également à l'Humain comme la leptospirose, la maladie de Lyme, la toxoplasmose ou la gale (Beltrán-Beck et al., 2011).

L'espèce est également connue pour être l'hôte définitif d'un parasite propre à son espèce : le ver rond *Baylisascaris procyonis*. Ce nématode est responsable d'une maladie rare mais très dangereuse, proche de la toxocarose, et transmissible à plus de 90 espèces animales dont beaucoup d'espèces domestiques et l'Humain (Sorvillo, 2002). Chez l'hôte intermédiaire, les larves de *B. procyonis* peuvent migrer et s'enkyster dans les viscères, les yeux ou le cerveau et ainsi causer de lourdes séquelles neurologiques voire la mort de l'individu infecté. Comme pour les autres nématodes, l'infection se fait par l'ingestion accidentelle d'œufs contenus dans les fèces de ratons laveurs (**Figure 3**).



Baylisascaris procyonis

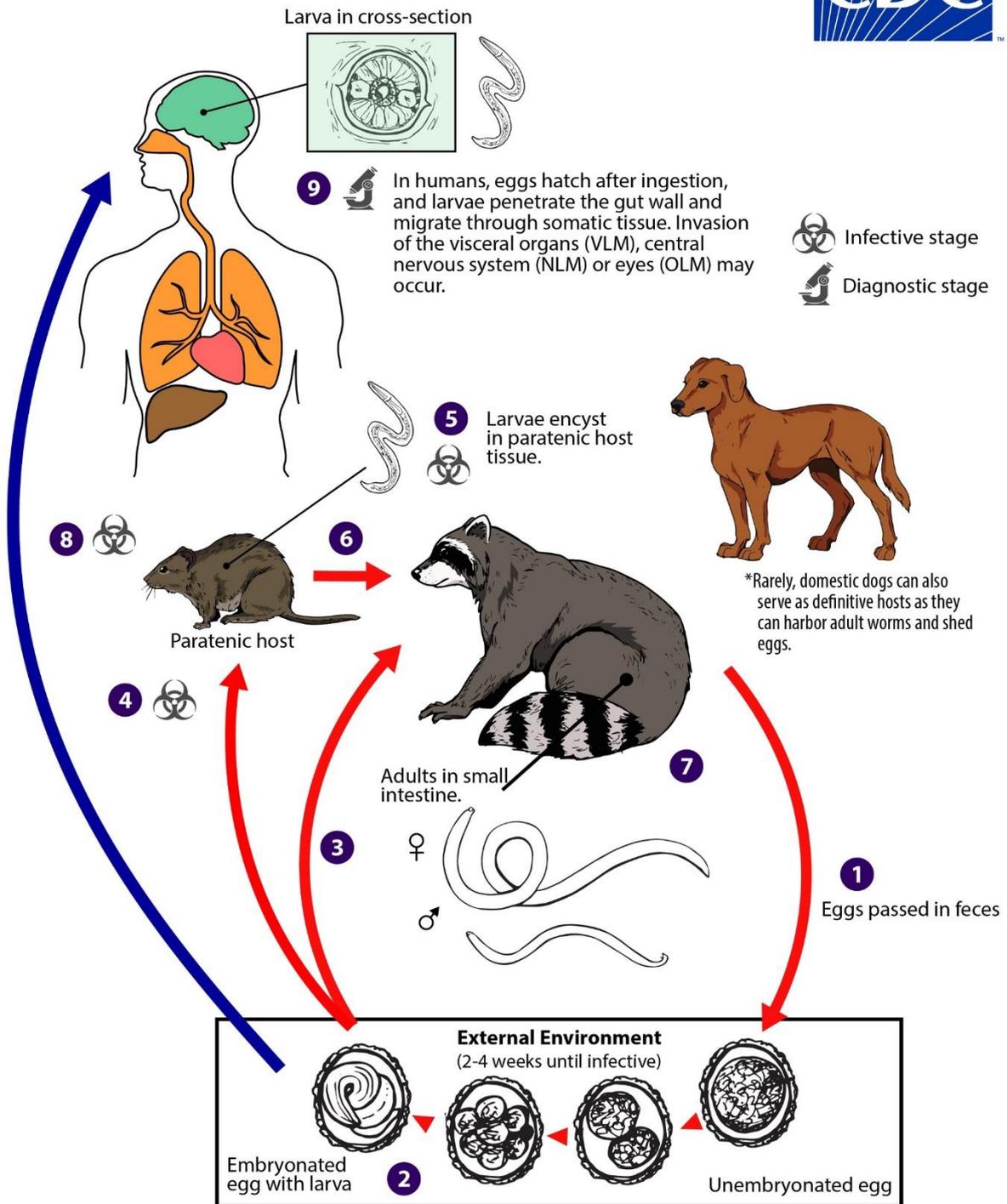


Figure 3. Cycle parasitaire du nématode *Baylisascaris procyonis*

4. Expansion géographique

4.1. Aires d'introduction

Au cours du XX^{ème} siècle, le Raton laveur a été introduit dans plusieurs pays d'Europe, au Japon et en ex-URSS (région du Caucase).

La première population européenne s'est établie en Allemagne, à la fin des années 1920, après que plusieurs individus aient été délibérément libérés dans la nature. Ils ont plus tard été rejoints par des individus échappés d'élevages pelletiers durant la seconde guerre mondiale. Plusieurs petites populations viables sont nées de ces multiples introductions et ont continué à s'étendre, grossies par de nouvelles introductions similaires (Salgado, 2018).

Durant les décennies qui ont suivi les premières introductions allemandes, des populations de rats laveurs sont apparues sans que l'origine en soit exclusivement attribuable à l'expansion des populations marronnes allemandes ou à une nouvelle introduction. Les premières observations de rats laveurs dans la nature sont d'abord constatées dans les pays voisins de l'Allemagne en Pologne (1945), en Tchéquie (1952), aux Pays-Bas (1960), en France (1966), en Autriche (1974), en Suisse (1975), au Luxembourg (1979), en Hongrie (1982), en Belgique (1986), en Slovénie (1990) et en Slovaquie (1993). Elles s'étendent ensuite vers le nord au Royaume-Uni (1980), en Irlande (2011), en Suède (2010), en Lituanie et en Norvège (2011), et vers le Sud et le Sud-Est en Espagne (2001), en Italie (2004) et en Grèce (2014) (Léger, 2003 ; Bartoszewicz et al., 2008 ; Bartoszewicz, 2011 ; Beltrán-Beck et al., 2011 ; García et al., 2012 ; Salgado, 2018 ; Stope, 2023).

Les populations du Caucase ont pour origine une opération des autorités soviétiques menée entre les années 1930 et 1950 destinée à "améliorer l'écosystème" et à des fins économiques, notamment pour la chasse et le commerce de la fourrure (Czesnokov, 1989 in Bartoszewicz, 2011). Des dizaines de rats laveurs, provenant de zoos soviétiques et d'élevages ou de captures d'individus sauvages en Europe de l'Ouest, ont ainsi été relâchés dans la nature. Cette opération a débuté en Asie centrale, notamment au Kirghizistan, dès 1936. Elle s'est ensuite étendue à d'autres territoires notamment la Russie orientale en 1937, l'Azerbaïdjan en 1941, le sud de la Russie en 1950, et l'Ouzbékistan en 1953 (Bartoszewicz, 2011 ; Kalandarishvili & Heltai, 2019 ; Stope, 2023).

Au Japon, l'espèce a été introduite en tant qu'animal de compagnie après le succès du film *Un raton nommé Rascal* produit par Walt Disney®. Du fait de cette popularité, des ratons laveurs ont été massivement importés des États-Unis et du Canada et tout aussi massivement abandonnés par les propriétaires dans l'incapacité de s'en occuper (Ikeda, 2004).

4.2. Populations françaises

En France métropolitaine, la première observation d'un raton laveur en milieu naturel date de 1934. Cet individu, échappé de l'élevage de la renardière à Thannenkirch (Haut-Rhin) resta sans descendance. Un premier noyau de population est ensuite détecté dans les années 1960 en Picardie (**Figure 4**). Il est issu d'individus amenés comme animaux de compagnie par les soldats de l'Organisation du Traité de l'Atlantique Nord (OTAN), stationnés à la base militaire de Laon-Couvron dans l'Aisne. Échappés ou relâchés après le départ des troupes en 1966, les individus se sont établis et ont rapidement colonisé les départements voisins de la Marne, l'Oise, les Ardennes puis la Meuse (Léger, 2003). Depuis les années 2000, cette population s'est jointe à celles résultant de la colonisation des populations belges, luxembourgeoises et allemandes pour former la plus grande population de ratons laveurs en France, couvrant tout le quart nord-est du pays (Léger, 2003 ; Léger & Ruetter, 2014 ; Larroque et al., 2023).

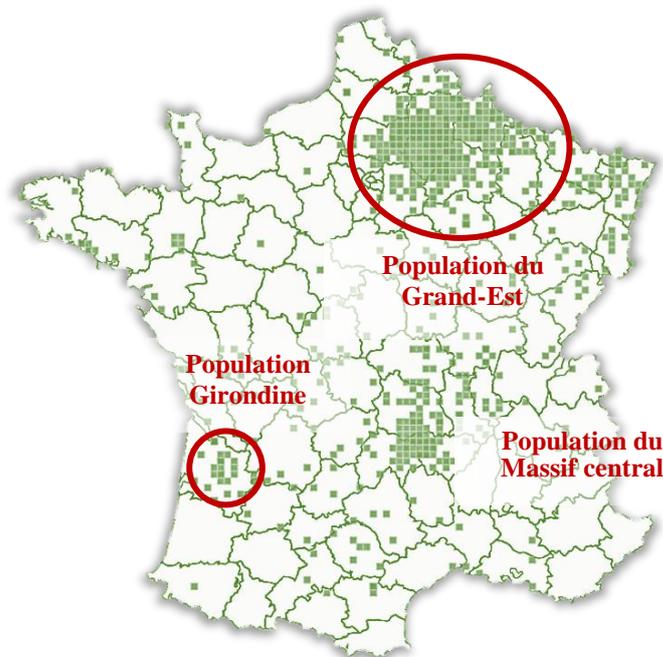


Figure 4. Répartition du Raton laveur en France.
Une cellule = Au moins une observation de raton laveur.
Cercle rouge = Noyau de population
Données de l'Office Français de la Biodiversité, (1991-2019)

Une deuxième population est apparue en Auvergne à la fin des années 1970 (**Figure 4**), probablement après que des individus se soient échappés de parcs zoologiques ou aient été relâchés dans la nature par des particuliers. Des observations ponctuelles ont été enregistrées initialement dans l'Allier et le Puy-de-Dôme, puis se sont étendues à la Haute-Loire. Les années 2000 ont marqué une augmentation significative des observations, en particulier dans le sud-ouest du Puy-de-Dôme et le nord-ouest de la Haute-Loire, le long de la rivière de l'Allier. Aujourd'hui, le noyau de population continue de s'étendre sur les départements limitrophes (Léger & Ruette, 2014).

La troisième population est localisée dans le département de la Gironde et se concentre principalement dans la région sud-est de la métropole de Bordeaux sur les communes de Villenave d'Ornon, Cadaujac et Saint-Médard d'Eyrans (**Figure 4**). Un premier individu a été signalé en 2007 par la Fédération Départementale des Chasseurs de Gironde (FDC33), dès lors les observations se sont multipliées. Entre 2019 et 2022, c'est plus de 250 ratons laveurs qui ont été piégés pour ces trois seules communes (GREGE, 2023). D'autres observations disséminées sur l'ensemble du département suggèrent la probabilité d'autres introductions résultant probablement d'autres évasions de captivité ou d'abandons par des particuliers et de la dispersion d'individus depuis le l'épicentre (Léger & Ruette, 2014).

La récente étude de Larroque et al. 2023 a montré que ces trois noyaux de populations de ratons laveurs était le résultat d'introductions distinctes.

5. Image auprès du public

Le Raton laveur présente des traits physiques qui suscitent naturellement l'empathie des humains. Ces traits correspondent à un schéma particulier, le *Kindchenschema*, ("schéma de bébé") qui se traduit par de grands yeux, un visage rond, des proportions corporelles spécifiques et des traits faciaux doux. Le psychologue Konrad Lorenz a suggéré que ces caractéristiques infantiles évoquent une réponse émotionnelle positive chez les adultes, les incitant à prendre soin des jeunes (cité dans Nittono & Ihara, 2017). Grâce à son masque noir autour des yeux qui les font paraître plus grands, ses proportions proches de celles d'un nourrisson, et son pelage lisse, le Raton laveur fait partie des animaux qui susceptibles d'être intuitivement perçus comme mignons par les êtres humains (Borgi et al., 2014 ; Nittono & Ihara, 2017).

L'anthropomorphisme participe également à rendre le Raton laveur sympathique aux yeux du grand public. En effet, l'aptitude du Raton laveur à pouvoir se déplacer debout et ses pouces opposables permettant la manipulation d'outils font partie des caractéristiques considérées comme propres à l'être humain. Or, les humains sont naturellement attirés par ce qui leur ressemble et ces similitudes sont connues pour renforcer l'empathie entre les humains et les animaux (Chan, 2012).

Le Raton laveur a acquis une certaine notoriété dans la culture populaire, se retrouvant fréquemment sous les traits de personnages espiègles et attachants dans des films et des dessins animés. Parmi les plus connus, *Rascal*, du film éponyme à l'origine de la naturalisation du Raton laveur au Japon (Ikeda, 2004), *Meeko* du film *Pocahontas* également produit par Disney®, *Capucin* dans la série télévisée d'animation *Candy* ou encore *Rocket Raccoon* de l'univers Marvel® (Figure 5).



Figure 5. Le Raton laveur dans la culture populaire. En haut à gauche : affiche du film *Un raton nommé Rascal*, en haut à droite : *Capucin* dans la série télévisée d'animation *Candy*, en bas à gauche : *Meeko* dans le film *Pocahontas* (Disney®), en bas à droite *Rocket Raccoon* dans le film *Les Gardiens de la Galaxie* (Marvel®)



Figure 6. Extrait d'une vidéo diffusée sur TikTok® faisant la promotion de l'adoption de rats laveurs. <https://www.youtube.com/shorts/K9ap40A0wVM>

De nombreuses vidéos virales de rats laveurs circulent également sur Internet et sur les réseaux sociaux. Ces vidéos, principalement tournées en Amérique du Nord, mettent en scène des rats laveurs le plus souvent apprivoisés dans des situations humoristiques. Ces images éveillent davantage encore l'intérêt du public pour l'espèce et suscitent chez beaucoup l'envie d'avoir un raton laveur comme animal de compagnie.

En France, bien que le statut réglementaire de l'espèce et les interdictions associées soient connus par une grande partie de la population, il n'est pas rare que des personnes cherchent activement à adopter un raton laveur ou manifestent le désir d'entreprendre des démarches en ce sens. Certains contenus encouragent même cette pratique tout en mentionnant vaguement son illégalité (**Figure 6**).

Ainsi, la représentation positive de l'animal dans les médias et sur les réseaux sociaux peut conduire à une multiplication des détentions illégales de rats laveurs. À terme, cela peut aboutir à des abandons de l'animal dans des régions où l'espèce est actuellement absente et par conséquent favoriser sa prolifération.

IV. Une menace pour la biodiversité française ?

1. Espèces autochtones sensibles susceptibles d'être menacées par la présence du Raton laveur

En raison du mode de vie généraliste et opportuniste de l'espèce, des pathogènes qu'elle est susceptible de porter, ainsi que de son absence probable de prédateurs naturels, la prolifération du Raton laveur peut représenter une menace importante pour la faune sauvage autochtone, particulièrement pour les espèces animales dont la survie sur le territoire est menacée (inscrites sur la liste rouge des espèces menacées en France). Il peut tout d'abord exercer une pression de prédation sur des « proies de substitution », proches morphologiquement et écologiquement de celles qu'il consomme dans son aire d'origine (Rulison et al., 2012). Il peut également entrer en compétition spatiale avec des mammifères sympatriques aux mœurs proches, utilisant les mêmes gîtes ou les mêmes lieux de nourrissage.

Cette menace s'impose notamment pour le Vison d'Europe (*Mustela lutreola*) (**Figure 7**), un petit mustélide aujourd'hui en danger critique d'extinction, y compris à l'échelle mondiale (UICN France et al., 2017). En effet, le dernier noyau occidental de population connu de cette espèce se situe dans le Sud-Ouest de la France, région qui abrite également la plus jeune population française de rats laveurs, et le Nord de l'Espagne. Strictement inféodé aux milieux aquatiques, le Vison d'Europe gîte le plus souvent au sol et à proximité des cours d'eau (Fournier et al., 2007). Il peut ainsi être très vulnérable à la prédation par le Raton laveur qui est connu pour affectionner ce type de milieu et consommer des mammifères de taille comparable comme des lapins, des taupes, des belettes ou des visons d'Amérique (Zaveloff, 2002 ; Cichocki, 2021).



Figure 7. Vison d'Europe (*Mustela lutreola*)

D'autres espèces de mammifères menacés pourraient également subir la prédation du Raton laveur. L'étude de Cichocki et al. (2021) rapporte notamment que 96% des fèces de rats laveurs collectés à proximité d'un réseau de cavernes dans la réserve nationale de Nietoperek (Pologne) contenaient des restes de plusieurs espèces de chauve-souris.

Les oiseaux, et particulièrement les oiseaux d'eau, sont régulièrement mentionnés dans la composition du régime alimentaire du Raton laveur (voir pour exemples Ikeda et al., (2004) au Japon, Bartoszewicz et al. (2008) en Pologne et García et al. (2012) en Espagne). Certaines espèces locales pourraient ainsi être menacées par la présence du Raton laveur. Par exemple, la Bécassine des marais (*Gallinago gallinago*), en danger critique d'extinction en France, niche à même le sol dans des zones humides comme les marais d'eau douces ou les bords d'étang (UICN France et al., 2016). Ces habitats sont réputés pour être particulièrement appréciés par le Raton laveur qui n'aurait aucune difficulté à consommer les œufs ou les petits.

Il est également important de tenir compte des éventuelles répercussions que la présence du Raton laveur pourrait avoir sur certaines espèces de tortue telles que la Cistude d'Europe (*Emys orbicularis*), localement menacée. En effet, aux États-Unis, le Raton laveur est connu pour être le prédateur principal d'espèces de tortues marines dont il menace directement la survie (Munscher et al., 2012 ; Urbanek et al., 2016).

Plusieurs espèces d'Amphibiens vulnérables sont également susceptibles d'être menacées localement par le Raton laveur (UICN France et al., 2015). La consommation occasionnelle d'amphibiens par l'espèce est en effet connue (Zaveloff, 2002 ; Matsuo & Ochiai, 2009) et peut s'avérer particulièrement préoccupante pour des espèces dont les populations sont déjà fragilisées par d'autres facteurs. C'est par exemple le cas du Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*), petit crapaud dont les populations sont en déclin depuis plusieurs années en raison de la perte d'habitats favorables et/ou du réchauffement climatique (Cayuela et al., 2021). Dans plusieurs régions où le Raton laveur est présent, notamment l'Aquitaine, la Picardie ou le Grand-Est, l'espèce est en danger d'extinction ou quasi menacée. Si celle-ci est généralement protégée de la prédation grâce à sa toxicité, Whiteside (2009) suggère que le comportement de manipulation du Raton laveur lui permettrait de se nourrir d'amphibiens toxiques en stimulant les sécrétions nocives de ces derniers, les rendant ainsi consommables. Si la consommation anecdotique de sonneurs à ventre jaune par le Raton laveur peut sembler négligeable, la multiplication de ces nouveaux prédateurs pourrait en revanche ainsi avoir un impact sévère sur la survie des populations.

Les poissons d'eau douce peuvent entrer également dans la composition du régime alimentaire du Raton laveur (pour exemples Tyler et al., 2000 ; Bartoszewicz, 2008), or, en France, un tiers des espèces de poissons d'eau douce est menacé (UICN Comité français et al., 2019). Parmi les quatre espèces en danger critique d'extinction en France, trois sont présentes dans la Garonne : l'Anguille d'Europe (*Anguilla anguilla*), l'Esturgeon européen (*Acipenser sturio*) et la Grande alose (*Alosa alosa*). Or, le fleuve borde les trois communes constituant l'épicentre de la population girondine de ratons laveurs.

Les Crustacés, particulièrement les écrevisses, ont la réputation d'être des aliments de prédilection du Raton laveur (Zaveloff, 2002 ; Whiteside, 2009 ; Boncompagni et al., 2021). En France, l'Écrevisse à pattes rouges (*Astacus astacus*), en danger d'extinction, et l'Écrevisse à pattes blanches (*Austropotamobius pallipes*), vulnérable, sont présentes au sein de régions abritant également des populations de Raton laveur et sont ainsi susceptibles d'être impactées par la présence et l'expansion de l'espèce (UICN France & MNHN, 2014). À noter toutefois

que le territoire abrite également plusieurs espèces d'écrevisses invasives notamment l'Écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*), l'Écrevisse de Californie (*Pacifastacus leniusculus*) ou encore l'Écrevisse américaine (*Orconectes limosus*) (Règlement d'exécution (UE) N°1141/2016).

Les Mollusques, Insectes et Araignées sont aussi fréquemment mentionnés dans les études s'intéressant à la composition du régime alimentaire du Raton laveur (pour exemples : Azevedo et al., 2006 aux États-Unis; Osaki et al., 2019 au Japon). Là aussi, une consommation importante de spécimens par le Raton laveur pourrait nuire aux dizaines d'espèces en danger d'extinction qui côtoient la présence du prédateur (UICN France et al., 2014 ; UICN Comité français et al., 2021 ; UICN Comité français et al., 2023).

En termes de compétition spatiale, le goût prononcé du Raton laveur pour les cavités d'arbres est susceptible de nuire à la Martre des Pins (*Martes martes*), mustélidé autochtone inféodé au milieu forestier. En effet, l'étude de Birks et al. (2005) montre que les cavités d'arbres constituent une ressource importante pour la présence de la Martre des Pins dans les forêts et pour la survie de ses petits.

2. Statut du Raton laveur en France

En 2018, conscient de ces risques, le Ministère de la Transition Écologique et Solidaire a classé le Raton laveur « espèce exotique envahissante », interdisant sa détention, son transport et son introduction dans le milieu naturel sur le territoire métropolitain (Arrêté du 14 février 2018 relatif à la prévention de l'introduction et de la propagation des espèces animales exotiques envahissantes sur le territoire métropolitain). Par ailleurs, l'espèce peut être piégée toute l'année et en tout lieu, et être détruite à tir sur autorisation préfectorale individuelle hors période de chasse (Arrêté du 2 septembre 2016 relatif au contrôle par la chasse des populations de certaines espèces non indigènes et fixant, en application de l'article R. 427-6 du code de l'environnement, la liste, les périodes et les modalités de destruction des espèces).

Malgré l'incitation du Parlement Européen à entreprendre des recherches sur les EEE (règlement 1143/2014) et la menace que représente l'expansion des populations de rats laveurs, seules deux études ont été menées sur le Raton laveur en France avant 2019 : la thèse de Valentin Macherez (2012) qui s'est consacrée à l'étude des parasites du Raton laveur chez douze individus prélevés dans la population du Grand-Est, et l'étude préliminaire du régime alimentaire du Raton laveur en Auvergne, menée par le Groupe Mammalogique d'Auvergne (2017), sur le tractus digestif de 18 individus. Ainsi, aucune étude scientifique n'a été réalisée

pour mesurer l'impact éventuel du Raton laveur sur la biodiversité en France. Or, il est crucial de pouvoir évaluer rapidement les risques associés à l'expansion des populations de rats laveurs sauvages pour pouvoir mettre en place des mesures de gestion appropriées. Cette évaluation est d'autant plus urgente que le manque de compréhension de l'impact réel des rats laveurs sur les écosystèmes français entrave la limitation de leur expansion. En effet, la méconnaissance du grand public contribue involontairement à la propagation de l'espèce sur le territoire, notamment par l'adoption et le transport clandestin d'individus trouvés dans la nature.

L'évaluation de ces risques implique de disposer d'une base de connaissances solide quant à l'éco-éthologie de l'espèce dans son nouvel environnement afin de mieux comprendre l'action qu'elle exerce ci sur celui-ci et le déplacement d'équilibre écologique qui en découle. Cependant, la grande adaptabilité et les mœurs opportunistes du Raton laveur rendent difficiles toutes prédictions de son mode de vie au sein des différentes populations françaises. En effet, ces dernières évoluant dans des écosystèmes différents avec une grande diversité d'habitats et d'espèces animales et végétales, il est particulièrement complexe d'anticiper l'impact local du Raton laveur sans réaliser au préalable des études spécifiques à chaque situation.

V. Objectifs de la thèse

L'objectif principal de cette thèse est ainsi d'obtenir les données pionnières sur l'éco-éthologie du Raton laveur en France pour permettre, à terme, d'évaluer les potentiels impacts de la présence de l'espèce sur la biodiversité autochtone et d'orienter la mise en place des mesures de gestion et/ou de conservation. Pour ce faire, deux populations françaises évoluant dans un contexte environnemental et avec un historique d'introduction différents ont été étudiées : la population doyenne du Grand-Est et la population récemment établie de Gironde. Ce travail s'articule autour de deux axes majeurs, chacun faisant l'objet d'un chapitre.

Notre premier axe de travail avait pour objectif de définir la manière dont le Raton laveur utilise l'espace et sélectionne les habitats au sein des deux populations étudiées. Il s'agissait plus précisément, d'estimer la superficie des domaines vitaux des individus de chaque population, de déterminer la façon dont ils sélectionnent leur habitat dans leur nouvel environnement, et de mettre en lumière les éventuelles disparités pouvant exister au sein et entre les deux populations étudiées.

Pour ce faire, plusieurs rats laveurs sauvages ont été suivis à l'aide de colliers GPS. La première étape a consisté à mettre au point une nouvelle méthode permettant de conserver ou éliminer les localisations GPS téléchargées de façon optimale, en tenant compte à la fois des informations données par les colliers et du mode de déplacement des animaux. Ensuite, la superficie des domaines vitaux et des zones cœur individuelles ont été calculées à partir des données conservées. De plus, les préférences en matière d'habitat à différentes échelles spatiales ont été déterminées en comparant (1) les proportions des différents types d'habitats au sein du domaine vital individuel par rapport au site d'étude (sélection de deuxième ordre) et (2) les fréquences observées et attendues de la présence des individus dans les différents types d'habitat au sein du domaine vital individuel (sélection de troisième ordre). Enfin, les résultats obtenus ont été comparés entre les populations.

L'objectif de notre second axe de travail est de décrire la composition du régime alimentaire du Raton laveur dans nos sites d'étude. Plus précisément, il s'agit d'analyser les préférences alimentaires de rats laveurs sauvages au sein de chaque population, d'évaluer les variations saisonnières pouvant exister dans la composition de leur régime alimentaire, et d'identifier les potentielles espèces sensibles susceptibles d'être consommées par le Raton laveur.

Pour mener à bien ce travail, des sessions de collecte de fèces ont été réalisées sur les sites abritant les populations étudiées. Les différents ADN contenus dans des échantillons de fèces ont ensuite été extraits en laboratoire puis identifiés par metabarcoding. La fréquence d'apparition des différentes espèces (ou groupes taxonomiques) de végétaux, d'invertébrés et de vertébrés, ont été calculées puis comparées entre chaque site et selon la période de l'année.

Volet 1

**Étude de l'écologie spatiale du Raton laveur par
le suivi GPS d'individus sauvages**

I. Introduction

Une gestion efficace des populations d'EEE requiert une compréhension approfondie de l'utilisation de l'espace et du paysage par ces espèces. Cette compréhension est essentielle pour évaluer leur capacité de colonisation, élaborer des stratégies de régulation optimales et prédire la dynamique de transmission des zoonoses. Pour ce faire, il est nécessaire de disposer de données empiriques pour comprendre comment la structure du paysage et la répartition spatiale des individus influencent les mécanismes de propagation des EEE (With, 2002).

L'étude des déplacements des animaux peut en effet apporter des informations sur les facteurs favorisant l'expansion des populations. Par exemple, le suivi télémétrique de 91 adultes de Crapaud masqué (*Duttaphrynus melanostictus*), invasifs à Madagascar, a permis d'identifier les périodes propices à la dispersion saisonnière des individus (Licata et al., 2023).

L'étude de la sélection de l'habitat peut notamment permettre d'identifier des habitats dans lesquels il faut agir en premier lieu. Par exemple, après avoir étudié la sélection de l'habitat de l'Opposum d'Australie (*Trichosurus vulpecula*), invasif en Nouvelle-Zélande, les auteurs proposent de concentrer les dispositifs de contrôle de la population dans des milieux riches en arbustes et en rochers (Rouco et al., 2017).

Dans le cas précis du Raton laveur, une étude réalisée en Italie par Mazzamuto et al. (2020) a montré que l'utilisation de pièges photographiques pour surveiller la progression géographique de l'espèce, et ajuster la campagne de régulation en conséquence, avait augmenté le succès de capture et réduit l'effort de piégeage. Les auteurs suggèrent que la modélisation de l'occupation de l'espace pour déterminer quelles caractéristiques d'habitat influencent la détectabilité de l'espèce permettrait d'obtenir des informations sur l'endroit où placer les pièges pour augmenter l'efficacité de la régulation.

Enfin, le suivi télémétrique de sangliers dans le sud-est de l'Australie a permis à l'équipe de Pech et McIlroy (1990) de créer un modèle de diffusion pour calculer la vitesse de propagation d'une épidémie de fièvre aphteuse.

Malgré sa présence sur le territoire depuis plus de 50 ans, et son expansion constante, l'écologie spatiale du Raton laveur n'a encore jamais été étudiée en France. Pourtant, l'acquisition de connaissances sur la manière dont il utilise l'espace fournirait des informations précieuses sur la qualité des environnements colonisés et la répartition des ressources d'intérêt pour le Raton laveur au sein de ces derniers. De même, l'étude de ses préférences en matière d'habitats permettrait de comprendre sa dynamique de colonisation et d'évaluer les risques de compétition spatiale avec les espèces autochtones.

L'acquisition de ces connaissances fondamentales nécessite de pouvoir s'appuyer sur des données empiriques, dont l'obtention requiert un travail de terrain substantiel et implique des considérations pratiques et éthiques de première importance.

L'objectif de cette étude était ainsi d'obtenir les premières données sur l'écologie spatiale de l'espèce en France au travers de l'étude de la manière dont il utilise l'espace et de ses préférences en matière d'habitat. Dans un premier temps, la superficie des domaines vitaux et des zones cœurs des individus a été estimée au sein des deux populations étudiées. Ensuite, la sélection ou l'évitement des habitats a été étudiée à différentes échelles en comparant (1) la proportion des différents habitats composant les domaines vitaux individuels à celle des habitats disponibles dans la zone d'étude et (2) les fréquences observées et attendues de localisation des individus dans les différents habitats de leur domaine vital.

Pour répondre à ces objectifs, nous nous sommes appuyés sur l'utilisation de colliers GPS qui permettent d'obtenir une importante quantité de données, donc de définir les domaines vitaux avec davantage de précision (Walter et al., 2015 ; Evans et al., 2016) et d'étudier la sélection de l'habitat à une échelle spatiotemporelle plus fine (Cagnacci et al., 2010) que les méthodes de radiotélémetrie, majoritairement employées jusqu'ici sur le Raton laveur (**voir Partie II.1 - Tableau 1**).

Toutefois, l'analyse d'un tel volume de données spatiales et la prise en compte des limites de précision propres aux systèmes GPS nécessitent un traitement statistique approprié, impliquant des méthodes d'analyses rigoureuses et automatisées. Les méthodes couramment employées pour le traitement des données GPS et le filtrage de l'erreur de localisation sont souvent très arbitraires (Fleming et al., 2021), ce qui peut conduire à la conservation de données erronées tout en éliminant des données valides et ainsi introduire des biais importants dans l'interprétation des résultats (Sager-Fradkin et al., 2007 ; Adams et al., 2013).

La première partie de ce volet dresse le bilan du suivi GPS de rats laveurs sauvages et des difficultés inhérentes à cette technique et propose une méthode inédite de filtrage des données GPS, utilisée dans l'article [Gautrelet et al. \(2024\)](#). Cet article constitue la seconde partie de ce volet et porte sur l'étude de l'utilisation de l'espace et de la sélection des habitats de 14 individus équipés de colliers GPS dans la Marne et la Gironde.

Dans cet article, la superficie des domaines vitaux a été estimée selon 3 méthodes : la méthode du MCP (Minimum Convex Polygon), la méthode du a-LoCoH (adaptive-Local Convex Hull) et le dBBMM (Brownian Bridge Motion Model). La sélection de l'habitat a été analysée à plusieurs échelles (deuxième et troisième ordre) à l'aide de l'indice d'électivité d'Ivlev et de modèles iSSA (integrated Step Selection Analysis). Les résultats de l'étude sur l'utilisation de l'espace et la sélection des habitats ont révélé l'existence d'importantes disparités à la fois entre les populations et entre les individus. L'estimation de la superficie des domaines vitaux a montré que les individus équipés en Montagne de Reims (Marne) avaient des domaines vitaux deux à trois fois plus étendus que ceux des individus suivis en Gironde (moyenne de 162.6 ± 118.2 ha pour les dBBMM en Montagne de Reims contre 58.2 ± 25.1 ha en Gironde). Les analyses de sélection de l'habitat indiquent que les milieux boisés étaient, comme attendus, privilégiés par les deux populations. En revanche, les individus suivis dans la Marne montraient une affinité pour les milieux anthropisés tandis que ceux de Gironde avaient tendance à les éviter et préféraient les milieux aquatiques. L'apport des résultats obtenus vis-à-vis des stratégies de gestion de l'espèce est traitée dans la partie **Discussion générale - Chapitre V.1 V.1 Stratégies de régulation** de ce manuscrit.

II. Considérations techniques et pratiques du suivi par colliers GPS de ratons laveurs sauvages

1. Contexte

Bien que l'écologie spatiale du Raton laveur ait souvent fait l'objet d'études, les retours d'expérience sur le suivi GPS de l'espèce dans la nature sont quasi-inexistants dans la littérature. En effet, depuis les vingt-cinq dernières années, presque toutes les études qui se sont intéressées aux déplacements du Raton laveur ont été réalisées par suivi VHF (Very High Frequency) et trois seulement par suivi GPS (**Tableau 1**).

Tableau 1. Récapitulatif des publications scientifiques impliquant le suivi des déplacements de ratons laveurs sauvages depuis l'année 2000. Recherche bibliographique réalisée sur Google Scholar ® avec les mots-clés "Raccoon", "Procyon lotor", "tracking" et "location".

N°	Auteurs	Année	Pays	Type de suivi
1	Hohmann et al.	2000	Allemagne*	VHF
2	Chamberlain & Leopold	2002	États-Unis	VHF
3	Kamler & Gipson	2003	États-Unis	VHF
4	Suzuki et al.	2003	Japon*	VHF
5	Michler & Hohmann	2004	Allemagne*	VHF
6	Prange et al.	2004	États-Unis	VHF
7	Beasley	2005	États-Unis	VHF
8	Frantz et al.	2005	Luxembourg*	VHF
9	Bozek et al.	2007	États-Unis	VHF
10	Arjo et al.	2008	États-Unis	VHF
11	Bartoszewicz et al.	2008	Pologne*	VHF
12	Berentsen et al.	2010	États-Unis	GPS
13	Beasley & Rhodes	2010	États-Unis	VHF
14	Wehtje & Gompper	2011	États-Unis	VHF
15	García et al.	2012	Espagne*	VHF
16	Fiderer et al.	2019	Allemagne*	GPS
17	Peterson et al.	2022	États-Unis	GPS

*Aire d'introduction

Si ces technologies permettent toutes deux d'obtenir la position géographique d'un animal plus ou moins précisément, leur mise en pratique impose des contraintes différentes tant dans leur déploiement que dans le traitement des données de localisation qui en découlent.

En effet, toute la difficulté du suivi GPS réside dans le fait de trouver un compromis entre le bien-être animal, le nombre et la qualité des données, la durée du suivi, l'effort nécessaire à la collecte des données et le coût du dispositif.

Dans le cas des mammifères, il est communément admis que le dispositif (collier GPS) ne doit pas dépasser 5% de la masse corporelle de l'animal, voire idéalement 3% (Sikes & The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists, 2016). La masse des dispositifs peut être modulé par les composants utilisés pour son alimentation en énergie (batteries, panneaux solaires...) ou son mode de communication (satellites, réseau téléphonique, radio), par les matériaux de construction utilisés ou encore par le système d'attache.

La réduction du poids du dispositif s'accompagne ainsi presque systématiquement d'une perte de données (Blackie, 2010). Or, la validité des localisations enregistrées dépend directement de la qualité de la communication entre le dispositif et les satellites (Frair et al., 2010). Les erreurs propres à ce type de suivi sont de deux types :

- (1) Le défaut de prise de point : La donnée est manquante et prend la forme d'un point nul.
- (2) L'erreur de localisation : Le point est spatialement imprécis. L'erreur correspond alors à la distance entre le point enregistré et son emplacement réel.

Plusieurs facteurs peuvent altérer cette communication, notamment une importante couverture végétale (Frair et al., 2010 ; Adams et al., 2013), la présence de reliefs importants (Frair et al., 2010 ; Adams et al., 2013), une faible couverture satellitaire (Cargnelutti et al., 2007 ; Adams et al., 2013 ; Fleming et al., 2021), la présence d'obstacles pouvant générer des échos (Zheng et al., 2005 ; Adams et al., 2013), l'orientation du collier (Zheng et al., 2005 ; Frair et al., 2010) ou encore un intervalle de temps trop important entre les enregistrements des localisations (Frair et al., 2010).

Si l'élimination des points nuls est évidente, la considération de l'erreur de localisation au sein des données ne fait pas consensus (Fleming et al., 2021). Pourtant, selon la problématique considérée, l'erreur de localisation peut avoir un impact très important sur les analyses et l'interprétation des données qui en découlent. Les analyses trajectométriques qui s'appuient sur des localisations enregistrées sur de courtes échelles de temps, par exemple, seront lourdement impactées par l'erreur de localisation qui influe directement sur les calculs de distances (Noonan et al., 2019). L'erreur de localisation peut également entraîner une classification erronée des habitats sous-jacents et induire, là-aussi, une interprétation erronée du comportement de l'espèce étudiée (Sager-Fradkin et al., 2007 ; Adams et al., 2013).

En dehors des données très extrêmes, il est impossible de déterminer objectivement sur la seule base des coordonnées géographiques si, et avec quelle importance, une localisation est erronée. L'importance des erreurs étant par ailleurs très variable selon le modèle de collier utilisé ou le milieu dans lequel celui-ci est déployé, plusieurs méthodes différentes sont utilisées par les équipes de chercheurs pour réduire au maximum leur impact sur les analyses de données de suivi GPS.

Dans de nombreuses études utilisant des données GPS, les auteurs omettent tout simplement leur démarche de filtrage de l'erreur de localisation (Fleming et al., 2021 ; pour exemples Šálek et al., 2015 ; Peris et al., 2020) ou éliminent les points faux visuellement (pour exemples Land et al., 2008 ; Lombardi et al., 2022).

Pour la plupart des études apportant cette précision, le filtrage des données est réalisé sur la seule base des indicateurs de précision fournis par le collier, tels que la DOP (Dilution Of Precision) ou le nombre de satellites contactés. Dans ce cas, les points dont l'indicateur de précision associé dépasse un seuil fixé (souvent arbitrairement) sont éliminés du jeu de données (Fleming et al., 2021). Par exemple, dans Adrados et al. (2003) et Lewis et al. (2007), les données étaient éliminées si la valeur de PDOP (Position DOP) dépassait 10. Lombardi et al. (2022) quant à eux ont exclu toutes les données avec une DOP supérieure à 10 et moins de 4 satellites contactés, puis ont supprimé visuellement les points qui leur semblaient faux. Cependant ces indicateurs sont souvent peu fiables. Dans l'étude de Fleming et al. (2021), pour environ un quart des 190 dispositifs testés, les valeurs de DOP indiquées ne reflétaient pas correctement la précision du collier.

Une autre méthode très répandue consiste à « lisser » les données en amont des analyses, c'est-à-dire à éliminer ou déplacer les points isolés très éloignés géographiquement (Noonan et al., 2019 ; Gupte et al., 2022). Ces points extrêmes prennent la forme d'un « pic » dans le tracé reliant les localisations d'un animal.

La méthode d'élimination de ces pics varie selon les auteurs. Très souvent, elle n'est pas détaillée (voir pour exemples Getz et al., 2007 ; Peral et al., 2022 ; Fiderer et al., 2019) ou est réalisée visuellement (Lombardi et al., 2022). De plus en plus fréquemment, les points sont éliminés sur la base de seuils biométriques établis à partir des données de suivi des animaux, comme la distance maximale ou la vitesse de déplacement associées à un angle aigu défini arbitrairement (Bjørneraas et al., 2010 ; Recio et al., 2011 ; Seidel et al., 2018).

Bien que cette méthode de filtrage des données soit couramment adoptée en raison de sa simplicité d'application et de visualisation, elle est toutefois intrinsèquement subjective et tient peu compte de l'erreur de localisation ou des variations temporelles dans l'échantillonnage. Cette approche peut ainsi introduire des biais significatifs dans les analyses ultérieures des données. Pourtant, malgré l'ampleur de son utilisation, il n'existe pas à ce jour de définition consensuelle et reproductible permettant de caractériser ces pics.

À notre connaissance, l'équipe de [Berentsen et al. \(2010\)](#) est la seule à aborder l'impact du collier GPS et la difficulté d'acquisition des données avec ce type de dispositif pour le Raton laveur. Or, le fait de pouvoir s'appuyer sur l'expérience de la communauté scientifique dans le cas de procédures impliquant la manipulation d'animaux de la faune sauvage non hébergée est une étape clé pour la mise en place de protocoles appropriés techniquement et éthiquement.

L'objectif principal de cette partie II est ainsi d'apporter un retour exhaustif des freins et des difficultés pratiques rencontrés lors du suivi GPS des rats laveurs et de proposer une méthode simple de filtrage des données GPS afin de constituer un support technique pour l'élaboration future de protocoles visant des espèces telles que le Raton laveur.

Dans une première partie, nous dresserons le bilan des captures et des observations réalisées sur des individus en captivité et sur des individus sauvages recapturés pour évaluer l'impact et la résistance des colliers GPS vis-à-vis du Raton laveur. Dans une seconde partie, nous évaluerons les performances de nos dispositifs et nous détaillerons les étapes de traitement appliquées aux données pour les rendre exploitables, notamment au travers du développement d'une méthode originale de filtrage des points aberrants. Toutes les analyses ont été réalisées sur le logiciel RStudio 2023.03.0-386.

2. Modèles de colliers GPS utilisés

Pour cette étude, le suivi de rats laveurs sauvages a été réalisé avec deux modèles de colliers différents présentant des performances propres. L'analyse ultérieure des données GPS doit pouvoir s'appuyer sur un jeu de données homogène, aussi il est indispensable de pouvoir identifier et caractériser ces différences de performances afin de pouvoir les intégrer dans l'analyse ultérieure des données.

2.1. Colliers LiteTrack 140 RF®

Les premiers colliers utilisés dans le cadre de la thèse sont des LiteTrack 140 RF®, ci-après nommés « colliers Lotek » (**Figure 8**). Ces colliers sont produits par le consortium anglo-néozélandais Lotek-Biotrack-Sirtrack®, leader du marché et très réputé dans la construction de dispositifs électroniques pour le suivi d'animaux. Neuf individus ont été équipés avec ce modèle en Montagne de Reims (Marne) entre Mai 2019 et Mars 2020.

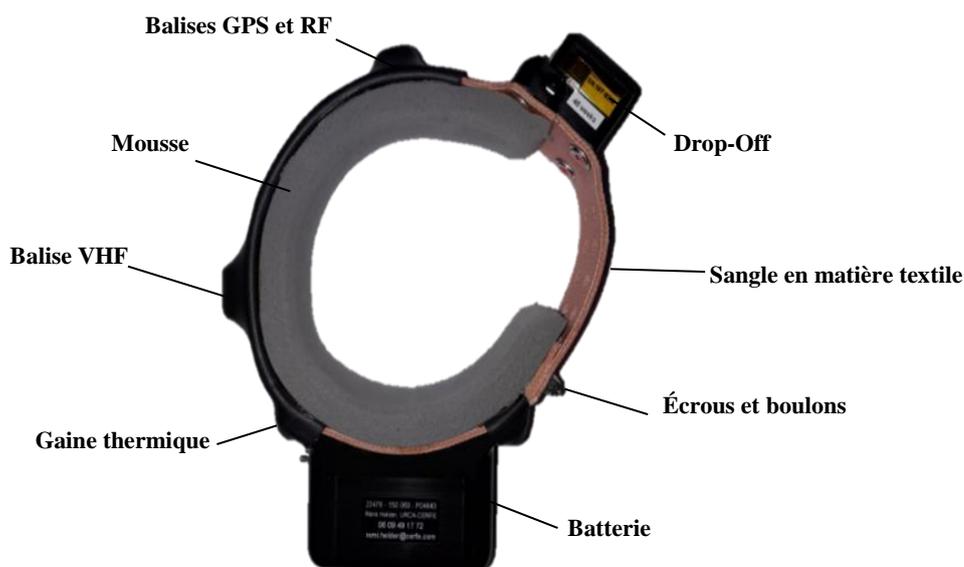


Figure 8. Collier LiteTrack 140 RF® destinés aux ratons laveurs produit par Lotek®

Ces colliers pesaient moins de 175 grammes. Un système de drop-off à compte-à-rebours, fonctionnant sur sa propre batterie, permettait de libérer l'animal après 46 semaines, évitant ainsi d'avoir à le recapter pour lui enlever son collier. La durée de vie annoncée du collier était de 10 mois environ. L'intérieur de la sangle était rembourré avec de la mousse pour ajuster le modèle de base du modèle au diamètre souhaité et pour améliorer le confort de l'animal. La sangle était construite dans un matériau textile synthétique et fermée par un système de boulons et d'écrous. Un pré-perçage de la sangle permettait d'ajuster la position des boulons et donc le diamètre du collier. Les balises VHF, GPS et RF (Radio-Fréquence) ainsi que les fils reliant les composants étaient protégés et fixés sur la sangle avec de la gaine thermique (**Figure 8**).

Un signal VHF émis un mardi sur deux de 13h00 à 1h00 UTC permettait de « pister » l'animal, grâce à un signal sonore, à l'aide d'une antenne bidirectionnelle et d'un récepteur dédiés. Ce signal était perceptible à une distance comprise entre 300 et 800 mètres selon le collier et l'endroit où se trouvait l'animal, soit bien en-dessous des 1500 mètres annoncés par le fabricant. Une fois suffisamment près de l'animal, à une distance allant de 5 à 80 mètres, un signal RF permettait de télécharger les données à distance avec un second récepteur (**Figure 9**).



Figure 9. Pistage VHF avec antenne et récepteur, et téléchargement RF avec boîtier des données d'un raton laveur équipé gîtant dans un terrier à Verzy (Marne).

© Audran Le Gourrierec

Les colliers étaient programmés pour enregistrer un trajet de 12 heures par nuit (de 17h à 5h UTC), à raison d'une localisation toutes les 5 minutes un lundi sur deux. Les 13 nuits restantes, le collier enregistrait une localisation toutes les heures de 17h à 5h UTC (**Figure 10**). En plus des coordonnées GPS (latitude et longitude), la DOP, l'altitude, le nombre de satellites contactés et la température étaient enregistrés pour chaque localisation.

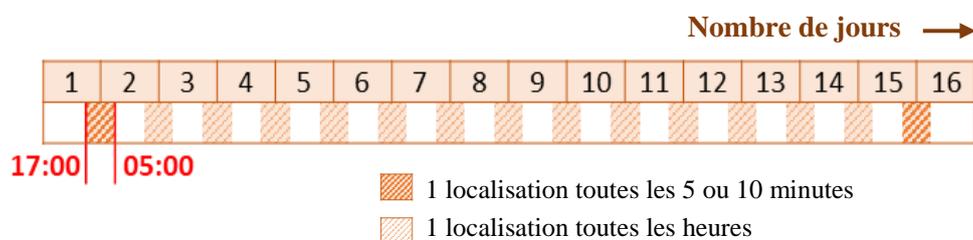


Figure 10. Calendrier de programmation des colliers GPS

2.2. Colliers Agom-systèmes®

Le second modèle de collier utilisé pour cette étude, ci-après nommés « collier Agom », a été développé par l'entreprise Agom-systèmes® (**Figure 11**). Le choix de ce constructeur, basé à Reims (Marne) au moment de l'étude, a été motivé par une collaboration antérieure fructueuse et par la possibilité de communication directe avec l'équipe, permettant ainsi de faciliter la correction des défauts constatés. Ces colliers ont été déployés entre le 3 Août 2020 et le 31 Mai 2022 en Montagne de Reims (Marne) avec neuf individus, dans la vallée de l'Eau Blanche (Gironde) avec dix individus, et autour du Canal des Ardennes avec trois individus.

Ces colliers pesaient entre 180 et 220 grammes selon le matériau utilisé (résine époxy ou résine UV respectivement) et avaient une durée de vie estimée de 8 mois. La sangle était constituée de deux couches de cuir cousues entre elles et entre lesquelles circulaient les fils connectant la batterie au circuit électronique. Le perçage des trous pour le passage des boulons nécessaires à la fermeture du collier était réalisé au moment de la pose avec un emporte-pièce. Le circuit électronique et la batterie étaient protégés et fixés sur le collier par de la résine époxy pour les quatre premiers individus équipés en Montagne de Reims (« colliers Agom Époxy »), et par de la résine UV (« colliers Agom UV ») pour les 18 autres individus (**Figure 11**).

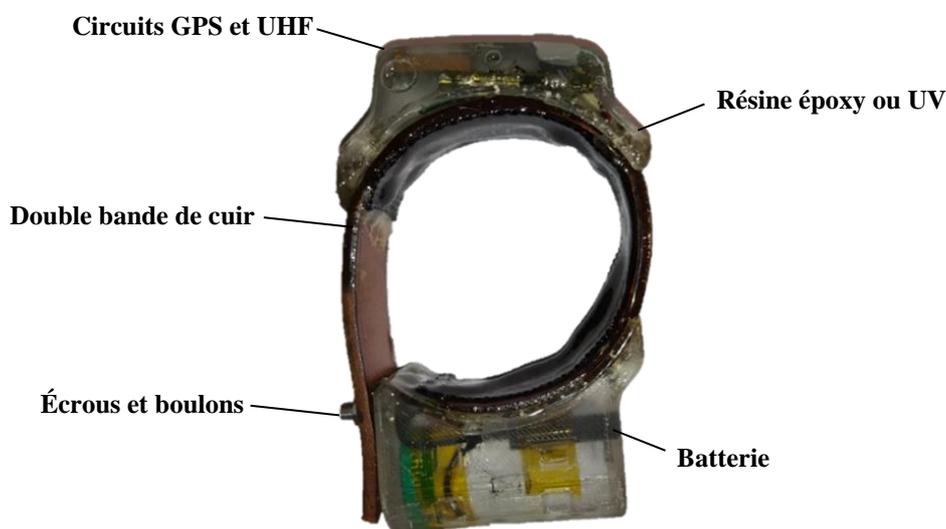


Figure 11. Collier produit par Agom-systèmes®

La programmation de ces colliers était identique à celles des colliers Lotek, à l'exception de cinq colliers posés en Gironde et pour lesquels la prise de points n'était pas espacée de cinq mais de dix minutes (Voir **Figure 10**). La précision du point enregistré était renseignée par la HDOP (Horizontal Dilution Of Precision).

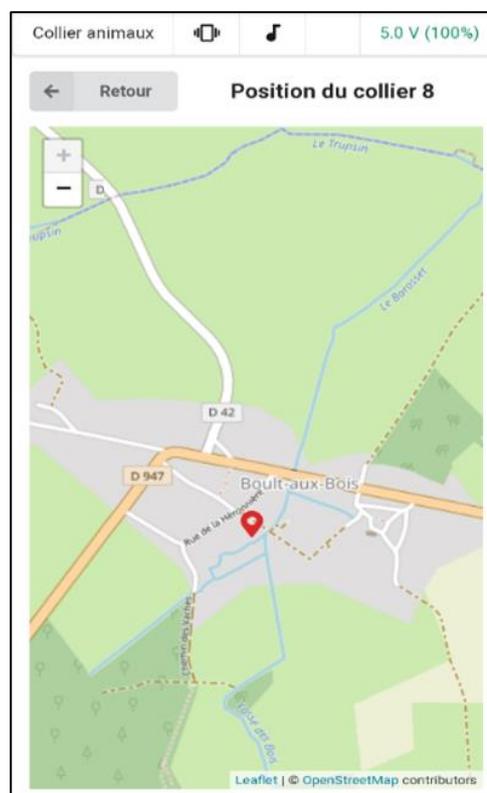
Pour ce modèle, le pistage était réalisé grâce à un signal UHF émis un mardi sur deux, entre 12h00 et 0h00 UTC pour cinq individus équipés en Gironde, et entre 13h00 et 1h00 UTC pour tous les autres individus. Contrairement au modèle Lotek, ces colliers ne disposaient pas d'un système VHF permettant de les localiser en suivant un signal sonore. Le signal émis par le collier était capté à l'aide d'un routeur et d'une antenne omnidirectionnelle qui pouvait être transportée lors de pistage à pied ou fixée sur un véhicule (**Figure 12**).



Figure 12. Pistage UHF à l'aide d'un routeur et d'une antenne omnidirectionnelle à pied (à gauche), en voiture (au milieu), et en ULM (à droite).

Il était possible de se connecter au routeur via une interface dédiée et accessible depuis un smartphone. Quand l'animal équipé se trouvait suffisamment près, à une distance comprise entre 100 et 700 mètres, le téléchargement des données était signalé par une alerte sonore et la dernière position enregistrée de l'animal était affichée sur l'interface (**Figure 13**).

Figure 13. Visualisation sur smartphone de la localisation d'un collier Agom connecté au routeur



3. Impact et résistance du collier vis-à-vis du Raton laveur

3.1. Tests des colliers au Parc Argonne Découverte

En amont et en parallèle du déploiement des colliers sur les sites d'étude, les colliers GPS ont été testés sur des individus captifs afin de pouvoir relever les éventuels défauts des dispositifs et les corriger en conséquence. Quatre ratons laveurs ont été équipés au Parc Argonne Découverte (Olizy-Primat, Ardennes). Ces individus évoluaient avec quatre à sept autres congénères dans un enclos de 70m² environ reproduisant leur milieu naturel.

La pose des colliers s'est déroulée sous anesthésie selon la méthodologie détaillée dans Gautrelet et al. (soumis) qui constitue le premier chapitre de ce manuscrit. Tous les sujets étaient âgés de 1 à 2 ans au moment du suivi.

Deux individus ont été équipés avec des colliers Lotek. Le mâle Capucin pesait 6,7 kg et a été équipé entre le 28 Mars 2019 et le 14 Septembre 2019. La femelle Marjorie pesait 6 kg et a été équipée du 28 Mars 2019 au 25 Mai 2019, date à laquelle elle est parvenue à retirer son collier. Deux autres individus ont été équipés avec des colliers Agom moulés avec de la résine époxy. Le mâle Doug pesait 5,9 kg et la femelle Brenda 5,7 kg (**Figure 14**). Tous deux ont porté leur collier du 7 Avril 2021 au 19 Septembre 2021.



Figure 14. Brenda équipée d'un collier Agom au Parc Argonne Découverte. © Théo Dessier

Les individus équipés ont d'abord été très gênés par le collier et ont tenté de le retirer en le passant par-dessus leur tête, ce comportement a également été observé chez les individus sauvages au moment de leur relâché. Chez les ratons laveurs captifs, ce comportement cessait quelques heures après la pose du collier et les individus évoluaient de manière naturelle par la suite. Les congénères des individus équipés ont d'abord manifesté de la curiosité vis-à-vis du collier mais s'en sont rapidement désintéressés.

Durant toute la durée du suivi, le comportement des individus équipés a été observé quotidiennement. L'état de la peau sous le collier a été vérifié 2 à 3 fois par semaine. Aucune lésion ni perte de poils n'a été constatée. Le collier semblait toutefois générer de l'inconfort pour certains individus qui peinaient parfois à trouver une position confortable pour dormir.

Le revêtement intérieur en mousse s'est révélé très peu adapté pour résister à un raton laveur sur le long terme. En effet, la femelle Marjorie a réussi à retirer son collier après seulement deux mois en retirant la mousse à l'aide de ses griffes (**Figure 15**). Il est donc fort probable que des individus sauvages aient également réussi à retirer leur collier de cette façon.



Figure 15. Collier de Marjorie récupéré après deux mois de pose

3.2. Bilan des suivis de rats laveurs sauvages

Au total, 31 individus sauvages ont été équipés. Parmi eux, trois n'ont pas été localisés, soit en raison d'un collier dysfonctionnel, soit à cause d'un éloignement trop important de l'animal de sa zone de capture. En effet, du fait de la programmation des colliers, il arrivait que le pistage ne soit réalisé que plusieurs jours après le relâché de l'animal. Faute de disposer de premières données pour l'individu, il pouvait alors être compliqué de le localiser. Sur les 28 suivis, 23 ont pris fin de manière précoce à cause d'un défaut de batterie, de la perte du collier ou de la mort de l'animal (**Tableau 2**).

La durée de vie réduite de la batterie des colliers Lotek n'a pas permis de récupérer un seul des dispositifs posés sur les rats laveurs sauvages. Un individu mâle, identifié grâce à une puce RFID, a toutefois été recapturé sans son collier plus de sept mois après la transmission des dernières données GPS et environ deux mois après la fin du compte-à-rebours du système de décrochage (drop-off). Faute de pouvoir retrouver le collier, il est impossible de savoir si celui-ci s'est décroché avec le drop-off ou a été retiré par l'animal. L'individu ne présentait aucune lésion cutanée ni perte de poil et avait perdu environ 100 grammes depuis sa première capture à la même période un an plus tôt.

Il s'est révélé que les colliers Agom Époxy avaient un circuit GPS défectueux qui rendaient les données inexploitable. De fait, les quatre premiers individus équipés en Montagne de Reims n'ont pas pu être retrouvés après deux semaines de suivi. Par conséquent, il n'est pas possible de savoir quel impact a pu avoir le collier sur l'individu équipé et réciproquement.

