



HAL
open science

Dispersion et structure génétique d'une population de Rat des moissons (*Micromys minutus* PALLAS, 1771) soumise à des inondations régulières

Fabrice Darinot

► **To cite this version:**

Fabrice Darinot. Dispersion et structure génétique d'une population de Rat des moissons (*Micromys minutus* PALLAS, 1771) soumise à des inondations régulières. Génétique des populations [q-bio.PE]. Université Paris sciences et lettres, 2019. Français. NNT : 2019PSLEP017 . tel-02636955

HAL Id: tel-02636955

<https://theses.hal.science/tel-02636955>

Submitted on 27 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE DE DOCTORAT

de l'Université de recherche Paris Sciences et Lettres
PSL Research University

Préparée à l'École Pratique des Hautes Études

Dispersion et structure génétique d'une population de Rat des moissons (*Micromys minutus* PALLAS, 1771) soumise à des inondations régulières

École doctorale de l'EPHE – ED 472

Mention « Systèmes intégrés, environnement et biodiversité » (SIEB)

Soutenue par :

Fabrice DARINOT

le 18 avril 2019

Dirigée par :

Claudine MONTGELARD

Co-encadrement par :

Claude MIAUD

COMPOSITION DU JURY :

M. Alain BUTET
Université de Rennes 1
Rapporteur

Mme Laurence DESPRÉS
Université Grenoble Alpes
Rapporteur

M. Romain JULLIARD
Muséum National d'Histoire Naturelle
Examineur, Président du jury

M. Claude MIAUD
CEFE, Montpellier
Co-encadrant de la thèse

Mme Claudine MONTGELARD
CEFE, Montpellier
Directrice de la thèse

Membre invité :
M. Jacques GILLIÉRON



École Pratique
des Hautes Études





École Pratique
des Hautes Études

Mention « Systèmes intégrés, environnement et biodiversité »

École doctorale de l'École Pratique des Hautes Études

**Dispersion et structure génétique d'une population de Rat des moissons
(*Micromys minutus* PALLAS, 1771) soumise à des inondations régulières**

Par Fabrice DARINOT

Thèse de doctorat de biologie des populations et écologie

Sous la direction de Mme Claudine MONTGELARD, Maître de conférences à l'EPHE
Co-encadrée par M. Claude MIAUD, Directeur d'études à l'EPHE

Soutenue le 18 avril 2019

Devant un jury composé de :

M. Alain BUTET, Chargé de recherche, CNRS, Université Rennes 1
Mme Laurence DESPRÉS, Professeur, LECA, Université Grenoble Alpes
M. Romain JULLIARD, Professeur, Muséum national d'histoire naturelle, Paris
M. Claude MIAUD, Directeur d'études à l'EPHE, Paris
Mme Claudine MONTGELARD, Maître de conférences à l'EPHE, Paris

Membre invité :

M. Jacques GILLIÉRON, naturaliste spécialiste des petits mammifères, Genève

*La science n'est autre qu'un jeu d'enfants au crépuscule,
un désir d'attraper les ombres des oiseaux
et d'immobiliser celles des herbes agitées par le vent.*

Fernando Pessoa

A Cathy et à mes enfants, Antoine et Sophie

REMERCIEMENTS

Se lancer dans un doctorat à près de cinquante ans, quelle drôle d'idée ? En effet, la thèse, c'est plutôt le travail des jeunes étudiants qui leur ouvrira peut-être une carrière de chercheur ou tout au moins qui vient parachever un cursus brillant. Dans mon cas, ma carrière est presque derrière moi et elle est riche, car j'ai la chance d'être le conservateur d'une des plus belles réserves naturelles de France. C'est précisément mon activité professionnelle qui m'amena à m'intéresser aux petits mammifères et particulièrement au Rat des moissons, si abondant dans le marais de Lavours. Je dois à mon ami Jacques Gilliéron, immense naturaliste genevois, de m'avoir fait découvrir ce minuscule rongeur en 2007. Avec Jacques, je ne compte plus le nombre de prospections de nids, de sessions de piégeage et de discussions enflammées au sujet de cette espèce. Et plus je lisais d'articles sur le Rat des moissons, plus je me passionnais pour cet animal : il fallait que je l'étudie à fond. Alors quel meilleur moyen qu'une thèse de doctorat ?

Je me suis alors tourné vers Romain Julliard, professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle, qui m'a aidé à affiner le sujet de la thèse. Avec une grande gentillesse, Romain m'a régulièrement accueilli dans son bureau trois années durant pour que je lui fasse état de mes travaux de terrain préliminaires, alors qu'il avait bien d'autres priorités professionnelles ! Je devais l'intriguer, peut-être même l'amuser un peu avec ce projet farfelu... Le moment venu, Romain m'a dirigé vers *la* personne susceptible de m'accueillir dans un laboratoire pour étudier sérieusement le Rat des moissons.

Il s'agit de Claude Miaud, que j'avais connu à l'Université de Savoie, et qui dirigeait depuis peu l'équipe Biogéographie et écologie des vertébrés au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE) à Montpellier. Avec une grande ouverture d'esprit, Claude a bien voulu m'accepter dans son laboratoire pour que je puisse commencer une thèse sur l'écologie du *Micromys*. Avec Claude, tout paraît facile ! Sauf qu'il fallait en passer par de la génétique des populations... et automatiquement, je tombai entre les mains de Claudine Montgelard qui n'avait pas forcément prévu d'encadrer un thésard supplémentaire... Merci à toi, Claudine, de m'avoir fait une place parmi tes étudiants ! Toujours disponible pour répondre à mes questions sur les subtilités de la génétique... et toujours dans la bonne humeur. J'ai aussi découvert le cœur nucléaire du CEFE, où Véronique Arnal règne sur une armada de multipipettes et de thermocycleurs avec une efficacité sidérante : sans toi, Véro, l'ADN de nos Rats des moissons serait resté muet ! Une autre fée de la génétique s'est penchée sur moi, et je ne remercierai jamais assez Aurélie Coulon de m'avoir poussé à programmer avec R et de m'avoir introduit à la génétique du paysage, avec des logiciels barbares il est vrai. Je dois beaucoup aussi à Jean-Yves Barnagaud qui m'a aidé à traiter mes données, avec une rapidité et une clarté d'esprit stupéfiantes. Le CEFE recèle une autre personne qui m'a toujours été d'un grand soutien et avec qui j'ai plaisir à discuter de petits mammifères, entre autres : il s'agit de Françoise Poitevin, que j'avais rencontrée quinze années auparavant lors d'une formation sur les petits mammifères (j'étais stagiaire) et perdue de vue depuis. Le hasard n'existe pas !

Mais également, je dois beaucoup à Rémi Foussadier, mon directeur à l'Entente Interdépartementale Rhône-Alpes pour la Démoustication, qui a accepté que je consacre une partie de mon temps de travail à cette thèse. Rémi lui-même est un biologiste et nous avons été formés tous les deux par le professeur Guy Pautou, à l'Université de Grenoble ; j'ai plaisir à évoquer ici M. Pautou qui a beaucoup compté pour nous.

J'exprime enfin ma gratitude envers le Conseil départemental de l'Ain qui a financé une partie du matériel de terrain et des analyses génétiques sur le budget de la Réserve Naturelle Nationale du Marais de Lavours, et en particulier Mme Véronique Baude, Vice-Présidente déléguée au tourisme, au patrimoine naturel, à l'environnement et au développement durable et M. Franck Courtois, directeur du développement durable.

Et puis je veux remercier beaucoup d'autres personnes, qui m'ont aidé de près ou de loin depuis que j'étudie le Rat des moissons, voilà neuf ans :

- Mes collègues de travail, pour leur aide sur le terrain, devant l'ordinateur ou pour le suivi du budget : Fabrice Cartonnet, Cécile Guérin, Laura Desmoucelle, Christophe Bouvier et son fluide apaisant sur les *Micromys*, Jérémie Cholet, Emeric Eberstein, Yves Rozier, Gilles Besnard, Nathalie Berthe et l'indispensable Carole au budget !
- En 2012, Camille Favier qui fut ma première stagiaire « *Micromys* » et avec qui je mis au point la grille de pièges et le marquage du pelage, Pierre Joly (Univ. Lyon I) et Grégory Maillet (RNN du Gd Lemps) pour le prêt du détecteur Titley pour le radio-tracking.
- En 2013, Guillaume Viillard, mon deuxième stagiaire « *Micromys* », qui réalisa la première carte de répartition nationale de l'espèce pour la Société Française d'Etude et de Protection des Mammifères, ainsi que Annie Dumont, Jean-Michel Treffort, Robin Letscher, Hubert Tournier, Christine Garin, Cathy et Sophie pour l'inventaire des nids.
- En 2014, Pauline Jacob et Samuel Lyonnet, stagiaires « *Micromys* » sous la pluie, Tom Reader de l'Université de Nottingham pour l'identification des diptères *Lipara*, source de nourriture pour les Rats des moissons.
- En 2015, Aurélien Besnard (CEFE) pour son aide décisive sur le calcul des effectifs de population avec Mark (le logiciel), Justine Jacquin-Dantin, stagiaire « saisie informatique *Micromys* », Elodie Schloesing et Olivier Billaud, mes stagiaires *Micromys* tout terrain, Karl Roth le sage de Salem (Bade-Wurtemberg), Katharina Foerster et Andrea Schuster de l'Université de Tübingen, et pour mes recherches de tissus pour la banque de microsatellites François Léger de l'ONCFS à Gerstheim, Simon Dutilleuil de la Coordination Mammalogique du Nord de la France, François Catzeflis de l'Université de Montpellier 2, Damien Pagès du Groupe Mammalogique d'Auvergne, Yann Lebecel du Groupe d'Etude des Mammifères de Lorraine, Gérard Hommay à l'INRA de Colmar, Edouard Beslot de la LPO Anjou, Michel Heyberger, Serge Blanchet du Vivarium du Moulin de Lautenbach-Zell, Fabien Branger de la RNN de la Bassée, Laurent Tillon de l'ONF, puis de nouveau Pierre Joly pour le prêt du détecteur RECCO et des diodes, Emmanuel Malet de l'Université de Savoie pour le bricolage des diodes, Grégoire Massez et Sylvain Ceyte de la RNN du Vigueirat, Françoise Poitevin et Jean-Michel Bompar pour le piégeage au marais de Meyranne.
- En 2016, Lucie Bompar et Quentin Le Petitcorps (stagiaires) qui m'ont énormément aidé respectivement pour prélever des tissus et pour établir la banque de microsatellites qui a servi aux analyses moléculaires ultérieures (un merci particulier à Quentin !), Jean-Luc Grossi et Roger Marciau du CEN Isère, Géraldine Garnier, Sylvie Duret et Anthony Garcia du CEN Rhône-Alpes antenne Ain, Emilie Wichroff et Rémi Bogey de la RNN Haut-Rhône Français, André Miquet et Manuel Bouron du CEN Savoie, Maurice Benmergui, Joël Broyer, Laurence Curtet et Yoann Bressan de la station de Birieux de l'ONCFS, Sébastien Laguet et Christian Gruffat de l'ONF Chautagne, le GAEC Bel à Virignin et Paul Bois agriculteur à Béon pour les stations de piégeage, Olivier Glaizot du Muséum de Lausanne pour les échantillons de foies et Antoine Gander pour la reconnaissance des sites de la Grande Cariçaie, Christina Lysdahl de la Société RECCO pour le don de diode et Sylvain Pincebourde de l'Université de Tours pour le prêt de détecteur RECCO, ainsi que Antoine, mon fils, pour les prises de vue au camescope.
- En 2017, Benjamin Allegrini et Mathias Redouté de l'Agence Naturalia (Baillargues), Véronique Hanin et Patricia Verwaerde du CNRS pour le prêt de la caméra thermique, Olivier Langella de l'Université

Paris Sud et Michaël Delorme pour leur aide sur Genepop et R, Pierre-Henri Fabre et Quentin Martinez de l'Université Montpellier 2 (Institut des Sciences de l'Evolution), Jordan Bamière le stagiaire « test natation », Fanny Vecseryés stagiaire Master 2 « *Micromys* Pays de Gex » et Alain Mempoiteil, ingénieur de recherche en thermodynamique au CEA de Grenoble, pour le calcul de la conductivité thermique des nids de Rat des moissons.

- En 2018, Lucien Girard stagiaire « piégeage hivernal », Pierrick Aury et Charles Perrier du CEFE respectivement pour la customisation des émetteurs miniatures et l'aide avec Fastsimcoal, ainsi que Claire Lagaye, sigiste au Parc National de la Vanoise, qui m'a aidé à rastériser un fichier récalcitrant sous Qgis.

Je remercie également les membres du comité de suivi de thèse qui m'ont apporté des conseils très utiles et en particulier Bernard Kaufmann, membre du Conseil scientifique de la RNN du Marais de Lavours, et Simon Benhamou du CEFE pour nos discussions sur les déplacements de Rats des moissons.

Et je n'oublie pas les thésards Mohamed Thani, Jules Chiffard et Sabastia Camarasa, pour les conseils et les bons moments passés ensemble.

Ainsi que Laura et Vincent pour l'hébergement quatre étoiles à Clapiers tout au long de ces années !

MERCI A TOUS !



