

RAPPORT SCIENTIFIQUE

**Titre du projet « Docteur Jonction et Mister Haies » :
évaluer l'influence du réseau de haies dans la facilitation
de la prédation par les petits carnivores en zone avicole
bressanne. PoulHaieCREM**

Nom du Programme

DIVA3 «Continuités écologiques dans les territoires ruraux et leurs interfaces»

Nom du responsable scientifique du projet Sébastien Devillard (UMR CNRS 5558)

Noms des autres partenaires scientifiques bénéficiaires

ONCFS CNERA PAD

ITAVI

CONTEXTE GÉNÉRAL ET OBJECTIF DU PROJET

La réduction et la fragmentation des habitats naturels et semi-naturels, conséquences de l'intensification des pratiques agricoles, de la densification des réseaux de communication et de l'urbanisation, ont été proposées comme une des causes principales de la perte de biodiversité actuelle. La raison principale réside dans la perte de connectivité entre les zones d'habitats favorables qui engendre alors une réduction de la viabilité et de la diversité génétique des populations de Vertébrés. Les corridors écologiques, structures paysagères assurant la connectivité entre des patches favorables d'habitats disjoints par une matrice paysagère non favorable, apparaissent comme une mesure efficace pour diminuer les conséquences néfastes de la fragmentation de l'habitat. En particulier, ces corridors faciliteraient le mouvement des individus entre les patches isolés réduisant alors les effets négatifs de la stochasticité démographique et de la dépression de consanguinité. Les corridors écologiques ont été classés, arbitrairement, en deux types distincts selon l'échelle spatiale à laquelle ils agiraient. D'une part, les corridors de conservation de la biodiversité sont définis comme de zones larges stratégiquement définies comme espaces de conservation à large échelle ou « mega-corridors », et sont politiquement et financièrement coûteuses à mettre en place. D'autre part, les corridors biologiques sont des zones paysagères étroites et allongées maintenant la connectivité à fine échelle spatiale entre les patches isolés d'habitat favorables. Ces corridors biologiques présents dans de nombreux écosystèmes, peuvent être totalement naturels (comme les cours d'eau) ou d'origine anthropique (comme les haies) et leur rôle précis en biologie de la conservation est encore peu appréhendé. Toutefois, l'efficacité des corridors écologiques comme facilitateur de déplacement de la faune sauvage est toujours controversé même si la plupart des espèces majoritairement forestières semble répondre favorablement à leur présence.

La raison pourrait en être que, pendant plusieurs décades, les stratégies de conservation ont été basées sur des zones naturelles protégées, et étudiées de manière quelque peu indépendante de l'environnement adjacent, si bien que les processus écologiques agissant à plus grande échelle n'ont pas été capturés. Un consensus scientifique a alors émergé favorisant la planification « éco-régionale » des mesures de conservation, à savoir l'insertion pleine et entière des zones focales de conservation dans le contexte écologique, social et économique d'une zone plus vaste. L'application de cette approche « éco-régionale » implique le développement de réseaux écologiques cohérents mis en place par l'identification et la planification de réseaux de corridors écologiques reliant les patches d'habitat favorables de manière spatialement explicite permettant leur planification dans les stratégies d'utilisation des terres mais également offrant la possibilité de leur évaluation en terme de conservation dans les programmes de recherche environnementaux.

Dans le cadre de l'union européenne, la directive habitat n° 92/43/EEC, qui régle le développement du réseau écologique Natura2000, souligne la nécessité d'une amélioration de la cohérence de la gestion des éléments du paysage qui sont fondamentaux pour la migration, la dispersion, la distribution géographique et les échanges génétiques des espèces sauvages. Une des principales difficultés issue du développement de ce réseau écologique cohérent à l'échelle européenne est l'inévitable confrontation, en zone agricole, entre les territoires naturels protégés et reliés par les corridors écologiques, et la matrice paysagère adjacente fortement anthropisée par les zones d'habitation et d'activité économique, par les voies de communications et, bien entendu, par les zones agricoles. Seule une gestion adéquate, en concertation, de ces zones critiques permettra une politique de conservation efficace, offrant une opportunité unique pour une utilisation durable des ressources et des territoires, encourageant la complémentarité entre les objectifs socio-économique d'utilisation des terres et les objectifs de conservation de la biodiversité

En France, cet objectif a pris le nom de politique «Trame verte et bleue » (TVB) soutenue par le Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable, du Transport et du Logement (MEDDTL) à l'issue du Grenelle de l'environnement. Cette politique TVB vise explicitement au travers de « la mise en place d'un schéma de cohérence écologique dans chaque région, tout en gardant une préoccupation de cohérence écologique au niveau national et transfrontalier » à maintenir et développer les continuités écologiques, les corridors, afin d'assurer la persistance et le fonctionnement durables des écosystèmes aux niveaux écologique, social et économique. Cet objectif ne pourra se faire sans la recherche d'une cohabitation entre les utilisateurs des terres (agriculteurs en premier lieu) et les espèces sauvages auxquelles les mesures de gestion de la connectivité écologique s'adressent. La tâche est d'autant plus difficile lorsque ces espèces ont un impact direct sur les activités humaines (e.g. prédation sur les élevages de volailles A.O.C. de Bresse) et que le paysage concerné est un atout culturel et touristique (e.g. le bocage Bressan).

Communauté des mammifères petits carnivores en France : nuisibles ou en danger, mais bénéficiant des corridors.

La communauté des petits et méso mammifères carnivores sauvages en France compte 14 espèces : il s'agit de 9 espèces de Mustélidés (Tableau 1), de deux espèces de Canidés (2 espèces), d'un Félidé, d'un Viverridé et d'un Procyonidé. Cette communauté comprend en fait un mélange d'espèces autochtones et introduites (Tableau 1), certaines en danger ou menacées d'après la liste rouge IUCN et d'autres protégées, gibier voire « nuisibles ».

Certaines espèces sont concernées par les directives européennes précisant notamment «qu'il convient de s'assurer que les prélèvements réalisés sur ces espèces ne sont pas de nature à mettre en danger l'état de conservation favorable des espèces». Une majorité de ces espèces est toutefois susceptible d'être classée nuisible. La réglementation française prévoit les motifs suivants pour justifier du classement « nuisible » :

- dans l'intérêt de la santé et sécurité publiques,
- pour assurer la protection de la faune et de la flore,
- pour prévenir les dommages importants aux activités agricoles, forestières et aquacoles,

- pour prévenir les dommages importants à d'autres formes de propriété.

Le classement « nuisible » est défini par arrêté ministériel annuel pour les espèces allochtones et arrêté ministériel triennal pour les espèces de carnivores autochtones, sur proposition des DDT(M) (Direction des Territoires et de la Mer) et après avis de la CDCFS (commission départementale de la chasse et de la faune sauvage). Dans la pratique, ce classement a fait l'objet de nombreux contentieux dénoncés devant les tribunaux administratifs, avant 2012 et au conseil d'état depuis cette date, en partie du fait d'un manque d'études fiables. En particulier, l'évaluation de l'importance des dommages aux activités agricoles et la reconnaissance des prédateurs en cause restent difficiles (la majorité des animaux prédatés ne sont jamais retrouvés).

Finalement, les débats se limitent souvent à une opposition de principe entre agriculteurs et chasseurs d'un côté, et, protecteurs de la nature de l'autre côté. Sans atteindre les conflits observés pour les grands carnivores (ours, loup, lynx), certains climats locaux sont tendus comme en témoigne la récente infection de tuberculose bovine en Côte d'or, au cours de laquelle des blaireaux ont été découverts infectés par *Mycobacterium bovis*, pour la première fois en France.

L'écologie générale de ces espèces reste mal connue en France, et, en particulier, le rôle bénéfique des continuités écologiques dans la dynamique et la génétique de ces populations

de petits carnivores est incertain. La raison en est principalement qu'à l'exception de quelques rares études sur la martre, le blaireau ou la belette, l'utilisation relative des différentes composantes de la matrice paysagère est très peu connue pour ces espèces.

Tableau 1 Communauté de petits carnivores en France et en Bresse. Statut juridique (SECN: susceptible d'être classée nuisible) et statut de conservation (LC : « least concern », NT : « near Threatened », E : « endangered », d'après liste rouge UICN France).

Famille	Nom vernaculaire	Nom scientifique	Masse corporelle adulte (g)	Statut IUCN	Espèce introduite	Statut juridique	Présence en Bresse
Mustélidés	Fouine	<i>Martes foina</i>	1675	LC	non	Gibier et SECN	oui
	Martre	<i>Martes martes</i>	1300	LC	non	Gibier et SECN	oui
	Belette	<i>Mustela nivalis</i>	78	LC	non	Gibier et SECN	oui
	Vison européen	<i>Mustela lutreola</i>	566	E	non	Espèce Protégée	Non
	Vison américain	<i>Neovison vison</i>	1100	LC	oui	SECN	Non
	Hermine	<i>Mustela erminea</i>	285	LC	non	Gibier	oui
	Putois	<i>Mustela putorius</i>	975	LC	non	Gibier et SECN	Oui
	Blaireau	<i>Meles meles</i>	11884	LC	non	Gibier	Oui
	Loutre	<i>Lutra lutra</i>	8869	NT	non	Espèce Protégée	Non
Canidés	Chien Viverrin	<i>Nyctereutes procyonoides</i>	4215	LC	oui	SECN	Non
	Renard	<i>Vulpes vulpes</i>	4820	LC	non	Gibier et SECN	Oui
Félidés	Chat forestier	<i>Felis silvestris</i>	4570	LC	non	Espèce Protégée	Oui
Procyonidés	Raton laveur	<i>Procyon lotor</i>	6373	LC	oui	Gibier et SECN	Non
Viverridés	Genette	<i>Genetta genetta</i>	1756	LC	oui	Espèce protégée	Non

Il en ressort toutefois que la quasi-totalité de ces espèces de petits et méso-carnivores montre une fréquentation importante de ces corridors écologiques dans leur utilisation d'habitat, suggérant fortement une sélection positive pour ces corridors. Ainsi, les domaines vitaux de la belette sont quasiment intégralement situés dans les haies tandis que la martre s'est montrée plus utilisatrice des haies pour ses déplacements et sa chasse qu'attendu. Comme chez d'autres espèces de méso-carnivores, ceci pourrait se traduire par une probabilité d'occurrence bien plus importante dans ces éléments linéaires du paysage relativement aux autres éléments (forêts et zones cultivées). La diminution de la densité du réseau de haies a par ailleurs entraîné la diminution de la densité de blaireaux aux Pays-Bas si bien qu'il est envisageable de penser en retour que l'augmentation de la quantité de haies dans une zone donnée pourrait avoir un effet bénéfique sur la démographie de ces espèces.

Lorsque des gestionnaires et/ou des biologistes de la conservation constatent un risque de croissance de la démographie d'espèces prédatrices et/ou nuisibles par des mesures de réhabilitation du paysage, il leur est évidemment nécessaire de peser le pour et le contre de telles mesures.

Le renforcement du réseau des corridors écologiques : un mal pour un bien ?

Si les petits et méso-carnivores exploitent le réseau de corridors écologiques, et en premier lieu le réseau de haies, il est admis que la raison principale en est que ces éléments linéaires du paysage montrent généralement une augmentation du potentiel en proies, particulièrement les oiseaux, les petits rongeurs ou encore les invertébrés, relativement à la matrice paysagère avoisinante. Toutefois, il ne faut pas négliger non plus le fait que ces éléments linéaires soient

préférés par les carnivores pour leurs déplacements du fait de l'abri qu'ils offrent contre d'autres prédateurs et/ou compétiteurs mais également contre les prélèvements d'origine anthropique procurant alors des chemins de dispersion plus efficace et moins coûteux entre les patches d'habitat plus favorable.

Ainsi, une probabilité de présence plus élevée des carnivores dans le réseau de haies peut aboutir à une augmentation de la pression de prédation sur les espèces nicheuses d'oiseaux principalement parce que la disponibilité en proies devient moins sujette aux variations spatiales et temporelles mais également comme résultante de chasse opportuniste lors du déplacement des prédateurs. De tels effets négatifs ont été récemment montrés pour une autre pratique de réhabilitation du paysage, la replantation de massifs forestiers. Ces auteurs ont ainsi montré que cette pratique a engendré une augmentation importante des taux de prédation sur nids par les carnivores, principalement due à la modification de la conformation de l'habitat et l'augmentation de la densité de prédateurs. Cet effet négatif de la réhabilitation du paysage sur la biodiversité a conduit à proposer l'évitement de ce type de mesure de replantation dans des zones à espèces d'oiseaux remarquables. Un tel résultat a également été observé expérimentalement en Australie lorsque, suite à un programme de re-végétalisation d'une zone, la prédation du renard sur des proies artificielles a augmenté.

Cette idée que les corridors écologiques, et en particulier les haies, puissent avoir un double impact sur la biodiversité, positif ou négatif selon l'étage de la chaîne alimentaire que l'on considère ou selon le caractère protégé ou invasif de l'espèce focale, n'est pas nouvelle. La réhabilitation du réseau de haies dans des zones agricoles, bénéfique pour la biodiversité de nombreux taxa dont possiblement pour les petits carnivores, pourrait donc aussi avoir des effets négatifs sur les communautés d'oiseaux et de rongeurs sauvages, et, des travaux apparaissent encore nécessaires pour vraiment évaluer cette question.

Ce qui, à notre connaissance, n'a pas encore été abordé est le rôle potentiel de la réhabilitation d'un réseau de corridors écologiques sur la facilitation de la prédation dans les élevages avicoles ou sur le gibier de chasse par des espèces carnivores susceptibles d'être classées nuisibles. La raison en est que les relations proies-prédateurs que ces espèces entretiennent avec le gibier et les impacts réels sur les activités humaines n'ont été que très peu quantifiés en France.

Le contexte local de la prédation sur volaille en zone avicole Bressanne

A l'échelle nationale, une des rares études de quantification de la prédation dans les élevages extensifs avicoles en plein air s'est déroulée en Bresse en 1998, sous la responsabilité de l'ONCFS CNERA PAD, et à la demande du comité interprofessionnel de la volaille de Bresse (CIVB, AOC volaille de Bresse). Cette étude pilote avait un triple objectif : 1) quantifier les pertes dues à la prédation, 2) estimer la part relative des principaux prédateurs et 3) étudier les facteurs de l'environnement susceptibles de moduler ces pertes.

Les principaux enseignements de cette étude ont été :

- un taux de perte moyen « en nature » sur la zone avicole bressane de 6.3%
- la mise en évidence que les mammifères carnivores étaient responsables de 68% des pertes en volaille, essentiellement le renard, la martre et la fouine parmi les espèces citées précédemment.

Cette étude s'est heurtée à la difficulté d'identifier les prédateurs responsables et de mobiliser le monde agricole autour de cette question. Néanmoins, les pratiques d'élevage modernes (bâtiment récents, clôtures électriques ...etc) avaient à l'époque semblé avoir un effet positif sur la diminution de la prédation. Il est nécessaire ici de noter que les facteurs environnementaux à l'extérieur de l'enceinte de l'élevage n'avait pas du tout été pris en

compte. Une autre difficulté rencontrée avait été le manque de connaissances écologiques générales sur les espèces impliquées, en particulier la martre et la fouine.

Historique du bocage Bressan : destruction progressive et réhabilitation en cours

Comme dans d'autres régions dans le monde et en France, le bocage bressan a souffert du développement de l'agriculture intensive dans la seconde moitié du XX^{ème} siècle. En effet, dès les années 1960, le développement agricole dans cette zone s'est appuyé sur la modernisation et l'intensification des pratiques agricoles (grandes cultures, élevages industriels) conduisant de fait à l'augmentation des exploitations et des parcelles d'exploitation. Cela s'est traduit par le remembrement des parcelles, l'arrachage de haies et finalement par une atteinte à la spécificité du bocage bressan, même si d'autres régions comme la Bretagne ont pu souffrir davantage que la Bresse.

Depuis une grosse dizaine d'années, une prise de conscience citoyenne et écologique s'est réalisée sur l'importance de la préservation des paysages bocagers, par la mise en place de programmes de sauvegarde et de restauration au niveau Européen, national et régional. En Bresse, c'est à la Communauté de communes de Montrevel-en-Bresse (Cap 3B syndicat mixte du bassin de Bourg en Bresse) que l'on doit le premier programme de restauration local du bocage. Ce programme co-financé par la communauté de communes et par la région Rhône-Alpes au travers d'un Programme Local de Gestion de l'Espace (PLGE) visait à faciliter la plantation de haies aussi bien par les particuliers que par les agriculteurs : en 2008, 31 km de haies avaient pu être replantés sur la communauté de communes. Fort du succès de cette expérience, la région Rhône-Alpes a lancé en 2008 un axe intitulé « Encourager le maintien, la réhabilitation et l'entretien du bocage bressan » dans son projet stratégique agricole et de développement rural (PSADER). Outre des aides financières à la replantation, ce projet vise aussi à communiquer et former particuliers et professionnels sur les impacts positifs des haies au niveau agronomique (brise vent, régulation des parasites, limitation de l'érosion des sols et du ruissellement, pièges à nitrates...), paysager (attractivité résidentielle et touristique) et environnemental (maintien de la biodiversité) mais également à réaliser un important travail d'inventaire ciblé des haies existantes tant au niveau quantitatifs (km linéaires) que qualitatif (composition en essences végétales) sur tout le bassin bressan de Bourg-en-Bresse. Ce type de démarche de description et d'évaluation du bocage a également été mené, au travers d'un contrat territorial d'exploitation (CTE), plus au nord de la Bresse (en Saône-et-Loire), par la Fédération départementale des chasseurs de Saône-et-Loire (FDC71) en partenariat avec le CNERA « Avifaune migratrice » de l'ONCFS, la Chambre d'agriculture de Saône-et-Loire (CA71) et le Centre Régional de la Propriété Forestière (CRPF) de Bourgogne (250 km ont ainsi été plantés en 6 années). Parallèlement, la Direction Régionale de l'Environnement (DREAL) Rhône-Alpes a également placé la restauration du bocage bressan dans ses Orientations Régionales de Gestion de la Faune sauvage et d'amélioration de la qualité de ses Habitats (ORGFH) en Rhône-Alpes.

La volonté politique, l'adhésion des particuliers et des professionnels de l'agriculture à des projets de restauration devraient permettre au bocage Bressan d'être réhabilité dans un avenir assez proche, avec comme conséquence une densification du réseau de corridors écologiques.

Objectifs du projet de recherche

Pour des motivations d'ordre écologique, agronomique et sociétal, un dynamisme important du programme de réhabilitation des haies et du bocage Bressan a été observé ces dernières années. L'effet escompté d'une telle politique « trame verte » est un maintien/renforcement de la biodiversité patrimoniale et ordinaire. Toutefois, cette politique « trame verte » pourrait également bénéficier, directement ou indirectement via les chaînes trophiques, à certaines

espèces de mammifères carnivores, par ailleurs prédatrices de l'aviculture de plein air. Comment concilier une volonté forte et justifiée de réhabilitation d'un paysage régional, bénéfique à de nombreux points de vue (biodiversité de nombreux taxa animaux et végétaux) mais pouvant avoir des conséquences inattendues sur une des productions agricoles phares de cette même région ?

PoulHaieCREM a visé à évaluer le rôle potentiel des haies dans la facilitation de la prédation en zone avicole : quels éléments du paysage sont préférentiellement utilisés par les carnivores ? Ces mêmes éléments contribuent-ils à la connectivité fonctionnelle et génétique entre sous populations de carnivores ? Quels carnivores sont impliqués dans la prédation ? Quelle est l'ampleur des dommages subis par les aviculteurs ?

VOLET 1: Utilisation et sélection de l'habitat par des méso carnivores, à fine-échelle locale et à proximité d'élevages avicoles

L'objectif de ce volet était de décrire le plus finement possible l'utilisation et la sélection des différentes composantes de l'habitat dans les déplacements quotidiens des animaux afin de démontrer ou réfuter l'importance des haies comme corridor biologique chez les petits carnivores. Ce volet s'appuyait sur la technologie GPS (Global Positioning System), la seule autorisant une échelle fine de trajectométrie. En priorité ont été ciblées les trois espèces de carnivores les plus impliquées dans la prédation en élevage avicole: le renard, la fouine et la martre. Outre l'acquisition de connaissances fondamentales sur l'écologie de ces espèces, nous avons comme objectif de démontrer le rôle essentiel des haies dans les déplacements quotidiens des espèces prédatrices : quantitativement d'abord (comment et combien les animaux utilisent-ils les haies ?) puis qualitativement (quels types de haies sont utilisées en fonction de leurs conformité et composition végétale ?).

VOLET 2: Importance du réseau de haies sur la structuration génétique des populations de fouines; approche régionale par la génétique du paysage

L'utilisation quotidienne du réseau de haies par les animaux n'est pas suffisante pour démontrer que ce réseau est bénéfique pour la vitalité des populations de petits carnivores. Un des signes de vitalité de ces populations est le niveau de variabilité génétique et en particulier comment cette variabilité génétique est influencée négativement par la fragmentation de l'habitat favorable et donc, positivement, par les corridors biologiques sensés favoriser les flux de gènes entre les unités populationnelles. Le principal objectif de ce volet 2 était donc d'appréhender le rôle des éléments linéaires du paysage dans la structuration spatiale de la variabilité génétique de la fouine. Parallèlement, le même travail a été réalisé sur la population de martres de la même zone d'étude.

VOLET 3: Etat des lieux qualitatif et quantitatif de la prédation par les petits et méso carnivores en élevages avicoles; Facteurs de risques micro-environnementaux

Le volet 3 visait à évaluer l'impact quantitatif et qualitatif des prédateurs (oiseaux et petits carnivores) sur les élevages avicoles en Bresse. Un tel objectif passait par la mise en place d'un recensement précis des dommages occasionnés par ces prédateurs aussi bien en termes quantitatifs (taux de prédation) que qualitatifs (nature des dommages, nature des prédateurs). Outre la réalisation des traditionnelles enquêtes de pratique d'élevage en production animale, nous avons donné à cette enquête une orientation particulièrement écologique par la recherche des facteurs de risques micro-environnementaux, en particulier par la caractérisation du micro-environnement avoisinant les parcs avicoles. Nos résultats pourront servir de directives

d'orientation pour les programmes naissants de réhabilitation des haies afin de souligner ou non le risque potentiel de replantation de haies, ou d'autres type de végétations utilisées par les carnivores, à proximité des élevages.

Les résultats des différents volets seront présentés successivement avant d'en faire la synthèse dans la partie terminale de ce rapport.

VOLET 1: UTILISATION ET SÉLECTION DE L'HABITAT PAR LES MÉSO CARNIVORES, À FINE-ÉCHELLE LOCALE ET À PROXIMITÉ D'ÉLEVAGES AVICOLES

La principale hypothèse testée dans ce volet était de vérifier si le bocage était sélectionné par les carnivores dans leurs déplacements nocturnes et pouvait faciliter l'accès des prédateurs aux parcs avicoles. Ce questionnement avait d'autant plus de sens en Bresse que la présence du renard, de la martre et de la fouine n'est habituellement pas tolérée à proximité des élevages. Ces espèces sont chassées à tir ou par déterrage pendant la période de chasse. Elles sont également classées « nuisibles », ce statut autorisant la destruction d'individu à tir et par piégeage toute l'année. Dans ces conditions de pression forte de prélèvements (1,12 renard/km²/an) dans un habitat forestier morcellé, il est attendu que les carnivores auront essentiellement une activité nocturne et utiliseront préférentiellement le couvert lors de leur déplacements, la haie étant privilégiée pour passer d'un massif forestier à un autre.

Matériels & Méthodes

Zone d'étude

Les animaux équipés de colliers GPS ont été capturés sur un secteur de 344 km², localisé au centre de la zone de production AOC volaille de Bresse et correspondant la plus forte densité d'élevages avicoles (en 2010, 12.2 exploitations/100km², n=42 contre 5.31 exploitations/100km², n=131 pour le restant de la zone de production). Cette zone d'étude correspond également à la zone d'estimation des pertes liées à la prédation dans les élevages avicoles (volet 3), qui présente les caractéristiques de la production en volaille de Bresse. Ce secteur comprend 16 communes aux confins des départements de l'Ain et de la Saône et Loire présente un paysage de polyculture élevage composé d'une mosaïque de prairies permanentes et parcelles de culture en maïs et céréales (Figure 1). La couverture forestière extrêmement morcelée rassemble une constellation de petits massifs forestiers (54 ha en moyenne, n=1001) totalisant que 17.5 % de la superficie totale de la zone d'étude. Le bocage, réparti sur l'ensemble de cette zone totalise 3.1% de la superficie de la zone d'étude en créant des corridors écologiques entre les massifs forestiers. La présence humaine est dispersée sur l'ensemble de la zone d'étude sans zone de concentration et la densité humaine est de 33 habitants/km² en 2012 soit plus de trois fois moins que la densité moyenne française (119.8 habitants/km² en 2012).

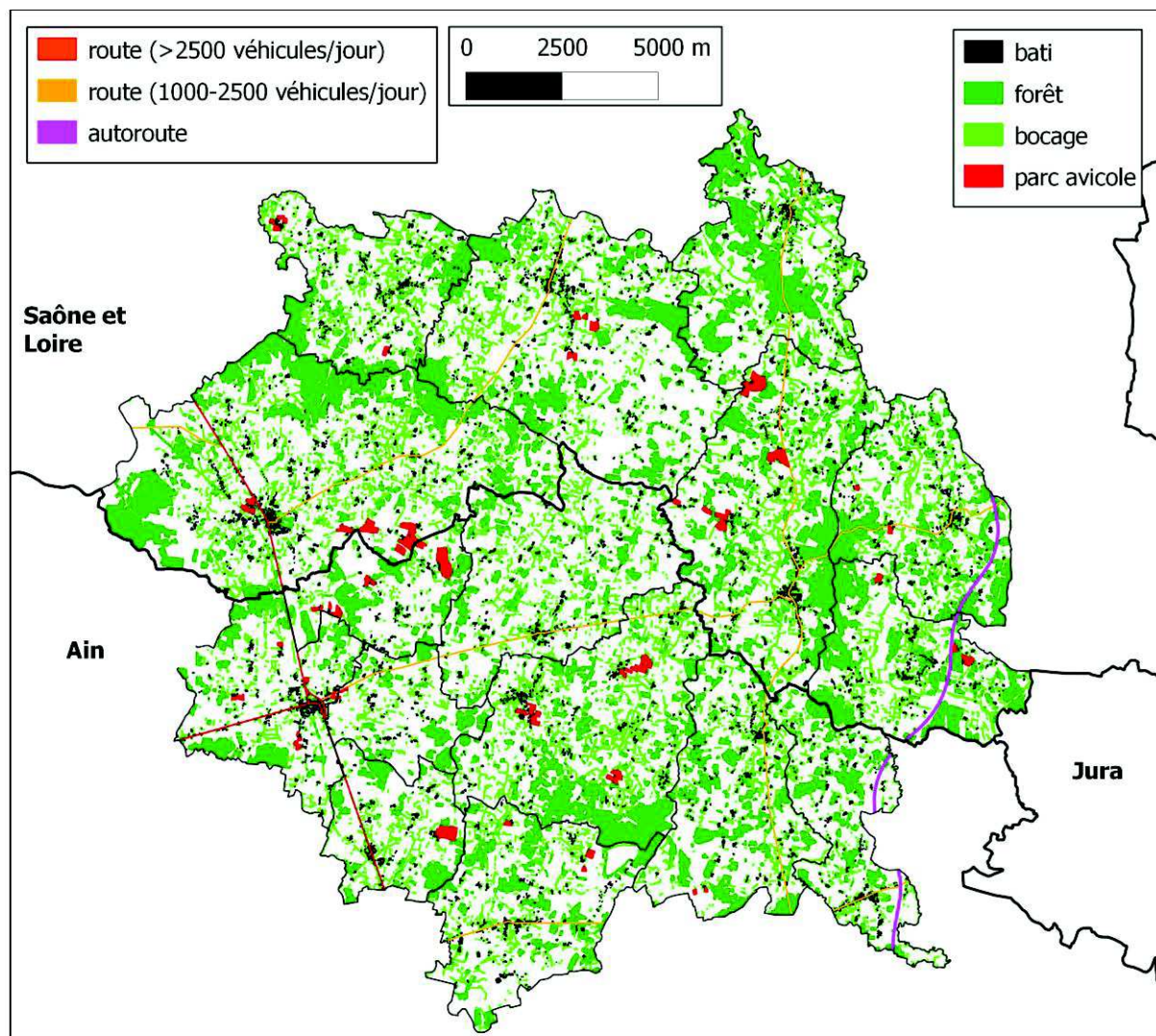


Figure 1 : Zone d'étude

Colliers GPS

Renard

Les renards ont été suivis avec des colliers VHF/GPS de la marque Lotek (Minitrak, 210 g). Les données GPS stockées dans le collier ont été téléchargées à une distance maximum de 200m. Les renards ont été localisés et approchés, deux fois par semaine, par radiogoniométrie en utilisant l'émission VHF du collier. Les colliers des renards 1 à 9 étaient également équipés d'un système « drop-off » permettant l'ouverture automatique de la sangle du collier après 10 semaines de suivi, durée de vie des batteries pour réaliser des localisations GPS, estimée par simulation. Ce système a été installé pour récupérer les colliers devant être utilisés pour le suivi de nouveau renard après le changement des batteries. Les colliers des renards 10 à 12 n'ont pas été équipés de « drop-off ».

Les colliers ont été paramétrés pour réaliser une localisation GPS toutes les 5 mn pendant 6 heures par nuit durant les phases habituelles d'activité des renards (3 heures en début de nuit et 3 heures en fin de nuit). Une erreur de paramétrage a été réalisée sur le collier du renard 3 le 26/01/2014 lors du marquage de cet animal. Les recherches GPS ont été réalisées pendant 2 heures en fin de nuit (4h30 à 6h30) au lieu de 3 heures. Cette erreur de programmation a été corrigée le 30/01/2014 pour un suivi « normal » à partir du 31/01/2014.

Pour le suivi des martres et des fouines, nous souhaitions utiliser un collier GPS de 50g maximum, adapté à la morphologie de ces espèces pour ne pas gêner les individus lors de leurs déplacements. A défaut de trouver le matériel adéquat nous avons demandé à la Dutch Otter Fondation (NL) de travailler à la conception d'un prototype. A ce jour, les différentes propositions n'ont pas respectées le cahier des charges. Aucune martre et fouine n'a été équipée. Si les nouveaux colliers donnent satisfaction, ils seront utilisés durant l'hiver 2015-2016, hors projet, afin de rentabiliser cet investissement lourd et couteux aussi bien financièrement qu'en temps.

Capture et marquage

Quatre renards femelles et 8 renards mâles ont été équipés de collier GPS, d'octobre 2013 à mars 2015 (Tableau 2). Ils étaient tous adultes sauf la première femelle, sub-adulte, capturée durant sa dispersion. Tous les renards ont été capturés par les piégeurs agréés à l'aide de piège collet à arrêt (n=7) ou lacet (n=5). Ils ont été équipés le jour même de la capture excepté pour les renards 9 et 10 qui ont été examinés le lendemain. Entre la capture et l'examen, ces deux animaux avaient été placés dans une cage dans un endroit silencieux. Lors de l'examen, les renards ont été anesthésiés à l'aide d'un mélange de Domitor® et Imalgène®. Plusieurs mesures morphologiques ont été pratiquées. Les animaux ont été équipés d'un collier et d'un transpondeur sous cutané permettant d'identifier un renard ayant perdu son collier. L'examen a également consisté à relever toutes blessures pouvant gêner la survie de ces animaux. Les lésions superficielles ont été soignées. Les animaux ont été remis en liberté, sur les lieux mêmes de la capture, à l'issue de l'examen et après s'être assuré qu'ils avaient récupéré de la narcose.

Tableau 2 : Dates et lieux des captures des renards équipés de colliers GPS

Renard	Date	Commune	Poids	Sexe	Age estimé	Allaitante
1	05/10/2013	St Trivier de Courtes (01)	4,25	femelle	Sub-adulte	non
2	24/01/2014	Cormoz (01)	8,7	femelle	Adulte	oui
3	26/01/2014	Montpont en Bresse (71)	5,75	mâle	Adulte	
4	04/05/2014	Cormoz (01)	4,7	femelle	Adulte	oui
5	10/06/2014	Cormoz (01)	5,4	femelle	Adulte	oui
6	22/06/2014	Cormoz (01)	6,7	mâle	Adulte	
7	03/07/2014	Varennes St Sauveur (71)	6	mâle	Adulte	
8	13/09/2014	Varennes St Sauveur (71)	5,75	mâle	Adulte	
9	09/11/2014	Varennes St Sauveur (71)	6,01	mâle	Adulte	
10	15/01/2015	Varennes St Sauveur (71)	7,35	mâle	Adulte	
11	13/02/2015	St Trivier de Courtes (01)	6,3	mâle	Adulte	
12	18/03/2015	Varennes St Sauveur (71)	5,8	mâle	Adulte	

Durée de suivi et reprise

Quatre renards ont été suivis moins de 13 jours (Tableau 3). Les renards 4, 5 et 7 ont été retrouvés morts les jours suivants leur remise en liberté. Il s'agissait de 2 femelles allaitantes capturées début mai et début juin, vraisemblablement fatiguées par l'élevage des jeunes et qui n'ont pas supportées le contre coup de l'anesthésie. Le renard 7 a été retrouvé mort après 7 jours de suivi. Cet animal a vraisemblablement succombé suite à une blessure due au collet qui lui entourait la taille. Enfin le renard 1, femelle sub-adulte, a été suivi pendant 12 jours, puis son signal radio a été perdu malgré de nombreuses recherches par radio-pistage sur l'ensemble de la zone d'étude. Cet animal s'est très vraisemblablement déplacé en dehors de la zone d'étude et était en cours d'émancipation. Le signal radio des colliers peut être capté dans un rayon de 3 km dans les meilleures conditions de réception. Les renards fréquentant des terriers ont été localisés mais seulement à proximité immédiate de la gueule d'entrée du terrier.

Les 8 autres renards ont été suivis au moins 49 jours. Le renard 3 suivi pendant cette durée a été tué lors d'une battue de chasse organisée par la société de chasse de Montpont-en-Bresse (71) qui ne connaissait pas la présence de cet animal. Pour les autres renards, des battues de chasse ou de destruction ont été organisées de façon ciblée en localisant au préalable l'animal à la fin de leur période de suivi. Tous les renards ont été repris lors de ces opérations mobilisant les chasseurs des environs sauf le renard 8 dont le collier s'est détaché après 10 semaines de suivi. Cet animal a échappé à la seule battue organisée pour sa reprise.

Tableau 3 : Durée du suivi GPS

Renard	Fréquentation terrier	Date fin suivi	Etat fin suivi	durée suivi (en jours)
1	non	17/10/2013	perdu	12
2	oui	21/03/2014	destruction volontaire	56
3	oui	16/03/2014	destruction involontaire	49
4	oui	16/05/2014	trouvé mort	12
5	non	10/06/2014	trouvé mort	0
6	non	23/08/2014	destruction volontaire	62
7	oui	07/07/2014	trouvé mort	4
8	non	22/11/2014	collier détaché	70
9	oui	12/01/2015	destruction volontaire	64
10	non	03/04/2015	destruction volontaire	78
11	non	29/04/2015	destruction volontaire	75
12	non	27/05/2015	destruction volontaire	70

Description des données GPS disponibles et sélection des données (Renard seulement)

Principe de la localisation GPS

Le Global Positioning System est un système de géolocalisation qui permet à un récepteur, à la surface de la terre, de pouvoir calculer sa position en réceptionnant les signaux d'au moins 4 satellites différents. Chaque signal satellitaire précise la localisation du satellite et l'heure d'émission du signal. Le récepteur calcule une pseudo distance qui le sépare du satellite en comparant les heures d'émission et de réception du signal dont les ondes électromagnétiques se propagent à la vitesse de la lumière. Cette distance est entachée d'une erreur de synchronisation des horloges du satellite et du récepteur, et de dégradations comme celles

dues à la traversée de l'atmosphère. L'erreur d'horloge peut être modélisée sur une période assez courte à partir des mesures sur plusieurs satellites. Le récepteur va résoudre un système d'équations à 4 inconnues (longitude, latitude, altitude et décalage de son horloge par rapport au temps GPS). Ce calcul est possible dès que l'on dispose des mesures relatives à quatre satellites (3D); un calcul en mode dégradé est possible avec trois satellites seulement (2D) si l'on connaît l'altitude ; lorsque plus de quatre satellites sont visibles (ce qui est très souvent le cas), le système d'équations à résoudre est surabondant : la précision du calcul est améliorée, et on peut estimer les erreurs sur la position et le temps.

La précision de la position obtenue dépend, toutes choses égales par ailleurs, de la géométrie du système : si les satellites visibles se trouvent tous dans un cône d'observation de faible ouverture angulaire, la précision sera moins bonne que s'ils sont répartis régulièrement dans un large cône. Les effets de la géométrie du système de mesure sur la précision sont décrits par un paramètre : le GDOP (**Geometric dilution of precision**) ou DOP (**Dilution of precision**), qui est proportionnel à l'inverse du volume du polyèdre formé par le récepteur et les satellites en visibilité (plus le volume sera important, plus le GDOP sera faible). Il se décompose en réalité en trois indicateurs, VDOP, HDOP, et TDOP, qui traduisent respectivement la qualité du positionnement vertical, horizontal et l'influence de la synchronisation des satellites sur la mesure. Un bon coefficient GDOP, dans le sens où il indique une mesure plutôt fiable, est proche de 1. Plus la valeur du coefficient est élevée, moins la mesure est précise

La plupart des récepteurs sont capables d'affiner leurs calculs en utilisant plus de quatre satellites (ce qui rend les résultats des calculs plus précis) tout en ôtant les sources qui semblent peu fiables, ou trop proches l'une de l'autre pour fournir une mesure correcte, comme précisé ci-dessus. Cependant, le GPS n'est pas utilisable dans toutes les situations, le signal émis par les satellites NAVSTAR étant assez faible et différents facteurs peuvent affecter la précision de la localisation : la traversée des couches de l'atmosphère avec entre autres la présence de gouttes d'eau, les simples feuilles des arbres peuvent absorber tout ou partie du signal, et l'« effet canyon » particulièrement sensible dans les gorges, en montagne (d'où son nom) ou en milieu urbain (phénomène de canyon urbain). Il consiste en l'occultation d'un satellite par le relief (un bâtiment par exemple) ; ou pire encore, en un écho du signal contre une surface qui n'empêchera pas la localisation mais fournira une localisation fautive : c'est le problème des multi-trajets des signaux GPS. D'autres erreurs, n'ayant pas de corrélation avec le milieu de prise de mesure ni la nature atmosphérique, peuvent être présentes. Ce sont des erreurs systématiques, telles les décalages orbitaux ou encore un retard dans l'horloge atomique qui calcule le temps auquel la mesure est prise. Un mauvais étalonnage du récepteur (ou autres appareils électroniques du système) peut aussi produire une erreur de mesure.

Nombre de données disponibles

Au total, 40429 recherches ont été réalisées par les colliers des 12 renards équipés (Tableau 4). Dans 6699 cas, la recherche n'a pas permis d'identifier une localisation par manque de satellites visuels disponibles. Parmi les 33730 localisations GPS disponibles, 3022 ont été éliminées par manque de précision des données. Au total 30708 localisations GPS ont été analysées représentant 1020 trajectoires pour 11 renards se déroulant sur une période de 3 heures.

Le polygone convexe minimum avec 100 % des données par individu a varié, de 2.66 à 49.11 km² selon les individus suivis plus de 49 jours (Tableau 4). Cinq de ces 8 animaux ont

fréquenté des parcs avicoles. Les 3 renards restant n'avaient pas de parc avicole dans leur domaine d'activité.

Tableau 4 : Nombres de données GPS collectées ou retenues après sélection, présentes dans les parcs avicoles ou dans une zone tampon de 200 m autour. Dans le polygone convexe minimum de 100% des données retenues (MCP 100%), nombres de parcs avicoles présents et de parcs avicoles fréquentés.

Renard	Recherches GPS	Données GPS réalisées	Données GPS retenues	Données dans parcs avicoles	Données dans zone tampon 200 m autour des parcs	MCP 100% km ²	Nombre parcs avicoles dans mcp	Nombre parcs avicoles fréquentés
1	916	765	719	7	106	25,4	19	3
2	3940	1726	1451		0	4,6	0	0
3	3606	2944	2676	30	182	4,9	5	3
4	868	420	409		0	1,5	0	0
5	0							
6	4635	4220	3639	55	30	5,2	8	6
7	278	66	63		35	0,4	1	0
8	5243	5031	4645	3	122	49,1	21	2
9	4724	4327	3884	88	669	8,6	9	3
10	5826	5362	4622	26	47	40,9	21	3
11	5591	4392	4187			16,5	0	0
12	4802	4480	4413			2,7	0	0
Total	40429	33733	30708	209	1191		84	20

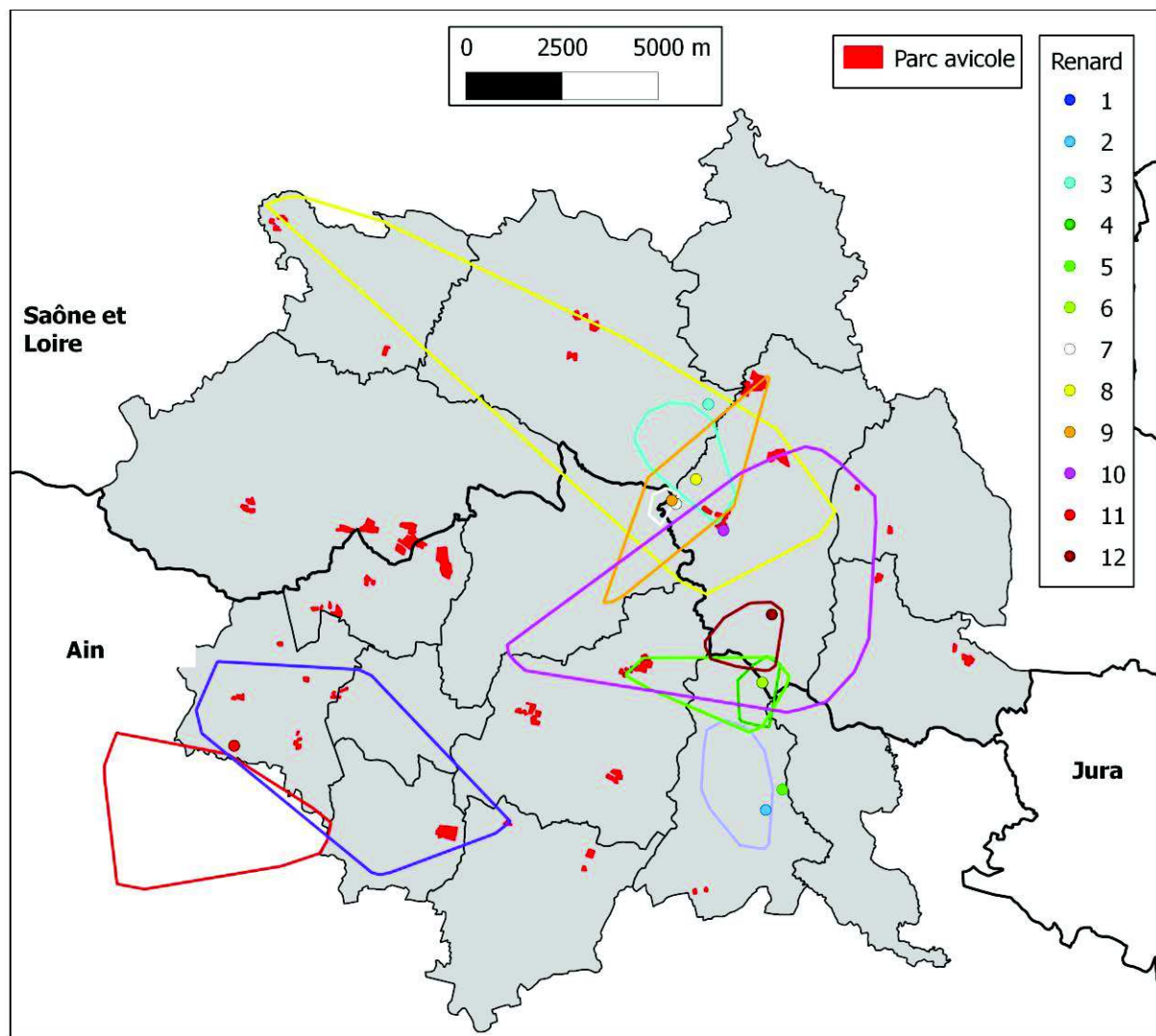


Figure 2 : Lieu de capture et polygone convexe minimum de 100% des localisations GPS pour chaque renard suivi.