Face à ce constat, les colliers ont été renvoyés au constructeur pour correction. À cette occasion, le matériau de moulage du collier a été remplacé par de la résine UV censée être plus résistante. Ce changement de matériau a alourdi le collier d'une quarantaine de grammes, portant son poids total à environ 220 grammes. Cependant, parmi les 18 colliers posés, cinq se sont cassés au niveau de la résine entourant les boulons (**Figure 16**), dont deux après seulement deux mois de pose



Figure 16. Collier cassé récupéré après sept mois de pose

Tableau 2. Bilan des captures et suivis de rats laveurs sauvages

Site	Individu	Sexe	Date de capture	Modèle de collier	Durée du suivi (jours)	Durée du collier (jours)	Cause de la fin du suivi
Marne	Rétame	M	2019-05-15	Lotek	88	88	Plus de batterie pour télécharger les données
	Rony	M	2019-05-16	Lotek	87	87	Plus de batterie pour télécharger les données
	Rosie	F	2019-06-09	Lotek	133	133	Plus de batterie pour télécharger les données
	Ricard	M	2019-08-15	Lotek	10	10	Tué par collision routière
	Roro	M	2019-08-22	Lotek	101	101	Plus de batterie pour télécharger les données
	Ratafia	M	2019-09-27	Lotek	116	116	Plus de batterie pour télécharger les données
	Remy	M	2020-02-28	Lotek	165	165	Plus de batterie pour télécharger les données
	Rocky	M	2020-03-05	Lotek	0	0	Plus de batterie pour télécharger les données
	Robert	M	2020-03-05	Lotek	82	82	Plus de batterie pour télécharger les données
	Roméo	M	2020-08-03	Agom Epoxy	43	43	Données inexploitable
	Ronfleur	M	2020-08-05	Agom Epoxy	48	48	Données inexploitable
	Râleur	M	2020-08-21	Agom Epoxy	74	74	Plus de batterie. Trouvé mort le 07/02/2020. Irritations dues au collier
	Ratafia	M	2020-09-09	Agom Epoxy	62	62	Rééquipé. Pas de lésions
	Renée	F	2021-03-06	Agom UV	174	213	Chute du collier (cassé)
	Reblochon	M	2021-03-18	Agom UV	0	0	Jamais trouvé ou collier dysfonctionnel
	Ratatouille	M	2021-04-06	Agom UV	0	0	Jamais trouvé ou collier dysfonctionnel
Ricrac	M	2021-04-06	Agom UV	60	126	Chute du collier (cassé)	
Remington	M	2021-04-28	Agom UV	125	132	Chute du collier (cassé)	
Gironde	Richard	M	2021-03-09	Agom UV	72	154	Chute du collier (cassé)
	Rantanplan	M	2021-03-09	Agom UV	21	154	Chute du collier (retiré)
	Romane	F	2021-03-09	Agom UV	70	154	Chute du collier ou mort (pas retrouvé)
	Rita	F	2021-03-09	Agom UV	279	280	Recapturée et euthanasiée. Importantes lésions au cou
	Rebelle	F	2021-03-09	Agom UV	69	223	Chute du collier (pas retrouvé). Recapturée. Pas de lésions
	Rohingyas	F	2021-07-13	Agom UV	237	237	Plus de batterie. Recapturée. Pas de lésions
	Rain	F	2021-07-13	Agom UV	71	71	Importantes lésions au cou
	Rêve	M	2021-07-14	Agom UV	26	26	Tué par des chiens. Importantes lésions au cou
	Riton	M	2021-07-14	Agom UV	23	26	Tué par collision routière ou chute du collier
	Rodéo	F	2021-07-20	Agom UV	233	300	Chute du collier (pas retrouvé). Pas de lésions
Ardennes	Raoul	M	2021-06-29	Agom UV	266	266	Plus de batterie. Recapturé. Perte de poils
	Roudoudou	M	2021-07-01	Agom UV	166	166	Plus de batterie. Recapturé. Pas de lésions
	Rotule	M	2021-10-07	Agom UV	222	222	Plus de batterie. Recapturé. Pas de lésions

Plus préoccupant encore, nous avons constaté en Août 2021 que les colliers Agom avaient provoqué des lésions sévères chez certains des individus équipés. Finalement, parmi les neuf individus recapturés, quatre présentaient des blessures au niveau du cou (**Tableau 2**). Pour trois de ces individus ces blessures étaient particulièrement importantes (**Figure 17**) et inacceptables d'un point de vue éthique. Elles se présentent sous la forme d'abrasions de la peau sur les côtés du cou résultant de frottements avec la sangle de cuir, soit devenue rigide par raidissement, soit du fait d'une largeur trop grande de la sangle.

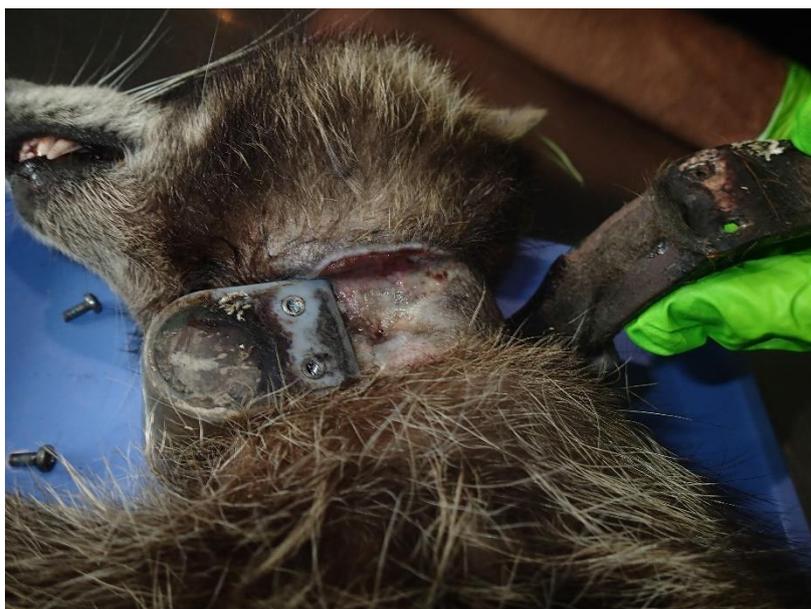


Figure 17. Graves lésions provoquées par le collier GPS sur un raton laveur équipé en Gironde (Rêve)

Ce type de lésion a déjà été rapporté sur d'autres espèces comme le Vison d'Europe, le Putois ou la Martre américaine (Bull et al., 1996 ; Fournier et al., 2001). Une fragilité accrue de la peau a été également constatée lors des autopsies ou des recaptures réalisées par le GREGE, lorsque celle-ci est mouillée de façon permanente ou en période de forte sudation.

Faute de solution à apporter dans un délai acceptable pour l'étude, il a été décidé de stopper la pose des colliers GPS dès la constatation des lésions, mettant ainsi fin au suivi. Cet arrêt prématuré a également conduit à l'exclusion du site ardennais de ce volet d'étude, car seuls trois individus ont pu y être suivis (**Tableau 2**).

Ainsi, malgré l'évaluation en amont du risque d'impact des colliers GPS, les différences existant entre les ratons laveurs captifs et les ratons laveurs sauvages, en termes de comportement et de milieu de vie, n'ont pas permis de prédire les conséquences réelles de la pose des dispositifs sur les individus.

4. Bilan de performances des colliers GPS

4.1. Difficultés propres au Raton laveur

Le Raton laveur occupe des milieux susceptibles de contraindre fortement le signal GPS, tels que les gîtes souterrains ou les cavités d'arbre (Zaveloff, 2002 ; Owen et al., 2015) et, en raison de sa taille et de son affinité pour l'habitat forestier, il évolue le plus souvent sous le couvert végétal (Beasley, 2005 ; Houle et al., 2011). Le dispositif utilisé doit donc être assez puissant pour permettre la communication entre le collier et les satellites. L'emploi d'antenne externe permet d'augmenter la force du signal, toutefois, les capacités préhensiles de l'espèce interdisent l'emploi de ces antennes facilement arrachables par l'individu ou ses congénères.

4.2. Durée de vie des colliers

La durée de vie annoncée de la batterie des colliers Lotek était de dix mois, mais là aussi les résultats étaient bien en dessous des attentes avec une moyenne de 88 ± 57 jours de durée de vie de la batterie et sans qu'aucun collier ne dépasse six mois de fonctionnement (**Tableau 2**).

Il s'est par ailleurs avéré que le téléchargement des données était impossible quand la batterie du collier descendait sous un certain seuil, et ce même depuis le pied de l'arbre dans lequel se trouvait l'animal. Ces défauts techniques étant très compromettant pour la poursuite des travaux, il a été décidé d'abandonner ce modèle.

Pour les colliers Agom, la durée de vie annoncée par les constructeurs était autour de 8 mois. La majorité des suivis avec ce modèle de collier ayant pris fin prématurément à cause du risque de blessures, il est difficile d'estimer la durée de vie réelle de la batterie. Toutefois, la durée de fonctionnement moyenne des colliers des huit individus ayant eu un suivi complet était de 238 ± 43 jours, ce qui correspondait aux attentes voire les dépassait.

4.3. Erreurs propres au suivi GPS

4.3.1. Calcul du taux d'acquisition des données

Le taux d'acquisition des données a été calculé pour les deux modèles de collier en prenant en compte l'ensemble des données enregistrées pour tous les individus équipés pendant toute la durée des suivis, soit du 15 Mai 2019 au 11 août 2020 pour les colliers Lotek et du 3 Août 2020 au 31 Mai 2022 pour les colliers Agom.

Après élimination des points nuls, il restait 48,3% des localisations enregistrées par les colliers Lotek et 57,3 % des localisations enregistrées par les colliers Agom, soit seulement 55,2 % de l'ensemble des données de suivi GPS (**Tableau 3**).

Tableau 3. Taux d'acquisition des colliers GPS

Modèle de collier	Nombre de points attendus	Nombre de points non nuls	Taux d'acquisition
Lotek	15228	7355	48,3 %
Agom	48607	27852	57,3 %
Total	63835	35207	55,2 %

Nos résultats sont en-dessous de ceux de la plupart des tests de performances de colliers GPS disponibles dans la littérature. Pour [Hebblewhite et al. \(2007\)](#), par exemple, le taux d'acquisition de onze modèles de colliers GPS de trois marques différentes (Lotek®, ATS® et Televilt®), testés sur des cerfs (*Cervus elaphus*) et des loups (*Canis lupus*), était compris entre 82,3% et 97,4%. Dans l'étude d'[Adams et al. \(2013\)](#) réalisée sur des colliers GPS plus petits (environ 120 grammes), le taux d'acquisition était également supérieur avec 81,3 à 96,7 %. Nos résultats sont toutefois proches de ceux de [Evans et al. \(2016\)](#), mené sur la Civette malaise (*Viverra zibethica*) avec un taux d'acquisition moyen de 51,6% pour des colliers GPS de 70 grammes environ. Enfin, le taux d'acquisition de nos colliers GPS était meilleur que celui de deux des quatre modèles testés dans l'étude de [Blackie \(2010\)](#) réalisée sur 42 colliers GPS de moins de 90 grammes des marques HABIT®, Televilt® ou Sirtrack® posés sur des opossums (*Trichosurus vulpecula*).

4.3.2. Calcul de l'erreur de localisation

L'erreur de localisation des colliers GPS peut être déterminée à partir de données de référence obtenues en plaçant les colliers dans des conditions contrôlées reproduisant les conditions de suivi ([Cargnelutti et al., 2007](#) ; [Fleming et al., 2021](#)). Dans le cas de cette étude, plusieurs colliers de chaque modèle ont été laissés au même endroit pendant au moins 18 heures en extérieur dans deux types de milieu « ouvert » et « fermé » (tests statiques). Les localisations enregistrées par un collier tombé du cou d'un animal et dont la position était connue ont également été utilisées. La position réelle des colliers a été enregistrée sur un GPS Garmin®. L'ensemble des données a ensuite été importé sur ArcGIS® et la distance euclidienne de chaque point avec sa position réelle a été calculée.

Les tests statiques des colliers Lotek ont été menés exclusivement dans la forêt de la Croix-aux-Bois (Ardennes) avec une prise de points toutes les 5 minutes. Il a en effet été constaté que ces premiers tests avaient eu un impact significatif sur la batterie du collier. Le choix a donc été fait de favoriser la durée de suivi des animaux au détriment des tests. Les tests statiques des colliers Agom ont été réalisés en milieu fermé dans les forêts de la Croix-aux-Bois (Ardennes) et des faux de Verzy (Marne), et en milieu ouvert sur les communes de Boulton-aux-Bois (Ardennes) et de Saint-Médard d'Eyrans et Villandraut (Gironde). Les données obtenues à partir des colliers tombés ont été enregistrées en Montagne de Reims (Marne) et dans la vallée de l'Eau Blanche (Gironde).

L'influence du type de milieu et de l'intervalle de temps entre les points GPS sur l'erreur de localisation a été évaluée avec des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney (p.value = 0,05) appliquées aux valeurs d'erreur de localisation des données de référence.

Pour les colliers Lotek, l'erreur de localisation moyenne en milieu fermé était de 41,8 mètres tandis qu'elle était de 32,7 et 32,6 mètres pour les colliers Agom en milieu ouvert et fermé respectivement. L'erreur de localisation différait significativement en fonction du type de milieu pour les colliers Agom (Wilcoxon, p.value < 0,0001) (**Tableau 4**).

Tableau 4. Erreur de localisation des colliers GPS en fonction des milieux

Modèle collier	Nbr de colliers	Type milieu	Nbr de points	Distance au point réel (en mètres)			
				Min	Max	Moyenne	Médiane
Lotek	4	Fermé	689	0,2	1989,6	41,8	12,9
Agom	6	Ouvert	2499	8,1	777,4	32,7	16,1
	12	Fermé	3273	0,3	614,7	32,6	17,9

Nos résultats sont comparables avec ceux de [Adams et al. \(2013\)](#) dont les colliers GPS avaient une erreur de localisation médiane comprise entre 12,9 mètres en milieu ouvert et 19,6 mètres en milieu fermé (moins de 25% de ciel visible). De même, les tests stationnaires réalisés en milieu semi-ouvert par [Evans et al. \(2016\)](#) montraient une erreur de localisation médiane de 19,7 mètres ou 12,7 mètres selon le modèle de colliers GPS. En revanche, l'erreur de localisation médiane de nos colliers était au-dessus de celle de sept des huit modèles de colliers testés par [Villepique et al. \(2008\)](#) dont la valeur médiane était de $8,0 \pm 4,5$ mètres.

La distinction entre milieu ouvert et milieu fermé lors du suivi est réalisable mais très lourde et extrêmement chronophage. Par ailleurs, bien qu'elle soit significative, la différence d'erreur de localisation selon les types de milieu est négligeable, aussi nous avons choisi de ne pas faire de différenciation entre les milieux dans l'analyse ultérieure des données.

Les colliers Lotek n'ont été testés qu'avec une programmation de 5 minutes entre chaque prise de points, il n'est donc pas possible de vérifier l'existence d'une différence de précision des localisations selon la programmation. En revanche, les tests réalisés sur les colliers Agom ont pu couvrir l'ensemble des différentes programmations du modèle de collier. L'erreur de localisation entre les programmations de 5 et de 10 minutes n'était pas significativement différente (Wilcoxon, $p = 0,09$). En revanche, elle était significativement moins importante avec ces programmations qu'avec celle de 60 minutes (Wilcoxon, $p.value < 0,0001$).

5. Filtrage des points aberrants

5.1. Indicateurs de précision des colliers

La fiabilité des indicateurs de précision fournis par les colliers a été évaluée à partir des données des tests statiques. Pour les colliers Lotek, l'indicateur de précision sont la DOP, comprise entre 0 et 50, et le nombre de satellites contactés, compris ici entre trois et sept. Plus la valeur de DOP est proche de 0 et plus le point enregistré est censé être précis géographiquement, à l'inverse un petit nombre de satellites contactés correspond à une diminution de la précision de la donnée. L'indicateur de précision des colliers Agom est la HDOP, comprise entre 0 et 23,1. Là aussi, plus cette valeur est basse et plus la localisation du point enregistré est supposée être précise.

Nous avons vérifié la corrélation entre les valeurs d'erreur de localisation et celles des indicateurs de précision avec des tests de Kendall pour données non paramétriques.

Pour chaque modèle de colliers, les données ont ensuite été filtrées selon différents seuils d'indicateur. Pour chaque seuil testé, le pourcentage de données restantes et les valeurs médianes et moyennes de l'erreur de localisation ont été calculées.

Pour les colliers Lotek, le test de Kendall révèle une corrélation positive significative entre DOP et erreur de localisation ($\tau = 0,32$, $p.value < 0.0001$). Toutefois le coefficient de corrélation est très faible, ce qui signifie que l'erreur de localisation augmente peu avec la DOP.

La représentation graphique permet toutefois de constater que tous les points dont la DOP est supérieure ou égale à 11 ont une erreur de localisation supérieure à 100 mètres, cette valeur sera donc retenue comme valeur seuil, donnant 98,55% de données test restantes (**Figure 18**).

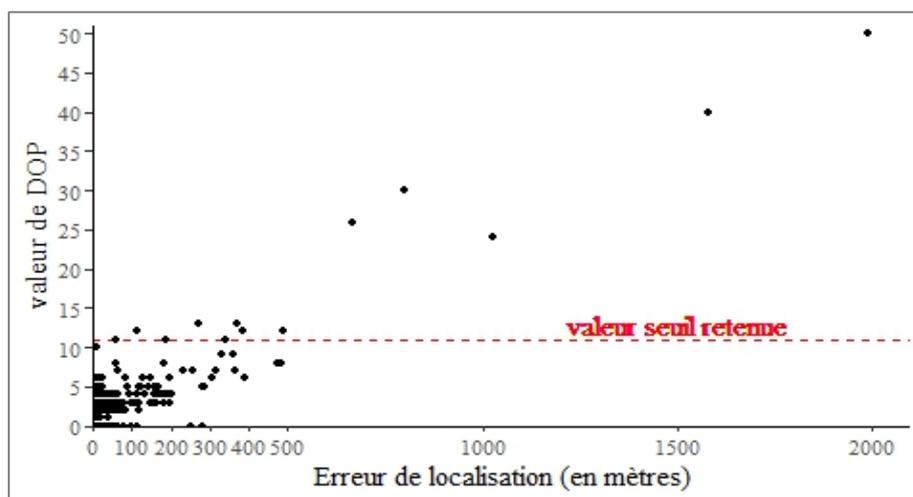


Figure 18. Représentation graphique des valeurs de DOP en fonction des valeurs d'erreur de localisation (en mètres) des données tests (colliers Lotek)

Les analyses montrent également que l'erreur de localisation augmente de manière significative quand le nombre de satellites contactés est faible ($\tau = -0,39$, $p.value < 0.0001$). Par ailleurs, ce type de filtrage ne semble avoir de réel impact que pour les données les plus extrêmes puisque, si l'erreur de localisation moyenne diminue, l'erreur médiane, elle, varie très peu selon le nombre de satellites contactés (**Tableau 5**). Le seuil a ici été fixé à un minimum de quatre satellites contactés.

Tableau 5. Nombre de données de localisation restantes en fonction du nombre minimum de satellites contactés (colliers Lotek)

Nombre de satellites	Nombre de points restants	Pourcentage de points restants	Erreur médiane	Erreur moyenne
3	689	100 %	12,9 m	41,8 m
4	607	88,1 %	11,4 m	18,9 m
5	453	65,1 %	10,2 m	14,4 m
6	59	8,6 %	7,8 m	9,9 m
7	2	0,3 %	11,7 m	11,7 m

Les données test enregistrées avec ce modèle de collier ont été filtrées selon les valeurs seuils d'indicateurs de précision et l'erreur de localisation a été recalculée. Après filtrage, il restait 86% des données test et l'erreur moyenne de précision a été réduite à 15,5 mètres, soit 26,3 mètres de moins que pour les données non filtrées.

Pour les colliers Agom, le test de Kendall montrait également une corrélation significative entre la HDOP et l'erreur de localisation ($\tau = 0,07$, $p.value < 0.0001$) avec, là aussi, un coefficient très faible. La HDOP des données tests ne dépassait pas 12,5 tandis qu'elle pouvait atteindre 25,5 pour les données de suivi (**Figure 19**).

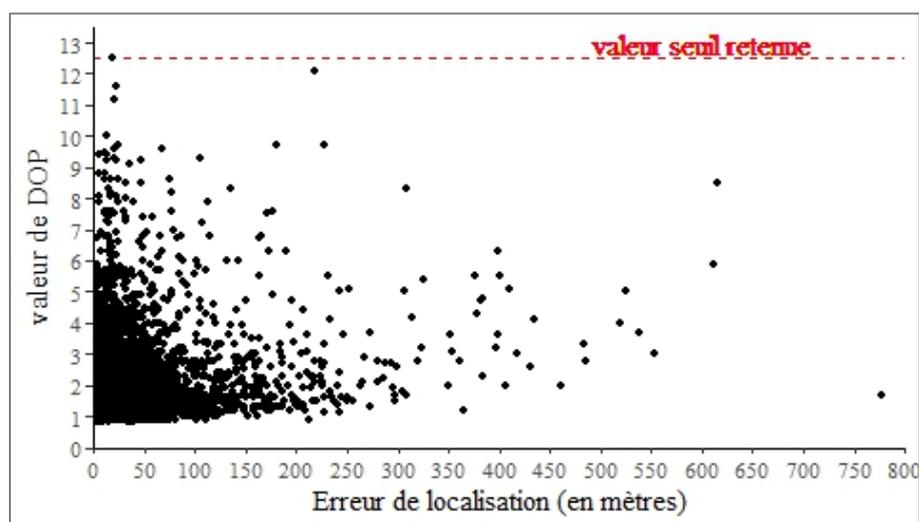


Figure 19. Représentation graphique des valeurs de HDOP en fonction des valeurs d'erreur de localisation (en mètres) des données tests (Colliers Agom)

Par ailleurs, des points présentant une erreur de localisation importante pouvaient toutefois avoir une valeur de HDOP basse. En effet, plus de 95% des données test dont l'erreur de localisation est supérieure à 100 mètres ont une HDOP inférieure ou égale à six. Cependant, plus de 98% des données de suivis dont la HDOP est supérieure à 12,5 sont des points nuls, cette valeur sera donc celle retenue comme valeur seuil.

En conclusion, le filtrage des données par des valeurs seuils des indicateurs de précision des colliers semble être efficace pour éliminer les points dont l'erreur de localisation est très importante, toutefois cela s'accompagne d'une importante perte de données correctes. Ainsi, l'utilisation de ces indicateurs seuls ne permet pas d'obtenir des résultats satisfaisants. La fiabilité des indicateurs et la performance des colliers étant très variables d'un modèle à l'autre, il est nécessaire de trouver une méthode complémentaire pour uniformiser davantage les jeux de données et améliorer la précision des points GPS.

5.2. Lissage des données

Nous avons testé quatre méthodes d'élimination des points aberrants, ou pics, sur l'ensemble des données de suivi. La première méthode, basée sur la définition de seuils biométriques, est une des plus couramment utilisées dans la littérature (Lewis et al., 2007 ; Dore et al., 2020 ; Fleming et al., 2021 ; Lombardi et al., 2022). La seconde, nommée dans ce document « Méthode du filtrage médian », a été développée par Bjørneraas et al. (2010). La troisième a été développée par Gupte et al. (2022), ci-après dénommée « Méthode du lissage médian ». Enfin, la dernière méthode, dite « Méthode du pic acceptable » a été développée pour cette étude. Pour chaque méthode, le nombre et le pourcentage de points éliminés ont été calculés.

5.2.1. Seuils biométriques

Les paramètres biométriques utilisés pour cette analyse sont la distance et la vitesse maximale de déplacement entre deux points consécutifs et l'angle interne minimal formé par un point (dit « point focal ») avec le point qui le précède et celui qui le suit. Les données de localisation ont été scindées en deux groupes selon la programmation du collier GPS. Le premier groupe correspondait aux points enregistrés avec un intervalle de temps de 5 ou de 10 minutes et le second groupe correspondait aux points enregistrés avec un intervalle de temps de 60 minutes.

Pour chaque groupe, la distance euclidienne entre chaque point a été calculée. Le seuil retenu pour la distance maximale correspondait au quantile 1% des distances de déplacement de chaque groupe, autrement dit, seul 1% des distances calculées entre deux points consécutifs était supérieur à ce seuil au sein de chaque groupe. Ainsi, les points situés à plus de 515 mètres (pour les points espacés de 5 ou 10 minutes) ou 2074 mètres (pour les points espacés de 60 minutes) du point qui les précédait étaient éliminés (voir **Tableau 6**).

Tableau 6. Récapitulatif des valeurs seuils définis par l'analyse des données de suivi

	Points espacés de 5 ou 10 minutes	Points espacés de 60 minutes
Vitesse pour atteindre le point	Supérieure à 1,51 km/h	Supérieure à 0,53 km/h
Vitesse pour quitter le point	Supérieure à 1,51 km/h	Supérieure à 0,53 km/h
Angle interne	Inférieur à 30°	
ou		
Distance pour atteindre le point	Supérieure à 515 mètres	Supérieure à 2074 mètres

Les vitesses de déplacements entre chaque point ont été calculées à partir des distances euclidiennes et de l'intervalle de temps réel les séparant. Le seuil de vitesse maximale retenu correspondait au quantile 1% des vitesses de chaque groupe. Enfin l'angle interne de chaque point a été calculé à partir des localisations du point précédent et du point suivant par trigonométrie. Son seuil a été fixé arbitrairement à 30° . Ainsi, les points ayant été atteints et ayant été quittés à une vitesse dépassant la vitesse maximale et dont l'angle interne est inférieur à 30° ont été éliminés du jeu de données (**Tableau 6**).

Au terme du filtrage sur les seuils biométrique, 17% des données de suivi (tous modèles de colliers confondus) ont été éliminées en plus de celles filtrées par les valeurs seuils d'indicateurs de précision. Là encore, la perte de données est très importante, notamment les points correspondant à des déplacements rapides en ligne droite. Cela s'explique notamment par les variations interindividuelles importantes existant dans notre jeu de données. Par exemple pour le trajet ci-contre (**Figure 20**), cohérent visuellement, la vitesse de déplacement se situe autour de 2 km/h soit bien au-dessus de la valeur seuil définie. Or, la vitesse moyenne de déplacement est très variable selon les individus, allant de 0,16 km/h à 0,99 km/h pour cette étude.

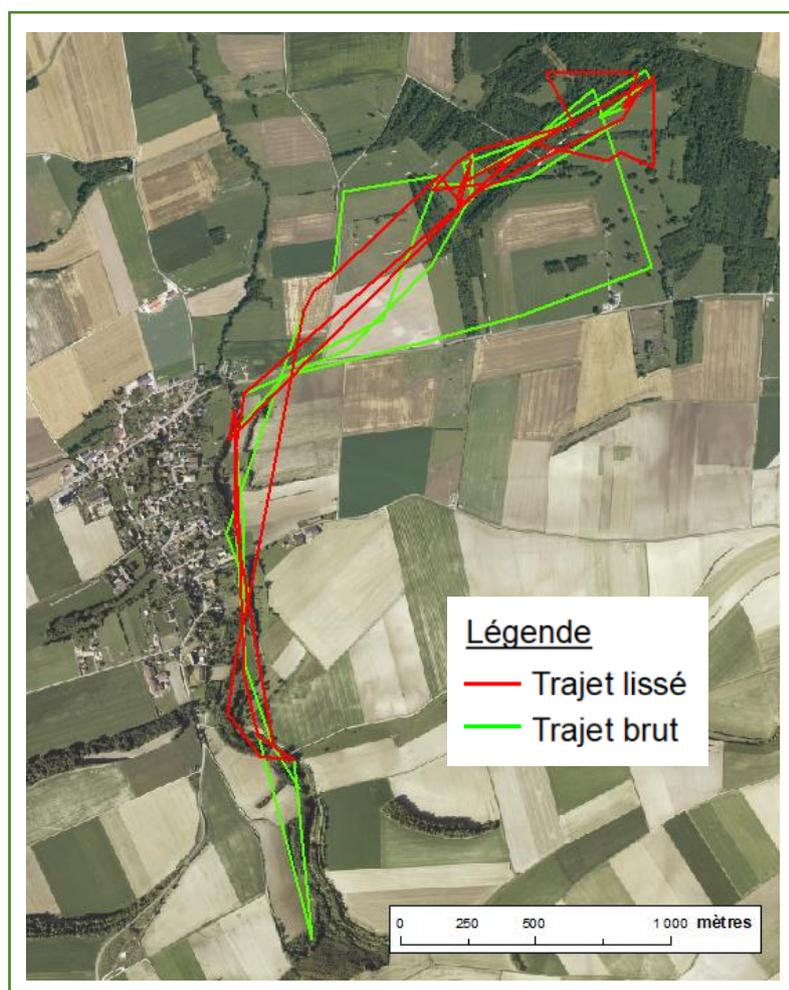


Figure 20. Comparaison d'un trajet brut (en vert) et d'un trajet lissé selon des seuils biométriques (en rouge). Les données sont enregistrées toutes les 5 minutes.

De plus, la vitesse de déplacement des individus peut varier d'un habitat à l'autre en fonction des ressources disponibles, du risque de prédation et de la facilité de déplacement au sein de ces habitats (Dickie et al. 2020). Fixer une valeur de vitesse intermédiaire implique donc inévitablement un biais dans l'interprétation des résultats.

Certaines méthodes permettent de s'affranchir de ces variations individuelles et/ou temporelles grâce à l'utilisation de paramètres seuils dynamiques. Ces paramètres (distance, vitesse et angles seuils) ne sont alors plus calculés sur l'ensemble des données mais sur un nombre choisi de données comprises dans une fenêtre k autour du point focal (voir **Figure 21**). La fenêtre se déplace de point en point, chaque point focal est alors testé en fonction du paramètre calculé à partir des points inclus dans la fenêtre k .

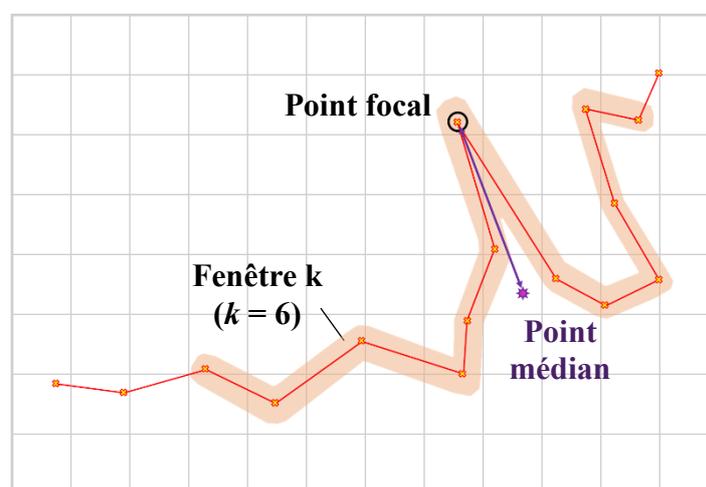


Figure 21. Représentation de la fenêtre k dans le calcul de la position du point médian des k voisins du point focal (ici $k = 6$)

5.2.2. Méthode du filtrage médian

Dans la méthode proposée par l'équipe de Bjørneraas et al. (2010), le filtrage des données GPS est réalisé en deux étapes. La première étape consiste à éliminer des points aberrants sur la base des indicateurs de précision des colliers. La seconde étape consistait à définir et à éliminer les pics. Pour ce faire, la position attendue de chaque point a été estimée. Cette position correspondait à la position médiane des points voisins au point focal. Le nombre de points voisins à intégrer dans la fenêtre de calcul est défini par l'utilisateur. Si plus de la moitié des points voisins au point focal sont plus proches de sa position attendue que lui-même alors ce point est éliminé (**Figure 21**).

Pour appliquer cette méthode, nous avons tout d'abord réalisé un premier filtrage des données à partir des seuils d'indicateurs de précision tels que précédemment définis. La position attendue de chaque point focal filtré a ensuite été calculée à partir de la position des $k=6$ points voisins, c'est-à-dire les six points précédents et des six points suivants.

Cette méthode permet d'identifier efficacement les points formant des pics, néanmoins elle traite indifféremment les points très excentrés et les déplacements courts plus réalistes (**Figure 22**). En effet, tous les points correspondant à un changement de direction sont ici considérés comme des points faux et sont éliminés du jeu de données. La perte de données ainsi engendrée est par conséquent très importante avec 16% de données éliminées en plus de celles déjà filtrées par les valeurs seuils d'indicateurs de précision, et risquerait d'introduire un biais important dans l'analyse des données.

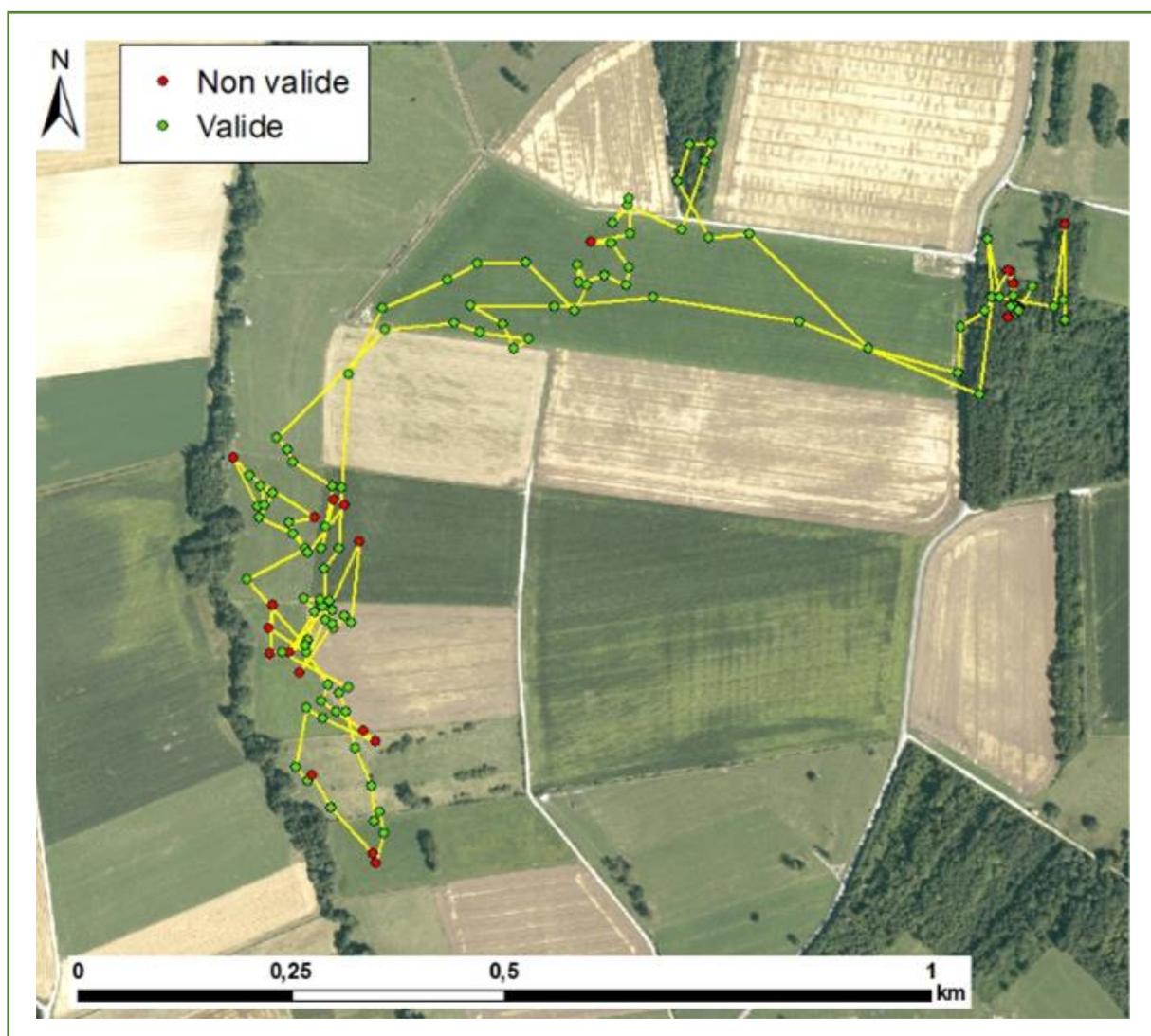


Figure 22. Données de localisations éliminées (en rouge) ou conservées (en vert) après filtrage selon la méthode du filtrage médian. Les données sont enregistrées toutes les cinq minutes

5.2.3. Méthode du lissage médian

Cette méthode développée par [Gupte et al. \(2022\)](#) consiste à ajuster la position des points de manière à réduire l'importance des pics. Contrairement à celle du filtrage médian, cette méthode ne va pas éliminer les points considérés comme aberrants mais va les déplacer sur leur position attendue. La méthode de calcul de la position attendue est identique à celle de la méthode du filtrage médian.

Ici aussi, un premier filtrage des données a été réalisé à partir des seuils d'indicateurs de précision précédemment définis. Le nombre de k voisins inclus dans le calcul de la position médiane (position attendue) est également de six précédant et suivant le point focal. Cette analyse a été réalisée avec le package 'atlastools' ([Gupte, 2022](#)).

Ce lissage des données modifie par ailleurs totalement l'allure du trajet de l'animal équipé en créant de nouveaux points théoriques qui ne sont pas nécessairement plus précis que les points initiaux (**Figure 23. Comparaison d'un trajet brut (en jaune) et d'un trajet filtré selon la méthode du lissage médian (en rose)**). Les données sont enregistrées toutes les 5 minutes). Cette méthode ne semble ainsi pas adaptée aux analyses prévues pour cette étude et ne sera par

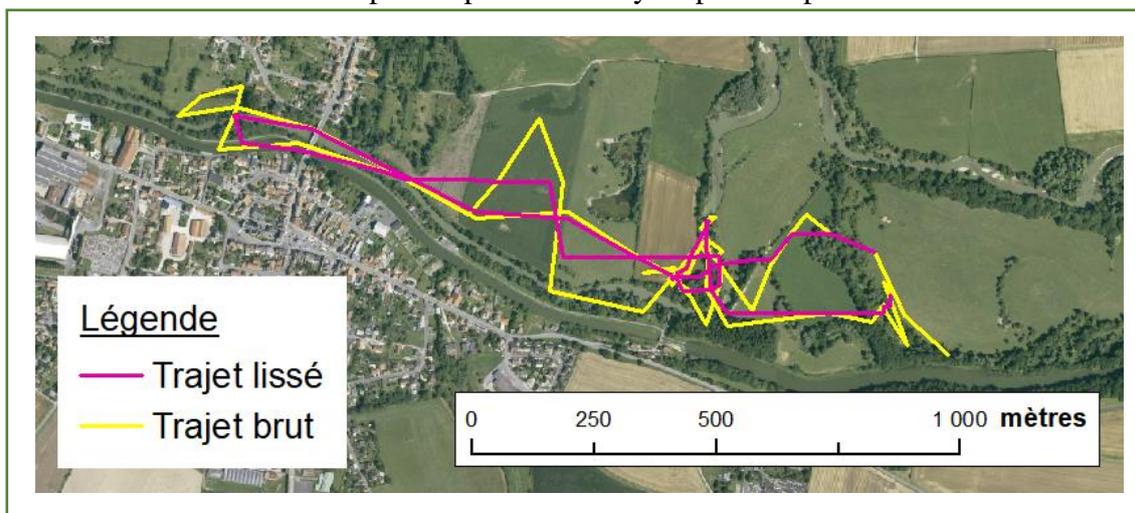


Figure 23. Comparaison d'un trajet brut (en jaune) et d'un trajet filtré selon la méthode du lissage médian (en rose). Les données sont enregistrées toutes les 5 minutes conséquent pas retenue.

5.2.4. Méthode du pic acceptable

Si un pic important est usuellement considéré comme un mouvement faux, il est en revanche difficile de définir à partir de quand un pic est considéré comme important. Dans la littérature, il est en effet admis que le déplacement rapide d'un animal dans une direction puis son retour rapide sur ses pas est plus probablement un mouvement faux qu'un réel déplacement (Bjørneraas et al., 2010).

Dans ce contexte, nous avons cherché à définir des limites au-delà desquelles un tel mouvement peut raisonnablement être considéré comme irréaliste compte tenu de l'erreur de localisation propre aux dispositifs GPS, des variations d'intervalle de temps entre les points, de la suppression de points nuls et des habitudes de déplacements de l'espèce suivie.

Pour ce faire, nous nous sommes basés sur le cas d'un animal au gîte dans un terrier, c'est-à-dire statique dans un milieu générant de l'imprécision.

Du fait de l'erreur de localisation intrinsèque au dispositif GPS, les positions de l'animal ne seraient pas enregistrées strictement à l'emplacement du terrier mais tout autour de celui-ci dans un « cercle de présence probable » dont le rayon serait égal à l'erreur de localisation (). Par extension, la position réelle de l'animal se trouverait quelque part dans un rayon égal à l'erreur de localisation (LE) autour du point enregistré par le collier GPS.

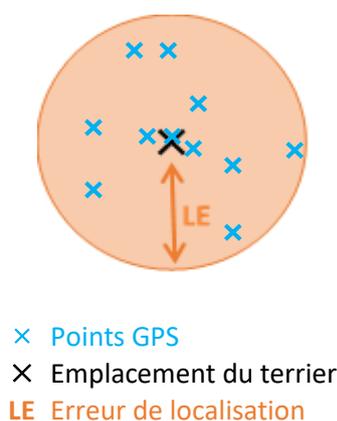


Figure 24. Schéma représentatif du cercle de présence probable

Ainsi, si l'animal est immobile, alors tous les points GPS doivent se trouver dans le cercle de présence probable. Par conséquent, ils ne peuvent pas être éloignés de plus de $2 \times LE$, c'est-à-dire le diamètre du cercle (Figure 24).

Réciproquement, si l'animal se déplace selon ses habitudes, alors la distance entre deux points GPS successifs $N-1$ et N doit être comprise entre $2 \times LE$ et $2 \times LE + d$ (**Figure 25**), où d correspond à une distance de déplacement propre aux habitudes de l'espèce.

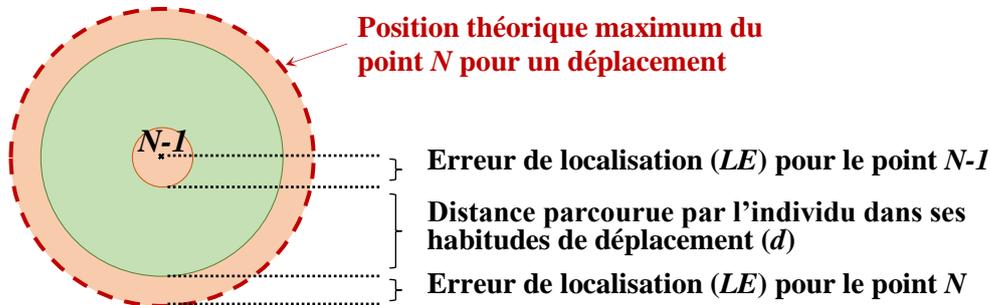


Figure 25. Schéma représentatif de la position théorique du point N

Un mouvement d'aller-retour considéré comme irréaliste peut alors se traduire par l'ensemble des conditions suivantes :

- L'animal se rend vers la position N de manière inhabituellement rapide :
La distance entre $N-1$ et N est supérieure à $2 \times LE + d$.
- L'animal se rend vers la position $N+1$ de manière inhabituellement rapide :
La distance entre N et $N+1$ est supérieure à $2 \times LE + d$.
- L'animal retourne à sa position de départ :
La distance entre $N-1$ et $N+1$ est inférieure à $2 \times LE$.

Le « pic acceptable » peut ainsi être défini selon les paramètres représentés sur la **Figure 26**.

- Le paramètre D_{N-1} est la distance entre les points $N-1$ et N .
- Le paramètre D_N est la distance entre les points N et $N+1$.
- L'angle A_N correspond à l'angle interne formé entre les points $N-1$, N et $N+1$.

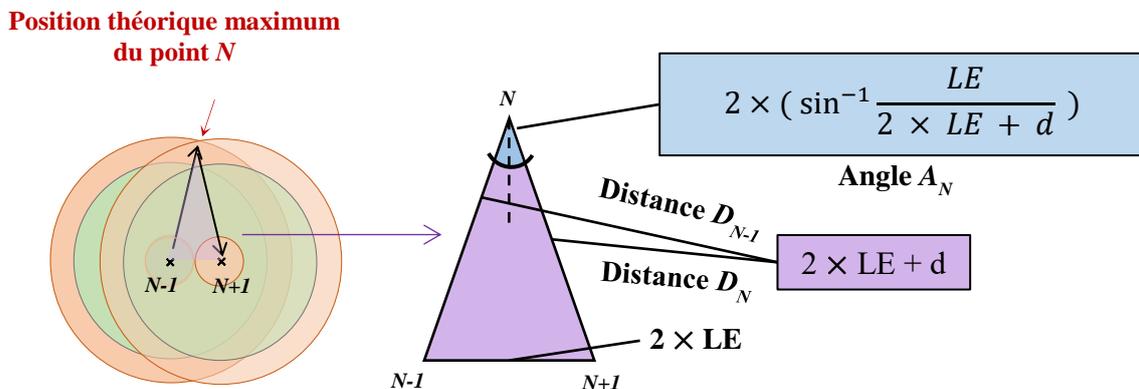


Figure 26. Schéma représentatif du pic acceptable et des paramètres de mouvement associés

Pour cette étude, la valeur de LE utilisée est celle calculée à partir des données tests. Les précédentes analyses ayant montré une influence de l'intervalle de temps (IT) sur l'erreur de localisation, ce paramètre est intégré dans l'expression de LE . Le paramètre LE est alors défini par l'équation

$$LE = a \times IT + b$$

avec a et b les coefficients de la droite de régression établie entre l'erreur de localisation (LE) et l'intervalle de temps entre les points (IT). Le paramètre d a lui été déterminé à partir des données de suivi des individus équipés.

De la même façon, IT est intégré dans l'expression de d par l'équation

$$d = a' \times IT + b'$$

avec a' et b' les coefficients de la droite de régression établie entre la distance entre les points (d) et l'intervalle de temps entre les points (IT). Le paramètre d correspond donc ici à la vitesse de déplacement des individus. Ce paramètre étant propre à chaque individu, son calcul a été réalisé indépendamment pour chaque raton laveur.

Ainsi, un point N était considéré comme aberrant et éliminé si :

- La distance D_{N-1} était supérieure ou égale à $2 \times (a \times IT + b) + (a' \times IT + b')$
- La distance D_N était supérieure ou égale à $2 \times (a \times IT + b) + (a' \times IT + b')$
- L'angle A_N était inférieur à $2 \times \frac{(a \times IT + b)}{2 \times (a \times IT + b) + a' \times IT + b'}$)

Le calcul des paramètres et l'élimination des points considérés comme aberrants ont été réalisés séparément selon le modèle et la programmation du collier. Le filtrage est appliqué plusieurs fois, jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de points éliminés de manière à supprimer les séries de points aberrants.

Au terme de ce traitement, moins de 3% des données déjà filtrées par les indicateurs de précision des colliers ont été éliminées (**Tableau 7**). C'est nettement moins que les autres méthodes testées. Le jeu de données global ainsi obtenu est celui utilisé pour les analyses de l'article présenté dans la partie III de ce volet.

Tableau 7. Récapitulatif du nombre de données éliminées et conservées à chaque étape de filtrage

Type de filtrage	Nombre de points éliminés	Nombre de points restants	Pourcentage de points restants	
			/ données brutes	/ données filtrées
COLLIER LOTEK				
Aucun	-	15228	100 %	-
Points non nuls	7873	7355	48,3 %	-
DOP ≤ 11	176	7169	47,1 %	97,5 %
Satellites > 3	1135	6034	39,6 %	84,2 %
Pic acceptable – tour 1	383	5651	37,1%	95,0 %
COLLIER AGOM				
Aucun	-	48607	100 %	-
Points non nuls	20855	27852	57,3 %	-
DOP ≤ 12,5	337	27515	56,6 %	99,1 %
Pic acceptable – tour 1	2104	26411	54,3 %	96,0 %
Pic acceptable – tour 2	307	26104	53,7 %	98,8 %

Par ailleurs, les résultats semblent cohérents visuellement puisque les pics les plus importants visuellement sont éliminés (**Figure 27 ci-contre**).

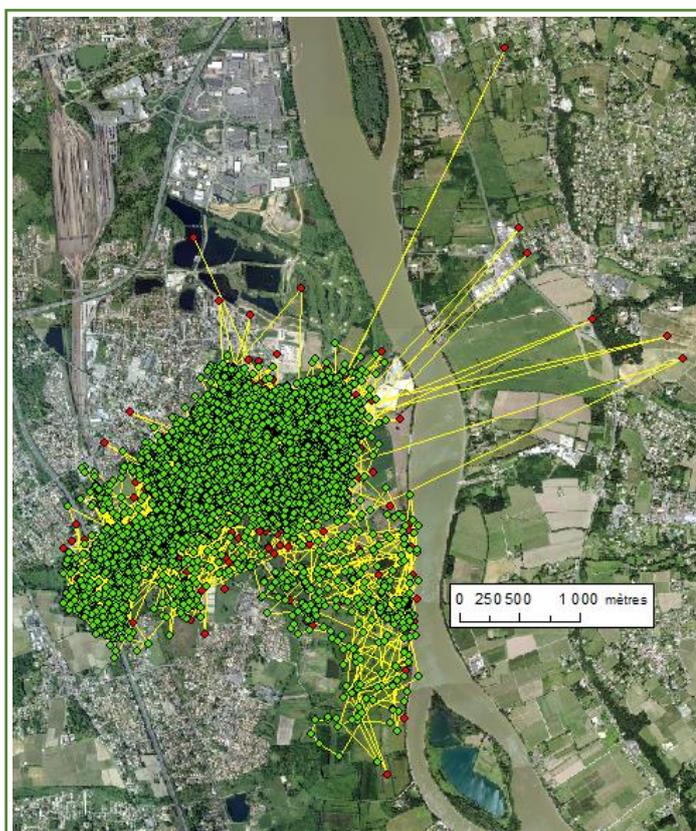


Figure 27. Données de localisations éliminées (en rouge) ou conservées (en vert) après filtrage selon la méthode du pic acceptable pour l'ensemble des individus suivis en Gironde. Les données sont enregistrées toutes les cinq minutes.

De même les longs déplacements en ligne droite sont conservés (**Figure 28**).

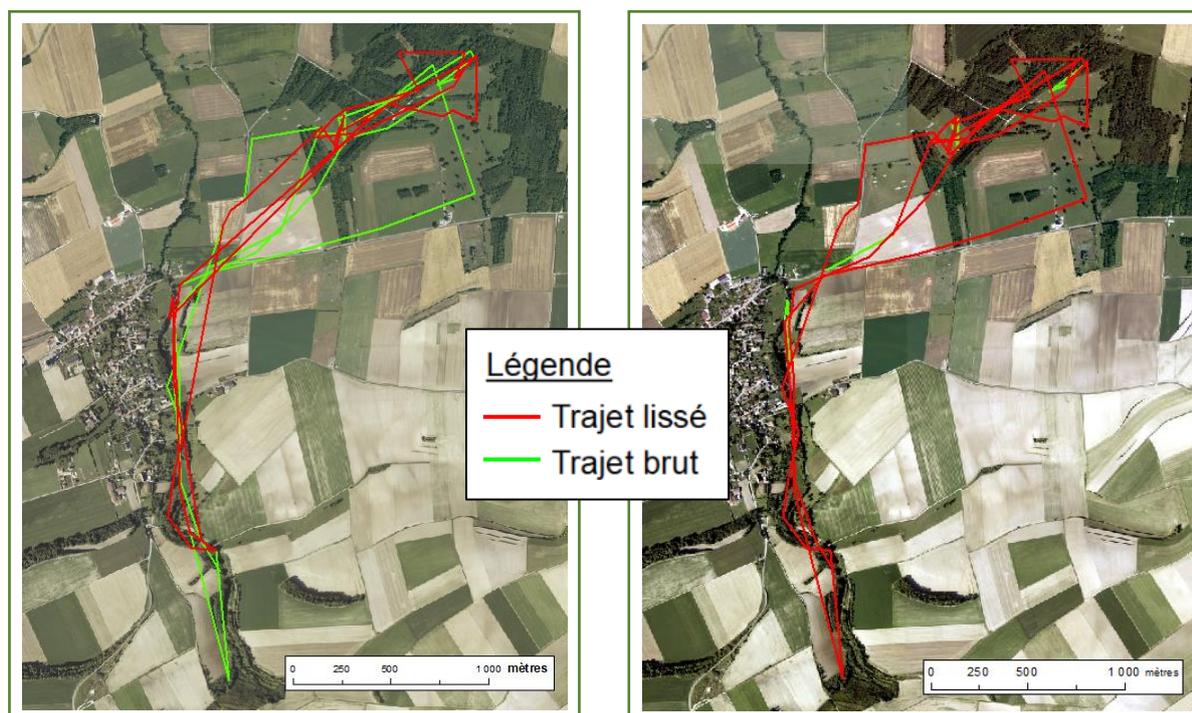


Figure 28. Comparaison d'un trajet brut (en vert) et d'un trajet filtré (en rouge) selon la méthode des seuils biométriques (à gauche) et selon la méthode du pic acceptable (à droite). Les données sont enregistrées toutes les 5 minutes.

La méthode du pic acceptable permet d'adapter la taille du pic, autrement dit les paramètres définissant un point aberrant, en fonction de l'intervalle de temps entre les points, de la programmation des colliers et des habitudes de déplacement des individus.

Cette méthode peut être améliorée avec des données tests plus complètes qui permettraient de tenir compte des variations d'erreur de localisation liées à l'intervalle de temps dans le cas des données des colliers Lotek. Par ailleurs, l'erreur de localisation LE et la distance d parcourue par l'individu dans ses habitudes de déplacement sont exprimées en fonction de l'intervalle de temps IT par une fonction linéaire (droite de régression), or la relation qui lie ces paramètres n'est pas parfaitement proportionnelle. Ainsi, il serait intéressant de tester différentes expressions dérivées à partir des données empiriques pour définir une équation plus adaptée aux données de localisation.

Enfin, il est prévu que cette méthode soit testée sur d'autres modèles de colliers et d'autres espèces animales en vue de relever et corriger les limites qui n'auraient pas été mis en évidence sur ces données de suivi.

III. Article : First look on the home range, movement and habitat selection of the invasive Northern Raccoon (*Procyon lotor*) in France through two contrasted populations

Manon Gautrelet^{1,2,3} Jean-François Gerard⁴, Rémi Helder², Pascal Fournier³, Christine Fournier-Chambrillon³, Pauline Hubert², Estelle Isère-Laoué³, Lucille Capitaine², Maëlle Dupuy³, Lucie Dispan de Floran², Clémence Alleman², Alain Devos¹

¹URCA-GEGENAA, 51571 Reims, France

²URCA-CERFE, 08240 Boulton-aux-Bois, France

³GREGE, 33730 Villandraut, France

⁴INRAE-CEFS, CS 52627, 31326 Castanet-Tolosan, France

Acknowledgments

We thank the local licensed trappers associations in the Marne and Gironde departments for their invaluable help in the capture of free-ranging raccoons. This work would not have been possible without Maden Le Barh, Philippe Ziegelmeyer and Simon Maudet (URCA-CERFE), Chloé Baduel, Léa Ferrand and Mattéo Tauzin (GREGE), Freddy Talarico, Audran Le Gourrierc and Adrien Le Carpentier (Fédération des Chasseurs de la Marne (FDC51)), who actively participated in tracking equipped raccoons. Thanks to the commune of Villenave d'Ornon, particularly Isabelle Maille, the MRRNP and the Office National des Forêts for providing access to the study sites.

Abstract

Introduction of Invasive Alien Species (IAS) is one of the main threats to biodiversity. The Northern Raccoon (*Procyon lotor*), here after named 'Raccoon', recently introduced and rapidly expanding in three main populations in France, is one of the 47 IAS of concern in the European Union. At this date, there is no study on the ecology of the Raccoon in France, yet the acquisition of knowledge of the species in its new environment is an essential step for a better evaluation of its impacts and improving its management. We studied space use and habitat selection by French raccoons in a rural population in the Marne department, and in a suburban population in Gironde department, respectively, by tracking 14 individuals with GPS collars between May 2019 and August 2021. We estimated the home ranges' size using Minimum Convex Polygon (MCP), adaptative- Local Convex Hull (a-LoCoH) and dynamic Brownian Bridge Motion Model (dBBMM). Habitat selection was studied at the second and third order using Ivlev's electivity index and integrated Step Selection Analysis (iSSA) models, respectively. Our results show that raccoons of the rural population have home ranges twice larger than those of the suburban population. Habitats are selected differently according to the population, highlighting the great plasticity of the Raccoon. Woodlands are the most used habitats for both populations, however anthropized areas also appear to be very attractive for the rural population. Surprisingly, this is not the case for the suburban population, which tends to avoid these habitats in favor of the wetland.

Keywords *Procyon lotor* · Home range · Habitat selection · Invasive Alien Species · GPS tracking · France

Introduction

Invasive Alien Species (IAS) are now recognized as a major cause of biodiversity decline (Keller et al. 2011). In most cases, IAS are introduced by humans, intentionally or not, and are propelled into a new environment within which they define their own ecological niche, often to the detriment of native species (Capellini et al. 2015). Animal species can in particular become predators of native species, or their competitors for food or resting sites, and can transmit or facilitate the transmission of pathogens to wild and domestic fauna (Mooney and Cleland 2001). Responding to this threat, the European Parliament adopted in 2014 the Regulation (EU) No. 1143/2014 encouraging member states to undertake scientific researches ‘to develop an adequate knowledge base to address the problems raised by invasive alien species’. Then, in 2016, the list of 47 IAS of Union concern is adopted (Commission Implementing Regulation (EU) 2016/1141).

The Northern Raccoon (*Procyon lotor*), here after named ‘Raccoon’, a Procyonid native to North America, is on this list following its introduction to Europe in the last century. Its opportunistic omnivorous diet and opposable thumb give it prehensile abilities that enable it to consume food of animal, plant or human origin (Zeweloff 2002; Whiteside 2009). The species is also known to be a major predator of a wide variety of prey, including waterfowl (Ikeda et al. 2004; Bartoszewicz et al. 2008; García et al. 2012), songbirds (Schmidt 2003), bats (Cichocki et al. 2021), amphibians (Matsuo and Ochiai 2009), crustaceans (Oe et al. 2020) and sea turtles (Munscher et al. 2012; Urbanek et al. 2016). Although considered a forest-dwelling species, its generalist habits enable the Raccoon to exploit a wide variety of environments. In its native area, it can be found in forests (Owen et al. 2015), wetlands (Greenwood 1982), coastal areas (Rulison et al. 2012), agricultural areas (Beasley 2005) and urban and suburban areas (Smith and Engeman 2002). As a synanthropic species, the Raccoon is known to cause significant damage to crops and human settlements (Beasley and Rhodes 2008). It can also be hosts to the specific nematode *Baylisascaris procyonis* that can be transmissible to humans through accidental ingestion of eggs contained in raccoon feces. This parasite can cause severe neurological lesions and can lead to death, making it a major public health concern (Sorvillo et al. 2002).

In Metropolitan France, three populations have been identified and are expanding rapidly. Recent findings by Larroque et al. (2023) demonstrate that these three populations are the result of distinct introductions. The oldest population appears in 1960s from individuals brought as pets by North Atlantic Treaty Organization (NATO) soldiers based at the Laon-Couvron military base in the Aisne department. Over the last few years, this population has joined those

resulting from the colonization of Belgian, Luxembourg and German populations to form the largest raccoon population in France, which covers the entire northeast quarter of the country (Léger 2003; Larroque et al. 2023). A second population emerged in the late 1970s in Auvergne region, probably after individuals escaped from zoos or were released into the wild by private individuals. After a long period of latency, the number of raccoon observations exploded in the 2000s (Léger and Ruetta 2014). The third population appeared in the early 2000s, probably also as a result of animals released or escaped from captivity. It is located in the Gironde department and is concentrated to the southeast of the Bordeaux metropole, in the communes of Villenave d'Ornon, Cadaujac and Saint-Médard d'Eyrans (Léger and Ruetta 2014). Highly dynamic, this population is located at the heart of the French relict range of the critically endangered European mink (*Mustela lutreola*), for which it represents a major threat.

Knowing how raccoons use space and habitats in their new environment is an essential step towards better risk assessment and population management. Generally speaking, home range size depends on the spatial distribution of food resources, resting sites and refuges against predators that an animal finds in the environment (Powell 2000). Thus, measuring the size of the raccoon's home range provides valuable information about the quality of the environments it colonizes (Powell and Mitchell 2012). Similarly, the intensity with which different habitats are used by animals is closely correlated with the availability of resources within those habitats (Manly et al. 2002). By identifying habitats the most selected by the Raccoon, it would therefore be possible to determine where the most important resources for the species are located in the environment. These data would also enable to assess the risk of spatial or dietary competition between Raccoon and native species using the same types of habitats. To date, however, there has been no scientific study of the spatial ecology of French raccoon populations.

