



Université de Strasbourg
Faculté de Sciences de la Vie,

Master Sciences de la Vie
Parcours Écophysiologie, Écologie, Éthologie

Utilisation de garennes chez les lapins domestiques

Tharin Chloé

Stage dirigé par l'Association Welfarm et le bureau E.T.R.E.

Responsables de stage : Jessica Manichon, responsable de La Hardonnerie, Ariane Andrade, chargée de mission scientifique et technique au bureau E.T.R.E et Dr Cécile Bourguet, responsable du bureau E.T.R.E.



2023

Introduction

Les espèces animales peuvent être réparties selon plusieurs critères : selon la classification taxonomique, leur habitat ou encore leur régime alimentaire. Elles se différencient notamment en fonction de la place qu'elles occupent au sein de la chaîne trophique. On distingue alors les espèces prédatrices et les espèces proies. En réponse à la pression de prédation, les espèces proies ont développé différentes stratégies comme la vigilance accrue, le camouflage grâce à des éléments de l'environnement (arbres, roches), l'utilisation de refuges déjà disponibles dans l'environnement ou encore la création de leur propre abri anti-prédation (Wilson et al., 2012). Ces structures représentent des ressources qui affectent la répartition des espèces prédatées, car elles équilibrent le risque perçu de prédation par rapport aux besoins de recherche de nourriture (Wilson *et al.*, 2012).

En l'occurrence, le lapin européen, *Oryctolagus cuniculus*, est une espèce de proie pour plus de 40 vertébrés de la Péninsule Ibérique. C'est une espèce clé des écosystèmes de cette région (Cabezas & Moreno, 2007) qui occupe le plus souvent des espaces ouverts dépourvus d'abri. Afin de limiter les effets de la prédation, il se réfugie dans un terrier qu'il creuse lui-même. Le creusement est considéré comme une des caractéristiques majeures du comportement des lapins (Serrano & Hidalgo de Trucios, 2011). Le lapin d'Europe fait partie des 10 genres et 44 espèces de petits mammifères (Cowan & Bell, 1986) répartis sous le terme Léporidés. Initialement nommé *Lepus cuniculus* par Linnaeus en 1758, le lapin européen partageait ce genre avec des lièvres et quelques lapins (Naff & Craig, 2012). Il a ensuite été rebaptisé *Oryctolagus cuniculus* par Lilljeborg en 1873-1874 (Angermann *et al.*, 1990 ; Hoffman, 1993). Cette espèce est endémique de la péninsule Ibérique (originale du sud de l'Espagne) et est apparue il y a 6 à 6,5 millions d'années. La population s'est dispersée à travers l'Europe et le reste du monde (Afrique du Nord, Australie, certaines parties d'Amérique du Sud, la Nouvelle-Zélande et quelques 800 îles) par l'intermédiaire de l'homme depuis le Moyen-Âge (Monnerot *et al.*, 1994 ; Ferrand, 2008). *Oryctolagus cuniculus* se différencie des autres espèces de *Lepus* par des différences comportementales importantes (Naff & Craig, 2012). Contrairement aux autres espèces de léporidés, le lapin d'Europe, à l'état sauvage, vit en groupes dans des garennes d'où son deuxième nom, le lapin de garenne. Selon les usages, la garenne désigne le paysage boisé ou sableux dans lequel s'établissent les lapins (Eldridge & Simpson, 2002) ou plus précisément un système de terriers à entrées multiples (DiVincenti & Rehrig, 2016). Elle constitue, certes, un abri contre les prédateurs et les conditions climatiques extrêmes, mais aussi et surtout un lieu de reproduction et de nidification sûr (Palomares, 2003). En effet, ses galeries ramifiées sont difficiles d'accès pour les prédateurs et son caractère sous-terrain permet de garder une atmosphère humide et fraîche évitant ainsi les pertes liées à l'évaporation (Serrano & Hidalgo de Trucios, 2011).

Contrairement à la taille du terrier, le nombre de jonctions, ainsi que la longueur et la profondeur moyenne des éléments (chambres et galeries) sont corrélés à la composition du sol (Kolb, 1985). Les lapins ont tendance à creuser de plus grandes galeries dans des sols sableux à grande composition de particules, tandis que la proportion plus élevée de petites particules dans les sols limoneux favorise des tunnels plus courts et plus étroits (Serrano & Hidalgo de Trucios, 2011 ; Kolb, 1985). Paradoxalement, même si la faible résistance du sable leur permet de creuser longitudinalement sans avoir à éviter d'éventuelles racines et roches, les terriers restent très ramifiés et anguleux. De plus, les sols sableux étant poreux et perméables à l'eau, ils permettent à la garenne de ne pas être inondée et de ne pas s'effondrer sur elle-même (Serrano & Hidalgo de Trucios, 2011). De manière générale, les galeries les plus proches des entrées sont les plus petites et les plus étroites afin d'empêcher l'entrée de prédateurs.

Au contraire, les galeries les plus éloignées sont plus longues et plus larges pour faciliter la fuite dans le cas où un prédateur réussirait à rentrer (Serrano & Hidalgo de Trucios, 2011). Les terriers plus profonds ont relativement moins d'entrées, et plus la longueur moyenne de l'élément est longue, moins il y a de jonctions et d'extrémités (Kolb, 1985). D'autre part, le nombre d'entrées d'une garenne est fortement lié au nombre de potentiels sites de nidification se trouvant à l'intérieur (Cowan, 1987). En moyenne, la profondeur d'un terrier est de 20 cm en-dessous de la surface du sol. Cependant, les chambres ne sont pas toutes alignées sur le même niveau. Celles-ci sont souvent tapissées de fourrure et d'herbe séchée qui protègent du froid les nouveau-nés dépourvus de fourrure (Farkas *et al.*, 2018).

Si le lapin européen est communément classé parmi les espèces sociales, certaines études montrent qu'il n'y aurait pas de réels bénéfices à la vie en groupe pour les lapins. En effet, Cowan (1987) a constaté que le succès reproducteur des femelles était en moyenne trois fois plus faible dans les groupes de plusieurs femelles par rapport à des femelles seules. De plus, les mâles ne bénéficient pas d'un ratio femelle/mâle plus élevé, comme il semble que ces derniers ne puissent pas monopoliser, en moyenne, plus de deux femelles. Ainsi, c'est la pénurie d'habitats qui serait à l'origine de la vie sociale des lapins (Smith, 2003). En effet, lorsque les terrains propices au creusage sont insuffisants, les lapins seraient amenés à étendre les garennes existantes plutôt que de creuser de nouveaux terriers. Dans le cas où ils creusent quand même un nouveau terrier, celui-ci est érigé dans l'unique sol de bonne qualité disponible, abritant probablement déjà une garenne, ce qui entraîne une agrégation. Cette hypothèse semble être confirmée par les observations de Cowan & Garson (1985) qui ont mis en évidence qu'en présence d'habitats propices à la création de garennes, les lapins creusent plus de nouveaux terriers et sont de fait moins agrégés. De plus, creuser un nouveau terrier augmente l'exposition aux prédateurs, ainsi les lapins sont rarement vus à creuser de nouveaux terriers, préférant habiter ceux qui ne sont plus utilisés (Smith, 2003). En outre, les coûts élevés engendrés par la colonisation d'un nouveau territoire forceraient les individus subordonnés à agrandir la garenne existante même si cela augmente la compétition intraspécifique. Néanmoins, une étude réalisée en Australie a révélé que la majorité des lapins du site d'étude vivaient en surface, même en présence de nombreux terriers disponibles, et même lorsque le sol était propice au creusement (Wheeler *et al.*, 1981). De même, en Angleterre, une étude sur une population de lapins a montré que les individus vivaient uniquement dans des terriers au milieu des champs (c'est-à-dire des zones exposées), et se trouvaient le plus souvent au-dessus du sol, se cachant dans la végétation (Kolb, 1991).

Par ailleurs, l'installation de caméras dans les terriers d'une garenne par Selzer & Hoy (2003) a permis de remarquer que, même en ayant la possibilité d'occuper une chambre seuls, les individus préfèrent occuper un même terrier par paire ou par trio. Cette occupation de la garenne n'est pas le fruit du hasard. En effet, l'utilisation de la garenne est régie par la structure sociale. Chaque garenne possède une chambre principale occupée par le couple dominant, tandis que les dominés occupent les chambres libres (Kolb, 1985). A la surface, les dominants évoluent sur une grande partie du territoire, contrairement aux dominés qui occupent des surfaces plus restreintes se faisant souvent chasser par les dominants (Mykytowycz, 1958). Ceci s'applique également spécifiquement aux lieux de repos, car les dominants ont un point de repos attitré, tandis que les subordonnés présentent une plus grande diversité de lieux de repos (Mykytowycz, 1958). *Oryctolagus cuniculus* est la seule espèce de Léporidés formant des groupes sociaux à hiérarchie stable (Cowan & Bell, 1986). Celle-ci est maintenue par des combats qui deviennent de plus en plus rares une fois qu'elle est établie, et tant que la composition du groupe reste inchangée (DiVincenti & Rehrig, 2016). Le premier rang hiérarchique d'un individu apparaît lorsque celui-ci est âgé d'environ 10 semaines (DiVincenti & Rehrig, 2016). La hiérarchie est linéaire

et séparée selon le sexe (Von Holst et al., 2002), les mâles dominent les mâles et les femelles dominent les femelles. En effet, les mâles et les femelles dominants montrent plus de comportements agressifs envers leurs congénères du même sexe (Von Holst *et al.*, 1999). Cependant, les interactions agonistiques entre les femelles sont plus rares et sont davantage dirigées vers les juvéniles (Cowan, 1987). Enfin, les interactions agonistiques intersexes ont surtout lieu lorsqu'une femelle rejette les avances sexuelles d'un mâle (Cowan, 1987). De manière générale, un individu subordonné a tendance à fuir ou à éviter un individu de rang supérieur (DiVincenti & Rehrig, 2016), au contraire, le dominant cherche à poursuivre ses congénères et à engager le combat (Cowan, 1987 ; Mykytowycz, 1958).