Cartographie des différents éléments de l'habitat pouvant influencer le déplacement nocturne des renards.

Les analyses de l'utilisation de l'habitat ont reposé sur une cartographie la plus précise possible des éléments de l'habitat pouvant influencer le déplacement des renards. A défaut de pouvoir bénéficier de la BD Forêt (version 2) de l'IGN non encore disponible pour le département de Saône-et-Loire, il a été décidé de travailler à partir des fonds cartographiques utilisés dans le cadre du programme d'étude relatif à la dynamique des populations de martre et fouine en Bresse et actualisés à partir de la BD Ortho 2012 (IGN). Le tableau 5 décrit pour chaque élément du paysage sélectionné la méthode de digitalisation.

La cartographie utilisée a présentée plusieurs imprécisions. Les éléments forestiers (forêt, haie et couvert arbustif) ont été digitalisés à partir de la BD Ortho 2005 corrigé par la BD Ortho 2012 dont la pixellisation à 5 m a rendu les contours de chaque formation imprécise d'autant plus que la formation était petite. En cas de doute sur l'interprétation de la BD ortho 2012 la digitalisation de la BD ortho 2005 a été conservée. Entre 2005 et 2012, des formations végétales ont été coupées ou à l'inverse se sont développées. Les évolutions postérieures à 2012 n'ont pas été prises en compte. De même, la description des bâtis et des routes n'a pas été actualisée depuis 2005. Enfin, l'assolement maïs défini à partir des seules déclarations des

agriculteurs souhaitant bénéficier des aides de la PAC et qui a été pris en compte à l'échelle d'îlots de culture dont la culture principale a été le maïs, a pu être sous-estimé dans le cas de parcelles non déclarées ou déclarées pour des agriculteurs domiciliés en dehors des deux départements de la zone d'étude ou encore dans le cas d'îlots de culture dont la culture principale n'a pas été le maïs. A l'inverse, l'assolement maïs a été surestimé dans le cas d'îlots dont la culture principale a été le maïs mais comprenant également d'autres cultures.

Tableau 5 : Description des éléments du paysage pouvant influencer le déplacement nocturne des renards, pris en compte dans les analyses de sélectivité de l'habitat

Element du paysage décrit	définition
Forêt supérieure à 5 ares	- formations boisée, de superficie supérieure à 5 ares, de largeur > à 15 m, et de couvert apparent > 10% ; - polygone digitalisé à l'échelle de saisie : 1/2500^{ème}, à partir de BD ortho 2005, corrigée à partir de la BD ortho 2012 (5 m)
Forêt inférieure à 5 ares	- formations boisée, de superficie inférieure à 5 ares ; - polygone digitalisé à l'échelle de saisie : 1/2500^{ème} à partir de BD ortho 2005, corrigée à partir de la BD ortho 2012 (5 m)
Couvert arbustif	- formation végétale en phase de colonisation, - polygone digitalisé à l'échelle de saisie : 1/2500^{ème} à partir de BD ortho 2005, corrigée à partir de la BD ortho 2012 (5 m)
Haie	- formation arborescente < 25m de largeur, avec une distance de 10 m maximum entre deux arbres - zone tampon de 5m (10m de largeur totale) définie à partir d'une ligne tracée au centre de la formation linéaire, tronquée sur les formations boisées, digitalisée à l'échelle de saisie : 1/2500^{ème} à partir de BD ortho 2005, corrigée à partir de la BD ortho 2012 (5 m)
Bâti	- construction humaine permettant le gîte pour un mustélidé à l'exception des bâtis relatifs à l'élevage avicole ; - polygone digitalisé à l'échelle de saisie : 1/2500^{ème} à partir de BD ortho 2005
Autoroute A39	- zone tampon de 22m (44 m de largeur totale) définie à partir d'une ligne tracée sur le terre plein central, digitalisée à l'échelle de saisie : 1/2500 ^{ème} à partir de BD ortho 2005
Route avec trafic entre 1000 à 2500 véhicules par jour de 2002 à 2007	- Route départementale avec un trafic compris entre 1000 à 2500 véhicules par jour (*) ; - zone tampon de 4m (8m de largeur totale) définie à partir d'une ligne tracée au centre de la route, digitalisée à l'échelle de saisie : 1/2500^{ème} à partir de BD ortho 2005
Route avec trafic supérieur à 2500 véhicules par jour de 2002 à 2007	- Route départementale avec un le trafic supérieur à 2500 véhicules par jour (*) ; - zone tampon de 4m (8m de largeur totale) définie à partir d'une ligne tracée au centre de la route, digitalisée à l'échelle de saisie : 1/2500^{ème} à partir de BD ortho 2005
Assolement en maïs en 2013	- ensemble contigu de parcelles culturales exploitées par un même agriculteur dont la culture principale est le maïs; limité par des éléments facilement repérables et permanents (chemin, route, ruisseau ou autre exploitation), stable d'une année à l'autre, déclaré au registre parcellaire graphique (RGP) par les exploitants eux-mêmes pour

	bénéficier des aides de la PAC, soit à la DDT71 ou DDT de la région Rhône-Alpes; - corrigé dans le cas de chevauchement pour donner la priorité aux autres éléments du paysage
Assolement en maïs en 2014	- idem que « assolement en maïs en 2013 »

(*) sources : Conseil Général de l'Ain, Direction des routes : trafics et exploitation, Bilan 2007 (26P). Conseil Général de Saône-et-Loire, Direction des routes et des infrastructures tableau synthétique du trafic routier sur le Louhannais – données collectées entre 2002 et 2007.

Analyse de données

- i- Les trajectoires ont été dessinées en reliant les localisations par des droites selon l'ordre chronologique d'apparition des localisations.
- ii- un buffer de 5 m a été dessiné autour de chacune des 1020 trajectoires et les proportions relatives de chaque type d'habitat ont été calculées à l'intérieur des buffers. Ces proportions relatives ont été considérées comme les proportions observées ou réalisées par les renards.
- iii- Chaque trajectoire a ensuite été déplacée aléatoirement dans la zone d'étude par une rotation et une translation aléatoire mais garantissant que cette trajectoire simulée se trouvait bien dans la zone d'étude. Pour chaque trajet observé, neuf trajets simulés ont été obtenus.
- iv- Des buffers de 5m ont été tracés autour de chacune des trajectoires simulées et les proportions relatives des différentes classes d'habitat ont été calculées dans chacun de ces buffers.
- v- Une régression logistique conditionnelle a permis de tester si les proportions relatives d'habitat dans les buffers réalisés (observés) diffèrent des proportions aléatoirement observées dans les buffers simulés.

Résultats et Bilan

Aucun élément du paysage, y compris les éléments linéaires tels que les haies, n'est apparu être utilisé préférentiellement par les renards lors de leurs déplacements (Régression logistique conditionnelle, toutes probabilités critiques $p > 0.21$). En d'autres termes les renards utilisent les éléments du paysage de manière proportionnelle à leur disponibilité dans le milieu.

VOLET 2: IMPORTANCE DU RÉSEAU DE HAIES SUR LA STRUCTURATION GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS DE FOUINES; APPROCHE RÉGIONALE PAR LA GÉNÉTIQUE DU PAYSAGE

Si le volet 1 visait à décrire l'utilisation du paysage dans les déplacements quotidiens des animaux, le volet 2 a suivi une approche populationnelle pour étudier les conséquences du paysage sur la distribution de la variabilité génétique. En particulier il a visé à identifier les éléments du paysage facilitant ou freinant les flux géniques par une approche individu-centrée de génétique du paysage. Si les génotypes pour la martre étaient déjà disponibles, il a fallu d'abord développer un panel de marqueurs microsatellites pour la fouine. Ensuite, nous avons mis en œuvre les dernières méthodologies en génétique du paysage afin de comprendre comment le paysage influençait les flux génétiques.

Matériels & Méthodes

Développement des marqueurs microsatellites pour la fouine

L'idée ici était de développer des marqueurs microsatellites tétranucléotides, spécifiques de la fouine, en remplacement des marqueurs non-spécifiques utilisés jusqu'alors, et dont la diversité génétique a été jugée insuffisante pour une étude en génétique du paysage (3 ± 1.23 allèles par locus, hétérozygotie observée $H_o=0.196$). Les principales étapes du développement, mené en étroite collaboration avec le laboratoire ANTAGENE, ont été les suivantes:

a) Réalisation d'une banque microsatellites à partir d'un pool d'ADN de 14 fouines provenant de France (Bresse, $n=10$), du Portugal, d'Espagne et de Grèce)

La banque a permis d'isoler 18609 séquences brutes dont 6086 séquences avec des motifs microsatellites, puis 356 séquences microsatellites validées et exploitables (avec couples d'amorces).

b) Sélection des 30 microsatellites tétranucléotides potentiellement les plus polymorphes (parmi les 356) ; conception des 30 couples d'amorces fluorescentes en queues M13 ; mise au point des conditions d'amplification des 30 microsatellites ; évaluation du polymorphisme sur des échantillons de référence.

Nous avons retenu 30 microsatellites avec un nombre moyen de répétitions égal à 6.4 [5-11]. Une amplification correcte n'a pas été possible pour 10 microsatellites (Mfo04, 05, 10, 11, 16, 19, 22, 23, 28 et 30). Pour les 20 autres microsatellites, quatre seulement ont montré un polymorphisme moyen avec 4 à 6 allèles (Mfo06, 07, 14, 20), les 16 autres ont montré un polymorphisme très faible avec seulement 2 allèles (Figure 3).

Distribution of the number of alleles per locus (n=30)

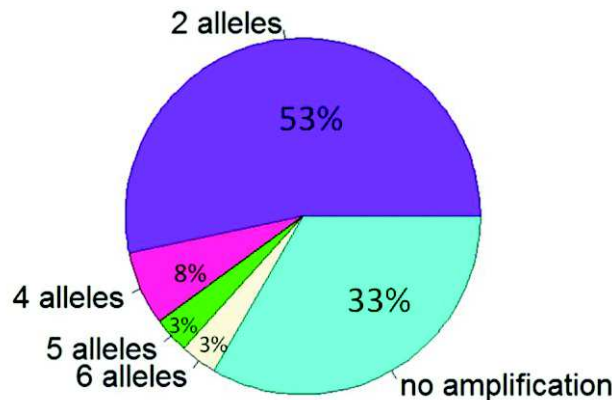


Figure 3 Graphe en secteurs du nombre d'allèles par locus

Ces résultats ont pointé une forte incohérence entre le nombre de répétitions et le nombre d'allèles observés (un marqueur avec 5 à 11 répétitions devrait être variable) et ont soulevé de nombreuses questions sur l'origine moléculaire ou populationnelle du problème: le faible polymorphisme est-il lié à une faible diversité de l'espèce ou de la population de Bresse ou à une faible variabilité des marqueurs sélectionnés? Les séquences de motifs microsatellites obtenues dans la banque correspondent-elles bien au génome de la fouine (problème de contamination)? Les conditions d'amplification permettent-elles d'amplifier les marqueurs microsatellites sélectionnés?

Afin de répondre à ces questions, ou du moins de supprimer un certain nombre de ces hypothèses, une seconde batterie d'essais moléculaires a été menée.

c) Séquençage de 2 marqueurs microsatellites Mfo09 et Mfo2 sur quatre fouines de Bresse et une fouine du Portugal afin de vérifier que la banque a bien été réalisée à partir d'ADN de fouine et pour vérifier le nombre de répétitions

Le séquençage des deux marqueurs microsatellites a confirmé que les séquences obtenues sont conformes aux séquences produites dans la banque génomique. Par conséquent, les séquences obtenues à partir de la banque génomique sont bien conformes au génome de la fouine et aux ADN de fouines dont nous disposons. Il n'y a pas eu de contamination.

d) Génotypage des fouines de Bresse (n=24) sur 10 microsatellites tétranucléotides publiés par Mafalda Basto (du Centre de Biologie Environnementale de l'université de Lisbonne, qui a fourni gratuitement les amorces pour ses 10 marqueurs)

Ce génotypage a montré un polymorphisme moyen (en moyenne 5.6 allèles), plus élevé que la diversité génétique observée sur une population de fouine du Portugal ($N_a=4.4$ allèles; données Basto et al. 2011). Par conséquent, il existe bien de la variabilité génétique dans notre population de fouines de Bresse, et chez l'espèce fouine (du moins au Portugal et en France).

Face à cette situation, la décision a été prise de s'orienter sur un multiplex mixte constitué des quatre microsatellites tétranucléotides de la banque, des 10 microsatellites tétranucléotides portugais, et de microsatellites dinucléotides complémentaires nouvellement développés à partir de la banque génomique. Pour ces microsatellites dinucléotides, nous avons repris la démarche depuis le début (sélection de 22 microsatellites dinucléotides les plus polymorphes (Mfo31 à Mfo52); conception de 22 couples d'amorces en queue M13; mise au point des conditions d'amplification des 22 microsatellites; évaluation du polymorphisme sur les

échantillons de référence). Là encore, les résultats ont été extrêmement décevants dans le sens où seulement 6 microsatellites ont amplifié correctement mais avec un niveau assez faible de polymorphisme (2-3 allèles/microsatellite). Des manipulations complémentaires sur les gradients de température et sur l'innocuité de l'utilisation de la queue M13 lors de l'amplification ont été menées sans pour autant nous apporter une explication sur cette absence de polymorphisme à la fois pour les locus di- et tétranucléotides isolés à partir de la banque génomique.

Finalement nous avons retenu un multiplex de 17 marqueurs microsatellites (Mfo06, Mfo07, Mfo14, Mfo16, Mfo20, Mfo31, Mfo41, Mfo44, Mfo53, Mfo54, Mfo55, Mfo56, Mfo57, Mfo58, Mfo59, Mfo61, Mfo62) dont les indices de diversité génétique sont donnés ci-dessous (Tableau 6). Nous n'observons pas de déséquilibre de liaison entre les loci (toutes $p > 0.08$).

Tableau 6 Nombre d'allèles (A), Hétérozygotie théorique (He) et observée (Ho) et valeur de Fis pour chaque locus. Fis en gras indiquent un écart significatif à l'équilibre d'Hardy Weinberg ($\alpha = 0.05$).

Locus	A	He	Ho	Fis
Mfo06	2	0.267	0.235	0.161
Mfo07	3	0.412	0.42	-0.001
Mfo14	5	0.541	0.485	0.111
Mfo16	4	0.549	0.536	0.042
Mfo20	2	0.142	0.164	0.037
Mfo31	4	0.608	0.59	0.042
Mfo41	6	0.593	0.528	0.12
Mfo44	4	0.525	0.509	0.056
Mfo53	3	0.45	0.442	0.052
Mfo54	6	0.765	0.784	-0.014
Mfo55	5	0.437	0.426	0.167
Mfo56	10	0.753	0.744	0.038
Mfo57	4	0.406	0.399	0.09
Mfo58	8	0.77	0.803	0.012
Mfo59	11	0.844	0.819	0.039
Mfo61	6	0.725	0.693	0.05
Mfo62	9	0.789	0.768	0.036
Mean	5	0.563	0.55	0.061
SD	2.7	0.197	0.197	0.052

Echantillons disponibles

L'échantillonnage a eu lieu de 2003 à 2008. Des prélèvements ont été effectués sur des animaux vivants capturés à l'aide de piège de catégorie 1 de type chatière ou valise afin de les équiper de collier VHF. L'autre source de prélèvements est constituée des animaux morts tués à la chasse, par piégeage ou par collision avec des véhicules. Il s'agit donc d'un échantillonnage opportuniste réalisé via un réseau de piégeurs bénévoles qui ne disposaient pas de dispositif pour relever les coordonnées du lieu de découverte de l'animal. Ainsi chaque prélèvement ($n_{\text{martre}}=126$, $n_{\text{foine}}=370$, Figure 4) a été localisé individuellement avec ses

coordonnées géographiques UTM (Universal transverse Mercator). Pour les prélèvements sur les animaux suivis par VHF, nous avons utilisé les coordonnées de la première capture de l'animal. Enfin, les prélèvements de martres ont été génotypés sur neuf marqueurs initialement développés sur la Martre américaine, *Martes americana* (Ma1, Ma2, Ma8, Ma9, Ma10, MA15, Ma19) et le Glouton, *Gulo gulo* (Gg7, Ggu454).

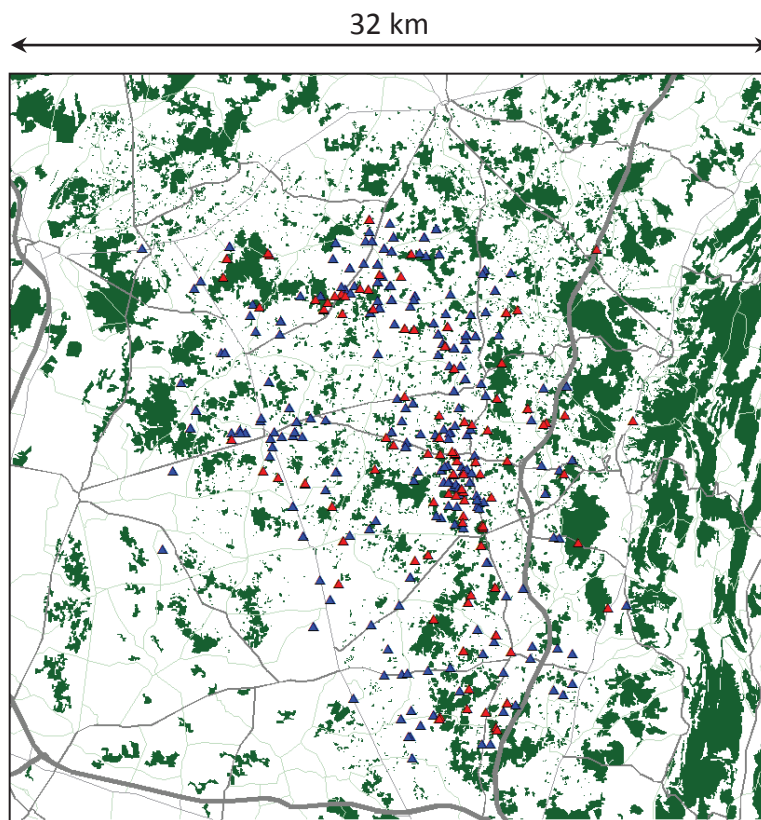


Figure 4 Prélèvement de martres (en rouge) et de fouines (en bleu)

Zone d'étude et cartographie utilisée

La zone d'étude (Figure 4) se situe dans la Bresse, avec environ 1924 km² à cheval sur les départements de l'Ain et de la Saône-et-Loire. La répartition forestière composée essentiellement de feuillus est hétérogène. Elle se décompose principalement en petits massifs forestiers, bosquets et plus rarement en de grands massifs forestiers. Le paysage bressan est également caractérisé par un bocage encore important, avec un réseau de haies plus ou moins lâche selon les endroits. On suppose d'ailleurs que ce réseau de haies et bosquets assure la continuité entre massifs forestiers. Nous avons utilisé la base Européenne d'occupation des sols CORINE Land Cover 2006 (EEA, <http://www.eea.europa.eu/publications/COR0-landcover>) pour définir les variables d'habitats. Les routes départementales et autoroutes ont été cartographiées en utilisant la base de données IGN Route 500 (Tableau 7). Nous avons également utilisé la base de données IGN Bd Ortho 2005 afin de redéfinir les haies et le bâti humain et obtenir ainsi une précision au mètre près. Neuf variables d'habitat ont été définies avec quatre classes de végétation de façon à pouvoir différencier les patches de forêt avec un fort couvert des bosquets de plus petites surfaces, des buissons et des haies, les éléments linéaires du paysage supposés fournir la connectivité fonctionnelle (Tableau 7).

Tableau 7 : Description des variables paysagères utilisées pour la cartographie de la zone d'étude

Eléments du paysage	Définition	Coefficients de friction
Autoroute	- Autoroute (circulation très dense)	100
Routes	- Routes départementales	1-50-100
Bâti	- Construction humaine permettant le gîte pour un mustélide à l'exception des bâtis relatifs à l'élevage avicole	1-50-100
Milieu ouvert	- Prairies, parcelles cultivées, pâturages, terrains d'habitation	10-50
Etangs	- Etendue d'eau importante	100
Haies	- Formation arborescente ≤ 10 m de largeur - Avec un arbre au moins tous les 10 m	5-20-50
Buissons	- Buissons et végétation pionnière	5-20-50
Bosquets	- Parcelles arborescentes d'une surface inférieure à 5 ares - Superficie > 5 ares	5-20-50
Forêt	- Formation arborescente d'une largeur de cime > 15 m - Couvert apparent > 10 %	5-20-50

Approches individu-centrée en génétique du paysage et distance du moindre coût

Les différents facteurs contribuant à la structuration spatiale de la variabilité génétique

Selon l'approche du "causal modeling" en génétique du paysage, on part du principe qu'il existe deux facteurs possibles pouvant conduire à une différenciation spatiale de la diversité génétique dans nos populations. Premièrement, deux individus peuvent être génétiquement différents parce qu'ils sont éloignés géographiquement (distance Euclidienne). Il s'agit du modèle d'isolement par la distance (*IBD*) qui prédit que la différenciation génétique augmente avec la distance Euclidienne. Deuxièmement, deux individus peuvent être génétiquement différents parce que le paysage entre eux est imperméable (*sensu* résistant) au flux géniques (distance écologique). C'est l'isolement par la résistance (*IBR*) qui prédit que la différenciation génétique entre individus augmente avec la résistance du paysage. Les éléments associés avec la résistance peuvent être à la fois des éléments du paysage (*sensu* les différents types d'habitat) ou de n'importe quel facteur environnemental comme l'altitude par exemple. Une structure génétique spatiale peut donc être due à un ou plusieurs de ces facteurs de façon non-exclusive avec quatre modèles possibles : *IBD*, *IBR_{LC}*, *IBD+IBR_{LC}* ou pas de structure. On peut tester ces facteurs en testant la corrélation entre une matrice de distances génétiques par paire et une matrice de distances Euclidiennes ou écologiques par paire.

Distances génétiques et Euclidienne entre individus

Nous avons utilisé comme distance génétique le $\hat{a}_r$ pour estimer la différenciation génétique entre individus avec le logiciel SPAGeDI 1.3a pour les deux espèces ($\hat{a}_{r_martre}$, $\hat{a}_{r_fouine}$). Les distances Euclidiennes par paire (*EuD*, utilisées pour le modèle d'*IBD*) sont calculées comme la distance en ligne droite séparant les individus indépendamment du paysage avec le logiciel R.

Construction des cartes de friction

La carte représentant tous ces éléments du paysage a été rasterisée avec une résolution de 20m en utilisant la fonction *rasterize* de la librairie *raster* du logiciel R afin de construire des cartes de friction. Les coefficients relatifs de friction, décrivant la résistance aux mouvements de chaque élément, ont été attribués aux neuf éléments du paysage en utilisant des données sur l'étude de la sélection d'habitat des martres et des fouines en Bresse et une revue de la littérature. Nous avons testé différentes combinaisons de coefficients, appelées par la suite "scenario", pour construire des cartes de friction. Ces coefficients varient entre 1 et 100 (Tab 1). Le coefficient le plus important est attribué aux éléments considérés comme infranchissables (par ex. 100 pour l'autoroute) et les plus faibles aux éléments présumés comme favorables comme la forêt (Tab 1). Les routes et bâti peuvent prendre trois différentes valeurs (1, 50 et 100) tout comme les quatre classes de végétation (5, 20, 50) alors que les milieux ouverts prennent deux valeurs (10 et 50). Les différentes combinaisons de ces coefficients de résistances nous donnent 1458 scénarios candidats pour chaque espèce.

On applique ensuite l'algorithme de Dijkstra en appliquant la fonction *costDistance* de la librairie *gdistance* du logiciel R aux 1458 scénarios candidats pour chaque espèce afin de déterminer la distance écologique entre chaque individu au sein de chaque espèce. On utilise le coût cumulé pour définir les matrices distances écologiques par paire dans chaque espèce (LCD_{martre} et LCD_{fouine}).

Optimisation des modèles de résistance

On évalue nos 1458 scénarios de résistance en testant la corrélation entre les matrices de distance génétique ($\hat{a}_i$) et le logarithme des matrices de distances écologiques (LCD) en utilisant un test de Mantel. Pour chaque espèce, la vraisemblance des différents scénarios est déterminée avec le coefficient r des tests partiels de Mantel après avoir pris en compte le logarithme de la matrice de distances Euclidienne ($\hat{a}_i \sim \log(LCD) | \log(EuD)$). Les 1458 scénarios (LCD_{martre} et LCD_{fouine}) sont ensuite classés en fonction de leur r . Le meilleur scénario est identifié à l'aide d'un pic unimodal dans les valeurs de r . S'il n'y a pas de pic, on sélectionne les scénarios du premier plateau en utilisant un "screeplot", c-à-d en retenant les scénarios localisés avant le « coude » du screeplot des valeurs r des tests partiels de Mantel. Les coefficients des scénarios sélectionnés sont ensuite moyennés. On utilise ensuite soit le meilleur scénario, soit le scénario moyen pour le « causal modeling » pour chaque espèce (LCD_{martre}^* et LCD_{fouine}^*).

Sélectionner le meilleur modèle

Pour sélectionner le meilleur modèle parmi les 4 possibles (IBD , IBR_{LC} , $IBD+IBR_{LC}$, pas de structure) dans chaque espèce, on réalise trois tests diagnostiques, c-à-d des tests partiels de Mantel (Tableau 8) en utilisant les facteurs retenus à l'étape précédente (LCD_{martre}^* et LCD_{fouine}^*) ce qui nous permet de retenir le modèle le plus plausible. L'idée générale est que pour qu'un facteur D_i soit retenu, la corrélation entre la distance génétique G et ce facteur potentiel D_i en prenant en compte l'autre facteur potentiel en compétition D (test1: $G \sim D_i | D$) doit être significatif alors que la corrélation entre G et le facteur en compétition D en prenant en compte le potentiel facteur D_i (test 2: $G \sim D | D_i$) ne soit pas significatif. Récemment a été introduit un indice du support relatif RS calculé comme $RS = r_{test1} - r_{test2}$ afin de palier au fort taux d'erreur de Type I des tests partiels de Mantel. Nous avons utilisé les RS pour identifier le ou les facteurs qui contribuent à la structure génétique spatiale, un fort RS pour un facteur potentiel D_i indique un fort support pour ce facteur.

Comment le scénario de résistance retenu contribue à la structure génétique spatiale ?

La structure génétique entre populations a été analysée avec une ACP spatiale (sPCA). Il s'agit d'une méthode multivariée qui prend en compte l'information spatiale, de façon explicite, en intégrant l'indice de Moran (I) pour détecter les structures spatiales. Ainsi, la sPCA va maximiser le produit de la variance des entités (individus ou populations) et des indices de Moran. Les entités sont ensuite disposées en fonction de leur score qui résume tous les aspects de la structure génétique. Cela permet de révéler des structures globales qui montrent une autocorrélation spatiale positive. Cette méthode ne requiert aucune hypothèse quant à l'équilibre d'Hardy-Weinberg ou l'équilibre de liaison entre locus. La fonction correspondante utilisée est issue de la librairie *adeigenet* du logiciel R. Pour définir le réseau de connexion, on utilise l'inverse de la distance par paire et on prend comme distance le meilleur scénario retenu (e.g. EuD_{martre} ou LCD_{martre}^* pour les martres). Les tests de permutations ont été réalisés afin de tester la significativité des structures globales.

Résultats

Optimisation du modèle de résistance

Aucun meilleur scénario, sur la base d'un pic unimodal dans les valeurs r des tests partiels de Mantel n'a été trouvé chez aucune des deux espèces (LCD_{martre} et LCD_{fouine}). Nous avons donc calculé la moyenne des meilleurs scénarios pour chaque espèce. Pour la martre, sans la présence d'un « coude » sur le screeplot des r des tests partiels de Mantel, nous avons calculé la moyenne sur les 21 scénarios significatifs ($r_{moyen}=0.09$) pour définir le meilleur scénario LCD_{martre}^* . Pour la fouine, on a calculé la moyenne pour les 18 premiers scénarios du plateau ($r_{moyen}=0.08$) pour définir le scénario LCD_{fouine}^* .

Le « causal modeling » pour évaluer les facteurs de la différenciation génétique

Pour identifier le ou les facteurs contribuant à la différenciation génétique entre individus, trois tests partiels de Mantel ont été réalisés pour chacune des espèces (test 1, test2 ; Tableau 8).

Pour la martre, les résultats n'indiquent pas de processus d' IBD sur la zone (Tableau 8, $t0_{martre}$: $r = -0.003$, $p\text{-value} = 0.6$). Le scénario moyen LCD_{martre}^* a un r de 0.09 ($p\text{-value}=0.041$) après avoir pris en compte le modèle d' IBD (Tableau 8, $t1_{martre}$) et obtient un fort support relatif (Tableau 8, $RS_{martre}=0.16$) indiquant que la différenciation génétique entre individus chez la martre est due à un isolement par résistance. Pour la fouine, les résultats indiquent un isolement par la distance sur la zone (Tableau 8, $t0_{fouine}$: $r = 0.07$, $p\text{-value}=0.0001$). Le scénario moyen LCD_{fouine}^* a un r de 0.081 ($p\text{-value}=0.005$) après avoir pris en compte le modèle d' IBD (Tab 2, $t1_{fouine}$) et obtient un fort support relatif (Tableau 8, $RS_{fouine}=0.11$) indiquant que la différenciation génétique entre individus chez la fouine est due à un isolement par la résistance.

Les scénarios moyens LCD_{martre}^* et LCD_{fouine}^* sont caractérisés par des faibles coefficients de friction pour les routes et le bâti, des coefficients modérés pour les quatre classes de végétation et des forts coefficients pour les milieux ouverts (Tableau 9, les coefficients pour l'autoroute et les étangs ont été fixés dès le départ).

Tableau 8 Tests de Mantel et tests partiels de Mantel entre les matrices de distances génétiques ($\hat{a}_r$) et Euclidienne (EuD) ou écologiques (LCD). Les matrices écologiques sont basées sur les modèles d'isolement par résistance (LCD_{martre}^* et LCD_{fouine}^*). Les p-values significatives sont en gras ($\alpha = 0.05$), n est le nombre d'individus dans chaque espèce. $\hat{a}_r \sim D_1$ correspond à un test de Mantel entre la matrice de distance génétique $\hat{a}_r$ et la matrice de distance géographique D_1 ; $G \sim D_1 | D_2$ correspond à un test partiel de Mantel entre la matrice de distance génétique et la matrice de distance géographique D_1 en prenant en compte la matrice de distance géographique D_2 . La significativité a été évaluée avec 9999 permutations

Espèce	n	Mantel test	r	p-value	RS
Martre	126	$t0_{martre}: \hat{a}_{r-martre} \sim \log(EuD_{martre})$ LC vs. EuD	-0,003	0,6	
		$t1_{martre}: \hat{a}_{r-martre} \sim \log(LCD_{martre}^*) \log(EuD_{martre})$	0,09	0,041	0,16
		$t2_{martre}: \hat{a}_{r-martre} \sim \log(EuD_{martre}) \log(LCD_{martre}^*)$	-0,07	0,96	
Fouine	370	$t0_{fouine}: \hat{a}_{r-fouine} \sim \log(EuD_{fouine})$ LC vs. EuD	0,07	0,0001	
		$t1_{fouine}: \hat{a}_{r-fouine} \sim \log(LCD_{fouine}^*) \log(EuD_{fouine})$	0,081	0,005	0,11
		$t2_{fouine}: \hat{a}_{r-fouine} \sim \log(EuD_{fouine}) \log(LCD_{fouine}^*)$	-0,028	0,86	

Tableau 9 Coefficients de friction relatifs moyen pour les scénarios LCD_{martre}^* (n=21 meilleurs scénarios LCD_{martre}) et LCD_{fouine}^* (n=18 meilleurs scénarios LCD_{fouine}). La gamme de variation des coefficients de friction est aussi indiquée.

Eléments du paysage	Martre	Fouine
Autoroute	100 [fixé]	100 [fixé]
Routes	1 [constant]	1 [constant]
Bâti	1 [constant]	1 [constant]
Milieu ouvert	50 [constant]	50 [constant]
Etangs	100 [fixé]	100 [fixé]
Haies	37 [20,50]	35 [5,50]
Buissons	24 [5,50]	24 [5,50]
Bosquets	20 [5,50]	24 [5,50]
Forêt	24 [20,50]	1 [constant]

Comment le scénario de résistance retenu contribue à la structure génétique spatiale ?

L'inverse des matrices LCD_{martre}^* et LCD_{fouine}^* ont été utilisés comme graphe de connexion pour déterminer la structure spatiale de la différenciation génétique de la martre et de la fouine respectivement. Une structure globale significative n'a été détectée que pour les fouines et projetée sur la carte de la zone d'étude (Figure 5, p-value = 0.28 pour les martres, p-value =

$<10^{-3}$ pour les fouines). Il semble y avoir une différenciation nord-sud entre deux groupes génétiquement différents au niveau de la route départementale D2 (Figure 5). Bien que non significative, cette structure est aussi présente chez les martres.

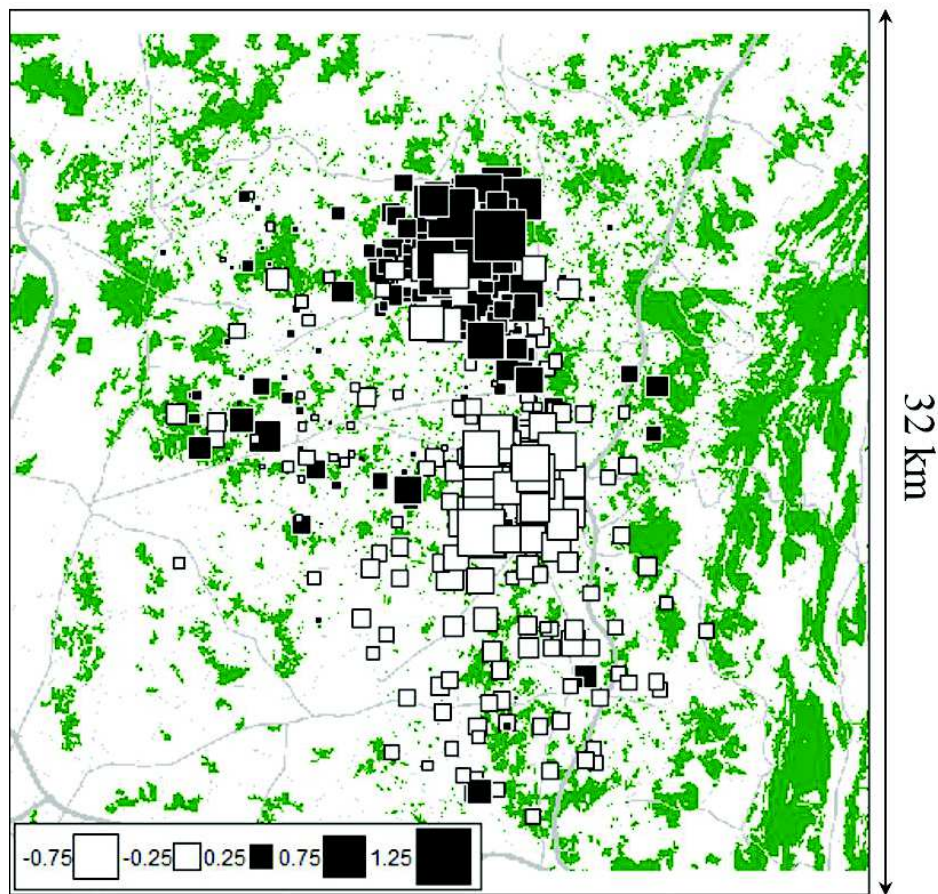


Figure 5 Structure globale sur le premier axe de la sPCA pour les fouines. Les scores individuels sont représentés avec des carrés de taille proportionnelle au score de façon à ce que la différenciation maximale soit entre les grands carrés noirs et les grands carrés blancs.

Principales conclusions

On observe des niveaux de structuration génétique similaires pour les deux espèces. Les corrélations entre distances génétiques et distance géographiques sont assez faibles, ce qui signifie que la connectivité sur la zone d'étude n'est, actuellement, pas un problème pour la persistance des deux espèces. De plus, les scénarios moyens de friction sélectionnés sont similaires pour les deux espèces. Ainsi, malgré une sélection d'habitat différente chez les adultes des deux espèces, la réussite de la dispersion est conditionnée par les mêmes éléments du paysage pour les deux espèces.

Le bâti humain, les routes et les milieux ouverts n'agissent pas comme des barrières imperméables comme le montrent les coefficients de friction faibles à modérés. La martre est souvent décrite comme évitant les zones anthropisées et les milieux ouverts mais de tels milieux ne semblent pas empêcher complètement la dispersion des martres en Bresse. Le bâti humain est fortement dispersé sur la zone d'étude et, comme dans les habitats ruraux typiques en France, il n'y a pas de grosses agglomérations ou de fortes concentrations d'activités humaines. La fouine quant à elle, est souvent décrite comme une espèce synanthropique.

Les routes sont pour la plupart de petites routes de campagne avec un trafic moyen, et particulièrement faible la nuit durant la période d'activité des martres. Et des faibles coefficients de friction ne signifient pas forcément que les individus vont utiliser ces éléments du paysage, mais plutôt que ces éléments ne sont pas problématiques pour les flux géniques. Par exemple, les collisions routières sont la seconde cause de mortalité sur notre zone d'étude. Les quatre classes de végétations ont aussi des coefficients faibles à modérés. Notre hypothèse était que la connectivité sur la zone d'étude serait préservée grâce au réseau de haies, caractéristique de la zone, jouant le rôle de corridor entre les patches de forêt. Mais il n'y a pas d'élément pour confirmer l'hypothèse que les haies fournissent plus de connectivité que les autres classes de végétation, le couvert arboré dans son ensemble participant à la connectivité fonctionnelle. Nos résultats font écho à une étude récente en génétique du paysage dans un paysage similaire du Pays Basque où la forêt autant que les buissons assurent la connectivité pour une population de martre. Avec seulement 21% de couvert forestier, la Bresse a un faible couvert forestier fortement fragmenté. Il apparaît qu'un tel habitat n'est clairement pas néfaste pour la connectivité fonctionnelle et cela illustre, comme d'autres études avant la nôtre, que les populations de martres sont capables de faire face à des paysages forestiers fragmentés. Il a été prédit que les populations de martres Américaines devraient être affectées par la fragmentation de l'habitat forestier en dessous d'un certain seuil de quantité d'habitat d'environ 20 à 30 %. Ce seuil critique est souvent invoqué comme un facteur déclenchant l'effet néfaste de la fragmentation et de la perte d'habitat. Nos résultats suggèrent que la martre pourrait être plus plastique que la martre Américaine. Le niveau de fragmentation en Bresse ne serait donc pas encore assez important pour rendre les mouvements entre les patches forestiers suffisamment coûteux pour forcer les individus à utiliser les haies pour disperser. La fouine n'est pas décrite comme une espèce particulièrement inféodée aux zones forestières, cependant nos résultats montrent que ces zones sont nécessaires, au même titre que les autres classes de végétation sur la zone d'étude. Elle pourrait donc être également affectée par une diminution trop prononcée de la végétation, rendant coûteux les déplacements en milieu ouvert.

Le fait que la connectivité passe par les mêmes éléments du paysage pour les deux espèces rend la création de mesures de gestion plus aisée. Malgré des différences écologiques bien connues, la préservation de la connectivité sur la zone d'étude passera principalement par des politiques de préservation du couvert arboré.

Deux facteurs méthodologiques peuvent affecter la comparaison de la structure génétique spatiale entre les deux espèces, le nombre d'individus échantillonnés et les marqueurs génétiques utilisés. Environ deux fois plus de fouines ont été échantillonnées et les martres n'ont été génotypées que sur sept marqueurs microsatellites non spécifiques alors que les fouines ont été génotypées sur 17 marqueurs spécifiques. Ces deux facteurs sont susceptibles d'impacter la puissance des inférences en génétique du paysage. Ainsi, bien que les valeurs de structure génétique soient similaires entre les deux espèces, comparativement aux fouines, les martres pourraient être encore plus structurées spatialement que ce que l'on a trouvé. Il faut donc interpréter ces résultats avec circonspection.

Bilan : il n'a pas été montré de rôle majeur du réseau de haie sur la connectivité fonctionnelle des populations de martres et de fouines en zone Bressanne. Aucun élément du paysage ne semble favoriser ou freiner majoritairement les flux de gènes chez ces deux espèces qui semblent donc, au niveau génétique, tout à fait capable de fonctionner dans ce paysage bocager et fragmenté Bressan. Néanmoins, le couvert arboré participe à la

connectivité fonctionnelle et toute diminution de ce dernier pourrait avoir des conséquences sur les flux de gènes dans la zone d'étude.

VOLET 3: ETAT DES LIEUX QUALITATIF ET QUANTITATIF DE LA PRÉDATION PAR LES PETITS ET MÉSO CARNIVORES EN ÉLEVAGES AVICOLES; FACTEURS DE RISQUES MICRO-ENVIRONNEMENTAUX

Dans un contexte agricole local où l'on constate la disparition progressive des élevages familiaux et une recrudescence possible de la prédation, la chambre d'agriculture de l'Ain (CA01) et le CIVB ont fait part de leur souhait d'effectuer une réévaluation de l'impact quantitatif et qualitatif des prédateurs (oiseaux et petits carnivores) sur les élevages avicoles en Bresse, 13 ans après la précédente étude.

Une telle étude passe par la mise en place d'un recensement précis des dommages occasionnés par ces prédateurs aussi bien en termes quantitatifs (taux de prédation) que qualitatifs (nature des dommages, nature des prédateurs). Notre programme de recherche a donc obtenu le soutien entier des différents acteurs institutionnels de la filière avicole (CA01, CA71, CIVB, Institut technique de l'aviculture ITAVI).

Avec comme modèle de départ l'étude de 2000 et en relation étroite avec les partenaires de ce projet de recherche, les étapes de la réalisation de ce 3^e volet étaient :

Prise de contacts et recrutement des éleveurs dans le panel de l'enquête.

L'objectif de ce volet 3 était de compter sur la collaboration d'un maximum d'élevages. Il fallait identifier plusieurs éleveurs particulièrement motivés par notre projet.

Construction de la procédure de récolte des données.

La récolte des informations devait prendre, à des fins évidentes de comparaison, la même forme que lors de l'enquête de 2000. A savoir, une méthodologie couplant un travail de comptage de poulets effectués à intervalles de temps réguliers à la sortie des poulaillers, le matin, et des expertises effectuées sur le terrain par des personnes formées dès qu'un problème était détecté. Parallèlement au suivi des dommages, une typologie des élevages du panel devait être réalisée sur des critères de micro-environnement local afin d'intégrer à l'analyse des facteurs de risques non seulement les pratiques d'élevages (comme en 2000) mais également l'environnement adjacent aux élevages. Chaque élevage du panel devait donc être caractérisé par des mesures quantitatives des dommages occasionnés aux poulets d'une part, et, d'autre part, par un micro-environnement local et des pratiques d'élevages détaillées. Quatre élevages devaient être également caractérisés par des mesures qualitatives de la prédation.

Résultats attendus.

Le 1er objectif du volet 3 était de réactualiser l'enquête de 2000. Nous souhaitions donner à cette enquête une dimension écologique absente en 2000 par la recherche des facteurs de risques micro-environnementaux, en particulier la présence plus ou moins importante de corridors biologiques à proximité des élevages. Nos résultats devraient pouvoir servir de directives d'orientation pour les programmes naissants de réhabilitation des haies afin de leur souligner ou non le risque potentiel de replantation de haies à proximité des élevages. En outre, ce type d'étude, rare en France, devrait permettre d'apporter des éléments fiables dans le débat « nuisibles » par la quantification de la prédation par les petits et méso carnivores sur les élevages avicoles. La connaissance des facteurs micro-environnementaux devrait également permettre d'optimiser les conditions de contrôle des prédateurs « nuisibles » pour limiter les dommages aux activités avicoles tout en limitant l'effet sur les populations, assurant ainsi un bon état de conservation des espèces.