TABLE DES MATIÈRES

A. INTRODUCTION GÉNÉRALE

I.	Contexte de l'étude	
1.	Qu'est-ce qu'une population de rongeurs à l'échelle d'un paysage ?	
1.1.	Comment définir une population ?	17
1.2.	Organisation d'une population au sein du paysage	17
1.3.	Spécificités des populations de rongeurs	17
2.	La dispersion, un mouvement très particulier	23
3.	Les inondations, des perturbations majeures pour les petits mammifères	26
4.	Le modèle d'étude : le Rat des moissons	28
5.	Le marais de Lavours, site expérimental pour le Rat des moissons	28
II.	Présentation du Rat des moissons (<i>Micromys minutus</i> PALLAS 1771)	
1.	Phylogénie	31
2.	Paléontologie et phylogéographie	34
3.	Taxonomie	36
4.	Morphologie	
4.1.	Le plus petit rongeur d'Europe	37
4.2.	Données biométriques	37
4.3.	Particularités anatomiques	40
5.	Génome	42
6.	Biologie des populations	
6.1.	Sex-ratio	43
6.2.	Accouplement et fécondité	43
6.3.	Paramètres démographiques	44
6.4.	Densité de population	47
7.	Distribution mondiale	48
8.	Répartition et statut en France	48
III.	Objectifs de la thèse	53

B. DIFFÉRENTES TECHNIQUES POUR L'ÉTUDE DU RAT DES MOISSONS SUR LE TERRAIN

I.	Nécessité de mettre au point des méthodes adaptées à cette espèce	54
II.	Présentation des méthodes testées	
1.	Méthodes de détection	
1.1.	Piège photographique	56
1.2.	Détection thermique	59
1.3.	Mesure du pouvoir isolant des nids (expérience complémentaire)	65
2.	Méthodes de capture	70

3.	Méthodes de marquage	
3.1.	Tonte des poils	80
3.2.	Tatouage	81
3.3.	Radio-identification	82
4.	Méthodes de suivi spatial	
4.1.	Radiopistage	85
4.2.	Radar harmonique	95
III.	Conclusion	100

C. DISPERSION ET STRUCTURE GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS DE RATS DES MOISSONS

I.	Sites étudiés	101
II.	Capacités de déplacements individuels et de dispersion chez le Rat des moissons	
1.	Estimation des distances de dispersion et de déplacement	104
2.	Effet des inondations sur les déplacements individuels	125
III.	Structure génétique d'une population de Rat des moissons	141
IV.	Conclusion	167

D. DISCUSSION ET IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION

E. CONCLUSION GÉNÉRALE

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANNEXES

Tableau général des captures de <i>Micromys minutus</i> de 2012 à 2018	189
Evolution du nombre de captures en fonction des inondations	197
Caractéristiques des 15 loci microsatellites	198
Détail des simulations de génotypes avec Fastsimcoal	200
Précisions sur l'évolution des habitats à l'échelle du paysage (Lavours-Chautagne)	207
Détail de la méthode d'optimisation des surfaces de résistance dans le marais de Lavours	209

TABLE DES CARTES, FIGURES, PHOTOS ET TABLEAUX

Cartes

Carte 1 : Délimitation de la Réserve Naturelle Nationale du Marais de Lavours	29
Carte 2 : Localisation de la Réserve Naturelle Nationale du Marais de Lavours, sur le Haut-Rhône	30
Carte 3 : Distribution du genre <i>Micromys</i> dans l'aire Indopacifique, par rapport aux autres groupes monophylétiques (Pagès <i>et al.</i> 2016)	32
Carte 4 : Répartition du Rat des moissons (<i>Micromys minutus</i>) dans le monde © UICN 2017	48
Carte 5 : Répartition connue du Rat des moissons en France avant / après 1984 (Darinot 2018)	50
Carte 6 : Parcours effectués en 2016 et 2017 pour la recherche des Rats des moissons et de la mesure de la température des nids par caméra thermique	60
Carte 7 : Layons ouverts dans la roselière de la station n°1 du marais de Lavours pour le suivi des Rats des moissons par radiopistage © GoogleEarth	87
Carte 8 : Positions de 12 Rats des moissons suivis par radiopistage de 2012 à 2018	93
Carte 9 : Recherche par drone du Rat des moissons équipé d'une balise R56 dans le marais de Lavours	98
Carte 10 : Situation des 9 populations étudiées pour le Rat des moissons (avec le nombre d'individus N échantillonnés)	101
Carte 11 : Situation des 16 stations étudiées dans le marais de Lavours (Lavours marsh), les marais collinaires (Lavours hills) et le marais de Chautagne (Chautagne marsh)	102
Carte 12 : Situation des 11 stations étudiées dans le marais de Lavours	105
Carte 13 : Agencement de la grille de 180 pièges I.N.R.A. dans la station 1 du marais de Lavours	107
Carte 14 : Inondabilité du marais de Lavours (d'après les cartes d'aléas d'inondation du Rhône, DREAL - DDT01, 2013)	128

Figures

Figure 1 : Modèles de flux de gènes / individus : A, B modèle en îles, C modèle en pas japonais, D modèle en matrice de migration (le modèle continu n'est pas représenté) (d'après Beerli non daté) ...	19
Figure 2 : Modèle en îles et en pas japonais	19
Figure 3 : La connectivité et la taille des habitats déterminent comment les dynamiques de population locales affectent la dynamique de population au niveau du paysage (Cheptou <i>et al.</i> 2017)	21
Figure 4 : Chronogramme simplifié des principaux groupes de Murinés (modifié d'après Lecompte <i>et al.</i> 2008)	33
Figure 5 : Arbre phylogénétique de trois familles, Spalacidae, Cricetidae et Muridae avec la position du genre <i>Micromys</i> (Jing <i>et al.</i> 2015)	33
Figure 6 : Paléobiogéographie des <i>Micromys</i> par rapport aux proches clades de Murinés (Horáček <i>et al.</i> 2013)	35
Figure 7 : Chronogramme des fossiles de <i>Micromys</i>	35

Figure 8 : Evolution du poids du mâle « Q » du mardi 1er au samedi 5 mars 2016, nourri <i>ad libidum</i> avec un mélange de graines pour oiseaux d'hiver (marais de Lavours, F. Darinot 2018)	39
Figure 9 : Mécanisme de blocage du tendon de la deuxième phalange de la patte postérieure (d'après Haffner 1996)	40
Figure 10 : Main droite de Rat des moissons, vue ventrale (d'après Amori <i>et al.</i> 2008)	40
Figure 11 : Caryotype de <i>Micromys minutus</i> avec position des centromères (Lin <i>et al.</i> 2013)	42
Figure 12 : Déroulement d'un cycle de reproduction chez le Rat des moissons	44
Figure 13 : Chronogramme des individus marqués en 2014-2015 dans le marais de Lavours	46
Figure 14 : Distribution altitudinale du Rat des moissons en France (Darinot 2018)	49
Figure 15 : Rythmes d'activité du Rat des moissons et du mulot (<i>Apodemus sp.</i>) en décembre et en août dans une roselière du marais de Lavours	58
Figure 16 : Evolution de la température de l'eau dans les nids, à l'air libre et de la température de l'air ambiant au cours du temps	66
Figure 17 : Evolution du flux thermique sortant en w au cours du temps	68
Figure 18 : Nombre moyen de recaptures des animaux tondus (rep_tonte) et pucés (rep_RFID)	83
Figure 19 : Principe du homing-in « à distance »	88
Figure 20 : Calcul de la position du Rat des moissons	89
Figure 21 : Efficacité du radiopistage donnée par le nombre de jours de suivis et le nombre de positions relevées	91
Figure 22 : Schéma de principe du calcul de la bande périphérique W autour de la grille de pièges	109
Figure 23 : Test d'isolement par la distance pour 154 individus de Rats des moissons, avec 15 locus microsatellite et 11 stations échantillonnées	113
Figure 24 : Session de radiopistage du Rat des moissons mâle 150.662, du 22 au 31 mars 2017 : le signal disparaît	117
Figure 25 : Distances journalières moyennes parcourues par 64 Rats des moissons suivis par CMR en 2015 et 8 Rats des moissons suivis par radiopistage en 2017 et 2018	118
Figure 26 : (a) Boîtes à moustaches pour les distances journalières parcourues par les 3 femelles et les 6 mâles Rats des moissons suivis par radiopistage pendant 77 jours dans le marais de Lavours, et (b) histogramme des distances journalières moyennes pour les femelles et les mâles confondus	118
Figure 27 : Session de radiopistage du Rat des moissons femelle 150.443, du 14 au 22 février 2017, pendant une inondation, avec son domaine vital calculé avec trois méthodes différentes (Kernel hypothèses basse et haute, MCP)	120
Figure 28 : Session de radiopistage du Rat des moissons mâle 150.376, du 15 au 25 mars 2017, pendant une inondation, avec son domaine vital calculé avec trois méthodes différentes (Kernel hypothèses basse et haute, MCP)	120
Figure 29 : Distances moyennes parcourues par 7 Rats des moissons suivis par radiopistage, par périodes de 6 heures	121
Figure 30 : Représentation des aires potentiellement parcourues par les Rats des moissons, sans tenir compte de la connectivité du paysage, basées sur la répartition connue des individus (d'après les	

observations de nids ou d'individus) et sur une distance de dispersion moyenne de 100 m (tiretés) et maximale de 350 m (pointillés). En jaune, le plus long déplacement observé	122
Figure 31 : Schéma hypothétique correspondant au comportement des Rats des moissons pendant et après une inondation de leur habitat	126
Figure 32 : Chronologie des protocoles de terrain de 2012 à 2018, par rapport aux épisodes d'inondation : recherche des nids, capture-marquage-recapture (CMR), radiopistage (R) et piège-photos (P)	129
Figure 33 : Localisation des méthodes utilisées pour étudier l'effet des inondations sur les déplacements des Rats des moissons	130
Figure 34 : Histogramme des fréquences du niveau de la nappe phréatique dans la station n°1, de 2012 à 2018 (niveau moyen de la nappe en pointillés bleus)	131
Figure 35 : Comportement présumé des Rats des moissons pendant et après une inondation de leur habitat, d'après les observations de terrain dans le marais de Lavours	138

Photos

Photo 1 : Rat des moissons femelle © Guillaume Viillard	31
Photo 2 : Le Rat des moissons peut utiliser sa queue pour se stabiliser © Q. Martinez	41
Photo 3 : ... ou comme un frein © E. Schloesing	41
Photo 4 : Layon ouvert au taille-haie pour le piégeage dans une roselière dense du marais de Lavours (hauteur des roseaux 3 m, densité > 100 tiges / m ²) © O. Billaud	54
Photo 5 : Piège photographique installé devant un poste de nourrissage (marais de Lavours)	57
Photo 6 : Caméras infrarouge utilisées pour les tests : Flir b50 (© F. Darinot) et Flir T600 (© Flir)	61
Photo 7 : Rat des moissons ou mulot à environ 3 mètres (20h07) © F. Darinot	62
Photo 8 : Merle (<i>Turdus merula</i>) à environ 3 mètres (6h55) © F. Darinot	62
Photo 9 : Rat des moissons à 1,50 m de haut sur une tige de Phragmite à 3 m de distance, température de l'air -14 °C, fin de nuit, 20 janvier 2017 © F. Darinot	62
Photo 10 : Rat des moissons à 2 m de haut sur une tige de Phragmite à 4 m de distance, température de l'air -14 °C, fin de nuit, 20 janvier 2017 © F. Darinot	62
Photo 11 : Rat des moissons entrant le nid n°1 (4 janvier 2017, 22:59, température de l'air 0° C)	64
Photo 12 : Insertion du pilulier rempli d'eau chaude dans un nid sec	65
Photo 13 : Mesure de la température de l'eau dans les nids	65
Photo 14 : Marque du pelage par coupe aux ciseaux © F. Darinot	80
Photo 15 : Sur cette femelle tondue CuisseDroite en avril 2014 et recapturée en avril 2015, les poils de jarre roux ont repoussé au milieu des poils de bourre gris © F. Darinot	81
Photo 16 : Tatouage du bord intérieur de la main droite avec une encre noire vétérinaire, appliquée avec une aiguille de seringue © F. Darinot	81
Photo 17 : Longueur d'un transpondeur © F. Darinot	82
Photo 18 : Injection d'un transpondeur sur un mâle de Rat des moissons (déjà marqué FlancDroit)	82

Photo 19 : Emetteur PicoPip avec batterie Ag337 Biotrack [®] collé entre les omoplates	86
Photo 20 : Le récepteur sans son antenne permet de retrouver (en général) l'émetteur qui est tombé, en parcourant lentement le sol © F. Darinot	94
Photo 21 : Récepteur RECCO [®] R9 en position verticale (à gauche) et balise R56 (ci-dessus)	95
Photo 22 : Test de collage d'une languette identique à une balise RECCO R56 © F. Darinot	96
Photo 23 : Test de fixation de la balise à l'aide d'un élastique à cheveux © F. Darinot	96
Photo 24 : Récepteur RECCO R9 fixé sous le drone, en position horizontale © Y. Rozier	97
Photo 25 : Vue de la roselière (station 1) du marais de Lavours © Christophe Bouvier	102
Photo 26 : Position d'un Rat des moissons en train de nager	136

Tableaux

Tableau 1 : Données biométriques moyennes recensées dans la littérature	38
Tableau 2 : Poids maximum relevés dans le marais de Lavours	38
Tableau 3 : Liste des techniques d'étude de terrain existantes et appliquées au Rat des moissons	55
Tableau 4 : Nombre d'occurrences des espèces identifiées avec les pièges-photos	57
Tableau 5 : Résultats des mesures de température de 3 nids à deux dates et pour différentes heures de l'après-midi (écart de température entre le nid et son environnement)	63
Tableau 6 : 107 combinaisons de marques par tonte du pelage (T tête, Q queue, EG épaule gauche, ED épaule droite, FG flanc gauche, FD flanc droit, CG cuisse gauche, CD cuisse droite)	80
Tableau 7 : Intensité du signal reçu pour un émetteur nu distant de 21,50 m posé au sol	90
Tableau 8 : Test effectué le 21.09.2017 à 14h00 avec l'émetteur collé sur un mâle de 7,4g, par grand beau temps, vent nul (les distances sont mesurées à partir de l'extrémité de l'antenne Yagi)	91
Tableau 9 : Récapitulatif des suivis télémétriques effectués dans le marais de Lavours sur des Rats des moissons	92
Tableau 10 : Calendrier des suivis par radiopistage effectués sur les Rats des moissons	92
Tableau 11 : Sensibilité du récepteur R9 avec une balise R56, avec plusieurs orientations et dans deux types de milieux	97
Tableau 12 : Liste des 9 populations et des 26 stations échantillonnées	103
Tableau 13 : Liste des 11 stations échantillonnées	106
Tableau 14 : Caractéristiques des domaines vitaux et des déplacements des 17 Rats des moissons suivis par radiopistage de 2012 à 2018 (hypothèse basse / haute Kernel : calcul de l'aire du domaine vital avec la méthode Kernel, respectivement sans / avec les positions périphériques ; enveloppe MCP : calcul de l'aire du domaine vital avec la méthode MCP avec les positions périphériques)	111
Tableau 15 : Surface échantillonnée en fonction de l'aire des domaines vitaux calculés sur 7 Rats des moissons (hypothèse basse / haute Kernel : calcul de l'aire du domaine vital avec la méthode Kernel, respectivement sans / avec les positions périphériques ; enveloppe MCP : calcul de l'aire du domaine vital avec la méthode MCP avec les positions périphériques)	112