Au-delà de la protection contre les prédateurs, les chambres sont des lieux de nidification privilégiés pour les femelles car elles garantissent un environnement physico-chimique (température, humidité) favorable à la bonne santé des petits. Ainsi, tandis que la compétition entre les mâles se fait pour l'accès aux femelles, la compétition entre les femelles se joue pour l'accès aux sites de nidification (Kolb, 1991). Le rang social influence fortement le succès reproducteur puisque les femelles dominantes ont un nombre de portées supérieur (Von Holst *et al.*, 2002 ; Von Holst *et al.*, 1999). En effet, les femelles de haut rang ont une chambre attitrée au sein du terrier tandis que les femelles subordonnées sont plus susceptibles d'être mobiles et exclues des terriers appropriés. Par ailleurs, la nature du sol module la structure de la garenne qui, à son tour, influence les interactions sociales. En effet, plus le sol est difficile à creuser, plus la compétition pour les sites de nidification est importante, et plus les interactions entre les femelles sont fréquentes et agressives (Cowan 1987). Par exemple, les lapins moins limités en termes de surface propice pour creuser ont une structure sociale beaucoup plus diffuse et les interactions agressives entre femelles sont moins fréquentes (Kolb, 1991).

Domestiqué depuis près de cinq siècles, le lapin est aujourd'hui élevé pour sa viande, utilisé en laboratoire (Naff & Craig, 2012), ou encore devenu un animal de compagnie. En Grande-Bretagne, par exemple, c'est le troisième animal domestique le plus populaire (Dixon *et al.*, 2010). Selon Trocino & Xiccato (2006), cette domestication récente n'a pas produit de changements substantiels dans le comportement par rapport aux lapins sauvages, mais seulement dans l'intensité et la fréquence de certains types de comportement, comme une activité quotidienne plus élevée chez les lapins domestiques. En effet, les périodes d'activité et de repos sont sensiblement les mêmes. Les lapins sont actifs au crépuscule et à l'aube et peuvent passer jusqu'à 80% de leur temps au repos et à l'inactivité (Le Normand *et al.*, 2013). Néanmoins, pendant la journée (période supposée de repos), les lapins domestiques passent moins de temps dans leurs boîtes de nidification, que les lapins sauvages dans leur terrier (Selzer & Hoy, 2003). En outre, les lapins domestiques ont gardé de leurs homologues sauvages la préférence pour les espaces réduits et clos comme lieux de repos (Selzer & Hoy, 2003). A l'heure actuelle, les conditions de captivité du lapin européen restent relativement éloignées de son mode de vie naturel. Pourtant sa domestication récente n'a pas produit de changements substantiels de comportement par rapport aux lapins sauvages (Trocino & Xiccato, 2006). Peu d'études s'intéressent au rôle occupé par la garenne chez les individus captifs. Ainsi, cette étude s'inscrit dans une volonté pour La Hardonnerie (ferme refuge et éducative de l'association WELFARM) de replacer le bien-être animal au cœur du questionnement scientifique. Plusieurs études y ont déjà été menées avec pour objectif d'étudier les comportements spécifiques de plusieurs espèces (comportement de perchage et de choix du nid chez les poules, comportement de baignade chez les canards) et de déterminer s'il y a un intérêt à favoriser leur expression en milieu captif. Ici, l'utilisation de garennes est un comportement spécifique au lapin. L'objectif appliqué de cette étude, au-delà de récolter des données permettant d'enrichir les connaissances déjà acquises sur les besoins des animaux en captivité, est de permettre à La Hardonnerie de récolter des informations permettant de construire un nouvel enclos répondant davantage aux besoins spécifiques des lapins actuellement hébergés. Les résultats permettront

notamment de renseigner WELFARM sur l'intérêt de proposer des garennes artificielles aux lapins captifs et de mieux appréhender dans quelle mesure ces aménagements pourraient répondre à leurs besoins. L'étude s'est principalement penchée sur la fonction de protection de la garenne vis-à-vis des dangers extérieurs et a notamment étudié les modalités d'ouverture de la garenne vers l'extérieur : une garenne dont l'accès est limité à une unique entrée serait-elle préférée à une garenne présentant de multiples ouvertures vers l'extérieur ? Les garennes étant notamment utilisées comme lieux de protection en milieu naturel, l'hypothèse serait donc que les lapins préféreraient une garenne présentant peu d'ouvertures sur l'extérieur et des chambres éloignées de l'entrée de la garenne. Leur utilisation dépendant de la position hiérarchique des individus, on peut émettre l'hypothèse que les chambres éloignées des entrées seraient principalement occupées par des individus de hauts rangs et partageant des affinités particulières.

Le mot garenne *sensu stricto* est défini comme un lieu herbeux ou boisé dans lequel vivent des lapins sauvages dans des terriers. Dans ce rapport, la "garenne" fait référence aux terriers artificiels mis en place et constitués de chambres reliées par des galeries.

Matériel et méthode

1. Présentation des sujets et du lieu de l'étude

Cette étude est conduite à La Hardonnerie (Vauquois), ferme refuge et éducative de l'association WELFARM. Le groupe expérimental est constitué de 9 individus de races domestiques (4 mâles et 5 femelles) âgés de plus de 5 ans (**Table 1**). Aucun n'a jamais vécu en milieu naturel et ils sont tous stérilisés.

Table 1 : Fiche de renseignements sur les 10 lapins du groupe expérimental

Arrivée	Sexe	Race	Identification	Prénom
17/05/16	F	Type Papillon	Pelage noir et blanc	Fanfan
09/06/17	M	Fauve de Bourgogne	marquage vert à gauche	Lolo
09/06/17	F	Fauve de Bourgogne	marquage rouge à gauche	Angie
23/06/17	F	Fauve de Bourgogne	marquage rouge à droite	Mimie
23/06/17	M	Fauve de Bourgogne	marquage vert à droite	Athos
17/10/17	M	Croisé Géant des Flandres/Néo Zélandais	oreille abîmée, marquage vert à droite	Jacky
17/10/17	F	Néo Zélandais blanc	tatouage ([...]033), marquage rouge à droite	Vivi
01/08/18	F	Néo Zélandais blanc	tatouage ([...]174), marquage rouge à gauche	Trompette

Le groupe expérimental occupe un enclos de 40m² séparé en 2 parties (gauche et droite) de 20m² environ et communiquant entre elles par une ouverture dans le grillage au niveau du sol, les lapins peuvent ainsi exploiter la totalité des 40m² disponibles. La surface de l'enclos est recouverte de paille et 4 à 5 lampes chauffantes y sont installées pendant l'hiver.