Matériels & Méthodes

Constitution du panel d'éleveurs

En 2012, 36 agriculteurs élèvent des volailles de Bresse AOC sur la zone d'étude retenue, en activité principale (n=13) ou en activité complémentaire (n=23), répartis sur 13 des 16 communes que comprend cette zone d'étude (Figure 6). Ils représentent 21.6 % des 167 éleveurs de volailles encore présents sur la zone AOC « poulets de Bresse », alors que 329 étaient présents en 2000.

Pour ce 3^e volet de PoulHaieCREM, l'objectif était de faire participer un maximum d'éleveurs de la zone d'étude afin de constituer le plus large panel possible. L'intégralité des 36 éleveurs a donc été contactée et conviée à une réunion d'informations sur le projet, début avril 2012. Seuls 6 éleveurs se sont alors présentés ; la décision a donc été prise de les contacter un par un, d'abord au téléphone pour une présentation succincte du projet, puis par une visite à domicile. A la suite de ce « démarchage », 25 éleveurs ont accepté de faire partie de l'étude (Figure 6). Parmi les refus évoqués, certains ont invoqué un manque de temps (n=4), d'autres qu'ils n'avaient pas besoin d'une telle étude pour gérer les problèmes de prédation (n=5), et deux n'ont pas pu être contactés.

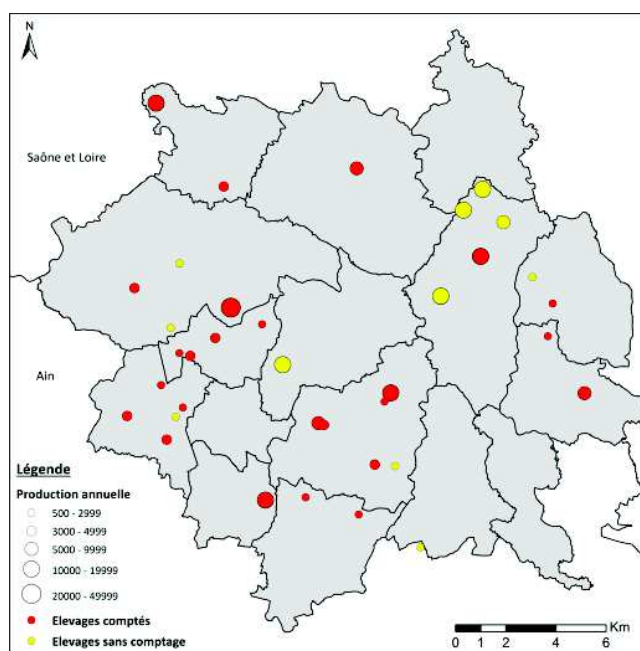


Figure 6 : Localisation des élevages de volailles AOC de la zone d'étude, selon leur production annuelle (en rouge ceux faisant partie du panel d'éleveurs recrutés, en jaune ceux ayant refusé d'en faire partie).

Le panel d'éleveurs ainsi recrutés est représentatif de la diversité des élevages de la zone d'étude (Test de Kolmogorov-Smirnov entre « Réseau » et « Total » de Tableau 10, $p=0.9996$), en termes de production annuelle (c'est-à-dire du nombre de poussins mis en place à l'année) (Figure 6).

Tableau 10 : Comparaison de la taille des exploitations en 2012 sur la zone d'étude (réseau d'éleveurs et hors réseau) et de l'ensemble de la zone AOC « volailles de Bresse » (source C.I.V.B).

Nombre de poussins mis en place à l'année	Zone d'étude			Ensemble de la zone AOC « volailles de Bresse »
	Réseau	Hors réseau	Total	
1 – 499	0	0	0	5 (3 %)
500 – 2999	9 (25 %)	6 (17 %)	15 (42 %)	61 (37 %)
3000 – 4999	8 (22 %)	0	8 (22 %)	39 (23 %)
5000 – 9999	3 (8 %)	1 (3 %)	4 (11 %)	34 (20 %)
10000 – 19999	4 (11 %)	4 (11 %)	8 (22 %)	24 (14 %)
20000 – 49999	1 (3 %)	0	1 (3 %)	4 (2 %)
Total	25 (69 %)	11 (31 %)	36	167

Le nombre d'éleveurs est équivalent à celui recruté par Gros et al. (27 éleveurs en 2000), mais comme la superficie de la zone d'étude est plus restreinte, les élevages à visiter sont beaucoup plus proches les uns des autres, ce qui n'est pas négligeable d'un point de vue logistique. Parmi les éleveurs de la zone d'étude, 8 étaient déjà en activité en 2000 dont 2 avaient fait l'objet de suivis par comptages de lots. Cependant, ces 2 éleveurs n'ont pas souhaité intégrer le réseau de la nouvelle étude. Aucun des 25 élevages nouvellement recrutés n'a donc bénéficié d'un double suivi.

Caractéristiques de l'élevage de poulet de Bresse AOC

Le décret du 18 décembre 2009 relatif à l'appellation d'origine contrôlée « Volaille de Bresse » ou « Poulet de Bresse », « Poularde de Bresse », « Chapon de Bresse » encadre la production de volaille AOC et fixe les règles à respecter, notamment par les éleveurs.

Après une période de démarrage de 35 jours maximum, en poussinière ou directement dans le poulailler, les poussins doivent pouvoir sortir sur les parcours herbeux, clôturés ou non. Cette période de liberté coïncide avec le moment où ils changent d'alimentation : les ressources du parcours (herbes, mollusques, insectes, etc.) doivent alors constituer une part importante de leur ration, à laquelle se rajoutent des céréales et des produits laitiers. A partir de ce moment, les poulaillers doivent être ouverts tous les matins afin de permettre une libre circulation des volailles sur le parcours.

Les poussins sont mis en place par lots de 700 par bâtiment au maximum. La surface minimale de parcours disponible doit être de 10 m² par poulet. La durée de présence des volailles sur un parcours doit être de 9 semaines au minimum pour les poulets, 11 semaines au minimum pour les poulardes et 23 semaines au minimum pour les chapons. La durée moyenne de liberté pour un poulet est ainsi de 3 à 4 mois.

Les parcours herbeux sont constitués de prairies permanentes ou de prairies temporaires de plus d'un an. L'entretien des parcours est effectué par fauche, pâture ou broyage et doit permettre de conserver une hauteur de végétation adaptée à la taille des volailles. Les parcours doivent également comporter 25 mètres linéaires de haies minimum par hectare, afin de prodiguer des zones de refuge, à l'ombre, pour les volailles.

Une fois la période de croissance sur parcours herbeux terminée, les poulets sont mis en épinette durant 10 jours minimum (3 semaines minimum pour les poulardes et 4 semaines minimum pour les chapons). Cette période de finition, où les poulets sont encagés et nourris principalement avec du maïs, permet de parfaire leur engraissement.

Dans la présente étude, sur la prédation des volailles de plein air, il est important de noter que les poulets AOC de Bresse évoluent :

- de l'aube au crépuscule ;
- pendant 9 semaines au minimum ;
- sur des parcours herbeux d'au minimum un demi-hectare, parfois partiellement clôturés, voire non clôturés ;
- au milieu d'éléments arborés, connectés ou non aux corridors forestiers de l'environnement.

Etude quantitative des dommages : estimation du taux de pertes

Protocole de comptages

Des lots de poulets ont été suivis chez chacun des 25 éleveurs recrutés sur la zone d'étude afin d'estimer leurs taux de pertes. Pour ce faire, chaque lot a été compté toutes les deux semaines, entre la première sortie des poussins des poulaillers et la mise en épinette des derniers animaux. Le premier comptage avait lieu deux semaines après la première sortie, pour laisser le temps aux poussins de s'adapter à leur nouvel environnement et ne pas perturber ainsi la production.

A chaque comptage, les poulets déjà présents sur le parcours étaient dénombrés avant l'ouverture du poulailler, et à la fin, ceux ne voulant pas sortir étaient également comptés manuellement. Il était également demandé à l'éleveur :

- le nombre d'animaux morts par maladie ou problèmes liés à l'élevage depuis le dernier comptage ;
- le nombre d'animaux morts par prédation (quand l'éleveur était capable d'identifier un acte de prédation sur un cadavre retrouvé) et si possible la nature du prédateur ;
- le nombre d'animaux pour lesquels l'origine de la mort n'était pas connue mais pour lesquels on pouvait écarter tout acte de prédation ;
- le nombre d'animaux mis en épinette, en cas d'enlèvements étalés sur plusieurs semaines.

Les comptages ont été effectués à l'aide d'une caméra numérique, fixée à l'extrémité d'un piquet. Ce piquet était planté dans le sol à 2-3m de la porte du poulailler, incliné de manière à filmer en plongée la sortie des animaux (Figure 7). Le système était installé et retiré à chaque comptage, pour ne pas gêner l'éleveur dans sa gestion du parcours.



Figure 7 : Dispositif de comptage vidéo des lots de volaille AOC de Bresse.

Les vidéos ont ensuite été analysées au bureau à l'aide du logiciel libre « Kinovea », qui permet une lecture ralentie, voire image par image, ce qui facilite grandement le comptage. Ce dispositif de comptage a été choisi pour plusieurs raisons :

- il est rapide à installer et à mettre en œuvre (les animaux ne sont pas obligés de sortir un à un du bâtiment), ce qui permet de ne pas mobiliser l'éleveur trop longtemps (~ 10-15min) et de suivre plusieurs lots dans la même matinée (entre 3 et 4 élevages différents, selon la distance entre eux) ;
- le système est plutôt discret donc les animaux ne sont pas trop stressés par la présence d'une personne inconnue en face d'eux et sortent alors normalement ;
- la vidéo numérique permet de réduire la marge d'erreur par rapport au comptage manuel car elle permet de faire des arrêts sur image, de revenir en arrière en cas de doute, alors qu'avec le comptage manuel, aucune erreur d'inattention n'est tolérée.

Estimation des taux de pertes

Les taux de pertes ont été calculés à partir de l'effectif de poussins à la première sortie sur le parcours herbeux. Cet effectif initial (Eff_i) a été obtenu en soustrayant tous les poussins morts en poussinière du nombre total de poussins mis en place à J0. Les pertes en poussinière sont dues à des problèmes sanitaires ou de conduite d'élevage car les bâtiments sont hermétiques aux prédateurs pendant cette période. L'effectif initial ainsi choisi correspond donc au nombre d'animaux susceptibles d'être prédatés jusqu'à la mise en épinette.

A partir de cet effectif initial et des comptages réalisés toutes les deux semaines, trois séries de taux de pertes différents ont ensuite été calculées, à savoir :

- **le taux de pertes liées à l'élevage**, dans lequel on inclut les animaux morts de maladies, de problèmes de conduite d'élevage, ou encore d'origine inconnue mais pour lesquels on peut exclure tout acte de prédation.

- **le taux de pertes en nature** : il correspond à l'effectif initial auquel on soustrait le nombre d'animaux comptés (Eff_t) et les pertes liées à l'élevage ($Elv_{i,t}$).

$$\text{Taux de pertes} = \frac{(Eff_i - Eff_t - Elv_{i,t})}{Eff_i}$$

- **le taux de pertes d'origine inconnue** : ces pertes correspondent aux animaux qui n'ont jamais pu être retrouvés. On peut faire l'hypothèse que ces animaux ont été prédatés car il est difficile d'imaginer l'établissement d'une population sauvage de poulets de Bresse. Mais comme on ne peut pas écarter le vol de ces animaux par des humains malintentionnés, on ne peut pas les classer avec certitude comme cas de prédation. Pour obtenir ce taux, on soustrait donc le nombre d'animaux morts par prédation ($Pred_t$) à la formule précédente.

$$\text{Taux de pertes d'origine inconnue} = \frac{(Eff_i - Eff_t - Elv_{i,t} - Pred_t)}{Eff_i}$$

Le taux de pertes en nature inclut donc les pertes d'origine inconnue et les pertes attribuées à des cas de prédation constatés par l'éleveur et/ou le compteur (cadavres ou plumées retrouvés, observations visuelles d'un acte de prédation).

Comparaison avec l'étude précédente de 2000

Pour comparer le taux de pertes en nature de la présente étude avec celui obtenu lors de la précédente étude en 2000, il a fallu utiliser la même formule de calcul. L'effectif initial alors utilisé correspondait au nombre de poussins mis en place à J0. Le taux de pertes en nature de 2014 a donc été recalculé pour correspondre à la même définition.

Etude qualitative des dommages : mise en évidence du cortège de prédateurs

L'objectif de cette partie était d'identifier les prédateurs responsables des dommages sur les volailles AOC de Bresse. Un cortège de prédateurs avait été mis en évidence dans l'étude précédente avec pour chaque espèce ou famille de prédateurs une part de responsabilité en termes d'actes de prédation et de nombre de poulets prédatés. Le but ici était donc de vérifier si, une douzaine d'années après, ce cortège de prédateurs et leurs parts de responsabilité avaient évolué.

Cette partie de l'étude a été effectuée un an après le début des suivis quantitatifs des dommages, ce qui a permis d'avoir une vision d'ensemble du phénomène de prédation sur la zone d'étude. Pour ce volet, quatre élevages ont été retenus parmi les 25 composants le panel. Ces quatre élevages avaient la particularité de présenter des taux de pertes en nature relativement importants (voir résultats) mais des cortèges de prédateurs, à première vue, différents. En outre, pour des raisons logistiques, il ne nous a pas été possible de suivre plus de quatre élevages avec ce degré de finesse.

Dans chacun de ces quatre élevages, un lot a été retenu pour un suivi par comptages et des recherches d'indices de prédation et/ou de passages de prédateurs. Contrairement aux suivis quantitatifs, ces quatre lots ont fait l'objet de deux comptages hebdomadaires. Cette fréquence

plus rapprochée a été choisie pour avoir une vision plus fine de la répartition temporelle des pertes et pouvoir éventuellement rapprocher les pertes d'effectif avec les indices retrouvés.

Après chaque comptage, une exploration minutieuse du parcours et de ses alentours proches était effectuée, afin de rechercher :

- des cadavres et/ou des plumées (restes constitués uniquement de plumes) de poulets,
- des fèces ou des empreintes de carnivores,
- des plumes de corvidés et/ou de rapaces,
- des poils de carnivores sur les clôtures du parcours.

Lorsqu'un cadavre de poulet était découvert, s'il n'était pas trop décomposé, il était conservé dans une glacière en vue d'une autopsie. L'étude précédente avait permis d'établir une clé de détermination (Annexe 2) ; elle a donc été utilisée pour mettre en évidence les prédateurs impliqués.

Dans le cas d'une découverte de plumée, l'identification du prédateur se faisait sur place. En effet, l'aspect des plumes permet de déterminer la famille du prédateur (Gros et al., 2000) :

- oiseau, si les plumes sont arrachées : la plume peut être cassée mais la base du rachis est présente ; ce critère est valable en particulier pour les rapaces qui arrachent les plumes à l'aide de leur bec.
- carnivore, si les plumes sont sectionnées : les carnivores ont tendance à couper les plumes à leur base (une partie du rachis reste fixée dans le corps de la proie) ; la cassure peut être plus ou moins nette, parfois les plumes sectionnées sont comme effilochées voire mastiquées.

Pour chaque cadavre ou plumée de poulet retrouvé, la proximité immédiate d'indices de présence d'un ou plusieurs prédateurs a également été relevée.

Par ailleurs, à chaque passage, l'éleveur a été questionné sur les cas de prédation qu'il avait pu observer depuis le passage précédent et s'il avait enlevé les cadavres retrouvés sur le parcours. Il a également été demandé aux quatre éleveurs s'ils avaient observé la présence d'un ou plusieurs prédateur(s) sur les parcours suivis. Du fait du risque de confusion entre espèces de prédateurs (martres vs. fouines, autour des palombes vs. épervier d'Europe, etc.), leur reconnaissance des différentes espèces impliquées a été testée au préalable. Des catégories plus larges (« carnivores sp. », « mustélidés », « rapaces sp. », etc.) ont été adoptées quand ils ne savaient pas différencier les espèces entre elles.

Facteurs influençant le taux de prédation

L'intégralité des parcours suivis pour les comptages de lots ont fait l'objet d'une description précise, à la fois de leurs caractéristiques intrinsèques (bâtiments, clôtures, etc.) et de leur environnement immédiat (dans un rayon de 100m autour de la périphérie du parcours). Chaque éleveur a également été interrogé sur ses pratiques d'élevage.

Dans le cas des parcours non clôturés, il a fallu délimiter arbitrairement la superficie à prospecter. Pour cela, la superficie moyenne par poulet des parcours clôturés a été calculée et vaut 15.75 m² / poulet, soit 5.75 m² de plus que la réglementation de l'AOC. La « superficie théorique » a ensuite été calculée pour chaque parcours non clôturé et un polygone de cette superficie a été tracé autour du poulailler, en suivant les limites naturelles (habitations, routes, bois, etc.) lorsqu'il y en avait.

Ces différents éléments ont ensuite été confrontés aux taux de pertes en nature calculés pour chaque parcours afin d'identifier les facteurs à risque pouvant expliquer soit les forts taux de prédation, soit au contraire les faibles taux.

Variables environnementales et techniques pouvant influencer le taux de pertes en nature

Pendant la période de suivis par comptages, chaque parcours a fait l'objet d'une description précise de ses caractéristiques, que nous avons par la suite regroupées en 6 catégories.

Le premier groupe de variables concerne les bâtiments d'élevage et les éléments suivants ont été relevés pour chaque poulailler présent sur le parcours :

- bâtiment fixe ou déplaçable ;
- bâtiment posé sur une dalle en béton ou à même le sol ;
- bâtiment en bois, en pierre ou en tôle ;
- présence ou non de trous de taille suffisamment importante pour permettre le passage d'un prédateur ($\geq 5\text{cm}$ pour une fouine) ;
- protection (par un grillage) ou non des aérations.

Quand plusieurs poulaillers étaient présents sur un même parcours, la moyenne a été faite pour les variables suivantes :

- distance à la haie (ou au bosquet) la plus proche ;
- mètre linéaire de trappe par poulet (variable qui traduit la taille de l'ouverture disponible par poulet s'ils doivent tous rentrer précipitamment dans le bâtiment).

La présence de trappes automatiques ou manuelles a également été notée mais l'utilisation du mode « automatique » pour la fermeture n'a été relevée que pour seulement 3 parcours sur 65. Comme c'est le mode de fermeture le soir qui nous intéressait (le risque de prédation est accru si tous les animaux ne sont pas rentrés dans les bâtiments d'élevage au moment où les trappes automatiques se referment) et que la modalité « automatique » était fortement minoritaire, cette variable n'a pas été retenue dans les analyses.

Le second groupe de variables rassemble toutes les caractéristiques relevées sur les parcours herbeux, en dehors des éléments arborés, à savoir :

- présence ou non de microrelief sur l'ensemble du parcours ;
- visibilité de l'intégralité du parcours depuis son centre ;
- présence ou non d'abris pour les poulets, en dehors du poulailler et des éléments arborés ;
- un ratio périmètre – superficie (indice « SHAPE » issu du logiciel FRAGSTAT), traduisant la complexité géométrique du parcours ;
- deux variables résumant les caractéristiques des clôtures entourant ou non le parcours.

Ces deux dernières variables ont été obtenues suite à une classification hiérarchique sur les résultats d'une analyse multivariée de type Hill & Smith, à partir des 5 variables décrivant les différentes combinaisons possibles de systèmes de clôtures (type de clôture(s), hauteur de la clôture, clôture uniforme, état de la clôture et présence de parties non clôturées). La première variable retenue oppose les parcours clôturés (en partie ou en totalité) aux non clôturés. La seconde variable traduit un degré de perméabilité de la clôture.

Le troisième groupe est composé des variables décrivant les éléments arborés présents dans les parcours et à leurs bordures. Ces variables sont une synthèse d'une trentaine de

paramètres (comme le nombre de strates, leur hauteur, leur largeur, etc.) qui ont permis de classer les différents tronçons de haies selon la nomenclature mise au point par des acteurs du territoire de Saône et Loire, et donc connue des acteurs du terrain (Annexe 4).

Les cinq variables suivantes ont donc été retenues :

- diversité des haies du parcours, selon la nomenclature employée ;
- densité de haies sur le parcours (rapport longueur totale / superficie du parcours) ;
- pourcentage du périmètre du parcours occupé par des haies ;
- superficie arborée du parcours (haies, bosquets et arbres isolés) ;
- distance moyenne entre les éléments arborés du parcours.

Les caractéristiques de l'environnement des parcours constituent le quatrième groupe de variables décrites. Les paramètres suivants ont été mesurés :

- présence, dans un rayon de 100m autour du parcours, de continuités entre les haies du parcours et les bois environnants. Cette continuité peut être permanente (prolongement des haies du parcours jusqu'au bois), temporaire (présence d'une culture de blé ou de maïs entre le parcours et le bois) ou les deux en même temps ;
- superficie du bois le plus proche ;
- distances au bois le plus proche, à la route la plus proche, au village le plus proche, aux habitations les plus proches, au parcours de poulet le plus proche ;
- pourcentages du périmètre du parcours en cultures, en pâtures, en prairies permanentes ;

Différents indices ont également été calculés à l'aide du logiciel FRAGSTAT, pour trois tailles de buffers (1000m, 2000m et 5000m) autour de chaque parcours. Ces indices ont été construits à partir des données d'occupation des sols de Corine Land Cover 2006, du Réseau Parcellaire Graphique de 2012 et du réseau de haies et lisières de la zone d'étude cartographié par l'ONCFS. Pour chacune des trois tailles de buffers, six indices ont été calculés :

- densité de haies et lisières ;
- indice de fragmentation du milieu (« Edge density » (ED) dans FRAGSTAT) ;
- Pourcentage de milieu urbanisé (« Percentage of Landscape » (PLAND) dans FRAGSTAT) ;
- Pourcentage de milieu ouvert ;
- Pourcentage de milieu temporairement fermé ;
- Pourcentage de milieu fermé.

Tous les chasseurs et piégeurs de la zone d'étude ont également été rencontrés au cours des deux étés de la période de terrain (2012 & 2013) afin de faire le point sur leurs prélèvements en martres, fouines et renards de l'année écoulée. Dans la mesure du possible, ces prélèvements étaient datés et localisés précisément sur une carte, afin de les rapprocher des lots de poulets suivis par comptages (Figure 8).

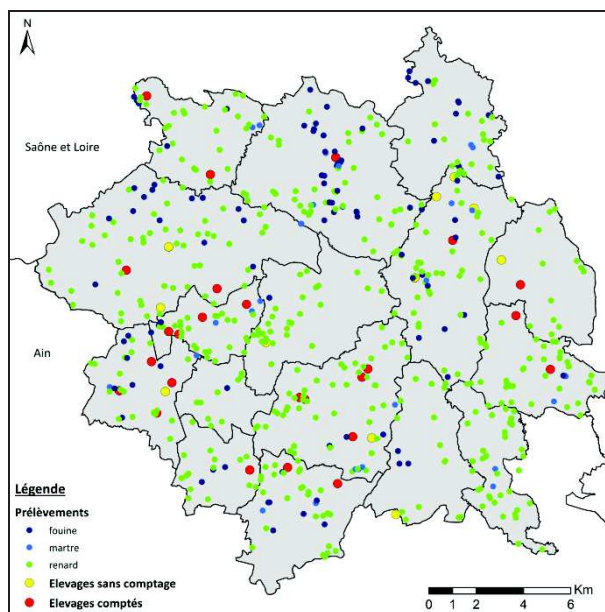


Figure 8 : Répartition des prélèvements de martres (bleu clair), fouines (bleu foncé) et renards (vert) et des élevages de poulets AOC de Bresse de la zone d'étude.

Pour chaque lot, seuls les prélèvements effectués pendant la période d'élevage des poulets ont été retenus. Ensuite, trois restrictions géographiques emboîtées ont été appliquées : un buffer de 1000m autour du parcours, un buffer de 2000m et un buffer de 5000m. Dans ces buffers, nous avons calculé le nombre total de prélèvements effectués, pour les trois espèces confondues, ainsi que la proportion d'adultes parmi les animaux d'âge connu, ce qui fait un total de 6 variables.

Une enquête auprès des chasseurs et piégeurs de la zone d'étude a également été menée pour tenter localiser un maximum de terriers de renards connus et occupés pendant les périodes de suivis (Figure 9). Pour chaque terrier qu'ils connaissaient, il leur a été demandé s'il avait été occupé ou non par du renard au cours de l'année précédente. Les terriers où l'absence de renards au cours des deux saisons était avérée ont été exclus du jeu de données. Mais cet inventaire n'est pas exhaustif, les personnes interrogées ne connaissant pas l'intégralité des fourrés, talus, bâtisses abandonnées, etc. de la zone d'étude. Les données recueillies ont tout de même permis de créer 6 variables : pour chacune des trois tailles de buffers, le nombre de terriers recensés et la proportion de ces terriers occupés avec certitude par du renard l'année du suivis du lot ont été calculés.

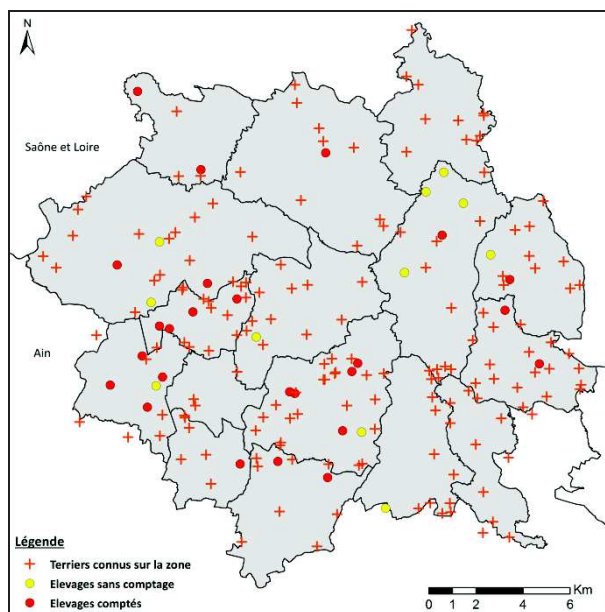


Figure 9 : Répartition des terriers connus sur la zone d'étude (croix oranges) et des élevages de poulets AOC de Bresse.

Enfin, le dernier ensemble de variables regroupe les pratiques d'élevage des éleveurs impliqués dans la présente étude. Ces éleveurs ont fait l'objet d'un entretien au cours duquel une cinquantaine de questions leur étaient posées. Cette enquête a été élaborée en étroite collaboration avec le CIVB et l'ITAVI afin de questionner les éleveurs sur un maximum de facteurs pouvant potentiellement être liés à la prédation. De leurs réponses, les 12 variables synthétiques suivantes ont été extraites :

- taux d'occupation annuel des parcours (nombre de lots dans l'année / nombre de parcours) ;
- présence ou non de poulets toute l'année sur l'exploitation ;
- ouverture ou fermeture occasionnelle des trappes par une personne tiers (voisin, employé temporaire, etc.) ;
- présence d'alimentation (céréales ou produits laitiers) à l'extérieur des bâtiments ;
- passage(s) quotidien(s) sur les parcours en dehors des ouvertures – fermetures ;
- présence d'autres animaux (bovins, ovins, équins) sur les parcours ;
- présence de chien(s) à proximité des parcours de l'exploitation ;
- devenir des carcasses de poulets ;
- devenir du fumier de la litière des bâtiments ;
- présence de systèmes d'effarouchement (épouvantail, canon automatique, etc.) sur les parcours ;
- piégeage ou non par l'éleveur, de corvidés / de carnivores / non ciblé ;
- ouverture des poulaillers volontairement retardée pour éviter les mouvements de fin de nuit des carnivores.

Classification des parcours selon leur taux de pertes final

Les éleveurs sortant parfois les poussins avant 5 semaines et ne mettant pas tous leurs poulets en épinette au même âge, les durées d'élevage sur parcours herbeux et donc le nombre de jours où les poulets sont exposés aux prédateurs varient d'un lot à l'autre. Un nombre de jours

moyen « passés à l'extérieur » a donc été calculé en faisant la moyenne des durées séparant le premier jour de sortie et la première mise en épinette. Cette durée moyenne est de 97 jours (± 15 jours), soit environ 14 (± 2) semaines passées en moyenne sur les parcours herbeux.

Pour chaque lot suivi, le taux de pertes en nature à environ 97 jours d'élevage (le comptage se rapprochant le plus de cette durée d'élevage) a été conservé pour créer la variable « taux de pertes final ». Les lots ont ensuite été classés en trois groupes selon leur niveau de prédation final :

- prédation faible : < 6.3 %, soit 20 lots ;
- prédation moyenne : $[6.3 \text{ \%} ; 15 \text{ \%}]$, soit 23 lots ;
- prédation forte : ≥ 15 %, soit 22 lots.

La valeur de 6.3 % a été choisi car elle correspond au taux de pertes à 19 semaines de l'étude précédente (Gros et al., 2000).

Cette classification des parcours en trois niveaux de prédation a été ajoutée en variable supplémentaire dans les analyses d'influence des caractéristiques environnementales, afin de mettre en évidence les facteurs liés aux forts ou faibles taux de prédation.

Résultats

Les comptages de lots se sont déroulés entre mai 2012 et septembre 2013 chez les 25 éleveurs de la zone d'étude, pour des mises en place des poussins étalées entre avril 2012 et mai 2013 (Figure 10). Au total, 70 lots ont pu être suivis, mais 5 d'entre eux ont dû être retirés des analyses pour diverses raisons (lots mélangés avec les lots voisins, comptages trop éloignés les uns des autres à cause de problèmes techniques ou météorologiques, etc.).

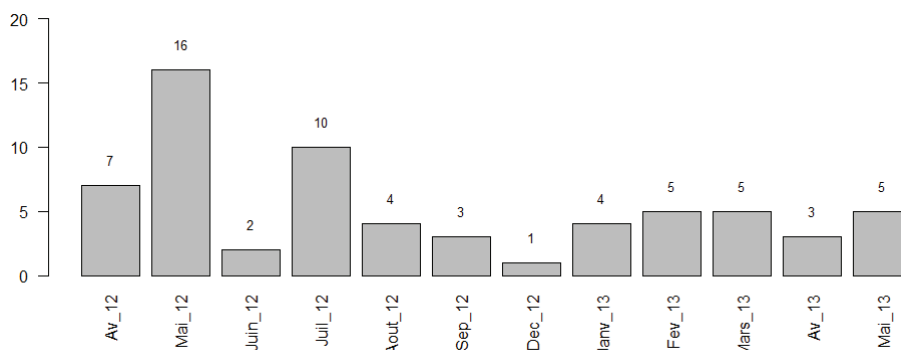


Figure 10 : Répartition des mises en place des poussins des 65 lots suivis par comptages, entre avril 2012 et mai 2013.

En moyenne, 3 lots (± 1) ont été suivis par éleveurs, pour un minimum d'un lot et un maximum de 5 lots (Figure 11). Sept parcours ont fait l'objet de deux suivis à des moments différents : 6 ont été suivis à deux saisons différentes et 1 à la même saison en 2012 puis en 2013, ce qui fait un total de 58 parcours différents. En 2000, 69 lots avaient été comptés sur 58 parcours différents.

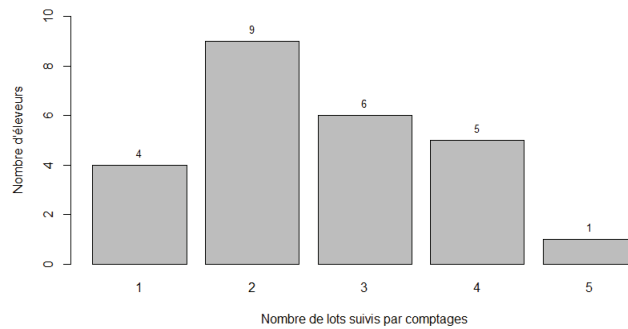


Figure 11 : Nombre de lots suivis par éleveur.

Pour les 65 lots suivis, l'âge des poulets à la date de mise en épinette (ou de la première mise en épinette, dans les cas où elle était fractionnée) a varié entre 14 et 26 semaines avec une moyenne de 19 ± 2 semaines (Figure 12). Le minimum de 9 semaines sur parcours herbeux a été respecté (5 semaines en poussinière + 9 semaines sur parcours = 14 semaines à la mise en épinette) voire largement dépassé (21 semaines sur parcours).

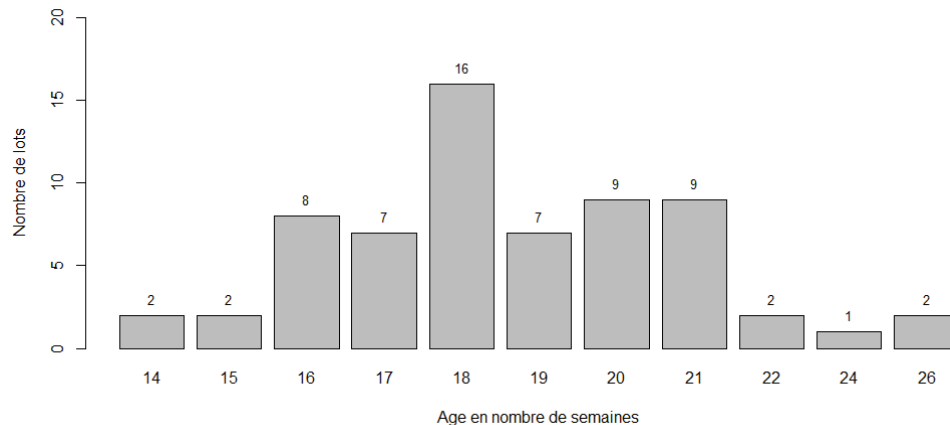


Figure 12 : Répartition des âges des poulets, en semaines, lors de la mise en épinette (ou la première mise en épinette dans les cas où elle est fractionnée).

Etude quantitative des dommages : évolution du taux de pertes dans le temps

Evolution du taux de pertes entre la première sortie sur parcours et la mise en épinette

Le taux de pertes moyen à 19 semaines est de 13.3 % (± 11.9) et le taux de pertes liées à l'élevage est évalué à 2.6 % (± 3.8) (Figure 13). Ce qui fait, à 19 semaines, un taux de pertes global de 15.9 %.

Les pertes les plus importantes sont enregistrées dès le premier comptage (5^e semaine), avec 3 % de pertes en nature, puis ensuite entre la 9^e et 11^e semaine (+ 2.6 % d'animaux perdus) et entre la 11^e et 13^e semaine (+ 1.9 % d'animaux perdus). La croissance du taux de pertes ralentit ensuite. La période critique, vis-à-vis de la prédation, se situe donc dans la première moitié de l'élevage sur parcours herbeux.

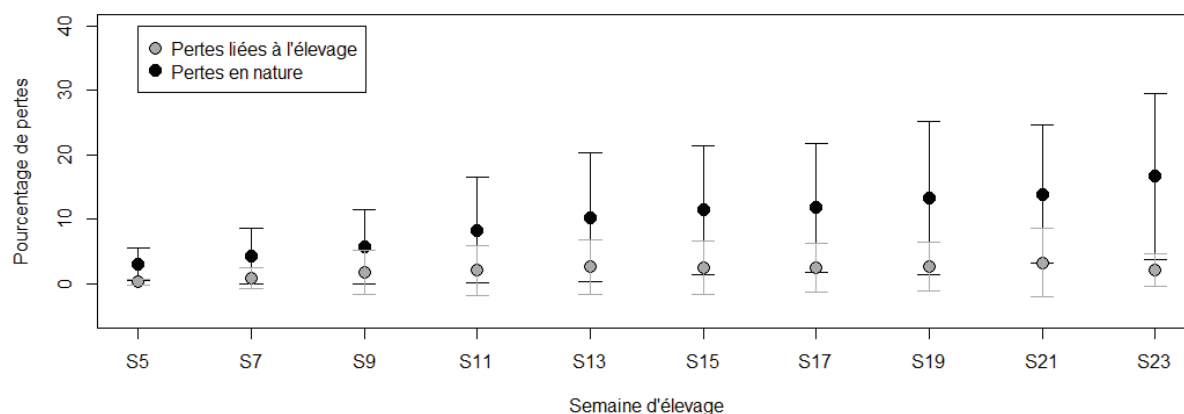


Figure 13 : Evolution du taux de pertes en nature et du taux de pertes liées à l'élevage (et intervalles de confiance à 95 %) de la première sortie sur parcours jusqu'aux mises en épinette.

Lorsque l'on regarde de plus près le taux de pertes en nature, on peut le diviser en deux catégories :

- les pertes réellement attribuées à de la prédation ;
- les pertes d'origine inconnue.

A 19 semaines, seuls 18.5 % des animaux disparus peuvent être attribués avec certitude à des cas de prédation (observations directes et/ou découvertes de cadavres). La part de pertes d'origine inconnue est prépondérante dans le taux de pertes en nature (Figure 14). A cet âge, le taux de pertes par prédation certaine est de 2.41 % (± 3.2) et les pertes les plus importantes ont également lieu dans la première moitié de la période d'élevage (+ 0.39 % entre S7 et S9 ; + 0.51 % entre S9 et S11 ; + 0.38 % entre S11 et S13).

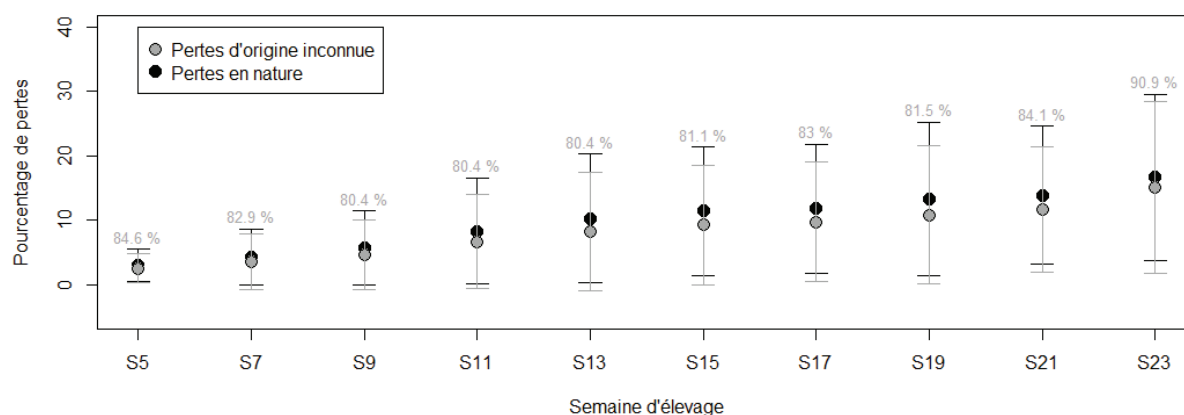


Figure 14 : Evolution du taux de pertes en nature et du taux de pertes d'origine inconnue (et intervalles de confiance à 95 %) de la première sortie sur parcours jusqu'aux mises en épinette. Les % correspondent à la part des pertes d'origine inconnue dans les pertes en nature.

Mais ce taux moyen de pertes en nature masque une forte variabilité d'un parcours à l'autre. Comme on peut le constater sur la Figure 15, certains lots ont un taux de pertes en nature proche de 0 alors que d'autres avoisinent les 50 %.

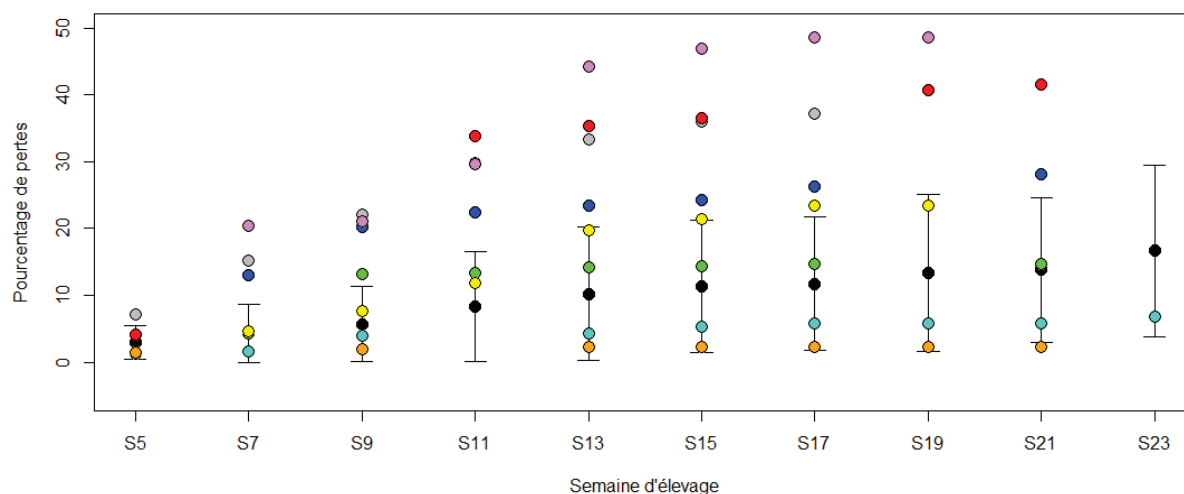


Figure 15 : Evolution du taux moyen de pertes en nature (en noir) et des taux de pertes en nature de 8 des 65 lots suivis (en couleurs) de la première sortie sur parcours jusqu'aux mises en épinette.

Cette disparité entre les taux de pertes en nature est également présente spatialement sur l'ensemble de la zone d'étude : les 6 lots suivis à l'Est présentent des taux de pertes inférieurs à la moyenne actuelle, et même inférieurs à la moyenne de l'étude précédente pour 5 d'entre eux. Sur le reste de la zone d'étude, les situations sont plus contrastées et cette hétérogénéité se retrouve également à l'échelle, plus locale, d'une commune voire d'une exploitation agricole (Figure 16).

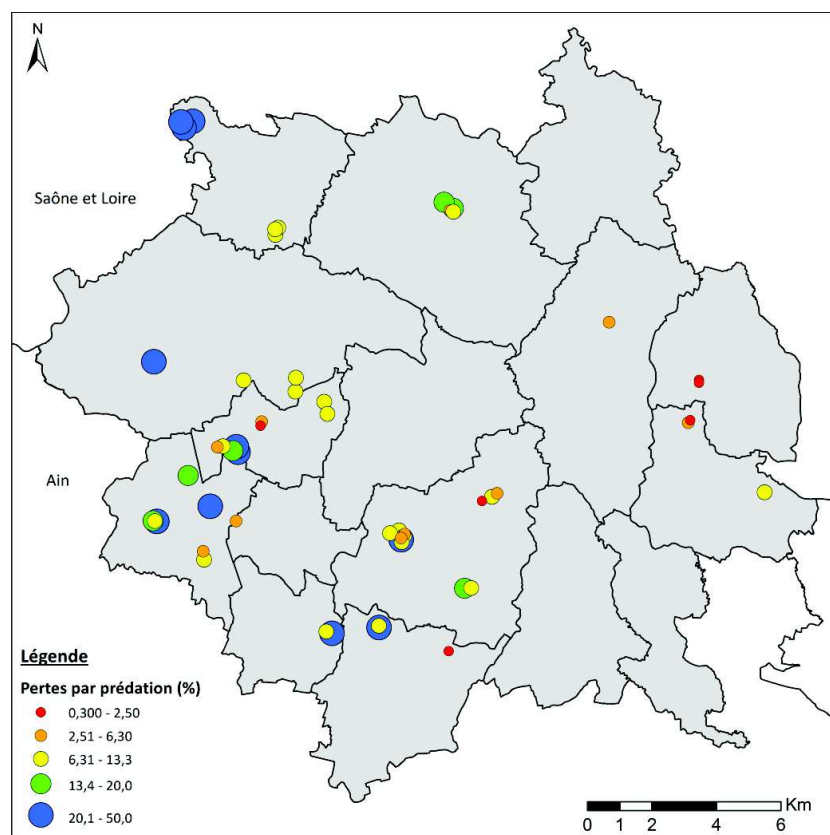


Figure 16 : Répartition spatiale des taux de pertes en nature, lot par lot, sur l'ensemble de la zone d'étude.

Comparaison de l'évolution du taux de pertes entre 2000 et 2014

Le taux de pertes en nature calculé dans la présente étude, $13.1 \pm 11.8\%$, est deux fois plus important, à 19 semaines, que celui obtenu lors de la précédente étude, en 2000 où il était de 6.3% (± 6.3). Il existe une différence significative (test t de Welch, $p=0.005$) entre ces deux distributions. A l'inverse, le taux de pertes liées à l'élevage est resté le même entre les deux études (2.5 ± 1.9 en 2000).