Tableau 16 : Effectifs de Rats des moissons issus de la CMR en 2015, pendant la période de reproduction, d'avril à octobre	112
Tableau 17 : Densités de Rats des moissons issus des effectifs de 2015 (CMR) et des surfaces de domaines vitaux (radiopistage)	112
Tableau 18 : Valeurs des indices de fixation F_{ST} entre paires de stations	113
Tableau 19 : Distances de dispersion chez le Rat des moissons, selon trois méthodes de calculs des domaines vitaux	114
Tableau 20 : Distance de dispersion maximale, distance de déplacement maximale et aire du domaine vital théoriques chez le Rat des moissons d'après les formules de Bowman <i>et al.</i> (2002)	115
Tableau 21 : Méthodes utilisées pour l'étude de l'effet des inondations sur le comportement des Rats des moissons	127
Tableau 22 : Résultats obtenus de 2012 à 2018 sur l'effet des inondations sur le comportement et les déplacements des Rats des moissons	134
Tableau 23 : Résultats du test des capacités natatoires pour trois Rats des moissons et un Mulot sylvestre	136
Tableau 24 : Capacités natatoires de quelques petits mammifères	139

A. INTRODUCTION GÉNÉRALE

I. Contexte de l'étude

1. Qu'est-ce qu'une population de rongeurs à l'échelle d'un paysage ?

1.1. Comment définir une population ?

Le concept de population est un concept fondamental en écologie et de nombreuses définitions existent dans la littérature (Waples et Gaggiotti 2006). Selon l'orientation des études, les définitions peuvent reposer sur un paradigme écologique ou sur un paradigme évolutif (Crawford 1982). Dans une vision purement écologique, une des définitions les plus simples peut se résumer à « *un groupe d'organismes de la même espèce occupant un lieu particulier en un temps donné* » (Krebs 1994). Pour Barbault (1992), une population est « *l'ensemble des individus de même espèce occupant un même écosystème, c'est l'unité fondamentale des systèmes écologiques : les écosystèmes sont composés de populations interconnectées* ». Les forces cohésives qui maintiennent l'unité des organismes reposent surtout sur la démographie et les interactions inter-individuelles (compétition etc...). D'un point de vue évolutionniste, une population peut s'énoncer comme « *un groupe d'individus interféconds qui existent ensemble au même endroit et au même moment* » (Hedrick 2000). Legay et Debouzie (1985) ajoutent une dimension sociale à la population, qui est « *un (ou plusieurs) ensemble(s) d'individus de la même espèce pouvant vivre en commun à un moment de leur cycle de développement et interagir alors sur les mécanismes de leur reproduction* ». Dans ce cas, les forces cohésives dépendent avant tout de la génétique et des interactions de reproduction entre les individus. Toutes ces définitions ont en commun de se référer à des collections d'individus qui partagent certaines caractéristiques écologiques, par opposition aux définitions du domaine de la statistique qui associent une population à une collection d'objets, pas forcément des individus, d'où l'on cherche à tirer des inférences à l'aide d'un échantillonnage. Population est donc un terme polysémique, qui est rarement explicité par les auteurs dans leurs publications. Heureusement, les avancées récentes en séquençage de l'ADN et en traitement des données permettent de mieux caractériser les populations dans le milieu naturel. Ainsi, le recours à des marqueurs moléculaires hautement polymorphes donne accès à la structure et aux paramètres populationnels, tandis que les approches bayésiennes permettent d'assigner les individus d'un échantillon à leur population d'origine. Dans ce manuscrit, je m'intéresse surtout à la population de Rat des moissons d'un point de vue évolutionniste.

Par ailleurs, une population est forcément circonscrite dans une aire restreinte. C'est l'habitat, selon la définition de Fretwell et Lucas (1969) : « *l'habitat d'une espèce correspond à chaque portion de la surface de la Terre que l'espèce est capable de coloniser et où elle peut se développer* ». Il ne faut pas confondre habitat et biotope, car l'habitat se réfère une seule espèce ou une population d'espèce, tandis que le biotope englobe toute une biocénose, selon la définition originelle de Möbius (1877) : « *une biocénose est un groupement d'êtres vivants correspondant par sa composition, par le nombre des espèces et des individus, à des conditions moyennes du milieu, groupement d'êtres qui sont liés par une dépendance réciproque et qui se maintiennent en se reproduisant dans un certain endroit de façon permanente* » (in Dajoz, 1975). En d'autres termes, dans ce manuscrit, je considère que la partie du biotope occupée par une population est l'habitat. Pour mémoire, la directive européenne Habitats Faune Flore distingue l'habitat naturel de l'habitat d'espèce. L'habitat naturel est « *un espace homogène par ses conditions écologiques (climatiques, pédologiques, propriétés physico-*

chimiques), par sa végétation, hébergeant une certaine faune, avec des espèces ayant tout ou partie de leurs activités vitales sur cet espace » (Bensettiti *et al.* 2001), alors que l'habitat d'espèce est « le lieu où une espèce (ou bien une population) donnée vit » (Sordello *et al.* 2011).

1.2. Organisation d'une population au sein du paysage

En écologie, habitats, écosystèmes et paysage sont liés. Parmi les nombreuses définitions du paysage, on peut citer celle de Forman et Godron (1986) : « un paysage est une portion de territoire hétérogène, composée d'ensembles d'écosystèmes en interaction » ou bien celle de Burel et Baudry (1999) : « le paysage est un niveau d'organisation des systèmes écologiques, supérieur à l'écosystème ». Au sein du paysage, les taches d'habitat (« patch » en anglais) sont des structures qui apparaissent ponctuellement dans un espace dominant caractérisé par une certaine uniformité d'occupation du sol, la matrice (Forman et Godron 1986).

- **Connectivité des habitats et mouvement des organismes**

Le paysage peut être considéré comme une mosaïque d'habitats et d'interconnexions (Turner 1989). La connectivité du paysage dépend du degré auquel il facilite ou empêche les mouvements entre zones de ressource (Taylor *et al.* 2006), selon l'élément physique (sol, air, eau) que les individus doivent traverser. Le paysage peut ainsi être traduit en carte de résistance ou carte de friction, représentant le coût de la dispersion pour un organisme donné (Coulon *et al.* 2004). Par exemple, dans un paysage agricole, les petits mammifères ne traversent pas les champs ouverts mais ils utilisent les haies entre les bosquets pour se déplacer, ce qui suggère que ces haies constituent des connexions entre des taches d'habitats favorables (Wegner et Merriam 1979). Le maintien des populations dans un paysage dépend à la fois du taux local d'extinction dans les taches d'habitats et de la capacité de déplacement des organismes entre ces habitats (Den Boer 1981) : par exemple, des extinctions locales de *Tamias* (rongeurs Sciuridés) dans des bosquets peuvent être rapidement compensées par l'arrivée de nouveaux individus provenant d'autres boisements, quand des haies les relient (Henderson *et al.* 1985). La modification de la connectivité et de la taille des habitats peut avoir des effets importants sur les déplacements d'individus, la densité des populations et leur structure génétique. A cet égard, la fragmentation du paysage et la perte d'habitats sont reconnues comme les premières causes de la disparition des espèces (Wilcox et Murphy 1985). Par ailleurs, la dynamique des populations est influencée par l'organisation des habitats au sein du paysage et des capacités de déplacements des organismes (Turner 1989). Par exemple, les populations cycliques de Campagnol agreste (*Microtus agrestis*) peuvent s'effondrer dans les prairies humides à cause de la prédation par l'Hermine (*Mustela nivalis*), mais elles peuvent persister dans des habitats moins favorables où l'Hermine sera moins efficace ; si les habitats sont connectés, la recolonisation des habitats favorables se fera après la diminution des populations du prédateur (Ylönen *et al.* 2003).

- **Structuration génétique d'une population au sein d'un paysage**

Les populations naturelles d'organismes ne sont pas distribuées de façon homogène sur Terre : elles sont subdivisées et il existe plusieurs modèles de populations structurées. Ces modèles font intervenir une composante géographique où l'éloignement des sous-populations et/ou des individus va influencer les flux de gènes et/ou d'individus (De Meeûs 2012). Quatre principaux schémas sont classiquement décrits (fig. 1) : le modèle en îles de Wright (Wright 1951), les modèles en population discontinue en pas japonais (stepping stone models) (Malecot 1950, Kimura et Weiss 1964, Slatkin 1985), le modèle en population continue de voisinage (neighbourhood models) (Wright 1965, Leblois *et al.* 2004) et sa variante, le modèle en matrice de migration (Bodmer et Cavalli-Sforza 1968).

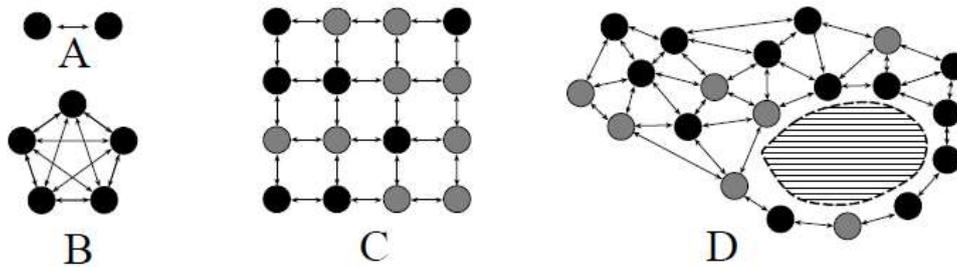


Figure 1 : Modèles de flux de gènes / individus : A, B modèle en îles, C modèle en pas japonais, D modèle en matrice de migration (le modèle continu n'est pas représenté). Points noirs = sous-populations échantillonnées, points gris = sous-populations non échantillonnées (d'après Beerli non daté).

Dans les modèles en îles et en pas japonais (fig. 1 A, B, C), il y a des sous-populations reproductrices (dèmes) distinctes, où à chaque génération des individus ou des gamètes se déplacent entre elles selon les caractéristiques du modèle (fig. 2). Dans le modèle en pas japonais (fig. 1 C), un individu est placé à chaque point d'une grille rectangulaire à 2 dimensions. A chaque génération, chaque individu produit des gamètes qui vont disperser selon un schéma spécifique de distances de dispersion. A la génération suivante, chaque point comporte un nouvel individu issu de gamètes qui ont dispersé aléatoirement jusqu'à ce point.

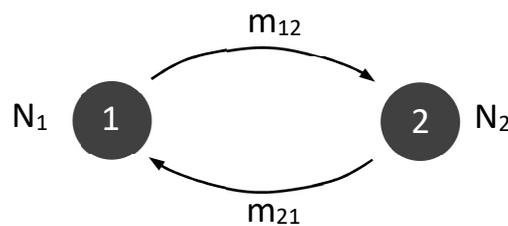


Figure 2 : Modèle en îles et en pas japonais. Flux de gènes entre le dème 1 et le dème 2, d'effectifs N_1 et N_2 égaux et de taux de migration m_{12} et m_{21} égaux.

Chaque dème contient le même nombre N d'individus. Le taux de migration m , qui est la fraction d'un dème remplacé par des immigrants à chaque génération, est le même dans les deux sens (Slatkin et Barton 1989). Si le nombre de dèmes est infini et que chaque dème est panmixtique, alors on a une relation directe entre le taux de migration et l'indice de différenciation génétique des sous-populations F_{ST} (Wright 1943) :

$$F_{ST} \approx \frac{1}{4N(m+u)+1}$$

- où
- F_{ST} : indice de différenciation génétique entre une paire de sous-populations
 - N : taille effective de chaque sous-population, égale et constante
 - m : taux de migration
 - u : taux de mutation des allèles

Cependant, si l'on considère que u est très inférieur à m , on a :

$$F_{ST} \approx \frac{1}{4Nm+1}$$

Dans le modèle de diffusion continue (non représenté), les gènes et les individus de chaque sous-population se déplacent dans un continuum géographique : cela ressemble au modèle en pas japonais, mais les individus ne sont pas répartis uniformément sur une grille.

Tous ces modèles où les sous-populations occupent des taches d'habitats discrètes et où la dispersion assure la connectivité démographique entre sous-populations peuvent se regrouper dans le concept de métapopulation (Taylor et Hall 2012). Une métapopulation est littéralement une population de populations (Levins 1969), c'est-à-dire un ensemble de populations locales (des dèmes) d'une même espèce et interconnectées par la dispersion des individus (Hanski et Simberloff 1997) ; les dèmes sont liés entre eux par la dispersion, ils sont sujets à des extinctions locales suivies de recolonisation et ils présentent des dynamiques de population non synchrones. Cependant, les structures de population en métapopulation sont difficiles à mettre en évidence dans la nature, notamment chez les mammifères (Montgelard *et al.* 2014).

- **Paysage et dispersion (voir aussi « La dispersion, un mouvement très particulier », page 23)**

Parmi les différents mouvements des animaux dans le paysage (recherche de nourriture ou de partenaires, exploration, mouvements liés aux rythmes d'activité journalière, fuite...), la dispersion constitue un phénomène particulièrement important pour la survie des espèces. De manière simple, la dispersion correspond à tout mouvement d'individu ou de propagule qui ont des conséquences potentielles sur les flux de gènes dans l'espace (Ronce 2007). Les populations d'organismes doués de grandes capacités de dispersion sont moins dépendantes de la connectivité du paysage pour leur survie (fig. 3). Des simulations montrent également que les stratégies de dispersion dépendent de la fraction d'habitat favorable dans le paysage : une stratégie dispersive se met en place quand cette fraction excède 75 %, alors que c'est une stratégie de fixation des individus qui apparaît quand cette fraction est inférieure à 15 % (Travis et Dytham 1999). Dans les paysages avec une densité d'habitats favorables assez continue, la dispersion s'effectue par simple diffusion avec un mouvement d'individus partant des zones les plus peuplées vers les zones les moins peuplées (Ronce 2007). Cependant, la dispersion varie beaucoup selon les individus et au cours de leur vie (Baguette *et al.* 2012). Chez les individus sédentaires, la dispersion est un événement rare qui survient normalement à certains moments de leur cycle de vie, alors que chez les individus nomades, la dispersion peut se faire n'importe quand ; par conséquent, les individus nomades affrontent plus facilement les coûts de la dispersion liés aux paysages fragmentés.