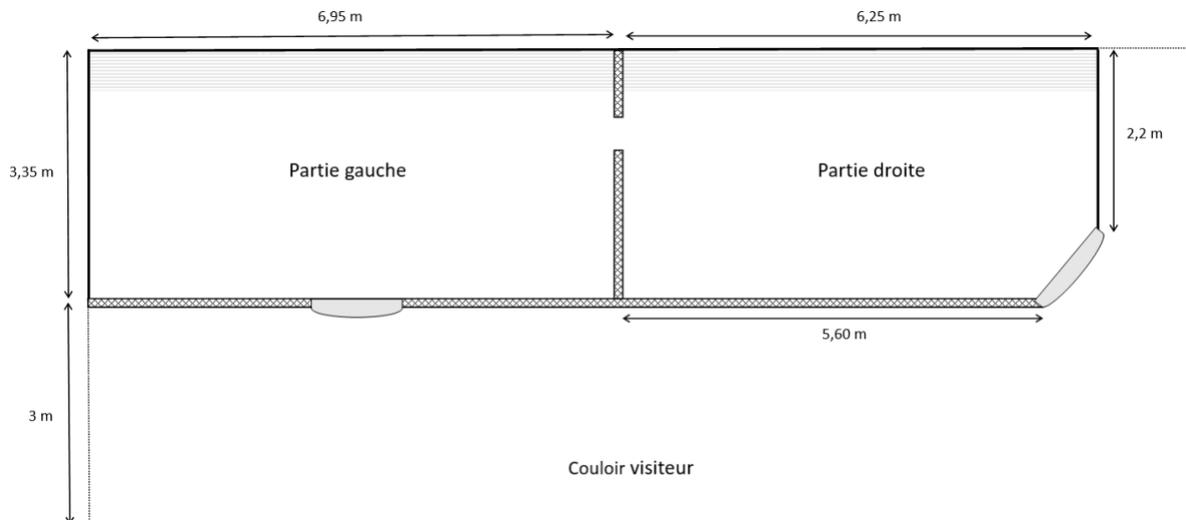


Figure 1 : Schéma de la structure l'enclos des lapins à la Hardonnerie

2. Construction et mise en place des garennes

Les garennes sont spécialement construites pour les besoins de l'étude. Les chambres ont été construites en bois non traité et les galeries les reliant entre elles sont des tuyaux de gouttière. Dans la littérature scientifique, les terriers artificiels présentent des chambres 45cm² et des galeries cylindriques de 15cm de diamètre (Mykytowycz, 1958 ; Fernández-Olalla, 2010) mais sont construits pour des lapins de garennes (*Orycto-lagus cuniculus*), mesurant 40 cm et pesant environ 2kg. Compte tenu de la taille des sujets d'étude (environ 5kg, 40cm de long lorsqu'ils sont étalés et 30 cm en position de repos sur leur pattes), les dimensions des chambres et des galeries ont été augmentées. Chaque garenne est constituée de 3 chambres rectangulaires (1, 2 et 3) de 0,36m² et 0,144m³ (soit 60x60 cm de côté et 40 cm de haut) et d'un nombre de galeries cylindriques variable (a, b, c) mesurant entre 75 et 79 de long et 25cm de diamètre. Les chambres ne possèdent pas de fond, ainsi la nature du sol et la litière sont identiques au reste de l'enclos, soit des pavés de ferme recouverts de paille. Pour des raisons logistiques, le nombre de chambres, de galeries et d'entrées est nettement plus faible que celui observé dans des garennes naturelles (Parer *et al.*, 1987). Pour faciliter les observations à l'intérieur des chambres (nombre d'individus, posture, etc.), chacune présente une paroi en plexiglas. Afin de tester si le nombre de communications à partir d'une chambre donnée impacte son utilisation par les individus, 2 types d'organisation sont testées : un système dit en étoile et un autre prenant la forme d'un réseau connecté (**Figure 2**). Le système réseau est relativement ouvert sur l'extérieur car chaque chambre possède une entrée individuelle et toutes les chambres sont reliées entre elles par des galeries. A l'inverse, le système étoile présente une unique entrée permettant de pénétrer dans l'une des chambres, les 2 autres ne sont accessibles qu'en empruntant les galeries au départ de cette première chambre. Les chambres, identiques (litière, taille), sont situées à des endroits fixes quelle que soit l'organisation testée, seules les galeries sont déplacées et le nombre d'entrées est modifié. En effet, modifier la disposition des chambres impliquerait un trop grand nombre de facteurs confondants, comme l'orientation des chambres par rapport au couloir, leur proximité avec un mur, etc.

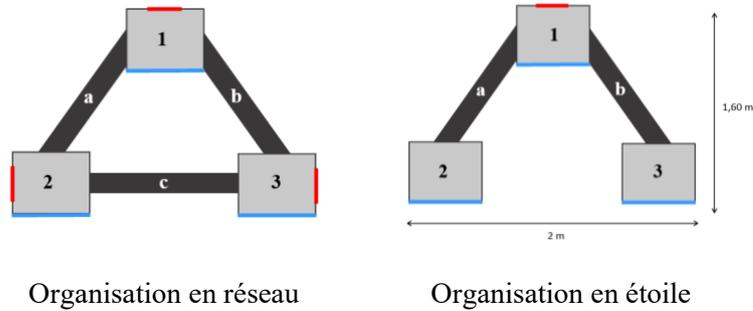


Figure 2 : Schéma des deux systèmes testés. Les chambres sont numérotées de 1 à 3 et les galeries sont nommées a,b et c, les entrées sont en rouge et les parois en plexiglas sont matérialisées en bleu.

Grâce aux « tests de préférence », c'est-à-dire donnant la possibilité de choisir entre différents environnements, les lapins peuvent être directement consultés sur la « façon dont ils voient le monde » ; cette notion de choix peut avoir un effet conséquent sur le niveau de bien-être (Trocino & Xiccato, 2006). Pour cette raison, les deux systèmes sont placés simultanément dans l'enclos. Afin de prendre en compte l'éventualité d'une préférence par les animaux pour l'un ou l'autre côté de l'enclos, les systèmes sont inversés de place, créant deux périodes distinctes. Il est aussi envisageable qu'un effet temps perturbe les résultats ; ainsi, ces deux périodes sont répétées pour créer quatre périodes de sept jours (P1, P2, P3, P4). Chacune débute par une journée d'habitation au système pendant laquelle aucune observation n'est faite, qui est suivie de six jours d'observation. Au total, chaque système est présent quatorze jours dans chacune des parties de l'enclos, dont douze jours d'observation (**Figure 3**).



Figure 3 : Calendrier expérimental accompagné de ses légendes

L'attribution des systèmes à l'une ou à l'autre des zones de l'enclos se fait de manière aléatoire (pile ou face). Ainsi, la garenne en réseau est d'abord placée dans la partie 1 de l'enclos et la garenne en étoile en partie 2 et inversement (**Figures 4 et 5**).

Période	Partie gauche	Partie droite
P1	Réseau	Étoile
P2	Étoile	Réseau
P3	Réseau	Étoile
P4	Étoile	Réseau

Figure 4 : Position des systèmes dans l'enclos en fonction des périodes d'observation.

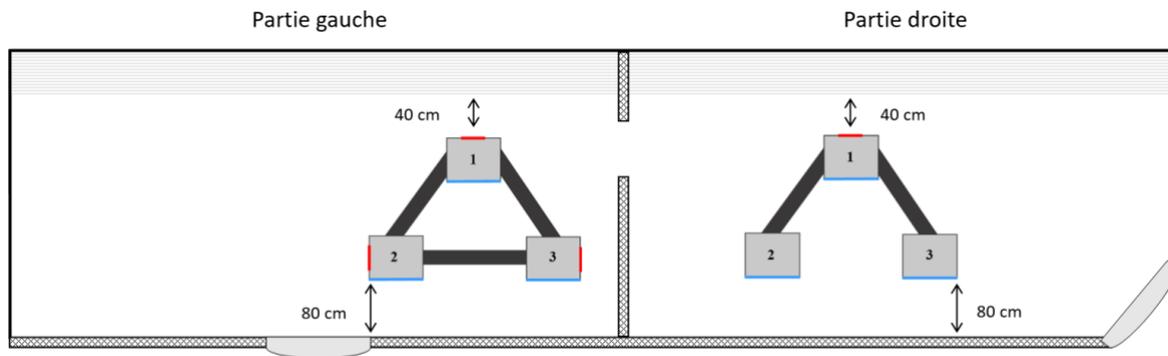


Figure 5 : Orientation des systèmes dans l'enclos et position de l'observateur (exemple des périodes P1 et P3, les organisations sont interchangeées entre les parties gauche et droite pour P2 et P4).

3. Protocole expérimental

Phase d'exploration (durant les 2 mois précédant l'étude) :

- **Détermination de l'architecture finale des garennes :**
Mesures du poids et de la taille (allongés et debout) des plus gros individus
Test de différentes dimensions pour les différents éléments des garennes (cf. *Construction et mise en place des garennes*).
- **Habitude des lapins à de nouveaux éléments :**
Une semaine avant la période d'observation, installation, dans les deux parties de l'enclos, des chambres à leurs emplacements définitifs, et des galeries non reliées entre elles afin d'y habituer les lapins et de limiter l'effet de réaction des animaux à la nouveauté.
- **Détermination de l'orientation des garennes dans l'enclos :**
L'utilisation de l'espace par les individus peut être influencée par le fait que l'un des côtés de l'enclos soit adjacent à un couloir où circulent les visiteurs et le personnel. Afin de déterminer dans quel sens positionner les garennes en limitant au maximum ce biais, les chambres sont placées tantôt proches et tantôt éloignées du couloir. Les observations ont montré que les lapins utilisent aussi bien le côté adjacent au couloir que le fond de l'enclos.

Phase d'habitude et pré-observation (5 jours) :

- **Discrimination des individus**
Identification à l'aide d'un trombinoscope (**Table 1**).
Sexage des individus
Marquage avec un aérosol de marquage au niveau des oreilles (rouge pour les femelles et vert pour les mâles).
- **Affinement de l'éthogramme pour l'étude du comportement (Table 2)**
Différentiation des comportements et élaboration du répertoire comportemental. Ces observations comportementales ne constituent pas des résultats
- **Habitude des individus à la présence de l'observateur**

Même si les animaux sont habitués aux soigneuses, ils ne sont pas familiers de l'observateur à l'extérieur de l'enclos. Une phase d'habituance permet de limiter l'effet de la présence de l'observateur sur le comportement des animaux.