Comme on peut le voir sur la Figure 17, ce constat est valable pour tous les âges où des comptages avaient été effectués en 2000. A cette époque, la part d'inconnu dans le taux de pertes en nature était déjà prépondérante (85% à S.19, contre 81.5% au même âge actuellement).

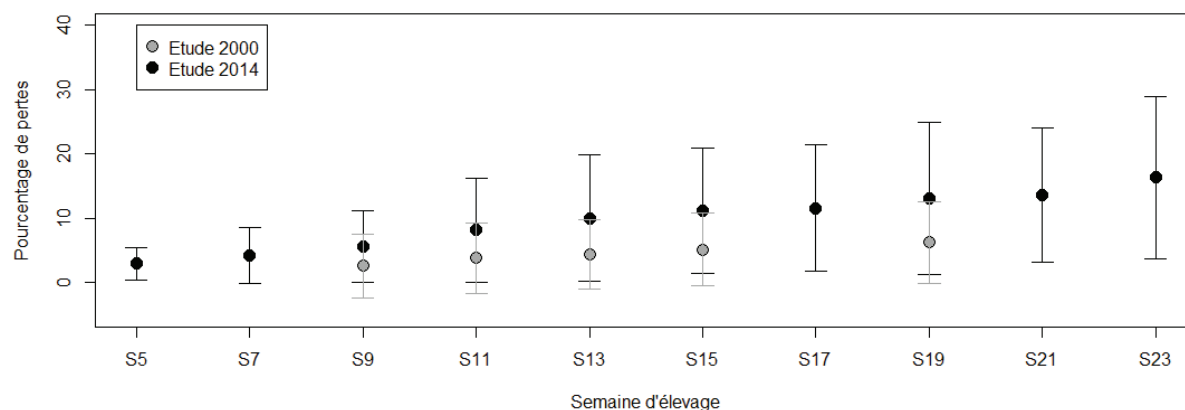


Figure 17 : Comparaison de l'évolution des taux de pertes en nature, en 2000 (en gris) et en 2014 (en noir) (et intervalles de confiance à 95 %).

Afin d'asseoir ces observations dans un cadre analytique plus solide, nous avons réalisé une analyse de covariance (ANCOVA avec effet aléatoire du parcours, variable réponse : taux de pertes cumulé ; variables explicatives : facteur « Etudes » à 2 modalités et âge des poulets en jour). L'interaction Etude*Age est très significative ($p < 10^{-4}$), et les prédictions des effets fixes de ce modèle sont présentées ci-dessous (Figure 18).

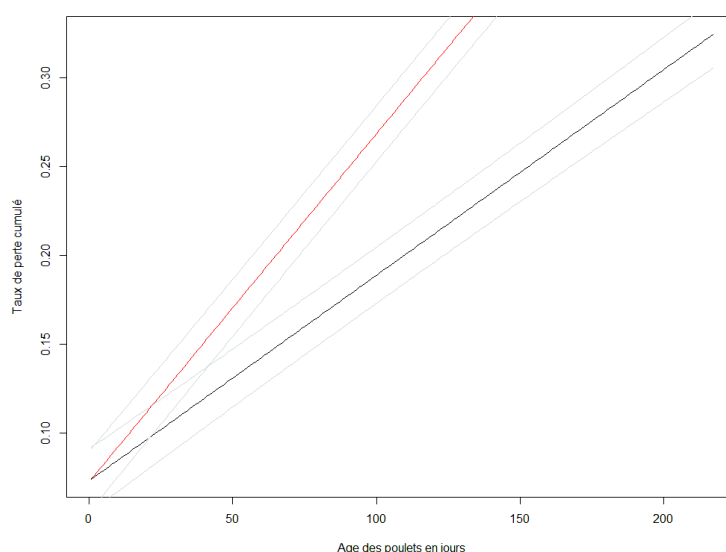


Figure 18 : Prédiction de l'évolution du taux de perte cumulé en fonction de l'âge des poulets et de l'étude (2000 en noir vs. 2014 en rouge). Les taux de pertes cumulés ont été transformés par $\text{Asin}(\text{Racine carré}(X))$.

Etude qualitative des dommages : mise en évidence du cortège de prédateurs

Les 4 lots suivis pour cette étude qualitative font bien partie des lots à fort taux de prédation car leurs pertes en nature ont été évaluées entre 15.6 % et 35.7 %. En combinant ces 4 lots, 69 visites ont été effectuées en 2.5 mois. A chaque visite, l'éleveur ou la personne venue ouvrir à sa place était questionné(e) sur les actes de prédation observés depuis la dernière visite. Dans 45 % des cas, aucune prédation n'avait été constatée, les carnivores représentaient 12.7 % des observations et les oiseaux 22.5 % (Figure 19).

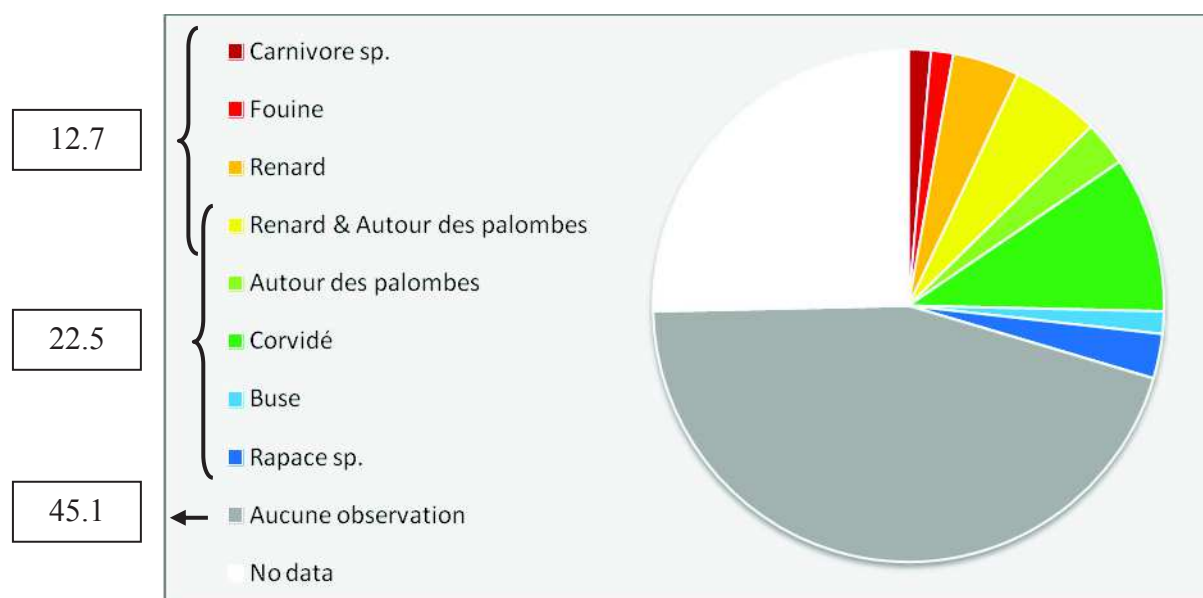


Figure 19 : Répartition des différentes espèces ou familles de prédateurs dans les déclarations des éleveurs. Le « no data » renseigne quand la personne venue ouvrir à la place de l'éleveur n'avait pas eu d'informations de sa part (19.7 %).

A chaque visite, une recherche exhaustive des cadavres et plumées était faite sur le parcours et les alentours immédiats. Dans 63.4 % des cas, aucun cadavre ni aucune plumée n'a pu être retrouvé (Figure 20).

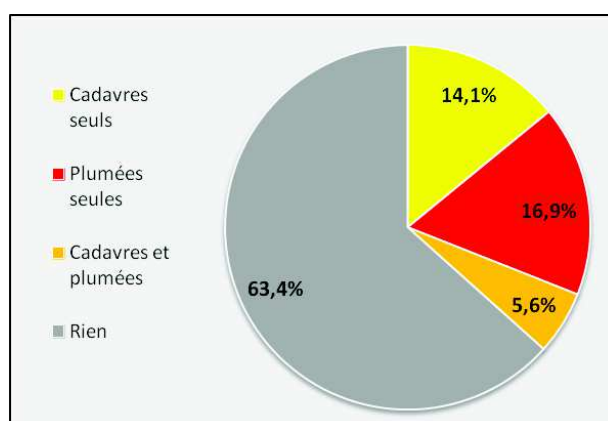


Figure 20 : Proportions des visites pour lesquelles des cadavres et/ou plumées de poulets ont été retrouvé(e)s.

Dans 19.7 % des cas, des cadavres de poulets ont été découverts mais seulement trois d'entre eux étaient en suffisamment bon état pour être autopsiés. Les 24 autres cadavres trouvés

étaient trop décomposés pour espérer découvrir un indice de prédation. Pour les trois autopsies pratiquées, la clé de détermination mise au point en 2000 (Annexe 2) n'a pas pu permettre d'aller au-delà de « carnivore sp. ».

Dans 22.5 % des visites, des plumées ont été retrouvées. 14 de ces plumées (37.8 %) étaient constituées de plumes arrachées, signes d'une prédation par un oiseau, et 23 plumées (62.2 %) étaient formées de plumes sectionnées, marques d'une prédation par un carnivore.

64 cadavres ou plumées ont ainsi été découverts. 40.6 % de ces attaques ont pu être attribuées à des « carnivores sp. », sans pouvoir distinguer les espèces entre elles. 21.9 % des attaques ont été adjugées à des « oiseaux sp. », là encore sans pouvoir distinguer celles résultant de rapaces ou de corvidés (Figure 21). Comme dans l'étude précédente, les carnivores dans leur ensemble sont responsables d'un plus grand nombre de victimes que les oiseaux (respectivement 68 % et 25 % des cadavres et plumées autopsié(e)s, pour 4 % d'indéterminés)

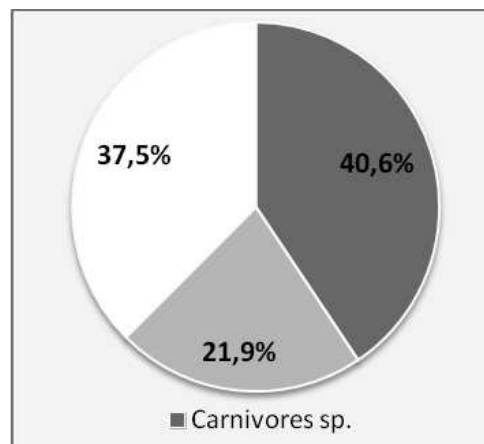


Figure 21 : Répartition du nombre d'attaques attribuées aux différentes familles de prédateurs.

A aucun moment des empreintes, fèces ou plumes de prédateur n'ont été retrouvés à proximité immédiate des cadavres et plumées découverts. Mais dans 40% des visites, des fèces apparentés à du renard ou des mustélidés ont été découverts. Des plumes ont été ramassées sur les parcours ou les proches alentours et attribuées dans 25 % des visites à des corvidés, et dans 3 % des visites à des rapaces. Mais comme ces indices n'ont pas été découverts à proximité des cadavres, on ne peut pas statuer entre une trace laissée par le prédateur responsable de l'attaque ou une simple visite de celui-ci à proximité du parcours.

La Figure 22 traduit bien ce phénomène : dans un quart des cas où des indices de passage d'un ou plusieurs prédateurs étaient détectés, aucun poulet ne manquait au comptage. A l'inverse, dans 80 % des visites où aucun indice n'avait été retrouvé, des animaux ont disparu.

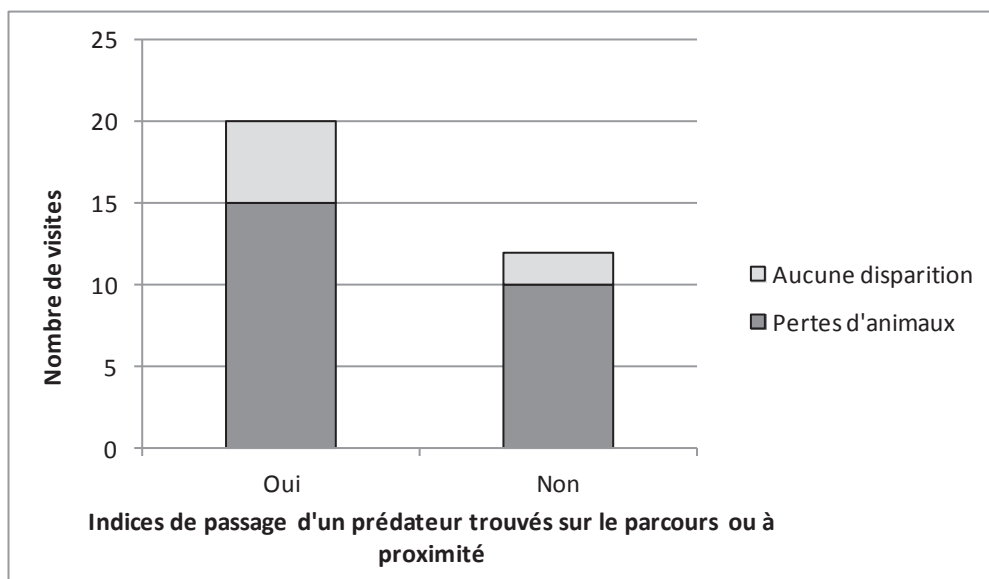
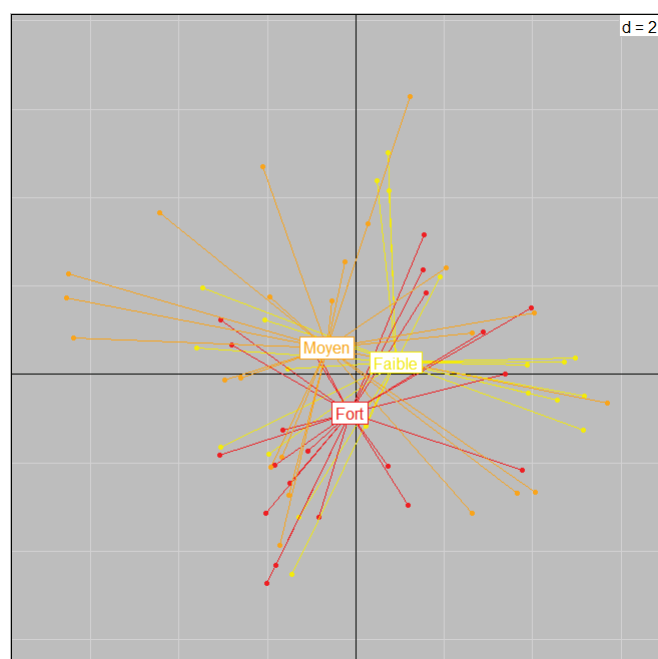
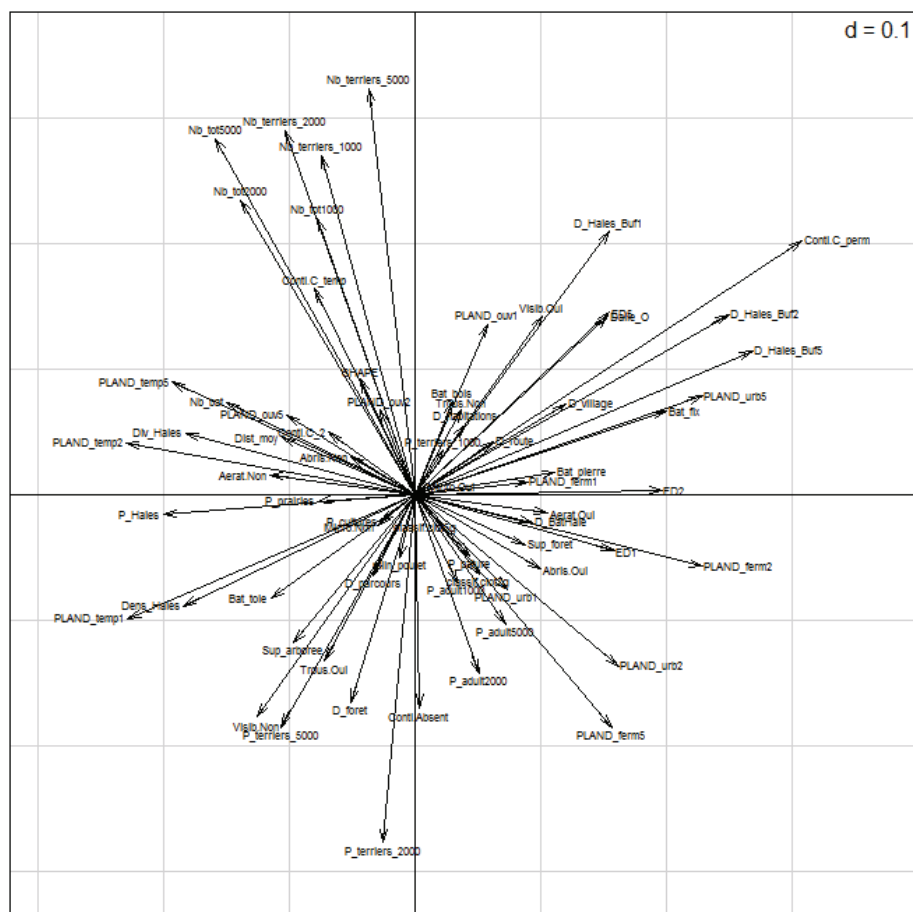


Figure 22 : Comparaison de la présence ou non d'indices de passage de prédateurs avec la découverte ou non de victimes.

Facteurs influençant le taux de prédation

Afin de mettre en évidence les facteurs environnementaux pouvant influencer le taux de pertes en nature, une analyse multivariée de type Hill & Smith a été appliquée à l'intégralité des 61 variables environnementales retenues. Les résultats de cette analyse montrent que 33.3% de la variabilité totale du jeu de données était expliquée pour les 3 premiers axes (Figure 23). Lorsque l'on ajoute en variable supplémentaire le taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage, les 3 classes de taux de pertes sont bien discriminées entre elles (Figure 24). Cependant, les variables sont trop nombreuses pour pouvoir mettre en évidence une relation entre ces 3 classes et des facteurs de risque (Figure 24). Le jeu de données a donc été séparé en 6 groupes de variables et différentes analyses de Hill & Smith ont ainsi été réalisées.



Variables relatives aux bâtiments d'élevage

Les résultats de l'analyse de Hill & Smith à partir des variables de bâtiments d'élevage montrent que 60 % de la variabilité des données est expliquée par les 3 premiers axes, dont 30 % par le premier (Figure 25). Lorsque l'on ajoute en variable supplémentaire le taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage, le groupe « Faible » est bien isolé des groupes « Moyen » et « Fort » (Figure 26), sur le premier plan factoriel comme sur le second. Sur ces deux plans, la discrimination se fait le long d'un axe opposant les modalités « Aerat_oui » et « Aerat_non » (Figure 25). **Les lots à faible taux de pertes en nature seraient donc associés à des bâtiments dont les aérations sont protégées par du grillage.**

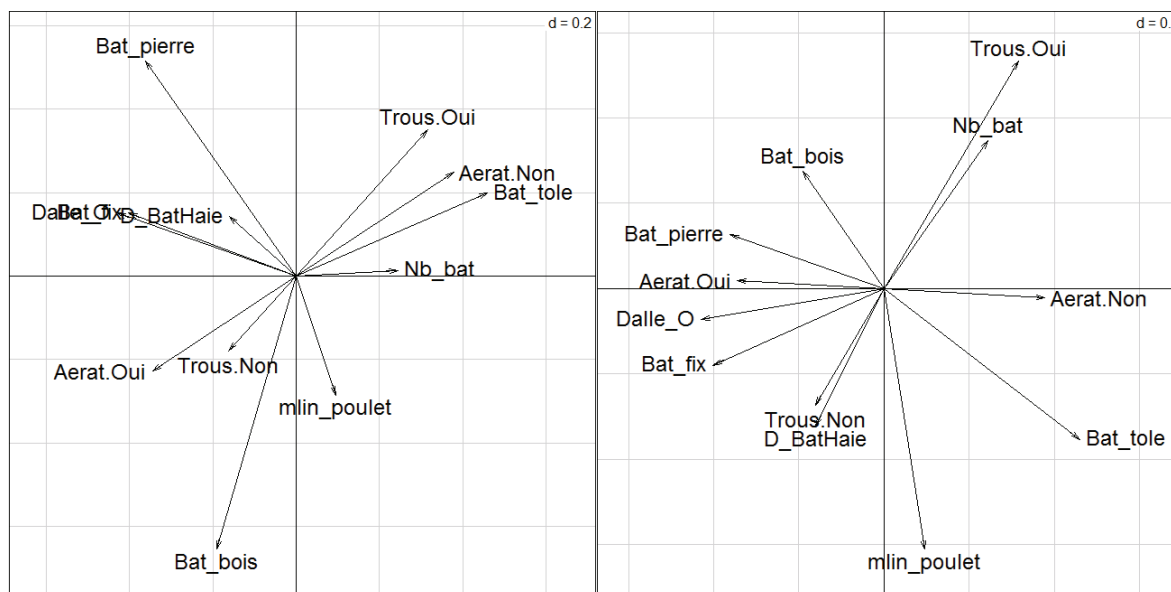


Figure 25 : Représentation graphique des variables relatives aux bâtiments d'élevage sur le premier plan factoriel de l'analyse de Hill & Smith (à gauche) et sur le plan des axes F1 et F3 (à droite)

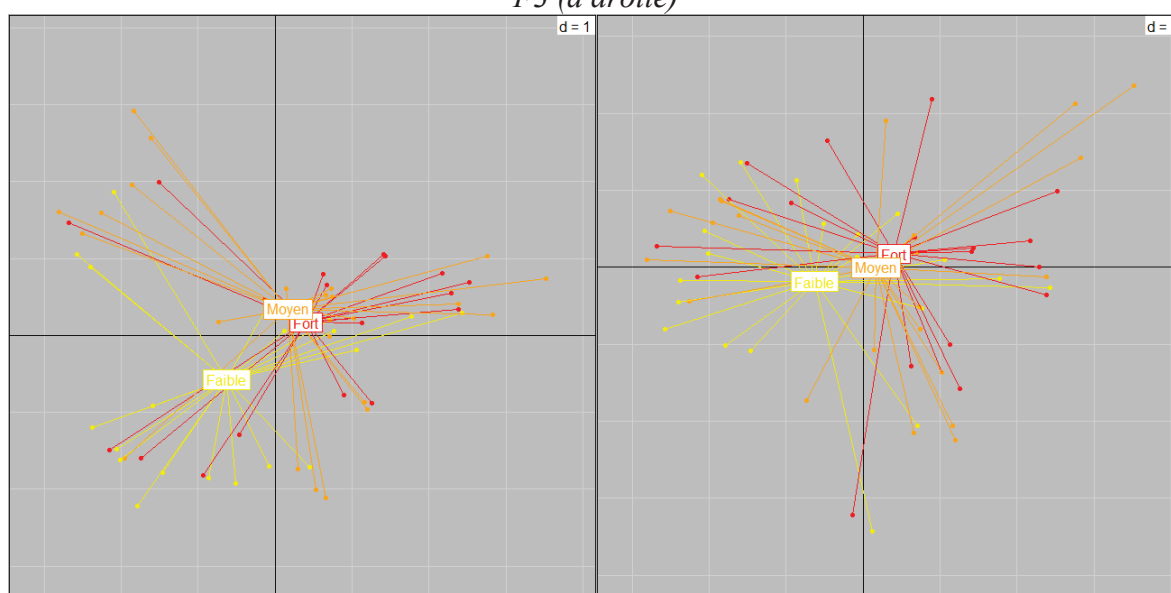


Figure 26 : Représentation graphique, sur le premier plan factoriel de l'analyse de Hill & Smith (à gauche) et sur le plan des axes F1 et F3 (à droite), des lots selon les 3 classes de taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage (« Faible » en jaune, « Moyen » en orange et « Fort » en rouge).

Variables relatives aux parcours herbeux

Les résultats de l'analyse de Hill & Smith à partir des variables relatives aux parcours herbeux montrent que 70 % de la variabilité des données est expliquée par les 3 premiers axes, dont 54 % par le premier plan factoriel (Figure 27). Lorsque l'on ajoute en variable supplémentaire le taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage, on observe que les barycentres des 3 classes sont regroupés autour de l'origine des axes (Figure 28). **Il semblerait que les variables relatives aux parcours n'influencent pas le taux de pertes en nature.**

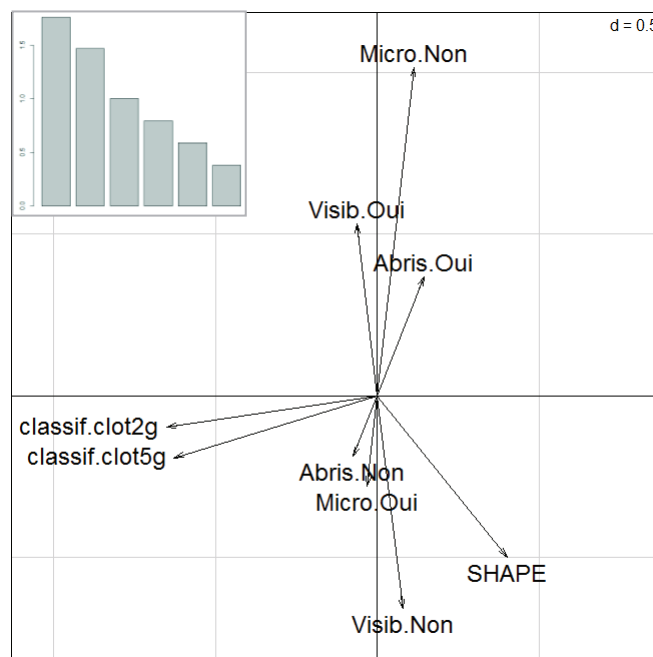


Figure 27 : Représentation graphique des variables relatives aux parcours herbeux (et leurs modalités) sur le premier plan factoriel de l'analyse de Hill & Smith

Mais ces variables permettent tout de même d'établir une classification des parcours suivis (Figure 28). Le premier axe de l'analyse factorielle oppose les parcours non clôturés (groupe « 5 » à gauche, en violet) aux parcours en partie ou entièrement clôturés. Le second axe traduit quant à lui un gradient de visibilité de l'ensemble du parcours (absence de microrelief opposée à complexité géométrique (SHAPE) et absence de visibilité).

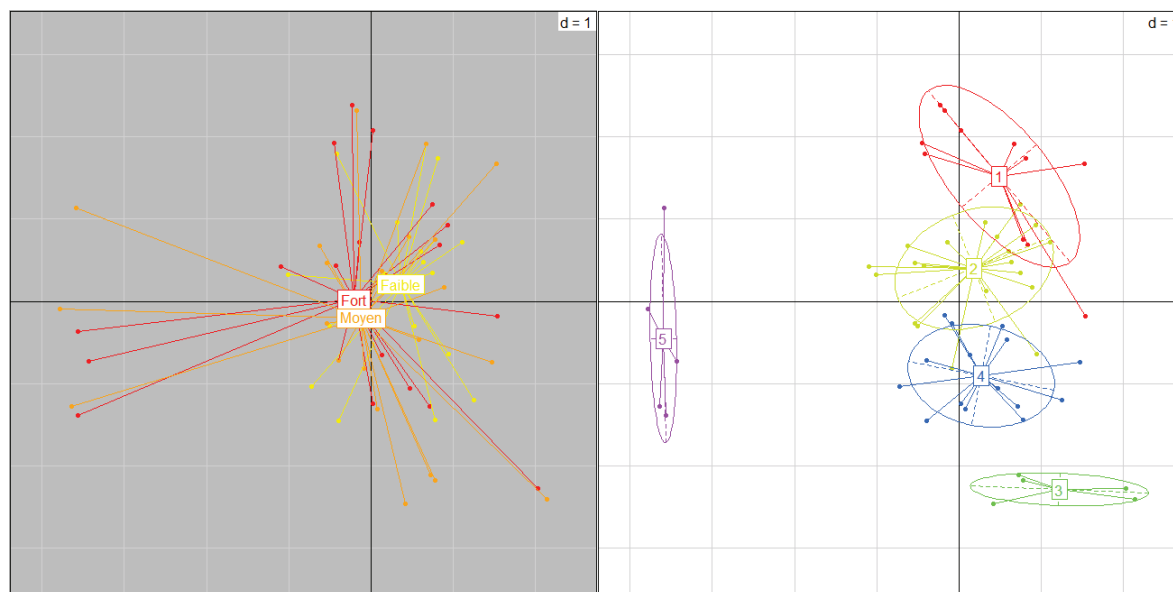


Figure 28 : Représentation graphique, sur le premier plan factoriel de l'analyse de Hill & Smith (à gauche) des lots selon les 3 classes de taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage (« Faible » en jaune, « Moyen » en orange et « Fort » en rouge). A droite, regroupement des lots selon une classification hiérarchique appliquée aux résultats de l'analyse de Hill & Smith.

Comme les cinq variables relatives aux clôtures sont représentées, dans l'analyse précédente, par deux variables synthétiques issues d'une analyse de Hill & Smith séparée, nous avons regardé la répartition des trois classes de taux de pertes en nature pour chacune des modalités de ces variables (Figure 29). Ces classes sont réparties de manière égale, selon le test exact de Fisher, pour 4 des 5 variables (« uniformité de la clôture » : $p=0.36$; « système de protection » : $p=0.19$; « présence de parties non clôturées » : $p=0.21$; « hauteur de la clôture » : $p=0.43$). Seul l'état de la clôture semble avoir une influence sur le taux de pertes en nature ($p=8.10^{-5}$) : **les lots à faible taux de pertes ont tous été comptés sur des parcours dont la clôture était en bon état alors que ceux dont la clôture était en mauvais état ont tous accueilli des lots à fort taux de pertes.**

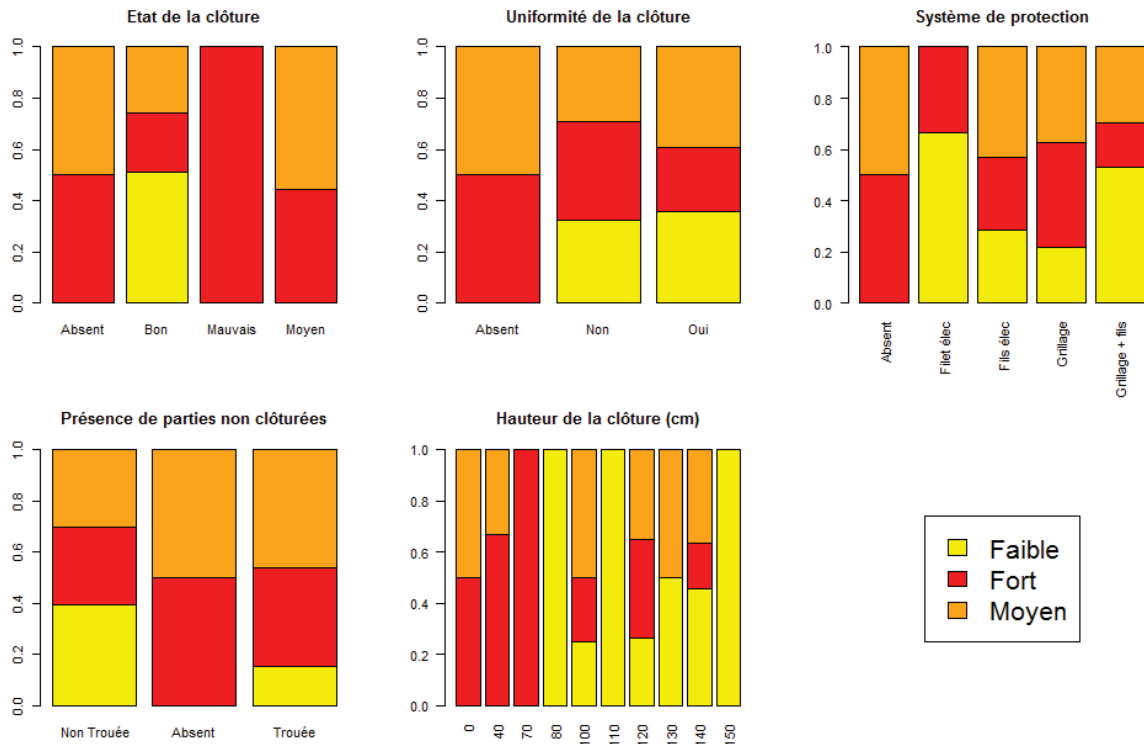


Figure 29 : Répartition des lots (en proportions) selon les 3 classes de taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage et les différentes modalités des variables décrivant les clôtures.

Variables relatives aux éléments arborés des parcours herbeux

Les résultats de l'analyse de Hill & Smith à partir des variables relatives aux éléments arborés des parcours montrent que 92 % de la variabilité des données est expliquée par les 3 premiers axes, dont 61 % par le premier (Figure 30). Lorsque l'on ajoute en variable supplémentaire le taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage, le groupe « Faible » est dissocié des groupes « Moyen » et « Fort » (Figure 31), le long du premier axe factoriel. Ce premier axe révèle un gradient de couvert arboré (Figure 30), les lots à faible taux de pertes étant associés aux parcours à faibles boisements. **Il semblerait qu'il existe une relation entre l'intensité des pertes en nature et l'importance du couvert arboré au sein des parcours herbeux.**

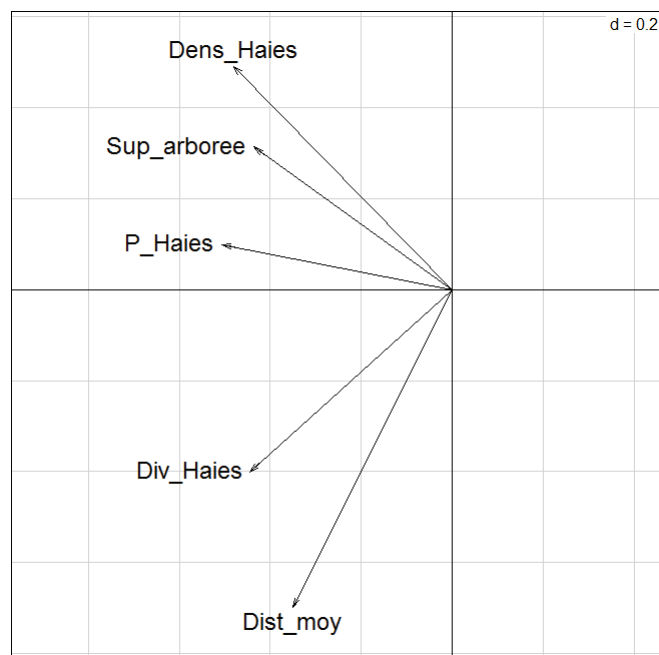


Figure 30 : Représentation graphique des variables relatives aux éléments arborés des parcours sur le premier plan factoriel de l'analyse de Hill & Smith

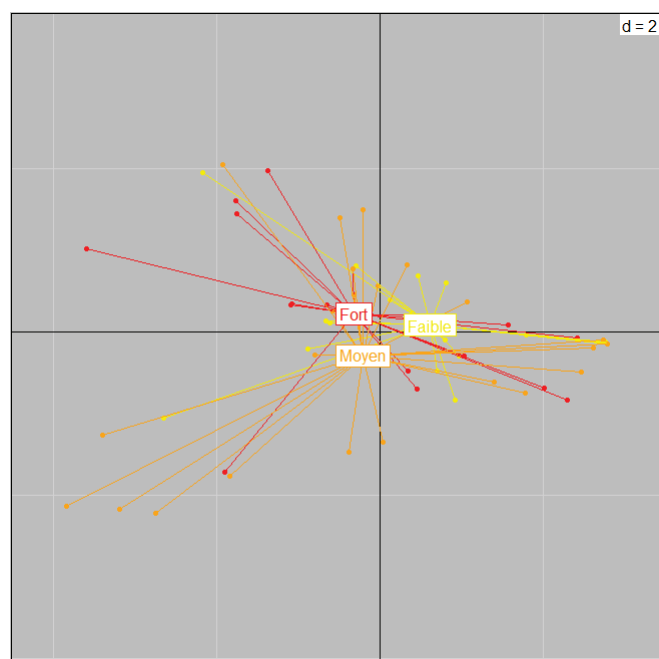


Figure 31 : Représentation graphique, sur le premier plan factoriel de l'analyse de Hill & Smith des lots selon les 3 classes de taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage (« Faible » en jaune, « Moyen » en orange et « Fort » en rouge).

Nous avons regardé si certains parcours présentaient une densité de haies inférieure à la réglementation de l'AOC (uniquement les haies, puisque l'AOC ne parle pas de bosquets ni d'arbres isolés). C'est effectivement le cas pour 15 lots sur les 68 suivis (Figure 32). Mais ils ne sont pas plus nombreux dans le groupe des lots à faibles taux de pertes en nature que les autres parcours (Test exact de Fisher, $p=0.22$). **Il semblerait donc que le couvert arboré dans son ensemble ait plus d'influence sur le taux de pertes que le linéaire de haies.**

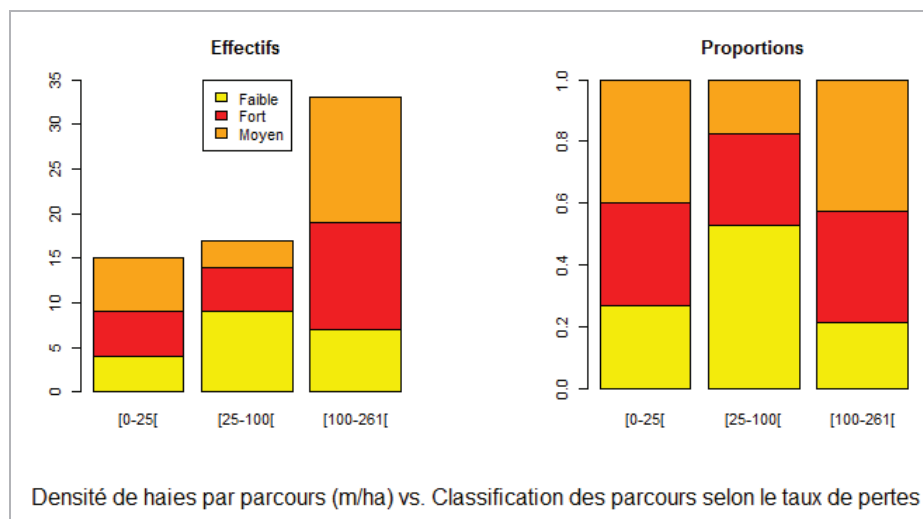


Figure 32 : Répartition des lots (en proportions à droite et en effectifs à gauche) selon les 3 classes de taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage et 3 classes de densité de haies sur les parcours.

Variables relatives à l'environnement des parcours

Les résultats de l'analyse de Hill & Smith à partir des variables relatives à l'environnement des parcours montrent que seulement 36 % de la variabilité des données est expliquée par le premier plan factoriel (Figure 33). Lorsque l'on ajoute en variable supplémentaire le taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage, on observe que les barycentres des 3 classes sont regroupés autour de l'origine des axes (Figure 34). **Il semblerait que les variables relatives à l'environnement des parcours n'influencent pas le taux de pertes en nature. La continuité (temporaire ou permanente) entre le couvert arboré d'un parcours et le bois le plus proche ne semble pas être un facteur de risque vis-à-vis de la prédation. La densité de haies et lisières dans l'environnement non plus.**

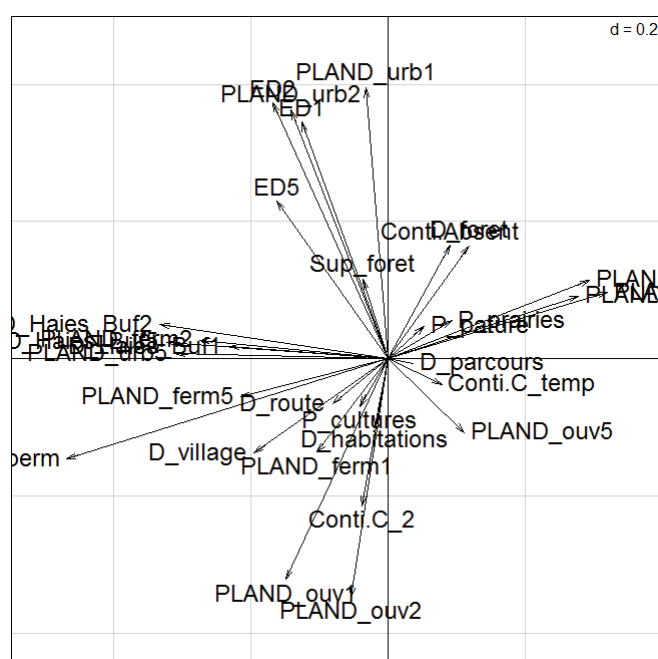


Figure 33 : Représentation graphique des variables relatives à l'environnement des parcours sur le premier plan factoriel de l'analyse de Hill & Smith

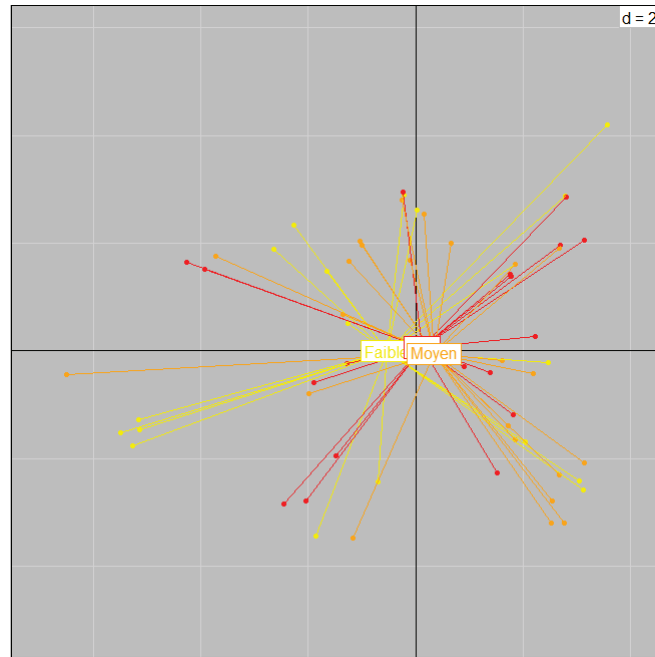


Figure 34 : Représentation graphique, sur le premier plan factoriel de l'analyse de Hill & Smith des lots selon les 3 classes de taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage (« Faible » en jaune, « Moyen » en orange et « Fort » en rouge).

Variables relatives aux terriers de renards et prélèvements de carnivores

Les résultats de l'analyse de Hill & Smith à partir des variables de prélèvements de carnivores et de localisation des terriers de renards montrent que 66 % de la variabilité des données est expliquée par les 3 premiers axes, dont 37 % par le premier (Figure 35). Lorsque l'on ajoute en variable supplémentaire le taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage, on observe que les barycentres des 3 classes sont regroupés autour de l'origine des axes (Figure 36). **Il semblerait que les variables relatives aux terriers de renards et aux prélèvements de carnivores n'influencent pas le taux de pertes en nature.**

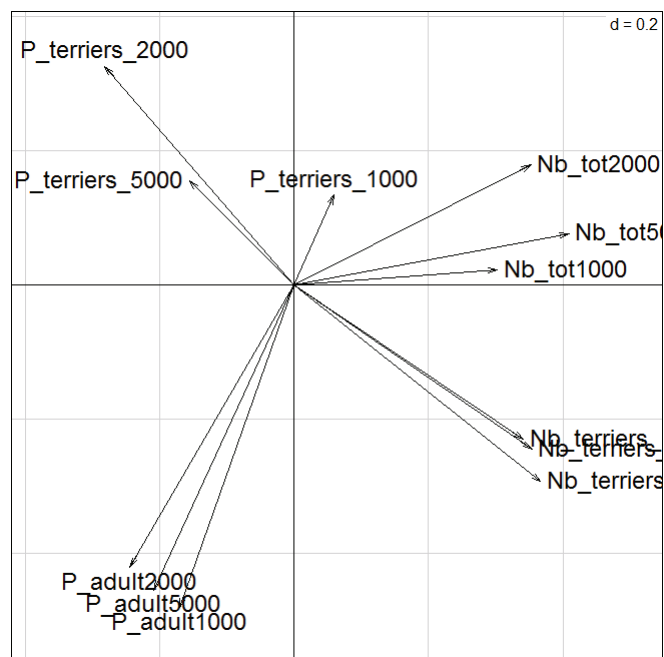


Figure 35 : Représentation graphique des variables relatives aux terriers et prélèvements de carnivores sur le premier plan factoriel de l'analyse de Hill & Smith

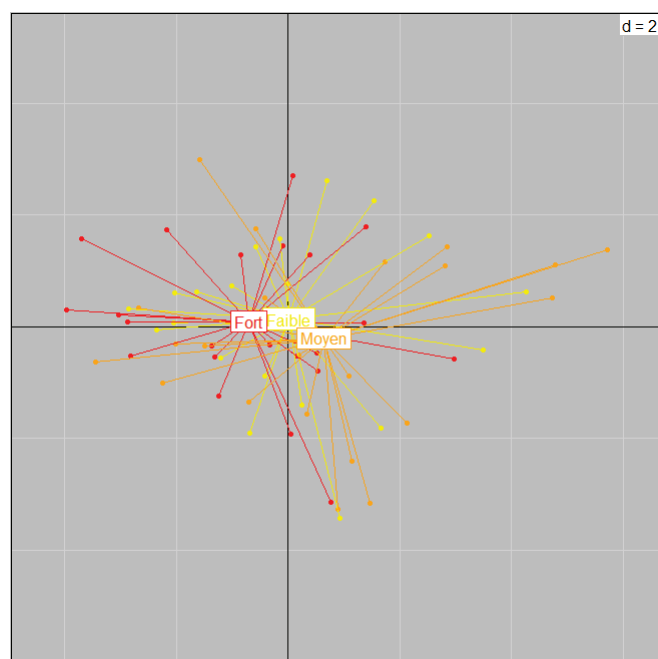


Figure 36 : Représentation graphique, sur le premier plan factoriel de l'analyse de Hill & Smith des lots selon les 3 classes de taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage (« Faible » en jaune, « Moyen » en orange et « Fort » en rouge).