In Europe, almost all studies on the spatial ecology of raccoons are based on radio tracking (Hohmann et al. 2000; Michler and Hohmann 2004; Frantz et al. 2005; Bartoszewicz et al. 2008; García et al. 2012). However, the recent emergence of GPS tracking allows to obtain a much larger amount of data, which enables to define home ranges more precisely (Walter et al. 2015; Evans et al. 2016) and to study habitat selection at a finer spatiotemporal scale (Cagnacci et al. 2010).

The main objective of our study was to obtain the first data on the spatial ecology of the Raccoon in France and to compare a 'rural' and a 'suburban' population. Firstly, we aimed at describing how raccoons use space by estimating their individual home ranges and core areas. Secondly, we studied habitat preferences at different scales by comparing (i) the proportions of different habitats within the individual home range and in the study area (second-order selection), and (ii) the observed and expected frequencies of location in the different habitats within the individual home range (third-order selection) (Johnson 1980; Beasley 2005).

We expect that individuals will predominantly exploit wooded and anthropized environments, which are known to be particularly attractive to the species (Zevloff 2002; Bozek et al. 2007). The significant differences between populations in terms of landscapes also lead us to assume that individuals will adopt different spatial ecology depending on the considered population.

Methods

Study areas

Fieldwork was conducted in two study areas, in north-eastern and south-western France, respectively (Fig. 1). The north-eastern study area was the Montagne de Reims Regional Natural Park (MRRNP, 54,170 hectares), a rural area hereafter named 'PNR51' (Fig. 1). The park is located in the west of the Marne department, between the cities of Reims in the north and Epernay in the south (Fig. 1). Its elevation ranges from 80 to 288 m above sea level. The climate is oceanic ('Cfb' in Köppen-Geiger classification; Peel et al. 2007) with rather moderate precipitations and cold temperatures: from 2019 to 2021, annual rainfall averaged 597 mm, while mean temperature was 6.2°C in January (coldest month) and 16.7°C in July (warmest month)¹. More than half of the study area (54%) was covered by open lands, mainly consisting in large cultivated fields. Woodland covered a total of 38%. It was dominated by deciduous broad-leaved tree species including sessile oak (*Quercus petraea*), pedunculate oak (*Q. robur*), European ash (*Fraxinus excelsior*), field maple (*Acer campestre*) and sycamore (*Acer pseudoplatanus*), but also included stands of Scotch pines (*Pinus sylvestris*), black pines (*P. nigra*), European spruces (*Picea abies*) and Douglas firs (*Pseudotsuga menziesii*). About 1% of the study area was covered by open wetlands, mainly located along streams and on the wooded plateau, and the remaining 7% was the anthropized area of the 65 municipalities composing the MRRNP.

¹ Data from www.infoclimat.fr for Reims-Prunay meteorological station

The south-western study area (1,795 ha) was a suburban area, hereafter named 'Junca33' (Fig. 1). It covered part of the communes of Villenave d'Ornon and Cadaujac, on the south-eastern border of the Bordeaux metropole and the western bank of the Garonne River (Fig. 1). As the trapping area was very restricted in this case, the study site was defined *a posteriori* as follows. We first applied to each individual home range (95%-dBBMM, see Home range and core area size) a buffer whose radius was the greatest distance recorded between two consecutive GPS fixes of the involved individual. We then superimposed the areas obtained for the different individuals. Finally, considering arbitrarily that the Garonne River (250 – 450 m in width) was too large to be crossed by raccoons, we excluded from the study area the part of the river that was beyond 30 m from the riverbank. With an elevation ranging from 3 to 25 m a.s.l., the Junca33 study area had virtually no relief. The climate of the region was oceanic with rather high temperatures: from 2019 to 2021, annual rainfall averaged 1013 mm, while mean temperature was 10.0°C in January (coldest month) and 19.5°C in July (warmest month)². The north and south of the study area (total 43%) was covered by anthropized areas including numerous buildings, roads and gardens, as well as a highway and a railroad. Moreover, 24% of the study area were covered by woodland, and 28% by open lands primarily consisting in vineyards in the west and wet meadows in the east. Woodland and meadows were mainly present in the Eau Blanche shallow valley, which crossed the study area from west to east, and supported in its eastern section a humid bocage including hay meadows and pastures, and an extensive network of ditches and riparian hedges associated with sedge meadows. Wetlands composed 5% of the study areas. Main tree species were the European ash and common alder (*Alnus glutinosa*), and main shrub species were the blackthorn (*Prunus spinosa*) and common hawthorn (*Crataegus monogyna*).

² Data from www.infoclimat.fr for Bordeaux-Mérignac meteorological station

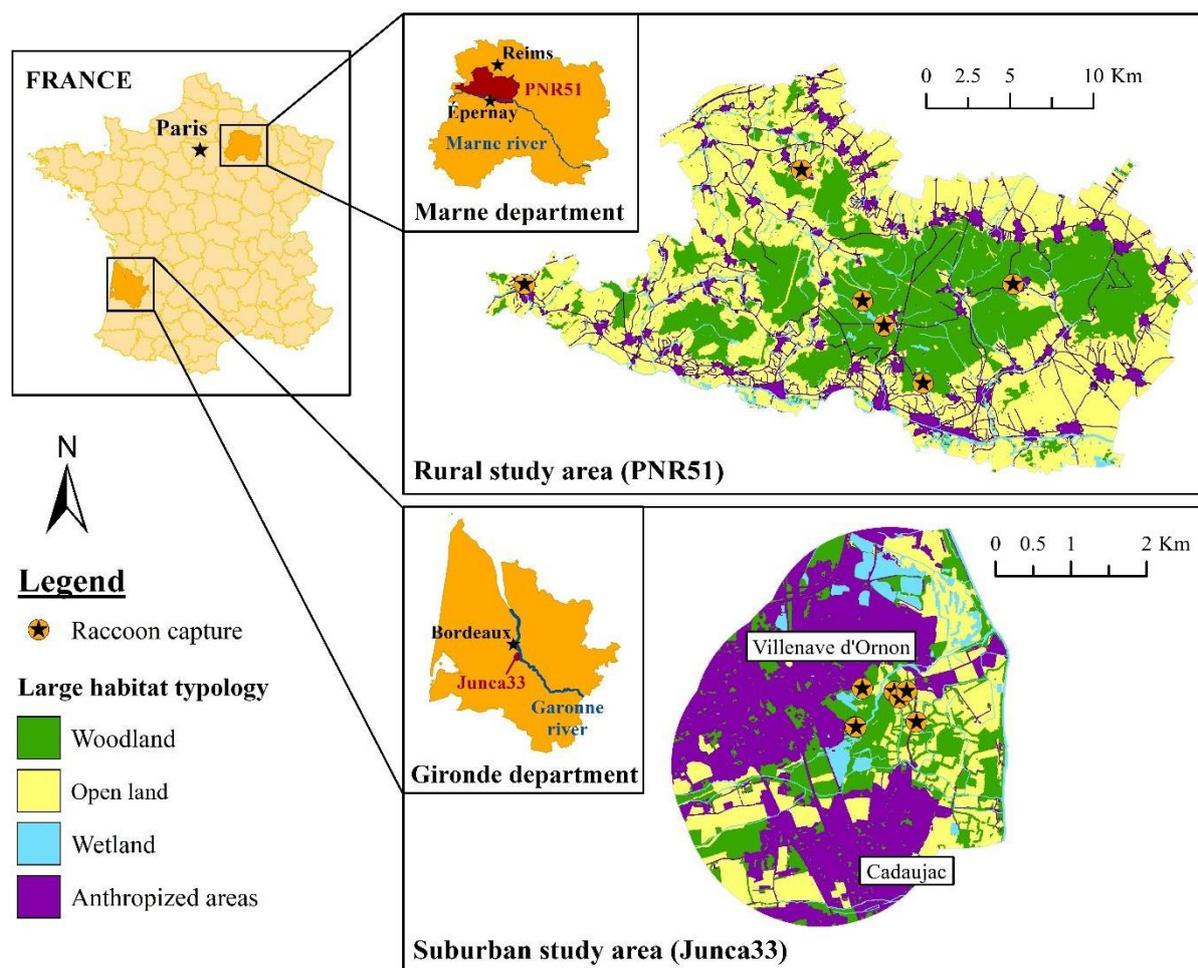


Fig. 1 Location of the PNR51 and Junca33 study areas, and for each of them, map of the four main habitat types (large habitat typology) and distribution of the raccoons captures

Captures and animal manipulation

For the PNR51, trapping of free-ranging raccoons was based exclusively on captures by licensed trappers as part of their declared trapping activity, not particularly targeting this species. The live-trapping took place between May 2019 and March 2020, then from March 2021 to April 2021, the interruption being due to the health crisis and technical defects of the collars. Various types of live-traps and baits were used, depending on the trapper. If a raccoon was caught and considered to be adult and in apparent good physical condition, we were contacted immediately by the trapper to fit the GPS collar.

Within the Junca33 site, targeted trapping sessions, partly shared with regulation campaigns run by the OFB (French Office of Biodiversity) and ADPAG (departmental association of licensed trappers), were conducted in March and July 2021 to fit the collars, and in October 2021 and April-May 2022, to recapture and control the equipped individuals or euthanize the raccoons whose monitoring had been completed. Raccoons were captured with single door live-traps (80 x 30 x 30 cm) baited with marshmallow, and checked every morning before 10.00 am.

Trapped raccoons were transferred to a known weight restraint cage (40x30x60 cm) covered by a blanket to limit stress. Individuals were then weighed inside the restraint cage using a load cell to determine the volume of anesthetic to be administered. A specially designed grid was inserted between the bars of the restraint cage to hold the animal immobile against one side of the cage, and inject anesthetics intra-muscularly between the bars of the cage.

Individuals were immobilized by a combination of medetomidine hydrochloride (Domitor®; 1 mg/ml) at a rate of 0.073 mg/kg, and ketamine hydrochloride (Imalgene1000 ®; 100 mg/ml) at a rate of 3.3 mg/kg. Raccoons weighing more than 4 kg were fitted with a GPS collar if it did not exceed 5% of their weight. During anesthesia, individuals were also sexed, measured, checked for external parasites and identified by microchip. Anesthesia was reversed by an intramuscular injection of atipamezol (Revertor®; 5 mg/ml) at a rate of 0.37 mg/kg of body weight. Finally, the individual was released at its capture site once it has regained alertness and sufficient mobility. Animals that could not be collared were euthanized. For the PNR51, euthanasia was carried out by the licensed trapper according to the methods approved by current regulations. For the Junca33, euthanasia was carried out under anesthesia using T61 ® intra-cardiac at a rate of 0.3 ml/kg (combination of embutramide (200mg/ml), mebezonium (26.95 mg/ml) and tetracaine (4.39 mg/ml)).

Raccoons' tracking

Two types of GPS collars were used. The first ones were the LiteTracks 140 RF produced by LOTEK®. These collars weighed around 175g and were fitted with a countdown drop-off system designed to detach the collar after 48 weeks of monitoring. They were fitted on eight individuals in the PNR51 site but had to be abandoned due to defective batteries preventing data download. The second type of GPS collars, with no drop-off system, was produced by the French company Agom-systèmes®. A first generation of collars weighing about 180g was fitted to four individuals in PNR51, but also had to be abandoned due to their low resistance. Finally, a second generation of collars, weighing between 210 and 220g (up to 230g for a collar with a bio-logger attached), was fitted to four individuals from PNR51 and 10 individuals from Junca33. Unfortunately, we found afterwards that these collars had caused injuries, sometimes very severe to 4/9 recaptured individuals, leading to the definitive end of monitoring. A publication on the difficulties encountered in tracking raccoons is planned.

GPS collars were programmed to take GPS fixes every night between 5pm and 5am Greenwich Mean Time (GMT) according to two alternative schedules. The first schedule recorded one point per five minutes (PNR51 and first Junca33 session) or ten minutes (second

Junca33 session) one night every two weeks. The second schedule recorded one point every hour on the remaining nights. Data was downloaded once every two weeks, on the day following recording on the first schedule. This was achieved by a UHF signal emitted from 12pm to 9 pm GMT for the 5 individuals of the Junca33 collared during the second capture session, and from 2pm to 11pm GMT for all other individuals.

GPS data cleaning

All collars were deployed outdoors, in both open and closed environments, for at least 24 hours. The test data thus collected was then used to calculate the location error and to set the thresholds of accuracy parameters for each collar type. The median collar location error was 12.9 m for LiteTracks and 17.0 m for Agom-systèmes® collars. Null fixes, fixes with Dilution Of Precision (DOP) ≥ 30 for LOTEK® collars or Horizontal Dilution Of Precision (HDOP) ≥ 12.5 for Agom-systèmes® collars, and outliers were removed. The fixation success rate was very low, with 48.3 % for LiteTracks and 57.3% for Agom-systèmes® collars.

Home range and core area size

Home ranges' and core areas' size were estimated using two geometric methods, the Minimum Convex Polygon (MCP) (Mohr 1947) and the adaptative Local Convex Hull (a-LoCoH) (Getz et al. 2007), and one probabilistic method, the dynamic Brownian Bridge Motion Model (dBBMM) (Kranstauber et al. 2012). The MCP approach is the simplest way to estimate home ranges and one of the most common methods in the literature, which enables our results to be compared with those of previous studies on spatial ecology. The a-LoCoH is a non-parametric method that has the advantage to consider hard boundaries like rivers, ponds or fenced highways (Getz and Wilmers 2004). The parameter a is defined for each individual as the greatest distance between any two GPS fixes (Getz et al. 2007).

The dBBMM, like the Kernel Density Estimator (KDE), predicts the probability of occurrence of an animal in a given area, and takes account of sampling irregularity. However, although the KDE method is the most widely used for estimating raccoon home ranges, we considered the dBBMM method less subjective since it accounts of the individual's actual movements and the temporal autocorrelation (Kranstauber et al. 2012), while the KDE uses a parameter h which is very sensitive to the user's choice (Getz and Wilmers 2004). For estimated home ranges using dBBMM, we chose a raster resolution of 30 m, a window size of 31, and a margin of 11 as parameters (Joly et al. 2022; Kranstauber et al. 2012). Individual home ranges and core areas were estimated using R 4.0.2 and the packages '*adehabitatHR*' (Calenge 2023)

for MCP and a-LoCoH and 'move' (Kranstauber et al. 2020) for dBBMM.

As tracking duration is susceptible to modify the size of home ranges (Powell and Mitchell 2012), we estimated the home ranges and core areas from the first 60 monitoring days for each individual (which correspond to the shortest tracking duration).

Both MCP and a-LoCoH methods being sensitive to the number of relocations used (Powell 2000; Perotto-Baldivieso et al. 2012), only points spatiotemporally independent were included in the estimation. The time interval required to achieve spatiotemporal independence was determined for each population using Pearson's correlation analysis (significance level $p = 0.05$) (Perotto-Baldivieso et al. 2012; Lombardi et al. 2022). Relocations were considered as independent at 50 minutes for the Junca33 population ($p = 0.06$) and 70 minutes for the PNR51 population ($p = 0.10$).

Home ranges and core areas were estimated for the period from 21 March to 23 September. Only individuals tracked for at least two months and with a minimum of 100 independent points and 100 steps of ten minutes were included in the analyses. Home ranges and core areas were defined at the 95% and 50% isopleths respectively, as commonly used in the literature (Beasley 2005; Laver and Kelly 2008; Byrne and Chamberlain 2011; Fiderer et al. 2019). Overlap between home ranges was quantified using 95%-dBBMM estimates and Sørensen's coefficient, *i.e.* common area / mean area of the two considered home ranges.

Habitat mapping

Mapping was carried out using ArcGIS® 10.2.2. Two habitat typologies were used in the present study. The first one, hereafter named 'large habitat typology', distinguished four habitats: 'woodland', 'open land', 'wetland' and 'anthropized areas'. This typology was created by combining the public geographical data provided by the National Institute of Geographic and Forest Information (French IGN) through the databases of BD-TOPO (from 1:8,000 to 1:50,000 scales) and the Graphic Parcel Register (RPG) (1:5000 scale). During the process, the highways, secondary roads, railroads and streams, which were linear elements in the geographic data sources, were transformed into areas using a buffer whose radius was 15 m, 5 m, 0.75 m, and 0.25 m, respectively. This habitat typology was used to map the entire study areas.

The second typology, hereafter named 'detailed habitat typology', included six habitats: 'artificial areas', 'gardens', 'crops', 'grassland', 'wetland' and 'woodland'. This typology was created by drawing polygons on aerial photographs (BD-ORTHO® - IGN - 1:2000 scale). The nature of habitats was given based on information provided by the IGN databases of the

BD_TOPO®, RPG® and BD_FORET® (1:5000 scale), the Map of Eau Blanche's Valley³ (1:2,000 scale) and the Map of wetlands of the MRRNP⁴ (1:5,000 scale) and supplemented by field surveys. This typology was used to map each 95%-dBBMM home range and its immediate surrounding, *i.e.* the area obtained by applying to each home range a buffer whose radius was the greatest distance recorded between two consecutive GPS fixes of the involved individual.

In both typologies, 'woodland' included forests, thickets and hedges, and 'wetland' included marshes, ponds, rivers and streams. 'Open land' of the large habitat typology gathered 'grassland' (*i.e.*, meadows and pastures) and 'crops' of the detailed habitat typology. 'Anthropized areas' of the large habitat typology gathered 'gardens' and 'artificial areas' of the detailed habitat typology, with 'artificial areas' including all types of buildings and transport infrastructures, as well as parking lots and cemeteries.

Habitat selection

Home ranges habitat composition

In order to examine whether certain habitats tended to be over- or under-represented in the home ranges with respect to the corresponding study area (second-order habitat selection), we computed for each habitat and individual Ivlev's index (Ivlev 1961)

$$I(p_i, p) = \frac{p_i - p}{p_i + p}$$

where p_i was the proportion of the considered habitat within the 95%-dBBMM home range estimates of individual i , and p , the proportion of the same habitat within the study area. Ivlev's index ranges from -1 (for $p_i = 0$) to 1 (for $p_i \neq 0$ and $p \rightarrow 0$), equals 0 when $p_i = p$, and is a strictly increasing function of the ratio p_i/p . In addition, it exhibits the smart property that $I(a, b) = -I(b, a)$. This index is regularly used to assess habitat selection (Doerr et al. 2005; Lovari et al. 2007; Flores et al. 2012; Londe et al. 2021).

Habitat selection and movement within home ranges

We investigated how habitats locally influenced the movements of each raccoon inside its home range, using integrated Step Selection Analysis (iSSA; Avgar et al. 2016; Signer et al. 2018) performed with RStudio 2023.03.0-386 and the 'amt' package' (Signer et al. 2018). We began retaining the series of at least three consecutive GPS locations that had been recorded at

³ Created by Ecosphère and provided by the commune of Villenave d'Ornon

⁴ Created and provided by the PNRMR

10-min intervals for the considered individual. Then, iSSA were implemented fitting a gamma distribution to the lengths of the observed steps (pairs of consecutive locations), and a von Mises distribution to the turning angles between consecutive steps (Signer et al. 2018). For each observed step that was not the first in a series, we then generated 20 steps starting from the same location, but whose length and turning angle were drawn at random using the previously fitted gamma and von Mises distributions. Afterwards, covariates of the observed steps and paired random steps were contrasted, using conditional logistic regression models.

In order to investigate how the habitats available in a single step influenced where the individual moved, we considered the model

$$(1) Y \sim \text{habitat}_{end} + L + \log \log (L) + \cos \cos (\alpha) + \text{stratum}(id).$$

In this model, the target variable Y takes value 1 for an observed step and 0 for a step randomly generated, whereas id is an identifier associating each observed step and its 20 paired random steps. Furthermore, among the covariates, habitat_{end} is a categorical variable indicating the habitat type in which the step ended, whereas L is the step's length, and α , its turning angle with respect to the previous observed step. Covariates L and $\log \log (L)$ are introduced in the model as potential modifiers of the scale and shape of gamma distribution used for generating the random steps; similarly, $\cos(\alpha)$, which varies between 1 (for a step exhibiting exactly the same direction as the previous one) and -1 (for a complete reversal), is introduced as a potential modifier of the concentration parameter of the used von Mises distribution (Signer et al. 2018; Beardsworth et al. 2021).

In order to investigate whether the habitat where the individual was found influenced the way in which it moved, we considered the model

$$(2) Y \sim \text{habitat}_{start} \times [L + \log \log (L) + \cos \cos (\alpha)] + \text{stratum}(id).$$

where habitat_{start} is a categorical variable indicating the habitat type in which the step began.

The two models were bootstrapped 20 times for every individual (mean models varying very little beyond 15 bootstraps). The 20 β -coefficients obtained for a given habitat were then compared to 0 using one-sample Wilcoxon test and reducing the test's threshold α to $0.05/k$, where k was the number of habitats to be tested (Bonferroni correction). We chose the habitat present in the home range of all individuals considered in the analyses as the reference habitat, i.e. 'woodland'. The habitat selection iSSA was applied to each population separately with the fine habitat typology.

Statistical comparisons

Home ranges and core areas estimates were log-transformed to normalize within-sample distributions (Shapiro-Wilk tests, $P > 0.08$) and homogenize variances (Levene tests, $P > 0.14$). Log-transformed estimates were then compared between study areas using F test. Levene test were performed using RStudio 2023.03.0-386, and more specifically the package 'car' (Fox and Weisberg 2019).

Woodlands being the only habitat present in all the home ranges, we chose it as reference habitat to perform statistical comparisons. The values of the Ivlev's index obtained for woodlands were therefore compared with those obtained for any other habitat. We performed these comparisons for each study area, using paired-sample Wilcoxon test and reducing the test's threshold α to $0.05/k$, where k was the number of habitats compared to woodlands (Bonferroni correction). In the same way, the 20 bootstrapped β -coefficients obtained for a given habitat in iSSA model with woodland as habitat reference were compared to 0 using one-sample Wilcoxon test and reducing the test's threshold α to $0.05/k$, where k was the number of habitats to be tested.

Average step length was calculated for each individual then compared between study areas, using both Mann-Whitney U test to detect a possible difference in central tendency and Fligner-Killeen test to detect a possible difference in dispersion. The same was done for average cosine of the turning angle. Furthermore, we expected step length and cosine of the turning angle to be lower within a habitat when the latter was attractive (and supposedly used for foraging). We thus calculated for each habitat the median of the individual β -coefficients obtained for step length (model 2), the same median for the cosine of turning angle (model 2), and the median of the sign-reversed β -coefficients obtained for habitat selection (model 1). We then tested whether these three medians varied qualitatively in the same way across habitats, using Kendall's concordance coefficient W . We used the R package 'vegan' (Oksanen et al. 2022) for

this test.

All graphics presented in this study were created using the package ‘ggplot2’ (Wickham 2016).

Results

Raccoons monitoring

A total of 18 individuals were collared on the PNR51 site (2 females and 16 males). However, two of them were never found, and four others were equipped with defective collars that prevented their data from being recovered. Ten individuals were collared in the Junca33 site (6 females and 4 males). Eventually, seven individuals per site had enough data within the selected period to be included in the analyses (Table 1). As the sex ratio was too unbalanced within each population, males and females were analyzed together.

Table 1 Raccoons’ home range and core area size (in ha) for the first 60 days of monitoring, in the rural (PNR51) and suburban (Junca33) populations, using Minimum Convex Polygon (MCP), adaptative Local Convex Hull (a-LoCoH) and dynamic Brownian Bridge Motion Model (dBBMM)

Home range size and core area size for the first 60 days of monitoring (in hectares)								
Raccoons	Sex	Capture date	MCP		a-LoCoH		dBBMM	
			95% Home range	50% Core area	95% Home range	50% Core area	95% Home range	50% Core area
<u>Rural population (PNR51)</u>								
Remington	M	2021-04-28	113,5	23,4	69,2	11,5	115,7	17,6
Remy	M	2020-02-28	311,9	127,6	163,3	19,5	354,6	59,4
Renee	F	2020-03-06	80,9	27,6	54,9	9,0	83,3	15,0
Retame	M	2019-05-15	200,3	39,7	77,2	11,7	138,7	18,5
Ricrac	M	2021-04-06	287,4	121,5	165,4	40,4	303,7	70,9
Rony	M	2019-05-16	39,4	10,7	27,9	3,6	46,4	5,2
Rosie	F	2019-06-09	138,1	28,1	33,8	6,6	96,1	10,7
		Mean ± SD	167.4 ± 103.3^a	54.1 ± 48.9	84.5 ± 57.3^b	14.6 ± 12.4	162.6 ± 118.2^c	28.2 ± 25.9
<u>Suburban population (Junca33)</u>								
Rain	F	2021-07-13	24,6	7,5	21,1	6,3	28,9	7,8
Rebelle	F	2021-03-09	57,8	25,6	43,9	8,9	62,6	14,3
Richard	M	2021-03-09	23,0	3,3	19,2	3,1	25,1	4,2
Rita	F	2021-03-09	61,8	15,9	40,2	8,5	60,6	12,3
Rodeo	F	2021-03-09	74,1	26,8	49,6	12,1	80,8	17,2
Rohingyas	F	2021-07-13	81,9	20,7	45,3	11,2	93,9	20,5
Romane	F	2021-03-09	52,0	29,2	34,3	10,0	55,2	13,0
		Mean ± SD	53.6 ± 22.7^a	18.4 ± 10.0	36.2 ± 12.0^b	8.6 ± 3.1	58.2 ± 25.1^c	12.8 ± 5.5

Values with same superscript are significantly different (*F* test)

Home ranges and core areas size

Home range estimates computed for the 60 first monitoring days (Table 1) were significantly larger in the PNR51 site than in the Junca33 site (MCP $F_{1,12} = 9.372$, $P = 0.010$; a-LoCoH $F_{1,12} = 5.463$, $P = 0.038$; dBBMM $F_{1,12} = 7.487$, $P = 0.018$). In contrast, core area estimates did not significantly differ between the two study areas (MCP $F_{1,12} = 5.411$, $P > 0.06$; a-LoCoH $F_{1,12} = 1.054$, $P = 0.32$; dBBMM $F_{1,12} = 1.776$, $P = 0.21$).

Habitat composition of home ranges

Habitat composition of 95%-dBBMM home ranges differed from that of the corresponding study area. In the PNR51 site (Fig. 2), open land was significantly under-represented with respect to woodland (Fig. 3a; Bonferroni adjusted $\alpha = 0.017$; $V = 0$, $P = 0.016$). This was not the case for wetland and anthropized areas, whose proportions were especially variable between individuals (Fig. 3a; Bonferroni adjusted $\alpha = 0.017$; wetland $V = 8$, $P = 0.375$; anthropized areas $V = 3$, $P = 0.078$). In the Junca33 site, anthropized areas were significantly under-represented in home ranges with respect to woodland, whereas open land and wetland were not (Fig. 3b; Bonferroni adjusted $\alpha = 0.017$; anthropized areas $V = 0$, $P = 0.016$; open land $V = 10$, $P = 0.578$; wetland $V = 1$, $P = 0.031$).

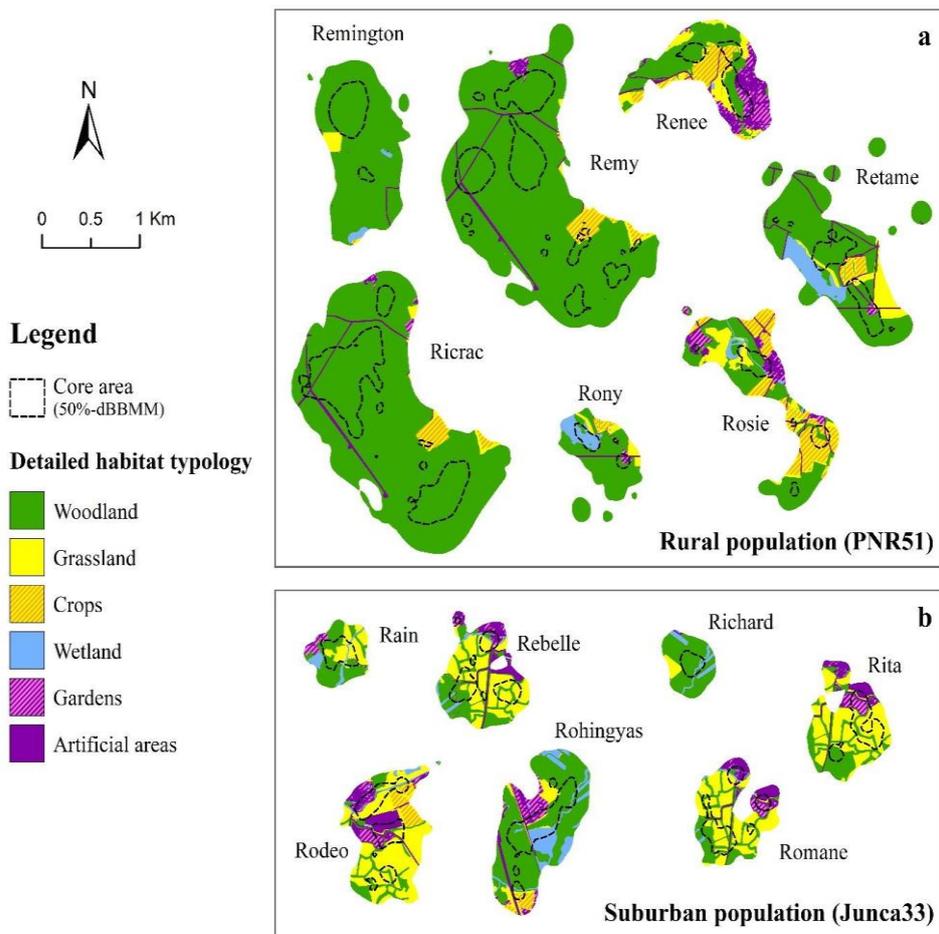


Fig. 2 Map of the habitat types (detailed habitat typology) within the 95%-dBBMM home ranges of the raccoons monitored in the PNR51 and Junca33 populations. Dashed lines: contour of the individuals' core areas (50%-dBBMM). Home ranges are arranged for easy viewing, their location does not correspond to their actual relative position

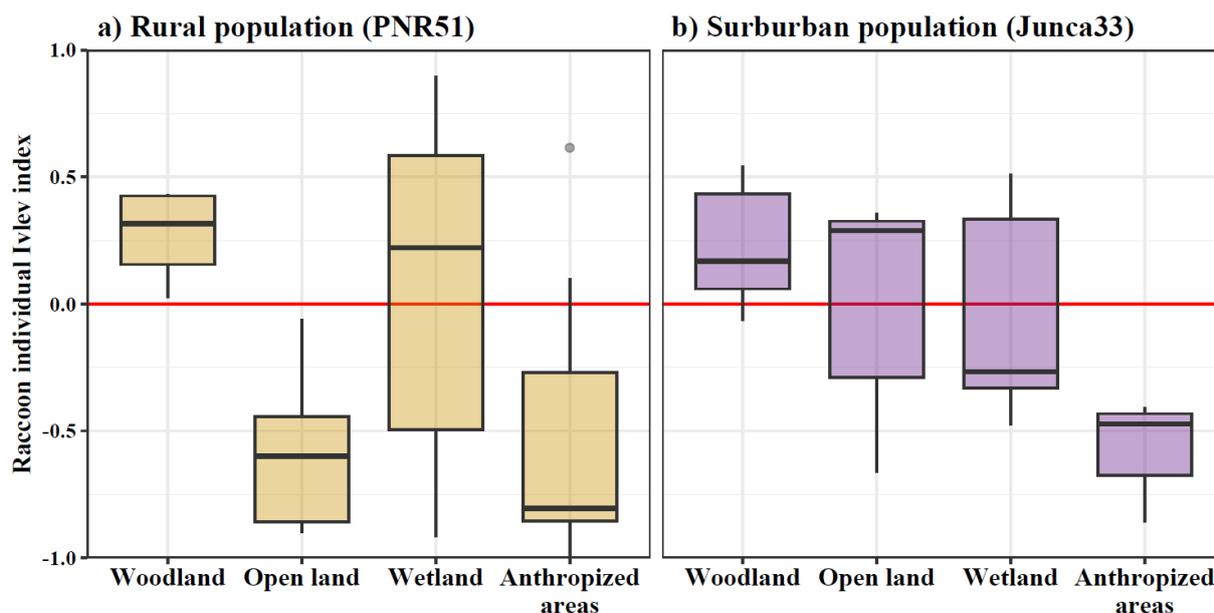


Fig. 3 Ivlev index comparing habitat composition (large habitat typology) of the 95%-dBBMM home ranges (n = 7) to that of the corresponding study area

Integrated Step Selection Analysis for habitat selection

Habitats totaling less than 1% of an individual's locations were discarded from the statistical analyses. Consequently, the habitat 'crops' was entirely ignored for the Junca33 population.

Moving individuals from both populations tended to be less attracted by grassland than woodland (Fig. 4). In contrast, attractiveness of wetland and anthropized areas (*i.e.* gardens and artificial areas) seemed to differ between populations: wetland appeared to be roughly as attractive as woodland in the PNR51 site, but often more attractive than woodland in the Junca33 site; furthermore, anthropized areas tended to be more attractive than woodland in the PNR51 site, and less attractive than woodland in the Junca33 site. Nonetheless, habitat attractiveness varied noticeably between individuals, even for those that were tracked simultaneously and lived in very close proximity of one another.

In the PNR51 population (Fig. 4a), gardens were more attractive than woodland for 5/7 raccoons (Bonferroni adjusted $\alpha = 0.007$, $P < 0.001$ in the five cases), and artificial areas were more attractive than woodland for 4/5 raccoons (Bonferroni adjusted $\alpha = 0.01$, $P < 0.001$ in the four cases). Four individuals in particular fed most of the time near or even in buildings: raccoons Retame and Rony, which home range included more than 70% of woodland (Fig. 2a), visited a corn shed every night during its monitoring; similarly, raccoons Rosie and Remy were used to fed during several weeks in the same compost and cherry tree, respectively. Nevertheless, gardens were simply as attractive as woodland for one individual (Remington),

and both gardens and artificial areas were significantly less attractive than woodland for another one (Renee; $P < 0.001$). Though grassland was less attractive than woodland for 4/7 individuals, it was more attractive than woodland for two raccoons, Ricrac and Retame (Bonferroni adjusted $\alpha = 0.007, P < 0.001$ in the six cases). Crops's relative attractiveness was variable among the five individuals having enough locations in this habitat type: they were more attractive than woodland for 2/5 raccoons and less attractive than woodland for 3/5 (Bonferroni adjusted $\alpha = 0.01, P < 0.001$). Similarly, wetland was more attractive than woodland for 2/5 individuals and less attractive than woodland for 3/5 (Bonferroni adjusted $\alpha = 0.01, P < 0.001$).

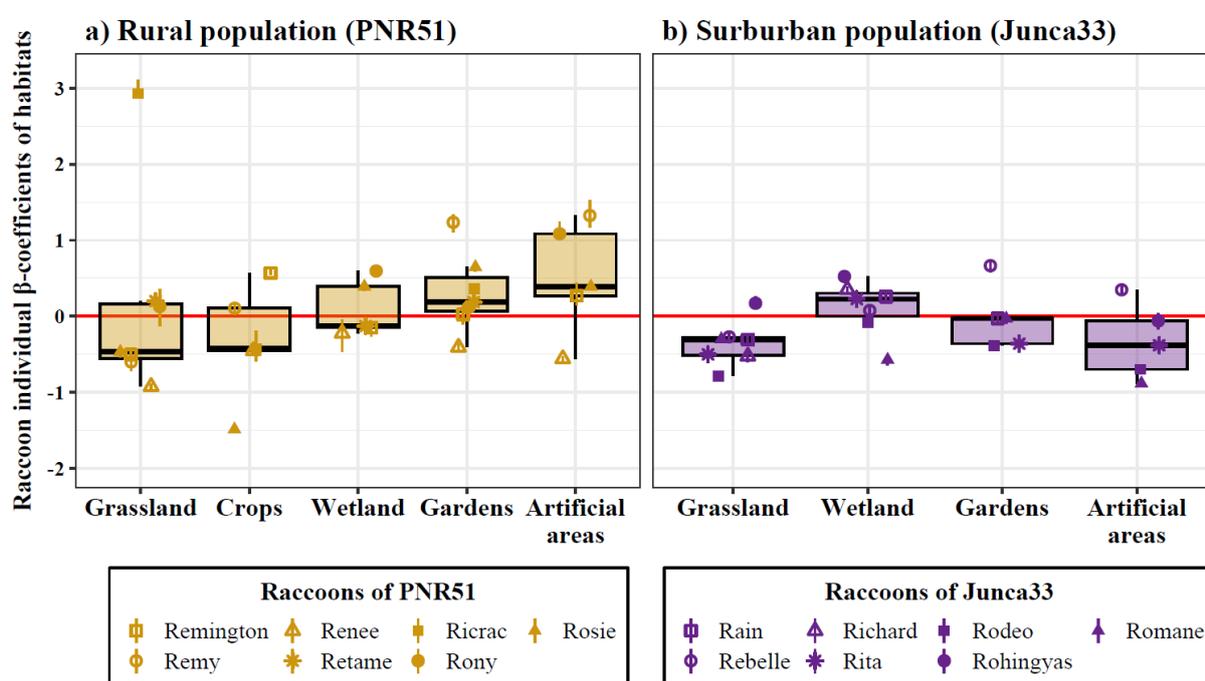


Fig. 4 Mean (geometrical symbol) and 25th / 75th percentiles (vertical line) of the bootstrapped β -coefficients obtained for each individual of the (a) rural and (b) suburban populations, in the habitat-selection iSSA model. Boxplots show the median and 25th / 75th percentiles of the individual means. The habitat typology used is the detailed habitat typology with woodlands as the reference habitat

In the Junca33 population (Fig. 4b), only one raccoon (Rebelle) was more attracted by artificial areas than woodland, *whereas* for 3/5 individuals this habitat was significantly less attractive than woodland (Bonferroni adjusted $\alpha = 0.01, P < 0.001$ in the four cases). Gardens' relative attractiveness was variable among monitored raccoons: they were less attractive than woodland for 2/5 individuals, more attractive for 1/5 (Bonferroni adjusted $\alpha = 0.01, P < 0.001$ in the three cases) and as attractive as woodland for 2/5 ($P > 0.15$). Grasslands, which exclusively consisted in wet meadows surrounded by riparian hedges, were less attractive than woodland for 6/7 individuals, and more attractive for the last one, namely

Rohingyas (Bonferroni adjusted $\alpha = 0.007$, $P < 0.001$ in the seven cases). Finally, wetland was the only habitat to often being more attractive than woodland: this was significantly the case for 4/7 raccoons, whereas only one individual (Romane) was significantly less attracted by wetland than woodland (Bonferroni adjusted $\alpha = 0.007$, $P < 0.001$ in the five cases).

Average step length calculated per individual did not significantly differ between the two study areas (PNR51: mean \pm SD = 56.0 \pm 21.4 m, n = 7; Junca33: mean \pm SD = 48.5 \pm 4.4 m, n = 7; Mann-Whitney test: $U = 17$, $P = 0.38$). However, it tended to be more variable in the PNR51 site than in the Junca33 site (Fligner-Killeen test: $\chi_1^2 = 3.304$, $P = 0.07$) because of a value especially low and two especially high in the PNR51 site (average step length; Rony: 23.1 m; Remington: 78.1 m; Ricrac: 87.1 m; other 11 individuals: 41.3 – 56.4 m). The same tests did not reveal any difference between sites for the average cosine of the turning angle (PNR51: mean \pm SD = -0.017 \pm 0.123, n = 7; Junca33: mean \pm SD = -0.063 \pm 0.103, n = 7; Mann-Whitney test: $U = 20$, $P = 0.62$; Fligner-Killeen test: $\chi_1^2 = 0.134$, $P = 0.71$), even though the highest value occurred in the PNR51 site (Ricrac: 0.071) and the lowest in the Junca33 site (Rebelle: -0.249).

Some individuals did not have enough series of three consecutive fixes within a given habitat to provide estimates of β -coefficients for this habitat in the iSSA model of movement patterns (model 2). As a consequence, no estimates were obtained for the habitat 'crops' in the Junca33 population.

In the PNR51 population, as expected, the median of the individual β -coefficients obtained for step length and cosine of turning angle increased as the median of the individual β -coefficients obtained for habitat selection decreased (Fig. 5a, 5c and 4a; Kendall's concordance: $W = 0.91$, $P < 0.005$). However, movement patterns varied noticeably between individuals. Whereas 3/5 individuals moved faster and 3/5 straighter in grassland and crops than woodland (Fig. 5a and 5c; step length and cosine angle: Bonferroni adjusted $\alpha = 0.01$, $P < 0.0001$ in the three cases), raccoon Renee did the reverse, even though as most other individuals she was little attracted by open land (step length and cosine angle: $P < 0.0001$). In wetland, 3/4 individuals moved faster and 3/5 straighter than in woodland (Fig. 5a and 5c; step length: Bonferroni adjusted $\alpha = 0.0125$, $P < 0.001$ in the three cases; cosine angle: Bonferroni adjusted $\alpha = 0.01$, $P < 0.001$ in the three cases). In gardens, almost all individuals moved more slowly than in woodland (Fig. 5a; Bonferroni adjusted $\alpha = 0.008$, $P < 0.001$ for 5/6 individuals) and 3/6 moved in a more tortuous way (Fig. 5c; cosine angle: Bonferroni adjusted $\alpha = 0.008$, $P < 0.006$ in the three cases). Only four individuals gave estimates for artificial areas, buildings

often limiting the number of GPS fixes recorded. The four individuals moved in different ways within this habitat (Fig. 5a and Fig. 5c). Remy's GPS fixes were recorded in a parking lot where garbage cans were stored, and his movements were clearly faster and more tortuous than in woodland (Fig. 5a and Fig. 5c; Bonferroni adjusted $\alpha = 0.0125$, $P < 0.0001$ for step length and cosine angle). Rosie's movements were faster than, but as sinuous as in woodland (Bonferroni adjusted $\alpha = 0.0125$; step length: $P < 0.0001$; cosine angle: $P > 0.03$). Rony, who daily used the same corn shed, moved more slowly and straighter than in woodland (Bonferroni adjusted $\alpha = 0.0125$, $P < 0.0001$ for step length and cosine angle). Finally, Renee, the only individual less attracted by artificial areas than woodland in the PNR51 population, had shorter steps but moved with the same tortuosity in the former than in the latter habitat (Bonferroni adjusted $\alpha = 0.0125$; step length: $P < 0.0001$; cosine angle: $P > 0.089$).

In the Junca33 population, contrary to what was expected, the median of the individual β -coefficients obtained for step length and cosine of turning angle did not tend to increase as the median of the individual β -coefficients obtained for habitat selection decreased (Fig. 5b, 5d and 4b; Kendall's concordance: $W = 0.11$, $P > 0.80$). Furthermore, though the raccoons monitored in this population had access to the same habitats in the same period, their movements also revealed a marked variability between individuals. This was the case for grassland, even though this habitat was little attractive for most raccoons: 2/5 individuals moved in a straighter way in grassland than in woodland, 1/5 in a more tortuous way (Fig. 5d; cosine angle: Bonferroni adjusted $\alpha = 0.01$, $P < 0.0001$ in the three cases), and 2/5 exhibited movements as sinuous as in woodland (Bonferroni adjusted $\alpha = 0.01$, $P > 0.05$ in the two cases). In wetland, 4/6 individuals moved more slowly and 1/6 in a faster way than in woodland (Fig 5b; Bonferroni adjusted $\alpha = 0.008$, $P < 0.0001$ in the five cases). In the same habitat, 3/6 moved straighter and 1/6 in a more tortuous way than in woodland (Bonferroni adjusted $\alpha = 0.008$, $P < 0.0001$ in the four cases). In gardens, 5/6 individuals went faster than in woodland but one (Rodeo) did the reverse, and 5/6 exhibited more tortuous movements than in woodland, but one (Rebelle) did the reverse (Fig. 5b and 5d; step length and cosine angle: Bonferroni adjusted $\alpha = 0.008$, $P < 0.0001$ in the six cases). In artificial areas, 5/5 individuals moved in a more tortuous way than in woodland (Fig 5d; Bonferroni adjusted $\alpha = 0.01$, $P < 0.0001$ in the five cases) but with very different speeds: three moved more slowly and one in a faster way than in woodland (Fig. 5b; Bonferroni adjusted $\alpha = 0.01$, $P < 0.0001$ in the four cases), whereas Rebelle, the only raccoon more attracted by artificial areas than woodland in the Junca33 population, moved at the same speed as in woodland, as she did in wetland.

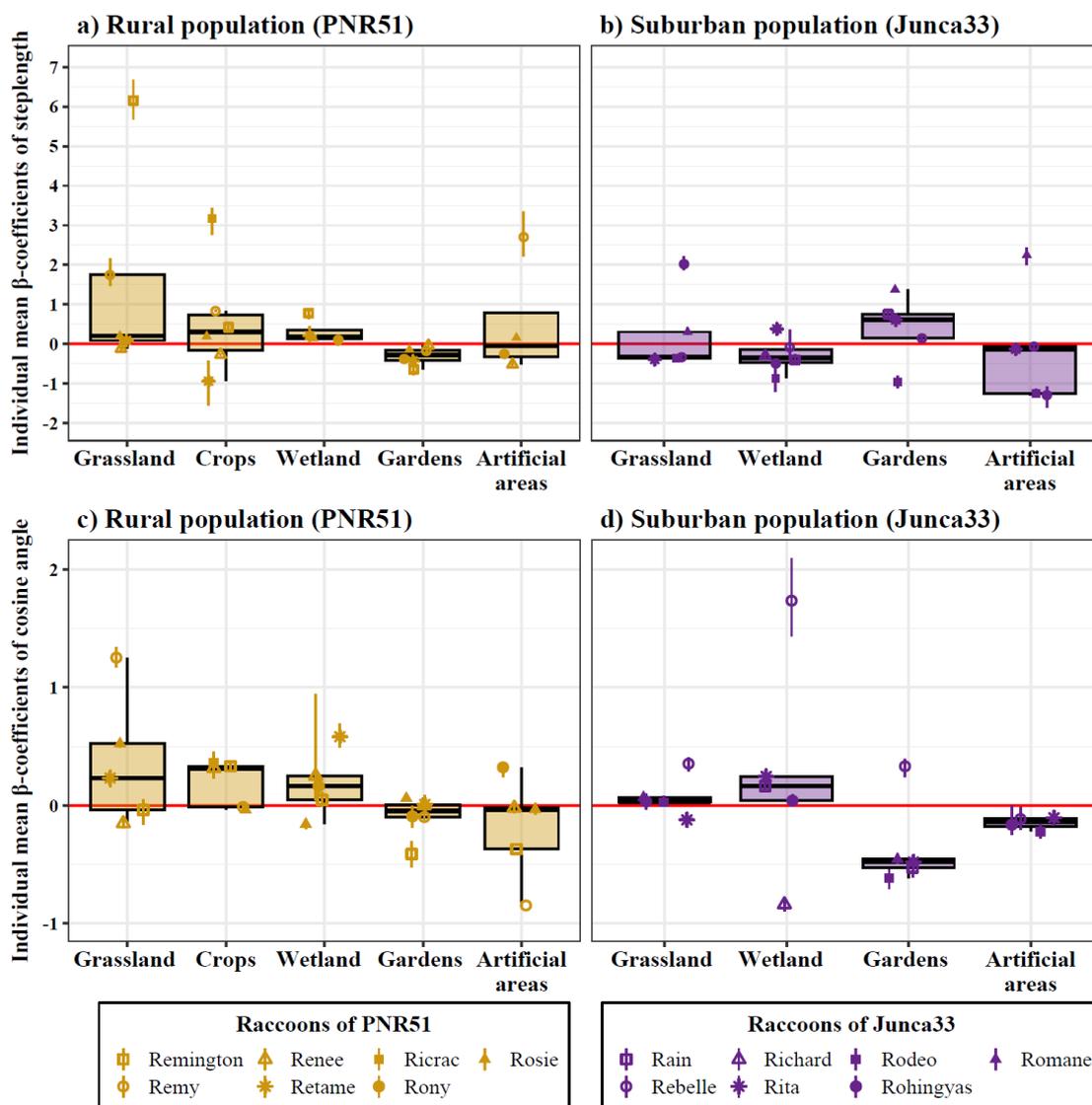


Fig. 5 Mean (geometrical symbol) and 25th / 75th percentiles (vertical line) of the bootstrapped β -coefficients obtained for (a, b) the step lengths and (c, d) cosine of the turning angles of each individual of the (a, c) rural and (b, d) suburban populations, in the movement patterns iSSA model. Boxplots show the median and 25th / 75th percentiles of the individual means. The habitat typology used is the detailed habitat typology with woodland as reference habitat

Discussion

Our study allowed to obtain the first data on the spatial ecology of the Raccoon in France. Although we couldn't track as many individuals for as long as we expected, making seasonal and gender comparisons impossible, we have provided pioneering results on the use of space and habitat selection by the species in its area of introduction.

Our results showed important disparities between the two populations, as notable in the size and composition of home ranges as in the selection of habitats between and within populations. While both populations showed a high attractiveness for woodlands, the use of other habitat typologies, particularly anthropized areas, differed considerably between both populations and individuals.

Spatial ecology in the PNR51 population

Our results show a great intraspecific variability in home range and core areas size. This may be due to an unequal distribution of vital resources within the site. Indeed, according to several authors, *e.g.* Powell (2000); Bartoszewicz et al. (2008); Beasley and Rhodes (2010), small home range and core areas means that it is not necessary for the animal to travel long distances to find food and resting sites, while a large home range is synonymous of a lack of resources available in the vicinity. However, intraspecific variability can also be explained by individual characteristics or past experiences (Zeloff 2002). For instance, Retame has a home range around three times larger than Rony's, yet both are males and were tracked in the same commune over exactly the same period with access to the same resources. Moreover it may also be due to the social relationships existing between individuals. Chamberlain and Leopold (2002) have shown that, even if they are geographically close, the social behavior of raccoons especially males can vary considerably, from solitary individuals with exclusive home range to social groups with strongly associated home ranges. This was particularly apparent with Remy and Ricrac, which in contrast with Rony and Retame, had very similar home ranges.

The second-order habitat selection reveals that the PNR51 population mainly used woodlands, since they are overrepresented in home ranges and core areas, but some individuals were regularly observed foraging in anthropized areas, which is confirmed by the results of the third-order habitat selection. The importance of forested habitat, which can offer a wide variety of resting sites and food resources for raccoons, is well known and widely documented (*e.g.* Chamberlain et al. 2003; Schmidt 2003; Bozek et al. 2007; Beasley and Rhodes 2010; Smith and Endres 2012; Owen et al. 2015; Harris and O'Connell 2023). In fact, the forested massif of the PNR51 site can provide suitable resting sites for raccoons as tree forks, cavities and woodpiles (Smith and Endres 2012; Owen et al. 2015) and underground shelters like galleries formed by karst depressions (Berthe et al. 2022) or burrows (Zeloff 2002). The site is also home to populations of birds, small mammals, amphibians, crayfishes, insects and earthworms, which are regularly found in the diet of raccoons (Schmidt 2003; Ikeda et al. 2004; Bartoszewicz et al. 2008; Matsuo and Ochiai 2009; Whiteside 2009; Boncompagni et al. 2021). In addition, several corn feeding points for game animals are scattered around the site, providing an abundant and highly exploitable food source for raccoons, for which corn is a primary food (Beasley and Rhodes 2008; Houle et al. 2011; Demeny et al. 2019).

Third-order habitat selection shows that some raccoons are attracted by other habitats than woodlands when they moved. Since fine-scale selection is often determined by the abundance

and quality of resources (Singh et al. 2010), this may be explained by the presence of a more attractive food resource than that available in woodlands (Bozek et al. 2007; Beasley and Rhodes 2010; Byrne and Chamberlain 2011). Anthropized environments are known to provide an important food source for the Raccoon such as refuse or pet food (Prange et al. 2004; Bozek et al. 2007; Šálek et al. 2015; Demeny et al. 2019). Raccoons can also easily feed on garden fruits and vegetables (Zeweloff 2002; Šálek et al. 2015) since most gardens are in direct contact with the forest massif. Indeed, the β -coefficients associated with movement variables show a tendency for individuals to make relatively short and tortuous movements, which may be indicative of foraging behavior. Furthermore, four individuals were actually observed feeding in a garden for an extended period. According to the time of year, crops surrounding the forested massif could also be an important source of food for raccoons (Tyler et al. 2000; Beasley 2005; Houle et al. 2011; Rulison et al. 2012). Indeed, within the PNR51 site, Remington and Remy, the only two individuals positively selecting this type of habitat, were also the only ones which had access to mature crops at the time of monitoring (grapes and winter barley). However, their movements were similar to those of individuals "avoiding" this environment (long steps, little directional deviation), which might suggest that these environments could simply be places of transit.

The variability observed between individuals monitored in this site is also probably linked to their geographical dispersion over the study area. Indeed, even if the individuals in PNR51 all have access to the same types of habitat, differences in composition and structure at the micro-habitat level can influence their attractiveness to raccoons. This is especially the case for the habitat 'artificial areas'. For example in the case of Renee, for which this habitat seems very unattractive, it corresponds to a housing area surrounded by tall walls and guarded by dogs. On the contrary, in Remy's case, the 'artificial areas' are represented by a Medical-Educational Institute adjacent to the forest, where the trash bins are easily accessible. Nonetheless, as previously mentioned, individuals tracked within the same locations still showed exhibited notable variations in their habitat preferences. This is the case, for example, with Rony and Retame, which respectively select and avoid the same wetland. This is also true for Remy and Ricrac, which home ranges are overlap by about 90%, since Remy is the only one which use artificial areas. Furthermore, given that all are adult males of similar weight, these differences can't be explained with a biological factor but may nevertheless be linked to the individual's personality or the social relationships he maintains with his congeners.

Spatial ecology in the Junca33 population

Home ranges of this population are twice smaller than those of the PNR51 population. These results agree with previous researches showing that raccoons living in urban or suburban areas have smaller home ranges than raccoons living in rural environments (*e.g.* Prange et al. 2004; Ordeñana et al. 2010 and Šálek et al. 2015 in its native area). In the study of Ikeda et al (2004) in Japan, for example, the urban population had a mean home range ten times smaller than that of the rural population. Numerous studies suggest that urban and suburban populations mainly find their vital resources in the anthropized environment (Prange et al. 2003; Prange et al. 2004; Beasley 2005; Bozek et al. 2007; Bartoszewicz et al. 2008; Ordeñana et al. 2010; Šálek et al. 2015; Demeny et al. 2019). However, despite their proximity and presumed attractiveness, these habitat types were very little used by the Junca33 raccoons, as showed by both the second and third-order habitat selection. This low attractiveness combined with the tortuosity of individual's path may indicate that raccoon's movements are impeded in this type of habitat, as suggested by Dickie et al. (2020). This could be caused by the physical barriers inherent to this type of habitat, such as fences and buildings, which prevent the animal from moving freely. This hypothesis is supported by the large gaps observed between the home range sizes estimated by the a-LoCoH method, which excludes "hard boundaries", and the other two methods. These gaps are greater for the four individuals equipped in the bocage, and even greater for Rohingyas whose home range is crossed by a railroad line and partially flooded. However, equivalent or even greater differences are observed for the PNR51 site, suggesting that the Junca33 site is no more constrained than it is.

This could also be due to disruptions related to human presence, which force raccoons to move from one hiding place to another. First, the city of Villenave d'Ornon, the only one visited by raccoons, has heavy road traffic and remains lit for part of the night. In addition, some sites are guarded by dogs which can scare off raccoons. In fact, one of the collared individuals was killed by dogs after breaking into a garden. However, here again, the behavior of individuals in relation to the anthropized areas can be very different from one individual to another. For instance, Rebelle, Romane and Rita are all females collared the same day in the same place (within a few hundred meters of each other) but Rebelle was the only one to be attracted by artificial areas while the two others avoided them. Here too, the explanation may be related in the social organization of raccoons. In their study, Chamberlain and Leopold (2002) indeed showed that females were negatively associated even in shared areas of their home ranges. The third-order selection still allows to observe that gardens are more attractive than artificial areas

for all individuals. In addition, the composition of core areas shows that gardens are in fact extensively used by all the individuals monitored in the bocage (Fig. 4), including those which \otimes -coefficients show a lower attractiveness than woodlands. This is due to the fact that the data used for iSSA, with a 10-minute time interval, is recorded only one night every two weeks and can therefore exclude movements made between the data recording periods. Moreover, as the second-order selection shows, open lands are non-negligible part of the individuals' home ranges and cores areas. This might suggest that this habitat is attractive to raccoons, however, according to Singh et al. (2010), habitat selection on a large scale would be determined by predation risk and landscape characteristics, and selection on a finer scale by resource abundance and quality. Well, third-order selection shows that those habitat, almost exclusively represented by wet meadows, is little attractive with respect to woodland. It is therefore possible that open lands do not provide significant resources, and that their high representation in individual home ranges and core areas is due to their envelopment by heavily-used woodlands. These results suggest that the raccoons of the Junca33 population, especially those which home range is dominated with the open land, can use the anthropized areas to find vital resources, but an important part seems to be provided by the natural environments.

Overall, woodland and wetland seem to be the preferred habitats. Indeed, woodlands are the most abundant habitat in both individual's home ranges and core areas. Wetlands, which are relatively under-represented in home ranges and core areas, are nevertheless the only type of habitat showing an attractiveness comparable, if not higher, than that of woodlands. As the scale of the habitat typology used to study second-order habitat selection is lower than that used for third-order habitat selection, it is possible that the actual representation of wetlands (particularly marshes) has been underestimated, thus minimizing the importance of these habitats within home ranges. In the Junca33, wetlands are strongly associated with woodland, especially within the Eau Blanche valley. This protected and little-frequented area can indeed provide a wide variety of vital resources for Raccoon. In fact, a wide variety of aquatic species present on the site are likely to be consumed by the Raccoon. The fauna inventory of the site carried out in 2017 by ECOSPHERE, GEREAA and B. Lafosse (2017) reports the presence of numerous species likely to be consumed by the Raccoon, such as the Louisiana crayfish (*Procambarus clarkii*), crayfishes being known to be a primary food item of the Raccoon (Boncompagni et al. 2021) as well as several common amphibian and fish species.

Disparities between populations

Individuals from the rural population use larger areas and show a greater intraspecific variability than those from the suburban population. Several hypotheses linked to the landscape characteristics of the studied sites could explain these results. First, this may be due to the availability and accessibility of food in the landscape. The Raccoon's opportunism and prehensile abilities enable it to exploit a wide variety of food resources. Thus, raccoons routinely eat what is accessible and available, also when food is plentiful, they can afford to be more selective (Zevloff 2002). The fact that there is no significant difference in core areas size between studied populations, while home range size differs significantly, may indeed suggest that the PNR51 site is of lower quality for raccoons than the Junca33 site, forcing individuals to cover larger areas to meet all their vital needs. Similarly, it is possible that a high concentration of resources at Junca33, especially in wetlands, could cover all the population's needs (Powell and Mitchell 2012).

Our second hypothesis is that these observations are linked to the facility of movement within each site. It is indeed possible that the movements of individuals in the suburban population are limited by a restrictive environment. In fact, the Junca33 is bordered to the east by the Garonne river, which is not easily passable due to its large width. The adjacent towns are sparsely vegetated with enclosed gardens that are difficult to access. Finally, the site is crossed by major linear transport infrastructures (highway, railroad, dense secondary road network). The movement of individuals would therefore be favored within the Eau Blanche Valley, which is little artificialized, with little or no human presence. In contrast, the MRRNP is a rural territory whose protected status allows the conservation of large natural areas, thus leaving animal species ample freedom of movement.