- **Détermination des périodes d'observation**

Identification des périodes de repos et d'activité des lapins afin de décider des plages d'observation. Pour ce faire, le nombre de lapins actifs et au repos est dénombré toutes les 15 minutes de 6h30 à 21h15 (heure à laquelle le soleil se lève et se couche).

D'après Selzer (2003), un pic d'activité est observé au crépuscule et à l'aube durant lequel les lapins se trouvent plus facilement en dehors des terriers.

Phase d'observation (4 semaines):

Les observations comportementales sont réalisées sur les plages horaires suivantes : 7h45-9h45, 13h30-15h et 18h30-20h. Les pré-observations ont permis d'identifier le créneau de milieu de journée comme étant une période de repos, tandis que les deux autres ont été identifiés comme des périodes d'activité.

- **Observations par scan sampling**

Un pointage de chaque individu est réalisé toutes les 5 minutes par un balayage de l'enclos d'un bout à l'autre. Le côté par lequel chaque scan commence est à chaque fois alterné pour éviter des biais de durée.

Les indicateurs relevés pour chaque individu sont :

- la position spatiale dans l'enclos
- le comportement
- la posture (classée selon différentes catégories : C = couché, assis = A, debout = D).
- la proximité interindividuelle :
 - l'individu le plus proche dans un rayon de 40 cm (taille d'un lapin) autour du lapin cible ;
 - si plusieurs lapins sont dans la zone de 40 cm : l'individu dont la tête est tournée vers le lapin cible ;
 - la présence d'un contact physique

Les données récoltées serviront principalement à l'analyse de l'utilisation des garennes. Prises en compte dans leur globalité, ces données permettent d'estimer des durées.

- **Observations par focus sampling**

Observations en continu entre les scans se focalisant uniquement sur les comportements sociaux.

L'observateur est situé à un endroit fixe à l'extérieur de l'enclos lui permettant d'avoir une vue d'ensemble (**Figure 5**).

Les indicateurs relevés sont :

- Le comportement social
- L'émetteur de chaque comportement social observé
- Le récepteur de chaque comportement social observé

Ces données permettent de compléter les relevés de proximité interindividuelle. Ils ciblent principalement les comportements fugaces (**Table 2**), et sont surtout révélateurs des affinités sociales entre les individus.

Les données sont rentrées tous les soirs pendant 1 heure au fur et à mesure des journées d'observation.

Il est à noter que cette étude exclut les indicateurs physiologiques (taux de cortisol), car la prise de mesures est trop invasive, surtout pour les individus n'étant pas issus de laboratoire.

Table 2 : Éthogramme des comportements exprimés par les lapins, leur définition et abréviations respectives et les méthodes de relevé utilisées (d'après Ferraz *et al.*, 2019 et complété suite aux pré-observations)

COMPORTEMENT	DESCRIPTION	ABRÉVIATION	METHODE DE RELEVÉ
LOCOMOTION	Se déplace activement au sein de l'enclos	LOC	Scan
	Court	C	Focus/Scan
	Saute	S	Focus/Scan
	Passe dans une galerie	PG	Focus
	Passe au dessus d'une galerie	PD	Focus
EXPLORATOIRE	Fouille dans la paille	F	Scan
	Touche un élément de l'environnement avec sa truffe/ses pattes	NEZ	Scan
	S'élève sur ses postérieurs et dresse les oreilles	DR	Focus/Scan
	Creuse	CR	Focus/Scan
NIDIFICATION	S'arrache des touffes de fourrure et les dispose dans une chambre	FR	Focus/Scan
	Ramène des brins de paille et les dispose dans une chambre	BRIN	Focus/Scan
AFFILIATIF	Toilettage mutuel	TM	Focus /Scan
AGONISTIQUE	Poursuite courte	PC	Focus/Scan
	Poursuite longue	PL	Focus/Scan
	Mord/pince	MP	Focus/Scan
	Coup de patte	CP	Focus/Scan
	Queue relevée (agressivité)	QR	Focus
	Evitement	EVIT	Focus/Scan
DOMINANCE	Simulation de copulation	SM	Focus/Scan
	Marquage	MARQ	Focus/Scan
	Incline la tête (dominant)	IT	Focus
	S'aplatit avec oreilles baissées (dominé)	OB	Focus
AUTOCENTRÉ	Toilettage individuel	TI	Scan
PRISE ALIMENTAIRE	Mange	MA	
	Bois	C	Scan
	Caecotrophie	CCO	

Comme évoqué précédemment, en milieu naturel la hiérarchie influence fortement l'occupation de la garenne. Ce panel de méthodes de récolte des données devrait permettre de mieux comprendre si, en captivité, il existe un lien entre la position sociale des individus et l'occupation des garennes. Est-ce que les dominants occupent un type de chambre particulier ?

Phase d'analyses statistiques (2 semaines):

- Tests statistiques non paramétriques (nombre d'individus faible) sur R-studio
- Préparation de la soutenance orale à l'Université de Strasbourg (diaporama)

Résultats

L'ensemble des tests statistiques et des graphiques présentés dans cette partie ont été réalisés avec le logiciel R-studio.

1. Occupation des systèmes de garennes

En moyenne, sur l'ensemble des heures d'observations (120h) chaque lapin a passé 18% du temps à l'intérieur de l'un ou l'autre des systèmes de garenne avec un minimum de 4% et un maximum de 56%.

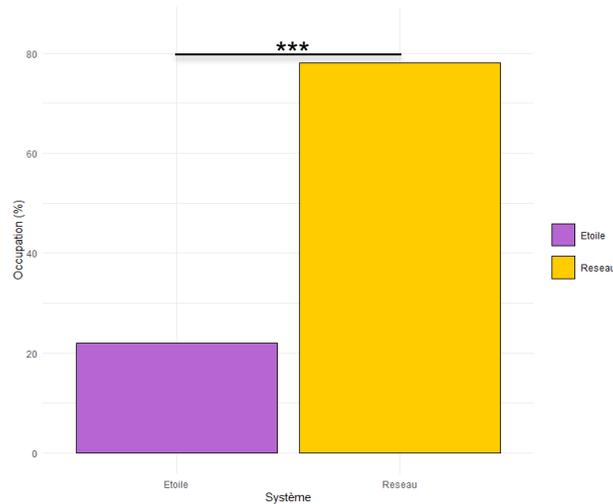


Figure 6 : Occupation des systèmes de garenne toute période confondue (*Wilcoxon*, $V = 1506603$, $p\text{-value} < 2.2e-16$)

Sur l'ensemble des heures d'observation, 80% du temps passé à l'intérieur d'une garenne l'était dans le système réseau, contre 20% dans le système étoile (*Wilcoxon*, $V = 1506603$, $p\text{-value} < 2.2e-16$). Il semblerait donc que les lapins expriment une préférence pour le système en réseau. Afin d'affiner ce résultat, les taux d'occupation des deux systèmes de garenne sont comparés selon les périodes de l'étude.

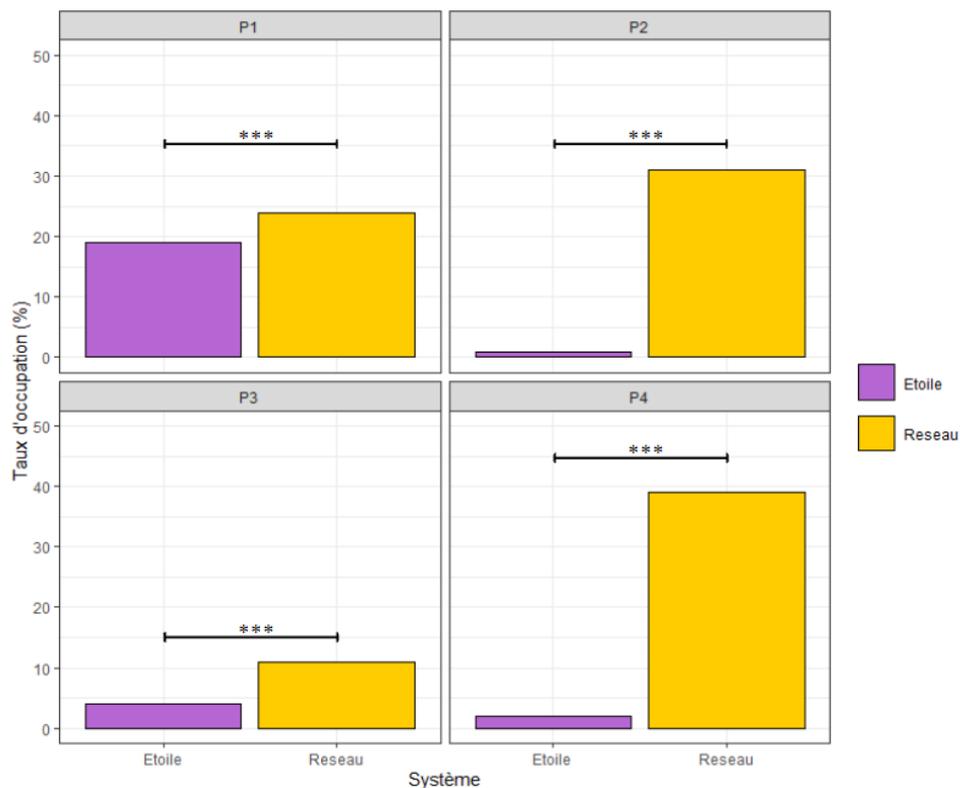


Figure 7 : Occupation des systèmes de garenne en fonction de la période

Pour chaque période d'observation, on observe un taux d'occupation significativement plus élevé du système réseau par rapport au système étoile (*P1* : Wilcoxon, *p-value* = 5.496e-09 ; *P2* : Wilcoxon, *p-value* < 2.2e-16 ; *P3* : Wilcoxon, *p-value* = 6.563e-06 ; *P4* : Wilcoxon, *p-value* < 2.2e-16). Cependant, graphiquement (**Figure 7**) et statistiquement, on observe que le degré de préférence est nettement plus important pour les périodes P2 et P4 par rapport aux périodes P1 et P3.