Combinaison des variables relatives aux bâtiments d'élevage et aux éléments arborés des parcours herbeux

Les résultats de l'analyse de Hill & Smith combinant les variables relatives aux bâtiments d'élevage et aux éléments arborés des parcours montrent que 55 % de la variabilité des données est expliquée par les 3 premiers axes, dont 29 % par le premier (Figure 37). Lorsque l'on ajoute en variable supplémentaire le taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage, le groupe « Faible » est dissocié des groupes « Moyen » et « Fort » (Figure 38), le long du

premier axe factoriel. Les variables de couvert arboré ont des coefficients de corrélation à ce premier axe plus importants (0.64 à 0.76) que les modalités « Aerat_oui » (-0.46) et « Aerat_non » (0.5). **Il semblerait que l'intensité du couvert arboré d'un parcours ait plus d'influence sur le taux de pertes en nature que la protection des aérations des bâtiments d'élevage.**

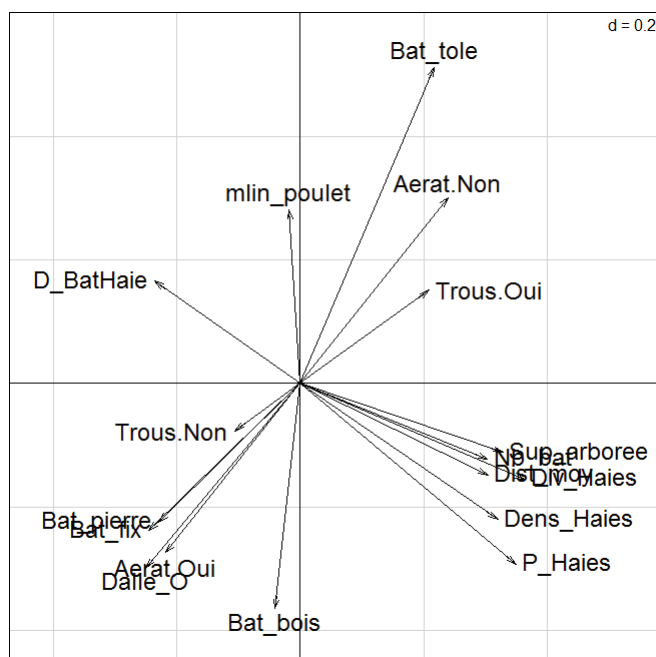


Figure 37 : Représentation graphique des variables relatives aux bâtiments d'élevage et aux éléments arborés des parcours sur le premier plan factoriel de l'analyse de Hill & Smith

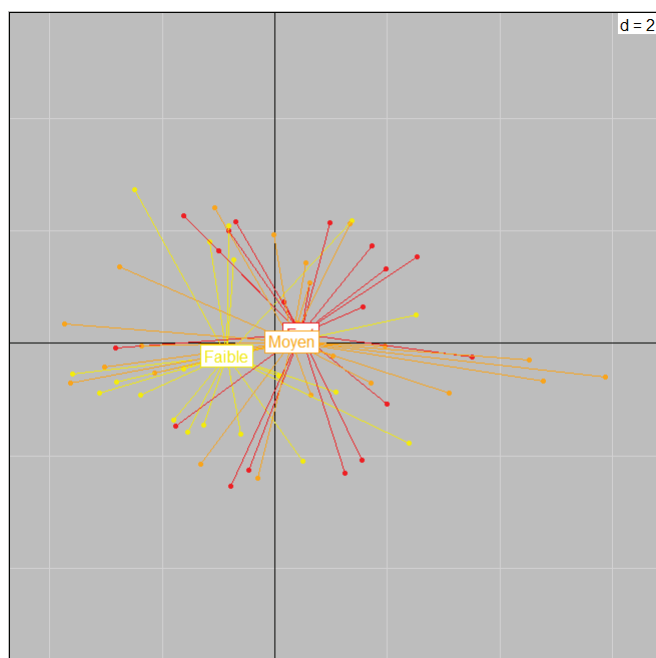


Figure 38 : Représentation graphique, sur le premier plan factoriel de l'analyse de Hill & Smith des lots selon les 3 classes de taux de pertes en nature après 100 jours d'élevage (« Faible » en jaune, « Moyen » en orange et « Fort » en rouge).

Modélisation du taux de pertes après 100 jours d'élevage en fonction des covariables environnementales retenues

Fort des résultats descriptifs issus des analyses de Hill et Smith précédentes, nous avons réalisé un modèle linéaire mixte (certains parcours ont reçu plusieurs lot) et additif expliquant le taux de pertes à 100 jours par la F1 de la de Hill et Smith sur les haies, les F1, F2 et F3 de la de Hill et Smith sur les bâtiments, le facteur à 3 modalités « état de la clôture, la F1 de la de Hill et Smith sur les prélèvement et les terriers, et, la F1 de la Hill et Smith sur les éléments arborés des parcours herbeux. La sélection de modèle s'est faite par AICc, tous les modèles compris dans les quatre premiers points d'AICc ont été moyennés. Toutes les variables explicatives se retrouvent dans le modèle moyenné mais seules la F1 des bâtiments ($\beta=0.021 \pm 0.011$, $p=0.06$), la F2 des bâtiments ($b=0.03 \pm 0.015$, $p=0.04$) et la modalité « bon état de la clôture » ($b=-0.11 \pm 0.06$, $p=0.087$) ont expliqué une part de la variabilité des taux de prédation à 100 jours. En somme, que la clôture soit absente, en mauvais état ou en état moyen tend à être associé à plus de prédation. Le type de bâtiment au travers des composantes F1 et F2 est associé positivement au taux de prédation comme décrit pour la figure 19. Ni les éléments végétaux à l'intérieur du parc avicole, ni le micro-environnement à ce parc ne sont associés au taux de prédation à 100 jours.

Bilan : Les structures végétales dans un environnement proche des parcs avicoles et celles présentes à l'intérieur ou dans la périphérie immédiate de ces parcs n'influencent pas le taux de perte en nature. En conséquence, nous concluons en une absence d'influence des structures paysagères sur la prédation. Ce résultat est à nuancer par différents points : i) le taux de prédation est obtenu sans différenciation des espèces (terrestres, aviaires) et le réseau de haies pourrait influencer différemment ces différentes espèces de prédateurs ; ii) toute généralisation à d'autres secteurs de production avicole de plein air est pour le moment impossible en l'absence d'études similaires menées dans ces autres secteurs ; iii) malgré l'effort considérable de terrain, l'analyse de données reste peu puissante du fait de la taille d'échantillon ($n=65$ parcours).

SYNTHÈSE

PoulHaieCREM a visé à évaluer le rôle potentiel des haies dans la facilitation de la prédation en zone avicole : quels éléments du paysage sont préférentiellement utilisés par les carnivores ? Ces mêmes éléments contribuent-ils à la connectivité fonctionnelle et génétique entre sous populations de carnivores ? Quels carnivores sont impliqués dans la prédation ? Quelle est l'ampleur des dommages subis par les aviculteurs ?

PoulHaieCREM était organisé en trois volets :

10 *VOLET 1: Utilisation et sélection de l'habitat à fine-échelle locale et à proximité d'élevages avicoles*

15 L'objectif de ce volet était de décrire le plus finement possible l'utilisation et la sélection des différentes composantes de l'habitat dans les déplacements quotidiens des animaux afin de démontrer ou réfuter l'importance des haies comme corridor biologique chez les petits carnivores. Ce volet s'appuyait sur la technologie GPS (Global Positioning System), la seule autorisant une échelle fine de trajectométrie. En priorité ont été ciblées les trois espèces de carnivores les plus impliquées dans la prédation en élevage avicole (le renard, la fouine et la martre). Outre l'acquisition de connaissances fondamentales sur l'écologie de ces espèces, 20 nous avons comme objectif de démontrer le rôle essentiel des haies dans les déplacements quotidiens des espèces prédatrices : quantitativement d'abord (comment et combien les animaux utilisent-ils les haies ?) puis qualitativement (quels types de haies sont utilisées en fonction de leurs conformité et composition végétale ?).

25 *VOLET 2: Importance du réseau de haies sur la structuration génétique des populations de fouines; approche régionale par la génétique du paysage*

L'utilisation quotidienne du réseau de haies par les animaux n'est pas suffisante pour démontrer que ce réseau est bénéfique pour la vitalité des populations de petits carnivores. Un 30 des signes de vitalité de ces populations est le niveau de variabilité génétique et en particulier comment cette variabilité génétique est influencée négativement par la fragmentation de l'habitat favorable et donc, positivement, par les corridors biologiques censés favoriser les flux de gènes entre les unités populationnelles. Le principal objectif de ce volet 2 était donc d'appréhender le rôle des éléments linéaires du paysage dans la structuration spatiale de la 35 variabilité génétique de la fouine et de la martre.

VOLET 3: Etat des lieux qualitatif et quantitatif de la prédation par les petits et méso carnivores en élevages avicoles; Facteurs de risques micro-environnementaux

40 Le volet 3 visait à évaluer l'impact quantitatif et qualitatif des prédateurs (oiseaux et petits carnivores) sur les élevages avicoles en Bresse. Un tel objectif passait par la mise en place d'un recensement précis des dommages occasionnés par ces prédateurs aussi bien en termes quantitatifs (taux de prédation) que qualitatifs (nature des dommages, nature des prédateurs). Outre la réalisation des traditionnelles enquêtes de pratique d'élevage en production animale, 45 nous avons donné à cette enquête une orientation particulièrement écologique par la recherche des facteurs de risques micro-environnementaux, en particulier par la caractérisation du micro-environnement avoisinant les parcs avicoles. Nos résultats pourront servir de directives d'orientation pour les programmes naissants de réhabilitation des haies afin de souligner ou non le risque potentiel de replantation de haies, ou d'autres type de végétations utilisées par 50 les carnivores, à proximité des élevages.

- Les haies ne sont pas préférentiellement utilisées par les renards lors de leurs déplacements, ne sont pas impliquées plus que les autres éléments du paysage dans la connectivité fonctionnelle des populations de martres et de fouines et n'influencent pas le taux de perte en nature dans les élevages avicoles. Néanmoins les analyses de génétique du paysage sur martre et fouine ont démontré que le couvert arboré participait à la connectivité fonctionnelle du paysage et que toute diminution de ce couvert pourrait avoir des conséquences sur le fonctionnement des populations de ces espèces.
- Une des questions appliquées de PoulHaieCREM était de savoir si des recommandations devaient/pouvaient être faites au sujet du risque que les programmes de restauration de la connectivité par la replantation et l'aménagement du bocage pouvait faire courir aux exploitations avicoles. Nos résultats démontrent qu'en l'état actuel du paysage, les haies n'apparaissent pas comme un élément facilitateur de la prédation sur volailles de Bresse.
- Toutefois, ces résultats ne sont valables que pour le bocage Bressan et toute généralisation à d'autres secteurs de production avicole de plein air nécessiterait de conduire des analyses similaires dans ces secteurs.

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES À PARAÎTRE

Divergent landscape effects on genetic differentiation in two populations of the European pine marten (*Martes martes*)

Jeremy Larroque • Sandrine Ruetten • Jean-Michel Vandel • Sébastien Devillard

Jeremy Larroque (corresponding author) • Sandrine Ruetten • Jean-Michel Vandel
Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA-PAD, Montfort, F-01330
Birieux, France.
e-mail : larroque.jeremy@gmail.com
phone: +33 (0)4 72 44 81 11
fax: +33 (0)4 72 43 13 88

Jeremy Larroque • Sébastien Devillard
Université de Lyon, F-69000, Lyon ; Université Lyon 1 ; CNRS, UMR5558, Laboratoire de
Biométrie et Biologie Evolutive, F-69622 Villeurbanne, France

Abstract

Context. Quantifying gene flow in natural populations is a key topic in both evolutionary and conservation biology. Understanding the extent to which the landscape matrix facilitates or impedes gene flow is becoming a high priority in a context of worldwide habitat loss and fragmentation.

Objectives. Unexpectedly, a lower genetic diversity and a higher genetic structure have been previously observed in the less fragmented and the most forested habitat across four pine marten (*Martes martes*) populations in France. Our aim was to quantify the effect of landscape on the spatial distribution of genetic diversity in two populations in contrasting habitats.

Methods. We conducted an individual-based landscape genetics analysis in a highly fragmented rural plain (Bresse, n=126) and in a highly forested (50%) mountainous area (Ariège, n=88) in France. We tested for isolation-by-resistance using least-cost distances and used a causal modeling approach on 16384 landscape and 104 elevation resistance scenarios.

Results. Landscape structure influenced the genetic differentiation in Bresse, with vegetation providing more genetic connectivity over the study area than open areas, while roads and human buildings showed unexpected low resistance to gene flow. In Ariège, genetic differentiation was mainly associated with changes in elevation, with an optimal elevation for gene flow of around 1700m, likely associated with changes in vegetation structure.

Conclusions. The pine marten seems to be able to cope with human-dominated landscapes and with fragmented forest landscapes, whereas elevation is the major driver of genetic differentiation in our mountainous landscape. Additionally, we highlight the importance of spatial replication in landscape genetics for deriving reliable conservation and management measures over the species distribution.

Keywords: individual-based landscape genetics, genetic variability, elevation, isolation-by-distance, isolation-by-resistance, Pine marten, *Martes martes*, spatial replication, connectivity

Introduction

Animal movements (dispersal and migration) are involved in many biological processes at the individual (e.g. home ranging, foraging) and population (e.g. population persistence, population connectivity) levels (Hanski 1999). Individuals' dispersal impacts population dynamics and genetic structure and is thus a key mechanism linking micro-evolutionary processes to landscape patterns (Clobert 2001; Ellner et al. 2001; Bowler and Benton 2005; Postma and van Noordwijk 2005; Schliehe-Diecks et al. 2012). Quantifying the dispersal of individuals, the likely associated gene flow and the extent to which the landscape matrix facilitates or impedes movements is a high priority in both evolutionary and conservation biology (e.g. Segelbacher et al. 2010; Sommer et al. 2013). When dispersal and gene flow are impacted by landscape, a gradual setting up of spatial genetic structures is observed as individuals spread unevenly across the landscape (Sahlsten et al. 2008).

In this context, landscape genetics, which combines population genetics, landscape ecology and spatial statistics (Manel et al. 2003; Storfer et al. 2007) has become the conceptual framework for addressing these questions. While the traditional spatial approach in population genetics consists in testing the influence of the Euclidean geographical distance on genetic variations (sensu isolation-by-distance, IBD, Wright 1943), landscape genetics furthermore takes into account the quality and the permeability (Ray et al. 2002) of the landscape matrix by using a more functional geographical distance, the so-called least-cost distance. This approach makes it possible to quantify how much landscape elements affect genetic variation in animal populations and offers many opportunities for species management and conservation (Segelbacher et al. 2010). Numerous examples have recently shown how landscape elements influence gene flow in wild animal populations, for instance urban areas acting as barriers to gene flow in a solitary bee (*Colletes floralis*, Davis et al. 2010), open agricultural land enhancing gene flow between damselfly populations (*Coenagrion mercuriale*, Keller et al. 2012), roads limiting gene flow among rattlesnake populations (*Crotalus horridus*, Clark et al. 2010) and dispersal in a roe deer population (*Capreolus capreolus*, Kuehn et al. 2007).

However, the field of landscape genetics generally suffers from a lack of spatial replication across the study species' range (Holderegger and Wagner 2006; Segelbacher et al. 2010). McGarigal et al. (2002) found that less than 5% of 134 published papers on habitat fragmentation reported any sort of replication, and to our knowledge, only few studies in landscape genetics have included replication of sampled landscapes (e.g. Short Bull et al. 2011; Trumbo et al. 2013). Spatial replications are important since landscape-dependent population processes may differ in different parts of a species' range simply due to variation in the landscape or to ecological differences in local community structure (e.g. competitors, predators; Case and Taper 2000). Spatial replicates of landscape genetics studies are needed before generalization of results, they can contribute to a better understanding of the evolutionary ecology of a species and are a prerequisite for extrapolating conservation and management measures throughout its entire range.

This paper aims at investigating the landscape genetics of the European pine marten *Martes martes* in two contrasting habitats in France. The pine marten is a mustelid species that occurs throughout most of Europe, except in south of Spain, east of Italy, Greece and south of England (Proulx et al. 2005). The pine marten is usually described as strongly associated with forest habitat, either coniferous, deciduous or mixed forests, and as avoiding open and human-dominated areas. However, the presence of pine martens in landscapes where forests are not the dominant habitat type has now been well documented (Pereboom et al. 2008; Balestrieri et al. 2010; Mergey et al. 2011; Caryl et al. 2012) suggesting that this species is not as strictly forest dependent as has been described. In a previous study (Mergey et al. 2012) we did not evidence any obvious association between habitat availability or fragmentation and genetic

diversity across four pine marten populations. More specifically, the mountainous Ariège population (France) showed the lowest genetic diversity (allelic richness A_r 2.77 ± 0.78 , H_e 0.51 ± 0.2 , H_o 0.48 ± 0.2) and a significant isolation-by-distance pattern (Mantel $r = 0.058$) despite its habitat being the most forested (50%) and the less fragmented. In contrast, the Bresse plain population had the highest genetic diversity (A_r 3.49 ± 1.27 , H_e 0.57 ± 0.21 , H_o 0.60 ± 0.2) and no isolation-by-distance was found (non-significant Mantel $r = 0.009$) while the Bresse habitat is poorly (17%) forested and highly fragmented (Mergey et al. 2012). Thus, habitat fragmentation and loss did not seem to impact negatively genetic diversity and structure in these pine marten populations contrary to theoretical expectations. To better understand these paradoxical results, we conducted a landscape genetics analysis in each population separately. We investigated which landscape elements potentially limit pine marten gene flow in Bresse and whether elevation could be the main landscape feature affecting gene flow in Ariège as demonstrated in American martens (*Martes americana*, Wasserman et al. 2010).

Material and methods

Study species, study area, sample collection

The European pine marten is a small mustelid living at low densities ranging from 0.1 to 8.9 individuals/10 km², with a nocturnal activity (Zalewski 2000, Zalewski and Jedrzejewski 2006). The social system is supposed to be based on an intra-sexual territoriality, i.e. male home range overlaps those of one or several females (Powell 1979). It is listed as a protected species in Appendix III of the Bern convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats, and in Annex V of the European Directive 92/43/EEC on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. Both texts allow hunting and other types of exploitation of pine martens, as long as their populations are 'kept out of danger' and in 'a favourable conservation status'. In France, as in some other countries of Europe (Proulx et al. 2005) pine martens can be legally trapped and hunted, due to poultry-farming damage they might cause (Stahl et al. 2002).

The study was conducted in two contrasting areas (Fig. 1) in terms of habitat characteristics, the region of the Bresse plain (BRE 1924 km²) in eastern France (46°27'N, 5°13'E) and the Ariège region in the Pyrenean mountains (ARG 7935 km², 42°49'N, 1°16'E). BRE (44 inhabitants/km²) is characterized by 17% forest coverage with forest clumps and groves separated by an agricultural matrix dominated by cultivated fields and pastures but largely connected by a significant network of hedgerows. The ARG area (27 inhabitants/km²) is covered by forest over more than 50% of its surface area. This area is mainly characterized by a significant mountainous relief with several parallel valleys (see Mergey et al. 2012 for a more detailed description of the two areas).

An extensive sampling was carried out from 2003 to 2008. Tissue samples ($n_{BRE}=126$, $n_{ARG}=88$) were collected on animals that were live-trapped for radio-tracking and on carcasses of hunted, trapped or road-killed individuals. In BRE, all the carcasses were located with their geographical coordinates (UTM Universal Transverse Mercator coordinates system) and live-trapped animals were located at their first capture location. In ARG, carcass samples were located with the geographical coordinates of the district center (mean size of districts 14 ± 18 km², $n=326$).

Genotyping

Genotyping was performed by the Antagene laboratory (Limonest, France, www.antagene.com). DNA extraction from a fragment of tissue (<100 µg) was performed on plates of 96 extraction columns (Nucleospin 96 Tissue, Macherey-Nagel) in the presence of

negative and positive extraction controls. The samples were lysed overnight at 56°C and then DNA was purified under vacuum by means of columns according to the protocol supplied with the DNA extraction kit. For each DNA sample, eight microsatellites (Ma1, Ma2, Ma8, Ma9, Ma10, Ma19, Gg7, Davis and Strobeck 1998; and Ggu454, Walker et al. 2001) were amplified using a single multiplex PCR (Polymerase Chain Reaction, Supplementary Materials Appendix 1) and analysed with automated sequencer in a single migration. Each PCR reaction was performed in a final volume of 15 µl containing 1.5 µl of Eurobio buffer, 0.08 µl of enzyme EuroblueTaq DNA polymerase (eurobio), 0.75 µl of MgCl₂ in X mM, 0.30 µl of dNTP at 10 mM, 0.6 µl of every oligonucleotide at 5 µM and 1 µl of the matrix of DNA to be amplified. PCR amplification was performed in a Biometra T1 thermocycler according to the following program: 96° C during 4 minutes, 35 cycles with a phase of denaturation at 94° C during 15 seconds, a phase of hybridization between 58 and 64° C (according to markers) during 15 seconds, and a phase of extension at 72° C during 30 seconds and finally 72° C during 30 minutes. The amplification products underwent a capillary electrophoresis on an automated DNA sequencer (ABI3100-avant, Applied Biosystems) with formamide (denaturing conditions) and an internal size marker (600 Liz, Applied Biosystems). The electrophoregrams were analysed using GENESCAN and GENOTYPER softwares (Applied Biosystems) to determine the allele sizes for each marker of each individual.

Possible drivers of genetic differentiation

According to the causal modeling framework in landscape genetics (Cushman et al. 2006; Cushman et al. 2013) we assessed the relative role of two potential spatial drivers of genetic differentiation in our populations. First, two individuals might be genetically different because they are geographically (Euclidean distance) far from each other. This is the isolation-by-distance model (IBD) which predicts that genetic differentiation between individuals increases with increasing Euclidean distance. Second, two individuals might be genetically different because the landscape between them is impermeable (i.e. resistant) to gene flow (least-cost distance, Ray et al. 2002). This is the isolation-by-resistance model (IBR) which states that genetic differentiation between individuals increases with the resistance of the landscape. Landscape elements associated with resistance can be either landscape structure (i.e. the different types of habitat feature, denoted here by IBR_{LS}) or any other environmental factors such as elevation (denoted here by IBR_{elev}) or any combination of different landscape features (e.g. combination of landscape structure and elevation, denoted here by IBR_{LS/elev}). Thus, the current spatial genetic structure can be due to one or several of these drivers and is revealed through a correlation between pairwise genetic distance and pairwise Euclidean or resistance distances.

Genetic and Euclidean distances between individuals

The pairwise genetic distances $\hat{a}_r$ (Rousset 2000) were used to estimate the genetic differentiation between individuals. $\hat{a}_r$ was computed using the software SPAGeDI 1.3a (Hardy and Vekemans 2002) in both areas ($\hat{a}_{rBRE}$, $\hat{a}_{rARG}$). Pairwise Euclidean distances (used in IBD model) were estimated by the length of the straight line separating individuals independently of the landscape elements in BRE and by a "ground" Euclidean distance (EuD_{ARG}) taking into account changes in elevation (Digital Elevation Model BD Alti, French National Institute of Geography, <http://www.ign.fr>) along this line in the mountainous region of ARG (EuD_{ARG}). EuD_{BRE} and EuD_{ARG} were computed using the stats and raster (Hijmans 2014) packages for the R software (R Development Core Team 2014) (Supplementary Materials Appendix 2).

Univariate and multivariate resistance models

The European landscape database CORINE Land Cover 2006 (EEA, <http://www.eea.europa.eu/publications/COR0-landcover>) was used to define the habitat variables and resistance was modeled as a function of landscape structure (IBR_{LS}). In both BRE and ARG, eight landscape elements were mapped with three classes of vegetation to differentiate forest and copse patches with high canopy cover, from shrubs which provided little canopy cover, and hedgerows, the linear elements which were expected to provide functional connectivity (Table 1). Roads were mapped and differentiated depending on the traffic (two levels, data from the database Route500 from the French National Institute of Geography, <http://www.ign.fr>, Table 1). In BRE only, this cartography was supplemented for lacking hedgerows and buildings with the IGN Bd Ortho 2005 database (French National Institute of Geography). The map representing the landscape elements was rasterized at a resolution of 20m using the rasterize function of the R software raster package (Hijmans 2014) to build resistance maps. We tested varying resistance coefficients for the eight landscape elements and, thereafter, we called a scenario any particular association of the resistance coefficients of the eight landscape elements used in constructing the resistance map. For both areas, the coefficients ranged from 1 to 100 (Table 1) and could take four different values (1, 25, 50 and 100) with the exception of ponds for which the coefficient was fixed to 100 as they were considered as impassable.

The different combinations of all these resistance coefficients gave us 16384 candidate scenarios in both areas. Since the ARG area had a mountainous topography (mean elevation 922 ± 640 m) we used the data extracted from a digital elevation model (resolution 75m, Bd Alti, French National Institute of Geography) to model resistance as a function of elevation (IBR_{elev}). In BRE, elevation variation could be neglected (mean elevation 212 ± 34 m). Elevation resistance coefficients were modeled as an inverse Gaussian function of elevation to account for increased costs of moving at low altitude due to human presence and of moving at high altitude due to unfavourable weather conditions (following Wasserman et al. 2010, for the American marten, Castillo et al. 2014 for the Pika, Ochotona princeps). By doing so, we assumed that martens have a unimodal optimum of elevation, and elevation resistance coefficients ranged continuously from one to 100. We tested 26 levels of the inverse Gaussian resistance function optimum (from 0 to 2500 m by increment of 100 m) and four levels of standard deviation (250, 500, 750 and 1000 m) for each optimum, leading to a total of 104 elevation candidate scenarios. Finally, we also built a single multivariate resistance surface accounting for both landscape elements and elevation in ARG. To avoid extensive computation time, only one multivariate resistance map ($IBR_{LS/elev}$) was created by addition from the retained scenario for each of the two univariate resistance maps, IBR_{LS} and IBR_{elev} . The resistance coefficient of any pixel was obtained by summing its resistance coefficient in the retained IBR_{LS} and its resistance coefficient in the retained IBR_{elev} (see below for the scenario selection) under the hypothesis that the resistance due to different factors was additive.

We applied Dijkstra's algorithm with the costDistance function of the gdistance package (van Etten 2014) to the 16384 candidate scenarios for the landscape resistance and to the 104 candidate scenarios for the elevation resistance to find the least-cost distance matrices in each case. Only one least-cost distance matrix was obtained for the multivariate resistance surface (model $IBR_{LS/elev}$). We retained the cumulative cost instead of the length in meters of the least-cost path as recommended by Etherington and Penelope Holland (2013) to define pairwise Least-Cost Distance (LCD) matrices in each population, i.e. $LCD_{LS/BRE}$ and $LCD_{LS/ARG}$ for the landscape structure resistance models (IBR_{LS}) and in ARG, $LCD_{elev/ARG}$ for the elevation resistance IBR_{elev} model and $LCD_{LS/elev/ARG}$ for the $IBR_{LS/elev}$.

Resistance model optimization and causal modeling

Our 16384 and 104 univariate resistance scenarios were evaluated based on the correlation between pairwise genetic distance $\hat{a}_r$ and the natural logarithm (log) of pairwise resistance distance LCD using partial Mantel tests. Likelihood of the various scenarios was assessed with the partial Mantel correlation $r_{\text{LCD/EuD}}$ after ‘partialling out’ the log of the Euclidean distance between individuals ($\hat{a}_r \sim \log(\text{LCD})|\log(\text{EuD})$). For landscape and elevation resistance models (IBR_{LS} and IBR_{elev}) the 16384 and 104 scenarios ($\text{LCD}_{\text{LS/BRE}}$, $\text{LCD}_{\text{LS/ARG}}$, $\text{LCD}_{\text{elev/ARG}}$) were ordered according to their Partial Mantel r values. The top candidate scenario was identified by a unimodal peak of support in partial Mantel r values (Shirk et al. 2010). When no unimodal peak was obtained, we selected among significant scenarios the one having the highest Relative Support index RS recently introduced by Cushman et al. (2013) to circumvent the high Type I error rate of the partial Mantel test. RS is calculated by $\text{RS} = r_{\text{LCD/EuD}} - r_{\text{EuD/LCD}}$ where $r_{\text{LCD/EuD}}$ was the partial Mantel correlation from test $\hat{a}_r \sim \log(\text{LCD})|\log(\text{EuD})$ and $r_{\text{EuD/LCD}}$ was the partial Mantel correlation from test $\hat{a}_r \sim \log(\text{EuD})|\log(\text{LCD})$. Two scenarios were retained for the IBR_{LS} model, $\text{LCD}_{\text{LS/BRE}}^*$ and $\text{LCD}_{\text{LS/ARG}}^*$, and one scenario for the IBR_{elev} , $\text{LCD}_{\text{elev/ARG}}^*$. $\text{LCD}_{\text{LS/ARG}}^*$ and $\text{LCD}_{\text{elev/ARG}}^*$ were used to obtain the multivariate scenario $\text{LCD}_{\text{LS/elev/ARG}}^*$ by addition. The retained scenarios were subsequently used for causal modeling.

To disentangle between the four (IBD, IBR_{LS} , $\text{IBD}+\text{IBR}_{\text{LS}}$, no structure) and the eight (IBD, IBR_{LS} , IBR_{elev} , $\text{IBD}+\text{IBR}_{\text{LS}}$, $\text{IBD}+\text{IBR}_{\text{elev}}$, $\text{IBR}_{\text{LS/elev}}$, $\text{IBD}+\text{IBR}_{\text{LS/elev}}$, no structure) possible models in BRE and ARG, respectively, we performed three and 13 diagnostic tests, i.e. partial Mantel tests, respectively (Table 2) using selected scenarios for each driver at the previous step (*) which allowed us to retain the most plausible drivers of genetic differentiation (sensu causal modeling framework, Cushman et al. 2006; Cushman et al. 2013). The general idea is that for a potential univariate driver D_i to be retained, the correlation between genetic distance G and the other potential univariate drivers D_i ‘partialling out’ the other potential drivers in competition $\mathbf{D}$ (test1: $G \sim D_i | \mathbf{D}$) must be significant, and conversely, the correlation between G and other potential drivers ‘partialling out’ the potential driver D (test 2: $G \sim \mathbf{D} | D_i$) must be non-significant. We used the RS to identify the main univariate drivers of genetic differentiation, with a high RS value for a driver D_i indicating strong support for the driver D_i . To assess the support of a multivariate resistance model and to ensure that all drivers in this multivariate resistance model had to be included, we followed the approach of Castillo et al. (2014). First, the multivariate resistance model including drivers D_1 and D_2 had to be better than the IBD model, which could be shown using the two partial Mantel tests: $G \sim \text{IBR}_{D_1+D_2} | \text{IBD}$ must be significant, and $G \sim \text{IBD} | \text{IBR}_{D_1+D_2}$ must be non-significant (Wasserman et al. 2010). Second, in order to include a driver D_1 in the final multivariate model, it also had to meet the causal modeling criteria with the reduced model: $G \sim \text{IBR}_{D_1+D_2} | \text{IBR}_{D_1}$ must be significant (test 3 and test 5), and $G \sim \text{IBR}_{D_1} | \text{IBR}_{D_1+D_2}$ (test 4 and test 6) must be non-significant.

How do selected resistance models lead to spatial genetic structure?

To assess whether the previous selected drivers were strong enough to lead to the current and detectable spatial genetic structure, we investigated the spatial genetic structure among individuals with spatial Principal Component Analysis (sPCA; Jombart et al. 2008) in both populations. This spatially explicit multivariate method takes into account the spatial information by integrating Moran’s index (I) (Moran 1948, 1950) for detecting the spatial genetic structures. The sPCA maximizes the product of the variance of entities (individuals) and their autocorrelation. The entities are then arranged according to their score which summarizes all aspects of the genetic structure. This method requires no assumption about the Hardy-Weinberg equilibrium or linkage equilibrium between loci. We used the sPCA

function implemented in the library adegenet (Jombart et al. 2008) of R software (R Development Core Team 2013). The network connection was set using the inverse pairwise distance method and took as distances either the log of the Euclidean distance or the least-cost distance between individuals depending on the best scenario selected (e.g. EuD_{BRE} or $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{BRE}}^*$ in BRE). Permutation tests ($n=9999$) proposed by Jombart et al. (2008) were performed to assess the significance of the global spatial structure.

Results

Univariate resistance model optimization

No top candidate scenario, i.e. based on a unimodal peak of support in partial Mantel r values, was found in either set of scenarios ($\text{LCD}_{\text{LS}/\text{BRE}}$, $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{ARG}}$, $\text{LCD}_{\text{elev}/\text{ARG}}$). Consequently, for each set of significant scenarios, the one having the highest RS index was retained. In BRE, 43 $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{BRE}}$ scenarios were significant (mean Mantel $r=0.09$, Supplementary Material Appendix 3 Fig. A1) and resistance coefficients for the retained scenario $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{BRE}}^*$ (RS=0.16, Table 2) are given in Table 1.

In ARG, 468 $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{ARG}}$ scenarios were significant (mean partial Mantel $r=0.1$, Supplementary Material Appendix 3 Fig. A2) and the one having the highest RS (RS=0.19, Table 2) was retained as $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{ARG}}^*$. 58 $\text{LCD}_{\text{elev}/\text{ARG}}$ scenarios (mean partial Mantel $r=0.13$, Supplementary Material Appendix 3 Fig. A3) were significant and the one with the highest RS (RS=0.28, Table 2) was retained as $\text{LCD}_{\text{elev}/\text{ARG}}^*$. The multivariate scenario $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{elev}/\text{ARG}}^*$ was obtained from $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{ARG}}^*$ by addition.

#Table 2 approximately here#

Causal modeling to evaluate drivers of genetic differentiation

Three and 13 partial Mantel tests in BRE and in ARG, respectively, were performed to identify the main drivers of genetic differentiation between individuals (Table 2).

In BRE, the results indicated no IBD process over the study area (Table 2, $t_{0\text{BRE}}$: $r=-0.003$, p -value=0.55). The scenario $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{BRE}}^*$ had a partial Mantel r equal to 0.09 (p -value=0.041) after ‘partialling out’ the IBD model ($t_{1\text{LS}}$ in Table 2) and received a high relative support ($\text{RS}_{\text{LS}/\text{BRE}}=0.16$, Table 2) showing that the genetic differentiation between individuals in BRE is driven by isolation-by-resistance. The $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{BRE}}^*$ was characterized by low resistance coefficients for roads and buildings (1), moderate resistance coefficients for hedgerows, shrubby lands, and copses and forest (25), and high resistance coefficients for opens areas (50) and highways (100, Table 1, coefficient for ponds was fixed to 100).

In ARG, IBD was significant (Table 2, $t_{0\text{ARG}}$: $r=0.05$, p -value=0.025). We then compared scenarios $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{ARG}}^*$, $\text{LCD}_{\text{elev}/\text{ARG}}^*$ and $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{elev}/\text{ARG}}^*$ against each other and the IBD model using RS. The highest RS was obtained for the scenario $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{elev}/\text{ARG}}^*$ after ‘partialling out’ the IBD model ($\text{RS}_{\text{LS}/\text{elev}/\text{ARG}}=0.284$, Table 2) but a nearly similar value was observed for the scenario $\text{LCD}_{\text{elev}/\text{ARG}}^*$ ($\text{RS}_{\text{elev}/\text{ARG}}=0.281$, Table 2). The tests 3 to 6 suggested that both landscape structure (LS) and elevation (elev) did not have to be included in the multivariate model. This is paradoxical since the RS for the scenario $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{ARG}}^*$ was also high after ‘partialling out’ the IBD model ($\text{RS}_{\text{LS}/\text{ARG}}=0.19$, Table 2). Despite its high RS value ($\text{RS}_{\text{LS}/\text{elev}/\text{ARG}}=0.284$, Table 2), the scenario $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{elev}/\text{ARG}}^*$ did not bring more information than the univariate scenarios $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{ARG}}^*$ and $\text{LCD}_{\text{elev}/\text{ARG}}^*$. This suggested that elevation was the main driver of the genetic differentiation between individuals in ARG, and that significant results for the IBR_{LS} models likely resulted from the correlation between elevation and landscape cover (Supplementary Material Appendix 4). $\text{LCD}_{\text{elev}/\text{ARG}}^*$ showed that optimal elevation for gene flow is about 1700m (Table 3).

How do IBR_{LS} and IBR_{elev} lead to spatial structure in BRE and ARG, respectively?

The inverse of the $LCD_{LS/BRE}^*$ and $LCD_{elev/ARG}^*$ matrices were used as network connection graphs to assess the spatial structure of the genetic differentiation in BRE and ARG, respectively. A significant global structure was identified only in ARG (Fig. 2, p-value=0.23 in BRE, p-value=0.04 in ARG). In ARG, sPCA global structure was projected (Fig. 2) on the raster elevation map.

The pine marten population in ARG seemed to be separated in two genetic clusters, along a north-south gradient with a majority of black squares to the north at low elevation and white squares to the south at higher elevation (linear correlation between elevation and sPCA score on 1st axis, $r = 0.32$, p-value=0.002).

Discussion

We found that the landscape cover and the elevation influenced genetic differentiation between individuals in BRE and ARG, respectively, through a comprehensive individual-based landscape genetics analysis. Genetic differentiation was likely also influenced by the landscape cover in ARG, but in a dependent relationship with elevation. This suggests that the main driver of genetic differentiation is likely to differ between these two contrasting areas and underlines the usefulness of spatial replication in landscape genetic studies.

On the importance of spatial replication

It has been stressed that spatial replications of landscape genetic studies across a species' geographic range were often lacking (Holderegger and Wagner 2008; Segelbacher et al. 2010; Short Bull et al. 2011). Analysis of multiple landscapes would provide more robust results for applications across geographic regions and allow for comparisons between regions that differ in key environmental or structural landscape elements (Segelbacher et al. 2010; Short Bull et al. 2011). Our two spatial replicates showed that the main driver of genetic differentiation differed between a plain area (BRE) and a mountainous one (ARG), suggesting at first glance that the gene flow in BRE and ARG populations was determined by different landscape factors. The fragmentation of the forested habitat markedly differs between the two populations (Merget et al. 2012). When a landscape habitat is nearly continuous, i.e. weakly fragmented such as the forested habitat in the ARG population, a landscape genetics approach may fail to identify such a habitat as the one ensuring connectivity (Short Bull et al. 2011, Cushman et al. 2013). Landscape features must be variable across the landscape to be detected as an influencing factor on gene flow (Short Bull et al. 2011, Cushman et al. 2013). For example, elevation is highly variable in the ARG landscape and this likely facilitated the detection of its landscape genetic effect. Failure in detecting a landscape genetic effect of a given landscape feature does not mean however that this landscape feature is not important for the species ecology (Short Bull et al. 2011) but rather, that it is not limiting (Cushman et al. 2013). Difference in landscape structure between the two areas might thus explain part of the divergent landscape effects on the genetic variability we identified in the two populations. We acknowledge that landscape structure is not the only factor that differentiates the two areas since ARG is nearly four-fold larger than BRE, with one third less individuals sampled. The sampling design and the area extent are well known to likely affect the power of landscape genetics methods to detect spatial genetic structure and landscape correlates of genetic differentiation (Storfer et al. 2007; Anderson et al. 2010; Cushman and Landguth 2010; Storfer et al. 2010). The importance of the grain and the thematic resolution of the cartography, have also been stressed (Cushman and Landguth 2010; Segelbacher et al. 2010). If we were able to standardize the cartography, standardizing the area extent would

unfortunately lead to drastically reduce the sample size in ARG. Elevation and to a lesser degree, landscape structure, influenced genetic differentiation in ARG, and investigating the effect of landscape structure in two distinct same-sized areas, one at low elevation and the other at optimal elevation, would improve our results. Even if differences in the main drivers of genetic differentiation between the two areas were mostly due to a difference in area extents, such a difference would highlight the impact of the spatial scale of a landscape genetic study for a given species on the management and conservation implications we can derive. Restoring functional connectivity through landscape modification and/or preservation is conceivable, whereas modifying topography is impossible.

Landscape influences genetic differentiation in BRE

In a previous study, the pine marten population in BRE was shown to be the most genetically diverse and the less spatially structured population (i.e. very weak IBD pattern) despite being located in the most fragmented area (Mergey et al. 2012). From this result, we aimed at identifying the main landscape elements allowing for gene flow. Our present results confirmed these previous findings as no spatial structure was evidenced after having explicitly accounted for least-cost distances between individuals. However, we showed that landscape influenced the genetic differentiation between individuals as the IBRLS model performed better than the IBD model. This lack of obvious spatial structure may be partly attributed to several methodological factors. First, our sample size should not be problematic, as it is in the range of recommended sample sizes (Anderson et al. 2010). Secondly, sampling design may affect the power of analytical techniques in detecting spatial genetic structure. We acknowledged that our sampling was opportunistic, i.e. samples were not located ideally in a regular grid. However, only a third of 174 studies in landscape genetics had a well-defined sampling design (Storfer et al. 2010) and such opportunistic sampling did not impede the detection of a spatial genetic structure (e.g. Broquet et al. 2006). In addition, our samples were distributed almost uniformly over the study area, a design which likely enables the detection of the spatial genetic processes (Oyler-McCance et al. 2013). Thirdly, the area extent (i.e. the total area sampled) might also impact our ability to detect a spatial genetic structure. Indeed, the spatial scale at which genetic samples are collected must be large enough to encompass both the range of landscape variability and the range at which genetic variability is spatially structured (Storfer et al. 2007; Segelbacher et al. 2010). Basically, the extent of the study must be at least as large as the mean distance of dispersal, which is not the case in BRE as gene flow probably occurred on a 120 km scale (Mergey et al. 2012). Empirical studies have even shown examples of rare but long-distance dispersal movements (>12 km per day, Zalewski and Jedrzejewski 2006; 18 km, Schropfer et al. 1997; 30 km, Pulliainen 1981; >14 km in Bresse, Ruetten and Vandel, data not shown). Our study area might be too small (32x32 km) relative to the dispersal abilities of the pine marten, so that gene flow occurred at the study scale, and was large enough to avoid the presence of a strong genetic break. However, the study area size is in the range of the management/conservation unit sizes in France. Moreover, our results showed that the influence of landscape on genetic differentiation can be evidenced even in the lack of detectable spatial genetic structure. We used up-to-date methods in individual-based landscape genetics to test for the influence of landscape, and to investigate in detail which landscape elements might favour or prevent gene flow in this study area.