The history of introduction of raccoon populations may also have an influence on their spatial behavior. The PNR51 population is the result of colonization of the pioneer population, *i.e.* individuals that have moved away from their point of introduction from generation to generation via suitable habitats (Forsyth et al. 2004), while the Junca33 population is still relatively young and concentrated near its supposed point of introduction (Léger and Ruetten 2014). Wright et al. (2010) suggest that the diversity of behaviors observed in a population is higher in the initial phase of introduction into a new environment than in the growth phase. In this case, this would mean that the behavior observed in the Junca33 population is a 'successful behavioral variant' gradually adopted by all individuals. Conversely, Sol et al. (1997) and Farashi et al. (2013) suggest that an invasive species may be a specialist in the early stages of

colonization and then become more generalist as the population expands. The Junca33 population being recent and with low genetic diversity (Larroque et al. 2023), this may thus be due in part to an undiversified social learning, leading individuals to have feeding behaviors close to those of the founder individuals. Indeed, feeding habits can be transmitted from generation to generation (Zeveloff 2002). Specifically, in our study, we observed that Rosie who regularly fed in a composter transmitted this habit to its young, which continued to exploit this resource as adults. This could explain why individuals from the PNR51 population are more familiar with the use of the anthropized areas than those from the Junca33 population, even though they have much more restricted access to it.

Limitations and perspectives

As the GPS points were recorded during the presumed activity period of raccoons, it is not possible to accurately locate diurnal resting sites and the type of habitat in which they are located. Similarly, potential movements made during the day are not taken into account.

The difference in home range size between the two populations is probably accentuated by the imbalance in the sex ratio between the two populations studied. Indeed, most of the individuals at the rural site are males and most of those at the suburban site are females, whereas numerous studies report that males have larger home ranges than females. For instance, in the raccoon population studied in a German woodland by Hohmann et al. (2000), males had home ranges three times greater than females. Similarly, in the study of Beasley (2005), carried out in the USA in an agricultural area, the home ranges of males were about 60% larger than those of females. However, in the study of Bozek et al. (2007), also carried in USA, the difference in home range size between the sexes differed according to the degree of urbanization, so that home ranges were larger for males in the rural population but the same size for both sexes in the urban population. Our sample size is not large enough to establish whether or not there is a difference in home range size between the sexes and the importance of this potential difference, but it is interesting to note that Richard, the only male in the Junca33 population, has the smallest home range.

The seasonality, linked to the availability of natural food resources, is also likely to influence the limits of home ranges and the selection of habitats by animals. However, in the case of the Raccoon, there is no consensus on the influence of seasonality. For instance, in its native area, Beasley (2005) report no significant difference in the spatial ecology of raccoons according to seasons in an agricultural area, while Byrne and Chamberlain (2011) indicate smaller home ranges in summer for a population monitored in a bottomland hardwood forest, and, conversely,

Kamler and Gipson (2003) indicate home ranges smaller in winter than in summer in a prairie-dominated military reservation. However, to date, we don't have a sufficient number of individuals monitored between October and February to demonstrate a seasonal difference in the spatial ecology of Raccoons in our study areas.

Regular monitoring of these populations would enable us to complete these first results by highlighting the potential differences which could occur between sexes and/or seasons, and to identify with greater precision the factors that may prevent or facilitate the expansion of the Raccoon across the territory.

This study will be completed with the analysis of raccoon diet composition within the populations studied. This work would enable to identify the food items preferred by each population and the contribution of these food resources to the way the species exploits its environment. It would also provide the first clues as to the pressure of predation and food competition that Raccoon may have on local species.

Conclusion

Our study provided the first data on space use and habitat selection by raccoons in France. We described how raccoons used habitats in two colonization areas of different composition and colonization history, highlighting the Raccoon's great ecological flexibility and ability to adapt to a new environment. This study provides a basis for future research into the potential for Raccoon to enter into spatial competition with local mammal species.

These analyses also revealed that individuals from the Northeast population had a more generalist spatial ecology than those from the Gironde population. This information could also reflect the way in which IAS populations progress in their colonization process of a new environment, and thus enable management measures to be adapted accordingly.

Declarations

Ethical Approval

Procedures have been approved by an ethics committee and authorized by the French Ministry of Higher Education, Research and Innovation (APAFIS file#20367-2019042511414588 v2). The release of live raccoons into the wild has been authorized for the PNR51 by prefectural decrees n°2017 and 2020-111 issued by the prefecture of the Marne department and for the Junca33 by exemption n° DREAL/2021D/617 issued by the DREAL Nouvelle-Aquitaine (regional environment Directorate).

Competing interests

The authors declare no competing interest.

Authors' contributions

RH, AD and PF designed the study. MG, RH, PF, CFC, PH, EIL, LC, MD, LDdF and CA performed the fieldwork. MG and JFG performed the analytical work. MG wrote the first draft of the manuscript. MG wrote the main manuscript text with the contribution of JFG and CFC. All the authors reviewed the manuscript.

Funding

This work was supported by the Association Nationale Recherche et Technologie, the Office Français de la Biodiversité, the MRRNP, the Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement of the Grand Est and the Nouvelle-Aquitaine, the Gironde Department Council, the commune of Villenave d'Ornon, the FDC51, the GREGE and the URCA-CERFE.

Availability of data and materials

Data used for habitat mapping are freely accessible. Data relating to GPS tracking of raccoons are available on request from the corresponding author.

References

- Avgar T, Potts JR, Lewis MA, Boyce MS (2016) Integrated step selection analysis: Bridging the gap between resource selection and animal movement. *Methods Ecol Evol* 7:619–630. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12528>
- Bartoszewicz M, Okarma H, Zalewski A, Szczesna J (2008) Ecology of the raccoon (*Procyon lotor*) from Western Poland. *Ann Zool Fennici* 45:291–298. <https://doi.org/10.5735/086.045.0409>
- Beardsworth CE, Whiteside MA, Laker PR, et al (2021) Is habitat selection in the wild shaped by individual-level cognitive biases in orientation strategy? *Ecol Lett* 24:751–760. <https://doi.org/10.1111/ele.13694>
- Beasley J, Rhodes O (2008) Relationship between raccoon abundance and crop damage. *Human-wildlife Conflicts* 2:248–259
- Beasley J, Rhodes O (2010) Influence of patch- and landscape-level attributes on the movement behavior of raccoons in agriculturally fragmented landscapes. *Can J Zool* 88:161–169. <https://doi.org/10.1139/Z09-137>
- Beasley JC (2005) Home range attributes and multi-scale habitat selection of raccoons in Northern Indiana. Purdue University
- Berthe J, Devos A, Lejeune O, et al (2022) Apport du LiDAR aéroporté sur la compréhension des facteurs d'exokarstification en contexte de bas plateau, exemple de la Montagne de Reims (France). *Géomorphologie Reli Process Environ* 28:207–221. <https://doi.org/10.4000/geomorphologie.16829>
- Boncompagni L, Molfini M, Ciampelli P, et al (2021) No country for native crayfish: importance of crustaceans in the diet of native and alien Northern raccoons. *Ethol Ecol Evol* 00:1–15. <https://doi.org/10.1080/03949370.2021.1872710>
- Bozek C, Prange S, Gehrt S (2007) The influence of anthropogenic resources on multi-scale habitat selection by raccoons. *Urban Ecosyst* 10:413–425. <https://doi.org/10.1007/s11252-007-0033-8>
- Byrne M, Chamberlain M (2011) Seasonal space use and habitat selection of adult raccoons (*Procyon lotor*) in a Louisiana bottomland Hardwood forest. *Am Midl Nat* 166:426–434. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-166.2.426>
- Cagnacci F, Boitani L, Powell RA, Boyce MS (2010) Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: A perfect storm of opportunities and challenges. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 365:2157–2162. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0107>
- Calenge C, Fortmann-Roe S (2023) Package 'adehabitatHR' : Home Range Estimation
- Capellini I, Baker J, Allen WL, et al (2015) The role of life history traits in mammalian invasion success. *Ecol Lett* 18:1099–1107. <https://doi.org/10.1111/ele.12493>
- Chamberlain MJ, Conner LM, Leopold BD, Hodges KM (2003) Space Use and Multi-Scale Habitat Selection of Adult Raccoons in Central Mississippi. *J Wildl Manage* 67:334. <https://doi.org/10.2307/3802775>
- Chamberlain MJ, Leopold BD (2002) Spatio-temporal relationships among adult raccoons (*Procyon lotor*) in Central Mississippi. *Am Midl Nat* 148:297–308. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2002\)148\[0297:STRAAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2002)148[0297:STRAAR]2.0.CO;2)
- Cichocki J, Ważna A, Bator-Kocół A, et al (2021) Predation of invasive raccoon (*Procyon lotor*) on hibernating bats in the Nietoperek reserve in Poland. *Mamm Biol* 101:57–62. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00087-x>
- Commission Implementing Regulation (EU) 2016/1141 of 13 July 2016 adopting a list of invasive alien species of Union concern pursuant to Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council. http://data.europa.eu/eli/reg_impl/2016/1141/oj
- Demény K, McLoon M, Winesett B, et al (2019) Food subsidies of raccoons (*Procyon lotor*) in anthropogenic landscapes. *Can J Zool* 97:654–657. <https://doi.org/10.1139/cjz-2018-0286>
- Dickie M, McNay SR, Sutherland GD, et al (2020) Corridors or risk? Movement along, and use of, linear features varies predictably among large mammal predator and prey species. *J Anim Ecol* 89:623–634. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13130>
- Doerr JG, Degayner EJ, Glen I (2005) Winter Habitat Selection By Sitka Black-Tailed Deer. *J Wildl Manage* 69:322–331. [https://doi.org/10.2193/0022-541x\(2005\)069<0322:whsbsb>2.0.co;2](https://doi.org/10.2193/0022-541x(2005)069<0322:whsbsb>2.0.co;2)

- ECOSPHERE, GERE, Lafosse B (2017) Plan de gestion des espaces naturels sensibles « Vallée de l' Eau Blanche »
- Evans MN, Guerrero-Sanchez S, Bakar MSA, et al (2016) First known satellite collaring of a viverrid species: preliminary performance and implications of GPS tracking Malay civets (*Viverra zibellina*). *Ecol Res* 31:475–481. <https://doi.org/10.1007/s11284-016-1338-y>
- Farashi A, Kaboli M, Karami M (2013) Predicting range expansion of invasive raccoons in northern Iran using ENFA model at two different scales. *Ecol Inform* 15:96–102. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2013.01.001>
- Fiderer C, Göttert T, Zeller U (2019) Spatial interrelations between raccoons (*Procyon lotor*), red foxes (*Vulpes vulpes*), and ground-nesting birds in a Special Protection Area of Germany. *Eur J Wildl Res* 65:14. <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1249-z>
- Flores CE, Cingolani AM, Von Müller A, Barri FR (2012) Habitat selection by reintroduced guanacos (*Lama guanicoe*) in a heterogeneous mountain rangeland of central Argentina. *Rangel J* 34:439–445. <https://doi.org/10.1071/RJ12040>
- Forsyth DM, Duncan RP, Bomford M, Moore G (2004) Climatic suitability, life-history traits, introduction effort, and the establishment and spread of introduced mammals in Australia. *Conserv Biol* 18:557–569. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00423.x>
- Fox J, Weisberg S (2019) *An R companion to applied regression*. 3rd edition. Sage, Thousand Oaks (CA).
- Frantz A, Cyriacks P, Schley L (2005) Spatial behaviour of a female raccoon (*Procyon lotor*) at the edge of the species' European distribution range. *Eur J Wildl Res* 51:126–130. <https://doi.org/10.1007/s10344-005-0091-2>
- García JT, García FJ, Alda F, et al (2012) Recent invasion and status of the raccoon (*Procyon lotor*) in Spain. *Biol Invasions* 14:1305–1310. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0157-x>
- Getz W, Fortmann-Roe S, Cross P, et al (2007a) LoCoH: Nonparametric Kernel methods for constructing home ranges and utilization distributions. *PLoS One* 2:. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000207>
- Getz W, Wilmers C (2004) A local Nearest-Neighbor Convex-Hull Construction of Home Ranges and Utilization Distributions. *Ecography (Cop)* 27:489–505. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03835.x>
- Greenwood R (1982) Nocturnal activity and foraging of prairie raccoons (*Procyon lotor*) in North Dakota. *Am Midl Nat* 107:238–243. <https://doi.org/10.2307/2425374>
- Harris JP, O'Connell TJ (2023) Mesopredator predation risk limits northern bobwhite nesting habitat. *Ecosphere* 14:1–12. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4516>
- Hohmann U, Gerhard R, Kasper M, Gerhard R (2000) Home range size of adult raccoons (*Procyon lotor*) in Germany. *Zeitschrift Für Säugetierkd* 65:124–127
- Houle M, Fortin D, Mainguy J, Canac-Marquis P (2011) Landscape composition and structure influence the abundance of mesopredators: Implications for the control of the raccoon (*Procyon lotor*) variant of rabies. *Can J Zool* 89:1107–1116. <https://doi.org/10.1139/z11-085>
- Ikeda T, Asano M, Matoba Y, Abe G (2004a) Present Status of Invasive Alien Raccoon and its Impact in Japan. *Glob Environ Res* 8:125–131
- Ivlev VS (1961) *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. Yale University Press, New Haven. Jacobs, J. (1974). Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia* 14: 412-7
- Joly K, Cameron MD, Sorum MS, et al (2022) Factors influencing Arctic brown bear annual home range sizes and limitations of home range analyses. *Ursus* 2022:1–12. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-21-00015.2>
- Johnson DH (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61(1), 65–71.
- Kamler J, Gipson P (2003) Space and Habitat Use by Male and Female Raccoons, *Procyon lotor*, in Kansas. *Can Field-Naturalist* 117:218–223
- Keller RP, Geist J, Jeschke JM, Kühn I (2011) Invasive species in Europe: ecology, status, and policy. *Environ Sci Eur* 23:23. <https://doi.org/10.1186/2190-4715-23-23>
- Kranstauber B, Kays R, Lapoint SD, et al (2012) A dynamic Brownian bridge movement model to estimate

- utilization distributions for heterogeneous animal movement. *J Anim Ecol* 81:738–746. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01955.x>
- Kranstauber B, Smolla M, Scharf AK (2020) Package ‘move’: Visualizing and Analyzing Animal Track Data
- Larroque J, Chevret P, Berger J, et al (2023) Microsatellites and mitochondrial evidence of multiple introductions of the invasive raccoon *Procyon lotor* in France. *Biol Invasions* 25:1955–1972. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03018-2>
- Laver PN, Kelly MJ (2008) A Critical Review of Home Range Studies. *J Wildl Manage* 72:290–298. <https://doi.org/10.2193/2005-589>
- Léger F (2003) Le Raton laveur : *Procyon lotor* (Linné, 1758). 12:1991–1993
- Léger F, Ruelle S (2014) Raton laveur et chien viverrin : le point sur leur répartition en France. *Faune Sauvage* 302:9–16
- Lombardi J V., Perotto-Baldivieso HL, Hewitt DG, et al (2022) Assessment of appropriate species-specific time intervals to integrate GPS telemetry data in ecological niche models. *Ecol Inform* 70:101701. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2022.101701>
- Londe DW, Dwayne Elmore R, Davis CA, et al (2021) Fine-scale habitat selection limits trade-offs between foraging and temperature in a grassland bird. *Behav Ecol* 32:625–637. <https://doi.org/10.1093/beheco/arab012>
- Lovari S, Cuccus P, Murgia A, et al (2007) Space use, habitat selection and browsing effects of red deer in Sardinia. *Ital J Zool* 74:179–189. <https://doi.org/10.1080/11250000701249777>
- Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, et al (2002) *Resource Selection by Animals Statistical Design and Analysis for Field Studies*. Kluwer, Norwell, Mass, USA 65:25–28
- Matsuo R, Ochiai K (2009) Dietary Overlap Among Two Introduced and One Native Sympatric Carnivore Species, the Raccoon, the Masked Palm Civet, and the Raccoon Dog, in Chiba Prefecture, Japan. *Mammal Study* 34:187–194. <https://doi.org/10.3106/041.034.0402>
- Michler FU, Hohmann U (2004) Investigations on the ethological adaptations of the raccoon (*Procyon lotor* L., 1758) in the urban habitat using the example of the city of Kassel, North Hesse (Germany), and the resulting conclusions for conflict management. *North 1758*
- Mohr CO (1947) Table of Equivalent Populations of North American Small Mammals. *Am Midl Nat* 37:223–249. <https://doi.org/10.2307/2421652>
- Mooney HA, Cleland EE (2001) The evolutionary impact of invasive species. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. pp 5446–5451
- Munscher EC, Kuhns EH, Cox CA, Butler JA (2012) Decreased nest mortality for the Carolina Diamondback terrapin (*Malaclemys terrapin centrata*) following removal of raccoons (*Procyon lotor*) from a nesting beach in Northeastern Florida. *Herpetol Conserv Biol* 7:176–184
- Oe S, Sashika M, Fujimoto A, et al (2020) Predation impacts of invasive raccoons on rare native species. *Sci Rep* 10:1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77016-y>
- Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, et al (2022) Package ‘vegan’: Community Ecology Package
- Ordeñana MA, Crooks KR, Boydston EE, et al (2010) Effects of urbanization on carnivore species distribution and richness. *J Mammal* 91:1322–1331. <https://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-312.1>
- Owen SF, Berl JL, Edwards JW, et al (2015) Raccoon (*Procyon lotor*) Diurnal Den use within an Intensively Managed Forest in Central West Virginia. *Northeast Nat* 22:41–52. <https://doi.org/10.1656/045.022.0106>
- Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA (2007). Updated world map of the Köppen- Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11, 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Perotto-Baldivieso HL, Cooper SM, Cibils AF, et al (2012) Detecting autocorrelation problems from GPS collar data in livestock studies. *Appl Anim Behav Sci* 136:117–125. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2011.11.009>
- Powell R (2000) Animal Home Ranges and Territories and Home Range Estimators. *Res Tech Anim Ecol* 65:599
- Powell R, Mitchell M (2012) What is a Home Range? *J Mammal* 93:948–958. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-177.1>

- Prange S, Gehrt S, Wiggers E (2003) Demographic factors contributing to high raccoon densities in urban landscapes. *J Wildl Manage* 67:324–333
- Prange S, Gehrt SD, Wiggers EP (2004) Influences of anthropogenic resources on raccoon movements and spatial distribution. 85:483–490
- Regulation 1143/2014. Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council of 22 October 2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species. <http://data.europa.eu/eli/reg/2014/1143/oj>
- Rulison EL, Luiselli L, Burke RL (2012) Relative Impacts of Habitat and Geography on Raccoon Diets. *Am Midl Nat* 168:231–246. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-168.2.231>
- Šálek M, Drahníková L, Tkadlec E (2015) Changes in home range sizes and population densities of carnivore species along the natural to urban habitat gradient. *Mamm Rev* 45:1–14. <https://doi.org/10.1111/mam.12027>
- Schmidt KA (2003) Nest Predation and Population Declines in Illinois Songbirds: A Case for Mesopredator Effects. *Conserv Biol* 17:1141–1150. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02316.x>
- Signer J, Fieberg J, Avgar T (2018) Animal movement tools (amt): R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecol Evol* 9:880–890. <https://doi.org/10.1002/ece3.4823>
- Singh NJ, Yoccoz NG, Lecomte N, et al (2010) Scale and selection of habitat and resources: Tibetan argali (*Ovis ammon hodgsoni*) in highaltitude rangelands. *Can J Zool* 88:436–447. <https://doi.org/10.1139/Z10-015>
- Smith HT, Engeman RM (2002) An extraordinary raccoon, *Procyon lotor*, density at an urban park. *Can F Nat* 116:636–639
- Smith W, Endres K (2012) Raccoon Use of Den Trees and Plant Associations in Western Mesophytic Forests : Tree Attributes and Availability or Landscape Heterogeneity? *Nat Resour* 3:75–87. <https://doi.org/10.4236/nr.2012.33012>
- Sol D, Santos DM, Feria E, Clavell J (1997) Habitat selection by the Monk Parakeet during colonization of a new area in Spain. *Condor* 99:39–46. <https://doi.org/10.2307/1370222>
- Sorvillo F, Ash LR, Berlin OGW, et al (2002) *Baylisascaris procyonis*: An emerging helminthic zoonosis. *Emerg Infect Dis* 8:355–359. <https://doi.org/10.3201/eid0804.010273>
- Tyler JD, Haynie M, Bordner C, Bay M (2000) Notes on winter food habits of raccoons from western Oklahoma. *Proc Oklahoma Acad Sci* 80:115–117
- Urbanek RE, Glowacki GA, Nielsen CK (2016) Effect of Raccoon (*Procyon Lotor*) Reduction on Blanding's Turtle (*Emydoidea Blandingii*) Nest Success. *J North Am Herpetol* 2016:39–44. <https://doi.org/10.17161/jnah.vi1.11924>
- Walter WD, Onorato DP, Fischer JW (2015) Is there a single best estimator? Selection of home range estimators using area-under-the-curve. *Mov Ecol* 3:. <https://doi.org/10.1186/s40462-015-0039-4>
- Whiteside DP (2009) Nutrition and Behavior of Coatis and Raccoons. *Vet Clin North Am - Exot Anim Pract* 12:187–195. <https://doi.org/10.1016/j.cvex.2009.01.002>
- Wickham H (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wright TF, Eberhard JR, Hobson EA, et al (2010) Behavioral flexibility and species invasions: The adaptive flexibility hypothesis. *Ethol Ecol Evol* 22:393–404. <https://doi.org/10.1080/03949370.2010.505580>

Volet 2

**Analyse du régime alimentaire du Raton laveur
par la méthode du metabarcoding**

I. Introduction

Le Raton laveur a un régime alimentaire qualifié d'omnivore opportuniste. En effet, ses aptitudes préhensiles et son système digestif peu spécialisé (absence de cæcum) lui confèrent la capacité de se nourrir sur un panel très diversifié d'aliments d'origine animale, végétale ou anthropique (Zaveloff, 2002 ; Whiteside, 2009). Aussi, il est impossible de définir la composition du régime alimentaire type pour le Raton laveur (Zaveloff, 2002).

Les revues bibliographiques consacrées indiquent que, dans son aire d'origine, le régime alimentaire du Raton laveur est dominé par les végétaux (Zaveloff, 2002 ; Whiteside, 2009 ; Boncompagni et al., 2021). Toutefois, l'espèce peut consommer une grande variété de proies animales. La composition de son régime alimentaire est directement liée à la disponibilité des aliments dans l'environnement, par conséquent, la nature et les proportions de ceux-ci peuvent être très variables selon le milieu dans lequel évolue la population Rulison et al. (2012). Dans leur étude menée dans le parc forestier de Nopporo (Japon), Oe et al. (2020) montrent par exemple que les ratons laveurs vivant à proximité de terres agricoles consommaient davantage de cultures céréalières et fourragères tandis que les individus vivant en forêt consommaient surtout des fruits sauvages et des plantes herbacées. Dans les milieux côtiers et fluviaux, ce sont le plus souvent les crustacés qui constituent la majeure partie du régime alimentaire des ratons laveurs (Whiteside et al., 2009 ; Boncompagni et al., 2021). Selon Zaveloff (2002) et Boncompagni et al. (2021), si les crustacés sont absents du milieu, les insectes et les petits vertébrés sont, avec les végétaux, les aliments qui apparaissent le plus souvent dans les études (Tableau 1). De la même façon, la consommation de certains aliments varie en fonction des saisons, particulièrement celle des fruits charnus qui sont davantage consommés au printemps et en été (pour exemples Ikeda et al., 2004 ; Matsuo & Ochiai, 2009 ; Rulison et al., 2012). Des changements saisonniers s'observent également pour les aliments d'origine animale. En effet, d'après Ikeda et al., (2004), les ratons laveurs auraient tendance à prendre de la « graisse animale » en été et de la « graisse végétale » en automne pour se préparer à la période hivernale. Par exemple, dans l'étude de Rulison et al., (2012) la fréquence d'occurrences des mammifères dans les fèces des ratons laveurs étudiés était deux fois plus importante au printemps qu'en hiver. Par ailleurs, d'après McClintock (1981) et Zaveloff (2002), le Raton laveur peut développer une préférence marquée pour un aliment quand la nourriture est présente en abondance dans le milieu.

Fort de cette grande adaptabilité, le Raton laveur est susceptible d'exercer une prédation sur un grand nombre d'espèces animales autochtones et est en cela susceptible de représenter une menace majeure pour la biodiversité locale. En Amérique du Nord d'où il est originaire, il a été démontré que le Raton laveur pouvait avoir un impact significatif sur les populations animales dont les nids se trouvent au sol ou à faible hauteur. Par exemple, des études menées aux États-Unis par Schmidt (2003) et Stocking et al. (2017) ont montré qu'une forte densité de rats laveurs affectait négativement les populations de passereaux. En Europe, l'impact du Raton laveur sur la reproduction et l'éclosion d'espèces d'oiseaux d'eau est aussi régulièrement cité dans la littérature, par exemple en Allemagne (Fiderer et al., 2019), en Pologne (Bartoszewicz et al., 2008) et en Espagne (García et al., 2012). Au Japon, où l'espèce est présente depuis la fin des années 1970 (Ikeda et al., 2004), la prédation du Raton laveur sur les espèces autochtones d'écrevisses et d'amphibiens suscite également l'inquiétude (Matsuo & Ochiai, 2009 ; Oe et al., 2020).

Le Raton laveur montre également une forte affinité pour les aliments d'origine anthropique (Prange et al., 2004). En effet, les restes de repas contenus dans les poubelles ou les composts constituent une source de nourriture disponible toute l'année, donc particulièrement attractive pour le Raton laveur (Bozek et al., 2007).

À notre connaissance, la grande majorité des études réalisées à ce jour pour déterminer la composition du régime alimentaire du Raton laveur s'appuient sur des analyses visuelles des restes de repas (Tableau 8). Cette technique, la plus ancienne et aujourd'hui encore très répandue du fait de sa facilité de mise en œuvre, repose sur l'observation du contenu de l'estomac, des intestins ou des excréments. Elle consiste à isoler des items alimentaires, grâce à des lavages et passages sur des tamis de différente taille, de manière à pouvoir les identifier avec des clés de détermination. Toutefois, ces méthodes ne permettent d'identifier qu'une partie des aliments consommés par l'animal. En effet, les aliments à fort taux de digestibilité tels que les fruits ou la chair sont très rapidement dégradés et deviennent très difficiles à identifier (Egeter et al., 2005 ; Sheppard & Harwood, 2005 ; Rulison et al., 2012).

Tableau 8. Récapitulatif des publications scientifiques impliquant l'analyse de la composition du régime alimentaire de rats laveurs depuis l'année 2000. Recherche bibliographique réalisée sur Google Scholar® avec les mots-clés "Raccoon", "Procyon lotor", "diet", "food" et "feeding habits". Les résultats présentés sont classés par ordre décroissant en fonction des pourcentages d'occurrences des aliments (si connus). Cont. stom. : Contenu stomacal, Id. visu. : Identification visuelle, MRI : Mesure du ratio isotopique

	Étude (Pays)	Analyse (matériel)	Principaux résultats
Aire d'origine	Tyler et al., 2000 (États-Unis)	Id. visu. (Cont. stom.)	63% Végétaux - 19% Mammifères - 16% Poissons - 6% Oiseaux - 3% Invertébrés - 1% Amphibiens
	Schoch, 2001 (États-Unis)	Id. visu. (Cont. stom.)	24% Matière molle - 23% Céréales - 17% Gland - 14% Mammifères sauf rongeurs - 12% Végétaux - 8% Rongeurs
	Azevedo et al., 2006 (États-Unis)	Id. visu. (Cont. stom.)	47% Coquille d'œufs - 45% Blé - 41% Insectes - 32% Oiseaux - 22% Mammifères - 6% Amphibiens
	Rulison et al., 2012 (États-Unis)	Id. visu. (fèces)	59% Crustacés - 54% Végétaux - 39% Mâts - 25% Mollusques - 13% Mammifères - 12% Poissons
	Parsons et al., 2013 (États-Unis)	Id. visu. (contenu stom.)	Crustacés - Fruits - Mammifères
	Demeny et al., 2019 (Canada)	MRI (poils)	Relation positive entre conditions corporelle (poids) et augmentation de la consommation d'aliments d'origine humaine
Aire d'introduction	Bartoszewicz et al., 2008 (Pologne)	Id. visu. (fèces)	34% Insectes - 25% Mammifères - 11% Oiseaux - 11% Poissons - 7% Mollusques - 4% Amphibiens - 4% Plantes
	Matsuo & Ochiai, 2009 (Japon)	Id. visu. (fèces + cont. stom.)	97% Herbes - 74% Arthropodes - 53% Baies et graines - 40% Crustacés - 19% Amphibiens - 18% Animaux
	García et al., 2012 (Espagne)	Id. visu. (fèces)	100% Fruits et graines - 60% Ecrevisses - 50% Oiseaux - 15% Mammifères
	GMA 2017 (France)	Id. visu. (fèces)	Essentiellement des végétaux et invertébrés
	Libois et al., 2019 (Belgique)	Id. visu. (Cont. stom.)	23% Insectes - 16% Maïs - 14% Fruits secs - 12% Amphibiens - 6% Poissons - 6% Autres fruits
	Osaki et al., 2019 (Japon)	Id. visu. + MRI (fèces)	Végétaux - Insectes - Mollusques - Fruits - Cultures céréalières
	Oe et al., 2020 (Japon)	Metabarcoding + MRI (fèces + cont. stom.)	Oiseaux - Reptiles - Rongeurs - Amphibien (ciblés)
	Cichocki et al., 2021 (Pologne)	Id. visu. (fèces)	96% Chauve-souris - 13% Végétaux - 5% Anthropique - 3% Chat domestique - 3% Campagnol - 3% Belette

Au fil des progrès scientifiques, d'autres méthodes plus complexes s'exerçant à l'échelle moléculaire ou atomique ont progressivement vu le jour et continuent encore aujourd'hui de se développer. C'est notamment le cas des analyses basées sur le séquençage ADN à haut-débit qui constituent actuellement la plupart des approches utilisées pour les analyses de régime alimentaire (Nielsen et al., 2018). En particulier, l'avènement du séquençage de nouvelle génération (NGS) et l'emploi de fragments standardisés d'ADN ont conduit au développement du metabarcoding qui permet l'identification simultanée de nombreuses espèces consommées (Pompanon et al., 2012). Le metabarcoding permet d'identifier les taxons des espèces consommées avec davantage de précision que les méthodes d'analyses visuelles (Galan et al., 2012 ; Forin-Wiart et al., 2018 ; Ando et al., 2020). Il permet également l'identification d'espèces dont il ne persisterait pas de vestiges dans le contenu stomacal ou les excréments (Pompanon & Shehzad, 2019). Enfin, cette technique peut être réalisée à partir d'un très petit volume d'échantillons biologiques.

À ce jour toutefois, une unique analyse par metabarcoding a été menée par Oe et al. (2020) sur quatre ratons laveurs pour mettre en évidence la consommation éventuelle de certaines espèces d'insectes et d'amphibiens au Japon (**Tableau 1**). Or, l'utilisation du metabarcoding permettrait d'enrichir les connaissances existantes sur le régime alimentaire du Raton laveur en améliorant la détection de certains aliments difficilement identifiables par les méthodes d'identification visuelle, notamment les animaux vertébrés dont les os n'auraient pas été consommés.

Pour évaluer les risques que représente l'expansion des populations de ratons laveurs sur la faune locale, il est indispensable de connaître les mœurs alimentaires de l'espèce au sein de son nouvel environnement. L'objectif de ce volet est ainsi de combler ce manque de connaissances par l'acquisition des premières données sur la composition du régime alimentaire du Raton laveur dans les populations du Grand-Est et de Gironde. Dans un premier temps, la méthode du metabarcoding a été testée en analysant les fèces de ratons laveurs captifs dont l'alimentation a été contrôlée, et dans un second temps la même méthode a été appliquée sur des fèces de ratons laveurs sauvages prélevées dans la Marne, les Ardennes et la Gironde. Les résultats de cette étude permettront également de mettre en lumière la présence potentielle d'espèces autochtones sensibles dans le régime alimentaire du Raton laveur et d'évaluer l'importance de la nourriture d'origine anthropique pour l'espèce.

II. Matériel et méthode

1. Metabarcoding

Tout le travail de laboratoire et bio-informatique inhérent à la technique du metabarcoding a été réalisé par le Laboratoire des Pyrénées et des Landes (LPL, **Figure 29**), et particulièrement par le Dr Isabelle Vitte et Mme Adeline Jouanillou, respectivement responsable d'unité et chargée de projet R&D. Ce travail inclut les étapes de constitution des bases de séquence ADN de références, d'extraction des ADN contenus dans les échantillons, d'amplification des marqueurs et de séquençage des ADN obtenus. Le détail de ces étapes est exposé dans la suite de ce manuscrit.



Figure 29. Logo du LPL

1.1. Principe de la méthode

Le metabarcoding repose sur l'utilisation de séquences courtes d'ADN appelées « codes-barres » ou « marqueurs » (ce dernier terme sera celui employé dans la suite de ce manuscrit). Ces marqueurs correspondent à des régions conservées de l'ADN, c'est-à-dire des régions qui ne varient pas ou très peu au sein d'une même espèce et permettent ainsi une discrimination précise entre différentes espèces ou groupes taxonomiques. La méthode du metabarcoding consiste alors à extraire l'ADN d'échantillons biologiques (fèces, contenu stomacal...) et à amplifier les marqueurs souhaités par PCR en utilisant les amorces correspondantes. Différentes amorces sont employées en fonction du groupe taxonomique étudié puisqu'il n'existe pas de marqueur commun à tous les êtres vivants. Les amplicons obtenus sont ensuite séquencés pour être comparés à une base de données de référence contenant des séquences d'ADN connues.

1.2. Choix des marqueurs

S'agissant d'une étude pionnière, et compte tenu de l'omnivorisisme du Raton laveur, nous avons utilisé trois amorces correspondant à des marqueurs de groupes taxonomiques différents - les végétaux, les invertébrés et les vertébrés - de façon à pouvoir détecter un grand nombre d'aliments susceptibles d'être consommés par l'espèce. Ces marqueurs ont été choisis sur la base des travaux de De Barba et al. (2014) qui ont réalisé une étude similaire sur le régime alimentaire omnivore de l'Ours brun (*Ursus arctos*). Le marqueur trnL (≈ 51 paires de bases) cible les végétaux (Taberlet et al., 2007), le marqueur ARTH02 (≈ 76 à 168 pb) cible les invertébrés (Taberlet et al., 2018) et le marqueur 12S-V5 (≈ 98 pb) cible les vertébrés (Riaz et al., 2001 ; De Barba et al., 2014).

1.3. Constitution des bases de séquences ADN de références

Pour chaque marqueur utilisé, une base de séquences ADN de référence a été construite pour pouvoir assigner informatiquement les séquences ADN issues des échantillons à des taxons (assignation taxonomique). Cette base de référence a été réalisée de la manière suivante :

La première étape a consisté à sélectionner les séquences ADN correspondant aux marqueurs des groupes taxonomiques d'intérêt à partir de la base de données publique NCBI (National Center for Biotechnology Information).

Dans une deuxième étape, la base de référence ainsi constituée a été « curée » à l'aide du progiciel MOTHUR et d'un script dédié permettant de ne conserver que les séquences ADN complètes et de suffisamment bonne qualité.

La troisième étape a consisté à ajouter à la base curée des séquences ADN correspondant à des espèces ciblées, recherchées dans le contexte de l'étude et susceptibles d'être présentes dans les zones de prélèvements. Par exemple, dans le cas des invertébrés, les séquences ADN de plusieurs espèces d'écrevisses, de grenouilles et de tritons présentes préférentiellement en France ou en Europe ont été ajoutées à la base de référence. Ces séquences ADN proviennent des bases de données bio-informatiques du LPL et sont issues d'études antérieures réalisées par le laboratoire.

1.4. Extraction, amplification et séquençage des ADN

Les ADN contenus dans les fèces ont été extraits à partir des échantillons congelés et homogénéisés. Environ 200 mg de matière fécale de chaque échantillon ont été prélevés avec le kit d'extraction QIAamp® Fast DNA Stool (Qiagen) selon les recommandations du fournisseur.

Les échantillons ont été poolés et amplifiés en quatre réplicats avec deux blocking-primers ciblant le 12S-V5. Ces blocking-primers, créés par le LPL, servent à limiter l'amplification de l'ADN de l'hôte et des humains. En effet, l'ADN de l'hôte, très abondant dans les échantillons, risque de « diluer » les ADN des espèces proies lors du séquençage, conduisant ainsi à leur élimination à tort du jeu de données lors de l'étape de réduction des artéfacts (développé dans le paragraphe **Réduction de la prévalence d'artéfacts**).

Les amplicons ont été séquencés sur un séquenceur MiSeq (Illumina®), à l'aide d'une flowcell v2 300 cycles (Illumina). Les données de séquençage obtenues ont été triées avec le progiciel MOTHUR (Schloss et al., 2009) selon un script dédié.

1.5. Assignment taxonomique des séquences ADN

L'assignment taxonomique a été réalisée par deux approches complémentaires, l'une par la méthode RDP (Ribosomal Database Project, Wang et al., 2007) sur la base de référence curée, et l'autre par la méthode Blast (Altschul et al., 1990) sur la base de référence publique NCBI.

La méthode RDP découpe la séquence d'ADN en plusieurs sous séquences de 8 bases appelés "k-mers". Chacun de ces "k-mers" est comparé à des k-mers présents dans la base de référence curée. La séquence de référence qui partage le plus de k-mers similaires avec la séquence à assigner est retenue comme assignation de la séquence.

La méthode BLAST compare la séquence d'ADN dans son intégralité avec la base de référence publique NCBI et recherche la séquence de référence qui correspond le mieux en lui attribuant un score d'identité. La taxonomie retenue est celle correspondant à la séquence de référence présentant le meilleur score d'identité.

Les taxons assignés aux différentes séquences ADN sont désignés par le terme OTU (Operational Taxonomic Unit). Le nombre de fois où une même OTU est détectée dans un échantillon est désigné par le terme « reads ».

À titre d'exemple : La séquence CCAG-CCGTAAC-----TTTT-ACT-TA-----C---AT---T-----
-AA-ATCGCCAG-GGAACTACGAGCCAA----GCTTAAAACCCAAA-GGACTTGACGGTACCCACA-T-CCCC a été assignée à l'OTU0208 qui correspond au Crapaud commun (*Bufo bufo*) pour les deux bases de références. Cette même séquence a été lue 138 fois par le séquenceur dans l'échantillon de fèces RL-URCA-28 prélevé dans la Marne, soit 138 reads.

1.6. Contrôle qualité de la méthode

La qualité de la méthode a été contrôlée selon trois protocoles appliqués à différentes étapes du processus. Un premier contrôle réalisé en laboratoire permet de vérifier la présence de contamination et l'efficacité des étapes d'extraction, d'amplification et de séquençage ADN. Un contrôle bio-informatique permet de tester les performances d'assignation taxonomique de la base curée. Enfin, un dernier contrôle réalisé à partir d'échantillons test obtenus en conditions contrôlées permet de tester la fiabilité des marqueurs choisis.

1.6.1. Validation de la méthode en laboratoire par l'utilisation de témoins

Deux témoins négatifs (eau) et un témoin positif (solution d'ADN connus) ont été réalisés durant le processus d'analyse en laboratoire.

Un premier témoin négatif a été réalisé pour chaque série d'extractions ADN. Ce témoin ne contenait aucun ADN et permettait de mettre en évidence la potentielle contamination par l'environnement pouvant subvenir au moment de la préparation des échantillons.

Le second témoin négatif a été réalisé pour chaque série d'amplification (PCR) afin de mettre en évidence la contamination susceptible de survenir entre les échantillons durant ces étapes.

Un témoin positif, contenant des ADN connus et différents pour chaque marqueur, a été utilisé au moment du séquençage des amplicons.

Le témoin positif utilisé pour le marqueur *trnL* contenait uniquement de l'ADN d'Asperge (*Asparagus officinalis*).

Le témoin positif pour le marqueur ARTH02 contenait de l'ADN de papillon (*Luperina testacea*), de lombric (*Lumbricidae*), de limace (*Arion sp.*), d'escargot (*Cepaea nemoralis*), de tique (*Ixodes ricinus*), d'écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*), de mollusques d'eau douce (*Potamopyrgus antipodarum* et *Theodoxus fluviatilis*), de scarabée (*Bubas bison*) et d'araignée (*Agroeca lusatica*).

Enfin, le témoin positif pour le marqueur 12S-V5 contenait de l'ADN de Bœuf (*Bos bovis*), de Chevreuil (*Capreolus capreolus*), d'Esturgeon (*Acipenser sturio*), d'Humain (*Homo sapiens*), de Martre des Pins (*Martes martes*), de Raton Laveur (*Procyon lotor*), de Sanglier (*Sus scrofa*) et de Truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus pilchardus*).

1.6.2. Évaluation bio-informatique des performances de la base curée

Les performances de la base curée ont été évaluées en réalisant une auto-assignation taxonomique à l'aide du progiciel MOTHUR. Cette auto-assignation consiste à comparer les séquences d'ADN contenues dans la base de référence à elles-mêmes, en d'autres termes, la base de séquences ADN utilisée sert à la fois de base de référence et de jeu de données à assigner. Cette opération permet d'obtenir un pourcentage d'erreur d'assignation (taxon assigné à tort), de bonne assignation (taxon correctement assigné) et de non assignation utiles pour interpréter les résultats.

1.6.3. Vérification de la méthode par nourrissage contrôlé de ratons laveurs captifs

Le nourrissage contrôlé de neuf ratons laveurs adultes en captivité a eu lieu au Parc Argonne Découverte (PAD, Olizy-Primat - Ardennes). Compte tenu des contraintes logistiques que ce protocole imposait au parc (stockage et répartition des aliments, restrictions des animations auprès du public), nous avons choisi de limiter sa durée à huit jours, du 15 au 22 février 2021 inclus. Pendant toute la durée du protocole, les individus ont été nourris par l'équipe du PAD avec un régime unique exclusivement composé de souris blanches, de cœurs de dinde, de gardons, de pommes et de bananes (**Figure 30**).



Figure 30. Raton laveur du Parc Argonne Découverte consommant un cœur de dinde

Les trois premiers jours, toutes les crottes de l'enclos ont été ramassées et jetées afin d'éliminer toute trace d'aliments pris avant le régime unique. À partir du jour 4, les fèces ont été prélevées à l'aide de gants en latex changés entre chaque échantillon.

Du colorant alimentaire bleu a été injecté dans certains types d'aliments de manière à ce que sa présence soit visible dans les fèces et ainsi éviter la confusion avec des excréments qui auraient été oubliés dans l'enclos (**Figure 31**). Un seul type d'aliment était coloré par repas quotidien. Seuls deux ou trois des échantillons de fèces les plus fraîches étaient conservés par jour. Les fèces qui n'étaient pas prélevées étaient jetées. Chaque échantillon a été conditionné en pot, identifié individuellement, et stocké à -20°C. Au terme de ce suivi, treize échantillons ont été transmis congelés au LPL par envoi carboglace.



Figure 31. Fèces de couleur bleue provoquée par la consommation de bananes colorées

2. Collecte et échantillonnage des fèces dans les populations sauvages

La collecte des échantillons de fèces pour les analyses par metabarcoding s'est déroulée de Mars 2019 à Mai 2022. Des échantillons collectés lors d'études antérieures, menées dans les Ardennes et la Marne entre 2014 et 2017, ont également été inclus dans les analyses.

L'essentiel des prélèvements a été réalisé sur des dépouilles de rats laveurs sauvages. Cette méthode permettait de limiter le temps de recherche de fèces dans la nature, très chronophage et peu efficace, et de réduire la contamination de l'échantillon par l'environnement.

Dans la Marne, la collecte des dépouilles a été assurée par la FDC51, en particulier Freddy Talarico et Audran Le Gourrierc. En cas de capture ou de tir d'un raton laveur par un membre volontaire du réseau de piégeurs agréés (APM) et de chasseurs locaux, la FDC51 était rapidement contactée pour récupérer la dépouille. Des dépouilles issues de collisions routières ont également été récupérées par des agents du PNRMR sous la coordination de Eva Poilvé. Ces dépouilles étaient stockées au congélateur dans les locaux les plus proches (FDC51 ou PNRMR) et récupérées par les agents du CERFE dans les deux mois. Dans les Ardennes, la collecte des dépouilles s'est également appuyée sur le volontariat des piégeurs et chasseurs locaux (AAPA et FDC08) dans le cadre de leur activité propre. En cas de capture d'un raton laveur, les agents du CERFE étaient immédiatement contactés et se rendaient sur place le jour même. Une importante mobilisation des habitants a également permis de réaliser le prélèvement

d'un grand nombre de dépouilles issues de collisions routières signalées par des particuliers. Dans le cas où il n'était pas possible de réaliser le prélèvement sur la dépouille fraîche, celle-ci était stockée au congélateur à -20°C dans les locaux du CERFE. En Gironde, la collecte des dépouilles repose presque exclusivement sur une campagne de piégeage ciblé des rats laveurs menée par l'ADPAG, avec la participation de l'OFB et du GREGE. Les dépouilles collectées sont stockées au congélateur à -20°C dans les locaux les plus proches, au GREGE ou dans des locaux municipaux des communes de Villenave d'Ornon et de Saint-Médard d'Eyrans.

Le prélèvement des fèces sur les dépouilles était ensuite réalisé avec des gants en latex selon deux modes opératoires : (1) directement sur le lieu de collecte, par un prélèvement dans l'ampoule rectale à l'aide d'une longue spatule, (2) ultérieurement lors de l'autopsie de la dépouille, par vidange du rectum incisé à l'aide d'une pince.

Les autopsies ont été réalisées lors de sessions de plusieurs jours dans les locaux et avec le soutien technique du LRFSN, de l'ENVT, du Laboratoire Départemental des Ardennes, du GREGE et du CERFE selon un protocole défini par le consortium Raton laveur. Les dépouilles collectées étaient mises à décongeler à température ambiante pendant 2 à 5 jours avant autopsie selon la température de la pièce. Dans tous les cas, le prélèvement de matière fécale était réalisé à plusieurs endroits de l'échantillon et homogénéisé (remuage avec l'outil de prélèvement), puis conditionnés à sec en sachet, microtube ou pot étiqueté individuellement, et placés au congélateur à -20°C.

Pour cette étude, 303 échantillons de fèces ont été collectés dans les départements de la Marne, des Ardennes et de Gironde. Seuls trois provenaient de prélèvements sur le terrain (0,9%), les autres échantillons provenaient de dépouilles de rats laveurs issues de piégeage (82,1%), de collisions routières (9,2%) ou d'actions de chasse (7,8%).

L'échantillonnage a été réparti en deux périodes : "printemps-été" - période chaude (du 21 mars au 22 septembre), et "automne-hiver" - période froide (du 23 septembre au 20 mars). Ces dates correspondent à celles choisies pour les analyses spatiales développées dans le chapitre 1 de ce manuscrit. Les échantillons ont été répartis en six groupes selon la période et le site de prélèvement. Le nombre et le choix des échantillons à conserver pour les analyses a été réalisé de manière à essayer d'obtenir la répartition la plus homogène possible entre les périodes, en privilégiant les prélèvements de meilleure qualité et en limitant le nombre d'échantillons prélevés simultanément (dans le cas de rats laveurs piégés ensemble). Le sex-ratio étant déséquilibré au sein de chaque groupe, il n'a pas été fait de distinction entre mâles et femelles. Au final, 200 échantillons de fèces ont été conservés pour les analyses (**Figure 32**).

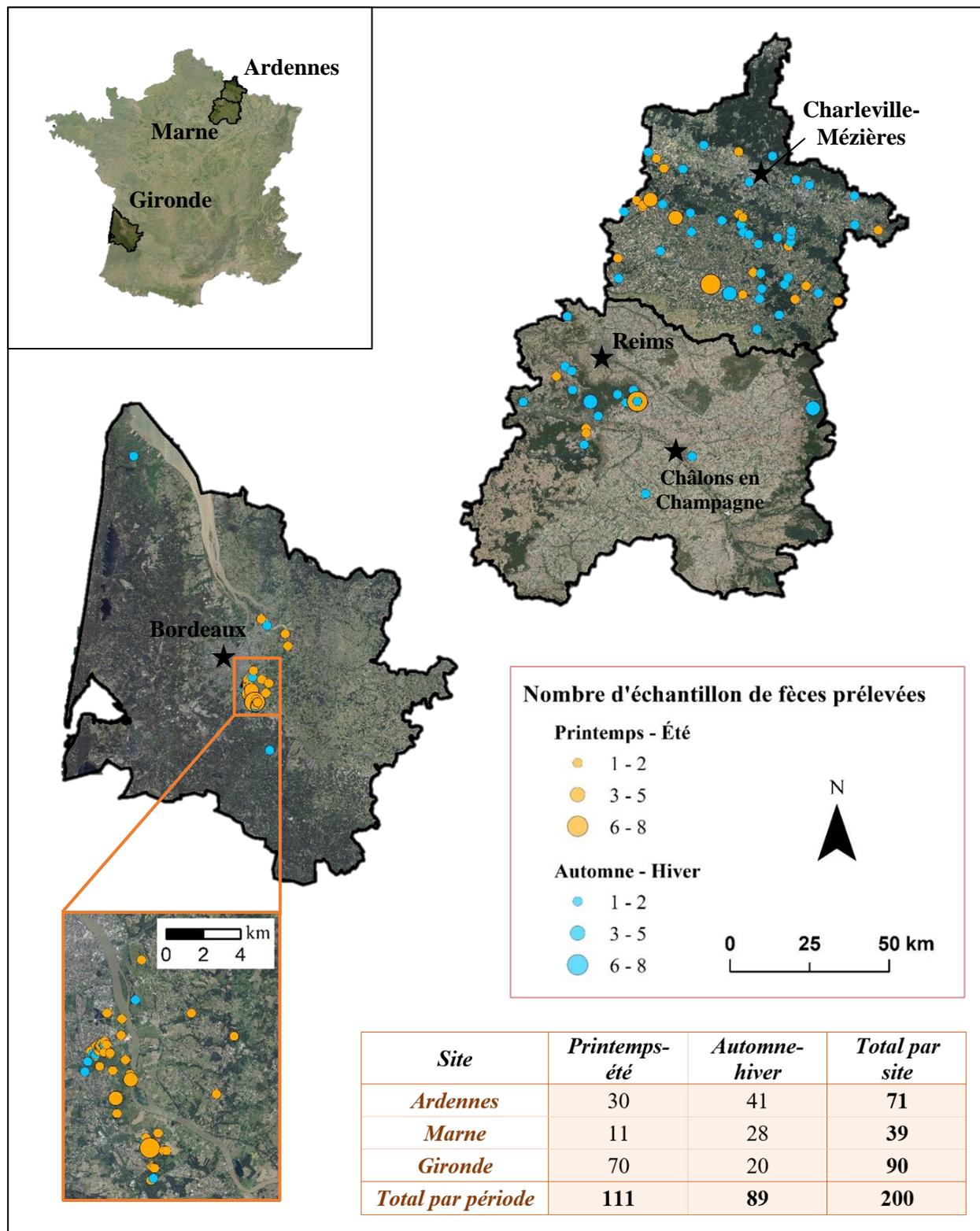


Figure 32. Localisation des prélèvements de fèces de rats laveurs dans la Marne, les Ardennes et la Gironde

3. Traitement informatique des données brutes issues du séquençage

3.1. Vérification des assignations taxonomiques et filtrage des artéfacts

Les résultats issus des données de séquençage ont pu dans certains cas donner des identifications différentes pour une même OTU en fonction de la méthode d'assignation (RDP ou Blast). Dès lors, en tenant compte des performances de la base à chaque rang taxonomique et du contexte environnemental des différents sites d'étude, la taxonomie la plus pertinente a été retenue. Plus précisément, si la présence du taxon dans l'environnement était cohérente, l'assignation retenue était celle dont le rang taxonomique était le plus bas. Par exemple, l'OTU008 du marqueur vertébré était assignée à la famille des Phasianidés par la méthode Blast et à l'espèce *Meleagris gallopavo* (Dinde) par la méthode RDP. Cette dernière a été retenue connaissant le contexte de nourrissage du Raton Laveur en régime contrôlé (voir paragraphe **Fiabilité de détection des aliments dans les fèces des rats laveurs captifs**).

Après ce travail de vérification des assignations taxonomiques, le nombre de reads des OTUs assignées à un même taxon a été additionné de manière à obtenir une liste des taxons uniques contenus dans chacun des échantillons (**Figure 33**).

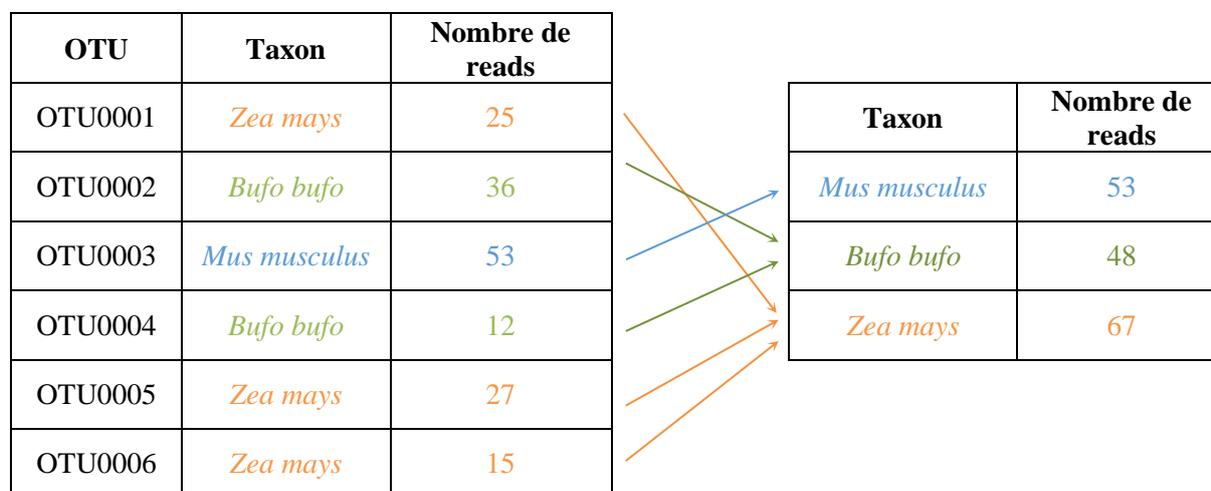


Figure 33. Principe de regroupement des OTUs d'un même taxon

Parmi ces taxons figurent *Procyon lotor* et *Homo sapiens* ainsi que leurs ascendants taxonomiques (*Carnivora*, *Mammalia*, *Chordata*) qui peuvent correspondre à de l'ADN de l'hôte ou du manipulateur (piégeur, chasseur, soigneur, préleveur, technicien de laboratoire). Ces derniers sont éliminés du jeu de données pour la suite de l'analyse, la perte d'information étant considérée négligeable dans ce contexte de description globale du régime alimentaire du Raton laveur.

Le jeu de données ainsi obtenu a ensuite été filtré de manière à éliminer les artefacts liés à la contamination et/ou à la consommation accidentelle. La consommation accidentelle survient quand un animal ingère involontairement une espèce qui se trouvait sur ou dans l'aliment consommé, par exemple de l'herbe sur un fruit ou des graines de tournesol dans un oiseau (Tercel et al. 2021). Ces artefacts sont généralement peu abondants dans les échantillons et sont communément éliminés en fixant des valeurs seuils du nombre de reads ou MSCT (Minimum Sequence Copy Thresholds) en-dessous desquels les reads sont éliminés, c'est-à-dire rapportés à zéro (Littleford-Colquhoun et al., 2022 ; Tercel & Cuff, 2022).

Pour cette étude, le filtrage a été réalisé selon la méthode proposée par Drake et al. (2021). Dans un premier temps, un filtrage se basant sur le nombre de reads présents dans les témoins négatifs permet d'éliminer les résultats liés à une contamination lors du processus analytique (extraction ADN, préparation des bases de référence, séquençage des échantillons). Dans chaque échantillon sont ainsi éliminés les taxons dont le nombre de reads est inférieur au nombre de reads du même taxon dans les témoins négatifs.

Ensuite, en considérant les potentielles contaminations accidentelles, les reads dont le nombre était inférieur au seuil arbitraire de 0,05% du nombre total de reads de l'échantillon pour le marqueur considéré ont été éliminés.

Enfin, les reads pouvant correspondre à un même aliment identifié plusieurs fois mais à des niveaux taxonomiques différents ont également été éliminés. Par exemple, dans les résultats issus du nourrissage contrôlé, la souris apparaissait dans un même échantillon sous les taxons *Mus musculus*, Mammifères et Chordés. Aussi, si un taxon était systématiquement présent avec un taxon ascendant, les reads du taxon le plus haut étaient éliminés afin d'éviter les risques de doublon et la surreprésentation de l'item alimentaire correspondant.

3.2. Assignation des items alimentaires

Les items alimentaires définis pour cette étude correspondent au nom vernaculaire, si existant, de chaque taxon unique identifié. Par exemple, le taxon *Zea mays* donne l’item alimentaire « Maïs ».

Un examen approfondi a été mené pour chaque taxon en vue de relever d’éventuelles incohérences en regard du contexte environnemental dans lequel le ou les échantillon(s) correspondant(s) ont été prélevé(s). Si un taxon était considéré comme absent du milieu étudié, à l’état naturel ou non, le taxon supérieur correspondant était à son tour examiné.

Par exemple, les analyses ont détecté la présence du genre *Pycnonotus* dans deux échantillons prélevés dans les Ardennes et en Gironde respectivement. Il s’agit d’un genre d’oiseaux, celui des bulbuls, qui n’est présent à l’état sauvage que dans l’hémisphère Sud, en Afrique et en Asie. Le taxon de rang supérieur, correspondant à la famille des Pycnonotidés, est également absent du continent Européen. Les oiseaux de cette famille ne sont par ailleurs pas connus pour être élevés en captivité. L’assignation de cet item a donc été définie selon son Ordre, celui des passériformes, pour donner l’item « Passereaux ».

Réciproquement, si seul un représentant d’un groupe taxonomique identifié est connu comme étant présent sur les sites d’étude, le taxon inférieur correspondant est attribué à l’item. Par exemple, la famille des Juglandacées comprend une cinquantaine d’espèces mais seul le Noyer (*Juglans regia*) est présent en Europe et sa présence sur les sites d’étude est attestée. L’item assigné à ce taxon est donc « Noyer ».

Les items ont ensuite été regroupés *a posteriori* en plusieurs sous-catégories de végétaux, d’invertébrés et de vertébrés en fonction de leur nombre d’apparition (ou nombre d’occurrence) dans l’ensemble des échantillons et de l’intérêt de cet item dans le cadre de cette thèse. Ces travaux s’intéressant particulièrement aux risques de prédation, une attention particulière est portée sur les items correspondants aux espèces de vertébrés et de crustacés.

4. Calcul des fréquences et proportions relatives d'occurrences

Le nombre d'occurrence, ou nombre d'apparition, correspond au nombre d'échantillons dans lequel apparaît un aliment cible. Selon le type d'analyse, cet aliment cible peut correspondre à un item, une sous-catégorie ou une catégorie.

Par exemple, dans le cas illustré dans le **Tableau 9**. Exemple de cas pour illustrer le calcul du nombre d'occurrence ci-dessous, les nombres d'occurrences pour les items seraient de 3 pour Maïs et 1 pour tous les autres items. Les nombres d'occurrences pour les catégories seraient de 3 pour les végétaux, 2 pour les invertébrés et 1 pour les vertébrés.