- **Fragmentation et perte d'habitats**

De nombreuses études confirment que la fragmentation du paysage et la perte d'habitats contribuent à l'extinction de populations locales. Fahrig (2003) considère que la fragmentation des habitats est un processus qui opère à l'échelle du paysage et qui correspond à la division des habitats proprement dite, et qui est un processus indépendant de la perte d'habitat. Cet auteur décrit quatre effets de la fragmentation des habitats : la réduction de la quantité d'habitat disponible, l'augmentation des taches d'habitats (patches), la diminution de la taille des patches et l'augmentation de leur isolement. Chez les animaux, la fragmentation des habitats augmente la dérive génétique, à cause de déplacements d'individus entre patches plus difficiles qui entraînent une réduction des flux de gènes et donc de la taille efficace des populations (Keyghobadi 2007). En supprimant des ressources vitales, la perte d'habitats affecte directement les capacités d'accueil d'un paysage en rendant les populations plus vulnérables aux accidents génétiques, démographiques et environnementaux (Baguette

et al. 2012). Perte d'habitats et fragmentation du paysage augmentent les distances entre les habitats favorables, avec une difficulté accrue d'installation pour les migrants. Globalement, l'extinction d'une espèce dans le paysage dépend de la capacité moyenne de dispersion des individus et de la répartition spatiale des habitats favorables (Hanski 2001). Dans le cas particulier d'une métapopulation, les mouvements d'individus entre populations locales augmentent les mélanges de gènes entre celles-ci, favorisent leur diversité génétique et donc leur permet de mieux résister à la fragmentation. Inversement, une métapopulation peut se développer en réponse à la fragmentation du paysage et à l'isolement des habitats (Hanski et Gilpin 1991).

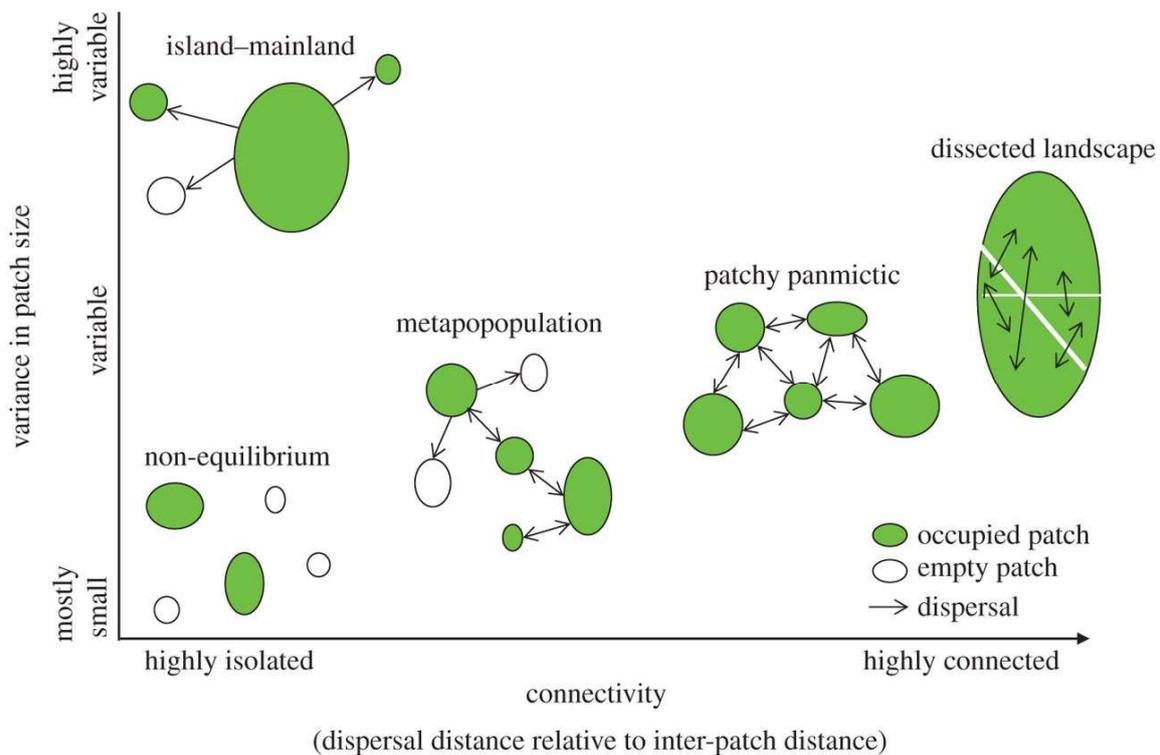


Figure 3 : La connectivité et la taille des habitats déterminent comment les dynamiques de population locales affectent la dynamique de population au niveau du paysage (Cheptou *et al.* 2017). Une faible connectivité entre habitats (chacun a sa propre trajectoire évolutive) découple les dynamiques locales de la dynamique à l'échelle du paysage. Une connectivité moyenne conduit à une dynamique de métapopulation où la recolonisation compense les extinctions locales. Une forte connectivité correspond à une large occupation de l'espace et à une faible différenciation génétique.

- **Génétique du paysage**

La génétique du paysage est une discipline récente qui renouvelle la compréhension de l'effet du paysage sur la structure génétique des populations. Elle permet de relier les phénomènes de dispersion et de flux de gènes avec la connectivité écologique du paysage, en décrivant la structure des populations à différents échelles et au niveau spécifique (Manel *et al.* 2003). Plus concrètement, la génétique du paysage s'appuie sur la détection de discontinuités génétiques et génère une corrélation entre ces discontinuités et les caractéristiques du paysage comme les barrières, la pente, la couverture végétale... (Montgelard *et al.* 2014). Par ailleurs, l'échantillonnage de terrain, les marqueurs utilisés et les méthodes d'analyses des données doivent être adaptés à l'espèce étudiée car ils peuvent avoir une influence sur les résultats et l'interprétation issus de la génétique du paysage.

Grace à la génétique du paysage, il est maintenant possible de déterminer à quel point les populations sont subdivisées et comment le paysage peut influencer leur différenciation génétique et leur structure, sans aucun *a priori* sur leurs limites spatiales. Par exemple, en Afrique du Sud, la génétique du paysage a permis de mettre en évidence l'importance du type de végétation, de la topographie et des rivières sur la structure génétique des populations de Rat du Natal (*Mastomys natalensis*), qui est un réservoir primaire du virus de Lassa, responsable d'une fièvre hémorragique foudroyante chez l'homme : dans ce cas, la génétique du paysage a permis d'améliorer la prédiction des zones potentiellement à risques vis-à-vis du virus (Russo *et al.* 2016). La génétique du paysage est donc très utile pour identifier les barrières aux flux de gènes et la connectivité entre populations. Cependant, la dimension temporelle doit être prise en compte et la structuration génétique actuelle résulte d'événements historiques, qui mettent un certain temps pour être détectés avec les marqueurs moléculaires (Landguth *et al.* 2010).

L'approche la plus répandue utilise le test de Mantel et le test de Mantel partiel pour comparer une matrice des distances génétiques entre les paires de stations, avec une matrice des distances spatiales qui représente la connectivité entre les paires de stations. Différents modèles de différenciation peuvent être testés, comme l'isolement par la distance (la distance est le principal facteur structurant), l'isolement par barrière ou l'isolement par résistance (différentes caractéristiques du paysage peuvent être structurantes). Par exemple, Munshi-South (2012) a étudié les flux géniques et la connectivité spatiale entre quinze populations de Souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*) dans la ville de New York ; il a montré que le modèle d'isolement par résistance basé sur le recouvrement de la strate arborée (parcs urbains et jardins privés) explique mieux les différences de flux de gènes entre populations que l'isolement par la distance : ainsi, les corridors forestiers seraient les principaux chemins de dispersion pour la Souris à pattes blanches dans un paysage urbain fragmenté.

Depuis une quinzaine d'années, des applications sont développées pour coupler les données issues des marqueurs génétiques avec des systèmes d'information géographiques (SIG) qui sont des outils très performants pour mesurer la connectivité du paysage.

1.3. Spécificités des populations de rongeurs

Une des caractéristiques des populations de rongeurs réside dans leur abondance très fluctuante au cours des saisons, qui peut suivre également des cycles pluriannuels chez plusieurs espèces de régions tempérées (Elton 1924, Lambin *et al.* 2006). Les rongeurs ne sont cependant pas les seuls mammifères à présenter des populations cycliques, puisque le Lièvre variable (*Lepus timidus*) et certaines musaraignes, entre autres, fonctionnent de la même manière. Les deux causes majeures de ces fluctuations reposent, d'une part, sur les relations proies-prédateurs et d'autre part, sur des dynamiques dépendantes de la densité des populations (Stenseth 1996, Butet et Spitz 2001). Si les facteurs de régulation naturels disparaissent ou si la structure du paysage est modifiée, certaines espèces peuvent pulluler, comme le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) et le Campagnol terrestre forme fouisseuse (*Arvicola scherman*).

Chez les rongeurs, la plupart des espèces sont caractérisées par une faible longévité et une forte fécondité, qui conduisent à un renouvellement rapide des populations, comme chez les campagnols : elles ont une stratégie démographique de type r (Quéré et Le Louarn 2011). Les plus grandes espèces sont matures plus tardivement, produisent moins de jeunes et ont une durée de vie plus élevée : elles ont une stratégie de type K (marmottes, écureuils...).

Les domaines vitaux des rongeurs présentent certaines particularités. On entend par domaine vital, l'aire dans laquelle un animal peut satisfaire tous ses besoins vitaux (Burt 1943). Alors que les grands mammifères utilisent la vue et l'odorat pour mémoriser l'espace de leur domaine vital, les petits mammifères et les

rongeurs en particuliers, qui vivent au ras du sol et qui ont un horizon limité, ont surtout recours à leur odorat (Andrzejewski 2002). A cet égard, le Rat des moissons est peut-être une exception puisqu'il se déplace souvent dans le haut de la végétation, avec une vue plus dégagée qu'au sol. Les rongeurs sont capables de parcourir de grandes distances comparativement à leur taille : 2 500 m en une nuit pour le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) (Tew 1979), plus de 3 044 m pour la Souris sylvestre (*Peromyscus maniculatus*) (Jung *et al.* 2005, Rehmeier *et al.* 2004), 14 730 m en 1 mois pour la Souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*) (Maier 2002). D'une manière générale, plusieurs auteurs notent que ces distances paraissent très élevées par rapport aux dimensions des domaines vitaux mesurées sur le terrain, qui sont nettement inférieures à l'hectare (Andrzejewski 2002). Cela pose le problème de la définition d'un domaine vital par rapport aux différents mouvements d'exploration, fréquents chez les petits mammifères.

Domaine vital et territoire sont deux notions différentes. Peu d'espèces sont réellement territoriales chez les petits mammifères, au sens de Noble (1939) : « *un territoire est toute zone défendue* ». Chez les rongeurs, certains auteurs considèrent que les femelles sont en compétition entre elles pour les ressources alimentaires qui assureront le succès de la reproduction, alors que les mâles sont en compétition pour les femelles (Wolff 1993). Chez les femelles, cette compétition entraînerait un comportement territorial envers les autres femelles, comme chez le Campagnol roussâtre (*Myodes glareolus*) ou chez le Campagnol de Sundevall (*Myodes rufocanus*). La distribution, le renouvellement ainsi que les possibilités de défense de ces ressources déterminent la répartition spatiale des femelles, et par conséquent des mâles. Chez les espèces dépendant de ressources alimentaires disséminées et lentement renouvelables, les femelles défendent des territoires qui se superposent à la distribution des ressources. Quand les ressources trophiques ne sont pas limitées, ce type de territorialité n'existe pas (Ostfeld 1985). Certains auteurs, comme Wolff (1993) contestent ce modèle et pensent que la territorialité des femelles entre elles est surtout un moyen de défendre les sites de nidification et d'empêcher les infanticides, comme chez la Souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*). En outre, la territorialité chez les rongeurs évolue au cours des saisons (Ostfeld 1990).

2. La dispersion, un mouvement très particulier

- Définitions

La définition de la dispersion en écologie a beaucoup évolué et s'est affinée depuis que le terme « *dispersal* » soit apparu en 1935 dans le Journal de l'Ecological Society of America : il faisait alors référence à la distribution des plantes et à leur degré d'agrégation ou d'isolement dans un territoire (Carpenter 1962). En 1963, la notion de reproduction apparaît dans le « Dictionary of Biological Terms », où la dispersion est associée au transport de diaspores (Henderson *et al.* 1963). Cette définition est reprise par Polunin en 1967, qui considère que la dispersion est « *la dissémination à partir du parent et sa distribution en de nouveaux points* ». Il faut attendre 1982 pour que la dispersion soit clairement étendue aux individus d'une population et à leur mouvement volontaire, à l'intérieur ou en-dehors de l'aire de répartition (Lincoln *et al.* 1982). Blondel, en 1995, ajoute la notion de reproduction au mouvement volontaire et il précise la nature du mouvement : « *La dispersion est le déplacement qu'effectue un organisme entre son lieu de naissance et celui où il s'établira pour son premier essai de reproduction* ». Cette définition est toujours d'actualité, même si le concept de dispersion s'est affiné grâce à de très nombreux travaux de recherche. Ainsi, en 2005, Danchin *et al.* distinguent la dispersion de reproduction, qui est le mouvement entre deux sites de reproduction (idée développée par Clobert *et al.* en 2012, pour qui la dispersion peut aussi concerner les mouvements individuels entre des sites de reproduction successifs) et la dispersion de naissance, qui est le mouvement entre le site de naissance et le lieu de la première reproduction. Ces deux types de dispersion correspondent à des déterminismes différents. Très simplement, la dispersion correspond à « *tout mouvement d'individu ou de propagule qui ont des conséquences potentielles sur les flux de gènes dans l'espace* » (Ronce 2007). On notera enfin que les généticiens utilisent le terme de « migration » plutôt que « dispersion » (Blondel 1995).