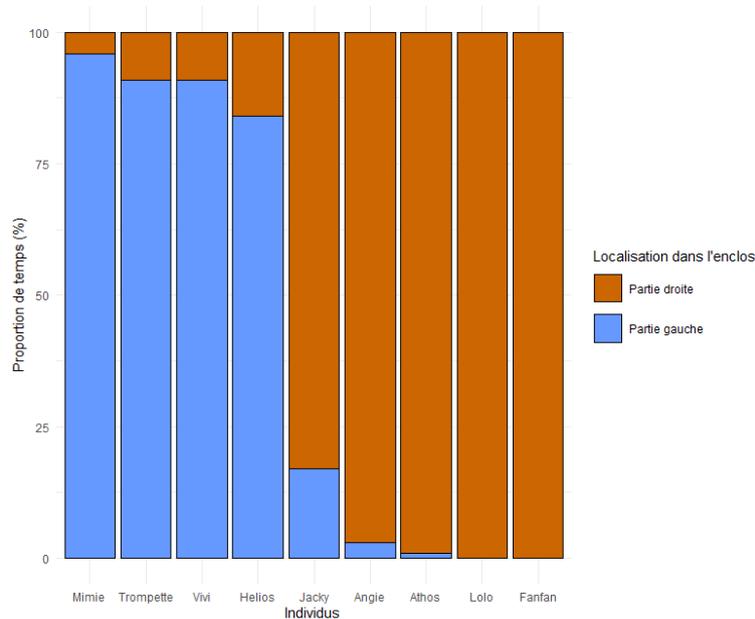


Figure 8 : Proportion de temps passée par les lapins dans chaque partie de l'enclos ($\chi^2 = 9242.4$, $df = 8$, *p-value* < 2.2e-16)

La **figure 8**, indique que chaque lapin passe significativement plus temps dans l'une ou l'autre des parties de l'enclos. Graphiquement, on observe que quatre d'entre eux (Mimie, Trompette, Vivi et Hélios) ont une préférence pour la partie gauche, tandis que les cinq autres (Jacky, Angie, Athos, Lolo et Fanfan) ont une préférence pour la partie droite. Il semble donc que le groupe expérimental soit en fait constitué de deux sous-groupes (**Figure 9**).

De manière descriptive, les lapins de la partie gauche ont plus tendance à aller dans la partie gauche que l'inverse. En effet, Fanfan et Lolo sont exclusivement restés dans la partie droite et seul Jacky allait de temps à autre dans la partie gauche.

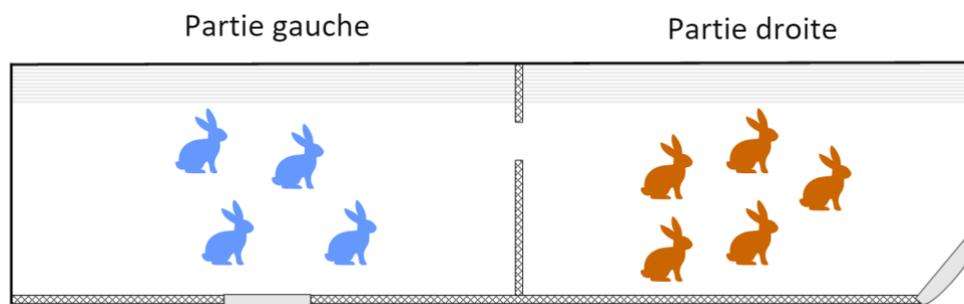


Figure 9 : Occupation préférentielle de l'enclos par les lapins

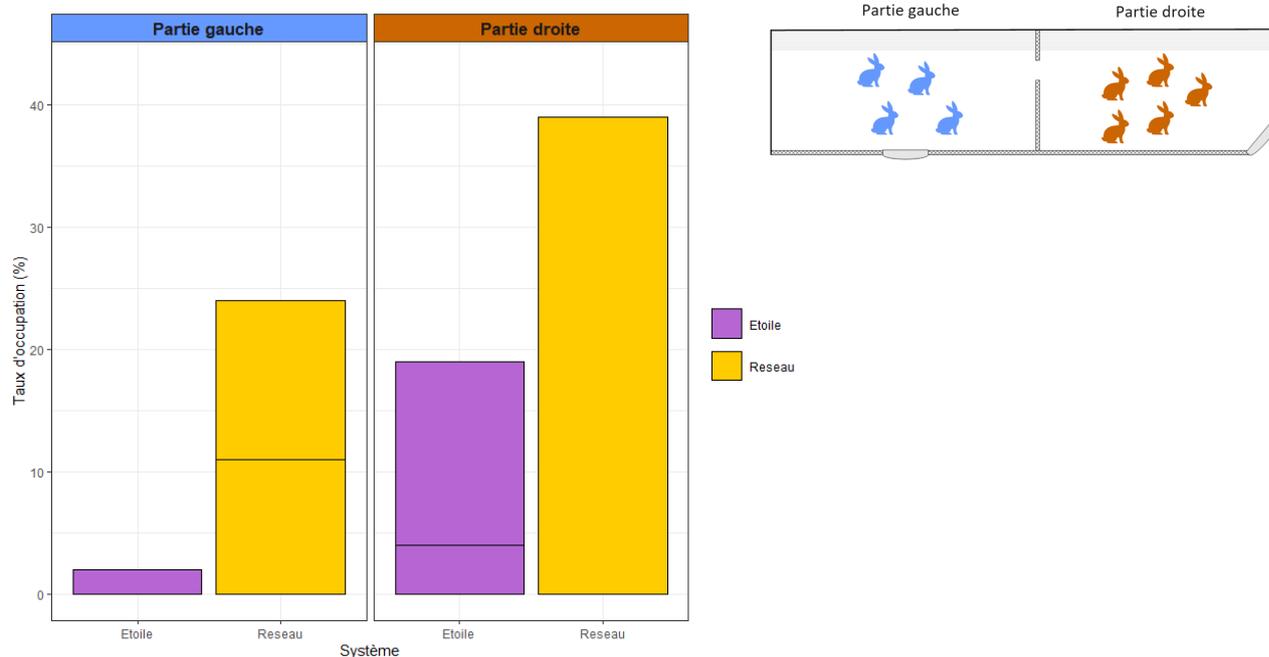


Figure 10 : Occupation des systèmes en fonction de leur localisation dans l'enclos

La figure 10 représente le taux d'occupation des systèmes de garenne en fonction du sous groupe de lapin (partie gauche et droite). Les deux groupes présentent une préférence pour le système réseau. Cependant, les lapins occupant la partie droite de l'enclos occupent davantage les garennes que ceux de la partie gauche, et ce, quel que soit le système.