Tableau 9. Exemple de cas pour illustrer le calcul du nombre d'occurrence

Catégorie	Sous-catégorie	Item	Échantillon 1	Échantillon 2	Échantillon 3
Végétaux	Maïs	Maïs	X	X	X
	Fruits charnus	Fraisier			X
		Pommier			X
Invertébrés	Insecte	Scarabée		X	
		Punaise			X
Vertébrés	Amphibien	Crapaud	X		
	Rongeur	Souris	X		

La fréquence d'occurrence des catégories a été calculée en rapportant le nombre d'échantillons dans lequel apparaît un aliment d'une catégorie par rapport au nombre total d'échantillons prélevés pour le même site et la même période. De la même façon, la fréquence d'occurrence des sous-catégories a été calculée en rapportant le nombre d'occurrences de chaque sous-catégorie par rapport au nombre total d'échantillons prélevés pour le même site et la même période. Par exemple, dans le cas illustré dans le **Tableau 2**, la fréquence d'occurrence de la sous-catégorie « Fruits charnus » serait de $1/3$ ($\approx 33,3\%$), pour la sous-catégorie « Insectes » elle serait de $2/3$ ($\approx 66,6\%$) et pour de la sous-catégorie « Maïs » de $3/3$ (100%).

5. Analyses statistiques

L'ensemble des calculs, analyses statistiques et représentations graphiques a été réalisé avec le logiciel RStudio 2023.03.0-386 et le package *ggplot2* (Wickham, 2016). Les fréquences d'occurrences des catégories et sous-catégories d'aliments ont été comparées en fonction des sites (au sein d'une même période), et en fonction des périodes (au sein d'un même site) par des tests du Khi^2 corrigés selon la méthode de Bonferonni, avec un seuil de significativité fixé à $0,05/k$, où k représente le nombre de catégories, de sites ou de périodes considéré.e.s dans l'analyse le cas échéant.

III. Résultats

1. Items alimentaires identifiés dans les fèces des ratons laveurs sauvages

Au terme du séquençage des échantillons pour le marqueur *trnL*, 3347 OTUs correspondant à des végétaux ont été détectées et regroupées en 223 taxons. Parmi ces taxons, 75 ont été identifiés jusqu'à l'espèce (33,6%), 77 jusqu'au genre (34,5%), 51 jusqu'à la famille (22,9%), 19 jusqu'à l'ordre (8,5%) et le dernier à la Classe.

Pour le marqueur ARTH02, 630 OTUs correspondant à des invertébrés ont été identifiées et classés en 138 taxons. Parmi eux, 83 ont été identifiés jusqu'à l'espèce (60,1%), 25 jusqu'au genre (18,1%), 15 jusqu'à la famille (10,9%), 10 jusqu'à l'ordre (7,2%) et 5 aux rang supérieurs.

Enfin, pour le marqueur 12S-V5 propre aux vertébrés, 898 OTUs ont été identifiées et classés en 71 taxons. Parmi ces taxons, 43 ont été identifiés jusqu'à l'espèce (60,6%), 12 jusqu'au genre (17,0%), 9 jusqu'à la famille (12,7%), 2 jusqu'à l'ordre (2,8%) et 5 aux rang supérieurs.

2. Contrôles qualité de la méthode d'analyse par metabarcoding

2.1. Performances de la base curée

2.1.1. Marqueur *trnL*

L'évaluation par auto-assignation (**définie en page 108**) de la base curée a montré que le marqueur *trnL* était très peu efficace pour identifier les taxons au rang de l'espèce et du genre (**Tableau 10. Performances de la base curée pour le marqueur *trnL*. Données du LPL**). Au rang de l'espèce, deux tiers des taxons assignés sont en réalité faux. L'assignation taxonomique au rang de la famille montre toutefois de très bons résultats.

Tableau 10. Performances de la base curée pour le marqueur *trnL*. Données du LPL

	Nombre de séquences		Taux d'assignation (%)			
	Total	Mal assignées	Non assignées	Mauvaise	Manquante	Bonne
Classe	34584					
Ordre						
Famille		55	2466	0,16	7,13	92,71
Genre		2978	17219	8,61	49,79	41,60
Espèce		7695	23397	22,25	67,65	10,10

2.1.2. Marqueur ARTH02

Les performances de la base curée appliquée pour le marqueur ARTH02 sont très correctes (**Tableau 11**). La quasi-totalité des séquences ont été correctement assignées au rang de la famille avec une seule mauvaise assignation. Ces résultats sont tout de même moins bons au rang de l'espèce puisqu'un quart des séquences n'a pas pu être assigné. Toutefois les assignations sont correctes dans 9 cas sur 10.

Tableau 11. Performances de la base curée pour le marqueur ARTH02. Données du LPL

	Nombre de séquences			Taux d'assignation (%)		
	Total	Mal assignées	Non assignées	Mauvaise	Manquante	Bonne
Classe	9203					
Ordre						
Famille		1	14	0,01	0,15	99,84
Genre		182	805	1,98	8,75	89,27
Espèce		631	2253	6,86	24,48	68,66

2.1.3. Marqueur 12S-V5

Les performances de la base curée sont également très bonnes et proches de celles observées pour le marqueur ARTH02 (**Tableau 12**). Toutes les séquences assignées au rang de la famille sont correctes et presque toutes le sont au rang du genre. Ici aussi, les assignations au rang de l'espèce sont correctes dans 9 cas sur 10.

Tableau 12. Performances de la base curée pour le marqueur 12S-V5. Données du LPL

	Nombre de séquences			Taux d'assignation (%)		
	Total	Mal assignées	Non assignées	Mauvaise	Manquante	Bonne
Classe	2365					
Ordre						
Famille		0	18	0	0,76	99,24
Genre		16	166	0,68	7,02	92,30
Espèce		173	441	7,31	18,65	74,04

2.2. Fiabilité du processus analytique en laboratoire

2.2.1. Marqueur trnL

Les 14 témoins négatifs pour le marqueur trnL montraient tous des traces de contamination. Le séquençage a identifié 45 taxons différents présents dans 1 à 7 échantillons et avec un nombre de reads compris entre 2 et 1997 (**Tableau 13**). Après suppression des doublons taxonomiques (voir **Vérification des assignations taxonomiques et réduction de la prévalence d'artéfacts**), il restait 24 taxons différents dans les échantillons (**Tableau 13**).

Tableau 13. Nombre d'occurrences (N) et de reads maximum (Readsmax) des taxons identifiés dans les témoins négatifs pour le marqueur trnL (végétaux).

* Taxons conservés après élimination des doublons taxonomiques.

Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèce	N	Reads _{max}		
Magnoliopsida	Apiales	Apiaceae	<i>Pteryxia</i>	<i>P. terebinthina</i> *	3	53		
			-	-	3	81		
		Araliaceae*	-	-	2	2		
	Asparagales	Amaryllidaceae	<i>Allium</i>	<i>A. sativum</i> *	1	1272		
				-	-	3	19	
		-	-	-	1	18		
		-	-	-	1	29		
	Brassicales	Brassicaceae*	<i>Brassica</i>	<i>B. oleracea</i> *	1	262		
				-	-	1	2	
				-	-	2	146	
		-	-	-	1	4		
	Fabales	Fabaceae*	<i>Trifolium</i> *	-	1	394		
				-	-	2	62	
		-	-	-	1	3		
	Fagales	Betulaceae	<i>Alnus</i>	<i>A. alnobetula</i> *	1	829		
				-	-	1	44	
				-	-	1	1	
		Fagaceae	<i>Quercus</i> *	-	-	1	518	
				-	-	1	4	
				Juglandaceae*	-	-	1	1997
				-	-	1	16	
	Poales	Poaceae*	<i>Zea</i>	<i>Z. mays</i> *	1	41		
				-	-	2	232	
	Rosales	Cannabaceae*	-	-	1	304		
		Moraceae*	-	-	1	6		
		Rosaceae	<i>Potentilla</i>	<i>P. rivalis</i> *	1	22		
				-	-	2	12	
				-	-	1	3	
	Sapindales	Aceraceae	<i>Acer</i>	<i>A. mono</i> *	1	904		
				-	-	1	85	
				-	-	1	22	
		Anacardiaceae*	-	-	1	595		
		Rutaceae*	-	-	1	166		
		-	-	-	1	14		
	Solanales	Solanaceae	<i>Brunfelsia</i> *	<i>B. mire</i> *	1	1		
				-	-	4	834	
			<i>Nothoecstrum</i>	<i>N. longifolium</i> *	3	4		
			<i>Solanum</i> *	-	2	3		
			-	-	2	3		
	-	-	-	7	81			
	Pinopsida	Pinales	Cupressaceae	<i>Hesperocyparis</i>	<i>H. goveniana</i> *	1	1049	
					-	-	1	15
				<i>Juniperus</i>	<i>J. communis</i> *	1	1137	
				-	-	2	64	
				-	-	2	4	

L'asperge (*Asparagus officinalis*) a correctement été identifiée dans le témoin positif sous les taxons *Asparagus* (Genre), *Asparagaceae* (Famille) et *Asparagales* (Ordre). Aucun autre taxon n'a été identifié dans le témoin positif.

2.2.2. Marqueur ARTH02

Le Raton laveur a été détecté dans 13 des 14 témoins négatifs avec un nombre de reads entre 13 et 2608. Le blocking-primer a donc permis de réduire considérablement l'amplification de l'ADN hôte sans pour autant l'empêcher totalement (**Tableau 14**). Des traces de contaminations ont été détectées pour 8 des 14 témoins négatifs. Neuf taxons différents ont été identifiés avec un nombre de reads allant de 1 à 171, huit d'entre eux étaient encore présents après suppression des doublons taxonomiques (**Tableau 14**).

Tableau 14. Nombre d'occurrences (N) et de reads maximum (Readsmax) des taxons identifiés dans les témoins négatifs pour le marqueur ARTH02 (invertébrés).

* Taxons conservés après élimination des doublons taxonomiques

Embranchement	Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèce	N	Reads _{max}
Annelida	Clitellata	Crassiclitellata	Lumbricidae	<i>Allolobophora</i>	<i>A. chlorotica</i> *	1	1
Arthropoda*	Insecta*	Diptera	Chironomidae	<i>Polypedilum</i>	<i>P. henicurum</i> *	1	53
			Drosophilidae	<i>Drosophila</i>	<i>D. ananassae</i> *	1	8
				<i>Piophilina</i> *	-	1	1
			-	-	-	2	4
		Ephemera*	-	-	1	100	
	-	-	-	2	45		
	Malacostraca	Decapoda	Cambaridae	<i>Procambarus</i>	<i>P. clarkii</i> *	1	15
-	-	-	-	-	3	171	
Chordata	Mammalia	Carnivora	Procyonidae	<i>Procyon</i>	<i>P. lotor</i>	13	2608

Neuf taxons différents ont été détectés dans le témoin positif. Parmi eux, huit correspondaient aux invertébrés témoins identifiés à des taxons de rang variable. Les lombrics étaient identifiés sous les taxons *Allolobophora chlorotica* et *Aporrectodea* (Genre), la Tique *Ixodes ricinus* sous le taxon du même nom, le scarabée *Bubas bison* sous le taxon du même nom ainsi que Coleoptera (Ordre), le papillon sous le taxon *Obtectomera* (clade de Lépidoptères), l'araignée *Agroeca lusatica* sous le taxon Araneae (Ordre) et la limace et/ou l'escargot sous le taxon *Stylommatophora* (Ordre). L'Écrevisse de Louisiane et les mollusques *Potamopyrgus antipodarum* et *Theodoxus fluviatilis* qui provenaient d'ADN anciens et dégradés n'ont pas été identifiés.

2.2.3. Marqueur 12S-V5

Le Raton laveur était présent dans tous les échantillons témoins (négatifs et positifs) avec 170 à 7564 reads. Le nombre de reads pour chaque taxon était nettement moins élevé que pour les végétaux avec en moyenne 7715 reads pour les données de contrôle des végétaux contre 84 ici. Les 13 témoins négatifs du marqueur 12S-V5 présentaient entre 1 et 19 reads pour le taxon Raton laveur, ce qui signifie que, là aussi, le blocking-primer a réduit sans éliminer l'amplification de l'ADN hôte. En dehors du Raton laveur, six autres taxons de trois espèces ont été identifiés dans un à quatre des échantillons, dont l'Homme (*Homo sapiens*) également ciblé par le blocking-primer, le Bœuf (*Bos*, et Artiodactyles) et le Blaireau (*Meles meles*), ainsi que les taxons ascendants des Mammifères et Carnivores (**Tableau 15**).

Tableau 15. Nombre d'occurrences (N) et de reads maximum (Readsmax) des taxons identifiés dans les témoins négatifs pour le marqueur 12S-V5 (vertébrés).

* Taxons conservés après élimination des doublons taxonomiques

Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèce	N	Reads _{max}
Mammalia	Artiodactyla	Bovidae	<i>Bos</i> *	-	3	12
		-	-	-	2	2
	Carnivora	Mustelidae	<i>Meles</i>	<i>M. meles</i> *	2	9
		Procyonidae	<i>Procyon</i>	<i>P. lotor</i>	13	19
		-	-	-	1	1
	Primates	Hominidae	<i>Homo</i>	<i>H. sapiens</i>	4	9
	-	-	-	-	1	1

Les huit espèces témoins ont été correctement identifiées dans le témoin positif dont sept jusqu'à l'espèce et une jusqu'au genre. Le Bœuf (*Bos bovis*) a été identifié sous les taxons *Bos* (Genre) et Bovidae (Famille). Le Chevreuil (*Capreolus capreolus*), le Sanglier (*Sus scrofa*), la Martre des Pins (*Martes martes*), le Raton Laveur (*Procyon lotor*), l'Esturgeon (*Acipenser sturio*), la Truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus pilchardus*) et l'Humain (*Homo sapiens*) ont été identifiés sous les taxons éponymes (Espèces) et les taxons ascendants Artidactyla, Carnivora et Mammalia.

2.3. Fiabilité de détection des aliments dans les fèces des rats laveurs captifs

2.3.1. Marqueur trnL

Le séquençage des échantillons issus du nourrissage contrôlé au Parc Argonne Découverte a détecté la présence de 15 taxons de végétaux différents répartis dans les 13 échantillons. Les aliments de contrôle, la Banane (*Musa acuminata*) et la Pomme (*Malus domestica*), n'ont pas été formellement identifiés dans les échantillons. Dans le cas de la Banane, l'identification

taxonomique s'est arrêtée au rang de la Famille. En effet, parmi les 13 échantillons, 12 contenaient le taxon des Musacées qui correspond à la Famille de la Banane. Dans le cas de la Pomme, l'assignation donnée par l'analyse est erronée. En effet, le deuxième taxon le plus représenté après les Musacées, avec 6 détections, était l'espèce *Photinia serratifolia* qui appartient à la même sous-famille que le Pommier (Maloideae). Il est ainsi possible que le Pommier ait été assigné à une autre espèce de Rosacées, le Fraisier des Bois (*Fragaria vespa*), puisque celui-ci a été détecté dans 3 échantillons qui par ailleurs ne contenaient pas le taxon *Photinia serratifolia*.

Il est toutefois possible que les rats laveurs aient effectivement eu accès à d'autres types de fruits dont des vestiges seraient restés dans l'enclos. Le taxon *Brunfelsia sp.* a été détecté dans 2 échantillons. Ce genre de plantes est absent du continent Européen, toutefois il appartient à la famille des Solanacées qui comporte un grand nombre d'espèces alimentaires comme la pomme de terre (*Solanum tuberosum*) ou la tomate (*Solanum lycopersicum*). Il est donc là aussi possible que les rats laveurs aient eu accès à cet aliment et que l'assignation de celui-ci soit erronée. Les autres taxons détectés correspondent à des plantes naturellement présentes dans l'environnement et pourraient être signe d'une contamination lors du prélèvement de l'échantillon ou d'une consommation accidentelle par les rats laveurs.

2.3.2. Marqueur ARTH02

Le régime contrôlé pour les rats laveurs du Parc Argonne Découverte ne contenant aucun invertébré, il n'existe pas de données de référence pour cette cible. Le séquençage des données a toutefois détecté la présence de dix taxons dont huit insectes, un lombric et une araignée. Tous les taxons sont présents en France et sont donc susceptibles d'avoir effectivement été consommés dans l'enclos par les individus.

2.3.3. Marqueur 12S-V5

Huit taxons de vertébrés ont été identifiés dans les échantillons de contrôle, tous associés au Raton laveur ou aux aliments de contrôle. Tous les aliments de contrôle ont été correctement identifiés jusqu'à l'espèce pour tous les échantillons. La souris a été identifiée par les taxons *Mus Musculus*, Muridae (Famille) et potentiellement Mammalia, le Gardon par le taxon *Rutilus rutilus*, la Dinde par les taxons *Meleagris gallopavo* et Phasianidae (Famille) et enfin le Raton par les taxons *Procyon lotor*, Carnivora et potentiellement Mammalia.

3. Classification des items en sous-catégories

Après vérification des assignations taxonomiques et élimination des artéfacts dus à la contamination ou à la consommation accidentelle, 76 items de végétaux (**Tableau 16**), 63 items d'invertébrés (**Tableau 17**) et 44 items de vertébrés (**Tableau 18**. Nombre d'apparition des items alimentaires vertébrés dans les 103 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, par sites et par périodes (partie 1/2).) ont été définis.

3.1. Végétaux

Dans le cas des végétaux, quatre sous-catégories ont été créées (**Tableau 16**).

L'item « Maïs » étant le plus représenté (présent dans 32,5% des échantillons), il a été défini comme une sous-catégorie à part entière.

Les items « Fraisier », « Pommier », « Cornouiller », « Bananier », « Groseillier » et « Vigne » ont été regroupés dans la sous-catégorie « Fruits charnus ». À noter que les items « Bananier » et « Pommier » ont été définis à partir des taxons *Musaceae* et *Photinia serratifolia* respectivement en réponse aux résultats obtenus lors du suivi alimentaire au PAD.

Les items « Chêne » et « Noyer », produisant des glands et des noix connues pour être consommées par le Raton laveur ([Whiteside, 2009](#)), forment la sous-catégorie « Fruits secs ».

Les items restants, considérés comme non comestibles pour les animaux ou dont l'identification n'atteint pas un niveau taxonomique suffisant pour permettre de le déterminer, sont classés dans la sous-catégorie « Autres végétaux » (**Tableau 16**). Par exemple, la famille des Poacées regroupe un très grand nombre d'espèces de céréales comme le Maïs ou l'Orge (*Hordeum sp.*) mais également des espèces herbacées très représentées dans les gazons comme le Pâturin (*Poa sp.*). Les trois espèces étant naturellement présentes dans l'environnement, et pouvant également être le fruit de consommation accidentelle via des espèces proies (rongeurs et oiseaux), il n'est pas possible de définir avec certitude l'intérêt alimentaire de cette famille pour le Raton laveur.

La Banane est un cas particulier puisqu'elle est absente dans le milieu naturel, toutefois son importation pour la consommation humaine est très importante et sa présence dans le milieu anthropique ne fait aucun doute.

3.2. Invertébrés

Six sous-catégories d'invertébrés ont été créées (**Tableau 17**).

La sous-catégorie « Écrevisses » a été définie à partir du regroupement des items « Écrevisse de Louisiane » et « Écrevisse de Californie » correspondant aux espèces invasives *Procambarus clarkii* et *Pacifastacus* respectivement.

La sous-catégorie « Lombrics » est issue du regroupement des items « Lombric terrestre », « Lombric à tête noire » et « Lombric vert ».

Les autres items ont ensuite été répartis selon leur Classe dans les sous-catégories « Insectes », « Mollusques » et « Autres crustacés » (**Tableau 17**). Dans cette dernière sous-catégorie étaient regroupés les items correspondant à des crustacés autres que les écrevisses, à savoir le Gammare (*Gammarus balcanicus*), le Crabe chinois (*Eriocheir sinensis*) et les crevettes (*Penaeus vannamei* et *Palaemon longirostris*).

Les items très peu abondants (présents dans <1% des échantillons) ou uniques représentants de leur Classe, ont été regroupés dans la sous-catégorie « Autres invertébrés » (**Tableau 17**).

3.3. Vertébrés

Enfin, les vertébrés ont été séparés en six sous-catégories (**Tableau 18**. Nombre d'apparition des items alimentaires vertébrés dans les 103 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, par sites et par périodes (partie 1/2).).

Les espèces d'animaux domestiques ou inexistantes à l'état sauvage sur les sites d'étude ont été regroupées dans la sous-catégorie « Anthropique ». Il s'agissait des Sparidés, des Cottidés, de la Truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), de la Sardine (*Sardina pilchardus*), de la Poule (*Gallus gallus*), de la Dinde (*Meleagris gallopavo*), du Bœuf, (*Bos sp.*), du Cheval (*Equus sp.*) et du Chat domestique (*Felis catus*).

Les Rongeurs ont été séparés des Mammifères pour former deux sous-catégories distinctes « Rongeurs » et « Autres mammifères ».

Les items restants ont été répartis selon leur Classe dans les sous-catégories « Poissons », « Amphibiens » et « Oiseaux » (**Tableau 18**. Nombre d'apparition des items alimentaires vertébrés dans les 103 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, par sites et par périodes (partie 1/2).).

4. Composition alimentaire des fèces de rats laveurs sauvages

4.1. Fréquence d'occurrence des catégories d'aliments selon les sites et les périodes

Les aliments d'origine végétale étaient présents dans la quasi-totalité des échantillons de fèces prélevés pour cette étude (193/200 échantillons de fèces). Pour tous les sites et toutes les périodes, cette catégorie était la plus souvent détectée dans les échantillons, suivie par celle des invertébrés (155/200 échantillons) puis par celle des vertébrés (101/200 échantillons) (**Figure 34**). Parmi les 30 items présents dans le plus grand nombre d'échantillons, 24 appartenaient à la catégorie des végétaux, trois à celles des invertébrés et les trois derniers à la catégorie des vertébrés.

Dans la Marne où le nombre d'échantillons prélevés est le plus bas, la fréquence d'occurrence des catégories d'aliments ne montrait pas de différence significative pendant la période printemps-été (**Figure 34** ; correction de Bonferroni = 0,0167 ; p.value = 0,516). En revanche, la fréquence d'occurrence différait significativement entre les catégories pour les Ardennes (p.value = 0.0092) et la Gironde (p.value < 0.0001) pour cette même période. Pendant la période automne-hiver, les fréquences d'occurrence des différentes catégories d'aliments différaient significativement pour tous les sites de manière significative (**Figure 34** ; correction de Bonferroni = 0,0167 ; p.value < 0,0001 pour la Marne et les Ardennes et p.value = 0,0013 pour la Gironde).

Pendant la période chaude, le nombre d'échantillons contenant des végétaux était significativement plus grand que le nombre d'échantillons contenant des invertébrés pour les Ardennes (**Figure 34** ; correction de Bonferroni = 0,0167 ; p.value = 0,0153), et plus grand que le nombre d'échantillons contenant des vertébrés pour les Ardennes et la Gironde (p.value = 0,0076 et p.value < 0,0001 respectivement). Les invertébrés étaient également significativement plus représentés que les vertébrés en Gironde pour cette même période (p.value < 0,0001).

Pendant la période froide, la catégorie des végétaux était présente dans un nombre d'échantillon significativement plus important que le nombre d'échantillon contenant des invertébrés dans la Marne et les Ardennes (**Figure 34** ; correction de Bonferroni = 0,0167 ; p.value = 0,0071 et p.value = 0,0003 respectivement), et significativement plus importante que le nombre d'échantillon contenant des vertébrés pour tous les sites (p.value < 0,0001 pour la Marne et les Ardennes et p.value = 0,0010 pour la Gironde).

La fréquence d'occurrence de chaque catégorie ne variait pas de manière significative entre les deux périodes au sein de chaque site (**Figure 34** ; correction de Bonferroni = 0,025 ; p.value = 0,6136 pour la Marne, p.value = 0,8676 pour les Ardennes et p.value = 0,8593 pour la Gironde).

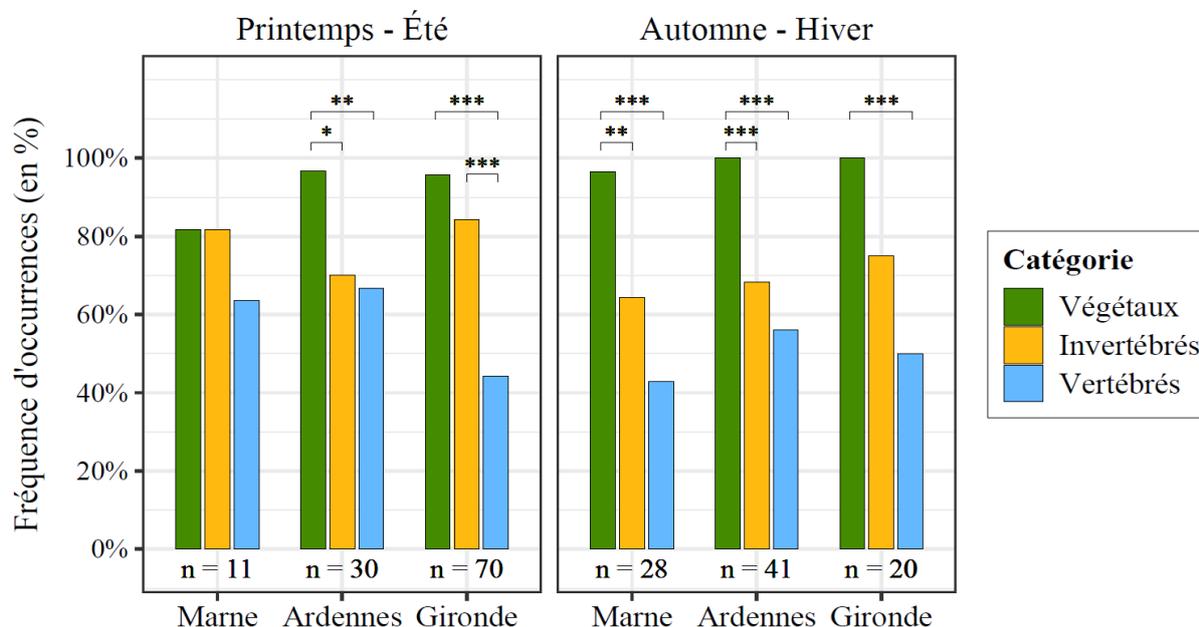


Figure 34. Fréquence d'occurrence des différentes catégories alimentaires dans 200 échantillons de fèces de ratons laveurs sauvages, en fonction des sites et des périodes

4.2. Composition et représentation détaillées des catégories alimentaires dans les échantillons de fèces de ratons laveurs sauvages

4.2.1. Catégorie des végétaux

Le Maïs était l'item le plus souvent détecté, toutes catégories d'aliment confondues, avec 64 occurrences. Au sein de la catégorie des végétaux, il était suivi du Charme avec 56 occurrences, de l'Erable avec 40 occurrences et des Rosacées avec 39 occurrences (**Tableau 16**).

Le Cornouiller et le Pommier, présents sur tous les sites, étaient les items les plus représentés dans la sous-catégorie « Fruits charnus » avec 38 et 33 apparitions respectivement. La grande majorité de ces apparitions a été enregistrée pendant la période chaude, soit 27/38 pour le Cornouiller et 24/33 pour le Pommier (**Tableau 16**).

Le Chêne est l'item qui est apparu le plus souvent dans les échantillons pour la sous-catégorie des fruits secs avec 34 occurrences contre 16 pour le Noyer. Toutefois la majorité de ces occurrences a été enregistrée pour la Gironde, soit 24 dont 19 pendant la période chaude. Le Noyer n'a par ailleurs pas été détecté pour ce site (**Tableau 16**).

Tableau 16. Nombre d'apparition des items alimentaires végétaux dans les 193 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, par sites et par périodes (partie 1/3)

Item	Taxon	Printemps-été			Automne-hiver			Total général
		Marne n = 9	Ardennes n = 29	Gironde n = 67	Marne n = 27	Ardennes n = 41	Gironde n = 20	
Maïs	<i>Zea mays</i>	1	10	13	10	23	7	64
Total sous-catégorie Maïs		1	10	13	10	23	7	64
Cornouiller	<i>Cornus unclass</i>	2	11	14	3	6	2	38
Pommier	<i>Photinia serratifolia</i>	3	7	14	2	7	-	33
Fraisier	<i>Fragaria vesca</i>	-	2	6	1	3	2	14
Vigne	Vitaceae unclass	-	-	1	1	2	-	4
Bananier	Musaceae unclass	-	-	-	1	-	-	1
Groseillier	<i>Ribes unclass</i>	-	-	-	1	-	-	1
Total sous-catégorie Fruits charnus		5	20	35	9	18	4	91
Chêne	<i>Quercus unclass</i>	1	1	19	-	6	7	34
Noyer	Juglandaceae unclass	2	3	-	5	6	-	16
Total sous-catégorie Fruits secs		3	4	19	5	12	7	50
Charme	<i>Carpinus unclass</i>	5	11	6	13	18	3	56
Erable	<i>Acer unclass</i>	5	7	8	6	14	-	40
Rosacées	Rosaceae unclass	1	4	21	3	5	5	39
Araliacées	<i>Schefflera unclass</i>	4	7	11	4	9	3	38
Astéracées	Asteraceae unclass	3	8	7	7	8	1	34
Potentilla rivalis	<i>Potentilla rivalis</i>	2	8	10	3	4	-	27
Oléacées	Oleaceae unclass	1	2	18	-	2	3	26
Poacées	Poaceae unclass	-	5	8	8	4	1	26
Saule	<i>Salix alba</i>	-	6	5	4	7	1	23
Aulne vert	<i>Alnus alnobetula</i>	-	5	10	1	4	1	21
Pâturin	<i>Poa sp</i>	-	7	3	4	5	-	19
Lamiacées	Lamiaceae unclass	1	7	3	3	4	-	18
Fabacées	Fabaceae unclass	1	4	2	3	3	1	14
Liseron	<i>Convolvulus unclass</i>	1	4	2	1	6	-	14
Caryophyllales	Caryophyllales unclass	1	5	-	-	2	3	11

Tableau 16. Nombre d'apparition des items alimentaires végétaux dans les 193 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, par sites et par périodes (partie 2/3).

Item	Taxon	Printemps-été			Automne-hiver			Total général
		Marne n = 9	Ardennes n = 29	Gironde n = 67	Marne n = 27	Ardennes n = 41	Gironde n = 20	
Moracées	Moraceae unclass	1	-	5	-	1	4	11
Renoncule	<i>Ranunculus</i> unclass	4	3	-	2	2	-	11
Véronique	<i>Veronica chamaedrys</i>	1	5	1	1	2	-	10
Solanacées	Solanaceae unclass	-	2	6	-	1	-	9
Solanum	<i>Solanum</i> unclass	-	-	7	1	1	-	9
Cortaderia	<i>Cortaderia</i>	-	3	2	-	3	-	8
Orge	<i>Hordeum</i>	-	-	7	1	-	-	8
Reine des prés	<i>Filipendula ulmaria</i>	-	2	1	1	4	-	8
Aulne japonais	<i>Alnus japonica</i>	2	3	-	1	1	-	7
Carex	<i>Carex</i> unclass	-	1	5	-	1	-	7
Chou	<i>Brassica oleracea</i>	-	2	2	1	1	1	7
Trèfle	<i>Trifolium</i> unclass	-	-	3	-	2	2	7
Iris	<i>Iris</i> unclass	-	-	6	-	-	-	6
Primulacées	Primulaceae unclass	-	2	2	1	-	1	6
Achillée	<i>Achillea millefolium</i>	-	-	-	2	2	1	5
Ericales	Ericales unclass	-	-	1	4	-	-	5
Fagacées	Fagaceae unclass	-	1	2	2	-	-	5
Lin	<i>Linum</i> unclass	-	1	1	2	1	-	5
Houlque	<i>Holcus lanatus</i>	-	2	-	-	2	-	4
Luzerne	<i>Medicago sativa</i>	-	-	3	1	-	-	4
Viorne	<i>Viburnum</i> unclass	-	-	2	-	2	-	4
Amaranthacées	Amaranthaceae unclass	-	-	1	2	-	-	3
Brassicacées	Brassicaceae unclass	-	1	1	-	1	-	3
Brome	<i>Bromus diandrus</i>	-	-	-	1	2	-	3
Dorycnium	<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	-	1	-	-	2	-	3
Jonc épars	<i>Juncus effusus</i>	-	-	1	1	1	-	3
Lauracées	Lauraceae unclass	-	-	1	-	1	1	3

Tableau 16. Nombre d'apparition des items alimentaires végétaux dans les 193 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, par sites et par périodes (partie 3/3).

Item	Taxon	Printemps-été			Automne-hiver			Total général
		Marne n = 9	Ardennes n = 29	Gironde n = 67	Marne n = 27	Ardennes n = 41	Gironde n = 20	
Apiacées	<i>Apiaceae unclass</i>	-	1	-	-	1	-	2
Diospyros	<i>Diospyros unclass</i>	-	-	2	-	-	-	2
Euphorbe	<i>Euphorbia unclass</i>	-	-	1	1	-	-	2
Gaura	<i>Gaura coccinea</i>	-	-	2	-	-	-	2
Hêtre	<i>Fagus japonica</i>	1	1	-	-	-	-	2
Jonc indéterminé	<i>Juncus unclass</i>	-	-	2	-	-	-	2
Pittosporum	<i>Pittosporum unclass</i>	-	1	1	-	-	-	2
Robinier	<i>Robinia unclass</i>	-	-	2	-	-	-	2
Rubiacées	<i>Rubiaceae unclass</i>	-	1	-	-	-	1	2
Vulpin	<i>Alopecurus myosuroides</i>	-	-	-	2	-	-	2
Betterave	<i>Beta vulgaris</i>	-	1	-	-	-	-	1
Camellia	<i>Camellia yunnanensis</i>	-	-	-	1	-	-	1
Chèvrefeuille	<i>Lonicera japonica</i>	-	-	1	-	-	-	1
Dioscorea	<i>Dioscorea unclass</i>	-	-	-	-	-	1	1
Elaeodendron	<i>Elaeodendron australe</i>	-	1	-	-	-	-	1
Géranium	<i>Geranium pratense</i>	-	-	-	-	-	1	1
Gesse	<i>Lathyrus unclass</i>	-	1	-	-	-	-	1
Hypochaeris	<i>Hypochaeris maculata</i>	-	-	1	-	-	-	1
Lupin	<i>Lupinus unclass</i>	-	-	1	-	-	-	1
Nénuphar	<i>Nymphaea tetragona</i>	-	-	1	-	-	-	1
Pavot	<i>Papaver somniferum</i>	-	-	-	-	1	-	1
Pissenlit	<i>Taraxacum platycarpum</i>	-	-	-	-	-	1	1
Pteryxia	<i>Pteryxia terebinthina</i>	-	-	-	1	-	-	1
Salicaire	<i>Lythraceae unclass</i>	-	-	1	-	-	-	1
Valériane	<i>Valeriana tripteris</i>	-	-	-	1	-	-	1
Total sous-catégorie Autres végétaux		34	126	189	90	130	36	605
Total catégorie Végétaux		43	160	256	114	183	54	810

La sous-catégorie « Autres végétaux », regroupant le plus grand nombre d'items (67/76 soit 88,2% des items de la catégorie « Végétaux » ; **Tableau 16**) était, de fait, la plus représentée de cette catégorie pour tous les sites et pour toutes les périodes (**Figure 35**). Sa fréquence d'occurrence ne variait pas significativement ni entre les sites (correction de Bonferroni = 0,0167 ; p.value > 0,4273 pour tous les sites) ni entre les périodes (correction de Bonferroni = 0,0250 ; p.value > 0,6217 pour toutes les périodes).

Après celle des « autres végétaux », la sous-catégorie la plus représentée dans les échantillons variait selon la période. Pour tous les sites, il s'agissait de la sous-catégorie « Fruits charnus » pour la période chaude et de la sous-catégorie « Maïs » pour la période froide (**Figure 35**). Pour autant, les fréquences d'occurrences de chacune de ces sous-catégories ne différaient pas de manière significative selon la période considérée (correction de Bonferroni = 0,0250 ; p.value > 0,3432 pour toutes les périodes pour les fruits charnus, et p.value > 0,1472 pour toutes les périodes pour le maïs). De même, la comparaison entre les sites n'a pas mis en évidence de différence significative entre les fréquences d'occurrences de ces sous-catégories (correction de Bonferroni = 0,0167 ; p.value > 0,1667 pour toutes les sites pour les fruits charnus, et p.value > 0,0971 pour toutes les périodes pour le maïs).

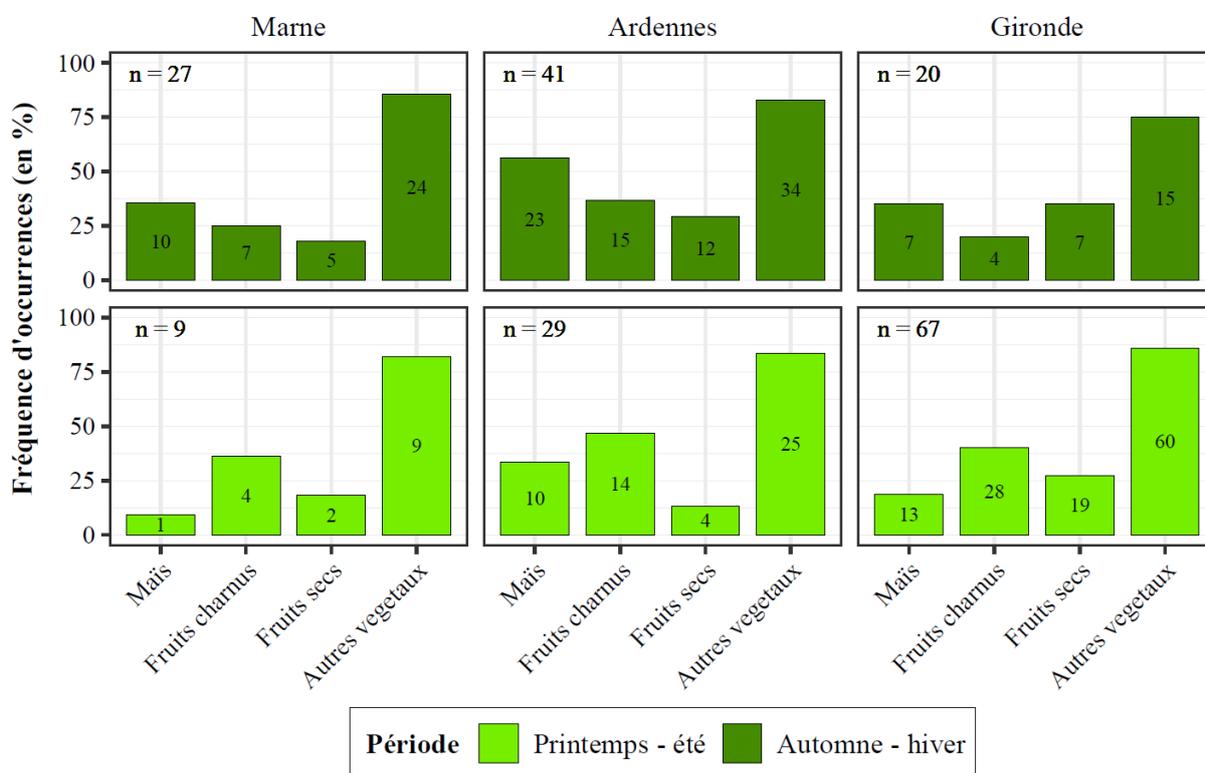


Figure 35. Fréquence d'occurrence (en pourcentage) des sous-catégories d'aliments d'origine végétale dans les 193 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, selon le site d'étude et la période.

4.2.2. Catégorie des invertébrés

L'item correspondant aux écrevisses de Louisiane (*Procambarus clarkii*) était le deuxième plus souvent rencontré dans l'ensemble des échantillons, toutes catégories confondues, et le premier des invertébrés avec 62 apparitions (**Tableau 17**). Le Lombric terrestre (*Lumbricus terrestris*) arrivait en quatrième position pour l'ensemble des catégories et en seconde position pour la catégorie des invertébrés avec 51 occurrences. Le Lombric à tête noire (*Aporrectodea longa*), troisième des invertébrés les plus représentés, a quant à lui été détecté dans 36 échantillons. Enfin, le Forficule (*Forficula auricularis*) arrivait en quatrième position avec 20 occurrences. Les 60 autres items correspondant à des invertébrés n'ont jamais été détectés dans plus de 10 échantillons.

C'est au sein de cette catégorie d'aliments que sont observées les disparités les plus importantes entre les différents sites d'étude. Ici aussi, aucune sous-catégorie ne présentait une fréquence d'occurrence significativement différente entre les périodes (**Figure 36**, correction de Bonferroni = 0,0167 ; p.value > 0.2691 pour tous les sites).

Les échantillons de Gironde sont très largement dominés par les écrevisses (**Figure 36**). La sous-catégorie « Écrevisses » étant par ailleurs presque exclusivement représentée sur ce site. La fréquence d'occurrence des écrevisses était toujours significativement plus importante en Gironde que sur les deux autres sites et ce quelle que soit la période considérée (correction de Bonferroni = 0,0167, p.value < 0,0003 pour tous les sites).

Pendant la période chaude, la sous-catégorie « Lombrics » a été détectée dans un nombre d'échantillon significativement plus petit en Gironde que dans la Marne et dans les Ardennes (**Figure 36**, correction de Bonferroni = 0,0167, p.value = 0,0002 et p.value < 0,0001 respectivement). Pendant la période froide, les lombrics étaient détectés significativement plus souvent dans les Ardennes qu'en Gironde (p.value = 0,0009).

La sous-catégorie « Insectes » comprend 45 items dont 19 ne sont présents que dans un seul échantillon. Cette sous-catégorie est celle dont la fréquence d'occurrences variait le moins à la fois entre les sites et entre les périodes (**Figure 36**; correction de Bonferroni = 0,0167, p.value > 0,2231 pour tous les sites ; correction de Bonferroni = 0,0250, p.value > 0.5668 pour tous les périodes).

Tableau 17. Nombre d'apparition des items alimentaires invertébrés dans 150 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, par sites et par périodes (partie 1/3).

Item	Taxon	Printemps-été			Automne-hiver			Total général
		Marne n = 9	Ardennes n = 21	Gironde n = 59	Marne n = 18	Ardennes n = 28	Gironde n = 15	
Forficule	<i>Forficula auricularia</i>	3	3	1	1	8	4	20
Cychrus	<i>Cychrus unclass</i>	2	1	1	4	2	-	10
Drosophile	<i>Drosophila ananassae</i>	2	4	2	-	2	-	10
Cantharis	<i>Cantharis unclass</i>	3	-	-	3	2	-	8
Carabe indéterminé	<i>Carabus unclass</i>	1	-	5	-	1	1	8
Mouche	<i>Piophilina unclass</i>	1	4	-	1	1	-	7
Obtectomera	<i>Obtectomera unclass</i>	2	1	3	1	-	-	7
Géotrupes	<i>Geotrupidae unclass</i>	1	-	-	2	3	-	6
Carabe treillissé	<i>Carabus cancellatus</i>	1	-	1	1	1	-	4
Fourmi noire	<i>Lasius niger</i>	1	1	2	-	-	-	4
Frelon	<i>Vespa unclass</i>	-	-	3	-	-	1	4
Tipule	<i>Tipulidae unclass</i>	-	2	-	-	2	-	4
Altica	<i>Altica ericeti</i>	-	-	2	-	1	-	3
Féronie	<i>Abax parallelus</i>	-	-	-	-	3	-	3
Libellule	<i>Aeshnidae unclass</i>	1	-	1	-	-	1	3
Moustique	<i>Aedes unclass</i>	-	-	1	1	1	-	3
Puceron	<i>Hemiptere Aphidoidea</i>	-	-	1	1	1	-	3
Anoplotrupes	<i>Anoplotrupes stercorosus</i>	-	-	1	-	-	1	2
Chironome	<i>Chironomus unclass</i>	-	1	1	-	-	-	2
Cordulégastre	<i>Cordulegaster boltonii</i>	-	-	1	-	1	-	2
Criquet	<i>Chorthippus unclass</i>	-	1	-	1	-	-	2
Glyphotaelius	<i>Glyphotaelius pellucidus</i>	-	-	-	-	2	-	2
Limnephilidés	<i>Limnephilidae unclass</i>	-	1	-	-	1	-	2

Tableau 17. Nombre d'apparition des items alimentaires invertébrés dans 150 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, par sites et par périodes (partie 2/3).

Item	Taxon	Printemps-été			Automne-hiver			Total général
		Marne n = 9	Ardennes n = 21	Gironde n = 59	Marne n = 18	Ardennes n = 28	Gironde n = 15	
Meladema	<i>Meladema coriacea</i>	-	-	2	-	-	-	2
Molops	<i>Molops piceus</i>	1	-	-	1	-	-	2
Papillon	<i>Lepidoptera unclass</i>	-	-	-	1	1	-	2
Carabe granuleux	<i>Carabus granulatus</i>	-	-	1	-	-	-	1
Cardinal	<i>Pyrochroa coccinea</i>	-	1	-	-	-	-	1
Charançon	<i>Sitona callosus</i>	-	1	-	-	-	-	1
Charançon du maïs	<i>Sitophilus zeamais</i>	-	-	-	-	1	-	1
Cybister	<i>Cybister unclass</i>	-	-	1	-	-	-	1
Cyclorrhapha	<i>Cyclorrhapha unclass</i>	-	1	-	-	-	-	1
Dermestes	<i>Dermestes unclass</i>	-	-	1	-	-	-	1
Éphémère	<i>Choroterpes unclass</i>	-	1	-	-	-	-	1
Guêpe	<i>Vespula vulgaris</i>	-	-	-	1	-	-	1
Heleodromia	<i>Heleodromia immaculata</i>	-	-	-	1	-	-	1
Microtendipes	<i>Microtendipes umbrosus</i>	-	1	-	-	-	-	1
Myriophora	<i>Myriophora unclass</i>	-	-	-	1	-	-	1
Naucore	<i>Ilyocoris cimicoides</i>	-	1	-	-	-	-	1
Ochthebius	<i>Ochthebius minimus</i>	-	-	1	-	-	-	1
Ocype	<i>Ocypus unclass</i>	-	-	1	-	-	-	1
Plectrocnemia	<i>Plectrocnemia geniculata</i>	-	1	-	-	-	-	1
Ptomaphagus	<i>Ptomaphagus unclass</i>	-	-	1	-	-	-	1
Sialis	<i>Sialidae unclass</i>	-	-	-	-	1	-	1
Syrphe	<i>Syrphidae unclass</i>	-	1	-	-	-	-	1
Total sous-catégorie Insectes		19	27	34	21	35	8	144

Tableau 17. Nombre d'apparition des items alimentaires invertébrés dans 150 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, par sites et par périodes (partie 3/3).

Item	Taxon	Printemps-été			Automne-hiver			Total général
		Marne n = 9	Ardennes n = 21	Gironde n = 59	Marne n = 18	Ardennes n = 28	Gironde n = 15	
Lombric terrestre	<i>Lumbricus terrestris</i>	6	11	5	8	21	-	51
Lombric à tête noire	<i>Aporrectodea longa</i>	3	8	-	7	16	2	36
Lombric vert	<i>Allolobophora chlorotica</i>	-	2	-	-	1	-	3
Total sous-catégorie Lombrics		9	21	5	15	38	2	90
Écrevisse de Louisiane	<i>Procambarus clarkii</i>	-	-	50	-	-	12	62
Écrevisse de Californie	<i>Pacifastacus leniusculus</i>	1	2	-	-	-	-	3
Total sous-catégorie Écrevisses		1	2	50	0	0	12	65
Limace rouge	<i>Arion rufus</i>	3	-	-	4	-	-	7
Limace indéterminée	<i>Arion unclass</i>	2	1	-	2	1	-	6
Limace léopard	<i>Limax unclass</i>	1	-	-	2	-	-	3
Escargot	<i>Cepaea hortensis</i>	1	-	-	-	-	-	1
Total sous-catégorie Mollusques		7	1	0	8	1	0	17
Gammare	<i>Gammarus balcanicus</i>	-	2	1	1	4	-	8
Crabe chinois	<i>Eriocheir sinensis</i>	-	-	4	-	-	1	5
Crevette blanche	<i>Palaemon longirostris</i>	-	-	1	-	-	-	1
Crevette à pattes blanches	<i>Penaeus vannamei</i>	1	-	-	-	-	-	1
Total sous-catégorie Autres crustacés		1	2	6	1	4	1	15
Collembole	<i>Isotomurus maculatus</i>	-	1	-	-	1	-	2
Opilion	<i>Leiobunum blackwalli</i>	-	-	1	-	1	-	2
Myriapode	<i>Glomeris marginata</i>	1	-	-	-	-	-	1
Araignées	<i>Araneae unclass</i>	-	-	1	-	-	-	1
Cyclostome élégant	<i>Pomatias elegans</i>	-	-	1	-	-	-	1
Total sous-catégorie Autres invertébrés		1	1	3	0	2	0	7
Total catégorie Invertébrés		39	54	98	45	80	23	338

La sous-catégorie « Mollusques » est presque exclusivement composée par des limaces, avec 16 occurrences sur 17, dont la majorité appartiennent au genre *Arion*. Aucun mollusque n'a été détecté en Gironde. Pendant la période chaude, les mollusques étaient significativement plus représentés dans la Marne que dans les Ardennes (**Figure 36** ; correction de Bonferroni = 0,0167, p.value = 0.0039).

En dehors des écrevisses, le Gammare (*Gammarus balcanicus*) était le crustacé le plus représenté dans les échantillons avec huit occurrences dont six dans les Ardennes, une dans la Marne et une en Gironde (**Tableau 17**). Cinq occurrences de Crabe chinois (*Eriocheir sinensis*) ont été détectées en Gironde. Enfin, deux espèces de crevettes marines de consommation humaine ont été détectées pendant la période froide, la Crevette à pattes blanches (*Penaeus vannamei*) dans la Marne et la Crevette blanche (*Palaemon longirostris*) en Gironde (**Tableau 17**).

La sous-catégorie « Autres invertébrés » est composée de cinq items qui ne sont représentés que par une ou deux occurrences (**Tableau 17**).

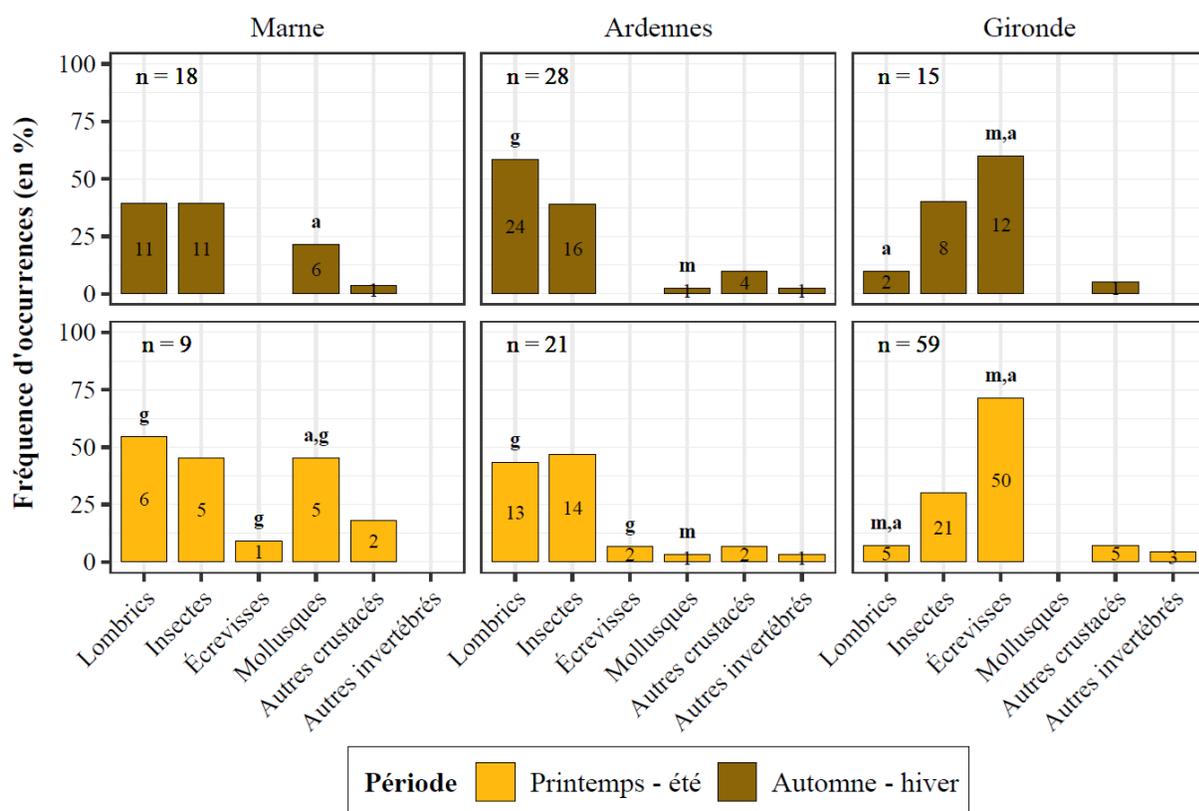


Figure 36. Fréquence d'occurrence (en pourcentage) des sous-catégories de proies invertébrées dans les 150 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, selon le site d'étude et la période. m : différence significative avec la Marne, a : différence significative avec les Ardennes, g : différence significative avec la Gironde.

4.2.3. Catégorie des vertébrés

La catégorie des Vertébrés est la moins représentée au sein des échantillons de fèces en termes de nombre d'occurrences. L'item le plus souvent détecté, le Bœuf (*Bos unclassified*) est présent dans 15 des 200 échantillons. Il est suivi par le Pigeon biset (*Columba livia*) et les mulots (*Apodemus sp.*) avec 11 détections pour chaque sous-catégorie (**Tableau 18**).

Sur l'ensemble des échantillons, la sous-catégorie des aliments vertébrés d'origine anthropique était celle qui comptait le plus grand nombre d'items détectés (45 détections), suivie par celles des rongeurs (37 détections), puis par celles des poissons (34 détections) (**Tableau 18**).

Au total, 44 proies vertébrés différentes et présentes à l'état sauvage au sein des sites d'études ont été identifiées, parmi lesquelles : huit espèces d'amphibiens ; six espèces de poissons, un genre (*Gambusia*) et une famille (Gastérostéidés); cinq espèces d'oiseaux, une famille (Anatidés) et un ordre (Passériformes); cinq espèces et un genre (*Lepus*) de mammifères autres que rongeurs ; cinq espèces et deux genres (*Microtus* et *Apodemus*) de rongeurs (**Tableau 18**).

Parmi les items alimentaires considérés comme étant d'origine anthropique ont été identifiés : deux espèces de volaille (*Gallus gallus* et *Meleagris gallopavo*) ; deux espèces (*Sardina pilchardus* et *Oncorhynchus mykiss*) et une famille (Sparidés) de poissons marins ou d'élevage ; deux genres d'ongulés domestiques (*Bos sp.* et *Equus sp.*) (**Tableau 18**). Sur les 36 items de vertébrés identifiés comme étant présents à l'état sauvage dans le milieu naturel, 20 sont inféodés au milieu aquatique, à savoir les amphibiens, les poissons, les Anatidés, le Héron cendré (*Ardea cinerea*), la Poule d'eau (*Gallinula chloropus*) et le Ragondin (*Myocastor coypus*).

Tableau 18. Nombre d'apparition des items alimentaires vertébrés dans les 103 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, par sites et par périodes (partie 1/2).

Item	Taxon	Printemps-été			Automne-hiver			Total général
		Marne n = 7	Ardennes n = 20	Gironde n = 31	Marne n = 12	Ardennes n = 23	Gironde n = 10	
Mulots	<i>Apodemus unclass</i>	-	1	2	3	4	1	11
Ragondin	<i>Myocastor coypus</i>	2	2	3	-	3	-	10
Campagnols	<i>Microtus unclass</i>	-	4	-	1	1	-	6
Rat brun	<i>Rattus norvegicus</i>	-	1	-	1	3	-	5
Campagnol roussâtre	<i>Myodes glareolus</i>	-	-	-	2	-	-	2
Rat taupier	<i>Arvicola amphibius</i>	-	-	-	1	1	-	2
Lérot	<i>Eliomys melanurus</i>	-	1	-	-	-	-	1
Total sous-catégorie Rongeurs		2	9	5	8	12	1	37
Gambusie	<i>Gambusia unclass</i>	-	2	4	-	-	3	9
Gardon	<i>Rutilus rutilus</i>	-	3	1	1	2	1	8
Anguille	<i>Anguilla anguilla</i>	-	-	5	-	-	1	6
Loche	<i>Barbatula barbatula</i>	-	3	-	1	-	1	5
Perche	<i>Perca fluviatilis</i>	-	-	-	1	2	-	3
Carpe	<i>Cyprinus carpio</i>	-	-	-	1	-	-	1
Épinoches	<i>Gasterosteidae unclass</i>	-	-	-	1	-	-	1
Lotte	<i>Lota lota</i>	-	1	-	-	-	-	1
Total sous-catégorie Poissons		0	9	10	5	4	6	34
Crapaud commun	<i>Bufo bufo</i>	1	3	-	2	1	-	7
Grenouille agile	<i>Rana dalmatina</i>	-	-	6	-	-	1	7
Grenouille rousse	<i>Rana temporaria</i>	-	-	-	3	3	-	6
Grenouille rieuse	<i>Pelophylax ridibundus</i>	-	-	2	-	-	1	3
Salamandre tachetée	<i>Salamandra salamandra</i>	-	-	-	2	-	-	2
Triton ponctué	<i>Lissotriton vulgaris</i>	-	1	-	-	1	-	2
Alyte accoucheur	<i>Alytes obstetricans</i>	1	-	-	-	-	-	1
Triton palmé	<i>Lissotriton helveticus</i>	-	-	-	-	1	-	1
Total sous-catégorie Amphibiens		2	4	8	7	6	2	29

Tableau 18. Nombre d'apparition des items alimentaires vertébrés dans les 103 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, par sites et par périodes (partie 2/2).

Item	Taxon	Printemps-Été			Automne-Hiver			Total général
		Marne n = 7	Ardennes n = 20	Gironde n = 31	Marne n = 12	Ardennes n = 23	Gironde n = 10	
Pigeon biset	<i>Columba livia</i>	2	2	2	2	2	1	11
Anatidés	<i>Anatidae unclass</i>	-	-	3	-	-	1	4
Grive musicienne	<i>Turdus philomelos</i>	-	1	1	2	-	-	4
Héron cendré	<i>Ardea cinerea</i>	-	-	-	-	2	-	2
Passereaux	<i>Passeriformes unclass</i>	-	-	-	1	-	1	2
Geai des Chênes	<i>Garrulus glandarius</i>	-	-	-	-	1	-	1
Poule d'eau	<i>Gallinula chloropus</i>	-	1	-	-	-	-	1
Total sous-catégorie Oiseaux		2	4	6	5	5	3	25
Blaireau	<i>Meles meles</i>	2	-	1	1	-	-	4
Renard	<i>Vulpes vulpes</i>	1	1	-	-	1	-	3
Sanglier	<i>Sus scrofa</i>	-	-	3	-	-	-	3
Lapin de Garenne	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	-	-	1	-	-	-	1
Lièvres	<i>Lepus unclass</i>	1	-	-	-	-	-	1
Total sous-catégorie Autres mammifères		4	1	5	1	1	0	12
Bœuf	<i>Bos unclass</i>	2	2	5	-	3	3	15
Poule	<i>Gallus gallus</i>	-	2	4	-	2	2	10
Dinde	<i>Meleagris gallopavo</i>	-	-	6	-	1	2	9
Chat domestique	<i>Felis catus</i>	-	-	-	1	2	-	3
Truite	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	-	-	2	-	-	1	3
Cottidés	<i>Cottidae unclass</i>	-	1	-	-	1	-	2
Cheval	<i>Equus unclass</i>	-	-	1	-	-	-	1
Sardine	<i>Sardina pichardus</i>	1	-	-	-	-	-	1
Sparidés	<i>Sparidae unclass</i>	-	-	1	-	-	-	1
Total sous-catégorie Anthropique		3	5	19	1	9	8	45
Total catégorie Vertébrés		13	32	53	27	37	20	182

Les faibles effectifs pour cette catégorie d'aliment n'ont pas permis de mettre en évidence de différences significatives des fréquence d'occurrence des sous-catégories entre les sites et entre les périodes (**Figure 37**).