Human buildings and roads did not impede the genetic connectivity as shown by their low resistance coefficients. The pine marten is often described as avoiding anthropized and open areas (Storch et al. 1990; Brainerd and Rolstad 2002) but such areas did not seem to impact negatively the dispersal of the marten in BRE, which is a counter-intuitive result. Human buildings are highly scattered over the study area, and, as in typical rural habitats in France,

there is no big town or high concentration of human activities. Roads are mostly small local roads with low traffic, especially during the night, and are evenly distributed over the study area. Low resistance coefficients for these landscape elements do not mean that individuals necessarily use these elements to disperse but that these elements are not problematic for gene flow despite, for example, road collisions being the second mortality cause in our study area (Ruelle et al. 2015). On the contrary, open areas, which are mainly cultivated fields and pastures in BRE, showed a 50 times higher resistance than buildings and roads, twice the resistance value of the vegetation classes (hedgerows, shrubby lands, forest and copses) and half of the resistance value for highways. The fact that open areas are less favourable for genetic connectivity than forested areas was expected given the species ecology. However, vegetation offered 25 times more resistance to genetic connectivity than buildings and roads, and there was no evidence that linear elements such as hedgerows provided more connectivity (i.e. less resistance) than other vegetation classes. We have no obvious explanation for the higher resistance of forested habitat relative to buildings and secondary roads, but it can be due to the higher ecological plasticity of the pine marten than previously thought. Overall, our results echoed the recent landscape genetic study published by Ruiz-González et al. (2014) in a similarly heterogeneous landscape in the Basque country where forest as well as scrubland, agroforestry mosaics and grassland habitat ensure connectivity in a pine marten population. With only 21% of forest, BRE has a low and highly fragmented forested cover. It appears that such a habitat is not detrimental to the functional connectivity. This highlights, in line with previous studies (Stier 2000; Pereboom et al. 2008; Balestrieri et al. 2010; Mergey et al. 2011; Caryl et al. 2012; Ruiz-González et al. 2014) that pine marten populations are able to cope with fragmented forest landscapes. Thompson and Harestad (1994) predicted that American marten populations should be affected by forested habitat fragmentation below a critical extinction threshold of habitat amount equal to 20-30 %. This critical threshold is indeed often invoked as a triggering factor of the detrimental effects of habitat fragmentation and loss. Our results suggest that pine martens could be more plastic than the closely related American marten. Both the forest availability and fragmentation level in BRE could not be as low as to make movements between forested patches costly enough to force individuals to use the hedgerow network to disperse.

Elevation (and landscape) influences genetic differentiation in ARG

The pine marten ARG population has been previously shown to be less genetically diverse and more structured (i.e. stronger IBD) than three others populations (Mergey et al. 2012) despite living in the more forested and less fragmented habitat. Our present aim was to better assess whether environmental factors such as landscape structure or topography might influence the spatial structure of this population through a more meaningful individual-based landscape genetic study. A global spatial structure was evidenced after having explicitly accounted for least-cost distances between individuals. The main driver of genetic differentiation between individuals was the elevation, leading to a spatial structure separating northern and lower land martens from southern and higher land martens. The elevation with the lowest resistance was found to be 1700m, averaged on two LCD_{elev} scenarios, with low to moderate resistance coefficients (below 25) between 1500m and 2000m. On average, this elevation interval corresponds to a habitat composition between 30% open area – 60% forest – 5% shrubby lands at 1500m, and 60% open area – 20% forest – 25% shrubby lands at 2000m (Supplementary material Appendix 3). This point underlines the structural correlation between landscape composition and elevation which precludes identifying the landscape as a significant driver of genetic differentiation independently of the elevation. More biologically, it also highlights that the optimal elevation for genetic connectivity is not a fully forested area but rather a mosaic of different habitat elements. Above 2000m, the vegetation cover declines

rapidly, with the open area reaching about 100% above 2100m (Supplementary Material Appendix 3). Harsh meteorological conditions above 2000m and long snow cover during winter (Marchesi 1989, Garroway et al. 2011, Wasserman et al. 2010) likely explain why resistance costs associated with elevation increased quickly above 2000m. Indeed, pine martens have limited fat reserves (Buskirk and Harlow 1989), a long and thin body shape associated with high energetic costs for thermoregulation (Brown and Lasiewski 1972; Harlow 1994) and their fur is not highly insulative (Scholander et al. 1950) so that thermoregulatory constraints might be very limiting. In addition, high elevation areas are associated with a decrease in the abundance of small mammals (Torre and Arrizabalaga 2009), the main food item of the pine marten (Posluszny et al. 2007; Remonti et al. 2012). Lower prey abundance could make dispersal more costly especially during long movements. We thus hypothesized that the combination of abiotic (weather conditions, snow) and biotic (low vegetation cover and small mammal density) factors make the highest elevation areas impermeable to marten dispersal.

As a consequence of the inverse Gaussian distribution used to model the variation of resistance coefficients with elevation, the resistance coefficients decreased below 1500m as quickly as they increased above 2000m, so that they reached a resistance coefficient of 100 (as the highways) below 875m. We are not confident in interpreting that low elevation lands are as impermeable as areas above 2500m. Indeed, we used the inverse Gaussian distribution as has previously been done for the American marten (Wasserman et al. 2010) and in other studies (e.g. Castillo et al. 2014) because it made sense that high elevations were not favourable; neither were low land areas due to a more anthropized environment and a less forested habitat. Elevation is even considered in some studies as a proxy of temperature (e.g. Castillo et al. 2014) and, under the assumption that an optimal temperature exists, the inverse Gaussian distribution appears meaningful. We tested several forms of distribution regarding the variation of resistance coefficients with elevation to circumvent the symmetric characteristic of the Gaussian distribution (increasing resistance coefficients above a varying threshold, increasing resistance coefficients before and after a plateau which length may vary, unpublished results) but the inverse Gaussian distribution was always the one which led to higher Mantel r so that we retained it for subsequent analysis. In future studies, we believe that the use of a skewed distribution (e.g. skew Gaussian distribution) might be more relevant to describe the variation of resistance coefficient with elevation, but, in our opinion, this calls first for simulation studies. Our results evidenced that an optimal elevation exists for gene flow in the mountainous ARG pine marten population. But it remains unclear which environmental factors associated with elevation (e.g. temperature, landscape, slope and aspect, topographic complexity sensu Castillo et al. 2014) are mainly responsible for the spatial structure of genetic differentiation along a north-south elevation gradient.

Conclusion

We provide here a unique design for the study of the pine marten's spatial genetic structure in two areas of its distribution range with different drivers for explaining the spatial genetic structure. In both areas, pine martens seem to be able to deal with human activities since neither roads nor human buildings act as impermeable barriers, even if in ARG, low elevation areas, associated with human activity, might reduce gene flow. The particular situation in the Pyrenean Mountains where relief shapes the genetic structure requires further investigations on the connectivity between the different valleys and the plain, especially regarding the genetic diversity values and the intensive exploitation of the mountain for recreational use. With only 21% of forested cover, BRE has a weak and highly fragmented forested cover. It appears that such a habitat is clearly not detrimental to the functional connectivity, as no spatial structure was evidenced. Our results highlight that information on variation in

dispersal and gene flow should be collected across a species' geographic range to derive reliable conservation and management measures.

Acknowledgments

5 We are very grateful to all the hunters and trappers associations of Ain, Saône-et-Loire and Ariège who helped us in field work, especially E. Marty, W. Genton, L. Bouilly and D. Vivant. We thank G. Queney for his help in molecular work. We also thank C. Carter who kindly edited the English and two anonymous reviewers for their helpful comments. This study was supported by the "Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage" and the University of Lyon -CNRS. This work was performed using computing facilities of the CC LBBE/PRABI.

References

- 15 Anderson CD, Epperson BK, Fortin M-J, Holderegger R, James PMA, Rosenberg MS, Scribner KT, Spear S (2010) Considering spatial and temporal scale in landscape-genetic studies of gene flow. *Mol Ecol* 19:3565-3575
- Balestrieri A, Remonti L, Ruiz-Gonzalez A, Gomez-Moliner BJ, Vergara M, Prigioni C (2010) Range expansion of the pine marten (*Martes martes*) in an agricultural landscape matrix (NW Italy). *Mammalian Biology* 75:412-419
- 20 Bowler D, Benton T (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biol Rev* 80:205 - 225
- Brainerd SM The pine marten and forest fragmentation: a review and synthesis. In: Myrberget S. (ed) Transactions of the 19th IUGB Congress, Trondheim, Norway 1990. p. 421-434
- 25 Brainerd SM, Rolstad J (2002) Habitat selection by Eurasian pine martens *Martes martes* in managed forests of southern boreal Scandinavia. *Wildlife Biology* 8:289-297
- Bray JR, Curtis JT (1957) An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27:325-349
- Broquet T, Ray N, Petit E, Fryxell JM, Burel F (2006) Genetic isolation by distance and landscape connectivity in the American marten (*Martes americana*). *Landscape Ecol* 21:877-889
- 30 Brown JH, Lasiewski RC (1972) Metabolism of weasels - cost of being long and thin. *Ecology* 53:939-943
- Short Bull RA, Cushman SA, Mace R, Chilton T, Kendall KC, Landguth EL, Schwartz MK, McKelvey K, Allendorf FW, Luikart G (2011) Why replication is important in landscape genetics: American black bear in the Rocky Mountains. *Mol Ecol* 20:1092-107
- 35 Buskirk SW, Harlow HJ (1989) Body-fat dynamics of the american marten (*Martes americana*) in winter. *J Mammal* 70:191-193
- Caryl FM, Quine CP, Park KJ (2012) Martens in the matrix: the importance of nonforested habitats for forest carnivores in fragmented landscapes. *J Mammal* 93:464-474
- 40 Case TJ, Taper ML (2000) Interspecific Competition, Environmental Gradients, Gene Flow, and the Coevolution of Species' Borders. *Am Nat* 155:583-605
- Castillo JA, Epps CW, Davis AR, Cushman SA (2014) Landscape effects on gene flow for a climate-sensitive montane species, the American pika. *Mol Ecol* 23:843-856
- 45 Clark RW, Brown WS, Stechert R, Zamudio KR (2010) Roads, Interrupted Dispersal, and Genetic Diversity in Timber Rattlesnakes. *Conserv Biol* 24:1059-1069
- Clevenger AP (1994) Habitat characteristics of eurasian pine martens *Martes martes* in an insular mediterranean environment. *Ecography* 17:257-263
- Clobert J, Danchin, E., Dhondt, A.A., & Nichols, J.D (2001) Dispersal. Oxford University Press, New York
- 50

- Cushman SA, Landguth EL (2010) Spurious correlations and inference in landscape genetics. *Mol Ecol* 19:3592-3602
- Cushman SA, McKelvey KS, Hayden J, Schwartz MK (2006) Gene flow in complex landscapes: Testing multiple hypotheses with causal modeling. *Am. Nat.* 168:486-499
- 5 Cushman SA, Wasserman T, Landguth E, Shirk A (2013) Re-Evaluating Causal Modeling with Mantel Tests in Landscape Genetics. *Diversity* 5:51-72
- Davis CS and Strobeck C (1998), Isolation, variability, and cross-species amplification of polymorphic microsatellite loci in the family Mustelidae. *Mol Ecol*, 7:1776–1778
- Davis ES, Murray TE, Fitzpatrick U, Brown MJF, Paxton RJ (2010) Landscape effects on
10 extremely fragmented populations of a rare solitary bee, *Colletes floralis*. *Mol Ecol* 19:4922-4935
- Ellner SP, McCauley E, Kendall BE, Briggs CJ, Hosseini PR, Wood SN, Janssen A, Sabelis MW, Turchin P, Nisbet RM, Murdoch WW (2001) Habitat structure and population persistence in an experimental community. *Nature* 412:538-543
- 15 Etherington T, Penelope Holland E (2013) Least-cost path length versus accumulated-cost as connectivity measures. *Landscape Ecol* 28:1223-1229
- Garroway CJ, Bowman J, Wilson PJ (2011) Using a genetic network to parameterize a landscape resistance surface for fishers, *Martes pennanti*. *Mol Ecol* 20:3978-3988
- Grilo C, Bissonette JA, Santos-Reis M (2008) Response of carnivores to existing highway
20 culverts and underpasses: implications for road planning and mitigation. *Biodivers Conserv* 17:1685-1699
- Hanski I (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford: Oxford University Press
- Hardy OJ, Vekemans X (2002) spagedi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Mol Ecol Notes* 2:618-620
- 25 Harlow HJ (1994) Trade-offs associated with the size and shape of American martens. In: Buskirk S. W., Harestad A. S., Raphael M. G., Powell R. A. (eds), *Martens, sables, and fishers: biology and conservation*. Cornell University Press, Ithaca, New York, pp. 391–403
- Hijmans RJ (2014) raster: raster: Geographic data analysis and modeling. R package version 2.3-12. <http://CRAN.R-project.org/package=raster>.
- 30 Holderegger R, Wagner HH (2006) A brief guide to landscape genetics. *Landscape Ecol* 21:793-796
- Holderegger R, Wagner HH (2008) Landscape genetics. *Bioscience* 58:199-207
- Jombart T (2008) adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24:1403-1405
- 35 Jombart T, Devillard S, Dufour AB, Pontier D (2008) Revealing cryptic spatial patterns in genetic variability by a new multivariate method. *Heredity* 101:92-103
- Keller D, Van Strien MJ, Holderegger R (2012) Do landscape barriers affect functional connectivity of populations of an endangered damselfly? *Freshwater Biol* 57:1373-1384
- Kuehn R, Hindenlang KE, Holzgang O, Senn J, Stoeckl B, Sperisen C (2007) Genetic effect
40 of transportation infrastructure on roe deer populations (*Capreolus capreolus*). *J Hered* 98:13-22
- Manel S, Schwartz MK, Luikart G, Taberlet P (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecol Evol* 18:189-197
- Marchesi P (1989) *Ecologie et comportement de la martre (Martes martes L.) dans le Jura Suisse*. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel
- 45 McGarigal K, Cushman SA, Neel M, Ene E (2002) FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>.

- Mersey M, Helder R, Roeder JJ (2011) Effect of forest fragmentation on space-use patterns in the European pine marten (*Martes martes*). *J Mammal* 92:328-335
- Mersey M, Larroque J, Ruetten S, Vandel J-M, Helder R, Queney G, Devillard S (2012) Linking habitat characteristics with genetic diversity of the European pine marten (*Martes martes*) in France. *Eur J Wildl Res* 58:909-922
- 5 Moran PAP (1948) The interpretation of statistical maps. *J R Stat Soc Ser B Stat Methodol* 10:243-251
- Moran PAP (1950) Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37:17-23
- Oyler-McCance S, Fedy B, Landguth E (2013) Sample design effects in landscape genetics. *Conserv. Genet.* 14:275-285
- 10 Pereboom V, Mersey M, Villerette N, Helder R, Gerard JF, Lode T (2008) Movement patterns, habitat selection, and corridor use of a typical woodland-dweller species, the European pine marten (*Martes martes*), in fragmented landscape. *Can J Zool* 86:983-991
- Posluszny M, Pilot M, Goszczynski J, Gralak B (2007) Diet of sympatric pine marten (*Martes martes*) and stone marten (*Martes foina*) identified by genotyping of DNA from faeces. *Ann Zool Fenn* 44:269-284
- 15 Postma E, van Noordwijk AJ (2005) Gene flow maintains a large genetic difference in clutch size at a small spatial scale. *Nature* 433:65-68
- Powell RA (1979) Mustelid spacing patterns - variations on a theme by mustela. *Journal of Comparative Ethology* 50: 153-165
- 20 Proulx G, Aubry K, Birks J, Buskirk S, Fortin C, Frost H, Krohn W, Mayo L, Monakhov V, Payer D, Saeki M, Santos-Reis M, Weir R, Zielinski W (2005) World Distribution and Status of the Genus *Martes* in 2000. In: Harrison D., Fuller A., Proulx G. (eds), *Martens and Fishers (Martes) in Human-Altered Environments*. Springer US, pp. 21-76
- 25 Pulliainen E Winter habitat selection, home range and movements of the Pine marten (*Martes martes*) in a Finnish lapland forest. In: J.A. C. and D. P. (eds) *Proceedings of the Worldwide Furbearer Conference*, Frostburg, Maryland 1981. Johns Hopkins Press, p. 1068-1069
- R Development Core Team (2014) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria,
- 30 Ray N, Lehmann A, Joly P (2002) Modeling spatial distribution of amphibian populations: a GIS approach based on habitat matrix permeability. *Biodivers and Conserv* 11:2143-2165
- Remonti L, Balestrieri A, Ruiz-Gonzalez A, Gomez-Moliner BJ, Capelli E, Prigioni C (2012) Intraguild dietary overlap and its possible relationship to the coexistence of mesocarnivores in intensive agricultural habitats. *Popul Ecol* 54:521-532
- 35 Rousset F (2000) Genetic differentiation between individuals. *J Evol Biol* 13:58-62
- Ruetten S, Vandel J-M, Albaret M, Devillard S (2015) Comparative survival pattern of the syntopic pine and stone martens in a rural trapped area in France. *J Zool* 295: 214-223
- Ruiz-González A, Gurrutxaga M, Cushman SA, Madeira MJ, Randi E, Gómez-Moliner BJ (2014) Landscape Genetics for the Empirical Assessment of Resistance Surfaces: The European Pine Marten (*Martes martes*) as a Target-Species of a Regional Ecological Network. *PLoS ONE* 9:e110552
- 40 Sahlsten J, Thorngren H, Hoglund J (2008) Inference of hazel grouse population structure using multilocus data: a landscape genetic approach. *Heredity* 101:475-482
- Schliehe-Diecks S, Eberle M, Kappeler P (2012) Walk the line—dispersal movements of gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 66:1175-1185
- 45 Scholander PF, Walters V, Hock R, Irving L (1950) Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. *Biol Bull* 99:225-236
- Schropfer R, Wiegand P, Hogrefe HH (1997) The implications of territoriality for the social system of the European pine marten *Martes martes* (L, 1758). *International Journal of Mammalian Biology* 62:209-218
- 50

- Segelbacher G, Cushman SA, Epperson BK, Fortin MJ, Francois O, Hardy OJ, Holderegger R, Taberlet P, Waits LP, Manel S (2010) Applications of landscape genetics in conservation biology: concepts and challenges. *Conserv. Genet.* 11:375-385
- Shirk AJ, Wallin DO, Cushman SA, Rice CG, Warheit KI (2010) Inferring landscape effects on gene flow: a new model selection framework. *Mol Ecol* 19:3603-3619
- 5 Sommer S, McDevitt AD, Balkenhol N (2013) Landscape genetic approaches in conservation biology and management. *Conserv Genet* 14:249-251
- Stahl P, Ruetz S, Gros L (2002) Predation on free-ranging poultry by mammalian and avian predators: field loss estimates in a French rural area. *Mammal Rev* 32:227-234
- 10 Stier N (2000) Habitat use of the pine marten *Martes martes* in small-scale woodlands of Mecklenburg (Germany). *Lutra* 43:185-203
- Storch I, Lindstrom E, Dejonge J (1990) Diet and habitat selection of the pine marten in relation to competition with the red fox. *Acta Theriol* 35:311-320
- Storfer A, Murphy MA, Evans JS, Goldberg CS, Robinson S, Spear SF, Dezzani R, Delmelle E, Vierling L, Waits LP (2007) Putting the 'landscape' in landscape genetics. *Heredity* 98:128-142
- 15 Storfer A, Murphy MA, Spear SF, Holderegger R, Waits LP (2010) Landscape genetics: where are we now? *Mol Ecol* 19:3496-3514
- Thompson ID, Harestad AS (1994) Effects of logging on American martens, and models for habitat management. In: Buskirk SW, Harestad AS, Raphael MG, Powell RA (eds) *Martens, sables, and fishers: Biology and conservation*. pp 355-367
- 20 Torre I, Arrizabalaga A (2009) Species richness and abundance of small mammals along an elevational gradient of a Mediterranean mountain. *Life and Environment* 59:199-208
- Trumbo DR, Spear SF, Baumsteiger J, Storfer A (2013) Rangewide landscape genetics of an endemic Pacific northwestern salamander. *Mol Ecol* 22:1250-66
- 25 van Etten J (2014) gdistance: Distances and movements on geographical grids. <http://r-forge.r-project.org/projects/gdistance/>
- Walker CW, Vilà C, Landa A, Lindén M and Ellegren H (2001), Genetic variation and population structure in Scandinavian wolverine (*Gulo gulo*) populations. *Mol Ecol*, 10: 53–63
- 30 Wasserman TN, Cushman SA, Schwartz MK, Wallin DO (2010) Spatial scaling and multi-model inference in landscape genetics: *Martes americana* in northern Idaho. *Landscape Ecol* 25:1601-1612
- Wright S (1943) Isolation by distance. *Genetics* 28:114-138
- Zalewski A (2000) Factors affecting the duration of activity by pine martens (*Martes martes*) in the Białowieża National Park, Poland. *J Zool* 251: 439-447
- 35 Zalewski A, Jedrzejewski W (2006) Spatial organisation and dynamics of the pine marten *Martes martes* population in Białowieża Forest (E Poland) compared with other European woodlands. *Ecography* 29:31-43

Table 1 Description of landscape elements used for building landscape structure resistance models. Possible relative resistance coefficients are given. Relative resistance coefficients for the retained scenarios $LCD_{LS/BRE}^*$ and $LCD_{LS/ARG}^*$ are also given in BRE and ARG populations.

5

Landscape element	Description	Possible Relative resistance coefficients	$LCD_{LS/BRE}^*$	$LCD_{LS/ARG}^*$
Highways	Roads with heavy traffic	1-25-50-100	100	100
Roads	Roads with lower traffic	1-25-50-100	1	25
Buildings	Human constructions	1-25-50-100	1	1
Open area	Meadows, cultivated fields, etc.	1-25-50-100	50	50
Ponds	Large water area	100	100 [fixed]	100 [fixed]
Hedgerows	Wooded area with a width < 10 m	1-25-50-100	25	1
Shrubby land	Bushes and pioneer vegetation	1-25-50-100	25	25
Forest and copses	Wooded area with a width > 10 m	1-25-50-100	25	1

Table 2 Simple and partial Mantel tests between pairwise genetic distance matrices ($\hat{a}_r$) and Euclidean (EuD) or least-cost distance (LCD). Least-cost distance matrices were based on the models of isolation-by-resistance ($\text{LCD}_{\text{LS}/\text{BRE}}^*$, $\text{LCD}_{\text{LS}/\text{ARG}}^*$), isolation-by-elevation ($\text{LCD}_{\text{elev}/\text{ARG}}^*$), or isolation by both resistance and elevation ($\text{LCD}_{\text{LS}/\text{elev}/\text{ARG}}^*$). P-values of the significant Mantel correlations at $\alpha = 0.05$ are in bold, n is the number of individuals in each study area. $\hat{a}_r \sim D_1$ corresponds to a simple Mantel test between the genetic distance matrix $\hat{a}_r$ and the matrix D_1 ; $G \sim D_1 | D_2$ corresponds to a partial Mantel test between the genetic distance matrix $\hat{a}_r$ and the matrix D_1 partialling out the matrix D_2 . Mantel tests were performed with 9999 permutations. RS is the Relative Support index.

Area	n		Mantel test	r	p-value	RS
BRE	126	t0:	$\hat{a}_{\text{BRE}} \sim \log(\text{EuD}_{\text{BRE}})$	-0.003	0.55	
			LS vs. EuD			
		t1 _{LS}	$\hat{a}_{\text{BRE}} \sim \log(\text{LCD}_{\text{LS}/\text{BRE}}^*) \log(\text{EuD}_{\text{BRE}})$	0.09	0.041	$\text{RS}_{\text{LS}/\text{BRE}}=0.157$
		t2 _{LS}	$\hat{a}_{\text{BRE}} \sim \log(\text{EuD}_{\text{BRE}}) \log(\text{LCD}_{\text{LS}/\text{BRE}}^*)$	-0.07	0.952	
ARG	88	t0	$\hat{a}_{\text{ARG}} \sim \log(\text{EuD}_{\text{ARG}})$	0.05	0.025	
			LS vs. EuD			
		t1 _{LS}	$\hat{a}_{\text{ARG}} \sim \log(\text{LCD}_{\text{LS}/\text{ARG}}^*) \log(\text{EuD}_{\text{ARG}})$	0.11	0.042	$\text{RS}_{\text{LS}/\text{ARG}}=0.195$
		t2 _{LS}	$\hat{a}_{\text{ARG}} \sim \log(\text{EuD}_{\text{ARG}}) \log(\text{LCD}_{\text{LS}/\text{ARG}}^*)$	-0.08	0.909	
			elev vs. EuD			
		t1 _{elev}	$\hat{a}_{\text{ARG}} \sim \log(\text{LCD}_{\text{elev}/\text{ARG}}^*) \log(\text{EuD}_{\text{ARG}})$	0.16	0.007	$\text{RS}_{\text{elev}/\text{ARG}}=0.281$
		t2 _{elev}	$\hat{a}_{\text{ARG}} \sim \log(\text{EuD}_{\text{ARG}}) \log(\text{LCD}_{\text{elev}/\text{ARG}}^*)$	-0.13	0.983	
			elev vs. LS and LS vs. elev			
		t1 _{elev vs. LS}	$\hat{a}_{\text{ARG}} \sim \log(\text{LCD}_{\text{elev}/\text{ARG}}^*) \log(\text{LCD}_{\text{LS}/\text{ARG}}^*)$	0.04	0.234	$\text{RS}_{\text{elev}/\text{ARG}}=0.040$
		t2 _{elev vs. LS}	$\hat{a}_{\text{ARG}} \sim \log(\text{LCD}_{\text{LS}/\text{ARG}}^*) \log(\text{LCD}_{\text{elev}/\text{ARG}}^*)$	0.001	0.499	$\text{RS}_{\text{LS}/\text{ARG}}=-0.040$
			LS/elev vs. EuD			
		t1 _{LS/elev}	$\hat{a}_{\text{ARG}} \sim \log(\text{LCD}_{\text{LS}/\text{elev}/\text{ARG}}^*) \log(\text{EuD}_{\text{ARG}})$	0.15	0.007	$\text{RS}_{\text{LS}/\text{elev}/\text{ARG}}=0.284$
		t2 _{LS/elev}	$\hat{a}_{\text{ARG}} \sim \log(\text{EuD}_{\text{ARG}}) \log(\text{LCD}_{\text{LS}/\text{elev}/\text{ARG}}^*)$	-0.13	0.987	
			LS/elev vs. LS			
		t3	$\hat{a}_{\text{ARG}} \sim \log(\text{LCD}_{\text{LS}/\text{elev}/\text{ARG}}^*) \log(\text{LCD}_{\text{LS}/\text{ARG}}^*)$	0.002	0.477	
		t4	$\hat{a}_{\text{ARG}} \sim \log(\text{LCD}_{\text{LS}}) \log(\text{LCD}_{\text{LS}/\text{elev}/\text{ARG}}^*)$	0.03	0.279	
			LS/elev vs. elev			
		t5	$\hat{a}_{\text{ARG}} \sim \log(\text{LCD}_{\text{LS}/\text{elev}/\text{ARG}}^*) \log(\text{LCD}_{\text{elev}/\text{ARG}}^*)$	-0.11	0.970	
		t6	$\hat{a}_{\text{ARG}} \sim \log(\text{LCD}_{\text{elev}/\text{ARG}}^*) \log(\text{LCD}_{\text{LS}/\text{elev}/\text{ARG}}^*)$	0.12	0.017	

Table 3 Relative resistance coefficients as a function of elevation (15 classes) for the scenario $LCD_{elev/ARG}^*$ (resistance function optimum =1700m, standard deviation=250m).

Elevation (m)	Mean
<875	100
875, 1000	99
1000, 1125	95
1125, 1250	84
1250, 1375	64
1375, 1500	34
1500, 1625	7
1625, 1750	0
1750, 1875	12
1875, 2000	41
2000, 2125	69
2125, 2250	87
2250, 2375	96
2375, 2500	99
>2500	100

Fig. 1 Distribution map of the pine marten in France and study areas located in A) Bresse region (BRE, n=126)) and in B) Ariège (ARG, n=88) with open areas (white) vs. forested habitats (green) and the sample locations (red points).

Fig. 2 Global structure of individual scores according to the first positive eigenvalue for the best IBR_{elev} model in ARG. Individual scores are represented as squares with size proportional to the score so that the maximum differentiation is between large black squares and large white squares. Elevation (in meters) is represented by a colour gradient.

Fig.1

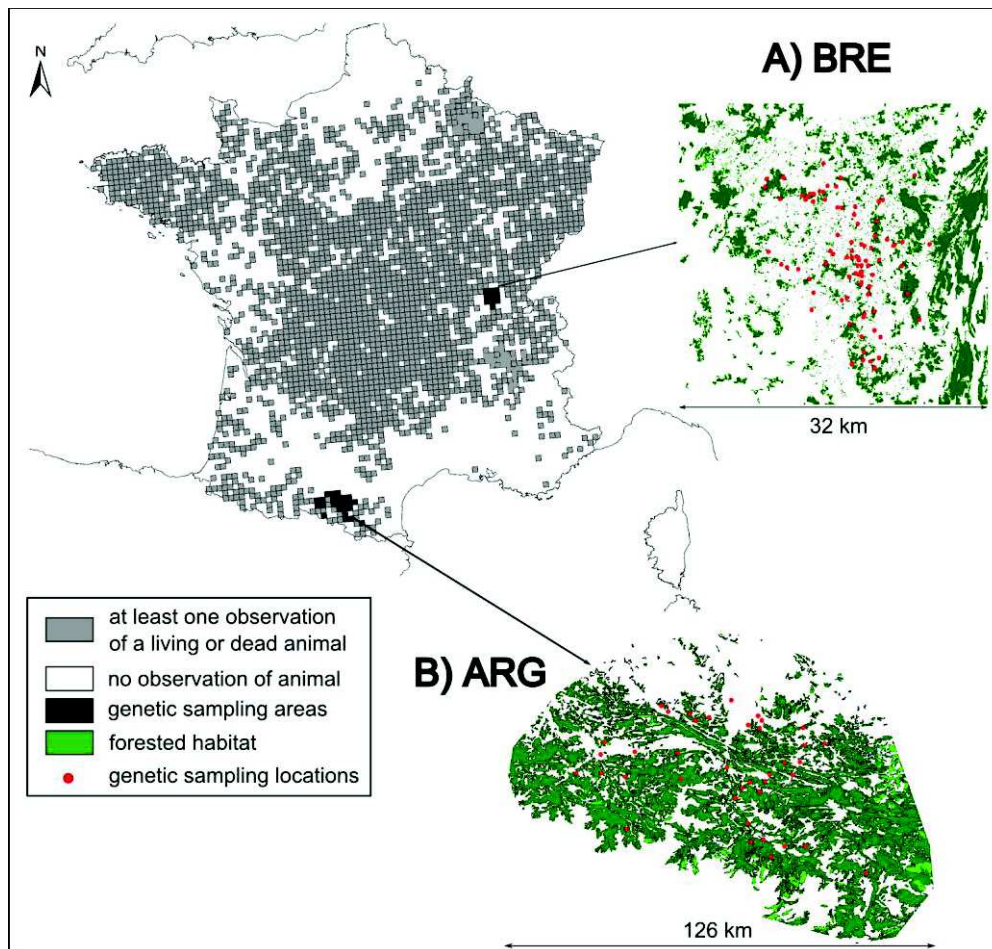
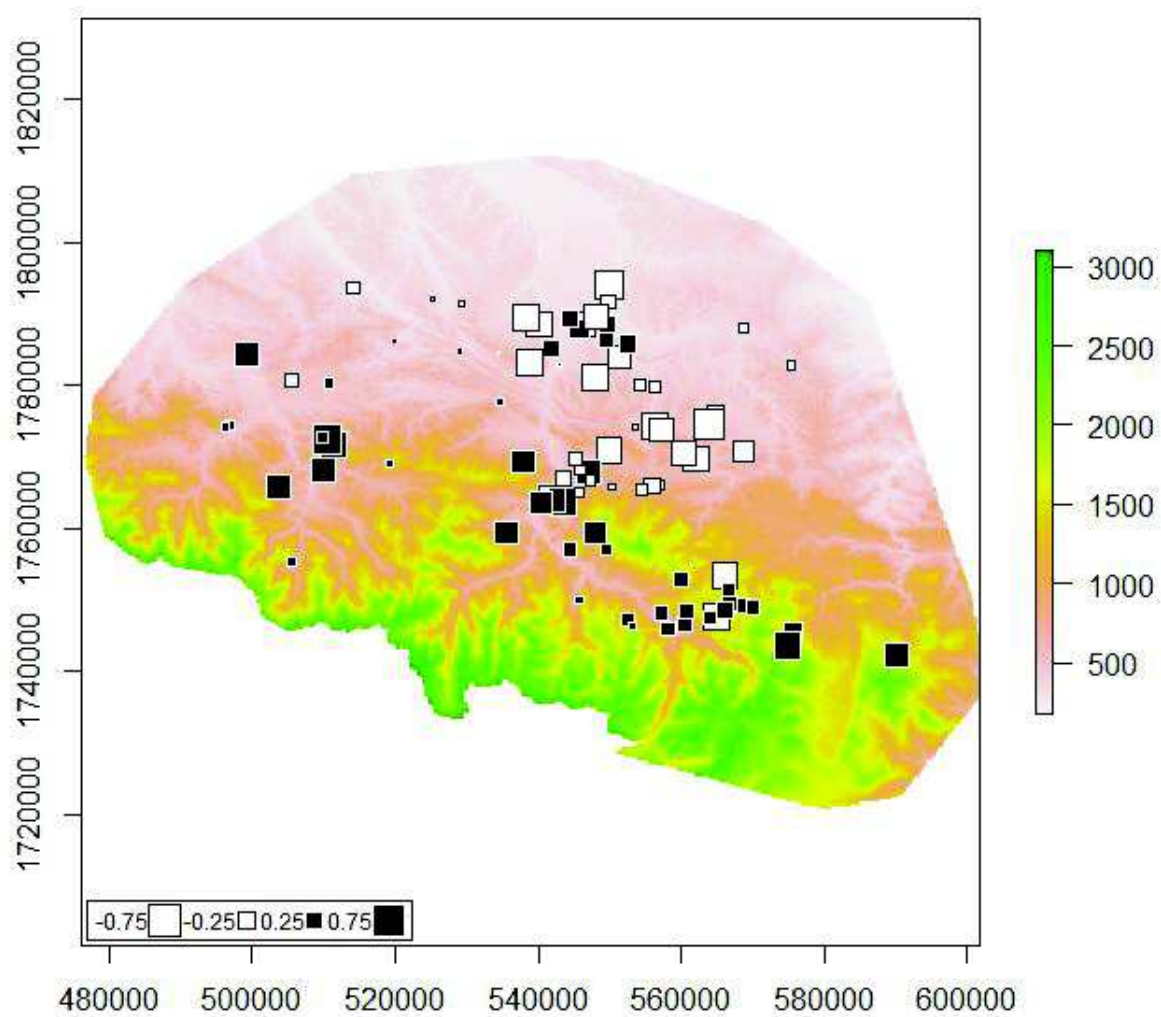


Fig. 2



Quelle est l'influence du bocage sur les meso-carnivores en région d'élevage avicole de plein air ?

Jean-Michel Vandel¹, Arzhela Hemery^{1,2}, Jeremy Larroque^{1,2}, Sandrine Ruetten¹, Bénédicte Monceret³ Sophie Lubac⁴ et Sébastien Devillard²

¹ ONCFS, CNERA Prédateurs Animaux – déprédateurs, Birieux

² UMR CNRS, Laboratoire de Biométrie et Biologie évolutive, Villeurbanne

³ Chambre d'Agriculture de l'Ain, Bourg-en-Bresse

⁴ Institut Technique de l'Aviculture, Lyon

Le programme « PoulHaieCREM » (Poulet, haie, carnivores, risques environnementaux, mortalité) propose une approche multi-disciplinaire, multi-échelle et multi-partenariale visant à rechercher les conditions permettant de concilier la gestion des populations de carnivores et des problèmes posés par la prédation de ces espèces sur les exploitations avicoles de plein air. Les premiers résultats de ce travail, encore en cours, montrent que les idées les plus évidentes demandent toujours à être vérifiées avant d'être présentées comme des principes établis.

Dans les milieux ouverts ou semi ouverts, le bocage est souvent présenté comme un corridor écologique pour les méso-carnivores. En facilitant leurs déplacements il permettrait la dispersion des individus, assurerait le flux de gènes dans l'espace et soutiendrait la variabilité génétique des populations. Cet argument est souvent évoqué comme une condition nécessaire et indispensable à la conservation des carnivores arboricoles comme la martre (*Martes martes*). Mais le bocage faciliterait également l'accès des carnivores aux ressources alimentaires et pourrait ainsi favoriser la prédation dans les élevages avicoles de plein air. Le projet PoulHaieCREM ambitionne de vérifier ces hypothèses pour le renard (*Vulpes vulpes*), la martre et la fouine (*Martes foina*). Derrière cet acronyme gustatif se cache des problématiques à des échelles géographiques différentes : à une échelle micro locale du parc avicole (ha) pour les enjeux de prédation sur la volaille; à l'échelle du domaine d'activité (10 km²) pour l'étude des déplacements des carnivores et enfin à l'échelle régionale ou des paysage agricoles (2000 km²) qui présentent des milieux uniformes pour la génétique des populations. Cette approche se veut également multi-partenariale en proposant un terrain quasi expérimental pour la mise en place d'une collaboration entre tous les acteurs du monde rural : organismes de recherche et de gestion de la faune sauvage, organismes impliqués dans la filière agricole, association et acteurs de l'aménagement et de la gestion du territoire.

La volaille de Bresse, une production à risque...

Ce travail a été réalisé en région bressane où est produite la fameuse volaille de Bresse seule AOP de volaille française. Cet élevage de haute qualité se caractérise par de petites unités de production (700 volailles maximum par bâtiment), la présence des oiseaux en parcours herbeux pendant de longues périodes (depuis l'âge de 5 semaines jusqu'à 14 ou 28 semaines selon les techniques d'élevage) et à de faible densité sur parcours (10 m² minimum par volaille). Ces conditions sont propices à la prédation.

Selon les éleveurs elle peut atteindre jusqu'à 30% de la production annuelle. Les prédateurs le plus souvent cités sont la corneille noire pour les jeunes volailles, la buse et l'autour des palombes et chez les mammifères : le renard et les mustélidés. La zone d'étude concerne 16 communes (350 km²), aux confins des départements de l'Ain et de la Saône et Loire, qui présente la plus forte densité d'élevages (36 exploitations, soit 21.6% des exploitations AOP).

Des taux de prédation différents selon les parcs avicoles

Le premier volet de ce projet a consisté à réaliser un état des lieux quantitatif et qualitatif de la prédation. Le taux de pertes a été estimé par lot de production qui est associé à un parc avicole. Il a été calculé en comptant les poulets toutes les 2 semaines lors de leurs sorties des bâtiments le matin. Les volailles ont été filmées en disposant une caméra à proximité des ouvertures. Ces comptages ont été réalisés de mai 2012 à septembre 2013, pour 70 lots chez 25 éleveurs différents. A 19 semaines les pertes totales ont concerné en moyenne 13,3 % (± 11.9) de l'effectif des volailles (Figure 1). Ce taux de perte en nature ne prend pas en compte les autres pertes, intrinsèques à l'élevage comme la mortalité liée aux maladies, détectées par les éleveurs lors de leur visite quotidienne. Il correspond pour l'essentiel à la mortalité due à la prédation même si les preuves de cette cause font souvent défaut. Ce taux moyen masque une forte disparité en fonction des lots. Quatre lots ont présenté un taux de pertes supérieur à 30 %. La variabilité du taux de perte a été enregistrée au niveau spatial et à une échelle locale (Figure 2). Des lots proches ont pu enregistrer des pertes différentes montrant l'influence de facteurs micro locaux.

En 2000, un protocole similaire avait mesuré un taux de perte de 6.3% (± 6.3) soit deux fois moins élevé que ce nouveau constat (Gros et al., 2003).

Le taux de pertes est expliqué en partie par l'état de la clôture et des bâtiments des parcs avicoles...

Une analyse multivariée de type Hill et Smith a été utilisée pour chercher des correspondances entre le taux de pertes défini en trois classes (faible : $<6.3\%$, moyen : $[6.3-15\%[$ et fort : $\geq 15\%$) et 61 variables micro environnementales pouvant favoriser ou limiter le déplacement des prédateurs. Elle a été décomposée en 6 groupes de variables décrivant les bâtiments utilisés, les parcours herbeux et leur clôture, le couvert arboré dans le parcours et à l'extérieur dans un rayon 100 m, le nombre de terriers de renards et de prélèvements de renards, martres et fouines dans un rayon de 1, 2 ou 5 km autour du parc avicole et les techniques d'élevages utilisées. Une modélisation du taux de pertes après 100 jours d'élevage a été réalisée en fonction des covariables retenues. Le faible taux de pertes a été associé aux modalités décrivant le bon état de la clôture et la protection des aérations des bâtiments. En revanche, aucun lien n'a été mis en évidence entre le taux de pertes et les autres variables, et notamment les prélèvements de carnivores. Ceci ne peut pas être interprété comme un manque d'efficacité du piégeage (environ 400 renards, 75 fouines et 20 martres /an sur la zone d'étude). Des taux de perte importants ont été observés en l'absence de piégeage et à l'inverse des renards ont été capturés dans des parcs peu concernés par la prédation. La densité de renard estimée par la méthode point transect en distance sampling a été inférieure à 0.7 renard/km², une valeur basse par rapport à d'autres régions (Ruet et al., 2003).

Malgré une surveillance accrue, la prédation est passée inaperçue dans 53% des cas...

Pour tenter de préciser les prédateur en cause, un suivi a été réalisé sur les 4 lots de poulets concernés par les taux de prédation les plus élevés. Le suivi a consisté, 2 fois par semaine, à compter les lots mais également à rechercher les cas de prédation comme les cadavres de poulets qui ont alors fait l'objet d'une autopsie pour identifier les traces de saisissement. Nous avons également recensé les plumées et les éventuels indices de présence des prédateurs. Pour intensifier cette surveillance, des pièges photos ont été installés sur les coulées. Ce suivi a concerné 71 visites durant 2.5 mois pendant le printemps et l'été 2013. Pour 78% des visites, des pertes ont été détectées lors des comptages. Aucun indice de prédation n'a été relevé pour 53% des visites avec pertes. Non seulement le recensement des dommages n'a pas été exhaustif mais les cas de prédation repérées n'ont bien souvent pas permis la reconnaissance des espèces. Dans 62% des cas il a été possible au mieux de distinguer les prédateurs aviaires, des prédateurs carnivores sans autre précision sur les espèces de carnivore en cause. Ces résultats montrent une nouvelle fois qu'il est très difficile d'estimer la part relative de la prédation par espèce de prédateurs.

Déplacements de renard identifiés par suivi GPS

Le second volet de l'étude a pour but d'identifier les trajectoires de déplacements des trois espèces visées avec une précision permettant de mesurer la sélectivité de l'habitat et notamment des éléments linéaires comme les haies. La collecte des données sur le terrain est toujours en cours. Pour le renard nous utilisons des colliers GPS/VHF de 210 g (Lotek Biotrack). Ces colliers ont été paramétrés pour réaliser des localisations toutes les 5 minutes pendant 6 heures en début et fin de nuit. Neuf renards (1 femelle sub-adulte, 3 femelles adultes, 5 mâles adultes) ont été suivis jusqu'à la mort de l'animal ou le déchargement de la batterie (2 mois). Six individus ont été suivis plus de 43 jours. Pour la martre et la fouine nous avons dû mettre au point un collier adapté à nos besoins. Le collier en cours d'élaboration par la Dutch Otter Fondation aura les mêmes paramétrages que le suivi renard. Nous aurons la possibilité d'équiper 15 mustélidés différents.