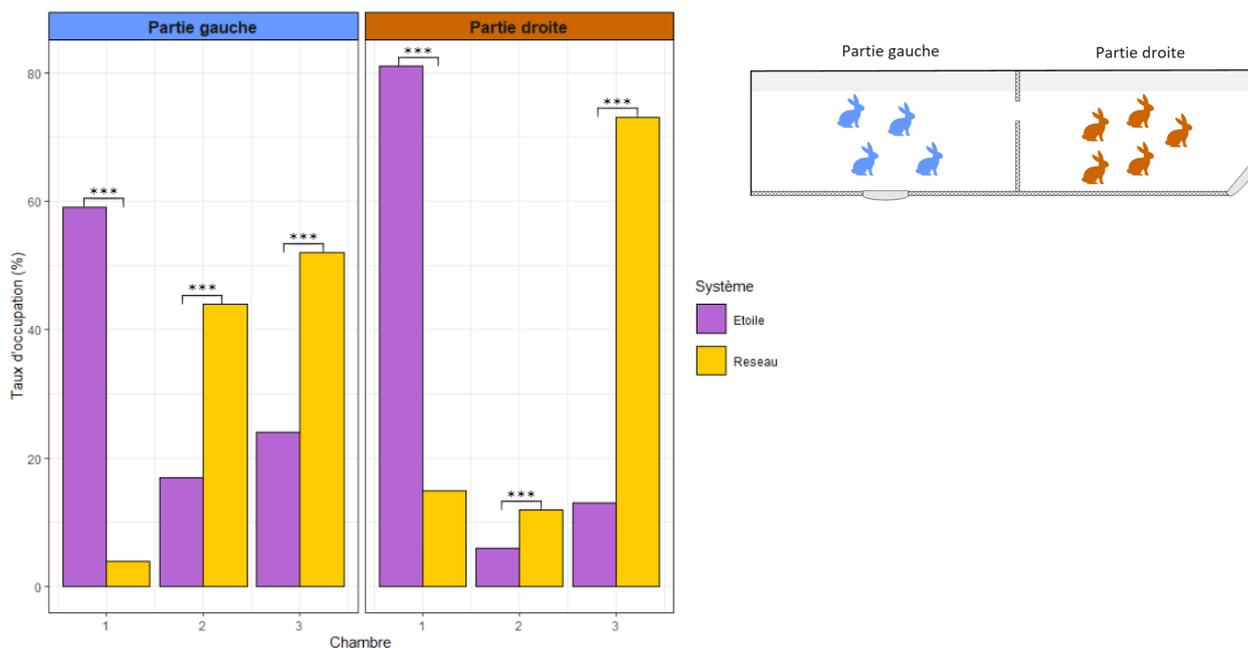


Figure 11 : Occupation des chambres en fonction du système et de sa localisation dans l'enclos (*partie gauche* : $X^2 = 123.92$, $df = 2$, $p\text{-value} < 2.2e-16$; *partie droite* : $X^2 = 657.62$, $df = 2$, $p\text{-value} < 2.2e-16$)

La figure 11 met en évidence que indépendamment de la partie de l'enclos, chaque chambre, pourtant située à une position fixe quel que soit le système, présente un taux d'occupation significativement différent en fonction du système (*partie gauche* : $X^2 = 123.92$, $df = 2$, $p\text{-value} < 2.2e-$

16 ; partie droite : $X^2 = 657.62$, $df = 2$, $p\text{-value} < 2.2e-16$). Par exemple, la chambre 1 est significativement plus occupée par les lapins dans le système étoile que dans le système réseau, et ce, quelle que soit la partie de l'enclos. A l'inverse, la chambre 3 est significativement plus occupée dans le système réseau que dans le système étoile.

De manière descriptive, on observe également (**figure 11**) que les taux d'occupation présentent les mêmes tendances entre les deux sous-groupes de lapins sauf pour la chambre 2 dans le système réseau. En effet, dans la partie gauche, elle est presque autant occupée que la chambre 3 (44% pour la chambre 2 et 52% pour la chambre 3), tandis que, dans la partie droite, elle est la moins occupée de toutes les chambres (chambre 2 : 12%, chambre 3 : 15% et 73% pour la chambre 1).

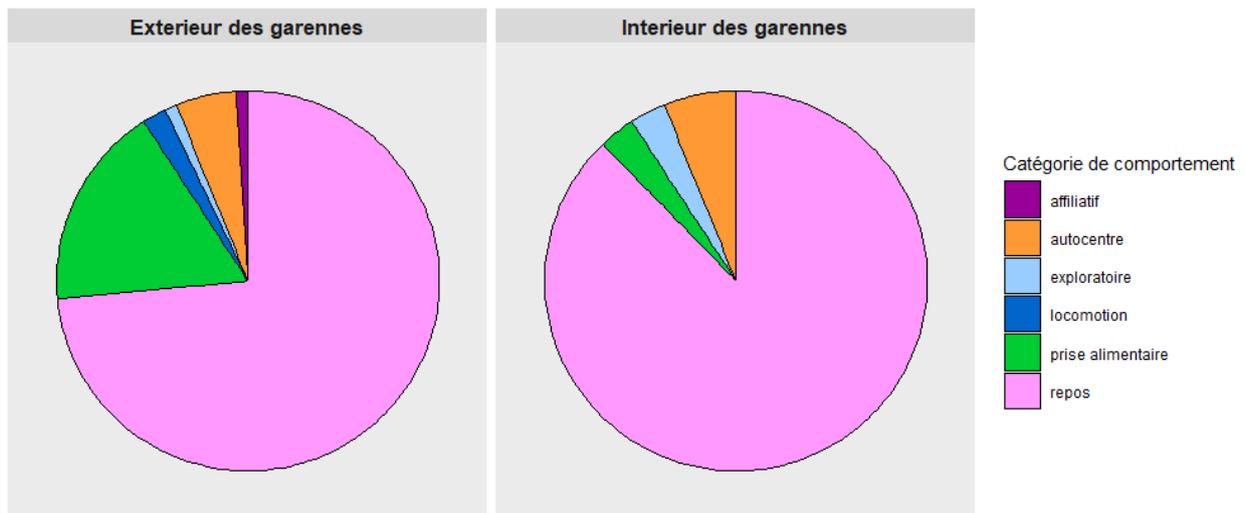


Figure 12 : Proportion moyenne de comportements exprimée par les lapins par catégorie à l'intérieur et à l'extérieur des garennes (2 systèmes confondus), ($X\text{-squared} = 404.59$, $df = 6$, $p\text{-value} < 2.2e-16$)

Malgré le fait que les données ne respectent les conditions d'application d'aucun test statistique, certaines tendances sont visibles sur la **figure 12**. Premièrement, la diversité du répertoire comportemental est plus importante à l'extérieur des garennes. La catégorie de comportement la plus exprimée est le repos, à l'extérieur (72%) comme à l'intérieur des garennes (86%) mais en proportion légèrement plus élevée à l'intérieur des garennes. Les comportements affiliatif, exploratoire et de locomotion ne sont pas, ou très peu exprimés, à l'intérieur des garennes. Au contraire, à l'extérieur des garennes, on observe nettement plus de prise alimentaire (17% contre 3%).

2. Affinités sociales

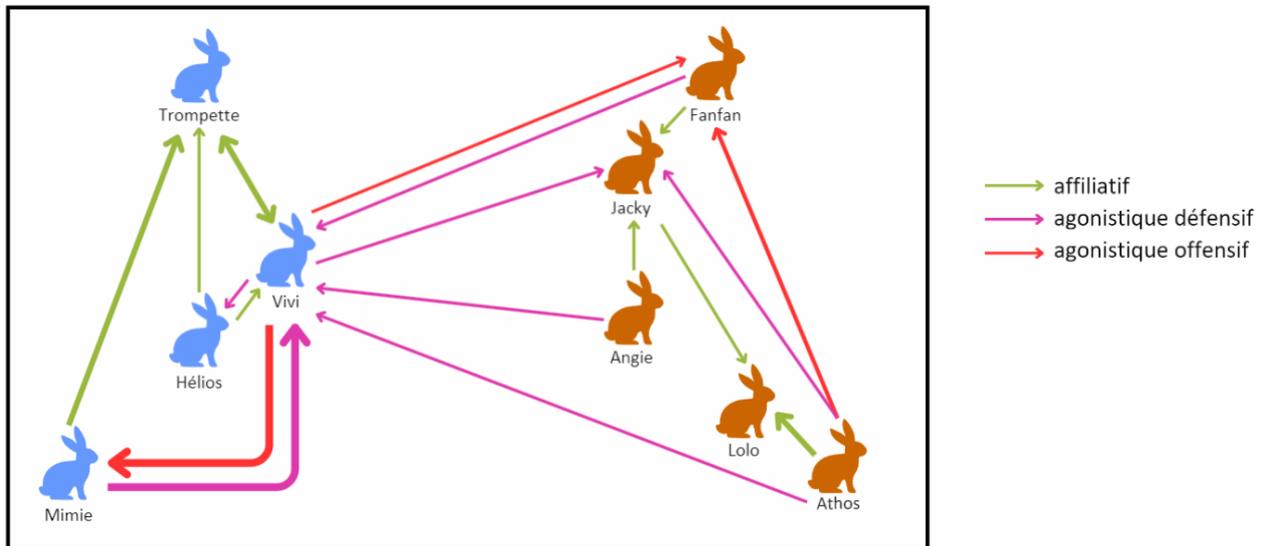


Figure 13 : Sociogramme du groupe de lapins domestiques de La Hardonnerie. La longueur des flèches indique la proximité entre les individus ($X\text{-squared} = 10426$, $df = 64$, $p\text{-value} < 2.2e-16$), la couleur indique la catégorie de comportement et l'épaisseur la proportion de comportements émis. L'émetteur est à la base de la flèche et le récepteur à la pointe.

La lecture de la **figure 13** met en évidence une séparation sociale, en plus de la séparation spatiale, entre lapins vivant dans la partie gauche de l'enclos et lapins vivant à droite. En effet, ils forment deux sous-groupes distincts qui n'interagissent entre eux qu'au travers de comportements agonistiques. Les comportements affiliatifs, principalement représentés par du toilettage mutuel, ne sont exprimés qu'au sein des sous-groupes. Trompette et Jacky apparaissent comme des individus centraux de leur groupe respectif, dans la mesure où la première reçoit du toilettage mutuel de la part de ses congénères, et le deuxième reçoit, en plus, des comportements agonistiques défensifs alors qu'il n'exprime aucun comportement agonistique offensif envers ces mêmes individus. La proximité, couplée aux comportements affiliatifs permet de dégager des paires d'individus, voire des trios (Vivi/Hélios, Fanfan/Jacky + Angie, Lolo/Athos).