- **Mécanisme et fonctions de la dispersion**

La dispersion se décompose en trois étapes : l'émigration (lorsque l'individu quitte sa population d'origine), le transfert (le déplacement en lui-même) et l'immigration (l'installation dans une nouvelle population). Très récemment, une quatrième phase a été ajoutée : la prolifération (Estrada *et al.* 2016). Certains auteurs considèrent que les comportements d'exploration antérieurs à la dispersion font partie de la phase d'émigration (Bowler et Benton 2005). La dispersion optimise la *fitness* (ou valeur sélective) de l'individu et permet aux espèces de coloniser de nouveaux milieux qui peuvent être plus favorables à leur développement. Cependant, elle comporte des coûts plus ou moins importants liés à la dépense d'énergie pour se déplacer, à la mortalité pendant le transfert, etc. L'amélioration de la *fitness* peut être indirecte. Par exemple, chez le Rat kangourou (*Dipodomys spectabilis*), les individus qui dispersent ne gagnent aucun avantage mesurable en termes de survie des adultes, de fécondité, de probabilité pour les jeunes de devenir adultes ou d'accès à de meilleurs habitats (Waser *et al.* 2013). Mais en dispersant, les individus diminuent la compétition entre leurs proches parents, ce qui constitue probablement la cause première de la dispersion.

- **La dispersion chez les petits mammifères**

D'une manière générale, on distingue deux types de dispersion : la dispersion passive chez les espèces qui ont des capacités de déplacement nulles ou limitées, et la dispersion active chez les organismes qui se déplacent par eux-mêmes. Dans le cycle de vie d'un animal, la dispersion peut survenir avant la maturité des individus (*natal dispersal*) ou à l'âge adulte (*breeding dispersal*). Chez les petits mammifères, la dispersion a surtout été étudiée chez les rongeurs à populations cycliques où deux types de mécanismes de dispersion ont été décrits : le modèle de pré-saturation et le modèle de saturation (densité dépendant). Dans le modèle de pré-saturation (Lidicker 1975), l'émigration des individus commence à faible densité de population, bien avant que les ressources soient limitées. Les disperseurs peuvent être des deux sexes et de tous âges. Dans le modèle de saturation, la dispersion apparaît quand les densités de population sont trop fortes et concerne les individus les plus faibles et les plus subordonnés aux autres (Hansson 1991) ; leur taux de survie est moins bon que dans le modèle de pré-saturation. Dans les populations cycliques, il a été démontré que la dispersion dépend du taux de croissance de la population et que la dispersion de pré-saturation joue un rôle plus important que la dispersion de saturation (Stenseth 1983). Le modèle de pré-saturation s'applique aussi à des espèces non-cycliques comme le Campagnol des montagnes (*Microtus montanus*) en Amérique du Nord, où la dispersion est inversement proportionnelle à la densité, les femelles et les juvéniles restant dans leur lieu de naissance à forte densité de population à cause de la saturation des habitats périphériques (Jannett 1978). Néanmoins, le modèle de dispersion lié à la saturation demeure répandu chez de nombreuses espèces de rongeurs (Gaines *et al.* 1980).

Concernant les juvéniles, Anderson (1989) distingue deux autres modèles de dispersion. D'une part, la « *Resident Fitness Hypothesis* », où les juvéniles sont fondamentalement philopatrics et restent là où ils sont nés s'ils le peuvent : c'est l'agressivité des adultes, et surtout des mâles, qui les pousse à disperser. Anderson décrit aussi le modèle inverse, la « *Habitat Saturation Hypothesis* » où les juvéniles quittent leur lieu de naissance dès qu'ils le peuvent jusqu'à ce que les habitats périphériques soient saturés : la dispersion commence dès le début de la saison de reproduction et diminue à partir de la fin de l'été, avec un nombre croissant de juvéniles qui restent près de leurs parents et renoncent à se reproduire. Ce mécanisme a été démontré chez le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvestris*) par Plesner Jensen (1996). Il se rapproche du modèle de dispersion de pré-saturation décrit par Lidicker (1975).

- **Génétique de la dispersion**

La plupart des modèles de dispersion sont basés sur le modèle démographique de Wright-Fisher, qui permet des traitements mathématiques simples : chaque population a le même nombre d'individus, haploïdes ou diploïdes, et à chaque génération, les individus produisent un grand nombre de gamètes qui restent dans la population ou qui dispersent vers une autre population. Dans le modèle en île, Wright (1951) a montré que pour un nombre infini de sous-populations et sans mutation, il y a une relation entre la différenciation génétique F_{ST} et le nombre de migrants donnée par :

$$F_{ST} = 1/(4Nm + 1)$$

où N : la taille efficace d'une population,
 m : taux de migration par génération,
 F_{ST} : indice de fixation qui mesure les différences de fréquences alléliques entre populations.

Cet indice peut être interprété comme la part de variance des fréquences alléliques qui est due aux différences entre populations (Wright 1951). Il est très utilisé pour estimer les flux de gènes car il permet de calculer facilement le taux de migration m, mais les conditions du modèle en îles sous-jacent (flux géniques symétriques entre populations et tailles de populations égales) ne sont pas toujours respectées.

Dans le modèle en population continue ou en matrice, la dispersion s'effectue à courte distance dans le paysage, ce qui conduit à des fréquences alléliques plus semblables entre populations proches qu'entre populations éloignées : c'est l'isolement par la distance (Wright 1943). Dans ce schéma, les distances génétiques mesurées avec les F_{ST} augmentent avec les distances géographiques : il existe une relation linéaire entre le ratio $F_{ST} / (1 - F_{ST})$ et les distances géographiques (Rousset 1997). Dans une population continue, Wright (1946) définit la taille du voisinage N_b qui correspond approximativement au nombre d'individus dans une aire où les parents d'un individu peuvent se trouver, par :

$$N_b = 4\pi D\sigma^2$$

où D : densité (nombre d'individus par unité de surface)
 σ : distance entre le lieu de naissance des parents et leur descendance (dispersion)
 N_b : taille de voisinage

Autrement dit, N_b correspond au nombre d'individus reproducteurs dans un cercle de rayon 2σ (Neel *et al.* 2013). En considérant que la dispersion suit une distribution gaussienne, un cercle de cette dimension présente 87 % de chance d'inclure les parents potentiels d'un individu (Wright 1946). La relation entre N_b (population continue) et N (modèle en dèmes) est donnée par :

$$N_b = 2\pi Nm \quad (\text{Slatkin et Barton 1989})$$

où N_b : taille de voisinage
 N : taille efficace de chaque population, égale et constante
 m : taux de migration

- **Distances de dispersion**

La distance de dispersion, qui est la distance euclidienne entre le point de départ et le point d'arrivée d'un événement de dispersion, est le descripteur le plus basique de la dispersion (Nathan *et al.* in Clobert *et al.* 2012). Dans une population, la distribution statistique des distances de dispersion est appelée « noyau de dispersion » (*dispersal kernel*). Le Galliard *et al.* (2012) ont montré que chez les rongeurs, le noyau de

dispersion n'est pas uniforme, avec davantage de dispersion sur de courtes distances que sur de longues distances. Cependant, cette dispersion de proximité n'entraîne pas toujours un isolement par la distance au sein des populations, notamment dans le cas de populations très nombreuses et étendues (Guillot *et al.* 2009). Chez les rongeurs, la distance de dispersion moyenne donnée par la littérature est égale à 163 m, mais elle peut atteindre 2 km dans le cas d'une métapopulation. Elle est du même ordre que la capacité de déplacement journalière, chez les mêmes espèces, qui est d'environ 68 m / jour (Le Galliard *et al.* 2012). Par ailleurs, chez les mammifères, plusieurs auteurs ont montré que la distance de dispersion est corrélée à la taille des animaux et à leur domaine vital, avec une influence des traits de vie et des facteurs écologiques (Bowman *et al.* 2002, Santini *et al.* 2013). La longueur de la distance de dispersion joue sur la dynamique de la métapopulation (Santini *et al.* 2013). La dispersion à courte distance a un effet sur l'utilisation des ressources, les patrons de reproduction, la dynamique locale de population et la coexistence des espèces, tandis que la dispersion à longue distance est responsable de la colonisation éloignée qui affecte la trajectoire évolutive d'une espèce (Nathan *et al.* 2003).

- **Comment mesurer la dispersion ?**

La dispersion est un phénomène difficile à mesurer dans la nature. Deux types d'approches permettent de l'estimer, par des méthodes directes qui permettent d'observer la dispersion (capture-marquage-recapture, radiopistage) et des méthodes indirectes basées sur des inférences faites à partir de l'étude de patrons génétiques engendrés par la dispersion (mesure des flux de gènes). Idéalement, ces deux types d'approches devraient être associées pour améliorer les mesures de dispersion (Le Galliard *et al.* 2012). Cependant, toutes ces méthodes ont leurs limites ou leur biais. Dans les approches directes, il est difficile de déterminer si les déplacements observés par radiopistage ou par CMR sont réellement suivis de reproduction, qui conditionne la dispersion. Par ailleurs, ces techniques ne permettent pas de suivre beaucoup d'individus, ce qui affaiblit la robustesse des paramètres de dispersion, et si l'étude est trop courte, on ne peut pas savoir si les schémas de migration observés sont accidentels ou généraux. Dans les approches indirectes, les flux de gènes résultent d'événements hétérogènes sur les populations et confondent l'effet des différentes pressions évolutives (dérive et migration notamment). De surcroît, l'estimation des flux géniques repose souvent sur l'indice de différenciation des populations F_{ST} , avec $F_{ST} = 1 / (4Nm + 1)$ où N est la taille efficace d'une population et m le taux de migrants entre populations (Wright 1931). Mais beaucoup d'études ne respectent pas les conditions du modèle en îles sous-jacent qui admet en particulier des flux de gènes symétriques entre populations et des tailles de populations égales (Baguette *et al.* 2012). Enfin, la différenciation génétique mesurée ne correspond pas forcément aux flux géniques en cours, puisque les marqueurs moléculaires présentent un certain temps de réponse aux modifications du paysage (*time-lag*) en fonction du taux de mutation des nucléotides utilisés (Landguth *et al.* 2010, Epps et Keyghobadi 2015).

3. Les inondations, des perturbations majeures pour les petits mammifères

La notion de perturbation prend plusieurs définitions en écologie, parmi lesquelles celle de Pickett et White (1985), qui font une distinction entre « *perturbation* » et « *disturbance* ». Pour ces auteurs, le terme de « *perturbation* » fait référence à l'écart à une norme dans un système dont les paramètres sont définis. La norme des systèmes en écologie étant difficile à identifier (si elle existe), il est préférable d'utiliser le terme de « *disturbance* » qui inclut des fluctuations environnementales et des événements destructeurs, variables dans le temps et l'espace. C'est à cette définition que je ferai référence quand j'utiliserai le terme de perturbation en français. Peu d'études concernent l'effet des inondations sur le fonctionnement des populations de petits mammifères et sur la dispersion au sein des populations soumises à ce type de perturbation. Les auteurs ont surtout étudié dans quelle mesure les domaines vitaux individuels sont impactés par les crues et si les individus recherchent des refuges durant la submersion.

- **Des réactions variables selon les espèces et les individus**

D'une manière générale, les inondations font disparaître une grande partie des petits mammifères de la zone submergée, après quoi les populations se développent à nouveau pour recoloniser le paysage. Cependant, plusieurs auteurs ont démontré que certains petits mammifères ne quittent pas leur domaine vital aussi longtemps qu'ils peuvent rester en place. Dans les plaines alluviales des rivières Yampa et Green (Colorado, U.S.A.), trois espèces de rongeurs (*Peromyscus maniculatus*, *Microtus montanus*, et *Dipodomys ordii*) ont tendance à rester dans leur domaine vital jusqu'à ce qu'ils soient forcés de fuir : chez le Rat-kangourou d'Ord (*Dipodomys ordii*), ce comportement se solde souvent par la mort *in situ*, alors que les individus de Souris sylvestre (*P. maniculatus*) et de Campagnol des montagnes (*Microtus montanus*) se déplacent jusqu'à la plus proche élévation de sol (Andersen *et al.* 2000). Dans les vallons de la rivière Patuxent (Illinois, U.S.A.), Stickel (1948) a montré que les populations de Souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*) ne sont pas affectées par de sévères inondations estivales puisque les individus demeurent dans leurs domaines vitaux pendant la crue, même s'il est probable que certains d'entre eux périssent ou quittent la zone inondée. Ruffer (1961) a mis en évidence que des inondations annuelles de faible ampleur n'induisent pas de changement de domaine vital chez *P. leucopus*, mais provoque plutôt une occupation plus importante de la périphérie des domaines vitaux en place et des sites de mise-bas au-dessus du sol. Le même résultat est obtenu pour le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) à Wicken Fen (Cambridgeshire, Grande-Bretagne) où sa distribution n'est apparemment pas affectée par une inondation prolongée dans un habitat de marisque (*Cladium mariscus*), alors qu'elle provoque une diminution des effectifs du Campagnol roussâtre (*Myodes glareolus*) et l'élimination du Campagnol agreste (*Microtus agrestis*) (Flowerdew *et al.* 1977). En Zambie, près de la rivière Kafue, quelques espèces de petits mammifères se déplacent lors de la montée des eaux, alors que d'autres restent dans la plaine alluviale et vivent de manière amphibie, trouvant refuge dans les herbes émergentes (Sheppe et Osborne 1971). Un comportement similaire a été observé dans la plaine alluviale de la rivière Chobe, au Botswana, où les inondations annuelles obligent la plupart des petits mammifères, mais pas tous, à migrer hors de la plaine : quelques individus de Rat du Natal (*Mastomys natalensis*) et de la Musaraigne des marais (*Crocidura mariquensis*) se maintiennent dans les touffes d'herbe émergées (Sheppe et Haas 1981).