En Bresse, le milieu n'est pas assez fragmenté pour induire une fragmentation génétique

Le troisième volet a consisté à mesurer l'influence du bocage sur la variabilité génétique des populations de martres et fouines. Ce travail en génétique du paysage (encart 2) a reposé sur l'analyse de 126 cadavres de martre et 370 cadavres de fouine collectés sur l'ensemble de la Bresse (2000 km²). Pour tous ces individus, l'âge, le sexe et le lieu de découverte étaient connus. La variabilité génétique a été mesurée à partir de 8 marqueurs non spécifiques pour la martre et 17 marqueurs spécifiques pour la fouine. Pour ces deux espèces la diversité génétique est considérée comme modérée mais similaire à celles des autres espèces de mustélidés européens et plus généralement des vertébrés terrestres en Europe (Mergé et al., 2012 ; Larroque et al., in prep). L'analyse de la structuration spatiale de la diversité génétique en fonction des éléments du paysage a montré que le bâti, les routes et le milieu ouvert n'agissent pas comme des barrières à la dispersion. Pour disperser ces deux espèces n'auraient pas forcément d'avantage à utiliser la haie et le bocage. Les éléments du paysage influencent le flux de gènes à faible échelle mais il n'y a pas de preuve que les éléments linéaires du paysage, tel que les haies, contribuent en plus grande proportion à la connectivité que les autres classes de végétation. Dans cette région la fragmentation du milieu favorable ne serait pas assez élevée pour induire une fragmentation génétique.

Encart 1 : La génétique du Paysage

Cette discipline récente combine, génétique des populations, l'écologie du paysage et des statistiques spatiales. Elle consiste à dresser le bilan de la variabilité génétique d'une population et à rechercher les éléments du paysage qui pourraient expliquer une éventuelle structuration spatiale de cette variabilité génétique. L'analyse consiste à calculer entre deux individus la distance génétique et la distance écologique. Prenons un exemple. Deux individus sont trouvés morts ou capturés sur le terrain. Ces deux individus ont une distance génétique qui peut être mesurée (pourcentage d'allèles en commun par exemple). La distance entre leurs lieux de capture peut être également mesurée. La distance euclidienne (à vol d'oiseau) ne prend pas en compte les exigences écologiques de l'espèce. Si ces dernières sont connues notamment grâce à un suivi GPS comme dans le volet d'étude précédent, il sera alors possible de calculer une distance écologique, celle la plus probablement utilisée par l'espèce. La comparaison entre individus des distances génétiques et écologiques permettra d'identifier les secteurs limitant le flux de gènes (distance génétique élevée et distance écologique faible) ou à l'inverse le favorisant (distance génétique faible et distance écologique importante). Dans la pratique les éléments du paysage pouvant influencer le déplacement de l'espèce étudiée sont représentés spatialement en fonction d'une matrice (figure 3). Pour chaque cellule de cette matrice est attribué un coefficient de friction représentant la perméabilité, c'est-à-dire la mesure du coût, pour l'animal, de ses déplacements en fonction des éléments du paysage. Sur cette matrice, la distance écologique entre deux points est représentée par l'itinéraire qui minimise la somme des coefficients, c'est-à-dire qui offre le moins de résistance au passage de l'espèce.

Conclusion

A mi parcours et sous réserve des analyses définitives, les premiers résultats du programme « PoulHaieCREM » ne confirment pas l'idée selon laquelle la haie et le bocage pourraient influencer directement le comportement des méso-carnivores en région bressane et notamment leur prédation sur les exploitations avicoles de plein air. A l'échelle du parc avicole, le rôle de la haie sur le taux de pertes n'a pas été établi. La raison peut être liée au fait que la majorité des dommages n'ont pas pu être attribués à une espèce de prédateur en particulier. Ils ont été analysés globalement alors que les facteurs favorisant les attaques sont sûrement différents en fonction des prédateurs. Une clôture hermétique au passage d'un mammifère aura peu d'effet pour un prédateur aviaire. Le rôle de la haie sur le comportement spatial des carnivores sera mesuré pour le renard dont le suivi GPS a démarré depuis 1.5 ans seulement. Enfin la variabilité génétique des populations de martre et fouine ne semblerait pas être affectée par la fragmentation du milieu et dans ces conditions le bocage ne serait pas le seul élément du paysage à jouer le rôle de corridor écologique.

Remerciements

Ce projet est soutenu financièrement par le Ministère chargé de l'écologie dans le cadre d'un programme DIVA 3. Il a été réalisé grâce à la participation des éleveurs regroupés au sein du Comité Interprofessionnel de la Volaille de Bresse, des piégeurs et chasseurs de la zone d'étude. Nous remercions également les chambres d'agriculture, les fédérations des chasseurs et associations de piégeurs agréés des départements de l'Ain et de la Saône et Loire.

Bibliographie

Gros L., P. Stahl, S. Ruelle, J. Morand, D. Grandjean, L. Gigout, C. Boucault, J. Pelus, T. Peyrton & D. Rousset (2003). L'impact de la prédation sur la production en plein air de volaille de Bresse. Faune Sauvage, 258:41-46.

Larroque J, Ruelle S, Vandiel JM, Devillard S. Divergent landscape effects on genetic differentiation in two populations of the European pine marten (*Martes martes*). Soumis à Landscape Ecology

Ruelle S, Stahl P, Albaret M (2003) Applying distance-sampling methods to spotlight counts of red foxes, Journal of Applied Ecology, 40 (1): 32-43

Larroque, J., Ruelle, S., Vandiel, J.-M., & Devillard, S. Stone marten (*Martes foina*) spatial genetic structure under the influence of landscape cover and trapping. In preparation for Conservation Genetics.

Mergey, M., Larroque, J., Ruelle, S., Vandiel, J.-M., Helder, R., Queney, G., & Devillard, S., 2012. Linking habitat characteristics with genetic diversity of the European pine marten (*Martes martes*) in France. European Journal of wildlife Research. 58 : 909-922

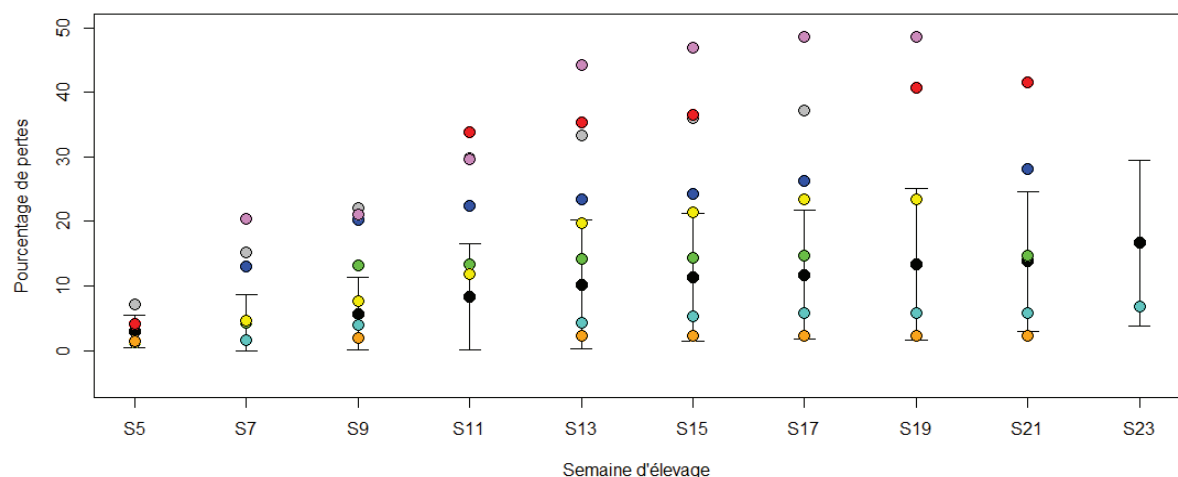


Figure 1 : Evolution du taux moyen de pertes (en noir) et des taux de pertes des 8 lots les plus concernés (en couleurs) pendant l'élevage des volailles de Bresse en parcours herbeux.

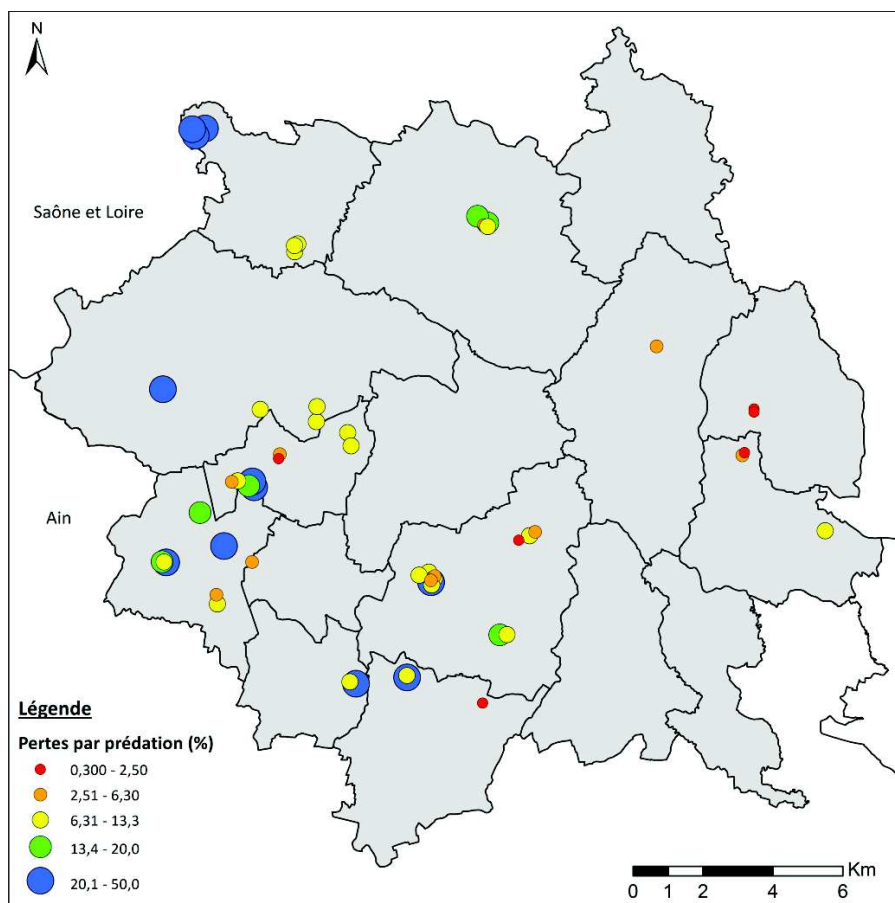


Figure 2 : Répartition spatiale des taux de pertes en nature, lot par lot, sur l'ensemble de la zone d'étude.

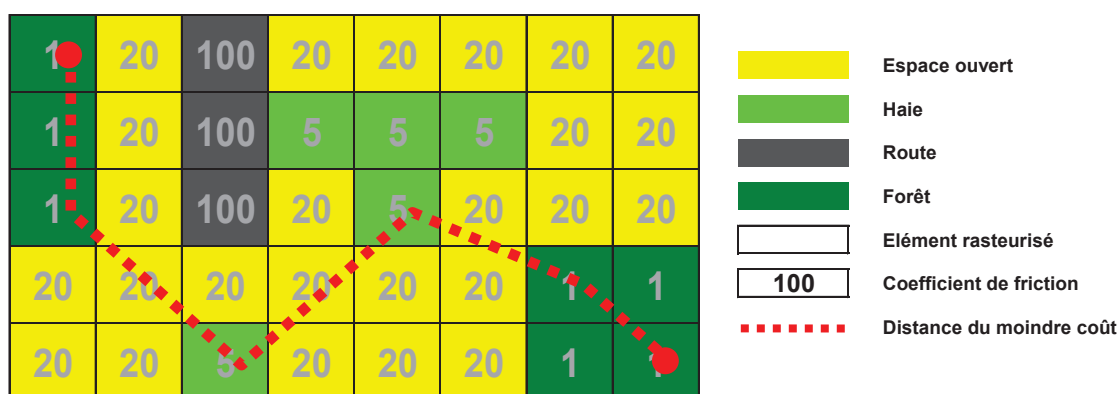


Figure 3 : Schéma de matrice permettant de calculer entre deux points, la distance écologique offrant le moins de résistance au passage de espèce.

Photos



Bocage bressan (M. Benmergui)



Renard photographié à proximité d'un parc avicole (ONCFS)



Fouine photographiée à proximité d'un parc avicole (ONCFS)

Volailles de Bresse (CIVB)



Elevage de volaille de Bresse (J.-M. VANDEL)



Elevage de volaille de Bresse (J.-M. VANDEL)



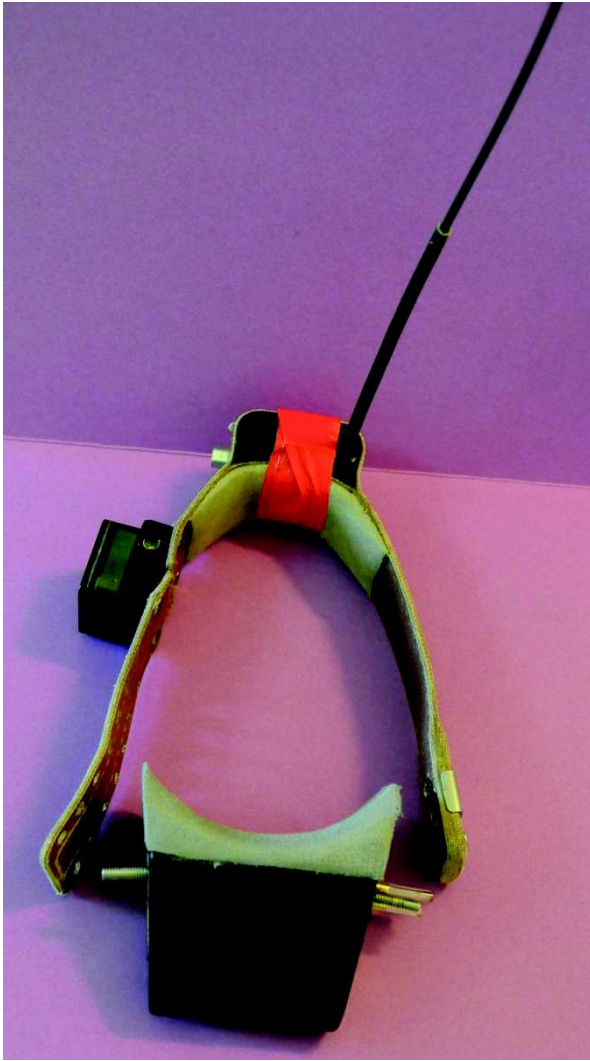
Elevage de volaille de Bresse (J.-M. VANDEL)



Elevage de volaille de Bresse (J.-M. VANDEL)



Elevage de volaille de Bresse (J.-M. VANDEL)



Collier VHF/GPS 210 g Mini Track (Lotek) utilise pour suivre les renards (J.-M. VANDEL)



Mise en place d'un transpondeur pendant le marquage d'un renard (J.-M. VANDEL)

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES SOUMISES

Publication soumise à *Conservation Genetics*

Stone marten (*Martes foina*) spatial genetic structure under the influence of landscape cover and trapping

Jeremy Larroque, Sandrine Ruetten, Jean-Michel Vandel, Guillaume Queney, Sébastien Devillard

Jeremy Larroque, Sandrine Ruetten, Jean-Michel Vandel
Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA-PAD, Montfort, F-01330
Birieux, France.

Guillaume Queney
ANTAGENE, Animal Genomics Laboratory, 6 allée du Levant, F-69890 La Tour de
Salvagny, France

Jeremy Larroque, Sébastien Devillard
Université de Lyon, F-69000, Lyon ; Université Lyon 1 ; CNRS, UMR5558,
Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, F-69622 Villeurbanne, France
Phone : +33 (0)4 72 44 81 11
Fax : +33 (0)4 72 43 13 88
Email : sebastien.devillard@univ-lyon1.fr

Abstract

Maintenance of genetic variation is of critical importance for wild populations since low levels limit the species' ability to respond to different threats (diseases, predators, environmental changes) in both the long and the short term. Human activities could impact the genetic variation of wild species in two main ways, through the fragmentation process and through harvesting. We used an individual-based landscape genetics approach to describe the impact of both landscape elements and trapping pressure on the stone marten (*Martes foina*) spatial genetic structure in central-eastern France (Bresse) on the largest sample reported (n=370). An analysis of isolation-by-resistance using a causal modelling approach showed an influence of landscape cover and/or trapping pressure on gene flow according to the age- and sex-class considered. Genetic differentiation in males was under the influence of trapping pressure and landscape structure while only the latter influenced genetic differentiation in females. Overall, the connectivity over the study area is provided mainly by the vegetation cover while roads and open areas partially impede it. Unexpectedly for this “urban adapter” species, human buildings could reduce gene flow. We also emphasized the sex-dependent effect of trapping on the gene flow. A stronger isolation by distance in males than in females suggested that on the scale of the study area, males are more exposed to trapping pressure, which reduces effective dispersal. Overall, the combination of both landscape and trapping costs might create an ‘ecological trap’ that could slow down gene flow, leading to a north-south division on the study area.

Keywords: individual-based landscape genetics, genetic variability, isolation by distance, isolation by resistance, Stone marten, *Martes foina*

1 Introduction

2 Genetic variation is the matter on which selection acts and its maintenance is therefore critical
3 for evolutionary changes ([Amos and Harwood 1998](#); [Burger and Lynch 1995](#); [DiBattista](#)
4 [2008](#); [Frankham et al. 2010](#); [Lande and Shannon 1996](#)). Indeed, it confers to populations the
5 ability to respond to threats such as predators, diseases, parasites, and environmental changes,
6 in both the long term and the short term ([Amos and Harwood 1998](#); [Frankham et al. 2010](#))
7 and may be particularly important in the case of rapid environmental change ([Burger and](#)
8 [Lynch 1995](#); [Lande and Shannon 1996](#)). Genetic variation could be threatened by human
9 activities and especially by habitat fragmentation and harvesting.

10 Habitat fragmentation, due to human settlements, the road network or forest clearing, results
11 in the division of a population into smaller, more discrete subpopulations, with limited
12 dispersal between them ([Caughley and Gunn 1996](#); [Frankham et al. 2010](#); [Wilcove et al.](#)
13 [1986](#)). A population thus isolated could suffer from loss of genetic variation due to increased
14 inbreeding and genetic drift within fragments, and to reduced gene flow among fragmented
15 units ([Frankham et al. 2010](#); [Young et al. 1996](#)). The genetic effects of harvesting pressure
16 (i.e. hunting/trapping rates) on populations are less obvious than the demographic threats of
17 over-harvesting (i.e. hunting above a sustainable rate, compromising the population
18 persistence). However, harvesting can cause significant declines in genetic variation by
19 reducing the population size ([Harris et al. 2002](#)). Small populations are most likely to be
20 affected by the loss of genetic variation due to their smaller effective population size
21 ([Allendorf et al. 2008](#)) leading to the loss of variation through genetic drift as the effective
22 population size decreases ([Lacy 1997](#)). In both cases, inbreeding may increase the proportion
23 of homozygous individuals within a population, which ultimately leads to a reduction in
24 fitness ([Crnokrak and Roff 1999](#)).

25 Nonetheless, the magnitude of this loss of genetic variation depends on the level of gene flow
26 among fragments ([Frankham et al. 2010](#)). Gene flow depends on how the matrix impacts
27 dispersal ([Bohonak 1999](#)) and harvesting could be an additional threat potentially increasing
28 the costs of dispersal in an unknown habitat (e.g. [Devillard and Bray 2009](#), in [European hare](#)
29 [Lepus europaeus](#)). Quantifying both the dispersal in natural populations and the extent to
30 which the landscape matrix facilitates or impedes movements is a high priority in
31 conservation biology. In this context, landscape genetics, which combines population
32 genetics, landscape ecology and spatial statistics ([Manel et al. 2003](#); [Storfer et al. 2007](#)) has
33 become the conceptual framework for answering these questions.

34 Little is known about the genetic consequences of habitat fragmentation and harvesting on
35 abundant and continuously distributed species despite a better understanding of the genetic
36 patterns of abundant species may help conservation biologists to unravel contemporary and
37 historical ecological and anthropogenic factors also influencing rare and threatened species
38 with similar ecology. The Stone marten (*Martes foina*) is a widespread mustelid species
39 ([Broekhuizen 1999](#)) and is listed as a protected species in Appendix III of the Bern
40 Convention on the Conservation of European Wildlife. This text allows hunting and other
41 types of exploitation of stone martens, as long as their populations are “kept out of danger”. In
42 France, as in some other countries of Europe ([Proulx et al. 2005](#)), stone martens are thus
43 legally trapped and hunted, owing to their predation on poultry farms ([Stahl et al. 2002](#)). It is
44 thus of prime importance to investigate how habitat elements but also how harvesting may
45 affect population genetics and functioning. The current knowledge on this highly secretive
46 species is scarce and dispersed over time and space ([Santos-Reis et al. 2005](#)) especially
47 concerning genetics. Likewise, effects of landscape elements, including trapping, on the
48 genetic structure of stone marten populations have not been assessed yet.

49 We finely described the genetic diversity of the Stone marten in a French population located
50 in the central part of its European distribution range, from the largest sample (n=370) ever

collected to our knowledge. We investigated the spatial partition of the genetic variation due to landscape elements and trapping pressure which were spatially mapped, using both Euclidean and least-cost distances. In solitary mammalian species with an intra-sexual territoriality such as the Stone marten, a male biased natal dispersal is often observed (Dobson 1982; Handley and Perrin 2007). We thus expected to find a stronger genetic structure in females, which disperse less than males. Moreover, age distinction is also necessary to eliminate relatedness of parent-offspring dyads prior to dispersal of offspring, which could potentially mask the effects of sex-biased dispersal. We therefore expected a stronger genetic structure in young than in adults.

Material and methods

Species, study area, sample collection and age-determination

Stone martens are medium-sized, they weigh 1-2 kg and have a body length of 40-55 cm (Ruetten et al. 2015a). They occur at low densities, ranging from 0.7 to 5.8 individuals/km² (Herr et al. 2009; Lachat Feller 1993a) with a principally nocturnal activity (Herr et al. 2010; Kalpers 1984). They reach sexual maturity between 1 and 1 ½ year. They are generalist predators with a diet mainly composed of small mammals (Bertolino and Dore 1995; Lode 1994; Posluszny et al. 2007). The social system is supposed to be based on an intra-sexual territoriality: male home range (112.6 ± 24.8 ha) overlaps with those of one or several females (37.0 ± 22.2 ha) (Herr et al. 2009; Powell 1979). Stone marten is found in a wide variety of habitats, ranging from rocky environments in the southern part of its range to deciduous forest in the northern part, including highly urbanized landscapes throughout its distribution range. In Russia, stone marten uses exclusively oak forest where it rests in tree cavities (Novikov 1962) while in Spain, Italy and Portugal, the species uses forest, orchards, pasturelands and rocky areas (Delibes 1978; Delibes 1983; Rondinini and Boitani 2002; Sacchi and Meriggi 1995; Santos and Santos-Reis 2010). Throughout its range, the Stone marten is considered as a habitat generalist species due to its ability to exploit anthropized areas. From rural areas where buildings, especially barns, are frequently exploited (Lachat Feller 1993b; Larroque et al. 2015; Michelat et al. 2001) to big cities (Duduś et al. 2014; Herr et al. 2009; Toth et al. 2009) where stone marten can rest in attics and roof spaces of inhabited buildings (Duduś et al. 2014; Herr et al. 2010) and in green areas (Toth et al. 2009), the Stone marten is able to deal with human activities.

The study was conducted (Fig. 1) in the Bresse plain region (1924 km²) in eastern France (46°27'N, 5°13'E). Bresse is characterized by 21% forest coverage with forests and groves separated by an agricultural matrix dominated by cultivated fields and pastures but widely connected by a significant network of hedgerows. The road network is dense (0.36 km of roads/km²) but mostly made up of low traffic roads, and human density is low (44 inhabitants/km²). Villages and isolated farms are scattered (1% of the study area).

An extensive sampling and a trapping survey were conducted from 2003 to 2008 in the study area. In the study area, stone martens could be legally hunted from the beginning of September to the end of February and were trapped year round using box-cages, foot snares or spring traps. Each trapping site was precisely located and data on the active trapping periods for each trap was collected. Traps were mostly located in forest (45%), around human buildings (25%) and in open areas (18%). Trapping pressure at a given location was calculated as the yearly average number of days during which traps were active, over the five years of the sampling.

Tissue samples (n=370, Fig. 1) were collected on animals that were live-trapped for radio-tracking (Larroque et al. 2015; Ruetten et al. 2015b) and on carcasses of animals that had died from hunting, trapping, or after collision with a vehicle (Ruetten et al. 2015b). All the carcass samples were located with their UTM (Universal Transverse Mercator) coordinates and live-

trapped animals were located with their first capture coordinates. Seven individuals could not be sexed.

A premolar was extracted on carcasses for aging. The age was determined from the number of annual growth lines visible in the tooth cementum and from the date of death. The fourth premolar teeth were extracted from the lower jaw following Matson laboratories (Milltown, Montana, USA) procedure ([Harris 1978](#)). Martens were assigned to age-classes based on a birth date on April, 1st of the year. Animals between 3 and 6 months old were classified as juveniles, those between 7 and 18 months old as subadults and those >18 months old as adults. Twenty four individuals were not aged. Age of live-trapped animals was estimated using morphological criteria. We first discriminated individuals of known age, *i.e.* based on cementum analysis, on morphological variables ([body mass, teeth wear, tail and head-and-body lengths, neck circumference, posterior foot length, Ruetten et al. 2015a](#)) before using the discriminant function to assign live-trapped animals in these age-classes.

Genotyping

Each sample of tissue or hair was prepared and placed in a numbered microtube following a sterile process in a specific extraction room clean of DNA. Tissue samples were cut into little pieces to proceed to DNA extraction. Sample tubes were surrounded by positive and negative extraction controls and lysed overnight at 56°C according to manufacturer's instructions (Nucleospin 96 Tissue Kit, Macherey-Nagel). DNA was purified and isolated using purification columns and vacuum filtration. DNA was eluted to obtain one tube of 140 µL concentrated at 20-100 ng/µl and stored in numbered 96-tube plates in a -20°C freezer. For each DNA sample, 17 microsatellite markers were amplified by one multiplex PCR (Polymerase Chain Reaction) and analysed with an automated sequencer in one migration. Nine of those (Mf 1.1, Mf 1.3, Mf 2.13, Mf 3.2, Mf 3.7, Mf 4.10, Mf 4.17, Mf 8.7, and Mf 8.8, Basto et al. 2010) were already developed, and we developed eight new microsatellites for the purpose of this study (Mfo06, Mfo07, Mfo14, Mfo16, Mfo20, Mfo31, Mfo41, Mfo44, Supplementary materials). PCR reactions were prepared step by step following a unidirectional workflow starting in a clean room with positive air pressure to prepare sensitive reagents (enzymes and DNA primers) and continuing in a pre-PCR room for assembling DNA and reagents, using filtered tips, 1 control PCR blank and 3 positive control DNA samples. Each PCR reaction was performed in a 10 µl final volume containing 5 µl of mastermix Taq Polymerase (Type-It, Qiagen), 2.17 µl of a pool of 17 pairs of primers at a final concentration of 0.06 to 0.8 µM and 20 ng of genomic DNA to be amplified. One primer of each pair carried a fluorescent dye label (Supplementary materials). PCR amplifications were conducted in 96-well microplates in a dedicated post-PCR area with negative air pressure allowing permanent air recycling using a T Gradient thermal cycler (Biometra) and consisted of an initial denaturing step (95°C, 5 min) followed by 30 cycles of denaturation (95°C, 30s), annealing (58°C, 1min30s) and extension (72°C, 30s); cycles were followed by a final extension (60°C, 30min). PCR products were resolved on a capillary sequencer ABI PRISM 3130 XL (Applied Biosystems) with formamide (denaturing conditions) and an internal size marker (600 Liz, Applied Biosystems). Migration conditions and genotypes of control samples were checked. The electrophoregrams were analysed using the GENEMAPPER software (Applied Biosystems/Life Technologies) and analysed independently by two analysts to determine the allele sizes for each marker of each individual. Reading errors were resolved and ambiguous results were replaced by missing data.

Genetic diversity

Observed (*Ho*) and expected (*He*) heterozygosities and allele numbers (*A*) were computed with the *ade4* R package ([Jombart 2008](#)). *F_{is}* for each locus and departures from Hardy–

Weinberg equilibrium were assessed using exact tests ($n=9999$ simulations) using the *pegas* R package (Paradis 2010). Linkage disequilibrium was evaluated for each loci using *Genepop* 4.0 (Raymond and Rousset 1995).

Possible drivers of genetic differentiation

According to the causal modeling framework in landscape genetics (Cushman et al. 2006) we assumed two potential spatial drivers of genetic differentiation in our population. First, two individuals might be genetically different because they are geographically (Euclidean distance) far from each other. This is the Isolation-By-Distance model (*IBD*, Wright 1943) which predicts that genetic differentiation between individuals increases with increasing Euclidean distance. Second, two individuals might be genetically different because the landscape between them is impermeable (*sensu* resistant) to gene flow (*least-cost distance*, Ray et al. 2002). This is the Isolation-By-Resistance model (*IBR*) which states that genetic differentiation between individuals increases with the resistance of the landscape. Landscape elements associated with resistance can be either landscape structure (*sensu* the different types of habitat elements, denoted here *IBR_{LS}*) or any other factors such as trapping pressure (denoted here *IBR_{TRP}*) or any combination of different landscape features (e.g. combination of landscape structure and trapping, denoted here *IBR_{LS/TRP}*). A current spatial genetic structure can be due to one or several of these drivers in a non-exclusive way and can be revealed through a correlation between pairwise genetic distances and pairwise resistance distances.

Genetic and Euclidean distances between individuals

We used the pairwise genetic distances $\hat{a}_r$ (Rousset 2000) to estimate the genetic differentiation between individuals. $\hat{a}_r$ were computed using the software SPAGeDI 1.3a (Hardy and Vekemans 2002). We also calculated the Bray-Curtis per cent dissimilarity pairwise distances (Bray and Curtis 1957). The results for the Bray-Curtis distances were similar to the $\hat{a}_r$ distances, so that only results with $\hat{a}_r$ are presented. Pairwise Euclidean distances (used in the *IBD* model) were estimated by the length of the straight line separating individuals independently of the landscape elements (*EuD*) using the R software (R Development Core Team 2013). $\hat{a}_r$ and *EuD* were computed for the whole sample and by age- and sex- classes.

Univariate and multivariate resistance models

We used the European landscape database CORINE Land Cover 2006 (EEA, <http://www.eea.europa.eu/publications/COR0-landcover>) to define the habitat variables and modelled resistance as a function of landscape structure (*IBR_{LS}*). Eight landscape elements were mapped with three classes of vegetation to differentiate forest and copse patches with high canopy cover, from shrubs which provide little canopy cover, and from hedgerows, the linear elements which are expected to provide functional connectivity (Table 1). Roads were mapped and differentiated depending on the traffic (two levels, data from the database Route500 from the French National Institute of Geography, <http://www.ign.fr>, Table 1). Additionally, this cartography was supplemented for lacking hedgerows and buildings with the IGN Bd Ortho 2005 database (French National Institute of Geography). The map representing the landscape elements was rasterized at a resolution of 20 m using the *rasterize* function of the R software *raster* package (Hijmans 2014) to build resistance maps. We tested varying resistance coefficients for the eight landscape elements and we called a scenario any particular association of the resistance coefficients of the eight landscape elements used in constructing the resistance map. The resistance coefficients ranged from 1 to 100 (Table 1) and could take four different values (1, 25, 50 and 100) except for ponds for which the

coefficient was fixed to 100 since they are considered as impassable. The various combinations of all these resistance coefficients gave 16384 candidate scenarios.

To derive spatially continuous trapping pressure values over the study area and study period, trapping data were extrapolated into a regular grid of 20 m resolution using the inverse distance weight methods in the extension *Spatial analyst 1.1* of ArcView 3.2. This technique creates weights according to the distances between the extrapolated location and each of its k neighbours, i.e. points for which trapping data are available. The greater the distance, the less influence traps have on the output location. Since this method is sensitive to the number of neighbours, we tested six different numbers of neighbours k (1, 5, 10, 15, 20, 25) and we thereby obtained six trapping resistance surface areas? (IBR_{TRP}) that were scaled to range continuously from one to 100.

We also built a multivariate resistance surface accounting for both landscape elements and trapping pressure. Univariate resistance maps for landscape cover and trapping pressure were used to obtain a landscape cover/trapping resistance map ($IBR_{LS/TRP}$) by addition. To avoid extensive computation time, only one multivariate resistance map was created from the best scenario retained for each of the two univariate resistance maps, IBR_{LS} and IBR_{TRP} (see below for the definition of the best scenario).

We applied Dijkstra's algorithm with the *costDistance* function of the *gdistance* package (van Etten 2014) to the 16384 candidate scenarios for landscape resistance and to the 6 candidate scenarios for trapping resistance to find the least-cost distance matrices within each age- and sex-class. Only one least-cost distance matrix was obtained for the multivariate resistance surface (model $IBR_{LS/TRP}$) for each age- and sex-class. We retained the cumulative cost instead of the length in meters of the least-cost path as recommended by [Etherington and Penelope Holland \(2013\)](#) to define pairwise Least-Cost Distance (*LCD*) matrices (LCD_{LS} for the landscape cover resistance IBR_{LS} model, LCD_{TRP} for the trapping resistance IBR_{TRP} model, $LCD_{LS/TRP}$ for the multivariate model $IBR_{LS/TRP}$).

Resistance model optimization

We evaluated the 16384 (IBR_{LS}) and 6 (IBR_{TRP}) univariate resistance scenarios by assessing the correlation between pairwise genetic distances $\hat{a}_r$ and the natural logarithm (log) of pairwise resistance distances *LCD* using partial Mantel tests. We assessed the likelihood of the various scenarios with the partial Mantel correlation $r_{LCD/EuD}$ after 'partialling out' the log of the Euclidean distance between individuals ($\hat{a}_r \sim \log(LCD)|\log(EuD)$). For landscape and trapping resistance models (IBR_{LS} and IBR_{TRP}) we ordered the 16384 and 6 scenarios (LCD_{LS} , LCD_{TRP}) according to their Partial Mantel r values. We identified the top candidate scenario by a unimodal peak of support in partial Mantel r values (Shirk et al. 2010). When no unimodal peak was obtained, we selected among significant scenarios the one having the highest Relative Support index *RS* recently introduced by [Cushman et al. \(2013\)](#) to circumvent the high Type I error rate of the partial Mantel test. *RS* is calculated by $RS = \frac{r_{LCD/EuD} - r_{EuD/LCD}}{r_{LCD/EuD}}$ where $r_{LCD/EuD}$ was the partial Mantel correlation from test $\hat{a}_r \sim \log(LCD)|\log(EuD)$ and $r_{EuD/LCD}$ was the partial Mantel correlation from test $\hat{a}_r \sim \log(EuD)|\log(LCD)$. Hence, we retained one scenario for the IBR_{LS} model, LCD_{LS}^* and one scenario for the IBR_{TRP} , LCD_{TRP}^* . We used LCD_{LS}^* and LCD_{TRP}^* to obtain the multivariate scenario $LCD_{LS/TRP}^*$ by addition. We subsequently used the retained scenarios for causal modelling.

To disentangle between the eight (*IBD*, IBR_{LS} , IBR_{TRP} , $IBD+IBR_{LS}$, $IBD+IBR_{TRP}$, $IBR_{LS/TRP}$, $IBD+IBR_{LS/TRP}$, no structure) possible models, we performed 13 diagnostic tests, i.e. partial Mantel tests, respectively (Table 2) using selected scenarios for each driver at the previous step (*) which allowed us to retain the most plausible drivers of the genetic differentiation (*sensu* causal modelling framework, [Cushman et al. 2013](#); [Cushman et al. 2006](#)). The general

idea is that for a potential univariate driver D_i to be retained, the correlation between genetic distance G and the other potential univariate drivers D_i ‘partialling out’ the other potential drivers in competition $\mathbf{D}$ (test1: $G \sim D_i | \mathbf{D}$) must be significant, and conversely, the correlation between G and other potential drivers ‘partialling out’ the potential driver D (test 2: $G \sim \mathbf{D} | D_i$) must not be significant. We used the RS to identify the main univariate drivers of genetic differentiation, with a high RS value for a driver D_i indicating strong support for the driver D_i . To assess the support of a multivariate resistance model and to ensure that all drivers included in this multivariate resistance model had to be included, we followed the approach of [Castillo et al. \(2014\)](#). First, the multivariate resistance model including drivers D_1 and D_2 had to be better than the IBD model, which could be shown using two partial Mantel tests: $G \sim IBR_{D1+D2} | IBD$ had to be significant, and $G \sim IBD | IBR_{D1+D2}$ had to be non-significant (Wasserman et al. 2010). Second, in order to include a driver D_1 in the final multivariate model, it also had to pass the causal modelling criteria with the reduced model: $G \sim IBR_{D1+D2} | IBR_{D1}$ has to be significant (test 3 and test 5) and $G \sim IBR_{D1} | IBR_{D1+D2}$ (test 4 and test 6) has to be non-significant. This procedure was repeated for each age- and sex-class.

How do selected resistance models lead to spatial genetic structure?

To assess whether the previous identified drivers were strong enough to lead to a current and detectable spatial genetic structure, we investigated the spatial genetic structure among individuals within each age- and sex-class with spatial Principal Component Analysis (sPCA; Jombart et al. 2008). This method requires no assumption about the Hardy-Weinberg equilibrium or linkage equilibrium between loci. We used the sPCA function implemented in the library *adeigenet* (Jombart 2008) of R software (R Development Core Team 2013). The network connection was set using the inverse pairwise distance method and took as distances the best scenario selected (e.g. LCD_{LS}^*) for each age- and sex-class. Permutation tests ($n=9999$) proposed by [Jombart et al. \(2008\)](#) were conducted to assess the significance of global structure.

Results

Genetic diversity

The expected He and observed Ho average heterozygosity rates were $0.56 (\pm 0.2)$ and $0.55 (\pm 0.2)$ respectively, with a mean number of alleles per locus of $5 (\pm 2.7)$ (Table 2). We also observed seven loci with a significant positive value of Fis . There was no linkage disequilibrium between loci (all $p > 0.08$).

Univariate resistance model optimization

No top candidate scenario, i.e. based on a unimodal peak of support in partial Mantel r values, was found in either set of scenarios (LCD_{LS} , LCD_{TRP}) within each age- and sex-class. Consequently, we retained for each set of significant scenarios only the one having the highest RS index for each age- and sex-class. Between 32 and 4748 LCD_{LS} scenarios were significant (Supplementary materials) among age- and sex-classes. The retained scenario LCD_{LS}^* was different for all classes (Table 4). The IBR_{TRP} scenario showing the greatest relative support (LCD_{TRP}^*) was either the one with $k=1$ (female classes, Fig. 2, Supplementary materials) or the one with $k=25$ (male classes, Fig. 2, Supplementary materials). $LCD_{LS/TRP}^*$ scenarios for each age- and sex-class were obtained by addition of LCD_{TRP}^* and LCD_{LS}^* .

Causal modelling to evaluate drivers of genetic differentiation

Thirteen partial Mantel tests were performed to identify the main drivers of genetic differentiation between individuals within each age- and sex-class (Table 3).

IBD was significant in males and in juvenile females (Table 3, t_0 : $0.08 < r < 0.32$) but non-significant in subadult and adult females (Table 4, t_0 : $0.04 < r < 0.05$). Overall, *IBD* was the strongest in juveniles (i.e. pre-dispersal individuals) and tended to decrease in older individuals. We then compared scenarios LCD_{LS}^* , LCD_{TRP}^* , and $LCD_{LS/TRP}^*$ against the *IBD* model and against each other using *RS* in the 12 remaining partial Mantel tests.

In females, the highest *RS* was obtained for the scenario LCD_{LS}^* after partialling out the *IBD* model (t_{1LS} , RS_{LS} =0.4, 0.47, and 0.28 for juveniles, subadults and adults, respectively, Table 3). In addition, LCD_{TRP}^* received little support with low or negative *RS* values (t_{1TRP}) and test $t_{2TRP \text{ vs. } LS}$ obtained higher *RS* than $t_{1TRP \text{ vs. } LS}$, suggesting that LCD_{LS}^* performed better than LCD_{TRP}^* in females whatever the age-class. This was also confirmed by tests t_3 to t_6 which showed that the multivariate resistance model did not fit the data as well as the univariate LCD_{LS}^* . For females, we thus retained the IBR_{LS} model which predicts that gene flow is influenced by landscape elements independently of trapping pressure.

In males, the highest *RS* was obtained for the scenario LCD_{LS}^* after partialling out the *IBD* model for juveniles (t_{1LS} , RS_{LS} =0.26, Table 3). However, the *RS* of the $LCD_{LS/TRP}^*$ was positive and the *RS* between t_3 and t_4 , and between t_5 and t_6 suggested that the multivariate $LCD_{LS/TRP}^*$ scenario performed slightly better than LCD_{LS}^* and LCD_{TRP}^* . These results led us to retain $LCD_{LS/TRP}^*$ as the most plausible scenario in juvenile males (Table 3). In subadult and adult males, the highest *RS* was obtained for the $LCD_{LS/TRP}^*$ scenario ($t_{1LS/TRP}$, $RS_{LS/TRP}$ =0.23 and 0.26 for subadults and adults, respectively, Table 3) suggesting that the $LCD_{LS/TRP}^*$ scenario better fitted the data than any other univariate scenario. Additionally, *RS* between t_3 and t_4 , and between t_5 and t_6 , also suggested that $LCD_{LS/TRP}^*$ scenarios performed better than LCD_{LS}^* and LCD_{TRP}^* , respectively. All together, these results suggested that gene flow in males is mainly influenced by the combination of landscape elements and trapping pressure, whatever the age-class.

Comparing selected models across age within sex

Ponds' coefficients were fixed and were associated with the highest cost in all age- and sex-classes. Retained LCD_{LS}^* scenarios in the three age-classes were quite different for females (Table 4). In subadults, no landscape elements at the exception of highways seemed to impede gene flow, hence dispersal movements, as low (roads and vegetation) to moderate (buildings and open areas) coefficients were retained in the selected scenario. On the contrary, open areas and shrubs provided connectivity while other landscape elements had at least 25 times the resistance of open areas and shrubs in juveniles. In adults, only shrubs ensured genetic connectivity so that, across all age-classes, shrubs appeared to be the most constant landscape element to ensure genetic connectivity. In males, relative resistance values of the different landscape elements were more difficult to interpret. Indeed, all the pixels of a given habitat element did not have the same resistance value over the study area as this value depended also on the trapping resistance map (e.g. a forest pixel located near a trap has a higher resistance value than a forest pixel far from a trap). The average values of resistance of all pixels of a given habitat are shown in Table 4. Accounting for trapping pressure increased of course the resistance of all landscape features, relative to the LCD_{LS} scenario, but with different magnitude and depending on the age-class. Overall, the resistance values across habitat features were more evenly distributed in males than in females.

How do IBD, IBR_{LS} and $IBR_{LS/TRP}$ lead to spatial genetic structure?

We used sPCA within each age- and sex-class with the inverse LCD_{LS}^* , or $LCD_{LS/TRP}^*$ according to the selected model as proximity matrix (see previous section). A global structure was found in juvenile of both sexes and in subadult females but not in adult females ($p=0.56$), adult males ($p=0.44$), and, to a lesser extent in subadult males ($p=0.10$). Spatial structure was

strongest in pre-dispersal individuals (i.e. juveniles) and tended to disappear in older individuals (dispersal and post-dispersal ages). This global structure could be displayed on the area map (Fig. 3), suggesting two patches separated by an area around the D2 secondary road. However, considering that the permutation tests were very conservative (Jombart et al. 2008) the graphic representations of the spatial patterns in the other sex- and age-groups could be useful despite significance not being reached (Fig. 3). Interestingly, the same structure with two patches was observed when considering adult females, subadult and adult males.