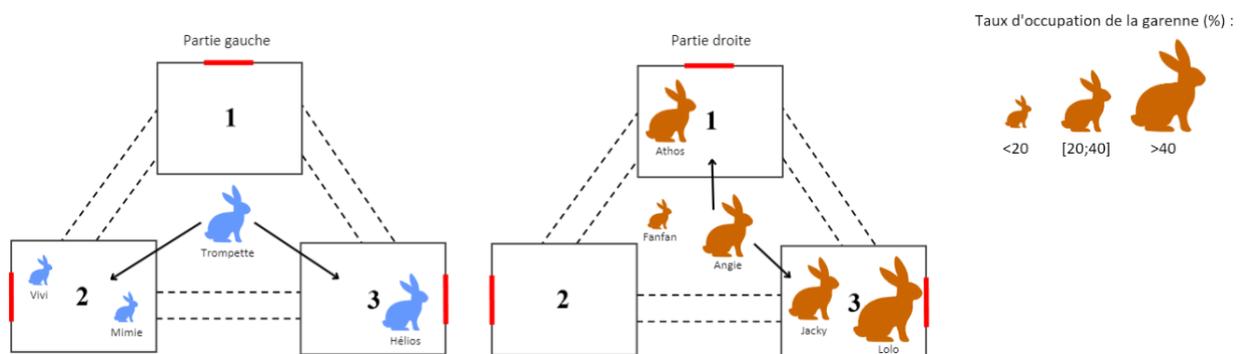


Figure 14 : Occupation préférentielle des chambres du système réseau ($X\text{-squared} = 521.74$, $df = 16$, $p\text{-value} < 2.2e-16$)

De manière descriptive, le taux d'occupation du système réseau diffère en fonction des individus. Les analyses statistiques ont montré des différences significatives en termes d'occupation des chambres au sein du système réseau. Ainsi, la position des lapins dans l'une des chambres sur la **figure 14** indique un taux d'occupation individuel significativement supérieur par rapport aux autres chambres du système. Certains individus partagent des préférences pour les mêmes chambres, mais cela ne signifie pas forcément qu'ils occupent cette même chambre de façon simultanée. Les individus

représentés au centre du système réseau occupent indifféremment les 3 chambres. Cependant, sur la base des données descriptives, les flèches indiquent les chambres dans lesquelles ils étaient le plus souvent situés.

Discussion

1. Occupation des systèmes de garenne

Contrairement aux observations de Mykytowycz *et al.* (1960), qui indiquaient une préférence des femelles pour les chambres isolées au bout d'un tunnel, les lapins domestiques n'occupent pas les chambres les plus isolées et éloignées des entrées. En effet, dans le système étoile, ils occupent préférentiellement la chambre pourvue d'une entrée (chambre 1). De plus, alors que cette même chambre est présente dans le système réseau, les lapins occupent préférentiellement les chambres 2 et 3. Cette préférence peut être expliquée par le fait que, dans le système réseau, les chambres 2 et 3 présentent une visibilité plus importante que la chambre 1, notamment sur la zone de nourrissage et la zone d'arrivée des visiteurs. Le paramètre visibilité pourrait également expliquer l'occupation accrue de la chambre 2 dans la partie gauche par rapport à la partie droite. Aussi, ces chambres sont les chambres les plus proches de la zone alimentaire en termes de distance.

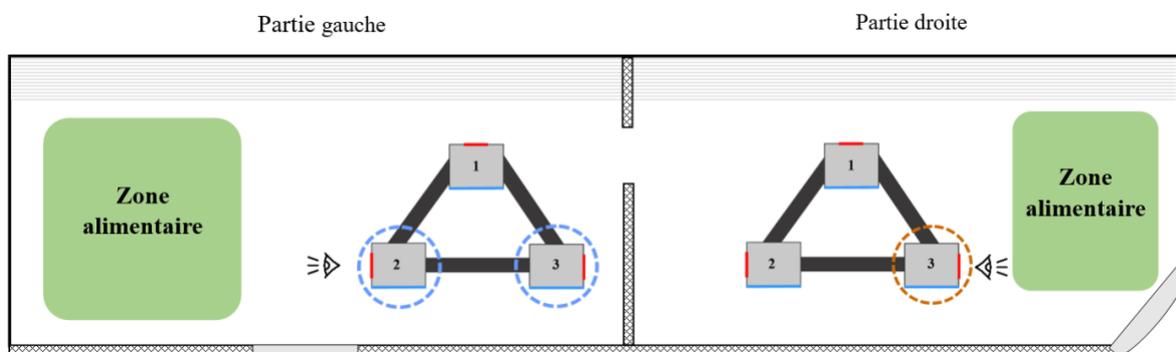


Figure 15 : Occupation préférentielle des chambres dans le système réseau en fonction de sa localisation dans l'enclos. Les cercles en pointillés matérialisent les chambres significativement plus utilisées dans chacune des parties de l'enclos.

Comme évoqué précédemment, la garenne occupe deux rôles majeurs que sont la protection contre les prédateurs et la nidification (Palomares, 2003 ; Mykytowycz, 1958). Or, en milieu captifs il y a absence de prédation et parfois même de reproduction, comme c'est le cas à La Hardonnerie. Ceci pourrait expliquer les différences en termes de préférence de type de chambres entre les lapins européens sauvages et les lapins européens domestiques. En l'absence de pressions environnementales fortes, les lapins domestiques n'auraient pas besoin de se protéger en choisissant des chambres éloignées des accès et passeraient plus de temps à surveiller leur environnement, particulièrement les zones contenant d'éventuelles ressources (ici alimentaires) mais aussi le passage des humains (soigneurs, visiteurs).

Par ailleurs, la fonction de protection assurée par la garenne en fait un lieu de repos privilégié notamment durant la journée (Lockley, 1961). En moyenne, les lapins allouent 80% de leur temps au repos (animal couché) et à l'inaction (mastication, attitude assise sans action visible) (Le Normand *et al.*, 2013). Ceci correspond aux chiffres obtenus dans cette étude. Le repos se déroule en plus grande

proportion à l'intérieur des garennes et le panel d'activité effectué à l'intérieur des garennes est réduit. Ceci tend à montrer que la garenne conserve sa fonction de lieu de repos chez les individus domestiques.

Il est à noter qu'aucune chambre n'a été utilisée par les lapins en tant que promontoire. Les individus du groupe expérimental étant tous relativement âgés, on peut envisager obtenir des résultats différents si ces aménagements étaient proposés à de jeunes animaux.

2. Les affinités sociales

Chez les lapins européens sauvages, la hiérarchie est linéaire et séparée selon le sexe (Von Holst *et al.*, 2002 ; DiVincenti & Rehrig, 2016). Premièrement, il est important de noter que tous les individus de La Hardonnerie sont castrés/stérilisés, ce qui peut expliquer les différences avec la structure sociale observée *in situ*. De plus, dans la mesure où seuls les comportements affiliatifs ont été relevés, il n'est pas possible de conclure de manière certaine quant à la structure sociale du groupe. En effet, il manque des données sur la hiérarchie (comportements de dominance) et le leadership. Néanmoins, les affinités observées permettent de supposer du rang hiérarchique de certains individus comme Trompette et Jacky qui apparaissent comme des individus centraux. Sur les trois paires de lapins dégagées, deux correspondent à des couples mâle/femelle et un seul correspond à un duo de mâles. Comme ce qu'ont observé Von Holst *et al.* (1999) chez les lapins sauvages, les interactions agonistiques offensives exprimées par les lapins domestiques de la Hardonnerie étaient majoritairement dirigées vers des conspécifiques de même sexe. Si les mâles expriment généralement plus d'interactions agonistiques que les femelles (Cowan, 1987), les observations menées dans cette étude n'ont pas permis de remarquer une différence dans la proportion d'interactions agonistiques entre les sexes.

3. Lien entre affinités sociales et utilisation de la garenne

Même si le lien entre la structure sociale (les affinités) et l'utilisation de la garenne artificielles n'est pas flagrant, il est cependant possible d'émettre plusieurs hypothèses. Certains individus ne présentent pas de préférence significative pour une chambre mais occupent tout de même davantage les chambres pour lesquelles un individu auquel ils sont affiliés a une préférence. C'est le cas d'Angie qui, même si elle n'a pas montré de préférence individuelle pour une chambre, occupe tout de même davantage la chambre 3, chambre préférée par Jacky avec lequel elle partage des relations affiliatives. A l'inverse, dans la partie gauche, Mimie et Vivi présente une préférence commune pour la chambre 2, cependant celles-ci entretiennent de fortes relations agonistiques et n'occupent donc pas la chambre au même moment. Il est probable que leurs interactions agonistiques sont le résultat d'une compétition pour la chambre 2. Par ailleurs, les lapins occupaient souvent les chambres par groupe de deux ou trois. Selzer & Hoy (2003) avait fait le même constat. Chez des lapins domestiques, mais aussi chez des lapins sauvages.