La sous-catégorie « Poissons » était la plus importante en Gironde pour les deux périodes. Le Gambusie (*Gambusia sp.*) en était l'item le plus représenté avec une détection dans 9 échantillons (**Tableau 18**). Cette espèce invasive aurait en effet été introduite dans le Sud de la France pour lutter contre les moustiques responsables du paludisme. Bien que cet item ait également été détecté dans 2 échantillons des Ardennes, sa présence dans le département n'est toutefois pas connue. L'Anguille (*Anguilla anguilla*), présente dans 6 échantillons de Gironde, a également été recensée dans la Vallée de L'Eau Blanche où a été prélevée la majorité des échantillons girondins. Les autres items détectés dans les échantillons sont très répandus dans les eaux douces françaises. Pendant la période chaude, aucun poisson n'a été détecté dans les échantillons prélevés dans la Marne.

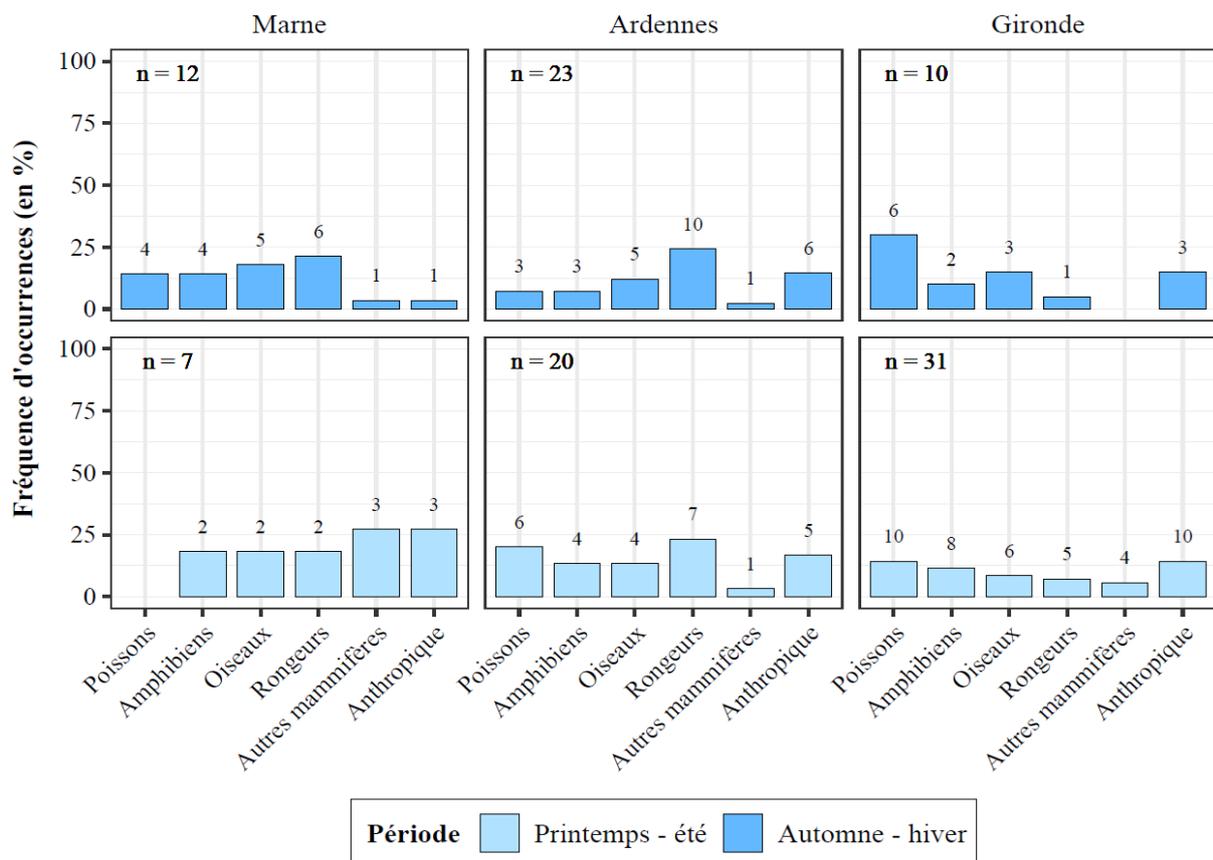


Figure 37. Fréquence d'occurrence (en pourcentage) des sous-catégories de proies vertébrées dans les 103 échantillons de fèces de ratons laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, selon le site d'étude et la période.

Huit espèces différentes d'amphibiens ont été détectées dans l'ensemble des échantillons dont trois espèces de grenouilles, deux espèces de crapauds, deux espèces de tritons et une espèce de salamandres. Les espèces les plus souvent détectées étaient le Crapaud commun (*Bufo bufo*) et la Grenouille agile (*Rana dalmatina*), toutes deux présentes dans 7 échantillons, suivi de la Grenouille rousse (*Rana dalmatina*) détectée dans six échantillons. L'Alyte accoucheur (*Alytes obstetricans*) et la Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*) n'étaient présents que dans la Marne, le Triton ponctué (*Lissotriton vulgaris*) et palmé (*Lissotriton helveticus*) que dans les Ardennes, et enfin la Grenouille agile (*Rana temporaria*) et la Grenouille rieuse (*Pelophylax ridibundus*) n'étaient présents qu'en Gironde (**Tableau 18**).

Le Pigeon biset (*Columba livia*) était l'item le plus souvent détecté avec onze apparitions réparties sur les trois sites (**Tableau 18**). Parmi les six autres items composant la sous-catégorie « Oiseaux », trois correspondaient à des espèces aquatiques et trois à des passereaux (Passériformes). L'item des Anatidés n'a été détecté qu'en Gironde, dans quatre échantillons. Le Héron (*Ardea cinerea*), la Poule d'eau (*Gallinula chloropus*) et le Geai des Chênes (*Garrulus glandarius*) n'ont quant à eux été détectés que dans les Ardennes (**Tableau 18**).

Les Mulots (genre *Apodemus*) étaient les rongeurs les plus fréquents dans l'ensemble des échantillons, avec 11 détections sur l'ensemble des sites. Le Ragondin (*Myocastor coypus*) arrive en seconde position avec dix détections, suivis des Campagnols (genre *Microtus*) avec six détections, puis du Rat brun (*Rattus norvegicus*) avec cinq détections. Plus de la moitié des détections de rongeurs concerne les échantillons prélevés dans les Ardennes (**Tableau 18**).

La sous-catégorie « Autres mammifères » est celle qui a le plus petit nombre d'items détectés dans les échantillons avec seulement douze occurrences au total (**Tableau 18**). Le plus représenté est le Blaireau (*Meles meles*) présent dans quatre échantillons, puis le Renard (*Vulpes vulpes*) et le Sanglier (*Sus scrofa*) présents dans trois échantillons, et le Lièvre (genre *Lepus*) et le Lapin de Garenne (*Oryctolagus cuniculus*), chacun détecté dans un seul échantillon.

La sous-catégorie des aliments d'origine anthropique est celle dont le nombre d'items détectés est le plus élevé pour la catégorie des vertébrés. Parmi ces items, le Bœuf (*Bos unclassified*) était le plus important avec un total de 15 détections réparties sur l'ensemble des trois sites. Venaient ensuite la Poule (*Gallus gallus*) et la Dinde (*Meleagris gallopavo*) avec respectivement dix et neuf apparitions. La majorité des items détectés provenait d'échantillons prélevés en Gironde (27 détections sur 45). Trois de ces items étaient par ailleurs absents du Grand-Est, à savoir la Truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), le Cheval (*Equus unclassified*) et les Sparidés (**Tableau 18**).

IV. Discussion

1. Limites de la méthode d'analyse par metabarcoding

La faible précision du marqueur trnL limite fortement l'interprétation des résultats concernant les végétaux. En effet, certaines espèces végétales apparentées partagent les mêmes séquences et ne sont donc pas différenciables (Taberlet et al., 2007). L'intérêt alimentaire des végétaux n'étant pas lié à leur classification taxonomique, ce manque de précision engendre une importante perte d'informations. Par exemple, des Apiacées ont été détectées dans les échantillons, mais cette famille comporte à la fois des plantes potagères comme la Carotte (*Daucus carota*) et des plantes toxiques comme la Cigüe (*Conium maculatum*). Sans plus de précision, il est donc impossible de savoir si le taxon identifié dans les échantillons contribue réellement à l'alimentation du Raton laveur ou serait plutôt issu d'une consommation accidentelle. D'autres marqueurs ciblant des taxons spécifiques de végétaux pourraient être utilisés en combinaison avec le marqueur trnL afin de préciser les analyses (De Barba et al., 2014 ; Ando et al., 2020).

La méthode du metabarcoding ne permet pas de savoir sous quel forme l'aliment a été consommé (Nielsen et al., 2018). Par exemple, il est impossible de savoir si la présence d'ADN de Poule (*Gallus gallus*) signifie que le Raton laveur a consommé un individu adulte, un poussin ou un œuf. De même, il n'est pas possible de connaître le niveau de transformation de l'aliment. Pour reprendre le même exemple, l'ADN de Poule peut aussi bien provenir d'œufs ou de poules prédatées dans un poulailler, de croquettes pour chat à la volaille ou encore de blanc d'œuf dans de la guimauve. La question de la coprophagie peut également se poser (par exemple si le raton laveur consomme les fèces d'un renard ayant consommé une poule), toutefois, à notre connaissance cette pratique n'est pas mentionnée chez le Raton laveur dans la littérature.

Par ailleurs, dans le cas de taxons absents du milieu naturel, il n'est pas possible de déterminer sur la seule base des résultats que l'assignation du taxon est erronée ou que l'aliment a été importé pour la consommation humaine ou l'ornement.

Des analyses complémentaires réalisées avec d'autres méthodes d'analyse de régime alimentaire sur les mêmes échantillons permettraient de compléter les informations fournies par la méthode du metabarcoding. Par exemple, des analyses visuelles pourraient permettre de révéler la présence de coquilles, de plumes ou d'os qui préciseraient le stade de vie auquel l'animal a été consommé. La mesure du ratio isotopique de l'azote ^{15}N dans les fèces permettrait également d'apporter des précisions quant au niveau de transformation de l'aliment et/ou la

place trophique du prédateur (Demény et al., 2019). En effet, le ratio des isotopes stables d'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) au sein d'un organisme augmentent à chaque niveau trophique du fait de la consommation de protéines, riche en ^{15}N , par le prédateur (Bearhop et al., 2012).

De même, la méthode du metabarcoding n'apporte pas d'élément d'information concret sur la biomasse représentée par les aliments. Ainsi, dans notre étude, le grand nombre d'insectes détecté dans les échantillons ne représente pas nécessairement une biomasse importante tandis qu'à l'inverse, un unique campagnol peut être suffisant pour un repas. Ce manque d'informations quantitatives peut conduire à une mauvaise interprétation de l'importance de la consommation d'une proie et, par extension, à une sous-estimation du risque d'impact lié à la prédation (Ando et al., 2020). Plusieurs auteurs proposent ainsi de combiner les méthodes d'analyses moléculaires avec les méthodes d'identifications morphologiques pour optimiser la détection des items, notamment en pesant le contenu des échantillons biologiques (Zarzoso-Lacoste et al., 2016).

À l'inverse, l'absence d'informations quant à la forme sous laquelle a été consommé l'aliment et la difficulté à mettre en lumière la prédation secondaire peut cette fois conduire à une surestimation de la prédation exercée par le Raton laveur. Par exemple, la présence importante d'amphibiens en Gironde peut avoir été accentuée par la consommation plus importante encore d'écrevisses de Louisiane, connues pour consommer des larves d'amphibiens (Cruz et Rebelo, 2005). De la même façon, certaines espèces animales ont pu être consommées sous forme de charognes trouvées en bord de route ou utilisées comme appât. La mise en place d'un suivi vidéographique des sites abritant des espèces sensibles susceptibles d'être prédatées par le Raton laveur permettrait de vérifier la réalité de cette prédation. L'emploi d'accéléromètres tridimensionnels, tels qu'utilisés par Forin-Wiart (2014), pourrait également permettre d'identifier les comportements de prédation et, en association avec des dispositifs GPS, de savoir si ces comportements ont lieu dans des sites abritant des espèces sensibles.

Bien que d'importants efforts de collecte aient été déployés, l'échantillonnage des fèces est assez déséquilibré entre les sites et les périodes. Par ailleurs, dans le Grand-Est, les échantillons n'ont pas été prélevés aux mêmes endroits entre période chaude et période froide. Aussi, les variations saisonnières pouvant exister au sein d'un même site peuvent être accentuées par des variations liées au microhabitat dans lequel l'échantillon a été prélevé. Ces premières analyses pourraient ainsi être complétées par un échantillonnage supplémentaire qui permettrait à la fois de rééquilibrer les effectifs entre les sites mais également d'évaluer l'influence des périodes à une échelle temporelle plus fine et de manière à réduire l'influence du microhabitat.

Malgré ces limites, nos résultats permettent d'obtenir un aperçu informatif des diverses familles de végétaux et des espèces animales qui composent le régime alimentaire du Raton laveur au sein des deux populations étudiées.

2. Composition du régime alimentaire des ratons laveurs du Grand-Est et de la Gironde

Nos résultats montrent que, de manière générale, les végétaux sont les aliments les plus souvent rencontrés dans le régime alimentaire du Raton laveur, suivis des d'invertébrés puis des vertébrés, et ce quelle que soit la population et de la période de l'année considérée. Les variations pouvant exister dans la composition du régime alimentaire s'observent ainsi surtout dans la nature des aliments consommés au sein de chaque catégorie alimentaire.

Cette tendance générale est révélatrice du caractère opportuniste de l'espèce qui va se tourner naturellement vers la ressource alimentaire la plus facile d'accès (Zaveloff, 2002). Les végétaux étant omniprésents dans l'environnement, il n'est pas surprenant que cette catégorie soit la plus représentée dans le régime alimentaire du Raton laveur.

Cette omniprésence des végétaux peut aussi être accentuée par leur consommation accidentelle. Par exemple, Robeson et al. (2018) suggèrent que la surreprésentation du Chêne dans les fèces de Sanglier (*Sus scrofa*) en Californie (États-Unis) peut être due à la consommation involontaire de racine ou de feuille par l'animal lors de sa recherche de nourriture sur le sol forestier. Dans notre étude, le Charme (*Carpinus sp*) et l'Erable (*Acer sp.*), qui sont respectivement la deuxième et la troisième des espèces végétales les plus souvent rencontrées (après le Maïs), ne sont mentionnées dans aucune des études listées dans le **Tableau 8** ni dans les revues bibliographiques de Zaveloff (2002), Whiteside (2009) et Boncompagni et al. (2021) comme étant consommé par le Raton laveur. En revanche, ils produisent des fruits secs, les samares, qui ne présentent pas d'intérêt nutritifs pour les animaux mais qui sont présents en forte abondance sur le sol. Il est donc possible que le Raton laveur en consomme de manière involontaire en se nourrissant d'aliments trouvés sur le sol.

De la même façon, il est possible qu'une importante part de ces végétaux soit le fruit d'une consommation secondaire de proies omnivores. Les lombrics, par exemple, qui se nourrissent de la matière organique du sol sont les animaux les plus souvent rencontrés dans les échantillons, tous sites et toutes périodes confondus. Leur ingestion par le Raton laveur implique nécessairement l'ingestion du contenu de leur système digestif qui constitue alors un apport d'ADN environnemental supplémentaire dans les analyses (Tercel & Cuff, 2022).

Conformément à la littérature, les fruits charnus tendent à être plus souvent retrouvés dans les échantillons prélevés pendant la période « printemps-été » que dans ceux prélevés pendant la période froide « automne-hiver » (Zaveloff, 2002 ; Whiteside, 2009). Cela s'explique naturellement par le fait que la plupart de ces fruits arrivent à maturité durant cette période et sont donc davantage disponibles.

Il est toutefois important de considérer que, à l'instar du Pommier, il est possible que d'autres Rosacées n'aient pas été correctement identifiées dans les échantillons. Cette famille, quatrième taxon le plus représenté dans les échantillons, comporte en effet un grand nombre d'autres arbres fruitiers tels que le Cerisier (*Prunus avium*), le Poirier (*Pyrus communis*) ou le Prunier (*Prunus domestica*) pourtant très présents dans les jardins et dont la présence à proximité des sites de prélèvement est attestée. En l'absence d'une identification précise des espèces fruitières parmi les Rosacées, il n'est pas possible de connaître la réelle proportion de fruits dans l'alimentation des populations de rats laveurs étudiées. Par conséquent, l'importance des fruits pour les populations étudiées est probablement sous-évaluée.

Pendant la période froide, la proportion relative de fruits diminue au profit de celle du Maïs. Cet aliment est par ailleurs celui qui apparaît dans le plus grand nombre d'échantillons, tous sites et toutes périodes confondus. L'affinité du Raton laveur pour le maïs est connue et largement documentée dans son aire d'origine où l'espèce occasionne d'importants dégâts sur les cultures (Beasley & Rhodes, 2010 ; Retamosa et al., 2008). Bien que le maïs soit cultivé sur les trois sites, il est fort probable que celui-ci provienne en grande partie de l'alimentation des animaux domestiques et du gibier. En Gironde, par exemple, parmi les 20 échantillons contenant du maïs, seuls 4 sont issus d'individus ayant effectivement eu accès à une culture de maïs, celles-ci n'étant par ailleurs jamais situées à moins de deux kilomètres du site de prélèvement. Par exemple, en Montagne de Reims, un hangar ouvert dans lequel était stocké du maïs était quotidiennement visité par plusieurs rats laveurs (Mickaël Larbre, communication personnelle). Le maïs peut également provenir de l'agrainage du gibier, particulièrement dans les forêts du Grand-Est, où les rats laveurs sont souvent les premiers sur place (APM et FDC51, communication personnelle).

Les différences les plus notables dans la composition du régime alimentaire des populations de rats laveurs étudiées s'observent pour les proies invertébrées. Particulièrement, les écrevisses constituent l'aliment privilégié de la population girondine tandis qu'elles sont peu représentées dans le régime alimentaire des populations du Grand-Est. Quand elles sont présentes, les écrevisses sont en effet connues pour être un aliment de prédilection du Raton laveur (Zaveloff, 2002). Dans l'aire d'origine de l'espèce, les écrevisses apparaissent régulièrement comme l'un des aliments les plus souvent consommés, voire le plus consommé, dans les milieux côtiers et fluviaux (Boncompagni et al., 2021). Par exemple dans l'étude de Schoonover et Marshall (1951) où les écrevisses (*Cambarus virilus*) étaient présentes dans 23,2% des fèces de rats laveurs et représentaient 31,0% du volume total des items identifiés, ou dans l'étude de Rulison et al. (2012) où elles étaient présentes dans 59% des échantillons de fèces (Tableau 8). Cette préférence se retrouve aussi dans ses aires d'introduction, par exemple dans l'étude de García et al. (2012), réalisée en Espagne, dans laquelle les écrevisses de Louisiane (*Procambarus clarkii*) étaient présentes dans 60% des estomacs de rats laveurs analysés, au encore au Japon où l'étude de Matsuo et Ochiai (2009) révélait la présence d'écrevisse de Louisiane dans 39,6% des échantillons analysés (Tableau 8).

Les insectes sont une composante importante de l'alimentation des rats laveurs des populations étudiées et ce pour toutes les périodes. Ces résultats rejoignent ceux de la littérature montrant que, si les arthropodes sont rarement l'aliment majoritaire, ils sont parmi les plus représentés dans le régime alimentaire des rats laveurs. Dans l'étude menée aux États-Unis par Azevedo et al. (2006), par exemple, les insectes étaient présents dans 41,2% des contenus stomacaux analysés par identification visuelle. Au Japon, leur fréquence d'occurrence était de 74% (Matsuo & Ochiai, 2009). Dans l'étude de Libois et al. (2019) menée en Belgique, les insectes représentent près d'un quart des occurrences d'aliments détectés dans les contenus stomacaux des rats laveurs étudiés (Tableau 8). Une grande variété d'insectes a été détectée dans nos échantillons, témoignant là encore de la grande flexibilité de l'espèce. Pour beaucoup, il s'agit de détections anecdotiques avec une apparition dans un ou deux échantillons seulement. Toutefois les forficules, les scarabées et les mouches sont fréquemment rencontrés.

L'item correspondant aux lombrics est celui qui apparaît le plus souvent dans les échantillons de la Marne et des Ardennes pour les invertébrés. Bien que leur consommation par le Raton laveur soit connue, les mentions de la présence de lombrics dans les analyses de régime alimentaire de rats laveurs sont rares dans la littérature, en outre, ces animaux sont absents des quatorze études listées dans le Tableau 8. Cela s'explique notamment par le fait que,

jusqu'ici, la très grande majorité des analyses de régime alimentaire de ratons laveurs a été réalisée sur la base d'identification visuelles des restes d'aliments contenus dans l'estomac ou les fèces. Or, ces méthodes sous-estiment la présence de certains aliments « mous » comme les lombrics mais aussi les parties carnées sans os et les œufs sans coquille (Pompanon et al., 2019 ; Rulison et al., 2012).

Les mollusques sont plus souvent retrouvés dans les échantillons de la Marne que dans ceux des autres sites. La consommation de mollusques par le Raton laveur est là aussi connue mais rarement mentionnée. Par ailleurs, ce type de proie ne semble jamais représenter un aliment de prédilection. Aux États-Unis par exemple, l'étude de Rulison et al. (2012) a détecté des mollusques dans 25% des échantillons de fèces de ratons laveurs analysés visuellement, contre 79% de détection pour les Crustacés, 54% pour les végétaux et 39% pour les fruits sauvages (Tableau 8). Dans l'étude de Bartosiewicz et al. (2008) par exemple, les mollusques sont présents dans 7% des échantillons de fèces analysés visuellement, soit moins que pour les insectes, les mammifères, les oiseaux ou les poissons (Tableau 8).

Il est également possible que, là aussi, la représentation des mollusques dans le régime alimentaire du Raton laveur soit sous-évaluée faute d'être facilement identifiables par les méthodes d'analyse visuelles, en particulier pour les espèces comme les limaces qui ne présentent pas de parties « dures » (Pompanon & Shehzad, 2019 ; Rulison et al., 2012). L'observation fréquente de mollusques dans les échantillons de la Marne pourrait être le fait de consommation secondaire. En effet, dix des onze échantillons marnais contenaient également l'ADN de carabes et d'amphibiens, connus pour être d'importants prédateurs de limaces. Il est toutefois étonnant de ne pas observer les mêmes tendances au sein de la population des Ardennes dans laquelle ces espèces sont également présentes.

Aucune sous-catégorie d'aliment vertébrés ne semble privilégiée par rapport à une autre, que ce soit au sein des sites ou au sein des périodes. Il apparaît toutefois que la majorité des espèces les plus souvent détectées dans les échantillons soient liées à l'activité humaine.

Le Bœuf (*Bos sp.*) peut avoir plusieurs provenances. Pour commencer, l'ADN de l'espèce est présent dans de nombreuses pâtures au sein des trois sites. Aussi, la présence du Bœuf dans les échantillons peut être le fait d'une consommation accidentelle via des aliments en contact avec cet ADN, ou d'une consommation secondaire par le biais d'espèces coprophages vivant dans les pâtures. Il est également possible que le Bœuf, de même que la Poule (*Gallus gallus*), la Dinde (*Meleagris gallopavo*) et certains poissons, aient été consommés sous la forme de

produits plus ou moins transformés trouvés dans le milieu anthropisé. En effet, elles font partie des espèces les plus souvent utilisées pour l'alimentation des animaux de compagnie. Il est donc possible que la présence de ces espèces dans les échantillons soit due à la consommation de croquettes pour chiens ou chats. La présence du Bœuf dans les échantillons peut également être due à la consommation de produits laitiers et, de même, celle de la Poule peut être due à la consommation de produits contenant des œufs.

Nos résultats révèlent également que les rats laveurs, qui peuvent adopter un comportement charognard, semblent ici régulièrement s'alimenter sur des cadavres issues d'action de chasse ou de piégeage. L'étude de [Bartoszewicz et al. \(2008\)](#) montre par exemple que les carcasses de sangliers et de cervidés représentaient 10% de la biomasse du régime alimentaire de la population de rats laveurs étudiée dans le Parc national de l'embouchure de la rivière Warta (Pologne). Le Ragondin (*Myocator coypus*) est l'espèce de vertébrés sauvages la plus fréquemment détectée dans nos échantillons. Or, à notre connaissance, aucune étude ne mentionne cette espèce dans l'alimentation du Raton laveur. Par ailleurs, la moitié des échantillons dans lesquels le Ragondin a été détecté proviennent d'individus ayant été capturés dans des pièges ciblant les deux espèces. L'information n'étant pas connue pour l'autre moitié des échantillons. Il est donc possible que les rats laveurs se soient nourris sur des cadavres de ragondins laissés à proximité du piège ou que l'appât consommé dans le piège ait été contaminé par l'ADN de ragondins capturés antérieurement. Enfin, la consommation de jeunes ragondins, de plus petite taille, n'est pas à exclure.

Dans le cas du Blaireau (*Meles meles*) et du Renard (*Vulpes vulpes*), il peut également s'agir de la consommation de charognes ou de contamination dans les pièges. Toutefois, nous avons pu observer au cours de notre étude que les trois espèces étaient susceptibles d'occuper un même terrier à des moments différents. Dans ce contexte, la présence de ces espèces dans les échantillons pourrait donc s'expliquer par une importante exposition à leur ADN. Par ailleurs, il est possible là aussi que les rats laveurs aient prédaté des jeunes nichant dans les terriers.

La présence dans les échantillons du Sanglier (*Sus scrofa*), trop gros pour être chassé par le Raton laveur, est aussi très probablement due à la consommation de charogne.

Enfin, bien que le Pigeon biset (*Columba livia*) soit très répandu dans le milieu naturel, il est tout de même intéressant de noter que, sur ces onze échantillons, cinq au moins sont issus de rats laveurs capturés dans ces cages appâtées avec des pigeons. L'information n'étant pas connue pour les trois individus capturés en Gironde.

Certains aliments retrouvés dans les fèces des ratons laveurs étudiés correspondent probablement à l'appât utilisé pour leur capture. En effet, sur les 49 prélèvements pour lesquels l'information était connue, 20 contenaient des items alimentaires pouvant correspondre à l'appât utilisé. Il s'agissait du pigeon, du poulet, des croquettes (Dinde, Bœuf et Poule), du maïs, du poisson (Perche), du fromage (Bœuf), de la guimauve (Poule) et de la pomme. Plusieurs piégeurs utilisent également leurs prises ou des déchets de chasse (viscères de gibier) comme appât. En général, les pièges sont relevés quotidiennement et, selon le type de pièges, dans les deux heures après le lever du soleil ou avant midi. Les ratons laveurs ayant des mœurs majoritairement nocturnes, les individus sont généralement abattus deux à dix-huit heures après leur prise, or, le temps de digestion estimé pour les ratons laveurs est compris entre neuf et quatorze heures (Zaveloff, 2002). Aussi les prélèvements réalisés sur des individus pris en début ou milieu de nuit sont fortement susceptibles de contenir l'appât en plus des aliments consommés avant la capture.

3. Consommation d'espèces autochtones sensibles

Parmi les proies vertébrées identifiées dans les échantillons figure l'Anguille d'Europe (*Anguilla anguilla*), espèce en danger critique d'extinction inscrite sur la liste rouge des poissons d'eau douce de France métropolitaine (2019). Tous les échantillons contenant de l'ADN d'anguilles ont été prélevés dans l'Espace Naturel Sensible (ENS) de la Vallée de L'Eau Blanche où l'espèce a effectivement été recensée en 2017 lors d'un inventaire mené par ECOSPHERE, GERE A et B. Lafosse. Considérée comme rare sur ce site, sa présence dans six échantillons, soit 12,7% des échantillons prélevés dans l'ENS est particulièrement préoccupante.

Huit espèces d'amphibiens inscrits sur la liste rouge des amphibiens de France métropolitaine (espèces de préoccupation mineure) ont été également détectées : Le Crapaud commun (*Bufo bufo*), l'Alyte accoucheur (*Alytes obstetricans*), la Grenouille rieuse (*Pelophylax ridibundus*), la Grenouille agile (*Rana dalmatina*), la Grenouille rousse (*Rana temporaria*), le Triton palmé (*Lissotriton helveticus*), le Triton ponctué (*Lissotriton vulgaris*) et la Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*). Bien que ces espèces soient répandues en France et ne semblent pas constituer un aliment de prédilection pour les populations de ratons laveurs étudiées, leur prédation, même ponctuelle, pourrait s'avérer préoccupante si les densités de population de cette dernière devenaient élevées.

La préférence marquée des ratons laveurs girondins pour l'écrevisse de Louisiane suscite des inquiétudes quant à leur éventuelle consommation d'autres espèces d'écrevisses dont les populations sont menacées. Cette préférence alimentaire, combinée à l'expansion des populations de ratons laveurs, pourrait menacer la survie des populations locales d'écrevisses vulnérables, notamment l'Écrevisse à pattes blanches présente en Montagne de Reims.

La présence du Vison d'Europe n'a pas été mise en évidence, toutefois l'espèce est rare sur les sites où ont été prélevés les échantillons girondins et totalement absente dans le Grand-Est. Là aussi, l'expansion du Raton laveur et son affinité prononcée pour les cours d'eau en Gironde représente un risque grandissant pour les populations locales. Par ailleurs, si la prédation du Vison d'Europe par le Raton laveur n'est pas prouvée, l'étude de [Cichocki et al. \(2021\)](#) a toutefois mis en évidence la présence de la Belette (*Mustela nivalis*), un autre petit mustélide européen, dans deux échantillons de fèces de ratons laveurs sauvages.

Il n'a pas non plus été détecté de chauve-souris dans le régime alimentaire des populations étudiées malgré la présence attestée de plusieurs espèces sur les différents sites de prélèvement. Il est possible que cette proie soit difficilement accessible pour le Raton laveur. L'étude de [Cichocki et al. \(2021\)](#), réalisée dans un réseau de cavernes de la réserve naturelle de Nietoperek (Pologne), a en effet montré que les espèces de chauve-souris les plus souvent détectées dans les fèces de ratons laveurs n'étaient pas celles qui étaient les plus abondantes sur le site mais celles qui nichaient le plus près du sol (environ un mètre) et étaient donc facilement attrapables par le prédateur.

4. Conclusion

La représentation des différentes catégories d'aliments au sein du régime alimentaire du Raton laveur semble être le reflet de leur représentation au sein de l'environnement, mettant ainsi en lumière le caractère opportuniste et la considérable flexibilité écologique qui caractérisent l'espèce. Plusieurs espèces autochtones sensibles, exclusivement aquatiques, ont été identifiées parmi les aliments consommés. Toutefois, aucune de ces espèces ne semblent constituer un aliment de prédilection pour le Raton laveur.

Nos résultats ont permis d'obtenir les premières données sur la composition du régime alimentaire du Raton laveur dans les populations du Grand-Est (Marne et Ardennes) et de Gironde. Pour les trois populations, les végétaux et les invertébrés sont les catégories qui apparaissent le plus souvent dans les fèces. De même, les aliments liés aux activités humaines semblent constituer une part importante de l'alimentation des ratons laveurs sur l'ensemble des sites. La population de Gironde se détache de celles du Grand-Est par un régime alimentaire riche en espèces aquatiques et très largement dominé par l'Écrevisse de Louisiane qui semble être l'aliment de prédilection pour les individus girondins. Pour les deux populations du Grand-Est, ce sont les lombrics et les insectes qui semblent être les aliments privilégiés dans le régime alimentaire des individus.

La menace que représente le Raton laveur pour les espèces françaises d'amphibiens semble pour l'instant relativement faible. Il convient toutefois d'entreprendre une surveillance régulière des populations de ratons laveurs afin de prévenir l'arrivée de l'espèce dans des régions abritant des espèces en danger d'extinction. En revanche, l'impact de la consommation d'anguilles d'Europe par le Raton laveur est à surveiller de très près compte tenu du statut critique de l'espèce. Plusieurs pistes de mesures de gestion à mettre en place à cet effet seront discutées dans la discussion générale de ce manuscrit.

Discussion générale

I. Rappel du contexte

Le Raton laveur est une Espèce Exotique Envahissante susceptible d'entrer en compétition avec la faune autochtone, d'être prédateur de nombreuses espèces dont certaines sensibles, et de transmettre des pathogènes à la faune sauvage, aux animaux domestiques et à l'Homme. Malgré ces risques, aucune étude n'avait été consacrée à l'éco-éthologie du Raton laveur en France jusqu'à aujourd'hui, or l'apport de connaissances sur le Raton laveur dans son nouveau milieu constitue une étape indispensable à une meilleure évaluation des menaces que l'espèce est susceptible de faire peser sur la biodiversité locale.

L'objectif de cette thèse était ainsi de participer à l'acquisition de connaissances fondamentales en étudiant l'écologie spatiale et les habitudes alimentaires du Raton laveur dans deux des populations françaises issues d'un contexte d'introduction différent et évoluant dans des écosystèmes offrant des ressources variées.

II. Une adaptation réussie

Nos résultats ont montré que le Raton laveur est capable de s'établir au sein d'écosystèmes contrastés. L'étude de ses habitudes spatiales et alimentaires au sein de chaque population a également révélé que l'éco-éthologie de l'espèce pouvait être très différente entre et au sein des populations considérées. De façon générale, les rats laveurs semblent préférer les zones boisées, mais certains individus sont également attirés par des environnements anthropisés, tels que les zones habitées ou les jardins, où ils trouvent de la nourriture facilement accessible. Sur le plan alimentaire, pour les deux populations étudiées, les végétaux sont les aliments qui apparaissent le plus souvent dans les fèces, suivis par les invertébrés puis par les vertébrés.

Les rats laveurs étudiés au sein de la population du Grand-Est montrent une importante variabilité interindividuelle, tant dans la superficie des domaines vitaux et la nature des habitats qui s'y trouvent, que dans la composition du régime alimentaire. Ces différences sont notamment imputables à la dispersion géographique des données analysées, puisque 90% des données girondines ont été collectées à moins de 6 km les unes des autres tandis que celles de la Marne et des Ardennes s'étendaient sur plusieurs dizaines de kilomètres, incluant ainsi une diversité plus importante de paysages et de ressources alimentaires disponibles.

Nos résultats ont également mis en évidence des différences dans les habitudes spatiales et alimentaires des individus à des échelles spatiales plus fines, témoignant de l'importance des caractéristiques individuelles dans l'étude de l'éco-éthologie du Raton laveur. En outre, le suivi GPS des individus associés à leur observation par des riverains fait état d'habitudes alimentaires parfois très marquées et qui pouvaient varier fortement d'un individu à l'autre. Dans la plupart de ces cas, un ou plusieurs mêmes individus se rendaient quotidiennement sur un même site de nourrissage. Il s'agissait essentiellement de sites liés aux activités humaines : un hangar ouvert où était stocké du maïs, des lignes d'agrainage du gibier en forêt, des arbres fruitiers (essentiellement des cerisiers), un saladier contenant des restes de repas posé sur une fenêtre (Figure 38), une gamelle de croquettes pour chat sur une terrasse, les poubelles d'une cantine sur un parking. Il est toutefois important de souligner que, dans la mesure où ces lieux sont en grande partie situés dans des environnements anthropisés, la présence de rats laveurs est plus fréquemment constatée que dans des sites moins fréquentés par les humains. Dans le cas des lignes d'agrainage par exemple, la présence répétée du même individu a été constatée grâce à des pièges-photographiques disposés sur les sites ou grâce au suivi GPS de l'individu. En dehors des arbres fruitiers, ces sources d'aliments sont généralement disponibles tout au long de l'année, ce qui contribue à marquer les habitudes alimentaires des individus.



Figure 38. Rosie se nourrissant de restes de repas posés sur une fenêtre à Courmas (Marne). © Sylvie et Bruno Charpentier

En Gironde, malgré la présence toute proche du milieu anthropisé et l'importante quantité de ressources alimentaires que celui-ci est susceptible d'offrir, les individus suivis semblent davantage se concentrer dans l'ENS de la Vallée de l'Eau Blanche enclavée entre les communes de Villenave d'Ornon et de Cadaujac. L'ENS semble en effet offrir suffisamment de ressources alimentaires et de sites de repos pour permettre aux individus de maintenir des domaines vitaux de petite taille. Présentes en abondance dans le cours d'eau éponyme traversant l'ENS de la vallée de l'Eau Blanche, les écrevisses de Louisiane semblent occuper une place centrale dans l'alimentation de cette population. Pour autant, nos résultats ont montré que les apports anthropiques (maïs, animaux d'élevage) étaient fréquents dans la composition du régime alimentaire des rats laveurs girondins qui sont par ailleurs régulièrement observés dans les jardins par les habitants, allant parfois jusqu'à se nourrir dans leur cuisine (Pons, 2015). Ces résultats ne concordent pas cependant avec les suivis GPS qui montrent au contraire que les individus ont tendance à éviter ce milieu.

En dehors des variations liées à l'écosystème des sites étudiés, l'histoire de la population et son historique d'introduction peut également avoir une influence sur l'éco-éthologie de l'espèce à l'instant où on l'étudie. Dans le cas de la population du Grand-Est, les individus étudiés sont les descendants de plusieurs générations de rats laveurs qui se sont progressivement éloignés de leur lieu d'introduction. Dans le cas de la Gironde, les individus étudiés sont encore très proches de l'épicentre d'introduction de la population qui serait un parc zoologique situé sur la commune de Cadaujac (Fournier-Chambrillon C., communication personnelle). Il est par ailleurs possible que cette population, dont le premier spécimen a été capturé en 2007, compte encore des descendants de deuxième voire de première génération des individus fondateurs. En effet, l'estimation de l'âge par l'observation de coupes dentaires a révélé que certains rats laveurs capturés au sein de cette population avaient autour de 10 ans (Fournier-Chambrillon et al., 2023). Or, les rats laveurs peuvent apprendre des comportements alimentaires de leurs congénères et plus particulièrement de leur mère. (Zaveloff, 2002). S'agissant d'une population relativement récente, il est possible que les comportements alimentaires de la population girondine n'aient pas encore eu le temps de se diversifier, particulièrement si les ressources alimentaires sont les mêmes que celles auxquelles ont eu accès les individus fondateurs.

III. Impact sur la biodiversité locale

1. Prédation

L'analyse des fèces par metabarcoding a révélé la présence dans les fèces de rats laveurs d'une espèce en danger critique d'extinction, l'Anguille d'Europe, et de plusieurs espèces vulnérables d'amphibiens. Si aucune de ces espèces ne semble aujourd'hui représenter un aliment de prédilection pour le Raton laveur, l'augmentation du nombre d'individus augmente *de facto* le nombre de consommation ponctuelle d'espèces vulnérables ce qui, au cumul, pourrait s'avérer préjudiciable pour les populations les plus sensibles dans le cas où la prédation directe serait avérée. Il reste toutefois important de tenir du fait que des études supplémentaires sont nécessaires pour attester et quantifier la pression de prédation réellement exercée par le Raton laveur (voir **Limites de la méthode d'analyse par metabarcoding**).

Dans son aire d'origine, la protection des espèces menacées par la prédation du Raton laveur s'articule généralement autour de campagnes visant à réduire au maximum le nombre d'individus dans la zone concernée (Zaveloff, 2002). Toutefois ces approches ne semblent être efficaces que lorsqu'elles sont mises en œuvre de manière intense et prolongée sur plusieurs années. Dans l'étude de Munscher et al. (2012), l'élimination de 29 rats laveurs sur une période de 8 mois a notablement réduit la prédation des nids de tortues sur une plage de Floride (États-Unis), passant d'environ 76% à 12 % de nids prédatés pendant la période de nidification qui a suivi. Cependant, sans élimination de rats laveurs l'année suivante, le taux de prédation atteignait de nouveau plus de 70% des nids. L'étude de Urbanek et al. (2016), qui compare le succès de nidification des tortues mouchetées en Californie (États-Unis) avant et après l'euthanasie de 78 rats laveurs dans la zone de ponte, suggère par ailleurs que l'élimination des rats laveurs peut induire une réaction fonctionnelle des individus survivants qui augmenteraient leur taux de prédation en réponse à la réduction de la concurrence intraspécifique. Les travaux de Stocking et al. (2017) ont également montré qu'une réduction d'environ 50% des rats laveurs des îles-barrières de Caroline du Nord (États-Unis) n'avait pas eu d'impact significatif sur la réussite de la nidification de l'huître d'Amérique (*Haematopus palliatus*). Les auteurs suggèrent que le seuil nécessaire pour une gestion efficace pourrait être considérablement plus élevé que 50%, et que des réductions annuelles ou semi-annuelles des rats laveurs pourraient constituer une stratégie de gestion plus efficace.

Des méthodes de gestion non létales ont également été employées pour limiter la prédation du Raton laveur. Elles sont toutefois peu efficaces, parfois préjudiciables pour d'autres espèces et là aussi lourdes à mettre en place. L'équipe de [Ratnaswamy et al. \(1997\)](#), menée sur une aire littorale protégée en Floride (États-Unis), a par exemple démontré que la visite humaine quotidienne des nids de tortues était la méthode la plus efficace pour réduire la prédation, comparée à l'élimination des rats laveurs ou à l'aversion gustative conditionnée (habituation des rats laveurs à des œufs de poule dans des nids artificiels puis injection d'un mélange répulsif d'œstrogènes et de farine dans les œufs). De même, [Burke et al. \(2005\)](#) ont montré que l'odeur humaine diminuait le taux de prédation des nids de tortues. Certaines approches très discutables utilisées aux États-Unis se focalisent sur la modification de l'habitat pour gérer les populations de prédateurs de manière indirecte. L'équipe de [Jones et al. \(2004\)](#), par exemple, a montré que le feu dirigé sur des forêts de pins entraînait une réduction de 62 % de la probabilité d'utilisation de cet habitat par les rats laveurs pendant la saison de nidification des oiseaux nichant au sol. Une autre équipe de recherche, celle de [Kirby et al. \(2016\)](#), a montré que l'élimination des arbres feuillus modifiait la sélection de l'habitat du Raton laveur et, par conséquent, les schémas de prédation des nids d'oiseaux nichant au sol et de l'herpétofaune. Si ces méthodes semblent efficaces, elles bouleversent inéluctablement les écosystèmes locaux et menacent la survie d'autres espèces que le Raton laveur

Une approche préventive plutôt que réactive semble être plus efficace pour la régulation de l'espèce. Les travaux de [Engeman et al. \(2005\)](#), conduits en Floride (États-Unis), soulignent en effet que la connaissance des schémas spatiaux et temporels de déplacements du Raton laveur facilite la mise en œuvre de stratégies de gestion du prédateur, permettant ainsi d'anticiper et d'éviter les éventuels dommages. En France, un système non légal mis au point par le GREGE et spécifique au Raton laveur permet de détecter précocement sa présence. Ce système consiste en un tube en PVC appâté avec de la guimauve et obturé des deux côtés par un cube en bois que seul le Raton peut enlever avec ses mains. La mise en place de ces "tubes à guimauve" sur les fronts de colonisation du Raton laveur pourraient donc permettre de cibler les espèces vulnérables susceptibles d'être impactées par la présence du prédateur et ainsi d'agir rapidement pour limiter sa propagation. Parallèlement, la surveillance régulière des populations d'espèces vulnérables, associées à des analyses par metabarcoding ciblé de fèces ou de contenus stomacaux de rats laveurs, permettraient d'évaluer la pression de prédation du Raton laveur sur les populations sensibles et d'ajuster les mesures de gestion en conséquence.

2. Coexistence avec les mammifères forestiers

L'affinité pour le milieu forestier mis en lumière par l'étude de la sélection de l'habitat des individus suivis par collier GPS indique que les espèces de mammifères forestiers sont les plus susceptibles d'être impactées par une compétition spatiale avec le Raton laveur. En effet, la composition du domaine vital des individus des populations étudiées indique que, si les ratons laveurs fréquentent régulièrement les milieux anthropisés pour se nourrir, ils semblent toutefois passer leurs journées en forêt.

À l'heure actuelle, il n'a été rapporté aucune preuve d'impacts négatifs du Raton laveur liée à une compétition spatiale avec les mammifères forestiers locaux en Europe. Toutefois, à notre connaissance, seules trois études se sont penchées sur cette problématique. La plus ancienne, conduite en Allemagne par [Hohmann et Hupe \(1999\)](#), a montré que les ratons laveurs et les chats forestiers (*Felis sylvestris*) sympatriques n'utilisaient pas les mêmes types de gîtes. Plus tard, [Salgado \(2018\)](#) a montré que la prolifération du Raton laveur en Europe centrale n'avait pas altéré les tendances démographiques du Blaireau d'Europe (*Meles meles*). Enfin, l'étude menée par [Fiderer et al. \(2019\)](#) a révélé que les renards roux (*Vulpes vulpes*) et les ratons laveurs, suivis par collier GPS dans une zone de protection spéciale en Allemagne, présentaient des préférences différentes en matière d'habitats, les ratons laveurs ayant tendance à se concentrer dans les milieux rivulaires, lesquels étaient évités par les renards.

L'étude de la compétition spatiale entre le Raton laveur et la Martre des pins a fait l'objet d'un stage de Master 2 réalisé au CERFE ([Capitaine, 2021](#)). Grâce au suivi GPS concomitant de 4 ratons laveurs et de 9 martres des Pins autour du canal des Ardennes en 2017, cette étude préliminaire a montré que les deux espèces sélectionnaient les mêmes typologies d'habitats pendant leurs périodes d'activité et de repos. Toutefois, la Martre des pins a montré une activité diurne significativement plus importante que le Raton laveur. Cette faible ségrégation de niche peut être due à une arrivée encore trop récente du Raton laveur pour mettre en évidence une adaptation de la part d'une des deux espèces. Il est également possible que les ressources alimentaires et les gîtes soient présents en quantité suffisante sur ce site pour couvrir les besoins des deux espèces. Des suivis supplémentaires permettraient de compléter ces résultats et d'apprécier l'évolution de la coexistence de ces deux carnivores.

Il serait également intéressant d'étendre ce type de suivi à d'autres espèces de mammifères forestiers pour mieux comprendre comment le Raton laveur s'est intégré dans les écosystèmes forestiers locaux et les éventuelles répercussions que cela a engendré. En Montagne de Reims, par exemple, le suivi GPS de rats laveurs a permis de localiser un terrier utilisé par plusieurs espèces de carnivores. La pose d'un piège-photographique par la FDC51 a révélé que six rats laveurs avaient utilisé ce même terrier sur une période de deux mois (dont deux mâles équipés de colliers GPS), soit seuls, soit avec un autre congénère (**Figure 39**). Sur cette même période, au moins trois renards (dont une femelle allaitante) et deux blaireaux, différenciés sur des critères de morphologie et de posture, ont inspecté le terrier sans jamais y entrer, ce dernier étant toujours occupé par un raton laveur au moment de la venue des animaux. Le suivi photographique des terriers sur des sites abritant plusieurs espèces susceptibles d'utiliser ce type de ressources permettrait d'évaluer dans quelles mesures le Raton laveur les accapare, particulièrement au moment de l'élevage des petits et pendant la période hivernale.

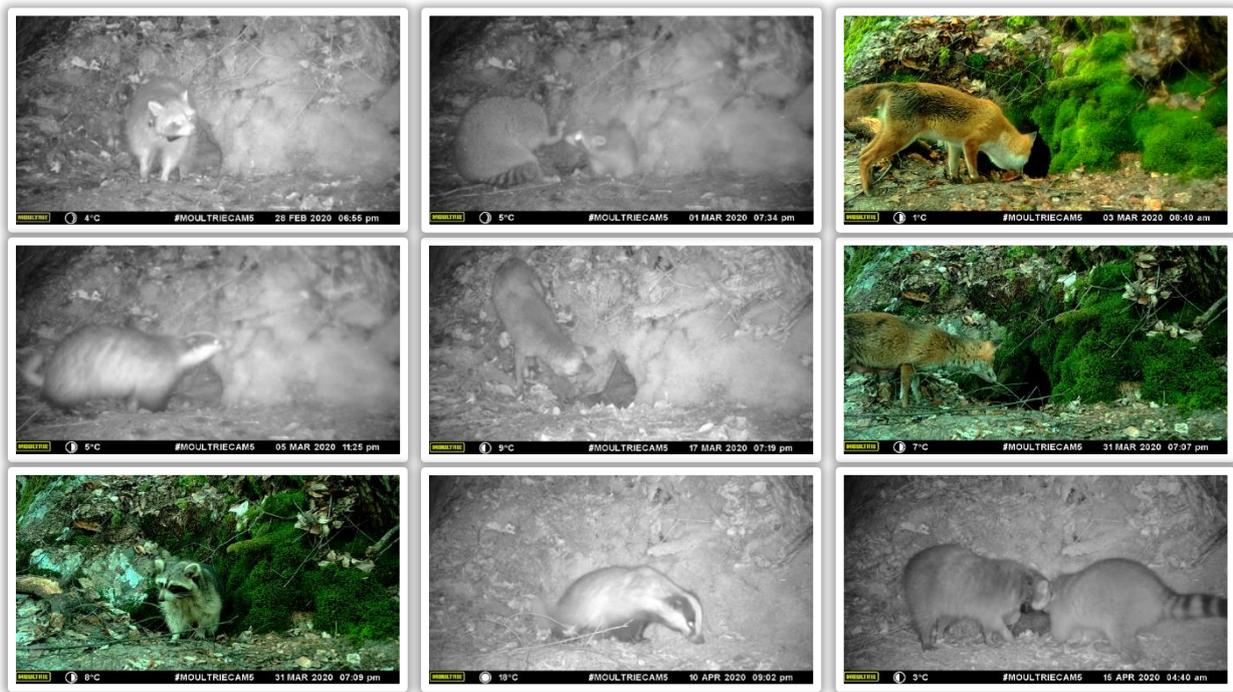


Figure 39. Plusieurs espèces de carnivores inspectant ou occupant un terrier en Montagne de Reims.

© FDC51

3. Risques de transmission de pathogènes

Outre l'accapuration problématique de cette ressource par le Raton laveur, l'utilisation conjointe d'un même gîte par plusieurs espèces de carnivores pourrait favoriser la transmission de pathogènes entre les différentes espèces. En effet, les conditions de température et d'humidité à l'intérieur des terriers, la présence de matière en décomposition et la facilité d'accès aux hôtes peuvent créer un environnement propice à la survie, à la reproduction et à la transmission des parasites, en particulier des ectoparasites (Butler & Roper, 1996). De la même façon, les sites de nourrissage partagés par plusieurs espèces augmentent le taux de contacts entre les animaux infectés et ainsi contribuent à la diffusion interspécifique des pathogènes (Dunkley & Cattet, 2003). Par exemple, l'étude de Schmidt et al., (1997) a montré que la tuberculose bovine avait été détectée chez des cerfs de Virginie dans une région du Michigan (États-Unis) sans bétail infecté. Les auteurs ont découvert que l'alimentation concentrée autour des sites d'agrainage a contribué à la propagation de la maladie en favorisant les contacts entre les animaux et la contamination de la nourriture.

Par ailleurs, à l'instar du Blaireau, le Raton laveur utilise des sites de défécation, appelés « latrines », qui peuvent constituer d'importants réservoirs de pathogènes, en particulier le nématode *Baylisascaris procyonis* (Page et al., 1999). Une étude réalisée par Roussere et al. (2003) en Californie (États-Unis) a d'ailleurs montré que 44% à 53% des 215 latrines prospectées à proximité d'une zone d'habitation contenaient des œufs de *B. procyonis*. Or, ces zones de concentration d'excréments potentiellement contaminés sont régulièrement fréquentés par les animaux sauvages dans leurs déplacements habituels ou dans leur recherche de nourriture (Page et al., 1999). Les animaux sont alors susceptibles de se contaminer en se nourrissant d'aliments non digérés contenus dans les excréments ou en se toilettant après avoir été en contact avec des œufs de parasites sur ces mêmes sites (Page et al., 1999). L'étude de Page et al. (2001), réalisée aux États-Unis, a par ailleurs montré que plusieurs espèces de petits granivores utilisaient régulièrement les latrines pour s'alimenter avec les graines non digérées contenues dans les fèces des rats laveur. À l'heure actuelle toutefois, seules deux détections du parasite *B. procyonis* ont été enregistrées en France. La première dans une crotte de loup en 2020 (Umhang et al., 2020), et la seconde chez un raton laveur prélevé en 2021 à 10 km de la frontière luxembourgeoise (Richomme et al., 2023).

Ainsi, la surveillance accrue de ces sites de contacts interspécifiques constitue une étape clé pour évaluer le taux de contact survenant entre le Raton laveur et les espèces autochtones susceptibles de partager les mêmes pathogènes. Une telle analyse, en complément des travaux du consortium Raton laveur sur le statut sanitaire de l'espèce, permettrait de prévenir l'éventuelle propagation dans l'environnement de maladies dont la transmission serait favorisée par la présence du Raton laveur.

Les travaux réalisés par l'équipe de **H. Ferté** (URCA-VECPAR), adossés à cette thèse, renforcent l'hypothèse d'un échange important de pathogènes entre la faune locale et le Raton laveur. Les analyses parasitologiques menées sur les intestins d'individus prélevés dans les deux populations étudiées dans cette thèse rapportent en effet un lien étroit entre la communauté d'helminthes portée par le Raton laveur et celle des Carnivores locaux (voir Annexe). Ce partage de parasites est particulièrement marqué avec le Blaireau, notamment par la détection chez 4/34 individus de Champagne-Ardenne et 2/27 individus de Gironde d'un nématode spécifique de l'espèce, *Perostrongylus falciformis*. Ces résultats, appuyés par l'occupation des mêmes terriers, témoignent de l'éco-éthologie très proche entre les deux espèces.

L'étroite proximité du Raton laveur à la fois avec les carnivores locaux et avec l'espèce humaine pourrait augmenter la prévalence de maladies zoonotiques dans l'environnement. Aussi, il est primordial de limiter au maximum l'accès du milieu anthropique pour l'espèce.

IV. Le facteur humain dans la propagation du Raton laveur

1. Importance de la nourriture d'origine anthropique

Nos analyses sur la sélection individuelle de l'habitat et sur la composition du régime alimentaire des rats laveurs ont permis de mettre en lumière le recours régulier à des aliments d'origine anthropique pour les populations étudiées, notamment du maïs et des animaux d'élevage ou issus de produits transformés. En effet, dans une étude réalisée aux États-Unis, **Prange et al. (2004)** ont montré que l'abondance et l'accessibilité presque permanente de cette ressource alimentaire pouvait permettre aux rats laveurs de maintenir des domaines vitaux plus petits et plus stables, conduisant à une densité de rats laveurs plus élevée avec un taux de mortalité plus bas dans les milieux urbains et suburbains que dans les milieux ruraux (**Prange et al., 2003**). En Amérique du Nord, les fortes concentrations de rats laveurs en environnement urbain sont fréquemment associées à des épidémies de maladies telles que la rage ou la maladie de Carré (**Riley et al., 1998**), posant ainsi un risque pour la faune domestique et la santé humaine (**Page et al., 2005 ; Santonastaso et al., 2012**).

Ainsi, il apparaît nécessaire de limiter au maximum l'accès de la nourriture d'origine anthropique aux rats laveurs. Des études menées en Allemagne par l'équipe de **Michler et Hohmann (2004)** corroborent ces conclusions et préconisent notamment la mise en place de systèmes de protection des habitations comme la fixation de supports lisses impossibles à escalader pour le Raton laveur (**Figure 40**). Cette dernière technique peut également être utilisée pour la protection des arbres fruitiers. L'installation de barrières de protection électrifiées est également assez courante aux États-Unis pour empêcher l'intrusion du Raton laveur dans les jardins et les poulaillers (**Zeveloff, 2002**).



Figure 40. Méthode empêchant l'escalade des habitations par le Raton laveur.

© F. Michler dans Michler et Hohmann (2004)

Dans une étude menée dans l'Illinois (États-Unis), **Semel et Nicolaus (1992)** ont examiné le comportement des rats laveurs en réponse à une aversion gustative conditionnée par l'injection d'œstrogènes dans des œufs. Leurs résultats ont révélé que les rats laveurs ayant consommé des œufs traités avaient développé une aversion pour l'aliment, traité ou non, y compris des individus qui en étaient familiers. Par ailleurs, les auteurs ont observé que les femelles conditionnées pouvaient empêcher leur progéniture de consommer des œufs, aussi l'aversion pour les œufs s'exprimait également pour les rats laveurs n'ayant pas été conditionnés. Ces résultats suggèrent que cette technique non létale pourrait être prometteuse pour contrôler la prédation sur les œufs.

Ces méthodes, associées à une démarche de communication auprès des habitants, pourraient permettre de réduire l'attractivité du milieu anthropisé pour le Raton laveur et participeraient ainsi à limiter sa prolifération.

2. La popularité du Raton laveur : un défi pour la gestion des populations

La bonne image du Raton laveur auprès du public pose un défi significatif en matière de conservation de la biodiversité. L'espèce bénéficie en effet d'une notoriété supérieure à celle des petits carnivores autochtones, bien souvent inconnus du grand public (*observations personnelles*). Par ailleurs, malgré cette notoriété, la plupart des personnes ignorent ou méconnaissent l'impact potentiel du Raton laveur sur la biodiversité locale. Cette méconnaissance est exacerbée par la difficulté de contrer la représentation très positive du Raton laveur dans les médias. En effet, la perception populaire le décrit comme un animal inoffensif et lui attribue des caractéristiques dites « humaines » comme des capacités cognitives élevées ou un comportement pro-social, lesquelles suscitent l'empathie du public (*Chan, 2012*).

Cette popularité encourage les gens à recueillir et apprivoiser des ratons laveurs sauvages qui sont souvent relâchés dans la nature, parfois à des endroits très éloignés de leur lieu d'origine, contribuant ainsi à la dissémination de l'espèce (*Ikedo et al., 2004*). Les multiples données de présence d'individus isolés en France et les résultats de l'étude de *Larroque et al. (2023)* sur la génétique des populations du Raton laveur en France prouvent effectivement que de nouvelles introductions de ratons laveurs ont toujours lieu sur le territoire et ce malgré l'interdiction de transport, de détention et d'introduction de l'animal dans le milieu naturel.

Cette popularité du Raton laveur peut également conduire les personnes à réagir de manière hostile aux mesures de contrôle létales actuellement employées (*Manfredo et al., 2020*), comme cela a pu être observé sur la commune de Villenave d'Ornon où une pétition a été créée pour interdire le piégeage des ratons laveurs (*Pons, 2015*). Aussi, il est essentiel de mettre en place et d'entretenir une communication approfondie auprès du grand public en tenant compte de son attachement à l'égard du Raton laveur. Ce travail peut s'appuyer sur la mise en place de conférences ou sur la distribution de brochures abordant de manière neutre et factuelle l'impact que l'espèce peut avoir sur la faune sauvage locale ainsi que l'intérêt de ne pas participer à sa prolifération et les moyens pour y parvenir.

Dans ce contexte, l'application de méthodes de régulation non létales qui seraient plus acceptables pour le public, comme la stérilisation (voir paragraphe ci-après), pourrait également être considérée.

V. Considérations pour la gestion de l'espèce

1. Stratégies de régulation

Dans leur aire d'origine, le contrôle des populations de rats laveurs est le plus souvent réalisé par l'abattage (campagne de piégeage ou tir) ou le déplacement des animaux (Zaveloff, 2002). En France, cette dernière approche n'est pas envisageable compte tenu du statut de l'espèce et de l'impact écologique que pourrait engendrer cette démarche.