Discussion

Genetic variability

Little is known about the genetic diversity of the Stone marten over its distribution range: our knowledge is based on three studies located in Spain (Basto et al. 2010; Ruiz-González et al. 2013) and Bulgaria (Nagai et al. 2012) and relies on the genetic diversity of both specific (Basto et al. 2010) and non-specific (Nagai et al. 2012; Ruiz-González et al. 2013) microsatellite markers. Overall, microsatellite genetic diversity is moderate (mean H_e [0.376-0.596]; mean number of alleles per locus [3.31-4.6]). The number of mitochondrial haplotypes is also low, likely due to recent expansion from a single European refugium following a recent glaciation (Nagai et al. 2012). In this study, we provided estimates of the microsatellite genetic diversity for the Stone marten in the central part of its European distribution range using 17 specific microsatellite markers on a large sample size ($n=370$). Our estimates of genetic variability fall within the range of the previous estimates for this species (mean H_e 0.563 ± 0.197 ; mean number of allele per locus 5 ± 2.7). These results are also in the range of other mustelid species in Europe: *Martes martes* (in the same study area) with a mean number of allele per locus 5 ± 2.138 , mean H_e 0.599 ± 0.209 Mergey et al. (2012); *Mustela putorius* with mean number of alleles per locus 4.63 ± 2.97 , mean H_e [0.42-0.583] Moller et al. (2004); *Lutra lutra* with mean number of alleles per locus 4 ± 1.19 , mean H_e 0.51 ± 0.17 Janssens et al. (2008); *Mustela lutreola* with mean number of alleles per locus 5.25 ± 2.05 , mean H_e 0.54 ± 0.27 Cabria et al. (2007) and more generally in the range of terrestrial vertebrates (DeWoody and Avise 2000). This suggested that our population did not show depauperate genetic variability relative to other European mustelid populations. This diversity allowed us to assess the level of spatial genetic structure at a very-fine scale.

Sex-specific determinants of gene flow

Our results show that the IBD pattern is strongest in pre-dispersal individuals (i.e. juveniles) and tends to disappear in older individuals (dispersal age and post-dispersal age) as shown by the decreasing Mantel correlation and the age-specific significance of the sPCA global structure. Such a pattern indicates that most of the juveniles do not disperse before the end of their first summer and litter mates might remain in proximity of each other during this period and thus likely in proximity of the territory of their parents. These results also suggest that the connectivity on the study area enables the effective dispersal of a subset of older individuals, likely subadults, but to a lesser extent in males as suggested by the significant value of the *IBD* in adult males when compared to adult females. This greater effective dispersal in females than in males is counterintuitive regarding the theoretical framework of dispersal. Indeed, in solitary mammalian species with an intra-sexual territoriality such as the Stone marten (Herr et al. 2009) a male biased dispersal is often observed (Dobson 1982; Handley and Perrin 2007) and, basically, the more and/or the further a sex disperses, the less this sex displays a spatial genetic structure such as *IBD*.

The causal modeling approach in landscape genetics provides interesting insights on how habitat may affect gene flow differently in males and females, and in different age-classes, leading to this unexpected result.

First, gene flow in males is influenced by the combination of landscape elements and trapping pressure, whereas it is influenced by landscape elements independently of trapping pressure in females. These results are consistent with a previous study (Buskirk and Lindstedt 1989) which showed that in mustelids, males are more easily trapped than females, probably because of larger home range sizes, leading males to travel more distance and affecting their rate of encounter with traps, and/or because of a more curious behaviour. Our results suggest in addition that trapping may impact males more than females during dispersal. French laws in the study area allow the trapping of stone martens within 250 meters around any poultry-farm or on open poultry areas. However, due to the highly scattered distribution of poultry-farming areas over the study area, traps are often located on the edge of forest (45%) or along hedgerows (2.5%). In a previous study (Larroque et al. 2015) we showed that, in addition to using open and building areas for resting, males showed a higher use of the forested cover than females, especially subadults. We could thus hypothesize that males and females do not use the same habitat elements during dispersal. During dispersal, males might use to a greater extent landscape elements where traps are located, thereby increasing their capture probability. Even if males emigrate more than females, as expected within the theoretical framework of dispersal, dispersal could be more costly for males, leading to a lower effective dispersal in males than in females.

The impact of trapping on the gene flow *per se*, i.e. by mapping precisely the trapping pressure faced by individuals, has never been investigated before. To the best of our knowledge, some studies (e.g. Ferreira da Silva et al. 2014) used human activities as a proxy of harvesting pressure without a detailed harvesting survey in their study area. Trapping is known to cause significant declines in genetic variation (Harris et al. 2002) by reducing the population size and hence increasing the loss of genetic variation through the genetic drift (Allendorf et al. 2008; Lacy 1997) leading ultimately to a reduction in fitness (Crmokrak and Roff 1999). While the Stone marten's genetic diversity in the Bresse population does not appear to be of conservation concern at present, the negative influence of trapping on gene flow might be responsible for an ongoing population structuring at a quite small spatial scale. A global spatial genetic structure was indeed detected on the plot of the sPCA and appeared to be a north-south division separated by an area more or less surrounding the D2 secondary road (Fig. 3). This spatial structure was shown in all sex and age-classes and was highly significant when pooling all these age- and sex-classes (data not shown). It is unlikely that this road is by itself a barrier to gene flow. Indeed, it is a secondary road which does not differ from other roads of the same type found in the study area. However, we noted that the area on either side of this road is sparsely wooded, and has few hedgerows and almost no shrubland, which provide connectivity in females. Moreover, it is remote from large forest clumps. This particular situation has been observable since at least 1945, the date of the first campaign of aerial photography of the IGN (the French National Institute of Geography, <http://www.ign.fr>) on the study area (data not shown). Yet, the large forest clumps located to the east and to the west of this zone could act as a preferred corridor for dispersing males for crossing the D2 area, while females might avoid crossing this area due to the lack of shrubby land. The trapping pressure in these two corridors seems to be higher than elsewhere in the study area (Fig. 2) and probably decreased the male gene flow as well. We thus hypothesize that the D2 area, which is unfavourable to movements, may lead dispersing martens to mistakenly select the forested corridors where trapping pressure is the highest. These corridors linking both parts on either side of the D2 area might thus act as an 'ecological trap' for males.

On the resistance of the different landscape elements

For females, shrubs provide more connectivity than any other landscape elements across all age classes, highlighting their importance for the dispersal of stone marten females.

Dispersing individuals might face increased mortality due to predation pressure, aggression, stress, energy depletion, or moving through unfamiliar areas (Greenwood and Harvey 1982; Vanvuren and Armitage 1994) and shrubs probably provide both shelters and food during the transient phase of dispersal. On the contrary, roads, open areas and building are more costly to cross and could reduce gene flow. However, coefficients for these landscape elements vary from low to high according to the age- and sex- classes, showing that they are not obvious to interpret. We have no reasonable explanation of why resistance coefficients are so variable from one sex- and age-class to another. However, such variability suggests that it is of prime importance to account for sex- and age-composition of the sample in landscape genetic studies, and that pooling age and sex-classes may generate unreliable resistance coefficients. Overall, the deleterious effect of roads on connectivity has already been described in a wide range of taxa ([Holderegger and Di Giulio 2010](#)) but also in mustelid species ([Garroway et al. 2011](#)) and in stone martens ([Grilo et al. 2011](#); [Grilo et al. 2012](#)). However, [Grilo et al. \(2011\)](#) showed that this impact was more important in continuous areas than in fragmented areas. In our study area, the landscape is highly fragmented and the road network is dense but mostly made up of secondary roads with low traffic during the night. Open areas showed low to moderate resistance to gene flow. In the more forested closely related species, the Pine marten, [Pereboom et al. \(2008\)](#) showed that open areas were frequently crossed during nocturnal activity, and [Caryl et al. \(2012\)](#) showed that open areas were not only crossed but also used for foraging for example. Despite the lack of cover and shelter, open areas did not seem to totally prevent gene flow in the synanthropic Stone marten. Human building coefficients were also low to high, meaning that they could potentially reduce gene flow. Human buildings are highly scattered over the study area (Supplementary materials), there is no big town or high concentration of human activities, so human buildings could be easily avoided or bypassed by dispersing individuals.

Resistance coefficients are even harder to interpret in males due to the selected $IBR_{LS/TRP}$ models. This precludes formal comparison between sexes. The $IBR_{LS/TRP}$ models selected in males showed an increase in the friction coefficients for all the landscape elements but this increase seemed to be dependant on the landscape elements. Whatever the age-class, roads and open areas are less affected than the buildings, hedgerows, shrubs and forest, probably due to the location of traps preferentially used. These findings highlight the importance of taking into account trapping pressure since these three last elements, which are the most favourable without trapping in females, could considerably reduce gene flow when associated with trapping.

Conclusion

Understanding the factors that affect movement and dispersal has become a primary concern in conservation biology in the light of the dramatic worldwide decline of biodiversity due to habitat fragmentation and loss ([Baillie et al. 2004](#); [Bowne and Bowers 2004](#)). In this paper, we presented the first individual-based landscape genetic analysis of the Stone marten and showed how connectivity varied between sexes and age-classes. This provided important clues about dispersal of stone martens. While separated analyses by age- and sex-classes are recommended ([Spear et al. 2010](#)) mainly because dispersal occurs at certain ages with higher probability than others (e.g. at the time of sexual maturity) and is sex-biased in many vertebrates, sex differences are rarely considered in landscape genetics analysis (e.g. [Amos et al. 2014](#); [Peakall et al. 2003](#)) and this is even more striking for age differences (e.g. [Peakall et al. 2003](#)). By testing the sexes and ages separately, we showed that dispersal in male stone martens was strongly affected by trapping pressure, emphasizing the importance of accounting for sex-biased responses in conservation planning. We conclude that the effect of

trapping on dispersal should be taken into consideration when investigating the genetic patterns and landscape genetics of small and medium carnivores in rural landscapes.

Acknowledgments

We are very grateful to all the hunters and trappers associations of Ain, Saône-et-Loire and Ariège who helped us in field work, especially Evelyn Marty, Willy Genton, Léon Bouilly and Daniel Vivant. We also thank Christine Carter who kindly edited the English. This study was supported by the “Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage”, the University of Lyon –CNRS and the research program DIVA3 “Action publique, Agriculture et Biodiversité APR 2011 « Continuités écologiques dans les territoires ruraux et leurs interfaces » of the French « Ministère de l’Ecologie, du Développement Durable et de l’Energie ». This work was performed using computing facilities of the CC LBBE/PRABI.

References

- Allendorf FW, England PR, Luikart G, Ritchie PA, Ryman N (2008) Genetic effects of harvest on wild animal populations Trends in Ecology & Evolution 23:327-337. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.008>
- Amos JN et al. (2014) Species- and sex-specific connectivity effects of habitat fragmentation in a suite of woodland birds Ecology 95:1556-1568. doi:10.1890/13-1328.1
- Amos W, Harwood J (1998) Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 353:177-186. doi:10.1098/rstb.1998.0200
- Baillie J, Hilton-Taylor C, Stuart S (2004) IUCN Red List of Threatened Species. A Global Species Assessment. IUCN Gland, Switzerland and Cambridge, UK
- Basto M, Rodrigues M, Santos-Reis M, Bruford M, Fernandes C (2010) Isolation and characterization of 13 tetranucleotide microsatellite loci in the Stone marten (*Martes foina*) Conservation Genet Resour 2:317-319. doi:10.1007/s12686-010-9217-2
- Bertolino S, Dore B (1995) Food habits of the stone marten *Martes foina* in "La Mandria" Regional Park (Piedmont Region, North-Western Italy) The Italian Journal of Mammalogy 7:105-111
- Bohonak AJ (1999) Dispersal, gene flow, and population structure Quarterly Review of Biology 74:21-45
- Bowne D, Bowers M (2004) Interpatch movements in spatially structured populations: a literature review Landscape Ecology 19:1-20. doi:10.1023/B:LAND.0000018357.45262.b9
- Bray JR, Curtis JT (1957) An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin Ecol Monogr 27:325-349. doi:10.2307/1942268
- Broekhuizen S (1999) *Martes foina*. In: Mitchell-Jones AJ et al. (eds) The Atlas of European Mammals. Poyser, T. & A.D. , London, p 496
- Burger R, Lynch M (1995) Evolution and extinction in a changing environment - a quantitative-genetic analysis Evolution 49:151-163. doi:10.2307/2410301
- Buskirk SW, Lindstedt SL (1989) Sex biases in trapped samples of Mustelidae Journal of Mammalogy 70:88-97
- Cabria MT, Gonzalez EG, Gomez-Moliner BJ, Zardoya R (2007) Microsatellite markers for the endangered European mink (*Mustela lutreola*) and closely related mustelids Molecular Ecology Notes 7:1185-1188
- Caryl FM, Quine CP, Park KJ (2012) Martens in the matrix: the importance of nonforested habitats for forest carnivores in fragmented landscapes Journal of Mammalogy 93:464-474. doi:10.1644/11-mamm-a-149.1

546 Castillo JA, Epps CW, Davis AR, Cushman SA (2014) Landscape effects on gene flow for a
 547 climate-sensitive montane species, the American pika *Molecular Ecology* 23:843-856.
 548 doi:10.1111/mec.12650
 549 Caughley G, Gunn A (1996) Conservation biology in theory and practice. . Blackwell
 550 Science, Inc,
 551 Crnokrak P, Roff DA (1999) Inbreeding depression in the wild *Heredity* 83:260-270
 552 Cushman S, Wasserman T, Landguth E, Shirk A (2013) Re-Evaluating Causal Modeling with
 553 Mantel Tests in Landscape Genetics *Diversity* 5:51-72
 554 Cushman SA, McKelvey KS, Hayden J, Schwartz MK (2006) Gene flow in complex
 555 landscapes: Testing multiple hypotheses with causal modeling *Am Nat* 168:486-499.
 556 doi:10.1086/506976
 557 Delibes M (1978) Feeding habits of the stone marten, *Martes foina* (Erxleben 1777), in
 558 northern burgos, spain *Zeitschrift fuer Saeugetierkunde* 43:282-288
 559 Delibes M (1983) Interspecific competition and the habitat of the stone Marten in Europe
 560 *Acta Zoologica Fennica* 174:229-231
 561 Devillard S, Bray Y (2009) Assessing the effect on survival of natal dispersal using multistate
 562 capture-recapture models *Ecology* 90:2902-2912
 563 DeWoody JA, Avise JC (2000) Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous
 564 fishes compared with other animals *Journal of Fish Biology* 56:461-473
 565 DiBattista J (2008) Patterns of genetic variation in anthropogenically impacted populations
 566 *Conserv Genet* 9:141-156. doi:10.1007/s10592-007-9317-z
 567 Dobson FS (1982) Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in
 568 mammals *Animal Behaviour* 30:1183-1192
 569 Duduś L, Zalewski A, Koziol O, Jakubiec Z, Król N (2014) Habitat selection by two
 570 predators in an urban area: The stone marten and red fox in Wrocław (SW Poland)
 571 *Mammalian Biology* 79:71-76. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.mambio.2013.08.001>
 572 Etherington T, Penelope Holland E (2013) Least-cost path length versus accumulated-cost as
 573 connectivity measures *Landscape Ecology* 28:1223-1229. doi:10.1007/s10980-013-9880-2
 574 Ferreira da Silva MJ, Godinho R, Casanova C, Minhós T, Sá R, Bruford MW (2014)
 575 Assessing the impact of hunting pressure on population structure of Guinea baboons (*Papio*
 576 *papio*) in Guinea-Bissau *Conserv Genet* 15:1339-1355. doi:10.1007/s10592-014-0621-0
 577 Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2010) Introduction to conservation genetics. Cambridge
 578 University Press, Cambridge, UK
 579 Garroway CJ, Bowman J, Wilson PJ (2011) Using a genetic network to parameterize a
 580 landscape resistance surface for fishers, *Martes pennanti* *Molecular Ecology* 20:3978-3988.
 581 doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05243.x
 582 Greenwood PJ, Harvey PH (1982) The natal and breeding dispersal of birds *Annual Review*
 583 *of Ecology and Systematics* 13:1-21. doi:10.1146/annurev.es.13.110182.000245
 584 Grilo C, Ascensão F, Santos-Reis M, Bissonette J (2011) Do well-connected landscapes
 585 promote road-related mortality? *European Journal of Wildlife Research* 57:707-716.
 586 doi:10.1007/s10344-010-0478-6
 587 Grilo C et al. (2012) Individual Spatial Responses towards Roads: Implications for Mortality
 588 *Risk Plos One* 7. doi:e43811
 589 10.1371/journal.pone.0043811
 590 Handley LJJ, Perrin N (2007) Advances in our understanding of mammalian sex-biased
 591 dispersal *Molecular Ecology* 16:1559-1578. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.03152.x
 592 Hardy OJ, Vekemans X (2002) spagedi: a versatile computer program to analyse spatial
 593 genetic structure at the individual or population levels *Molecular Ecology Notes* 2:618-620.
 594 doi:10.1046/j.1471-8286.2002.00305.x

595 Harris RB, Wall WA, Allendorf FW (2002) Genetic consequences of hunting: what do we
 596 know and what should we do? *Wildlife Society Bulletin* 30:634-643
 597 Harris S (1978) Age-determination in red fox (*Vulpes vulpes*) - evaluation of technique
 598 efficiency as applied to a sample of suburban foxes *Journal of Zoology* 184:91-117
 599 Herr J, Schley L, Engel E, Roper TJ (2010) Den preferences and denning behaviour in urban
 600 stone martens (*Martes foina*) *Mammalian Biology* 75:138-145.
 601 doi:10.1016/j.mambio.2008.12.002
 602 Herr J, Schley L, Roper TJ (2009) Socio-spatial organization of urban stone martens *Journal*
 603 *of Zoology* 277:54-62. doi:10.1111/j.1469-7998.2008.00510.x
 604 Hijmans RJ (2014) raster: raster: Geographic data analysis and modeling. R package version
 605 2.3-12. <http://CRAN.R-project.org/package=raster>.
 606 Holderegger R, Di Giulio M (2010) The genetic effects of roads: A review of empirical
 607 evidence *Basic and Applied Ecology* 11:522-531.
 608 doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2010.06.006>
 609 Janssens X, Fontaine MC, Michaux JR, Libois R, de Kermabon J, Defourny P, Baret PV
 610 (2008) Genetic pattern of the recent recovery of European otters in southern France
 611 *Ecography* 31:176-186. doi:10.1111/j.0906-7590.2008.4936.x
 612 Jombart T (2008) *adeigenet*: a R package for the multivariate analysis of genetic markers
 613 *Bioinformatics* 24:1403-1405. doi:10.1093/bioinformatics/btn129
 614 Jombart T, Devillard S, Dufour AB, Pontier D (2008) Revealing cryptic spatial patterns in
 615 genetic variability by a new multivariate method *Heredity* 101:92-103.
 616 doi:10.1038/hdy.2008.34
 617 Kalpers J (1984) Contribution à l'étude éco-éthologique de la fouine (*Martes foina*): stratégie
 618 d'utilisation du domaine vital et des ressources alimentaires. II. Radiorepérage et discussion
 619 générale. *Cahier d'Ethologie appliquée* 4:11-26
 620 Lachat Feller N (1993a) Eco-éthologie de la fouine (*Martes foina* Erxleben, 1777) dans le
 621 Jura suisse. Université de Neuchâtel
 622 Lachat Feller N (1993b) Utilisation des gîtes par la fouine (*Martes foina*) dans le Jura suisse
 623 *Zeitschrift für Säugetierkunde* 58:330-336
 624 Lacy RC (1997) Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations
 625 *Journal of Mammalogy* 78:320-335. doi:10.2307/1382885
 626 Lande R, Shannon S (1996) The role of genetic variation in adaptation and population
 627 persistence in a changing environment *Evolution* 50:434-437. doi:10.2307/2410812
 628 Larroque J, Ruetten S, Vandel J-M, Devillard S (2015) Where to sleep in a rural landscape? A
 629 comparative study of resting sites pattern in two syntopic *Martes* species *Ecography*,
 630 doi: 10.1111/ecog.01133.
 631 Lode T (1994) Feeding-habits of the stone marten *Martes foina* and environmental-factors in
 632 western France *Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology*
 633 59:189-191
 634 Manel S, Schwartz MK, Luikart G, Taberlet P (2003) Landscape genetics: combining
 635 landscape ecology and population genetics *Trends in Ecology & Evolution* 18:189-197.
 636 doi:10.1016/s0169-5347(03)00008-9
 637 Mergey M, Larroque J, Ruetten S, Vandel J-M, Helder R, Queney G, Devillard S (2012)
 638 Linking habitat characteristics with genetic diversity of the European pine marten (*Martes*
 639 *martes*) in France *European Journal of Wildlife Research* 58:909-922. doi:10.1007/s10344-
 640 012-0634-2
 641 Michelat D, Quéré J-P, Giraudoux P (2001) Caractéristiques des gîtes utilisés par la fouine
 642 (*Martes foina*, Erxleben, 1777) dans le Haut-Doubs *Revue Suisse De Zoologie* 108:263-274

643 Moller TB, Pertoldi C, Madsen AB, Asferg T, Frydenberg J, Hammershoj M, Loeschcke V
644 (2004) Genetic variability in Danish polecats *Mustela putorius* as assessed by microsatellites
645 Wildlife Biology 10:25-33

646 Nagai T, Raichev EG, Tsunoda H, Kaneko Y, Masuda R (2012) Preliminary study on
647 microsatellite and mitochondrial DNA variation of the stone marten *Martes foina* in Bulgaria
648 Mammal Study 37:353-358

649 Novikov GA (1962) K ekologii kamennoi kunicy v lesostepnykh dubravach Byul Mosk
650 Obshch Ispytat Prirody Otd Biol 47:5-16

651 Paradis E (2010) pegas: an R package for population genetics with an integrated-modular
652 approach Bioinformatics 26:419-420. doi:10.1093/bioinformatics/btp696

653 Peakall R, Ruibal M, Lindenmayer DB, Tonsor S (2003) SPATIAL AUTOCORRELATION
654 ANALYSIS OFFERS NEW INSIGHTS INTO GENE FLOW IN THE AUSTRALIAN
655 BUSH RAT, *RATTUS FUSCIPES* Evolution 57:1182-1195. doi:10.1554/0014-
656 3820(2003)057[1182:SAAONI]2.0.CO;2

657 Pereboom V, Mergey M, Villerette N, Helder R, Gerard JF, Lode T (2008) Movement
658 patterns, habitat selection, and corridor use of a typical woodland-dweller species, the
659 European pine marten (*Martes martes*), in fragmented landscape Canadian Journal of Zoology
660 86:983-991. doi:10.1139/z08-076

661 Posluszny M, Pilot M, Goszczynski J, Gralak B (2007) Diet of sympatric pine marten (*Martes*
662 *martes*) and stone marten (*Martes foina*) identified by genotyping of DNA from faeces
663 Annales Zoologici Fennici 44:269-284

664 Powell RA (1979) Mustelid spacing patterns - variations on a theme by *Mustela* Journal of
665 Comparative Ethology 50:153-165

666 Proulx G et al. (2005) World Distribution and Status of the Genus *Martes* in 2000. In:
667 Harrison D, Fuller A, Proulx G (eds) Martens and Fishers (*Martes*) in Human-Altered
668 Environments. Springer US, pp 21-76. doi:10.1007/0-387-22691-5_2

669 R Development Core Team (2013) R: A Language and Environment for Statistical
670 Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. doi:citeulike-article-
671 id:2400517

672 Ray N, Lehmann A, Joly P (2002) Modeling spatial distribution of amphibian populations: a
673 GIS approach based on habitat matrix permeability Biodiversity and Conservation 11:2143-
674 2165

675 Raymond M, Rousset F (1995) Genepop (Version-1.2) - Population-Genetics software for
676 exact tests and ecumenicism Journal of Heredity 86:248-249

677 Rondinini C, Boitani L (2002) Habitat use by beech martens in a fragmented landscape
678 Ecography 25:257-264. doi:10.1034/j.1600-0587.2002.250301.x

679 Rousset F (2000) Genetic differentiation between individuals Journal of Evolutionary Biology
680 13:58-62

681 Ruetz S, Larroque J, Albaret M, Vandel J-M, Devillard S (2015a) Quantifying the age- and
682 sex-dependent morphological variations in two syntopic mustelids: *Martes martes* and *Martes*
683 *foina* Mammalian Biology, doi:10.1016/j.mambio.2015.06.001.

684 Ruetz S, Vandel J-M, Albaret M, Devillard S (2015b) Comparative survival pattern of the
685 syntopic pine and stone martens in a rural trapped area in France. Journal of zoology 295:214-
686 222

687 Ruiz-González A, Madeira M, Randi E, Urra F, Gómez-Moliner B (2013) Non-invasive
688 genetic sampling of sympatric marten species (*Martes martes* and *Martes foina*): assessing
689 species and individual identification success rates on faecal DNA genotyping European
690 Journal of Wildlife Research 59:371-386. doi:10.1007/s10344-012-0683-6

691 Sacchi O, Meriggi A (1995) Habitat requirements of the stone marten (*Martes foina*) on the
692 Tyrrhenian slopes of the northern Apennines Hystrix 7:99-104

Santos-Reis M, Santos M, Lourenço S, Marques J, Pereira I, Pinto B (2005) Relationships between Stone Martens, Genets and Cork Oak Woodlands in Portugal. In: Harrison D, Fuller A, Proulx G (eds) Martens and Fishers (Martes) in Human-Altered Environments. Springer US, pp 147-172. doi:10.1007/0-387-22691-5_7

Santos MJ, Santos-Reis M (2010) Stone marten (*Martes foina*) habitat in a Mediterranean ecosystem: effects of scale, sex, and interspecific interactions European Journal of Wildlife Research 56:275-286. doi:10.1007/s10344-009-0317-9

Shirk AJ, Wallin DO, Cushman SA, Rice CG, Warheit KI (2010) Inferring landscape effects on gene flow: a new model selection framework Molecular Ecology 19:3603-3619. doi:10.1111/j.1365-294X.2010.04745.x

Spear SF, Balkenhol N, Fortin MJ, McRae BH, Scribner K (2010) Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: considerations for parameterization and analysis Mol Ecol 19:3576-3591. doi:10.1111/j.1365-294X.2010.04657.x

Stahl P, Ruethe S, Gros L (2002) Predation on free-ranging poultry by mammalian and avian predators: field loss estimates in a French rural area Mammal Review 32:227-234

Storfer A et al. (2007) Putting the 'landscape' in landscape genetics Heredity 98:128-142. doi:10.1038/sj.hdy.6800917

Toth M, Barany A, Kis R (2009) An evaluation of stone marten (*Martes foina*) records in the city of Budapest, Hungary Acta Zoologica 55:199-209

van Etten J (2014) gdistance: Distances and movements on geographical grids.

Vanvuren D, Armitage KB (1994) Survival of dispersing and philopatric yellow-bellied marmots: what is the cost of dispersal? Oikos 69:179-181

Wasserman TN, Cushman SA, Schwartz MK, Wallin DO (2010) Spatial scaling and multi-model inference in landscape genetics: *Martes americana* in northern Idaho Landscape Ecology 25:1601-1612. doi:10.1007/s10980-010-9525-7

Wilcove DS, McLellan CH, Dobson AP (1986) Habitat fragmentation in the temperate zone. In: Soule ME (ed) Conservation biology : the science of scarcity and diversity. vol Accessed from <http://nla.gov.au/nla.cat-vn2843461>. Sinauer Associates, Sunderland, Mass, p 584

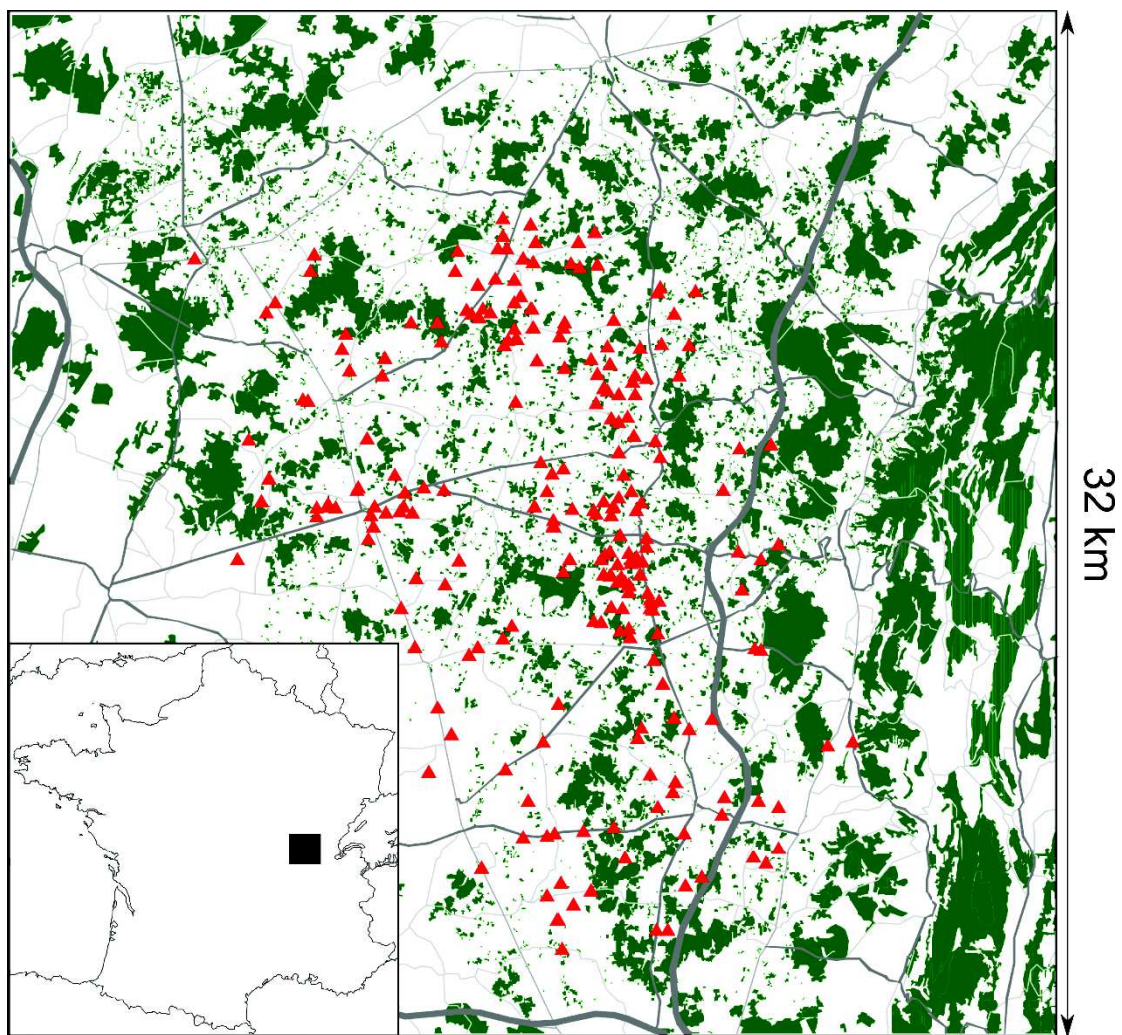
Wright S (1943) Isolation by distance Genetics 28:114-138

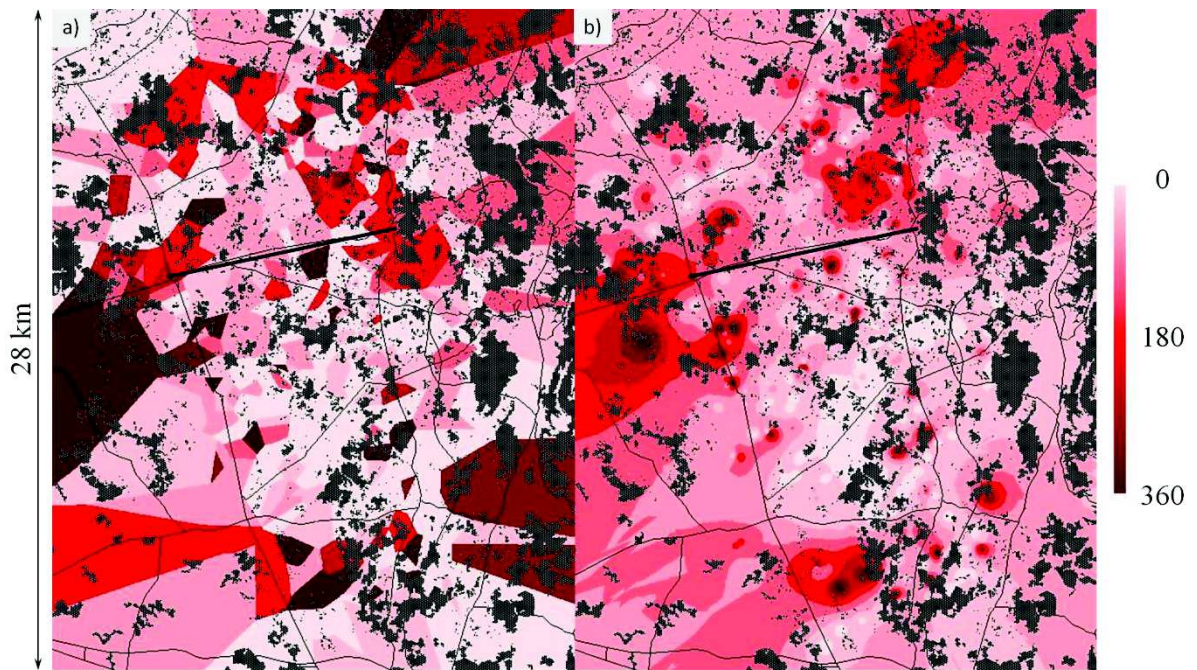
Young A, Boyle T, Brown T (1996) The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants Trends in Ecology & Evolution 11:413-418. doi:[http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10045-8](http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(96)10045-8)

Fig. 1 Study areas located in Bresse (France) with open areas (white) vs. forested habitats (green) and the sample locations (red triangles).

Fig. 2 Interpolated trapping pressure: a) $k=1$ neighbours, and b) $k=25$ neighbours over the study area. Trapping pressure increases from white and light-pink areas to dark-red and brown areas. The secondary road D2 is displayed with a black line.

Fig. 3 Global structure of individual scores according to the first positive eigen value of the sPCA. Individual scores are represented as squares with size proportional to the score so that the maximum differentiation is between large black squares and large white squares. The secondary road D2 is displayed with a black line. Sample size (n) is given for each sex- and age- class.





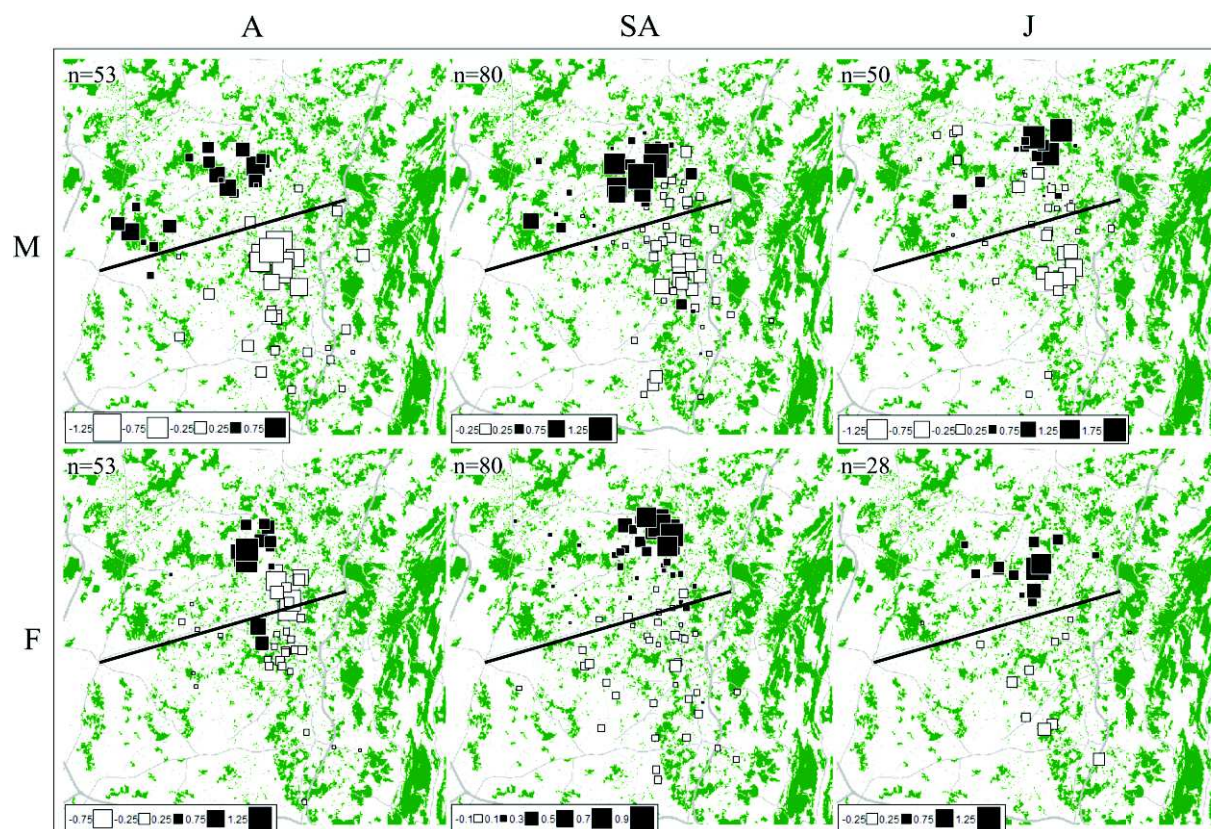


Table 1 Description of the eight landscape elements used for building landscape cover resistance models. Possible relative resistance coefficients are also given.

Landscape element	Description	Relative resistance coefficients
Highways	Roads with heavy traffic	1-25-50-100
Roads	Roads with lower traffic	1-25-50-100
Buildings	Human constructions	1-25-50-100
Open area	Meadows, cultivated fields, etc...	1-25-50-100
Hedgerows	Wooded area with a width < 10 m	1-25-50-100
Shrubby land	Bushes and pionner vegetation	1-25-50-100
Forest and copses	Wooded area with a width > 10 m	1-25-50-100
Ponds	Large water area	100

Table 2 Number of alleles (*A*), expected (*He*) and observed (*Ho*) heterozygosities and *Fis* for each locus. *Fis* in bold indicate significant ($\alpha = 0.05$) departure from Hardy-Weinberg equilibrium.

Locus	<i>A</i>	<i>He</i>	<i>Ho</i>	<i>Fis</i>
Mfo06	2	0.267	0.235	0.161
Mfo07	3	0.412	0.42	-0.001
Mfo14	5	0.541	0.485	0.111
Mfo16	4	0.549	0.536	0.042
Mfo20	2	0.142	0.164	0.037
Mfo31	4	0.608	0.59	0.042
Mfo41	6	0.593	0.528	0.12
Mfo44	4	0.525	0.509	0.056
Mf 1.1	3	0.45	0.442	0.052
Mf 1.3	6	0.765	0.784	-0.014
Mf 2.13	5	0.437	0.426	0.167
Mf 3.2	10	0.753	0.744	0.038
Mf 3.7	4	0.406	0.399	0.09
Mf 4.10	8	0.77	0.803	0.012
Mf 4.17	11	0.844	0.819	0.039
Mf 8.7	6	0.725	0.693	0.05
Mf 8.8	9	0.789	0.768	0.036
Mean	5	0.563	0.55	0.061
SD	2.7	0.197	0.197	0.052

Table 3 Simple and partial Mantel r between pairwise genetic distance matrices ($\hat{a}_r$) and Euclidean (EuD) or least-cost distance (LCD). Least-cost distance matrices were based on the models of isolation by resistance (LCD_{LS}^*), isolation by trapping (LCD_{TRP}^*), or isolation by both resistance and trapping ($LCD_{LS/TRP}^*$). Significant Mantel correlations at $\alpha = 0.05$ are in bold, n is the number of individuals in each age- and sex-class. $\hat{a}_r \sim D_1$ corresponds to a simple Mantel test between the genetic distance matrix $\hat{a}_r$ and the matrix D_1 ; $\hat{a}_r \sim D_1 | D_2$ corresponds to a partial Mantel test between the genetic distance matrix $\hat{a}_r$ and the matrix D_1 partialling out the matrix D_2 . Mantel tests were performed with 9999 permutations. Relative support RS is in brackets. F denotes ‘Females’, M denotes ‘Males’, A, SA and J denote ‘Adults’, ‘Subadults’ and ‘Juveniles’, respectively.

Mantel test		F_A (n=53)	F_SA (n=80)	F_J (n=28)	M_A (n=53)	M_SA (n=80)	M_J (n=50)
t0	$\hat{a}_r \sim \log(EuD)$ <i>LS vs EuD</i>	0.054	0.042	0.323	0.086	0.076	0.183
t1 _{LS}	$\hat{a}_r \sim \log(LCD_{LS}^*) \log(EuD)$	0.145 (0.28)	0.257 (0.47)	0.27 (0.4)	0.085 (0.14)	0.116 (0.22)	0.135 (0.26)
t2 _{LS}	$\hat{a}_r \sim \log(EuD) \log(LCD_{LS}^*)$ <i>TRP vs EuD</i>	-0.139	-0.216	-0.129	-0.058	-0.101	-0.128
t1 _{TRP}	$\hat{a}_r \sim \log(LCD_{TRP}^*) \log(EuD)$	0.064 (0.09)	0.033 (0.04)	-0.099 (-0.35)	0.126 (0.21)	0.083 (0.13)	0.082 (0.11)
t2 _{TRP}	$\hat{a}_r \sim \log(EuD) \log(LCD_{TRP}^*)$ <i>TRP vs LS and LS vs TRP</i>	-0.027	-0.006	0.246	-0.086	-0.045	-0.029
t1 _{TRP vs. LS}	$\hat{a}_r \sim \log(LCD_{TRP}^*) \log(LCD_{LS}^*)$	0.038 (-0.005)	-0.093 (-0.26)	-0.098 (-0.44)	0.07 (0.08)	0.041 (0.04)	0.064 (0.07)
t2 _{TRP vs. LS}	$\hat{a}_r \sim \log(LCD_{LS}^*) \log(LCD_{TRP}^*)$ <i>LS/TRP vs EuD</i>	0.043	0.167	0.338	-0.015	-0.003	-0.01
t1 _{LS/TRP vs. EuD}	$\hat{a}_r \sim \log(LCD_{LS/TRP}^*) \log(EuD)$	0.115 (0.22)	0.067 (0.11)	-0.091 (-0.31)	0.141 (0.26)	0.132 (0.23)	0.084 (0.12)
t2 _{LS/TRP vs. EuD}	$\hat{a}_r \sim \log(EuD) \log(LCD_{LS/TRP}^*)$ <i>LS/TRP vs LS</i>	-0.104	-0.04	0.223	-0.117	-0.093	-0.033
t3	$\hat{a}_r \sim \log(LCD_{LS/TRP}^*) \log(LCD_{LS}^*)$	0.034 (0.06)	-0.094 (-0.26)	-0.111 (-0.44)	0.054 (0.08)	0.103 (0.17)	0.065 (0.08)
t4	$\hat{a}_r \sim \log(LCD_{LS}^*) \log(LCD_{LS/TRP}^*)$ <i>LS/TRP vs TRP</i>	-0.023	0.162	0.328	-0.021	-0.071	-0.012
t5	$\hat{a}_r \sim \log(LCD_{LS/TRP}^*) \log(LCD_{TRP}^*)$	0.003 (-0.03)	0.1 (0.19)	0.148 (0.26)	0.035 (0.09)	0.119 (0.22)	0.011 (0.01)
t6	$\hat{a}_r \sim \log(LCD_{TRP}^*) \log(LCD_{LS/TRP}^*)$	0.029	-0.09	-0.11	-0.058	-0.102	-0.001
Selected model		<i>IBR_{LS}</i>	<i>IBR_{LS}</i>	<i>IBR_{LS}</i>	<i>IBR_{LS/TRP}</i>	<i>IBR_{LS/TRP}</i>	<i>IBR_{LS/TRP}</i>

Table 4 Coefficients attributed to each landscape element over the LCD_{LS}^* scenario (depending on age- and sex-classes). When $IBR_{LS/TRP}$ was selected, we present the percentage of increase (in grey) in resistance value of landscape element due to trapping compared to the IBR_{LS} model. F denotes ‘Females’, M denotes ‘Males’, A, SA and J denote ‘Adults’, ‘Subadults’ and ‘Juveniles’, respectively.

	F_A	F_SA	F_J	M_A		M_SA		M_J
				LCD_{LS}^*	$\%/LCD_{LS/TRP}^*$	LCD_{LS}^*	$\%/LCD_{LS/TRP}^*$	LCD_{LS}^*
Highway	25	100	25	100	27	25	123	50
Roads	100	1	100	50	65	50	59	100
Buildings	25	25	100	1	2892	50	62	50
Open	50	25	1	50	69	100	32	25
Hedgerows	25	1	50	25	123	100	30	25
Shrubs	1	1	1	1	2807	25	120	50
Forest	100	1	100	50	59	25	119	25
Ponds	100	100	100	100	25	100	28	100
Selected model	IBR_{LS}			$IBR_{LS/TRP}$				

Ponds’ coefficients have been fixed to 100.