Enfin, concernant la construction du nouvel enclos (l'objectif appliqué de cette étude) nous pouvons affirmer que les lapins domestiques de La Hardonnerie utilisent les enrichissements que sont les garennes artificielles principalement comme lieux de repos. Ils forment deux sous-groupes distincts qui ont une préférence commune pour le système réseau, mais qu'ils n'occupent pas simultanément. Compte tenu de ces observations, il apparaît primordial de construire plusieurs systèmes de garenne distincts au sein du nouvel enclos afin de limiter les interactions agonistiques entre les individus issus de groupes sociaux différents. De plus, la présence d'entrées dans les chambres et la visibilité semblent grandement appréciées par les individus. Aussi, il serait judicieux de construire des chambres possédant des entrées individuelles et orientées de sorte à présenter un maximum de visibilité sur l'ensemble du futur enclos.

Ces résultats pourraient à l'avenir être complétés par des observations nocturnes puisque la nuit est une période d'activité pour le lapin européen (Díez *et al.*, 2013 ; Selzer & Hoy, 2003). Par ailleurs, les parois en plexiglas n'ont pas permis de recréer la luminosité des chambres dans une garenne naturelle. Ainsi, si les futures parois des chambres du nouvel enclos sont opaques, l'utilisation des chambres pourra différer des résultats présentés dans cette étude.

Bibliographie

Angermann, R.F., Flux, J.E.C., Chapman, J.A. & Smith, A.T. (1990). Lagomorph classification. In : Chapman, J.A., Flux, J.E.C. (eds), Rabbits, Hares and Pikas : Status Survey and Conservation Action Plan. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland, pp. 7-13.

Cabezas, S. & Moreno, S. (2007). An experimental study of translocation success and habitat improvement in wild rabbits. *Animal Conservation*, 10(3), pp. 340-348.

Cowan D.P. (1987). Aspects of the Social Organisation of the European Wild Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Ethology*, 75(3), pp. 197-210.

Cowan, D.P. & Bell, D.J. (1986). Leporid social behaviour and social organization. *Mammal Review*, 16, pp. 169-179. DOI : 10.1111/j.1365-2907.1986.tb00039.x

Cowan, D.P. & Garson, P.J. (1985). Variations in the social structure of rabbit populations: causes and demographic consequences. In : Behavioural Ecology- ecological consequences of adaptive behaviour. Blackwell Scientific Publications, Great Britain, Eds. Sibly, R.M. & Smith, R.H., pp. 537-555.

Cowan, C., Sanchez-Garcia, C., Pérez, J.A., Bartolome, D.J., González, V., Wheatley, C.J., Alonso, M.E. & Lacasa, Gaudioso V.R. (2013). Behavioural activity of wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) under semi-natural rearing systems: Establishing a seasonal pattern. *World Rabbit Science*, 21(4), pp. 263-270. 10.4995/wrs.2013.1332.

DiVincenti, L. & Rehrig, A.N. (2016). The Social Nature of European Rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*, 55(6), pp.729-736.

Dixon, L.M., Hardiman, J.R. & Cooper, J.J. (2010). The effects of spatial restriction on the behavior of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of veterinary behavior*, 5(6), pp. 302-308. DOI : 10.1016/j.jveb.2010.07.002

Eldridge, D.J. & Simpson, R. (2002). Rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) impacts on vegetation and soils, and implications for management of wooded rangelands. *Basic and Applied Ecology*, 3(1), pp. 19-29. DOI : 10.1078/1439-1791-00078

Farkas, T.P., Szendrő, Z.S., Matics, Z.S., Radnai, I., Nagy, I. & Gerencsér, Z.S. (2018). Preference of rabbit does among different nest materials. *World Rabbit Science*, 26(1), pp. 81-90. DOI : 10.4995/wrs.2018.7373

- Fernández-Olalla, M., Martínez-Jauregui, M., Guil, F., & San Miguel-Ayanz, A. (2010). Provision of artificial warrens as a means to enhance native wild rabbit populations: what type of warren and where should they be sited?. *European Journal of Wildlife Research*, **56** : 829-837.
- Ferraz, P.F.P., Ferraz, G.A.S., Barbari, M., Silva, M.A.J.G., Damasceno, F.A., Cecchin, D. & Castro, J.O. (2019). Behavioural and physiological responses of rabbits. *Agronomy Research*, **17**(3) : 704–710. DOI : <https://doi.org/10.15159/AR.19.113>
- Ferrand, N. (2008). Inferring the Evolutionary History of the European Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) from Molecular Markers. In : Alves, P.C., Ferrand N., Hackländer K. (eds) *Lagomorph Biology*. Springer, Berlin, Heidelberg. DOI : 10.1007/978-3-540-72446-9_4
- Hoffman, R.S. (1993). Order Lagomorpha. In : Wilson, D.E., Reeder, D.M. (Eds.), *Mammal Species of the World : A Taxonomic and Geographic Reference*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 807-827.
- Kolb, H.H. (1985). The burrow structure of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Zoology*, **206**, pp. 253-262.
- Kolb, H.H. (1991). Use of Burrows and Movements by Wild Rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) on an Area of Sand Dunes. *Journal of Applied Ecology*, **28**(3), pp. 879-891.
- Le Normand, B., Chatellier, S. & Couteau M. (2013). Comportement individuel de lapins en croissance, logés en cages collectives et rationnés. Premiers résultats. 15èmes Journées de la Recherche Cunicole, Le Mans, France.
- Lockley, R.M. (1961). Social Structure and Stress in the Rabbit Warren. *Journal of Animal Ecology*, **30**(2), pp. 385-423
- Palomares, F. (2003). Warren building by European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in relation to cover availability in a sandy area. *Journal of Zoology*, **259**(1), pp. 63-67. DOI : 10.1017/S09528369020029603
- Parer, I., Fullagar, P.J., & Malafant, K.W.J. (1987). The History and Structure of a Large Warren of the Rabbit, *Oryctolagus-Cuniculus*, at Canberra, Act. *Wildlife Research*, **14**(4) : 505-513.
- Monnerot, M., Vigne, J.D., Biju-Duval, C., Casane, D., Callou, C., Hardy, C., Mougel, F., Soriguer, R., Dennebouy, N. & Mounolou, J.C. (1994). Rabbit and man: genetic and historic approach. *Genetic Selection Evolution*, **26**, pp. 167-182.
- Mykutowycz, R. (1958). Social behaviour of an experimental colony of wild rabbits *Oryctolagus cuniculus* (L.). C.S.I.R.O. *Wildlife Research*, **4**, pp. 1-13.
- Mykutowycz, R., Hesterman, E. R., & Purchase, D. (1960). Technique employed in catching rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in an experimental enclosure. *CSZRO Wildlife Research*. **5**, pp. 85-6.
- Naff, K.A. & Craig, S. (2012). The Domestic Rabbit, *Oryctolagus Cuniculus* : Origins and History. In : Suckow, M., Stevens, K. Wilson, R. (eds) *The Laboratory Rabbit, Guinea Pig, Hamster, and Other Rodents*, pp. 157-163. DOI : 10.1016/B978-0-12-380920-9.00006-7

- Selzer, D. & Hoy, S.T. (2003). Comparative investigations on behaviour of wild and domestic rabbits in the nestbox. *World Rabbit Science*, 11(1), pp. 13-21.
- Serrano S. & Hidalgo de Trucios S J. (2011). Burrow types of the European wild rabbit in southwestern Spain. *Ethology Ecology & Evolution*, 23(1), pp. 81-90. DOI : 10.1080/03949370.2010.534318
- Smith, L.E. (2003). Warren Use in Open and Covered Habitats: the importance of predation for the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). [Mémoire de master]. Université de Leeds.
- Trocino, A. & Xiccato, G. (2006). Animal welfare in reared rabbits: a review with emphasis on housing systems. *World rabbit science*, 14(2), pp. 77-93.
- Von Holst, D., Hutzelmeyer, H., Kaetzke, P., Khaschei, M. & Schönheiter, R. 1999. Social Rank, Stress, Fitness, and Life Expectancy in Wild Rabbits. *Naturwissenschaften*, 86, pp. 388-39.
- Von Holst, D., Hutzelmeyer, H., Kaetzke, P., Khaschei, M., Rödel, H.G. & Schrutka, H. (2002). Social rank, fecundity and lifetime reproductive success in wild European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51(3), pp. 245-254. DOI : 10.1007/s00265-001-0427-1.
- Wheeler, S.H., King, D.R. & Robinson, M.H. (1981). Habitat and warren utilization by the European Rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), as Determined by Radio-Tracking. *Australian Wildlife Research* 8(3), pp. 581-588.
- Wilson, T.L., Rayburn, A.P., & Edwards Jr, T.C. (2012). Spatial ecology of refuge selection by an herbivore under risk of predation. *Ecosphere*, 3(1), pp. 1-18.