Les données sur les capacités natatoires des petits mammifères sont rares, mais quelques espèces sont capables de rejoindre le sol hors d'eau : Sheppe (1965) a observé un individu de *Peromyscus leucopus* nageant sur plus de 200 m. Plusieurs études montrent que les arbres sont utilisés comme refuges pendant l'inondation et que les espèces semi-arboricoles sont moins lourdement impactées (Williams *et al.* 2001). En Amérique du nord, il a été démontré que les espèces de *Peromyscus spp.* trouvent refuge dans les arbres et en particulier *Peromyscus leucopus* dans l'Illinois (Batzli 1977, Ellis *et al.* 1997), *Peromyscus maniculatus* dans le Colorado (Andersen *et al.* 2000) et plusieurs espèces de *Peromyscus* le long du Missouri (Williams *et al.* 2001). Ce comportement a également été observé dans la plaine alluviale du Rhône (France) où des Rats des moissons (*Micromys minutus*) et des Mulots sylvestres (*Apodemus sylvaticus*) ont été capturés dans des Saules cendrés (*Salix cinerea*) pendant la montée des eaux (Darinot et Favier 2012).

- **L'intensité de l'inondation, facteur clé pour la survie**

Par ailleurs, la durée, la hauteur de la lame d'eau et l'étendue de l'inondation sont des caractéristiques décisives pour la survie des petits mammifères. Mc Carley (1959) a montré qu'une inondation qui dure trois semaines est plus destructrice pour les populations de Souris de coton (*Peromyscus gossypinus*) et de Souris dorée (*Ochrotomys nuttalli*) qu'une inondation d'une semaine. Des inondations d'intensité exceptionnelle peuvent induire une diminution marquée de la diversité des communautés de petits mammifères (Zhang *et al.* 2007, Jacob 2003) et même provoquer la disparition de certaines espèces après la décrue, comme pour le Rat hispidé (*Sigmodon hispidus*) dans une forêt de bois durs du cours inférieur du Mississipi (U.S.A.). Il est toutefois important de noter que dans cet exemple, la canalisation et la construction de barrages sur le cours

du Mississippi ont drastiquement réduit les portions de plaine alluviale naturelle et ont intensifié les inondations, conduisant à d'importantes difficultés pour les espèces à s'adapter au stress lié aux inondations (Chamberlain et Leopold 2003). Au pire, des inondations extrêmes peuvent constituer des perturbations stochastiques capables de causer des changements complets et durables au sein des communautés de petits mammifères (Thibault et Brown 2008).

4. Le modèle d'étude : le rat des moissons

Le Rat des moissons est un petit mammifère intéressant comme modèle pour étudier les effets des inondations, parce que plusieurs traits de sa biologie suggèrent qu'il doit être bien adapté à ce type de perturbation. D'abord, en dépit de son nom vernaculaire, son habitat originel est lié aux zones humides qui sont souvent soumises aux inondations, comme les marais et les roselières périfluviaux. De plus, le Rat des moissons utilise les trois dimensions de son habitat pour se nourrir, se reproduire et se reposer, en se déplaçant souvent dans le haut du compartiment herbacé : on peut s'attendre à ce qu'il soit moins sensible aux inondations que des espèces terrestres. Enfin, le Rat des moissons est connu pour être capable de grands déplacements, sur plus de 100 m (Koskela et Viro 1976, Corbet et Harris 1991) qui peuvent lui permettre d'échapper aux inondations sévères. C'est aussi un rapide colonisateur de nouveaux habitats (Churchfield *et al.* 1997) qui peut s'accommoder d'une grande variété de milieux (Harris 1979b).

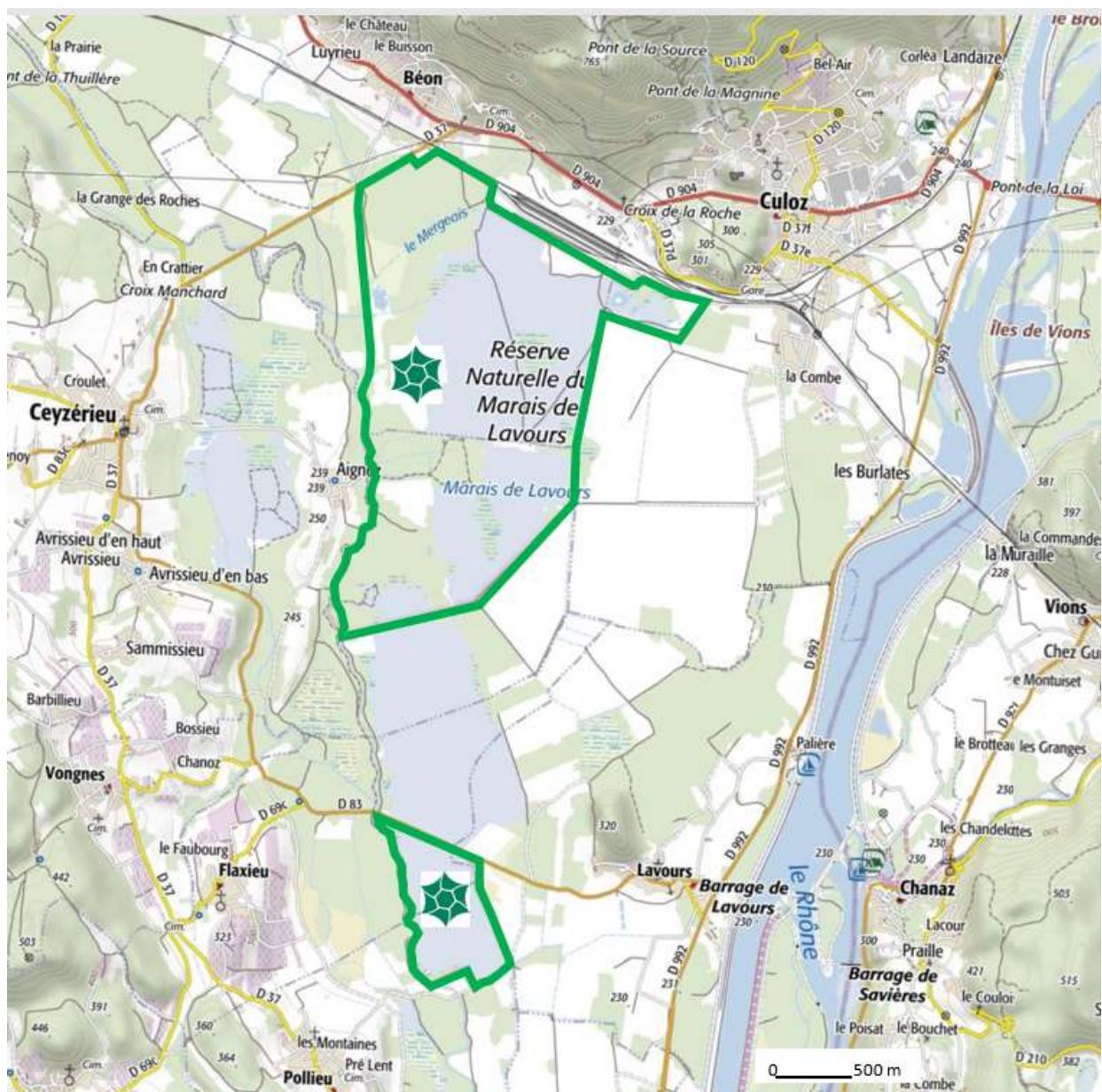
5. Le marais de Lavours, site expérimental pour le rat des moissons

La problématique de cette thèse trouve son origine dans le marais de Lavours, vaste plaine marécageuse située en rive droite du Haut-Rhône français, où le Rat des moissons est particulièrement abondant. C'est en recherchant sa répartition dans le marais en été, grâce à la présence des nids, que j'ai constaté qu'il vit en grand nombre dans des secteurs totalement inondés chaque hiver. Je me suis alors demandé comment un si petit animal pouvait survivre à de telles perturbations, l'inondation atteignant 1,60 mètres par endroits et ne laissant souvent aucune partie de la végétation émerger.

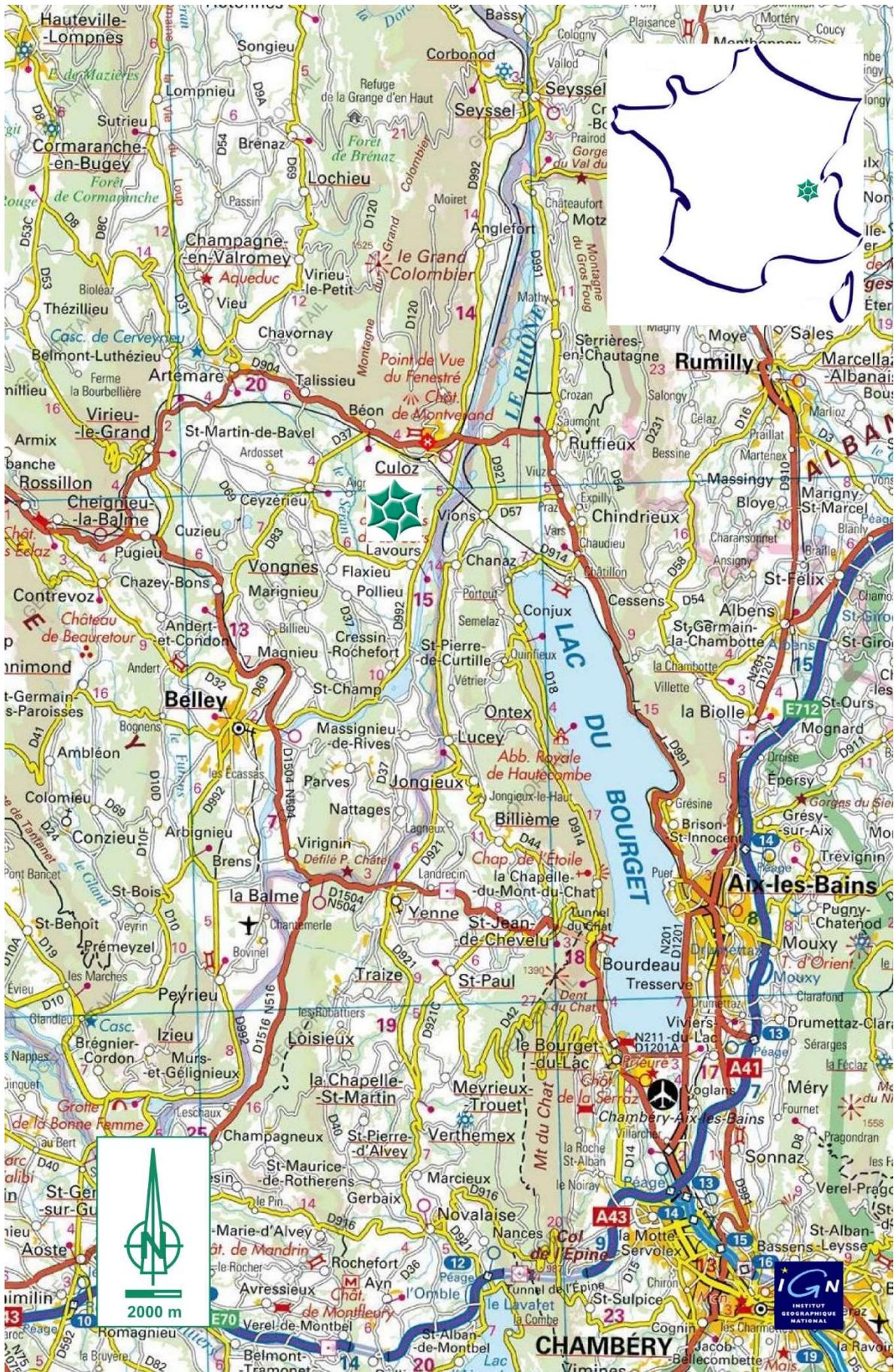
Le marais de Lavours est situé dans le département de l'Ain, à la frontière avec la Savoie. Il fait partie de la vallée du Haut-Rhône français, entre Genève et Lyon (carte 2). D'une superficie de 1 800 hectares, à 231 mètres d'altitude, c'est l'un des derniers grands marais continentaux de l'Europe de l'Ouest (coordonnées centrales WGS84 : 5.7613E 45.8276N). La Réserve Naturelle Nationale du Marais de Lavours, dont je suis le conservateur, protège 474 ha au centre de cette zone humide (carte 1). Bien qu'il ne soit plus inondé directement par les eaux du Rhône, comme il l'était jusqu'au XIX^e siècle, le marais est encore soumis chaque hiver aux crues du Séran, un affluent du fleuve, et les inondations peuvent recouvrir la moitié de la plaine. Le patrimoine biologique de la réserve est remarquable, avec des habitats typiques et représentatifs des grands marais de plaine qui tendent à disparaître en Europe : prairies hygrophiles sur tourbe et sur limons, immenses roselières, aulnaies marécageuses. Elle abrite une faune et une flore spécialisées, avec de nombreuses espèces rares et menacées, dont beaucoup sont protégées au plan national. Autour de la réserve, les cultures de céréales apparues au tournant des années 1970 ont considérablement dégradé le milieu naturel, sur plus de 700 ha. Il subsiste néanmoins de magnifiques étendues de roselières, très favorables aux passereaux paludicoles ainsi qu'au Rat des moissons. Par ailleurs, la réserve a toujours été le support d'une activité scientifique intense, grâce à son conseil scientifique très actif et à de nombreuses collaborations avec les universités de Grenoble, Chambéry et Lyon. C'est probablement l'un des cinq espaces naturels protégés en France dont la faune et la flore sont les mieux inventoriés, avec plus de 5000 espèces recensées.

Parmi elles, le Rat des moissons fut découvert dans le marais en 2002, grâce au piégeage et à l'étude des ossements dans les pelotes de réjection des rapaces (Darinet *et al.* 2004). Cette espèce n'est ni protégée, ni

inscrite sur une liste rouge, mais elle est néanmoins dans un état de conservation défavorable en France. Par ailleurs, son mode de vie fait du Rat des moissons une espèce emblématique des zones humides, une espèce porte-drapeau susceptible de favoriser leur protection au niveau national (Darinet 2018). Dans le marais de Lavours, compte-tenu de sa répartition et de son apparente abondance, aucune action de gestion spécifique n'a été mise en œuvre pour assurer sa conservation. Pourtant, le Rat des moissons trouve dans ce marais des conditions de vie probablement difficiles à cause des inondations qui recouvrent chaque hiver une partie de ses habitats. Dans une optique de conservation, il devenait alors intéressant d'améliorer nos connaissances concernant l'écologie de cette espèce qui est encore mal connue, et en particulier l'effet des inondations sur ses populations. En tant que modèle d'étude, les Rats des moissons du marais de Lavours prenaient une nouvelle valeur et méritaient des investigations poussées. Par ailleurs, la réserve a toujours eu pour vocation de contribuer à la connaissance des espèces dans un but de conservation : il y a vingt ans déjà, une thèse avait été soutenue sur la biologie de la conservation des papillons *Maculinea* (Rozier 1999), dont les résultats ont ensuite alimenté le Plan National d'Actions *Maculinea*, porté par le Ministère de l'écologie.