L'abattage des animaux dans une zone cible, ou dépopulation, est une pratique fréquente pour réduire le taux de prédation et la propagation de zoonoses. Si cette stratégie a déjà été employée avec succès, parfois même jusqu'à la restauration complète de l'écosystème dans le cas d'espèces invasives facilement détectables dont les populations sont peu étendues (Prior et al., 2018), elle peut néanmoins avoir des conséquences significatives sur les déplacements et la dynamique des populations, voire favoriser la transmission de maladies lorsque l'espèce n'est que partiellement éradiquée (Miguel et al., 2020). Par exemple, l'étude de Woodroffe et al. (2007) a montré que l'abattage des blaireaux en Grande-Bretagne pour lutter contre la tuberculose bovine avait réduit la densité de blaireaux mais avait engendré une immigration des individus situés à l'extérieur de cette zone (« effet puits ») et, à terme, avait conduit à une augmentation de la prévalence de la maladie chez le bétail.

L'équipe de Beasley et al. (2013) a étudié les effets de l'abattage de 382 rats laveurs dans un paysage fragmenté en Indiana (États-Unis) pour évaluer l'impact de l'isolement des habitats sur la reconstitution des populations. Leurs résultats ont montré que 40% des patches forestiers dépeuplés avaient été recolonisés après 3 ans. Les auteurs soulignent également que cette approche peut favoriser la propagation de maladies zoonotiques par l'arrivée dans les zones dépeuplées de jeunes individus chez lesquels la prévalence de la rage et du parasite *Baylisascaris procyonis* est plus élevée que chez les spécimens plus âgés (Page et al. 2009).

D'après Massei et Cowan (2014), la stérilisation des animaux est de plus en plus souvent employée comme une alternative plus sûre en matière de transmission de maladie et plus acceptable socialement pour la régulation des populations animales (McLaughlin et al. 2011). La stérilisation peut être définitive, (intervention chirurgicale) ou temporaire (pilule contraceptive, implant sous-cutané, vaccin). À notre connaissance, ce type de méthode n'a encore jamais été utilisé sur le Raton laveur.

Zhang (2000) a développé plusieurs modèles mathématiques pour évaluer l'efficacité de la stérilisation temporaire par rapport à l'abattage dans le contrôle annuel des populations animales. Selon lui, la stérilisation nécessite beaucoup moins d'efforts que l'abattage pour le contrôle des espèces qui - comme le Raton laveur - ne se reproduisent qu'une seule fois par an, puisque la proportion d'individu à stériliser chaque année est plus faible que celle de l'année précédente. L'auteur souligne toutefois que cela n'est réellement efficace que si les contraceptifs sont faciles à administrer.

La plupart des méthodes actuelles de contrôle de la fertilité chez les carnivores sauvages se basent sur l'utilisation de contraceptifs oraux administrés aux animaux par le biais d'appâts (Massei & Cowan, 2014). Dans le cas du Raton laveur en France, des tubes à guimauve (décrits dans le paragraphe **Prédation** de cette partie) pourraient être utilisés pour administrer un contraceptif oral aux individus. De plus, l'utilisation de ce système réduirait le risque que des espèces non-cibles ingèrent le contraceptif.

Cependant, cette méthode de stérilisation est temporaire et nécessite qu'un nombre assez important d'individus consomment effectivement le contraceptif (Smith & Wilkinson, 2003). Or, nos travaux menés au Parc Argonne Découvertes nous ont permis de constater l'extrême méfiance du Raton laveur vis-à-vis d'un aliment suspect. Nous avons tenté, sur quatre jours, d'administrer des sédatifs sous forme de comprimés (CALMIVET® Comprimés) à quatre rats laveurs captifs habitués à l'interaction avec les humains, pour éviter une anesthésie profonde en intramusculaire au moment de la pose des colliers GPS (décrit dans l'article, **volet 1 - partie III**). Malgré diverses approches, telles que le mélange du comprimé avec de la nourriture pour chat ou des grains de maïs, ou caché ou réduit en poudre dans des aliments attrayants comme la banane, le poisson ou la guimauve, les rats laveurs ont systématiquement rejeté le comprimé, soit en le recrachant, soit en l'extrayant de la nourriture avant de la consommer. Toutefois, Smyser et al. (2013), qui ont utilisé de la farine de poisson pour administrer des anthelminthique à des rats laveurs, montrent que les individus n'ont pas développé d'aversion vis-à-vis de cet appât malgré une exposition de plusieurs mois.

D'après la revue bibliographique de [Massei et Cowan \(2014\)](#), visant à analyser les tendances de la recherche sur le contrôle de la fertilité pour la faune, la plupart des études s'accordent à dire que la stérilisation temporaire seule n'est pas adéquate pour maîtriser la densité de population des mésoprédateurs, en particulier lorsqu'il s'agit de populations étendues géographiquement et présentant une densité élevée. Par conséquent, compte tenu de la large répartition géographique de la population du Nord-Est et de la densité élevée des rats laveurs dans la population de Gironde, il semble que l'adoption de mesures de régulation basées exclusivement sur la stérilisation temporaire soit insuffisante pour réduire les densités de population.

2. Intérêt des connaissances sur l'éco-éthologie du Raton laveur

Nos analyses de la sélection des habitats ont permis d'identifier des habitats privilégiés par les rats laveurs sauvages au sein de chaque population. Dans [Recio et al., \(2010\)](#), l'analyse de la sélection de l'habitat des chats errants en Nouvelle-Zélande a permis de cibler des zones particulières du site d'étude (plaine inondable avec une couverture végétale dense) pour la pose de pièges lors de campagnes d'éradication. Ainsi, les milieux boisés, préférés par les deux populations de rats laveurs étudiées, pourraient être ciblés lors de la mise en place de dispositif de régulation (pièges ou appâts contenant un contraceptif). À l'inverse, le déploiement de dispositifs de régulation dans les milieux ouverts pourrait s'avérer inefficace. L'application de cette méthode de ciblage des dispositifs de régulation a par ailleurs déjà montré son efficacité lors d'une campagne de régulation d'une population de rats laveurs en Italie ([Mazzamuto et al. 2020](#)).

De manière plus spécifique, le déploiement de ces dispositifs de régulation pourrait se concentrer à proximité des zones de nourrissage régulièrement utilisées par les rats laveurs au sein de chaque population. En effet, selon [Recio et al. \(2017\)](#), les campagnes de régulation pourraient optimiser l'installation des pièges en ciblant, au sein des habitats privilégiés, les sites où la probabilité d'utilisation par les animaux est la plus élevée. D'après nos analyses de sélection des habitats à fine-échelle (troisième ordre), le déploiement des dispositifs de régulation pourrait être plus efficace dans les milieux boisés proches des villages ou disposés sur les sites d'agraineage du gibier, pour la population du Grand-Est, et à proximité des points d'eau abritant des écrevisses dans le cas de la population de Gironde.

Le choix de la méthode de stérilisation utilisée en combinaison avec l'abattage des rats laveurs, ainsi que sa faisabilité, restent toutefois à approfondir et nécessiteraient la mise en place d'études expérimentales.

Conformément aux recommandations de [Salgado \(2018\)](#), cette étude apporte des informations locales sur l'écologie des populations de rats laveurs en dehors de son aire d'origine et pourront ainsi permettre de construire des modèles permettant de prédire l'invasion potentielle, de quantifier les impacts sur la biodiversité, d'estimer le coût économique, d'évaluer le risque épidémiologique, et donc de faciliter la prise de décision dans la gestion du Raton laveur dans son nouvel environnement. [Cunze et al. \(2023\)](#), par leur approche de modélisation de niches écologiques (ENM), corroborent ces recommandations et soulignent que la prise en compte de l'utilisation de l'habitat est un facteur essentiel pour pouvoir expliquer la distribution des populations de rats laveurs.

Enfin, d'après [Salgado \(2018\)](#), la stratégie de gestion la plus efficace pour les rats laveurs est la prévention grâce à des campagnes éducatives et de sensibilisation concernant les invasions biologiques. En effet, [Tedeshi et al. \(2022\)](#) ont montré que la principale voie d'introduction des mammifères envahissants en Europe était le commerce des animaux de compagnie, plus précisément, 69% de ces espèces sont issues d'individus qui se sont échappés ou ont été relâchés par des propriétaires privés. Les données empiriques que nous avons recueillies peuvent ainsi servir de ressource pour la conception de ces campagnes éducatives en apportant des informations tangibles et locales quant à l'impact de l'espèce sur la faune autochtone, permettant ainsi au grand public de s'identifier plus facilement.

VI. Limitations de l'étude et difficultés rencontrées

1. Défaits techniques et mécaniques des colliers GPS

Le suivi des individus sauvages par collier GPS a été particulièrement compliqué. Les performances techniques des colliers GPS, bien en-dessous de nos attentes et des promesses des constructeurs, nous ont contraint à changer de fournisseur et à développer entièrement un modèle de collier GPS spécifiquement conçu pour le Raton laveur. Cette démarche, déjà très chronophage, a été considérablement entravée par la crise sanitaire, les restrictions de déplacements associées, et les problèmes de livraison de composants électroniques.

Par la suite, la découverte de lésions parfois graves sur quatre des neuf individus recapturés a également eu un impact moral significatif en plus des considérations éthiques engagées. L'arrêt anticipé du suivi GPS a, quant à lui, entraîné une perte de données GPS substantielle. Malgré les multiples tests et les précautions prises dans la sélection et le développement des colliers, très peu de suivis ont été menés à terme sans rencontrer de problèmes majeurs. Une solution possible serait d'utiliser des colliers de plus petite taille, toutefois cela réduirait la durée de vie de la batterie et donc du suivi. Cette méthode impliquerait alors de recapter régulièrement l'animal pour le rééquiper. Le succès de recapture est cependant très incertain et les risques d'abrasion de la peau ne seraient pas éliminés pour autant.

Ainsi, à notre connaissance, sans miniaturisation des composants et amélioration de la précision des données de localisation, aucune méthode de suivi existante ne serait en mesure de satisfaire l'ensemble des exigences de cette thèse.

2. Qualité et nettoyage des données GPS

Dans notre étude, la majorité des individus (15 sur 18 présentant un suivi GPS exploitable) ont été équipés de collier GPS avec une programmation de prises de points espacées de cinq minutes. Cependant, trois individus avaient une programmation différente avec des points espacés non pas de cinq mais de dix minutes. Pour harmoniser les données et permettre une analyse cohérente, nous avons dû retraiter les données en ne prenant en compte qu'une partie des points de manière à ce que tous les individus aient la même programmation de suivi, soit un intervalle de dix minutes entre les points. Cette démarche a entraîné une importante perte de données et a conduit à l'élimination du jeu de données de trois individus de la population de la Marne qui ne disposaient plus de suffisamment de points. Cette décision a été prise afin de maintenir une taille d'échantillon suffisante pour la population girondine.

De plus, le traitement des données de localisation s'est avéré particulièrement complexe en raison des variations entre les modèles et les programmations des colliers, ainsi que des différences dans les comportements de déplacement des individus des deux populations étudiées. Le lissage des données a exigé l'essai de nombreuses méthodes qui n'ont pas été jugées satisfaisantes et ont conduit au développement d'une méthode de lissage originale. Cette méthode est la seule qui nous a permis de conserver un volume de données adéquat au sein de chaque population pour nos analyses.

3. Déséquilibre de la collecte d'échantillons de fèces

La collecte de dépouilles sur lesquelles ont été prélevés les échantillons de fèces s'est appuyée sur les associations de piégeurs et de chasseurs locaux agissant dans le cadre de leur activité. Aussi, l'effort d'échantillonnage variait considérablement entre les sites d'étude selon les moyens humains et logistiques disponibles, engendrant un important déséquilibre dans l'échantillonnage des fèces.

En Gironde, une campagne de régulation menée par l'OFB, l'ADPAG et le GREGE ciblant spécifiquement le Raton laveur a permis d'obtenir un grand nombre de dépouilles, majoritairement concentrées sur les trois communes constituant l'épicentre de la population.

Dans la Marne, la collecte s'est essentiellement reposée sur le réseau de chasseurs et de piégeurs mis en place et animé par la FDC51. La plupart des actions de chasse ou de piégeage ayant eu lieu en Montagne de Reims, la majeure partie des échantillons collectés provient du PNRMR. Par ailleurs, l'éloignement géographique de ce site avec le laboratoire a réduit considérablement les possibilités de prélèvement sur les dépouilles ne pouvant être acheminées jusqu'à un lieu de stockage. En outre, il est arrivé à plusieurs reprises qu'une dépouille signalée sur le bord d'une route ait disparu avant l'arrivée des opérateurs sur place.

Dans les Ardennes, la collaboration avec les piégeurs locaux et le bouche-à-oreille auprès des particuliers a permis de réaliser le prélèvement d'un nombre important de dépouilles. Cependant, ce mode de prélèvement opportuniste sur des dépouilles, soit tuées par des piégeurs dans le cadre de leur activité déclarée en mairie, soit issues de collisions routières, était par essence imprévisible et pouvait se révéler très chronophage. Les dépouilles ne pouvant être acheminées jusqu'à un lieu de stockage, il fallait alors se rendre sur place dans les plus brefs délais afin d'éviter que celles-ci ne disparaissent du bord de la route, ne soient endommagées par les conditions climatiques, ou pour s'adapter à l'emploi du temps des piégeurs. Or, dans certains cas, les dépouilles étaient situées à plus d'une heure et demi de route du laboratoire.

La mise en place d'un protocole de collecte standardisé s'appuyant sur les acteurs locaux pourrait permettre d'obtenir un plus grand nombre d'échantillons et avec une distribution plus homogène. Cette démarche reste toutefois très lourde et peut être complexe à mettre en place à grande échelle sur des territoires très éloignés géographiquement.

VII. Conclusion

Cette thèse a permis de collecter les premières données sur l'utilisation de l'espace, la sélection de l'habitat et la composition du régime alimentaire du Raton laveur en France à travers l'étude de deux populations contrastées. Les résultats obtenus mettent en lumière la grande flexibilité écologique de l'espèce et révèlent les disparités existant entre les populations et les individus. De plus, l'étude du régime alimentaire alerte sur l'impact potentiel du Raton laveur sur la biodiversité autochtone et démontre l'importance des apports anthropiques dans son alimentation. Ces travaux constituent une première approche scientifique pour la gestion de cette espèce en France en vue de minimiser les impacts négatifs de l'espèce sur son nouvel environnement.

Bibliographie

- Adams, A.L., Dickinson, K.J.M., Robertson, B.C., van Heezik, Y. (2013). An Evaluation of the Accuracy and Performance of Lightweight GPS Collars in a Suburban Environment. *PLoS one*, 8(7), 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068496>
- Adrados, C., Verheyden-Tixier, H., Cargnelutti, B., Pépin, D., & Janeau, G. (2003). GPS Approach to Study Fine-Scale Site Use by Wild Red Deer during Active and Inactive Behaviors. *Wildlife Society Bulletin*, 31(2), 544–552. <http://www.jstor.org/stable/3784337>
- Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W., & Lipman, D. J. (1990). Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215(3), 403–410. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2)
- Ando, H., Mukai, H., Komura, T., Dewi, T., Ando, M., & Isagi, Y. (2020). Methodological trends and perspectives of animal dietary studies by noninvasive fecal DNA metabarcoding. *Environmental DNA*, 2(4), 391–406. <https://doi.org/10.1002/edn3.117>
- Arjo, W., Fisher, C., Armstrong, J., Boyd, F., & Slate, D. (2008). Effects of Natural Barriers and Habitat on the Western Spread of Raccoon Rabies in Alabama. *Journal of Wildlife Management*, 72(8), 1725–1735. <https://doi.org/10.2193/2007-450>
- Arrêté du 14 février 2018 relatif à la prévention de l'introduction et de la propagation des espèces animales exotiques envahissantes sur le territoire métropolitain. Journal officiel de la République Française n°44 du 28 février 2018. NOR : TREL1705136A
- Arrêté du 2 septembre 2016 relatif au contrôle par la chasse des populations de certaines espèces non indigènes et fixant, en application de l'article R. 427-6 du code de l'environnement, la liste, les périodes et les modalités de destruction des espèces. Journal officiel de la République Française n°0214 du 14 septembre 2016. NOR : DEVL1624858A
- Azevedo, F. C. C., Lester, V., Gorsuch, W., Larivière, S., Wirsing, A. J., & Murray, D. L. (2006). Dietary breadth and overlap among five sympatric prairie carnivores. *Journal of Zoology*, 269(1), 127–135. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00075.x>
- Bartoszewicz, M. (2011): NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Procyon lotor* – From: *Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS* www.nobanis.org
- Bartoszewicz, M., Okarma, H., Zalewski, A., & Szczesna, J. (2008). Ecology of the raccoon (*Procyon lotor*) from Western Poland. *Annales Zoologici Fennici*, 45(4), 291–298. <https://doi.org/10.5735/086.045.0409>
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R. A., Macleod, H. (2012) Determining trophic niche width : a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 73(5), 1007–1012. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>
- Beasley, J. C. (2005). *Home range attributes and multi-scale habitat selection of raccoons (Procyon lotor) in northern Indiana*. Purdue University.
- Beasley, J. C., Olson, Z. H., Beatty, W. S., Dharmarajan, G., & Rhodes, O. E. (2013). Effects of Culling on Mesopredator Population Dynamics. *PLoS ONE*, 8(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058982>

- Beasley, J., & Rhodes, O. (2010). Influence of patch- and landscape-level attributes on the movement behavior of raccoons in agriculturally fragmented landscapes. *Canadian Journal of Zoology*, 88(2), 161–169. <https://doi.org/10.1139/Z09-137>
- Beltrán-Beck, B., García, F. J., & Gortázar, C. (2011). Raccoons in Europe: Disease hazards due to the establishment of an invasive species. *European Journal of Wildlife Research*, 58(1), 5–15. <https://doi.org/10.1007/s10344-011-0600-4>
- Berentsen, A., R., Dunbar, M., R., & Fitzpatrick, C., E. (2010). Raccoon Rabies Research Using Remote Download GPS Collars in an Urban Environment. *Proceedings of the Vertebrate Pest Conference*, 24. <https://doi.org/10.5070/V424110468>
- Birks, J. D. S., Messenger, J. E., & Halliwell, E. C. (2005). Diversity of den sites used by pine martens *Martes martes*: A response to the scarcity of arboreal cavities? *Mammal Review*, 35(3–4), 313–320. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2005.00068.x>
- Bissonnette, T. H., & Csech, A. G. (1938). Sexual Photoperiodicity of Raccoons on Low Protein Diet and Second Litters in the Same Breeding Season. *Journal of Mammalogy*, 19(3), 342. <https://doi.org/10.2307/1374574>
- Bjørneraas, K., Van Moorter, B., Rolandsen, C. M., & Herfindal, I. (2010). Screening Global Positioning System Location Data for Errors Using Animal Movement Characteristics. *Journal of Wildlife Management*, 74(6), 1361–1366. <https://doi.org/10.2193/2009-405>
- Blackie H.M. (2010). Comparative Performance of Three Brands of Lightweight Global Positioning System Collars. *The Journal of Wildlife Management*, 74(8), 1911–1916. <https://doi.org/10.2193/2009-412>
- Boncompagni, L., Molfini, M., Ciampelli, P., Fazzi, P., Lucchesi, M., Mori, E., Petralia, L., & Mazza, G. (2021). No country for native crayfish: Importance of crustaceans in the diet of native and alien Northern raccoons. *Ethology Ecology & Evolution*, 33(6), 576–590. <https://doi.org/10.1080/03949370.2021.1872710>
- Borgi, M., Cogliati-Dezza, I., Brelsford, V., Meints, K., & Cirulli, F. (2014). Baby schema in human and animal faces induces cuteness perception and gaze allocation in children. *Frontiers in Psychology*, 5. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00411>
- Bosakowski, T., & Smith, D. G. (1992). Comparative diets of sympatric nesting raptors in the eastern deciduous forest biome. *Canadian Journal of Zoology*, 70(5), 984–992. <https://doi.org/10.1139/z92-140>
- Bozek, C., Prange, S., & Gehrt, S. (2007). The influence of anthropogenic resources on multi-scale habitat selection by raccoons. *Urban Ecosystems*, 10(4), 413–425. <https://doi.org/10.1007/s11252-007-0033-8>
- Bradley, C. A., & Altizer, S. (2007). Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(2), 95–102. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.001>
- Bull, E. L., Heater, T. W., & Culver, G. F. (1996). Live trapping and immobilizing American martens. *Wildlife Society Bulletin*, 24(3), 555–558.
- Burke, R. L., Schneider, C. M., & Dolinger, M. T. (2005). Cues Used by Raccoons to Find Turtle Nests: Effects of Flags, Human Scent, and Diamond-Backed Terrapin Sign. *Journal of Herpetology*, 39(2), 312–315. <https://doi.org/10.1670/199-03N>

- Burt, W. H. (1943). Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *Journal of Mammalogy*, 24(3), 346. <https://doi.org/10.2307/1374834>
- Butler, J. M., & Roper, T. J. (1996). Ectoparasites and sett use in European badgers. *Animal Behaviour*, 52(3), 621–629. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0203>
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R. A., & Boyce, M. S. (2010). Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: A perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), 2157–2162. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0107>
- Capitaine, L. (2021). Compétition spatiale entre la Martre des pins (*Martes martes*) et le Raton laveur (*Procyon lotor*). Rapport de stage de Master 2. Université de Reims Champagne-Ardenne, Centre de Recherche et de Formation en Eco-Ethologie.
- Cargnelutti, B., Coulon, A., Hewison, A. J. M., Goulard, M., Angibault, J.-M., & Morellet, N. (2007). Testing Global Positioning System Performance for Wildlife Monitoring Using Mobile Collars and Known Reference Points. *The Journal of Wildlife Management*, 71(4), 1380–1387. <https://doi.org/10.2193/2006-257>
- Cayuela, H., Bonnaire, E., Pichenot, J., & Besnard, A. (2021). Forest management and population dynamics of the Yellow-bellied Toad (*Bombina variegata*): Bibliographic review and conservation measures. Gestion forestière et dynamique des populations de Sonneurs à ventre jaune (*Bombina variegata*): synthèse bibliographique et mesures de conservation. HAL. <https://doi.org/10.48716/BULLSHF.178-3>
- Cepek, J. D. (2004). Diet composition of coyotes in the Cuyahoga Valley National Park, Ohio. *Ohio Journal of Science*, 104(3), 60–64. <http://hdl.handle.net/1811/25135>
- Chamberlain, M. J., & Leopold, B. D. (2002). Spatio-temporal Relationships Among Adult Raccoons (*Procyon lotor*) in Central Mississippi. *The American Midland Naturalist*, 148(2), 297. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2002\)148\[0297:STRAAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2002)148[0297:STRAAR]2.0.CO;2)
- Chan, A. A. Y-H. (2012). Anthropomorphism as a conservation tool. *Biodiversity and Conservation*, 21(7), 1889–1892. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0274-6>
- Chavez, A. S., & Gese, E. M. (2005). Food habits of wolves in relation to livestock depredations in northwestern Minnesota. *American Midland Naturalist*, 154(1), 253–263. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2005\)154\[0253:FHOWIR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2005)154[0253:FHOWIR]2.0.CO;2)
- Cichoński, J., Ważna, A., Bator-Kocoł, A., Lesiński, G., Grochowalska, R., & Bojarski, J. (2021). Predation of invasive raccoon (*Procyon lotor*) on hibernating bats in the Nietoperek reserve in Poland. *Mammalian Biology*, 101(1), 57–62. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00087-x>
- Clout, M. N., & Russell, J. C. (2007). The invasion ecology of mammals: A global perspective. *Wildlife Research*, 35(3), 180. <https://doi.org/10.1071/WR07091>
- Conseil Européen (2003). Stratégie européenne relative aux espèces exotiques envahissantes
- Cruz, M. J., & Rebelo, R. (2005). Vulnerability of Southwest Iberian amphibians to an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*. *Amphibia Reptilia*, 26(3), 293–303. <https://doi.org/10.1163/156853805774408577>
- Cunze, S., Klimpel, S., & Kochmann, J. (2023). Land cover and climatic conditions as potential drivers of the raccoon (*Procyon lotor*) distribution in North America and Europe.

- European *Journal of Wildlife Research*, 69(3), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10344-023-01679-x>
- De Barba, M., Miquel, C., Boyer, F., Mercier, C., Rioux, D., Coissac, E., & Taberlet, P. (2014). DNA metabarcoding multiplexing and validation of data accuracy for diet assessment : Application to omnivorous diet. *Molecular Ecology Resources*, 14(2), 306–323. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12188>
- Demény, K., McLoon, M., Winesett, B., Fastner, J., Hammerer, E., & Pauli, J. N. (2019). Food subsidies of raccoons (*Procyon lotor*) in anthropogenic landscapes. *Canadian Journal of Zoology*, 97(7), 654–657. <https://doi.org/10.1139/cjz-2018-0286>
- Diagne, C., Leroy, B., Vaissière, A.-C., Gozlan, R. E., Roiz, D., Jarić, I., Salles, J.-M., Bradshaw, C. J. A., & Courchamp, F. (2021). High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 592(7855), 571–576. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6>
- Dickie, M., McNay, S. R., Sutherland, G. D., Cody, M., & Avgar, T. (2020). Corridors or risk? Movement along, and use of, linear features varies predictably among large mammal predator and prey species. *Journal of Animal Ecology*, 89(2), 623–634. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13130>
- Dickman, C. R. (1996). Impact of exotic generalist predators on the native fauna of Australia. *Wildlife Biology*, 2(3), 185–195. <https://doi.org/10.2981/wlb.1996.018>
- Doherty, T. S., Glen, A. S., Nimmo, D. G., Ritchie, E. G., & Dickman, C. R. (2016). Invasive predators and global biodiversity loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(40), 11261–11265. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602480113>
- Dore, K. M., Hansen, M. F., Klegarth, A. R., Fichtel, C., Koch, F., Springer, A., ... Fuentes, A. (2020). Review of GPS collar deployments and performance on nonhuman primates. *Primates*, 61(3), 373–387. <https://doi.org/10.1007/s10329-020-00793-7>
- Drake, L. E., Cuff, J. P., Young, R. E., Marchbank, A., Chadwick, E. A., & Symondson, W. O. C. (2021). An assessment of minimum sequence copy thresholds for identifying and reducing the prevalence of artefacts in dietary metabarcoding data. *Methods in Ecology and Evolution*, 13(3), 694–710. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13780>
- Dunkley, L., & Cattet, M. R. L. (2003). A Comprehensive Review of the Ecological and Human Social Effects of Artificial Feeding and Baiting of Wildlife. *Canadian Cooperative Wildlife Health Centre: Newsletters & Publication*. <http://digitalcommons.unl.edu/icwdmccwhcnews/21>
- ECOSPHERE, GERE A and B.LAFOSSE (2017). Plan de gestion des espaces naturels sensibles « Vallée de l’Eau Blanche » - Commune de Villenave-d’Ornon – Années 2017-2021 – Rapport final – Décembre 2017. Étude réalisée pour le compte de la Ville de Villenave-d’Ornon. 119 pages + annexes.
- Egeter, B., Bishop, P. J., & Robertson, B. C. (2015). Detecting frogs as prey in the diets of introduced mammals: A comparison between morphological and DNA-based diet analyses. *Molecular Ecology Resources*, 15(2), 306–316. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12309>
- Engeman, R. M., Martin, R. E., Smith, H. T., Woolard, J., Crady, C. K., Shwiff, S. A., ... Griner, J. (2005). Dramatic reduction in predation on marine turtle nests through improved

- predator monitoring and management. *Oryx*, 39(3), 318–326. <https://doi.org/10.1017/S0030605305000876>
- Evans, M. N., Guerrero-Sanchez, S., Bakar, M. S. A., Kille, P., & Goossens, B. (2016). First known satellite collaring of a viverrid species: Preliminary performance and implications of GPS tracking Malay civets (*Viverra zibetha*). *Ecological Research*, 31(3), 475–481. <https://doi.org/10.1007/s11284-016-1338-y>
- Fiderer, C., Göttert, T., & Zeller, U. (2019). Spatial interrelations between raccoons (*Procyon lotor*), red foxes (*Vulpes vulpes*), and ground-nesting birds in a Special Protection Area of Germany. *European Journal of Wildlife Research*, 65(1), 14. <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1249-z>
- Fleming, C. H., Drescher-Lehman, J., Noonan, M. J., Akre, T. S. B., Brown, D. J., Cochrane, M. M.,... Calabrese, J. M. (2021). A comprehensive framework for handling location error in animal tracking data. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2020.06.12.130195>
- Forin-Wiart, M.-A., Poulle, M.-L., Piry, S., Cosson, J.-F., Larose, C., & Galan, M. (2018). Evaluating metabarcoding to analyse diet composition of species foraging in anthropogenic landscapes using Ion Torrent and Illumina sequencing. *Scientific Reports*, 8(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34430-7>
- Forin-Wiart, M.-A. (2014). Identification des facteurs de variation de la prédation exercée par les chats domestiques (*Felis silvestris catus*) en milieu rural. Thèse de doctorat, Université de Reims Champagne-Ardenne.
- Forsyth, D. M., Duncan, R. P., Bomford, M., & Moore, G. (2004). Climatic suitability, life-history traits, introduction effort, and the establishment and spread of introduced mammals in Australia. *Conservation Biology*, 18(2), 557–569. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00423.x>
- Fournier Chambrillon, C., Baduel, C., Caillot, C., Demerson, J.-M., Egal, F., Gautrelet, M., Gritti, T., Le Loc'h, G., Maillard, J.-F., Richomme, C., Tauzin, M., Thenon, N., & Umhang, G. (2023, 21 Mars) [Poster]. Reproductive characteristics and age determination in invasive raccoon populations (*Procyon lotor*) from northeast and southwest France. *First European Raccoon Colloquium*, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon. <https://1raccoon-colloq.sciencesconf.org/resource/page/id/6>
- Fournier, P., Chusseau, J.-P., Dupuch, J., Fournier-Chambrillon, C., & Maizeret, C. (2001, 13-16 septembre) [Poster]. European mink (*Mustela lutreola*) and polecat (*Mustela putorius*) radiotracking: intraperitoneal transmitters as an effective alternative to injuring external equipment. *International Mustelid Colloquium*, Papenburg, Allemagne
- Fournier, P., Maizeret, C., Jimenez, D., Chusseau, J.-P., Aulagnier, S., & Spitz, F. (2007). Habitat utilization by sympatric European mink *Mustela lutreola* and polecats *Mustela putorius* in south-western France. *Acta Theriologica*, 52(1), 1–12. <https://doi.org/10.1007/BF03194194>
- Frair, J. L., Fieberg, J., Hebblewhite, M., Cagnacci, F., DeCesare, N. J., & Pedrotti, L. (2010). Resolving issues of imprecise and habitat-biased locations in ecological analyses using GPS telemetry data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), 2187–2200. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0084>

- Frantz, A., Cyriacks, P., & Schley, L. (2005). Spatial behaviour of a female raccoon (*Procyon lotor*) at the edge of the species' European distribution range. *European Journal of Wildlife Research*, 51(2), 126–130. <https://doi.org/10.1007/s10344-005-0091-2>
- Galan, M., Pagès, M., & Cosson, J.-F. (2012). Next-Generation Sequencing for Rodent Barcoding: Species Identification from Fresh, Degraded and Environmental Samples. *PLOS ONE*, 7(11), e48374. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048374>
- García, J. T., García, F. J., Alda, F., González, J. L., Aramburu, M. J., Cortés, Y., Prieto, B., Pliego, B., Pérez, M., Herrera, J., & García-Román, L. (2012). Recent invasion and status of the raccoon (*Procyon lotor*) in Spain. *Biological Invasions*, 14(7), 1305–1310. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0157-x>
- Gautrelet, M., Gerard, J. F., Helder, R., Fournier, P., Fournier-Chambrillon, C., Hubert, P., ... Devos, A. (2024). First look on the home range, movement, and habitat selection of the invasive Northern raccoon (*Procyon lotor*) in France through two contrasted populations. *European Journal of Wildlife Research*, 70(1), 1–18. <https://doi.org/10.1007/s10344-023-01756-1>
- Gehrt, S. D., & Fritzell, E. K. (1997). Sexual differences in home ranges of raccoons. *Journal of Mammalogy*, 78(3), 921–931. <https://doi.org/10.2307/1382952>
- Genovesi, P., & Shine, C. (2011). Stratégie européenne relative aux espèces exotiques envahissantes (Vol. 137). Council of Europe.
- Getz, W., Fortmann-Roe, S., Cross, P., Lyons, A., Ryan, S., & Wilmers, C. (2007). LoCoH: Nonparametric Kernel methods for constructing home ranges and utilization distributions. *PLoS one*, 2(2), e207. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000207>
- Greenwood, R. J. (1982). Nocturnal Activity and Foraging of Prairie Raccoons (*Procyon lotor*) in North Dakota. *American Midland Naturalist*, 107(2), 238. <https://doi.org/10.2307/2425374>
- GREGE. (2023). Etude des domaines vitaux de rats laveurs en Gironde et évaluation du portage de certains agents pathogènes - Rapport Technique.
- Groupe Mammalogique d'Auvergne (2017). Étude préliminaire du régime alimentaire du Raton laveur (*Procyon lotor*) en Auvergne.
- Gupte, P. R., Beardsworth, C. E., Spiegel, O., Lourie, E., Toledo, S., Nathan, R., & Bijleveld, A. I. (2022). A guide to pre-processing high-throughput animal tracking data. *Journal of Animal Ecology*, 91(2), 287–307. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13610>
- Haubrock, P. J., Turbelin, A. J., Cuthbert, R. N., Novoa, A., Taylor, N. G., Angulo, E., Ballesteros-Mejia, L., Bodey, T. W., Capinha, C., Diagne, C., Essl, F., Golivets, M., Kirichenko, N., Kourantidou, M., Leroy, B., Renault, D., Verbrugge, L., & Courchamp, F. (2021). Economic costs of invasive alien species across Europe. *NeoBiota*, 67, 153–190. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.58196>
- Hebblewhite, M., Percy, M., Merrill, E.H. (2007). Are All Global Positioning System Collars Created Equal? Correcting Habitat-Induced Bias Using Three Brands in the Central Canadian Rockies. *The Journal of Wildlife Management*, 71(6), 2026–2033. <https://doi.org/10.2193/2006-238>

- Hohmann, U., & Hupe, K. (1999). Interspecific competition of the raccoon and the wildcat with regard to rest sites in Germany. In C. Thomaidis & N. Kypridemos (Eds.), *International Union of Game Biologists - Agriculture Forestry-Game - Integrating Wildlife in Land Management*. Thessaloniki.
- Hohmann, U., Gerhard, R., Kasper, M., & Gerhard, R. (2000). Home range size of adult raccoons (*Procyon lotor*) in Germany. *Zeitschrift Für Säugetierkunde*, 65, 124–127.
- Houle, M., Fortin, D., Mainguy, J., & Canac-Marquis, P. (2011). Landscape composition and structure influence the abundance of mesopredators: Implications for the control of the raccoon (*Procyon lotor*) variant of rabies. *Canadian Journal of Zoology*, 89(11), 1107–1116. <https://doi.org/10.1139/z11-085>
- Ikeda, T., Asano, M., Matoba, Y., & Abe, G. (2004). Present Status of Invasive Alien Raccoon and its Impact in Japan. *Global Environmental Research*, 8(2), 125–131.
- IUCN. (2023, Octobre 09). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. <https://www.iucnredlist.org>.
- Joly, P. (2003). Competition for basking places between the endangered European pond turtle (*Emys orbicularis galloitalica*) and the introduced red-Eared slider (*Trachemys scripta elegans*). *Canadian Journal of Zoology*, 81(8), 1392–1398. <https://doi.org/10.1139/z03-108>
- Jones, D. D., Conner, L. M., Storey, T. H., & Warren, R. J. (2004). Prescribed fire and raccoon use of longleaf pine forests: implications for managing nest predation? *Wildlife Society Bulletin*, 32(4), 1255–1259. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2004\)032\[1255:pfaruo\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2004)032[1255:pfaruo]2.0.co;2)
- Kalendarishvili, A., & Heltai, M. (2019). The colonization of raccoon (*Procyon lotor* L. 1758) in Georgia: The beginning of the invasion? *Columella : Journal of Agricultural and Environmental Sciences*, 6(2), 17–27. <https://doi.org/10.18380/SZIE.COLUM.2019.6.2.17>
- Kamler, J., & Gipson, P. (2003). Space and Habitat Use by Male and Female Raccoons, *Procyon lotor*, in Kansas. *The Canadian Field-Naturalist*, 117(2), 218–223. <https://doi.org/10.22621/cfn.v117i2.685>
- Keller, R. P., Geist, J., Jeschke, J. M., & Kühn, I. (2011). Invasive species in Europe: ecology, status, and policy. *Environmental Sciences Europe*, 23(1), 23. <https://doi.org/10.1186/2190-4715-23-23>
- Kertson, B. N., Rocky, S. D., & Grue, C. E. (2011). Cougar Prey Use In A Wildland–Urban Environment In Western Washington. *Northwestern Naturalist*, 92, 175–185.
- Kirby, R. B., Cherry, M. J., Muller, L. I., Warren, R. J., Chamberlain, M. J., & Conner, L. M. (2016). Indirect predation management in a longleaf pine ecosystem: Hardwood removal and the spatial ecology of raccoons. *Forest Ecology and Management*, 381, 327–334. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.046>
- Kumschick, S., Bacher, S., & Blackburn, T. M. (2013). What determines the impact of alien birds and mammals in Europe? *Biological Invasions*, 15(4), 785–797. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0326-6>

- Land, E. D., Shindle, D. B., Kawula, R. J., Benson, J. F., Lotz, M. A., & Onorato, D. P. (2008). Florida Panther Habitat Selection Analysis of Concurrent GPS and VHF Telemetry Data. *Journal of Wildlife Management*, 72(3), 633–639. <https://doi.org/10.2193/2007-136>
- Larroque, J., Chevret, P., Berger, J., Ruelle, S., Adriaens, T., Van Den Berge, K., Schockert, V., Léger, F., Veron, G., Kaerle, C., Régis, C., Gautrelet, M., Maillard, J.-F., & Devillard, S. (2023). Microsatellites and mitochondrial evidence of multiple introductions of the invasive raccoon *Procyon lotor* in France. *Biological Invasions*, 25(6), 1955–1972. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03018-2>
- Léger, F. (2003) Le Raton laveur : *Procyon lotor* (Linné, 1758). 12:1991–1993
- Léger, F., Ruelle, S. (2014) Raton laveur et chien viverrin : le point sur leur répartition en France. *Faune Sauvage*, 302:9–16
- Lesmeister, D. B., Nielsen, C. K., Schaubert, E. M., & Hellgren, E. C. (2015). Spatial and temporal structure of a mesocarnivore guild in midwestern north America. *Wildlife Monographs*, 191(1), 1–61. <https://doi.org/10.1002/wmon.1015>
- Lewis, J. S., Rachlow, J. L., Garton, E. O., & Vierling, L. A. (2007). Effects of habitat on GPS collar performance: Using data screening to reduce location error. *Journal of Applied Ecology*, 44(3), 663–671. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01286.x>
- Libois, R., Schockert, V., Lambinet, C., Richet, J., Campos Martinez, I., Levert, A., & Gautherot, J. (2019). Trophic niche of three carnivores in southern Belgium : raccoon (*Procyon lotor*), European badger (*Meles meles*) and stone marten (*Martes foina*). Liège, Belgium: Université de Liège. <https://hdl.handle.net/2268/268018>
- Licata, F., Ficetola, G. F., Falaschi, M., Muller, B. J., Andreone, F., Harison, R. F., Freeman, K., Monteiro, A. T., Rosa, S., & Crottini, A. (2023). Spatial ecology of the invasive Asian common toad in Madagascar and its implications for invasion dynamics. *Scientific Reports*, 13(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-29467-2>
- Littleford-Colquhoun, B. L., Freeman, P. T., Sackett, V. I., Tulloss, C. V., McGarvey, L. M., Geremia, C., & Kartzinel, T. R. (2022). The precautionary principle and dietary DNA metabarcoding: Commonly used abundance thresholds change ecological interpretation. *Molecular Ecology*, 31(6), 1615–1626. <https://doi.org/10.1111/mec.16352>
- Lombardi, J. V., Perotto-Baldivieso, H. L., Hewitt, D. G., Scognamillo, D. G., Campbell, T. A., & Tewes, M. E. (2022). Assessment of appropriate species-specific time intervals to integrate GPS telemetry data in ecological niche models. *Ecological Informatics*, 70, 101701. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2022.101701>
- Lotze, J., & Anderson, S. (1979). *Procyon lotor*. *American Society of Mammalogists*, (119), 1–8. Retrieved from <https://www.jstor.org/stable/3503959>
- MacClintock, D. (1981). *A Natural History of Raccoons*. Caldwell, New Jersey: Blackburn Press. ISBN 978-1-930665-67-5.
- Macherez, V. (2012) *Contribution à l'étude des parasites du Raton laveur (Procyon lotor l.) une espèce introduite en France*. Université de Reims Champagne-Ardenne
- Maehr, D. S., & Brady, J. R. (1986). Food Habits of Bobcats in Florida. *Journal of Mammalogy*, 67(1), 133–138. <https://doi.org/10.2307/1381009>

- Manfredo, M. J., Urquiza-Haas, E. G., Don Carlos, A. W., Bruskotter, J. T., & Dietsch, A. M. (2020). How anthropomorphism is changing the social context of modern wildlife conservation. *Biological Conservation*, 241(December 2019), 108297. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108297>
- Massei, G., & Cowan, D. (2014). Fertility control to mitigate human-wildlife conflicts: A review. *Wildlife Research*, 41(1), 1–21. <https://doi.org/10.1071/WR13141>
- Matsuo, R., & Ochiai, K. (2009). Dietary Overlap Among Two Introduced and One Native Sympatric Carnivore Species, the Raccoon, the Masked Palm Civet, and the Raccoon Dog, in Chiba Prefecture, Japan. *Mammal Study*, 34(4), 187–194. <https://doi.org/10.3106/041.034.0402>
- Mazzamuto, M. V., Panzeri, M., Bisi, F., Wauters, L. A., Preatoni, D., & Martinoli, A. (2020). When management meets science: adaptive analysis for the optimization of the eradication of the Northern raccoon (*Procyon lotor*). *Biological Invasions*, 22(10), 3119–3130. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02313-6>
- McLaughlin, E. A., and Aitken, R. J. (2011). Is there a role for immunocontraception? *Molecular and Cellular Endocrinology* 335, 78–88. <https://doi:10.1016/j.mce.2010.04.004>
- Michler, F.-U., & Hohmann, U. (2004). Investigations on the ethological adaptations of the raccoon (*Procyon lotor* L., 1758) in the urban habitat using the example of the city of Kassel, North Hessen (Germany), and the resulting conclusions for conflict management. *XXVII IUGB-CONGRESS, Hannover, Germany* (p.417).
- Miguel, E., Grosbois, V., Caron, A., Pople, D., Roche, B., & Donnelly, C. A. (2020). A systemic approach to assess the potential and risks of wildlife culling for infectious disease control. *Communications Biology*, 3(1), 353. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-1032-z>
- Morand, S., Moutou, F., & Richomme, C. (2014). *Faune sauvage, biodiversité et santé, quels défis ?* éditions Quae. <https://doi.org/10.35690/978-2-7592-2203-2>
- Munscher, E. C., Kuhns, E. H., Cox, C. A., & Butler, J. A. (2012). Decreased nest mortality for the Carolina Diamondback terrapin (*Malaclemys terrapin centrata*) following removal of raccoons (*Procyon lotor*) from a nesting beach in Northeastern Florida. *Herpetological Conservation and Biology*, 7(2), 176–184.
- Nentwig, W., Kühnel, E., & Bacher, S. (2010). A generic impact-scoring system applied to alien mammals in Europe: Contributed paper. *Conservation Biology*, 24(1), 302–311. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01289.x>
- Nielsen, J. M., Clare, E. L., Hayden, B., Brett, M. T., & Kratina, P. (2018). Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(2), 278–291. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12869>
- Nittono, H., & Ihara, N. (2017). Psychophysiological Responses to *Kawaii* Pictures With or Without Baby Schema. *SAGE Open*, 7(2), 215824401770932. <https://doi.org/10.1177/2158244017709321>
- Noonan, M. J., Fleming, C. H., Akre, T. S., Drescher-Lehman, J., Gurarie, E., Kays, R., & Calabrese, J. M. (2019). Scale-free estimation of speed and distance traveled from animal tracking data. *Movement Ecology*, 7(35), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s40462-019-0177-1>

- Oe, S., Sashika, M., Fujimoto, A., Shimozuru, M., & Tsubota, T. (2020). Predation impacts of invasive raccoons on rare native species. *Scientific Reports*, *10*(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77016-y>
- Ordeñana, M. A., Crooks, K. R., Boydston, E. E., Fisher, R. N., Lyren, L. M., Siudyla, S., ... Van Vuren, D. H. (2010). Effects of urbanization on carnivore species distribution and richness. *Journal of Mammalogy*, *91*(6), 1322–1331. <https://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-312.1>
- Osaki, A., Sashika, M., Abe, G., Shinjo, K., Fujimoto, A., Nakai, M., Shimozuru, M., & Tsubota, T. (2019). Comparison of feeding habits and habitat use between invasive raccoons and native raccoon dogs in Hokkaido, Japan. *BMC Ecology*, *19*(1), 35. <https://doi.org/10.1186/s12898-019-0249-5>
- Otfinoski, S. (2011). *Raccoons*. Marshall Cavendish. New York. ISBN 139780761448419
- Owen, S. F., Berl, J. L., Edwards, J. W., Ford, W. M., & Wood, P. B. (2015). Raccoon (*Procyon lotor*) Diurnal Den use within an Intensively Managed Forest in Central West Virginia. *Northeastern Naturalist*, *22*(1), 41–52. <https://doi.org/10.1656/045.022.0106>
- Page, L. K., Gehrt, S. D., Cascione, A., & Kellner, K. F. (2009). The relationship between *Baylisascaris procyonis* prevalence and raccoon population structure. *Journal of Parasitology*, *95*(6), 1314–1320.
- Page, L. K., Gehrt, S. D., Titcombe, K. K., & Robinson, N. P. (2005). Measuring prevalence of raccoon roundworm (*Baylisascaris procyonis*): a comparison of common techniques. *Wildlife Society Bulletin*, *33*(4), 1406–1412. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2005\)33\[1406:mporrb\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2005)33[1406:mporrb]2.0.co;2)
- Page, L., Swihart, R. K., & Kazacos, K. R. (1999). Implications of raccoon latrines in the epizootiology of baylisascaris. *Journal of Wildlife Disease*, *35*(3), 474–480.
- Page, L., Swihart, R. K., & Kazacos, K. R. (2001). Seed preferences and foraging by granivores at raccoon latrines in the transmission dynamics of baylisascaris procyonis. *Canadian Journal of Zoology*, *79*(4), 616.
- Paini, D. R., Sheppard, A. W., Cook, D. C., De Barro, P. J., Worner, S. P., & Thomas, M. B. (2016). Global threat to agriculture from invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *113*(27), 7575–7579. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602205113>
- Parsons, A. W., Simons, T. R., O’Connell, A. F., & Stoskopf, M. K. (2013). Demographics, diet, movements, and survival of an isolated, unmanaged raccoon *Procyon lotor* (Procyonidae, Carnivora) population on the Outer Banks of North Carolina. *Mammalia*, *77*(1), 21–30.
- Pech, R. P., & McIlroy, J. C. (1990). A Model of the Velocity of Advance of Foot and Mouth Disease in Feral Pigs. *The Journal of Applied Ecology*, *27*(2), 635. <https://doi.org/10.2307/2404308>
- Peral, C., Landman, M., & Kerley, G. I. H. (2022). The inappropriate use of time-independence biases estimates of activity patterns of free-ranging mammals derived from camera traps. *Ecology and Evolution*, *12*(10), e9408. <https://doi.org/10.1002/ece3.9408>
- Peris, A., Closa, F., Marco, I., Acevedo, P., Barasona, J. A., & Casas-Díaz, E. (2020). Towards the comparison of home range estimators obtained from contrasting tracking regimes: the

- wild boar as a case study. *European Journal of Wildlife Research*, 66(2), 1-10. <https://doi.org/10.1007/s10344-020-1370-7>
- Peterson, S.H., Ackerman, J.T., Keating, M.P., Schacter, C. R., Hartman, C. A., Casazza, M. L., & Herzog, M. P. (2022). Predator movements in relation to habitat features reveal vulnerability of duck nests to predation. *Ecology and Evolution*, 12(9), 1–23. <https://doi.org/10.1002/ece3.9329>
- Pitt, J. A., Larivière, S., & Messier, F. (2008). Survival and Body Condition of Raccoons at the Edge of the Range. *Journal of Wildlife Management*, 72(2), 389–395. <https://doi.org/10.2193/2005-761>
- Pompanon, F., Deagle, B., Symondson, W., Brown, D. S., Jarman, S. N., Tarberlet, P. (2012). Who is eating what: Diet assessment using next generation sequencing. *Mol Ecol* 21(8), 1931–1950. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05403.x>
- Pompanon, F., Shehzad, W. (2019). Code-barres ADN pour caractériser la biodiversité, *Encyclopédie de l'Environnement*. <http://www.encyclopedie-environnement.org/?p=1121>
- Pons, H. (2015, October 20). *Gironde: Les rats laveurs font polémique*. <https://www.sudouest.fr/landes/villeneuve/gironde-les-rats-laveurs-font-polemique-10503166.php>
- Prange, S., & Gehrt, S. D. (2004). Changes in mesopredator-community structure in response to urbanization. *Canadian Journal of Zoology*, 82(11), 1804–1817. <https://doi.org/10.1139/z04-179>
- Prange, S., Gehrt, S. D., & Wiggers, E. P. (2004). Influences of Anthropogenic Resources on Raccoon (*Procyon Lotor*) Movements and Spatial Distribution. *Journal of Mammalogy*, 85(3), 483–490. <https://doi.org/10.1644/BOS-121>
- Prange, S., Gehrt, S., & Wiggers, E. (2003). Demographic factors contributing to high raccoon densities in urban landscapes. *Journal of Wildlife Management*, 67(2), 324–333.
- Prior, K. M., Adams, D. C., Klepzig, K. D., & Hulcr, J. (2018). When does invasive species removal lead to ecological recovery? Implications for management success. *Biological Invasions*, 20(2), 267–283. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1542-x>
- Ratnaswamy, M. J., Warren, R. J., Kramer, M. T., & Adam, M. D. (1997). Comparisons of Lethal and Nonlethal Techniques to Reduce Raccoon Depredation of Sea Turtle Nests. *The Journal of Wildlife Management*, 61(2), 368. <https://doi.org/10.2307/3802593>
- Recio, M. R., Maloney, R. F., Mathieu, R., Virgós, E., Moore, A. B., & Seddon, P. J. (2017). Optimizing control programmes by integrating data from fine-scale space use by introduced predators. *Biological Invasions*, 19(1), 209–221. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1274-3>
- Recio, M. R., Mathieu, R., Denys, P., Sirguy, P., & Seddon, P. J. (2011). Lightweight GPS-tags, one giant leap for wildlife tracking? An assessment approach. *PLoS one*, 6(12), e28225. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028225>
- Recio, M., Mathieu, R., Maloney, R., and Seddon, P. (2010). First results of feral cats (*Felis catus*) monitored with GPS collars in New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 34(3), 288–296.

- Règlement (UE) n ° 1143/2014 du Parlement européen et du Conseil du 22 octobre 2014 relatif à la prévention et à la gestion de l'introduction et de la propagation des espèces exotiques envahissantes (2014). Journal officiel, L 317, 35-55. ELI: <http://data.europa.eu/eli/reg/2014/1143/oj>
- Règlement d'exécution (UE) 2016/1141 de la Commission du 13 juillet 2016 adoptant une liste des espèces exotiques envahissantes préoccupantes pour l'Union conformément au règlement (UE) n° 1143/2014 du Parlement européen et du Conseil. (2016). Journal officiel, L 189, 4-8. ELI: http://data.europa.eu/eli/reg_impl/2016/1141/oj
- Retamosa, M. I., Humberg, L. A., Beasley, J. C., & Rhodes JR, O. E. (2008). Modeling wildlife damage to crops in northern Indiana. *Human-Wildlife Conflicts*, 2(2), 225–239. <https://www.jstor.org/stable/10.2307/24875669>
- Riaz, T., Shehzad, W., Viari, A., Pompanon, F., Taberlet, P., & Coissac, E. (2011). EcoPrimers: Inference of new DNA barcode markers from whole genome sequence analysis. *Nucleic Acids Research*, 39(21), 1–11. <https://doi.org/10.1093/nar/gkr732>
- Richomme C., Ayral F., Bournez L., Egal F., Ferté H., Fournier Chambrillon C., Fournier P., Frantz A., Gautrelet M., Gritti T., Isère-Laoué E., Le Loc'h G., Thenon N., Umhang G. (2023, 21 Mars). Parasitological and microbiological investigations in raccoons from northeast and southwest France [Talk]. First European Raccoon Colloquium, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon. <https://1raccoon-colloq.sciencesconf.org/resource/page/id/6>
- Riley, S. P., Hadidian, J., & Manski, D. A. (1998). Population density, survival, and rabies in raccoons in an urban national park. *Canadian Journal of Zoology*, 76(6), 1153–1164. <https://doi.org/10.1139/z98-042>
- Ritke, M. E., & Kennedy, M. L. (1988). Intraspecific Morphologic Variation in the Raccoon (*Procyon lotor*) and Its Relationship to Selected Environmental Variables. *The Southwestern Naturalist*, 33(3), 295. <https://doi.org/10.2307/3671758>
- Robeson, M. S., Khanipov, K., Golovko, G., Wisely, S. M., White, M. D., Bodenchuck, M., ... Piaggio, A. J. (2018). Assessing the utility of metabarcoding for diet analyses of the omnivorous wild pig (*Sus scrofa*). *Ecology and Evolution*, 8(1), 185–196. <https://doi.org/10.1002/ece3.3638>
- Roof, J. C. (1997). Black bear food habits in the lower Wekiva River Basin of central Florida. *Florida Field Naturalist*, 25(3), 92–97.
- Rouco, C., Norbury, G. L., & Anderson, D. P. (2017). Movements and habitat preferences of pests help to improve population control: The case of common brushtail possums in a New Zealand dryland ecosystem. *Pest Management Science*, 73(2), 287–294. <https://doi.org/10.1002/ps.4252>
- Roussere, G. P., Murray, W. J., Raudenbush, C. B., Kutilek, M. J., Levee, D. J., & Kazacos, K. R. (2003). Raccoon Roundworm Eggs near Homes and Risk for Larva Migrans Disease, California Communities. *Emerging Infectious Diseases*, 9(12), 1516–1522. <https://doi.org/10.3201/eid0912.030039>
- Rulison, E. L., Luiselli, L., & Burke, R. L. (2012). Relative Impacts of Habitat and Geography on Raccoon Diets. *The American Midland Naturalist*, 168(2), 231–246.