Carte 1 : Délimitation de la Réserve Naturelle Nationale du Marais de Lavours



Carte 2 : Localisation de la Réserve Naturelle Nationale du Marais de Lavours, sur le cours du Haut-Rhône.

II. Présentation du Rat des moissons

Dans ce chapitre, tous les paragraphes sauf exception (« Durée d'une génération », page 44) sont tirés de la monographie du Rat des moissons que j'ai rédigée pour la Société Française d'Étude et de Protection des Mammifères (Darinot 2018), qui l'a mise en ligne sur son site (<https://www.sfepm.org/publications.htm>).

Le Rat des moissons (*Micromys minutus* PALLAS 1771) est un minuscule mammifère discret et méconnu, qui présente plusieurs particularités (photo 1). Il a été découvert tardivement et, de façon étonnante, presque simultanément à plusieurs milliers de kilomètres de distance. C'est le plus petit rongeur d'Europe, puisqu'il ne pèse que six à huit grammes à l'âge adulte. Il fabrique des nids dans les hautes herbes qui ont une forme de boule parfaite. Enfin, son aire de répartition est particulièrement étendue, puisqu'il est présent dans presque toute l'Eurasie.

C'est une espèce réputée peu étudiée, mais à tort, car le corpus de connaissances issu de la littérature scientifique est important et ancien, bien que dispersé dans des pays aussi éloignés que le Japon et l'Angleterre. Ainsi, la biologie du Rat des moissons est-elle bien étudiée (physiologie, anatomie, métabolisme, élevage des jeunes), tandis que les connaissances sur son écologie dans la nature nécessitent de plus amples recherches.



Photo 1 : Rat des moissons femelle © Guillaume Viillard

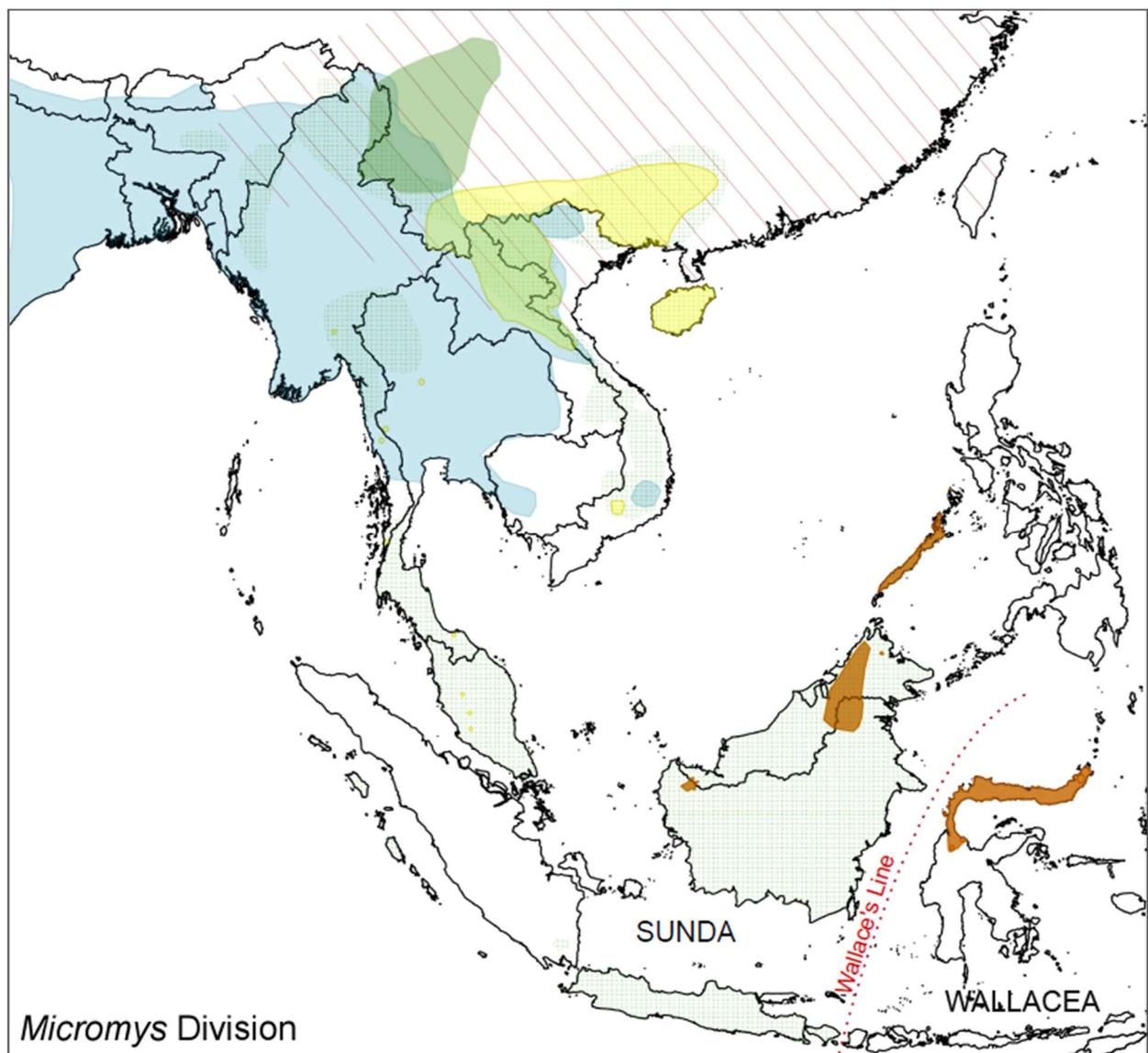
1. Phylogénie

Les rats et les souris du Paléarctique (sous-famille des Murinés, famille des Muridés) comprennent 584 espèces (Musser et Carleton 2005, Wilson et Mittermeier 2016). L'origine des Murinés remonte au Miocène moyen (12-16 Ma), comme le suggère le plus vieux fossile (*Antemus mancharensis*) découvert dans les dépôts du Siwalik (Népal) (Wessels 2009). A partir de ce foyer est-asiatique, les Murinés se sont étendus vers l'Afrique, l'Inde et jusqu'en Europe de l'ouest, en donnant naissance à de multiples radiations.

La phylogénie du Rat des moissons est complexe et elle ne s'est éclaircie que très récemment grâce aux analyses génétiques. Historiquement, Storch propose en 1987 une diagnose du genre *Micromys* basée sur la morphologie des molaires, qui l'apparentait étroitement au groupe des *Progonomys*, un genre de Muridés largement répandu en Asie au Miocène moyen (8 à 12 Ma). Jusqu'au début des années 1990, les analyses d'ADN mitochondrial codant pour le cytochrome *b* ne permettent pas de résoudre la position phylogénétique du genre *Micromys* par rapport aux autres Murinés, pas plus que les analyses de séquences d'ADN nucléaire. C'est en 1994 que Furano *et al.* montrent que le genre *Micromys* aurait divergé très tôt de la lignée des Murinés, il y a environ 12 Ma, à partir d'un ancêtre commun ressemblant à *Progonomys*.

C'est donc dans le sud-est asiatique que la division *Micromys* est apparue, regroupant des espèces présentant des similitudes dans leur morphologie et leur mode de vie épigé, voire arboré : parmi les caractéristiques

morphologiques, sont prises en compte le patron de la morphologie dentaire (les convergences de cuspidés sur la molaire supérieure), des caractéristiques du crâne ainsi que la présence ou non d'un hallux (gros orteil) opposable dans les différentes espèces. La division *Micromys* regroupait donc les genres *Chiropodomys*, *Hapalomys*, *Haeromys*, *Micromys*, *Vandeleuria* et *Vernaya* (Musser et Carleton 2005), mais de récentes études génétiques viennent de montrer qu'il s'agit d'un regroupement polyphylétique, c'est-à-dire que ces genres ne sont pas issus d'un ancêtre commun (Steppan *et al.* 2005, Michaux *et al.* 2010, Schenk *et al.* 2013, Pagès *et al.* 2016). L'ancienne division *Micromys* devrait maintenant être scindée en quatre divisions (ou genres) monophylétiques : *Chiropodomys*, *Hapalomys*, *Vandeleuria* et *Micromys* (carte 3). Un consensus existe aujourd'hui pour faire de cette division (ou genre) *Micromys*, un groupe frère de la branche basale des Muridés : la tribu des *Rattini*, qui regroupe les genres *Dacnomys*, *Maxomys*, *Crunomys*, *Melasmothrix* et *Rattus* (Lecompte *et al.* 2008, Fabre *et al.* 2013, Pagès *et al.* 2010 et 2015) (fig. 4). Ainsi, l'ancienne inclusion de *Micromys minutus* à l'intérieur des *Rattini*, proposée par Musser et Carleton (2005), ne tiendrait plus, *Micromys* formant alors un genre à part qui compte deux espèces (*M. minutus* et *M. erythrotis*).



Carte 3 : Distribution du genre *Micromys* dans l'aire Indopacifique, par rapport aux autres groupes monophylétiques (Pagès *et al.* 2016).

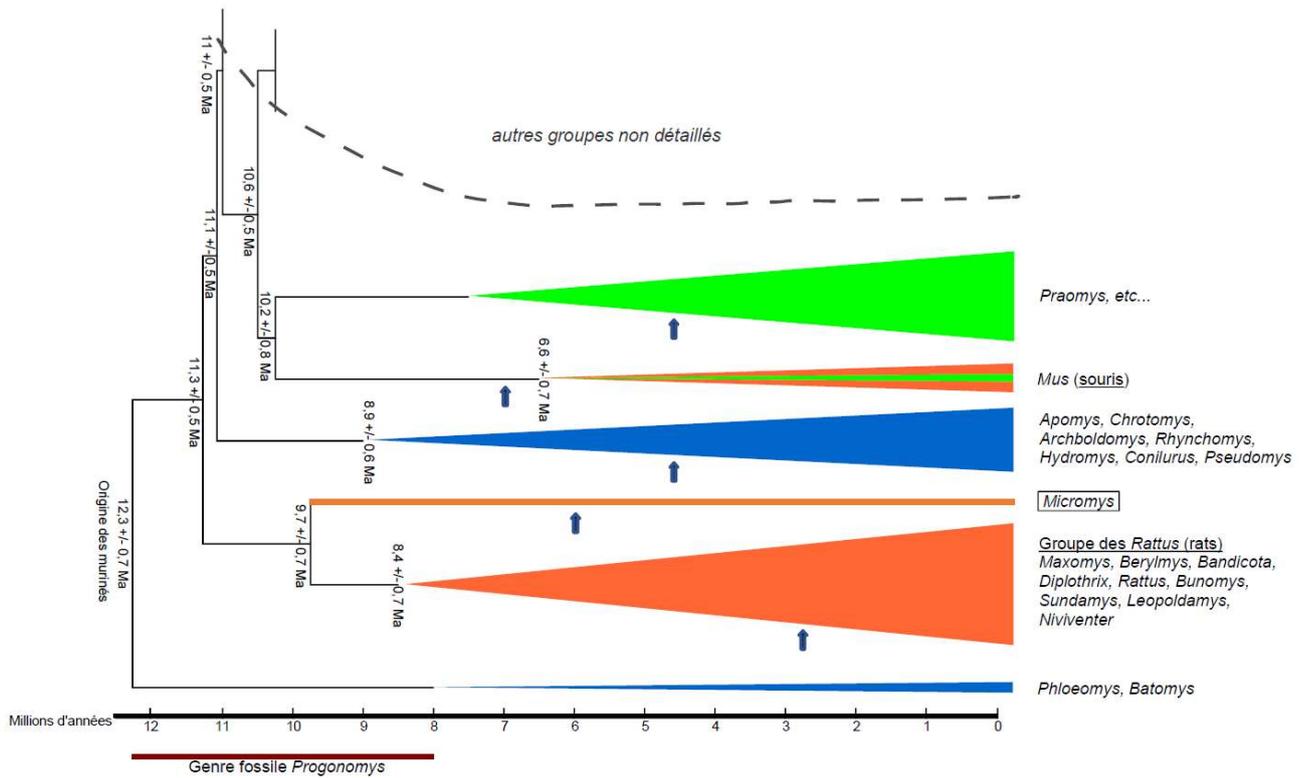


Figure 4 : Chronogramme simplifié des principaux groupes de Murinés (modifié d'après Lecompte et al 2008). Pour chaque groupe, le plus vieux fossile est indiqué par une flèche. En bleu, les genres vivant en Australie et en Asie ; en orange, les genres vivant en Eurasie ; en vert, les genres vivant en Afrique.

La phylogénie proposée par Jing *et al.* (2015), qui inclut moins de taxons, conforte la position basale du genre *Micromys* par rapport aux Muridés, ce qui place l'espèce *Micromys minutus* à égale distance des rats et des souris (fig. 5).