- Sager-Fradkin, K. A., Jenkins, K. J., Hoffman, R. A., Happe, P. J., Beecham, J. J., & Wright, R. G. (2007). Fix Success and Accuracy of Global Positioning System Collars in Old-Growth Temperate Coniferous Forests. *Journal of Wildlife Management*, 71(4), 1298–1308. <https://doi.org/10.2193/2006-367>
- Šálek, M., Drahníková, L., & Tkadlec, E. (2015). Changes in home range sizes and population densities of carnivore species along the natural to urban habitat gradient. *Mammal Review*, 45(1), 1–14. <https://doi.org/10.1111/mam.12027>
- Salgado, I. (2018). Is the raccoon (*Procyon lotor*) out of control in Europe? *Biodiversity and Conservation*, 27(9), 2243–2256. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1535-9>
- Santonastaso, T., Dubach, J., Hauver, S., Graser, W., & Gehrt, S. (2012). Microsatellite analysis of raccoon (*Procyon lotor*) population structure across an extensive metropolitan landscape. *Journal of Mammalogy*, 93(2), 447–455. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-410.1>
- Schloss P.D., Westcott S.L., Ryabin T., Hall J.R., Hartmann M., Hollister E.B., Lesniewski R.A., Oakley B.B., Parks D.H., Robinson C.J., Sahl J.W., Stres B., Thallinger G.G., Van Horn D.J., Weber C.F.. Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities. *Applied and Environment Microbiology*, 75(23),7537-41. <https://doi.org/10.1128/AEM.01541-09>
- Schmidt, K. A. (2003). Nest Predation and Population Declines in Illinois Songbirds: A Case for Mesopredator Effects. *Conservation Biology*, 17(4), 1141–1150. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02316.x>
- Schmitt, M., Fitzgerald, D., Cooley, M., Payeur, B., Minnis, B., & Office, F. (1997). Bovine From Tuberculosis Michigan in Free-Ranging. *Journal of Wildlife Diseases*, 33(4), 749–758.
- Schoch, B. N. (2003). *Diet, age, and reproduction of mesomammalian predators in response to intensive*. The University of Georgia.
- Schoonover, L. J., & Marshall, W. H. (1951). Food Habits of the Raccoon (*Procyon lotor hirtus*) in North-Central Minnesota. *Journal of Mammalogy*, 32(4), 422. <https://doi.org/10.2307/1375790>
- Scott, W. E. (1951). Wisconsin's first prairie spotted skunk, and other notes. *Journal of Mammalogy*, 32(3), 363-363.
- Seidel, D., Dougherty, E., Carlson, C., & Getz, W. (2018). Ecological metrics and methods for GPS movement data. *International Journal of Geographical Information Science*, 32(11), 2272–2293. <https://doi.org/10.1080/13658816.2018.1498097>
- Semel, B., & Nicolaus, L. K. (1992). Estrogen-Based Aversion to Eggs Among Free-Ranging Raccoons. *Ecological Applications*, 2(4), 439–449. <https://doi.org/10.2307/1941879>
- Sheppard, S. K., & Harwood, J. D. (2005). Advances in molecular ecology: Tracking trophic links through predator–prey food-webs. *Functional Ecology*, 19(5), 751–762. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01041.x>
- Sikes, R., & The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. (2016). 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy*. 97(3), 663–688. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078>

- Simberloff, D. (2010). Invasive species. In Sodhi and Ehrlich: Conservation Biology for All (Press, Oxf, pp. 131–152). <https://doi.org/10.4337/9781788974912.I.56>
- Smith, G. C., & Wilkinson, D. (2003). Modeling control of rabies outbreaks in red fox populations to evaluate culling, vaccination, and vaccination combined with fertility control. *Journal of Wildlife Diseases*, 39(2), 278–286. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-39.2.278>
- Smith, H. T., & Engeman, R. M. (2022). An Extraordinary Raccoon, *Procyon lotor*; Density at an Urban Park. *National Wildlife Research Center-Staff Publications*, 487. http://digitalcommons.unl.edu/icwdm_usdanwrc/487
- Smith, W., & Endres, K. (2012). Raccoon Use of Den Trees and Plant Associations in Western Mesophytic Forests : Tree Attributes and Availability or Landscape Heterogeneity ? *Natural Resources*, 3, 75–87. <https://doi.org/10.4236/nr.2012.33012>
- Smyser, T. J., Page, L. K., Johnson, S. A., Hudson, C. M., Kellner, K. F., Swihart, R. K., & Rhodes, O. E. (2013). Management of raccoon roundworm in free-ranging raccoon populations via anthelmintic baiting. *Journal of Wildlife Management*, 77(7), 1372–1379. <https://doi.org/10.1002/jwmg.585>
- Sorvillo, F. (2002). Baylisascaris procyonis: An Emerging Helminthic Zoonosis. *Emerging Infectious Diseases*, 8(4), 355–359. <https://doi.org/10.3201/eid0804.010273>
- Stocking, J. J., Simons, T. R., Parsons, A. W., & O’Connell, A. F. (2017). Managing Native Predators: Evidence from a Partial Removal of Raccoons (*Procyon lotor*) on the Outer Banks of North Carolina, USA. *Waterbirds*, 40(sp1), 10–18. <https://doi.org/10.1675/063.040.sp103>
- Stope, M. B. (2023). The Raccoon (*Procyon lotor*) as a Neozoon in Europe. *Animals*, 13(2), 273. <https://doi.org/10.3390/ani13020273>
- Strubbe, D., & Matthysen, E. (2009). Experimental evidence for nest-site competition between invasive ring-necked parakeets (*Psittacula krameri*) and native nuthatches (*Sitta europaea*). *Biological Conservation*, 142(8), 1588–1594. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.026>
- Stuewer, F. W. (1943). Raccoons: Their Habits and Management in Michigan. *Ecological Monographs*, 13(2), 203–257. <https://doi.org/10.2307/1943528>
- Suzuki, T., Aoi, T., Maekawa, K. (2003). Spacing pattern of introduced female raccoons (*Procyon lotor*) in Hokkaido, Japan. *Mammal Study*, 28(2), 121–128. <https://doi.org/10.3106/mammalstudy.28.121>
- Taberlet P., Bonin A., Coissac E., Zinger L. (2018). Environmental DNA: for biodiversity research and monitoring. Oxford University Press, Oxford, England
- Taberlet, P., Coissac, E., Pompanon, F., Gielly, L., Miquel, C., Valentini, A., Vermet, T., Corthier, G., Brochmann, C., & Willerslev, E. (2007). Power and limitations of the chloroplast trnL (UAA) intron for plant DNA barcoding. *Nucleic Acids Research*, 35(3), e14–e14. <https://doi.org/10.1093/nar/gkl938>
- Tedeschi, L., Biancolini, D., Capinha, C., Rondinini, C., & Essl, F. (2022). Introduction, spread, and impacts of invasive alien mammal species in Europe. *Mammal Review*, 52(2), 252–266. <https://doi.org/10.1111/mam.12277>

- TerceL, M. P. T. G., & Cuff, J. P. (2022). The complex epistemological challenge of data curation in dietary metabarcoding: Comment on “The precautionary principle and dietary DNA metabarcoding: Commonly used abundance thresholds change ecological interpretation” by Littleford-Colquhoun et al. *Molecular Ecology*, 31(22), 5653–5659. <https://doi.org/10.1111/mec.16576>
- Thénon, N. (2022). *Statut sanitaire des populations invasives de ratons laveurs (Procyon lotor) en France métropolitaine vis-à-vis de virus infectant les Carnivores*. Université Paul-Sabatier, Toulouse.
- Tibbs, M. L., Newbury, R. K., & Nelson, T. A. (2008). Den Site Selection by Raccoons in an Agricultural Landscape. *Transactions of the Illinois State Academy of Science*, 101(3–4), 225–233.
- Tyler, J.D., Haynie, M., Bordner, C., Bay, M. (2000). Notes on winter food habits of raccoons from western Oklahoma. *Proc Oklahoma Acad Sci* 80, 115–117
- UICN Comité français, MNHN, SFI & AFB (2019). La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Poissons d’eau douce de France métropolitaine. Paris, France.
- UICN Comité français, OFB & MNHN (2021). La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Mollusques continentaux de France métropolitaine. Paris, France.
- UICN Comité français, OFB, MNHN & AsFrA (2023). La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Araignées de France métropolitaine. Paris, France.
- UICN France & MNHN (2014). La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Crustacés d’eau douce de France métropolitaine. Paris, France.
- UICN France, MNHN & SHF (2015). La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Reptiles et amphibiens de France métropolitaine. Paris, France.
- UICN France, MNHN, LPO, SEOF & ONCFS (2016). La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Oiseaux de France métropolitaine. Paris, France.
- UICN France, MNHN, OPIE & SEF (2014). La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Papillons de jour de France métropolitaine. Paris, France.
- UICN France, MNHN, OPIE & SFO (2016). La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Libellules de France métropolitaine. Paris, France.
- UICN France, MNHN, SFEPM & ONCFS (2017). La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Mammifères de France métropolitaine. Paris, France.
- Umhang, G., Duchamp, C., Boucher, J.-M., Ruetten, S., Boué, F., & Richomme, C. (2020). Detection of DNA from the zoonotic raccoon roundworm *Baylisascaris procyonis* in a French wolf. *Parasitology International*, 78, 102155. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2020.102155>
- Urbanek, R. E., Glowacki, G. A., & Nielsen, Wauter, C. K. (2016). Effect of Raccoon (*Procyon lotor*) Reduction on Blanding’s Turtle (*Emydoidea blandingii*) Nest Success. *Journal of North American Herpetology*, 2016(1), 39–44. <https://doi.org/10.17161/jnah.vi1.11924>
- Villepique, J.T., Bleich, V.C., Pierce, B.M., Stephenson, T. R?, Botta, R. A., & Bowyer, R. T. (2008). Evaluating GPS collar error: A critical evaluation of televilt posrec-science™ collars and a method for screening location data. *California Fish and Game*, 94(4), 155–168

- Walker, I. D. (1995). Successful multifingered hand design - the case of the raccoon. *IEEE International Conference on Intelligent Robots and Systems*, 2, 186–193. <https://doi.org/10.1109/iros.1995.526158>
- Walter, W. D., Onorato, D. P., & Fischer, J. W. (2015). Is there a single best estimator? Selection of home range estimators using area-under-the-curve. *Movement Ecology*, 3(1), 10. <https://doi.org/10.1186/s40462-015-0039-4>
- Wang, Q., Garrity, G. M., Tiedje, J. M., & Cole, J. R. (2007). Naïve Bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy. *Applied and Environmental Microbiology*, 73(16), 5261–5267. <https://doi.org/10.1128/AEM.00062-07>
- Wauters, L., Tosi, G., & Gurnell, J. (2002). Interspecific competition in tree squirrels: Do introduced grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) deplete tree seeds hoarded by red squirrels (*S. vulgaris*)? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51(4), 360–367. <https://doi.org/10.1007/s00265-001-0446-y>
- Wehtje, M., & Gompper, M. (2011). Effects of an experimentally clumped food resource on raccoon *Procyon lotor* home-range use. *Wildlife Biology*, 17(1), 25–32. <https://doi.org/10.2981/10-012>
- Whiteside, D. P. (2009). Nutrition and Behavior of Coatis and Raccoons. *Veterinary Clinics of North America - Exotic Animal Practice*, 12(2), 187–195. <https://doi.org/10.1016/j.cvex.2009.01.002>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- With, K. A. (2002). The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology*, 16(5), 1192–1203. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01064.x>
- Woinarski, J. C. Z., Burbidge, A. A., & Harrison, P. L. (2015). Ongoing unraveling of a continental fauna: Decline and extinction of Australian mammals since European settlement. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(15), 4531–4540. <https://doi.org/10.1073/pnas.1417301112>
- Woodroffe, R., Gilks, P., Johnston, W. T., Le Fevre, A. M., Cox, D. R., Donnelly, C. A., ... Morrison, W. I. (2007). Effects of culling on badger abundance: Implications for tuberculosis control. *Journal of Zoology*, 274(1), 28–37. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00353.x>
- Zarzoso-Lacoste, D., Bonnaud, E., Corse, E., Gilles, A., Meglecz, E., Costedoat, C., Gouni, A., & Vidal, E. (2016). Improving morphological diet studies with molecular ecology: An application for invasive mammal predation on island birds. *Biological Conservation*, 193, 134–142. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.11.018>
- Zeveloff, S. I. (2002). *Raccoons – a natural history*. *Smithsonian Institution Press*, Washington and London.
- Zhang, Z. (2000). Mathematical models of wildlife management by contraception. *Ecological Modelling*, 132(1–2), 105–113. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00308-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00308-2)
- Zheng, J., Wang, Y., & Nihan, N. L. (2005). Quantitative Evaluation of GPS Performance under Forest Canopies. *Departement of Civil and Environmental Engineering*.

Annexe

Étude de l'helminthofaune du Raton laveur en Champagne-Ardenne et en Gironde

Document de travail

Hubert Ferté

avec la collaboration de Valentin Macherez et Celya Danzelle

Document de travail

Étude de l'helminthofaune du Raton laveur en Champagne-Ardenne et en Gironde

Hubert Ferté avec la collaboration de Valentin Macherez et Celya Danzelle

1. Analyses parasitologiques

1.1. Matériel biologique

1.1.1 Origine et conservation

L'étude parasitaire concerne deux zones : une première située dans le Nord-Est avec des prélèvements réalisés sur les départements des Ardennes, de l'Aisne et de la Marne et la seconde dans le Sud-Ouest en Gironde (à l'exception d'un prélèvement en provenance de Charente). Au total 91 individus (y compris 12 de Belgique) ont fait l'objet d'investigations parasitaires et principalement la recherche d'helminthe au niveau de l'intestin grêle. Le choix de cet organe, principalement ciblé, est lié à la recherche de *Baylisascaris procyonis*, présent en Europe chez des rats laveurs, qui est un agent zoonotique y compris chez l'Homme, bien connu en Amérique du Nord dont le mode de contamination se fait par la consommation accidentelle des œufs libérés dans le milieu extérieur lors des défécations de l'hôte définitif.

Les échantillons reçus de Gironde ont été transmis par le GREGE, ceux du Nord-Est par le CERFE et l'Anses de Nancy et ceux de Belgique par le Service Public de Wallonie. Ces organismes se sont chargés des autopsies et de la préparation de l'ensemble des échantillons pour les différents partenaires de cette étude pluridisciplinaire. Les rats laveurs ont été pour l'essentiel congelés avant leur autopsie. L'ensemble des organes ont été isolés après décongélation de l'animal et les tractus digestifs ont été soumis à une décontamination à -80°C pendant un minimum de 8 jours pour s'affranchir de tout risque d'infestation vis à vis de l'échinococcose alvéolaire (selon les recommandations officielles). Puis ils ont été conservés à -20°C avant envoi en respectant la chaîne du froid. Au total 91 échantillons ont été collectés (voir l'inventaire individuel à la fin de ce document) :

- 27 individus proviennent de Gironde dont un de Charente. Sur les 26 échantillons de Gironde, 10 sont non identifiés individuellement (RL-GRG-IND) du fait du décollement des étiquettes commémoratives au cours de l'envoi des échantillons. Toutefois pour l'ensemble de ces individus, au cours de l'examen du tube digestif, des fragments de muqueuse intestinale ont été stockés en alcool à 90° pour relier respectivement par génétique ces échantillons à des rats laveurs dont les commémoratifs sont connus (âge, poids, lieu de capture).
- 52 individus du secteur Nord-Est (Marne = 27, Ardennes = 23 et Aisne = 2) dans lesquels nous avons inclus les 18 individus initialement analysés dans la thèse de V. Macherez (2012) dirigé par H. Ferté, qui constitue la première étude pilote sur l'helminthofaune du Raton laveur dans le Nord-Est.
- 12 de Belgique (zone frontalière).

1.2. Obtention des parasites

Après décongélation au laboratoire, les intestins sont rincés puis perfusés avec de l'eau à l'aide d'un entonnoir ou d'une seringue. L'ensemble du contenu intestinal et les eaux de rinçage de la muqueuse, après ouverture longitudinale, sont soumis à une filtration sur un tamis de 315 µm. Le matériel récolté sur le tamis est dilué dans de l'eau et l'isolement des parasites a été effectué à l'œil nu ou sous la loupe binoculaire. Les vers isolés sont conservés dans de l'alcool à 70° avant leur identification morphologique et/ou dans de l'alcool à 90° pour envisager des approches moléculaires. Il est à noter que les congélations et décongélation du matériel (surtout à partir d'animaux récoltés morts) altèrent les parasites et en particulier les cestodes. Aussi pour ces derniers, nous n'avons obtenus pratiquement que des fragments de strobile (plusieurs segments) lors des examens sous la loupe binoculaire.

1.3. Identification morphologique

L'identification morphologique varie selon le type d'Helminthes : cestodes, trématodes ou nématodes. Elle nécessite classiquement un éclaircissement (ex : lactophénol d'Amann pour les nématodes, acide acétique pour les cestodes et pour des trématodes épais). Pour les nématodes, seules les extrémités antérieures et postérieures sont montées entre lame et lamelle directement dans du lactophénol. La partie moyenne isolée d'un même ver est conservée pour d'éventuelles approches moléculaires. Pour les cestodes et les trématodes, après éclaircissement ou non, les vers entiers ou des fragments sont colorés (ex : carmin chlorhydrique) et montés entre lame et lamelle dans une résine (Baune du Canada ou Euparal®) après déshydratation dans des alcools de titre de plus en plus fort. Pour les cestodes, un fragment de plusieurs anneaux, issu du même strobile coloré au carmin, est isolé pour la biologie moléculaire. En ce qui concerne les trématodes, en cas d'exemplaire unique, la partie postérieure était utilisée pour la biologie moléculaire et la partie antérieure, plus informative sur les caractères morphologiques, pour l'identification visuelle.

1.4. Approche moléculaire

À partir des vers ou des fragments de ver isolés, l'extraction d'ADN a été réalisée avec un kit Qiagen (Qiamp). En fonction des taxons (cestodes, trématodes, nématodes) les amorces utilisées sont celles régulièrement utilisées au laboratoire pour les helminthes (domaine D2 et ITS pour les nématodes et trématodes de l'ADNr du 28S, 12S et COI pour les cestodes), domaines informatifs au niveau spécifique en particulier pour les espèces dioïques pour appairer les mâles et les femelles (Gouÿ et al., 2001). Les amplifiats après migration sur gel d'agarose ont été envoyés chez Genoscreen pour le séquençage. Les séquences obtenues ont été comparées à celles des bases de données (ex : Genbank) mais aussi à celles obtenues sur des parasites issus de la faune sauvage autochtone dans nos activités SAGIR (Réseau de surveillance sanitaire de la faune sauvage) dans le cadre d'une collaboration entre l'OFB (ex ONCFS) et l'URCA.

2. Résultats

2.1. Inventaire faunistique

L'ensemble des résultats individuels figurent dans l'inventaire individuel à la fin de ce document.

Nous ne faisons part ici que de ceux ayant trait aux helminthes hors recherche de *Baylisascaris procyonis* qui fait partie d'un autre volet parasitologique traité séparément dans cette thèse. Il est à noter qu'occasionnellement des ectoparasites ont été observés mais leur recherche n'a pas été systématique. Parmi ceux-ci, des tiques Ixodidae et des puces (Siphonaptères) ont été observés et correspondent à des espèces rencontrées chez des carnivores mustélidés, des renards roux et des hérissons. En revanche les Mallophages, parasites reconnus comme à spécificité très étroite, correspondent à une seule et même espèce, *Trichodectes actomaculatus* Paine, 1912 (Keler, 1939). Cette espèce, reconnue comme spécifique du Raton laveur, a été trouvée moléculairement différente des autres espèces rencontrées chez le Blaireau, chez le Renard roux mais aussi chez le Hérisson.

Les prévalences pour chaque secteur de prélèvements sont données dans le tableau N°1 ci-dessous.

Tableau N°1 : Prévalence des parasites en fonction des zones d'étude

Catégories	Genres/espèces	Macherez (2012) (n = 18)	Notre étude		
			Champagne-Ardenne (n = 34)	Gironde (n = 27)	Belgique (n = 12)
Nématodes	<i>Molineus sp.</i>	3/18	-	1/27	-
	<i>Ancylostoma sp.</i>	4/18	-	-	-
	<i>Capillaria sp.</i>	3/18	-	-	-
	Ascarides	1/18	-	-	-
	Autres	5/18	4/34	2/27	-
Cestodes	<i>Atriotaenia (incisa)</i>	10/18	15/34	11/27	3/12
	Autres (transit)	-	1/34	-	-
Trématodes	Type <i>Isthmiophora</i>	3/18	2/34	-	-
	Type <i>Brachylema</i>	-	1/34	-	-
Acanthocéphales		-	2/34	6/27	-

Nous présentons ici les espèces qui ont retenues notre attention dans le cadre de cette thèse. Il est à remarquer que, du fait des congélations et décongélations successives, les parasites pulmonaires n'ont pu être recherchés avec facilité. Seuls des échantillons de matières fécales fraîches et des poumons ayant subi une seule congélation voire aucune nous ont permis d'isoler des œufs, des larves ou des adultes.

2.2. *Atriotaenia incisa* (Sandground, 1926)

C'est l'espèce majeure que nous avons retrouvée chez nos rats laveurs aussi bien dans la population du Nord-Est que dans celle de Gironde (43% des animaux positifs). Nos exemplaires se rapprochent morphologiquement des espèces *A. incisa* et *A. procyonis* définies par Priemer et Lux (1994), ces espèces ayant pour hôte définitif le Raton laveur. Si *A. procyonis* est reconnue aux Etats-Unis, seule *A. incisa* a été détectée actuellement en Europe. Moléculairement, tous nos échantillons montrent une homologie entre eux à 100% sur deux domaines mitochondriaux (12S et COI). Aussi bien pour le 12S (n = 22 échantillons analysés) que pour le COI (n = 40 échantillons analysés). Nous retrouvons une homologie à 100% respectivement pour le COI avec la seule séquence déposée dans Genbank (N°OR39311 : origine Sud-ouest d'Allemagne) et pour le 12S avec des séquences ayant pour

origine des vers isolés de Blaireau (*Meles meles*), de Chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides*) et de Raton laveur de Pologne (Bunkowska-Gawlik et al, 2022).

Chez un raton laveur du Nord-Est (Marne), nous avons pu observer de petits cestodes pourvus de scolex qui moléculairement sont proches (homologie à 95% en Cox avec *Dilepis undula*) d'un cestode de la famille des Davaineidae parasitant un merle noir (*Turdus merula*). Cette observation est très certainement le résultat d'une prédation d'un oiseau par le Raton laveur comme celle répertoriée par Bunkowska-Gawlik et al. 2022.

2.3. *Perostrongylus falciformis* (Schlegel, 1933)

À partir de larves L1 obtenues de matières fécales fraîches suite à la réalisation d'un Bærmann, nous avons comparé la séquence issue de notre échantillon (AELU4) avec celles déjà obtenues au laboratoire sur différentes espèces de carnivores. Morphologiquement ces larves se présentaient comme des larves de protostrongles cardio-bronchopulmonaires de carnivores et à un niveau moindre de Protostrongylidae de ruminants. L'approche moléculaire, en comparaison avec les haplotypes disponibles dans les bases de données moléculaires, a permis d'établir que ces larves sont homologues à 100% (domaine D2 de l'ADNr 28S) à celle de *Perostrongylus falciformis* qui constitue un clade bien distinct d'un grand nombre de Protostrongylidae sur l'arbre présenté ci-dessous (figure 1). Cette espèce est reconnue comme spécifique du Blaireau (Deak et al. 2018) mais aussi isolé de l'Hermine (*Mustela ermina*).

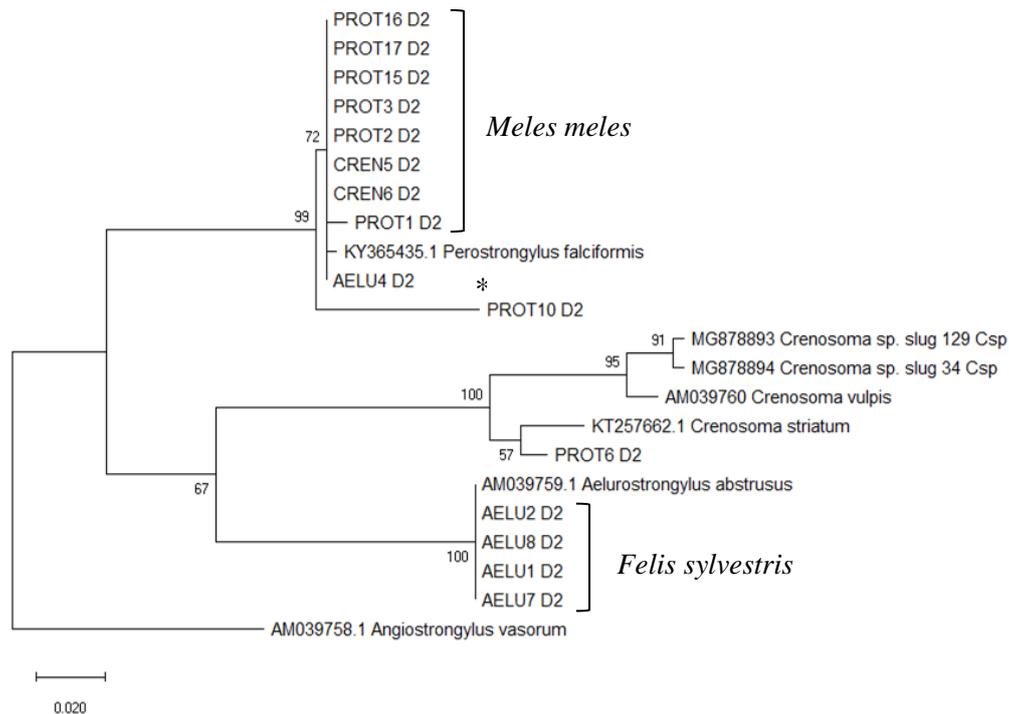


Figure 1: Arbre phylogénétique basé sur le domaine D2 de l'ADNr du 28S des Prostrongylinae à partir de la méthode du Neighbor-Joining. *Angiostrongylus vasorum* a été utilisé pour enracer l'arbre. Les valeurs des nœuds proviennent des trois méthodes respectivement Neighbor-Joining ; Maximum Likelihood et Minimum Evolution sur 500 bootstraps. L'échelle montre le nombre de substitution par site entre les séquences d'ADN. Les numéros précédés de lettres correspondent aux numéros d'accès des séquences disponibles dans Genbank.

2.5 Trématodes : *Isthmiophora melis* et *Brachylaima* spp.

La découverte de trématodes n'a été observée que dans le Nord-Est (Aisne, Marne et Ardenne). Nous avons identifié deux taxons : *Isthmiophora melis* (Schrank, 1788) [= *Euparyphium melis* (Schrank, 1788)] à 5 occasions et moléculairement plusieurs représentants plus proches du genre *Brachylaima* à une occasion. Ces derniers peuvent cohabiter en sympatrie chez un même hôte avec des *Isthmiophora melis*. Chez les rats laveurs, deux espèces du genre *Isthmiophora* Lühe, 1909 (*I. melis* et *I. hortensis*) ont été rapportées en Europe. Si la diagnose morphologique n'est pas aisée sur des exemplaires abîmés et que des morphotypes existent (Hildebrand et al., 2015), l'approche moléculaire permet de les discriminer avec le domaine D2. C'est pourquoi nous pouvons confirmer cette espèce dans notre inventaire. Les trématodes identifiés comme appartenant au genre *Brachylaima* sont proches de *B. asakawai* pour un échantillon. En s'appuyant sur l'approche moléculaire, nous ne pouvons pas totalement exclure l'une des deux espèces nord-américaines couramment isolées chez le Raton laveur, *B. fuscatum* et *B. virginiana* (Cole and Shoop, 1987; Richardson et al., 1992) jamais inventoriées au Japon et en Europe.

2.6 Nématodes

Au cours de nos inventaires nous avons suspecté un ascaride immature de l'estomac. L'absence de caractères morphologiques bien visibles nous a conduit à envisager une approche moléculaire qui a montré une similitude, relativement éloignée, avec des *Toxocara* plutôt qu'avec des représentants des genre *Toxascaris* ou *Baylisascaris*. Cette approche nous a permis d'écarter *B. procyonis* de notre échantillon de Raton laveur.

Parmi les ankylostomidés, par les diverses approches utilisées, les vers isolés sont d'une part des *Uncinaria stenocephala* et des *Ancylostoma caninum* parasite bien connues chez des canidés sauvages

Les Trichostrongles sont représentés par des *Molineus*. Sur les caractères morphologiques (en particulier la structure du synlophes : organisation des arêtes au milieu du corps) et la longueur des spicules, nous avons identifiés *Molineus patens* selon la diagnose d'espèces proposée par Durette-Desset et Pesson (1987).

3. Discussion

Le but de ce travail était de caractériser l'helminthofaune des rats laveurs dans deux populations connues, celle de Gironde et celle circonscrite aux départements de l'Aisne, de la Marne et des Ardennes. L'un des objectifs était aussi de rechercher la présence ou non du nématode *Baylisascaris procyonis*, agent zoonotique avéré pouvant avoir un impact sur la santé humaine.

Les infestations parasitaires sont faibles et, sur les animaux étudiés, nous pouvons dire que ce sont plutôt des découvertes d'autopsies. Ce constat peut avoir deux explications :

- La population girondine est suspectée d'avoir comme origine, des rats laveurs échappés de parcs zoologiques (Léger et Ruetten 2014). Dans ces structures, les animaux sont régulièrement vermifugés ce qui peut expliquer cette charge parasitaire faible.

Les rats laveurs issus du Grand-Est (principalement de la Marne et des Ardennes) ont pour origine l'importation volontaire de spécimens nord-américains comme animaux de compagnie

sur des bases militaires de l'OTAN (ex : Couvron dans l'Aisne) (Léger 2008). Au sein de ces établissements, du fait de « leur statut d'animal de compagnie », ils ont été soumis à des traitements anthelminthiques réguliers pour prévenir en particulier de tout risque zoonotique de type *larva migrans* lié à la présence de *Baylisascaris procyonis*.

Cette pression anthelminthique régulière est très probablement à l'origine de l'absence dans les inventaires européens des nématodes de type ankylostomidés (comme *Placonus lotoris*) ou de Trichostrongles (comme *Molineus barbatus*) même si le cycle de développement est direct pour ces nématodes. Les ankylostomidés (ex: *Uncinaria stenocephala*) observés en Europe sont ceux hébergés classiquement par des carnivores sauvages (Renard, Loup). Quant aux trichostrongles du genre *Molineus*, il s'agit de *Molineus patens*, inféodés à des Mustelidés comme le Blaireau. On assiste ainsi principalement à des phénomènes de capture parasitaire. Seul *Baylisascaris procyonis* semble avoir échappé à ce constat.

- L'introduction d'autres Helminthes, faisant partie de l'helminthofaune du Raton laveur nord-américain, est plus problématique et tout particulièrement pour les parasites faisant intervenir un hôte intermédiaire au cours de leur cycle de développement. C'est le cas des trématodes, de cestodes et de certains nématodes comme les Protostrongles. Aussi on n'observe pas de communautés parasitaires pour les Trématodes chez l'espèce hôte entre l'Amérique et l'Europe ainsi que le Japon. Cette absence de transfert de parasite peut être liée à l'incapacité du parasite à trouver un hôte intermédiaire pour l'accomplissement de son cycle. Toutefois la présence sur un nouveau territoire d'un mollusque compatible est parfois possible. C'est le cas de *Fascioloides magna* chez les cervidés (Balbo et al. 1987) Entre la population du nord-est et celle de Gironde, l'absence de Trématodes pourrait avoir plusieurs origines :
 - Ancienneté et importance des populations (accélération du cycle et des contacts infestants) et lieu de capture des ratons laveurs
 - L'importance des zones humides (abondance des mollusques HI : *Lymnea stagnalis*)
 - Importance des réservoirs

Lymnea stagnalis est reconnue comme largement distribuée sur le territoire ainsi que les réservoirs hôtes définitifs pour *Isthmiophra melis* (carnivores et suidés). Aussi nous suggérons que la jeunesse de la population et les biotopes fréquentés par les ratons pourraient expliquer cette observation.

La distribution relativement importante dans chacun des secteurs d'*Atrioaenia incisa* est moins soumise à des facteurs environnementaux. Pour ce cestode, l'hôte intermédiaire est inconnu. L'hypothèse d'un hôte intermédiaire invertébré (Anoplocephalidae) est fortement avancée et en particulier des insectes.

Lafferty et Dunham (2005) ont récolté des mollusques terrestres autour des latrines et en ont échantillonné plus ou moins éloignés des latrines. Ils ont ainsi montré que plus les escargots étaient proches des latrines plus la prévalence de trématodes était forte. Les trématodes susceptibles d'être hébergés par les mollusques sont des escargots Stylomatophores parmi lesquels se trouvent d'une part les hôtes intermédiaires des *Brachylema* (Gérard et al. 2020) mais aussi ceux de nématodes pulmonaires, comme *Perostrongylus falciformis* que nous avons mis en évidence dans notre travail (Deak et al. 2018).

La prévalence d'Acanthocéphales, supérieure en Gironde, est peut-être à mettre en parallèle avec une autre espèce hôte définitif présente sur le terrain pour ces parasites. Si les exemplaires n'ont pu être

identifiés, il semble se rattacher à la famille des *Centrorhynchidae*. Des représentants de cette famille sont également présents chez les loutres (*Lutra lutra*), espèce fréquemment observée en Gironde, y compris dans les milieux d'où sont issus des rats laveurs que nous avons étudiés.

Mais ce qui nous paraît important c'est la communauté parasitaire relativement étroite entre l'helminthofaune du Raton laveur et du Blaireau. Ils partagent un grand nombre d'espèces, certaines communes également avec des canidés comme des nématodes (genre *Ancylostoma*, *Uncinaria* ou *Molineus*) ou des trématodes (ex : *Isthmiophora*) mais surtout des espèces spécifiques à ces deux hôtes ou à fortes prévalences observés (Bunkowska-Gawlik et al, 2022) :

- *Perostrongylus falciformis* : parasite pulmonaire
- *Atriotenia incisa*: cestode du tube digestif

Il est à remarquer que chez les Mustélinés (Rentería-Solís et al. 2018) comme chez le Raton laveur (H. Ferté, communication personnelle), il est possible de mettre en évidence des mésocercaires d'*Alaria alata* (dans les muscles et dans les tissus graisseux) alors que les hôtes définitifs sont représentés par des canidés européens (Renard, Loup, Chien viverrin, Chacal). Aussi leur mise en évidence ne peut se réaliser qu'à partir de viscères fraîches ce qui n'était pas le cas dans notre enquête, où par prudence les prélèvements ont été congelés voire passés à -80°C pour s'affranchir de tout risque d'échinococcose. Actuellement la présence d'échinocoques chez le Raton laveur est plutôt écartée et le risque d'ingestion d'œufs embryonnés de *Baylisascaris* improbable lors d'autopsie.

Dans ce contexte, il convient de se demander s'il est réellement possible de s'affranchir des méthodes invasives dans la recherche de parasites chez le Raton laveur. Des méthodes alternatives proposées récemment par Bunkowska-Gawlik et al. (2022) s'appuient sur l'utilisation de la copro-PCR sur des matières fécales pour l'identification des cestodes. Il serait intéressant de considérer la possibilité d'appliquer ces techniques pour l'identification d'autres parasites.

Une étude complémentaire des mollusques à proximité des latrines et dans les zones humides fréquentées par les rats laveurs permettrait également d'apporter davantage de précision à ces résultats, particulièrement sur les trématodes.

Remerciements

La réalisation de ce travail n'aurait pas été possible sans l'appui technique de Damien Jouet, Eva Nast et Quentin Dibrasi (URCA-VECPAR). Merci également aux associations de piégeurs et de chasseurs locaux de la Marne (FDC51 et APM) particulièrement à Freddy Talarico et Audran Le Gourriec, de Gironde (ADPAG) particulièrement à Fabien Egal, Marc Migran et David Gaillard, et des Ardennes (FDC08 et AAPA) ainsi qu'à Thibault Gritti et David Gillet (OFB), Benoît Leuris (Service Public de Wallonie) et aux agents du CERFE, du GREGE et de l'ANSES pour leur aide précieuse dans la collecte de dépouilles de rats laveurs.

Bibliographie

- Balbo, T., Lanfranchi, P., Rossi, L., & Meneguz, P. G. (1987). Health management of a red deer population infected by *Fascioloides magna* (Bassi, 1875) Ward, 1917. *Annali della Facolta di Medicina Veterinaria di Torino*, 32, 23-33.
- Durette-Desset, M.-C., & Pesson, B. (1987). *Molineus patens* (Dujardin, 1845) (Nematoda, Trichostrongyloidea) et autres espèces décrites sous ce nom. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 62(4), 326-344. <https://doi.org/10.1051/parasite/1987624326>
- Gouÿ de Bellocq, Joëlle, Hubert Ferté, Jérôme Depaquit, Jean-Lou Justine, Annie Tillier, et Marie-Claude Durette-Desset. 2001. « Phylogeny of the Trichostrongylina (Nematoda) Inferred from 28S RDNA Sequences ». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19 (3): 430-42. <https://doi.org/10.1006/mpev.2001.0925>.
- Keler S. (1939) Baustoffe zu einer Monographie der Mallophagen Teil I : Uberfamilie Trichodectoidea Nova Acta Leopoldina, 5, (32), 395-467
- Hildebrand, Joanna, Maja Adamczyk, Zdzisław Laskowski, et Grzegorz Zaleśny. 2015. « Host-dependent morphology of *Isthmiophora melis* (Schrank, 1788) Luhe, 1909 (Digenea, Echinostomatinae) – morphological variation vs. molecular stability ». *Parasites & Vectors* 8 (1): 481. <https://doi.org/10.1186/s13071-015-1095-8>.
- Bunkowska-Gawlik, K.; Hildebrand, J.; Popiołek, M.; Merta, D.; Perek-Matysiak, A. Copro-Molecular Identification of Tapeworms in Introduced Invasive Carnivores in Poland. *Pathogens* 2022, 11, 110. <https://doi.org/10.3390/pathogens11020110>
- Deak et al. *Parasites & Vectors* (2018):56 <https://doi.org/10.1186/s13071-018-3124-x>
- Popiołek, M., J. Szczęsna-Staśkiewicz, M. Bartoszewicz, H. Okarma, B. Smalec, et A. Zalewski. 2011. « Helminth Parasites of an Introduced Invasive Carnivore Species, the Raccoon (*Procyon lotor* L.), from the Warta Mouth National Park (Poland) ». *The Journal of Parasitology* 97 (2): 357-60. <https://doi.org/10.1645/GE-2525.1>.
- Lafferty, K. D., et E. J. Dunham. 2005. « Trematodes in Snails near Raccoon Latrines Suggest a Final Host Role for This Mammal in California Salt Marshes ». *The Journal of Parasitology* 91 (2): 474-76. <https://doi.org/10.1645/GE-390R1>.
- Léger, François. 2008. « Situation, en France, de trois petits carnivores introduits : le Raton laveur (*Procyon lotor*), le Vison d'Amérique (*Mustela vison*) et le Chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides*). » *Bourgogne-Nature Faune sauvage*, septembre 2008.
- Léger, François, et Sandrine Ruet. 2014. « Raton laveur et chien viverrin : le point sur leur répartition en France ». *Faune sauvage*, 2014.
- Macherez, Valentin. 2012. « Contribution à l'étude des parasites du raton laveur (*Procyon lotor* L.) une espèce introduite en France ». Thèse d'exercice : pharmacie, Reims Champagne-Ardenne.
- Priemer, J., et E. Lux. 1994. « *Atriotaeia incisa* (Cestoda), a parasite of the badger, *Meles meles*, and the raccoon, *Procyon lotor*, in Brandenburg, Germany ». *Canadian Journal of Zoology* 72 (10): 1848-53. <https://doi.org/10.1139/z94-250>.
- Reinhardt, N. P., Wassermann, M., Härle, J., Romig, T., Kurzrock, L., Arnold, J., Großmann, E., Mackenstedt, U., & Straubinger, R. K. (2023). Helminths in Invasive Raccoons (*Procyon lotor*) from Southwest Germany. *Pathogens*, 12(7), 919. <https://doi.org/10.3390/pathogens12070919>
- Rentería-Solís, Zaida, Stefan Birka, Ronald Schmäsche, Nina Król, et Anna Obiegala. 2018. « First Detection of *Baylisascaris Procyonis* in Wild Raccoons (*Procyon lotor*) from Leipzig, Saxony, Eastern Germany ». *Parasitology Research* 117 (10): 3289-92. <https://doi.org/10.1007/s00436-018-5988-2>.
- Richardson, Dennis J., Wilbur B. Owen, et Daniel E. Snyder. 1992. « Helminth Parasites of the Raccoon (*Procyon lotor*) from North-Central Arkansas ». *The Journal of Parasitology* 78 (1): 163-66. <https://doi.org/10.2307/3283710>.
- Snyder, D. E., & Fitzgerald, P. R. (1985). The Relationship of *Baylisascaris procyonis* to Illinois Raccoons (*Procyon lotor*). 71(5), 596-598.
- Torres, J., Miquel, J. & Motjé, M. Helminth parasites of the eurasian badger (*Meles meles* L.) in Spain: a biogeographic approach. *Parasitol Res* 87, 259-263 (2001). <https://doi.org/10.1007/s004360000316>

Inventaire individuel de l'helminthofaune des rats laveurs prélevés dans la Marne (n = 27), les Ardennes (n = 23), l'Aisne (n = 2) et en Wallonie (n = 12). Partie 1/2

Code	Dpt	Lieu	Nématodes				Cestodes	Trématodes	Acanthocéphales
			<i>molineus</i> sp.	<i>ancylostoma</i> sp.	<i>capillaria</i> sp.	autres			
LOT1	51	Le Breuil	X	X	X		X	X	
LOT2	51	Fismes	X	X	X				
LOT3	51	Vraux		X					
LOT4	51	Courmas					X		
LOT5	51	Cauroy les Hermonville		X		X			
LOT6	51	Courmas			X	X	X		
LOT7	51	Courmas					X		
LOT8	02	Chavignon					X	X	
LOT9	02	Ciry Salsogne							
LOT10	08	Saulces-Champenoises	X						
LOT11	08	Acy-Romance				X			
LOT12	51	St Imoges				X	X		
LOT13	08	Boult aux Bois					X		
LOT14	08	P51 (ligne haute tension)					X		
LOT15	08	P51 (ligne haute tension)							
LOT16 / RAL019	08	Nohan / Semois					X		
LOT17/RAL020	08	Nohan / Semois				X		X	
LOT18	08	Nohan / Semois					X		
LOT21/RAL044 (RL-URCA-01)	08	Buzancy / Bayonville							
LOT22/RAL052 (RL-URCA-02)	08	Belleville / Boult aux bois							
LOT23/RAL049 (RL-URCA-03)	08	Le Chesne							
LOT24/RAL045 (RL-URCA-04)	08	Belleville / Boult aux bois							
LOT25/RAL053(RL-URCA-05)	08	Route du mont Dieu							
LOT26/RAL54 (RL-URCA-08)	08	Briquenay / Morthomme							
LOT27/RAL58 (RL-URCA-07)	51	St Memmie					X		
LOT28/RAL57 (RL-URCA-06)	08	Vouziers				X			
LOT29/RAL56 (RL-URCA-09)	08	Bouvellemont					X		
LOT30/RAL028	08	Sapogne / Feuchères					X		
RAL074 (RL-URCA-18)	08	Belleville / Boult aux bois							
RAL084 (RL-URCA-23)	08	Chemery lieu-dit "Cumont"				X	X		
RAL082 (RL-URCA-24)	51	Soudron					X		
RAL077 (RL-URCA-25)	08	Boult aux Bois							

Inventaire individuel de l'helminthofaune des rats laveurs prélevés dans la Marne (n = 27), les Ardennes (n = 23), l'Aisne (n = 2) et en Wallonie (n = 12). Partie 2/2

Code	Dpt	Lieu	Nématodes				Cestodes	Trématodes	Acanthocéphales
			<i>molineus</i> sp.	<i>ancylostoma</i> sp.	<i>capillaria</i> sp.	autres			
RAL089 (RL-URCA-26)	08	Route du mont Dieu							
RAL083 (RL-URCA-27)	51	Vandières							
RAL076 (RL-URCA-28)	51	Chambrecy					X		
RAL078 (RL-URCA-30)	51	St Imoges					X		
RAL079 (RL-URCA-31)	51	St Imoges							
RAL080 (RL-URCA-32)	51	St Imoges					X		
RAL081 (RL-URCA-33)	51	St Imoges							
RAL088 (RL-URCA-38)	51	Trépail					X	X	
RAL090 (RL-URCA-39)	08	La Cassine						X	
RAL091 (RL-URCA-37)	08	Route d'Olizy							
RAL096 (RL-URCA-34)	51	Aÿ-Champagne							
RAL097 (RL-URCA-35)	51	Aÿ-Champagne					X		
RAL098 (RL-URCA-36)	51	Aÿ-Champagne					X*		
Ral113	51	Brugny-Vaudancourt	X				X		
Ral116	51	Sainte Menehould					X		
Ral133	51	Sainte Menehould					X		
Ral134	51	Sainte Menehould					X		
Ral135	51	Verzy					X	X	
Ral136	51	Saint Imoges					X		
Ral137	51	Verzy							
RAL059 (RL-URCA-10)	Wallonie	Chiny					X		
RAL066 (RL-URCA-11)	Wallonie	Pin							
RAL069 (RL-URCA-12)	Wallonie	Pin							
RAL070 (RL-URCA-13)	Wallonie	Meix-devant-Virton							
RAL062 (RL-URCA-14)	Wallonie	Florenville							
RAL061 (RL-URCA-15)	Wallonie	Ochamps)							
RAL060 (RL-URCA-16)	Wallonie	Williers							
RAL068 (RL-URCA-17)	Wallonie	Epioux							
RAL065 (RL-URCA-19)	Wallonie	Rocher de Bohanan					X		
RAL063 (RL-URCA-20)	Wallonie	Florenville					X		
RAL067 (RL-URCA-21)	Wallonie	Roûmont							
RAL064 (RL-URCA-22)	Wallonie	Williers							

Inventaire individuel de l'helminthofaune des ratons laveurs prélevés en Gironde (n = 26) et en Charente (n = 1)

Code	Dpt	Lieu	Nématodes				Cestodes	Trématodes	Acanthocéphales
			<i>molineus</i> sp.	<i>ancylostoma</i> sp.	<i>capillaria</i> sp.	autres			
RL-GRG-01	33	Cénac					X		X
RL-GRG-02	33	Izon							
RL-GRG-03	33	Izon							X
RL-GRG-04	33	Izon							
RL-GRG-07	33	Villeneuve d'Ornon							
RL-GRG-08	16	Luxe							
RL-GRG-09	33	Villeneuve d'Ornon							
RL-GRG-12	33	Villeneuve d'Ornon							
RL-GRG-13	33	Villeneuve d'Ornon							
RL-GRG-14	33	Villeneuve d'Ornon				X	X		X
RL-GRG-15	33	Saint Vincent de Paul					X		
RL-GRG-17	33	Saint loubes							
RL-GRG-19	33	Saint Vincent de Paul							
RL-GRG-20	33	Cambes				X	X		
RL-GRG-23	33	Latresne							
RL-GRG-25	33	Cambes					X		
RL-GRG-27	33	Saint Médard d'Eyrans					X		
RL-GRG-IND-1	33								
RL-GRG-IND-2	33						X		
RL-GRG-IND-3	33								
RL-GRG-IND-4	33						X		X
RL-GRG-IND-5	33								
RL-GRG-IND-6	33								
RL-GRG-IND-7	33						X		
RL-GRG-IND-8	33						X		
RL-GRG-IND-9	33		X						X
RL-GRG-IND-10	33						X		X

X* = non *Atriotiaenia*

Table des figures

Figure 1. Structures impliquées dans le consortium Raton laveur	17
Figure 2. Raton laveur (<i>Procyon lotor</i>)	18
Figure 3. Cycle parasitaire du nématode <i>Baylisascaris procyonis</i>	22
Figure 4. Répartition du Raton laveur en France.	24
Figure 5. Le Raton laveur dans la culture populaire	26
Figure 6. Extrait d'une vidéo faisant la promotion de l'adoption de rats laveurs.....	27
Figure 7. Vison d'Europe (<i>Mustela lutreola</i>)	28
Figure 8. Collier LiteTrack 140 RF® destinés aux rats laveurs produit par Lotek®.....	41
Figure 9. Pistage VHF avec antenne et récepteur, et téléchargement RF avec boîtier des données d'un raton laveur équipé gîtant dans un terrier à Verzy (Marne)	42
Figure 10. Calendrier de programmation des colliers GPS.....	42
Figure 11. Collier produit par Agom-systèmes®	43
Figure 12. Pistage UHF à l'aide d'un routeur et d'une antenne omnidirectionnelle à pied, en voiture, et en ULM.	44
Figure 13. Visualisation sur smartphone de la localisation d'un collier connecté au routeur .	44
Figure 14. Brenda équipée d'un collier Agom au Parc Argonne Découverte	45
Figure 15. Collier de Marjorie récupéré après deux mois de pose.....	46
Figure 16. Collier cassé récupéré après sept mois de pose	47
Figure 17. Graves lésions provoquées par le collier GPS sur un raton laveur équipé	49
Figure 18. Représentation graphique des valeurs de DOP en fonction des valeurs d'erreur de localisation (en mètres) des données tests (colliers Lotek)	54
Figure 19. Représentation graphique des valeurs de HDOP en fonction des valeurs d'erreur de localisation (en mètres) des données tests (Colliers Agom)	55
Figure 20. Comparaison d'un trajet brut et d'un trajet filtré selon des seuils biométriques....	57
Figure 21. Représentation de la fenêtre k dans le calcul de la position du point médian des k voisins du point focal	58
Figure 22. Données de localisations éliminées ou conservées après filtrage selon la méthode du filtrage médian.....	59

Figure 23. Comparaison d'un trajet brut et d'un trajet filtré selon la méthode du lissage médian.....	60
Figure 24. Schéma représentatif du cercle de présence probable.....	61
Figure 25. Schéma représentatif de la position théorique du point N	62
Figure 26. Schéma représentatif du pic acceptable et des paramètres associés	62
Figure 27. Données de localisations éliminées (en rouge) ou conservées (en vert) après filtrage selon la méthode du pic acceptable pour l'ensemble des individus suivis en Gironde.....	64
Figure 28. Comparaison d'un trajet brut et d'un trajet filtré selon la méthode des seuils biométriques et selon la méthode du pic acceptable	65
Figure 29. Logo du LPL	104
Figure 30. Raton laveur du Parc Argonne Découverte consommant un cœur de dinde	108
Figure 31. Fèces de couleur bleue provoquée par la consommation de bananes colorées....	109
Figure 32. Localisation des prélèvements de fèces de rats laveurs dans la Marne, les Ardennes et la Gironde.....	111
Figure 33. Principe de regroupement des OTUs d'un même taxon.....	112
Figure 34. Fréquence d'occurrence des différentes catégories alimentaires dans les échantillons de fèces de rats laveurs sauvages, en fonction des sites et des périodes	125
Figure 35. Fréquence d'occurrence (en pourcentage) des sous-catégories d'aliments d'origine végétale dans les 193 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, selon le site d'étude et la période.	129
Figure 36. Fréquence d'occurrence (en pourcentage) des sous-catégories de proies invertébrées dans les 150 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, selon le site d'étude et la période	134
Figure 37. Fréquence d'occurrence (en pourcentage) des sous-catégories de proies vertébrées dans les 103 échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment, selon le site d'étude et la période.	138
Figure 38. Rosie se nourrissant de restes de repas sur une fenêtre à Courmas (Marne)	152
Figure 39. Plusieurs carnivores inspectant ou occupant un terrier en Montagne de Reims..	157
Figure 40. Méthode empêchant l'escalade des habitations par le Raton laveur.	160

Table des tableaux

Tableau 1. Récapitulatif des publications scientifiques impliquant le suivi des déplacements de rats laveurs sauvages depuis l'année 2000.....	37
Tableau 2. Bilan des captures et suivis de rats laveurs sauvages.....	48
Tableau 3. Taux d'acquisition des colliers GPS	51
Tableau 4. Erreur de localisation des colliers GPS en fonction des milieux	52
Tableau 5. Nombre de données de localisation restantes en fonction du nombre minimum de satellites contactés (colliers Lotek)	54
Tableau 6. Récapitulatif des valeurs seuils définis par l'analyse des données de suivi.....	56
Tableau 7. Récapitulatif du nombre de données de localisation éliminées et conservées à chaque étape de filtrage.....	64
Tableau 8. Récapitulatif des publications scientifiques impliquant l'analyse de la composition du régime alimentaire de rats laveurs depuis l'année 2000	102
Tableau 9. Exemple de cas pour illustrer le calcul du nombre d'occurrence	115
Tableau 10. Performances de la base curée pour le marqueur trnL	116
Tableau 11. Performances de la base curée pour le marqueur ARTH02	117
Tableau 12. Performances de la base curée pour le marqueur 12S-V5	117
Tableau 13. Nombre d'occurrences (N) et de reads maximum (Readsmax) des taxons identifiés dans les témoins négatifs pour le marqueur trnL (végétaux).	118
Tableau 14. Nombre d'occurrences (N) et de reads maximum (Readsmax) des taxons identifiés dans les témoins négatifs pour le marqueur ARTH02 (invertébrés).	119
Tableau 15. Nombre d'occurrences (N) et de reads maximum (Readsmax) des taxons identifiés dans les témoins négatifs pour le marqueur 12S-V5 (vertébrés).	120
Tableau 16. Nombre d'apparition des items alimentaires végétaux dans les échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment	126
Tableau 17. Nombre d'apparition des items alimentaires invertébrés dans les échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie d'aliment	131
Tableau 18. Nombre d'apparition des items alimentaires vertébrés dans les échantillons de fèces de rats laveurs sauvages contenant cette catégorie	136

Table des matières

INTRODUCTION GENERALE	13
I. LA PROBLÉMATIQUE DES ESPÈCES EXOTIQUES ENVAHISSANTES	14
1. DEFINITION ET ENJEUX	14
2. LES EEE : UN DANGER POTENTIEL POUR LA BIODIVERSITE LOCALE	14
3. COUTS ECONOMIQUES DES EEE	16
II. LE CONSORTIUM RATON LAVEUR	17
III. LE RATON LAVEUR	17
1. DESCRIPTION	18
2. ÉCO-ETHOLOGIE DANS SON AIRE D'ORIGINE	20
3. MALADIES	21
4. EXPANSION GEOGRAPHIQUE	23
4.1. Aires d'introduction	23
4.2. Populations françaises	24
5. IMAGE AUPRES DU PUBLIC	25
IV. UNE MENACE POUR LA BIODIVERSITÉ FRANÇAISE ?	27
1. ESPECES AUTOCHTONES SENSIBLES SUSCEPTIBLES D'ÊTRE MENACEES PAR LA PRESENCE DU RATON LAVEUR	27
2. STATUT DU RATON LAVEUR EN FRANCE	30
V. OBJECTIFS DE LA THÈSE	31
ÉTUDE DE L'ÉCOLOGIE SPATIALE DU RATON LAVEUR PAR LE SUIVI GPS D'INDIVIDUS SAUVAGES	33
I. INTRODUCTION	34
II. CONSIDÉRATIONS TECHNIQUES ET PRATIQUES DU SUIVI PAR COLLIERS GPS DE RATONS LAVEURS SAUVAGES	37
1. CONTEXTE	37
2. MODELES DE COLLIERS GPS UTILISES	40
2.1. Colliers LiteTrack 140 RF®	41
2.2. Colliers Agom-systèmes®	43
3. IMPACT ET RESISTANCE DU COLLIER VIS-A-VIS DU RATON LAVEUR	45
3.1. Tests des colliers au Parc Argonne Découverte	45
3.2. Bilan des suivis de rats laveurs sauvages	47
4. BILAN DE PERFORMANCES DES COLLIERS GPS	50
4.1. Difficultés propres au Raton laveur	50
4.2. Durée de vie des colliers	50

4.3. Erreurs propres au suivi GPS	50
4.3.1. Calcul du taux d'acquisition des données	50
4.3.2. Calcul de l'erreur de localisation	51
5. FILTRAGE DES POINTS ABERRANTS	53
5.1. Indicateurs de précision des colliers	53
5.2. Lissage des données	56
5.2.1. Seuils biométriques	56
5.2.2. Méthode du filtrage médian	58
5.2.3. Méthode du lissage médian	60
5.2.4. Méthode du pic acceptable	61
III. ARTICLE : FIRST LOOK ON THE HOME RANGE, MOVEMENT AND HABITAT SELECTION OF THE INVASIVE NORTHERN RACCOON (<i>PROCYON LOTOR</i>) IN FRANCE THROUGH TWO CONTRASTED POPULATIONS	66
<u>ANALYSE DU REGIME ALIMENTAIRE DU RATON LAVEUR PAR LA METHODE DU METABARCODING99</u>	
I. INTRODUCTION	100
II. MATÉRIEL ET MÉTHODE	104
1. METABARCODING	104
1.1. Principe de la méthode	104
1.2. Choix des marqueurs	105
1.3. Constitution des bases de séquences ADN de références	105
1.4. Extraction, amplification et séquençage des ADN	105
1.5. Assignment taxonomique des séquences ADN	106
1.6. Contrôle qualité de la méthode	107
1.6.1. Validation de la méthode en laboratoire par l'utilisation de témoins	107
1.6.2. Évaluation bio-informatique des performances de la base curée	108
1.6.3. Vérification de la méthode par nourrissage contrôlé d'individus captifs	108
2. COLLECTE ET ECHANTILLONNAGE DES FECES DANS LES POPULATIONS SAUVAGES	109
3. TRAITEMENT INFORMATIQUE DES DONNEES BRUTES ISSUES DU SEQUENÇAGE	112
3.1. Vérification des assignments taxonomiques et filtrage des artéfacts	112
3.2. Assignment des items alimentaires	114
4. CALCUL DES FREQUENCES ET PROPORTIONS RELATIVES D'OCCURRENCES	115
5. ANALYSES STATISTIQUES	115

III. RÉSULTATS	116
1. ITEMS ALIMENTAIRES IDENTIFIES DANS LES FECES DES RATONS LAVEURS SAUVAGES	116
2. CONTROLES QUALITE DE LA METHODE D'ANALYSE PAR METABARCODING	116
2.1. Performances de la base curée	116
2.1.1. Marqueur trnL	116
2.1.2. Marqueur ARTH02	117
2.1.3. Marqueur 12S-V5	117
2.2. Fiabilité du processus analytique en laboratoire	117
2.2.1. Marqueur trnL	117
2.2.2. Marqueur ARTH02	119
2.2.3. Marqueur 12S-V5	120
2.3. Fiabilité de détection des aliments dans les fèces des rats laveurs captifs	120
2.3.1. Marqueur trnL	120
2.3.2. Marqueur ARTH02	121
2.3.3. Marqueur 12S-V5	121
3. CLASSIFICATION DES ITEMS EN SOUS-CATEGORIES	122
3.1. Végétaux	122
3.2. Invertébrés	123
3.3. Vertébrés	123
4. COMPOSITION ALIMENTAIRE DES FECES DE RATONS LAVEURS SAUVAGES	124
4.1. Fréquence d'occurrence des catégories d'aliments selon les sites et les périodes	124
4.2. Composition et représentation détaillées des catégories alimentaires dans les échantillons de fèces de rats laveurs sauvages	125
4.2.1. Catégorie des végétaux	125
4.2.2. Catégorie des invertébrés	130
4.2.3. Catégorie des vertébrés	135
IV. DISCUSSION	140
1. LIMITES DE LA METHODE D'ANALYSE PAR METABARCODING	140
2. COMPOSITION DU REGIME ALIMENTAIRE DES RATONS LAVEURS DU GRAND-EST ET DE LA GIRONDE	142
3. CONSOMMATION D'ESPECES AUTOCHTONES SENSIBLES	147
4. CONCLUSION	149

DISCUSSION GENERALE	150
I. RAPPEL DU CONTEXTE	151
II. UNE ADAPTATION RÉUSSIE	151
III. IMPACT SUR LA BIODIVERSITÉ LOCALE	154
1. PREDATION	154
2. COEXISTENCE AVEC LES MAMMIFERES FORESTIERS	156
3. RISQUES DE TRANSMISSION DE PATHOGENES	158
IV. LE FACTEUR HUMAIN DANS LA PROPAGATION DU RATON LAVEUR	159
1. IMPORTANCE DE LA NOURRITURE D'ORIGINE ANTHROPIQUE	159
2. LA POPULARITE DU RATON LAVEUR : UN DEFI POUR LA GESTION DES POPULATIONS	161
V. CONSIDÉRATIONS POUR LA GESTION DE L'ESPÈCE	162
1. STRATEGIES DE REGULATION	162
2. INTERET DES CONNAISSANCES SUR L'ECO-ETHOLOGIE DU RATON LAVEUR	164
VI. LIMITATIONS DE L'ÉTUDE ET DIFFICULTÉS RENCONTRÉES	166
1. DEFAUTS TECHNIQUES ET MECANIKES DES COLLIERS GPS	166
2. QUALITE ET NETTOYAGE DES DONNEES GPS	166
3. DESEQUILIBRE DE LA COLLECTE D'ECHANTILLONS DE FECES	167
VII. CONCLUSION	168
BIBLIOGRAPHIE	169
ANNEXE	185
TABLE DES FIGURES	199
TABLE DES TABLEAUX	201
TABLE DES MATIERES	202

RESUME

Écologie spatiale et régime alimentaire du Raton laveur (*Procyon lotor*) en France métropolitaine

Le Raton laveur, classé Espèce Exotique Envahissante, est en expansion sur le territoire français et constitue une menace pour la biodiversité locale. L'objectif de cette thèse était d'acquies les connaissances pionnières sur son écologie spatiale et son régime alimentaire en France pour évaluer les possibles répercussions de sa présence sur les espèces indigènes. Ces travaux, conduits sur les populations de rats laveurs du Nord-Est (Marne et Ardennes) et de Gironde, ont mis en lumière la flexibilité écologique de l'espèce. Le suivi GPS de 14 individus a montré que les rats laveurs de la Marne avaient des domaines vitaux deux à trois fois plus grands que ceux de Gironde. Les deux populations montraient une affinité pour les milieux boisés, toutefois les individus marnais fréquentaient régulièrement les milieux anthropisés tandis que ceux de Gironde préféraient les milieux aquatiques. L'analyse par metabarcoding de 200 échantillons de fèces a révélé que le Raton laveur consommait une grande variété d'aliments. Les végétaux apparaissaient le plus souvent suivis des invertébrés puis des vertébrés. L'alimentation de la population girondine était dominée par les écrevisses, celle du Nord-Est consommait davantage de lombrics et d'insectes. Nos résultats montrent que le Raton laveur peut avoir un impact sur les espèces autochtones en exerçant une compétition spatiale ou une pression de prédation. Ces travaux constituent une première approche scientifique pour guider les stratégies de gestion de cette espèce en France en vue de minimiser les impacts négatifs de l'espèce sur son nouvel environnement.

Mots-clés : *Procyon lotor* · Écologie spatiale · Régime alimentaire · Espèce Exotique Envahissante · Utilisation de l'espace · Sélection de l'habitat · Suivi GPS · Metabarcoding · France

ABSTRACT

Spatial ecology and diet of the Raccoon (*Procyon lotor*) in France

The Raccoon, listed as an Invasive Alien Species, is expanding in France and represents a threat to native biodiversity. The aim of this thesis was to acquire the first knowledge of its spatial ecology and diet in France, in order to assess the potential impact of its presence on indigenous species. This work, carried out on the Northeast (Marne and Ardennes) and Gironde raccoon populations, highlighted the ecological flexibility of the species. GPS tracking of 14 individuals showed that raccoons from the Marne population had home ranges two to three times larger than those from Gironde population. Both populations exhibited a preference for woodlands, although the Marne individuals regularly visited anthropized areas, while those from Gironde preferred aquatic environments. Metabarcoding analysis of 200 faecal samples revealed that raccoons consumed a wide variety of foods. Plants were the most frequently eaten, followed by invertebrates and then vertebrates. The diet of the Gironde raccoons was dominated by crayfish, while those of the North-East consumed more earthworms and insects. Our results show that raccoons can have an impact on native species through spatial competition or predation. This work represents a preliminary scientific approach to guiding management strategies for this species in France, in order to minimize the negative impacts of the species on its new environment.

Keywords : *Procyon lotor* · Spatial ecology · Diet · Invasive Alien Species · Spatial use · Habitat selection · GPS tracking · Metabarcoding · France