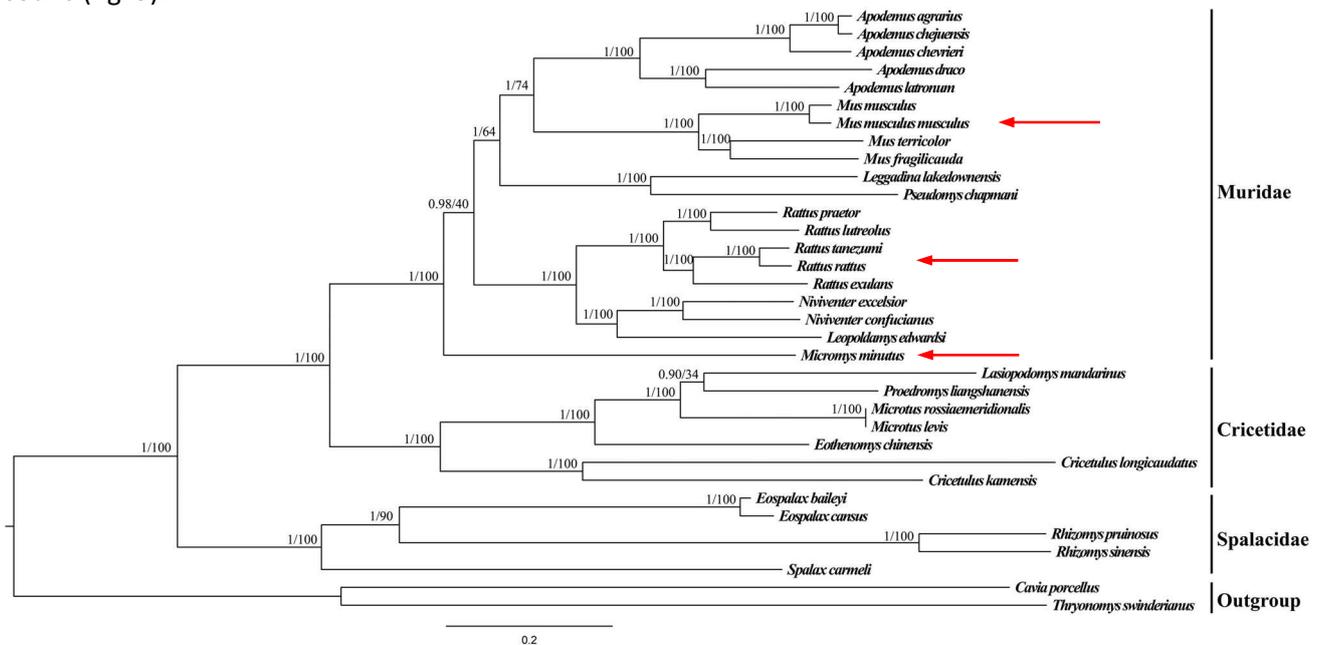


Figure 5 : Arbre phylogénétique de trois familles, Spalacidae, Cricetidae et Muridae avec la position du genre *Micromys* (Jing *et al.* 2015).

2. Paléontologie et phylogéographie

Le genre *Micromys* est apparu au Miocène supérieur (11,6 à 5,3 Ma) en Chine (*Micromys chalceus* Storch 1987, fossile découvert à Ertemte en Mongolie). En Europe, le genre est supposé être apparu à peu près en même temps, c'est-à-dire au Miocène à la limite du Turolien-Ruscinien, il y a 5,5 Ma (*M. paricioi* à Caledas et *M. cingulatus* à Maramena en Espagne), bien que de récentes découvertes (Horáček *et al.* 2013) suggèrent qu'il soit déjà présent aux premiers temps du Turolien (6,5 Ma). Il s'agit de la première dispersion du genre *Micromys* depuis son foyer originel situé dans l'Asie du sud-est. En Europe, le genre *Micromys* s'est ensuite diversifié pendant le Ruscinien (4 à 5,5 Ma), surtout dans la région méditerranéenne, mais il n'y a pas eu d'évolution des taxons datant du Pliocène vers l'espèce actuelle (Horáček *et al.* 2013). Cas particulier, les fossiles de *M. caesaris* découverts en Espagne ne permettent pas de différencier cette espèce de *M. praeminutus* : *M. caesaris* doit être considéré comme un synonyme de *praeminutus*. Ainsi, en Europe, la grande majorité des fossiles du Pliocène et du Pléistocène inférieur appartiennent à l'espèce *M. praeminutus*.

Au Miocène supérieur et au Pléistocène, le genre *Micromys* évolue différemment en Europe et en Chine où les fossiles appartiennent aux formes *M. chalceus*, *tedfordi* et *minutus* : il s'agit d'évolutions parallèles et indépendantes. Au début du Pléistocène (2,5 Ma, début des grandes glaciations du Quaternaire), la rareté des fossiles en Europe suggère une quasi-disparition du genre *Micromys* et ne révèle aucune agrégation qui pourrait indiquer un événement d'expansion depuis l'est de l'Eurasie. Ces fossiles correspondent plutôt à des populations résidant dans des îlots refuges à travers l'Europe. Puis au Pléistocène supérieur (Vistulien 95 000/-20 000 BP), les fossiles de *Micromys* apparaissent en plusieurs localités d'Europe centrale (Slovaquie, République Tchèque, Hongrie). Ces individus correspondent clairement à l'espèce actuelle, *M. minutus*, qui a migré à travers l'Eurasie depuis le sud-est asiatique (fig. 6). Ainsi, en Europe, il n'y a pas eu d'évolution des taxons du Pliocène vers l'espèce actuelle, les formes *praeminutus/coronensis* du Pliocène et l'espèce *minutus* du Pléistocène final-Holocène étant des entités distinctes (fig. 7).

Cette apparition de l'espèce *M. minutus* en Europe au Vistulien est en accord avec la datation moléculaire réalisée sur le gène du cytochrome *b*, qui indique une expansion de l'espèce vers l'ouest de l'Eurasie à partir de - 80 000 ans (Yasuda *et al.* 2005). Cependant, ces auteurs font l'hypothèse de cycles répétés d'expansion-contraction de l'aire de répartition de *M. minutus* à travers l'Eurasie, correspondant aux cycles interglaciaire-glaciaire du Quaternaire, qu'aucune donnée de fossile ou de datation moléculaire ne peut toutefois actuellement étayer. Les premiers *M. minutus* sont apparus en Europe de l'Ouest pendant le dernier épisode glaciaire du Würm et avant la déglaciation, à la faveur de refuges périglaciaires non encore totalement décrits (Horáček *et al.* 2015). Les plus vieux fossiles, découverts en Pologne, ont été datés de 10 000 à 14 000 ans BP (Yasuda *et al.* 2005). Aucun fossile de *M. minutus* datant de cette époque n'a été trouvé en France, en Italie ou en Espagne (Spitzenberger 2001), ni même ailleurs en Europe, ce qui ne permet pas d'établir la chronologie de son implantation. D'un point de vue génétique, Yasuda *et al.* (2005) ont montré que les individus européens forment un clade distinct des clades Russe, Chinois, Taïwanais et Japonais, avec cependant une très faible divergence nucléotidique entre eux. Ainsi, malgré les distances considérables qui les séparent, les individus d'Europe et d'Asie présentent une divergence nette des nucléotides du cytochrome *b* de seulement 0,36 %, alors que chez d'autres espèces paléarctiques, comme le Campagnol nordique (*Microtus oeconomus*) elle s'élève à 2,0 % - 3,3 % et dépasse même 6,3 % chez le Campagnol agreste (*Microtus agrestis*) (Yasuda *et al.* 2005). Cette faible divergence révèle une rapide colonisation de l'Europe de l'Ouest par *M. minutus*. Néanmoins, la phylogéographie de l'espèce reste à préciser pour l'Europe occidentale.

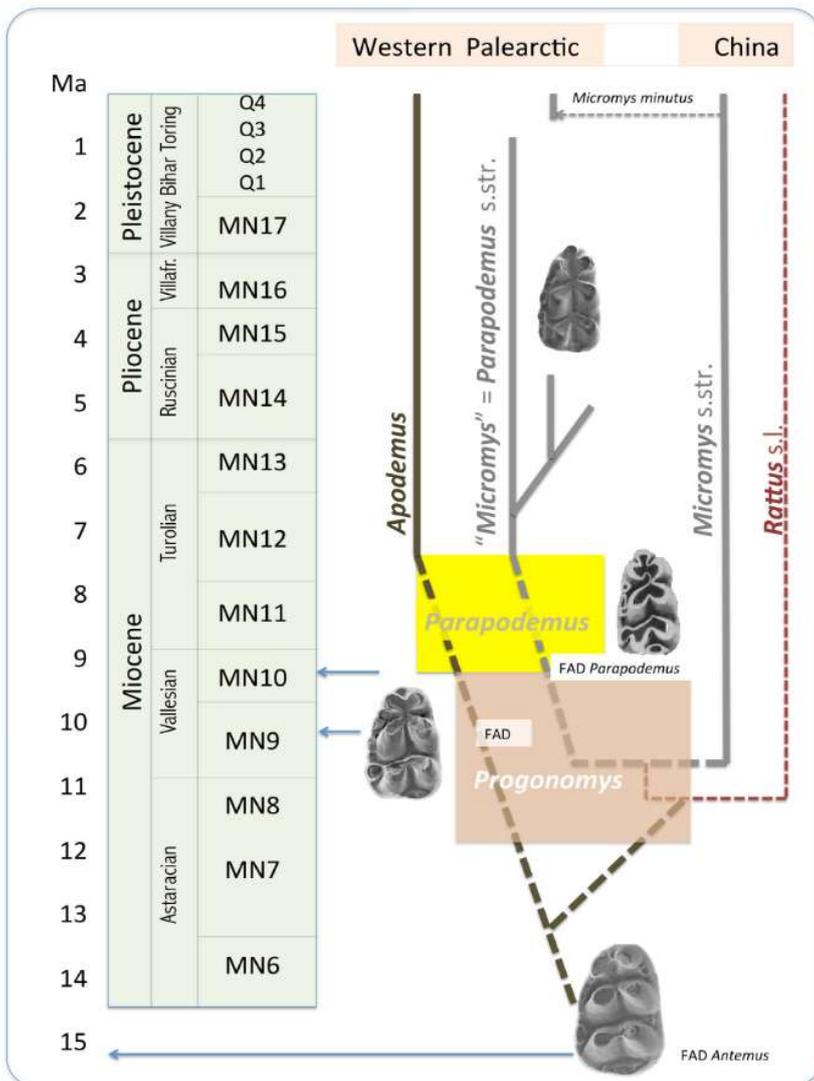
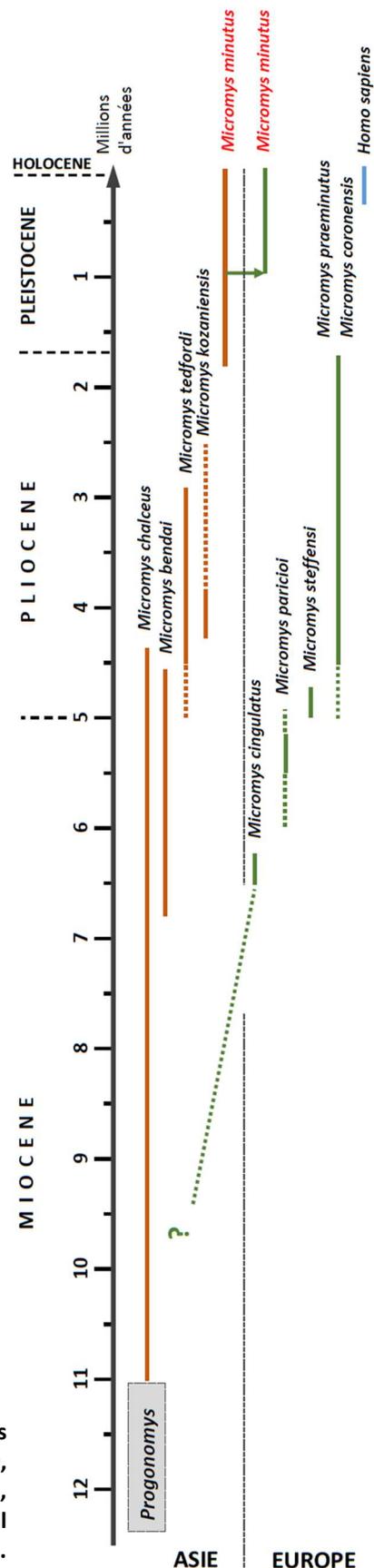


Figure 6 : Paléobiogéographie des *Micromys* par rapport aux proches clades de Murinés (Horáček et al 2013).

Biozones mammaliennes : Q4 à Q1 = du Toringien (présent) au Biharien (1,7 Ma) et MN17 à MN6 = du Villanien (1,7 Ma) à l'Astracien (14 Ma).

Figure 7 : Chronogramme des fossiles de *Micromys* (d'après Aguilar et al 2002, Alpasian 2010, Chang-Zhu et al 1999, Koufos 2006, Minwer-Barakat et al 2008, Qiang et al 2003, Qiu et al 1995, Storch 1987, Sulimski 1964, Vasileiadou et al 2012, Xiao-Ming et al 2009, Zhaoqun et al 2005).



3. Taxonomie

Le Rat des moissons est un rongeur myomorphe appartenant à la super-famille des Muroïdés, famille des Muridés, sous-famille des Murinés.

Domaine : Biota

Règne : Animalia

Sous-Règne : Eumetazoa (Bütschli 1910)

Infra-Règne : Bilateria (Haeckel 1874)

Infra-Règne : Deuterostomia (Karl Grobben 1908)

Phylum : Chordata (Haeckel 1874)

Sous-Phylum : Craniata (Janvier 1981)

Infra-Phylum : Vertebrata

Super-Classe : Gnathostomata

Cladus : Euteleostomi

Cladus : Sarcopterygii (Romer 1955)

Super-Classe : Tetrapoda Goodrich, 1930

Cladus : Amniota (Haeckel 1866)

Classe : Mammalia (Linnaeus 1758)

Sous-Classe : Theria

Infra-classe : Eutheria

Ordre : Rodentia (Bowdich 1821)

Sous-Ordre : Myomorpha (Brandt 1855)

Super-Famille : Muroidea (Illiger 1811)

Famille : Muridae (Illiger 1815)

Sous-Famille : Murinae (Illiger 1811)

Genre : *Micromys* (Dehne 1841)

Espèce : ***Micromys minutus*** (Pallas, 1771)

D'après l'INPN, référentiel taxonomique TAXREF v12.2

Actuellement, Fauna Europaea distingue deux sous-espèces, *M. m. danubialis* (Simionescu 1971) et *M. m. minutus* (Pallas 1771), ainsi qu'un synonyme, *Mus minutus* (Pallas 1771). Au début des années 1970, les Rats des moissons du delta du Danube étaient considérés comme appartenant à une espèce distincte, *Micromys danubialis* (Simionescu 1971), sur la base de leur coloris, de leur aspect et de leur dimension crânienne. Toutefois, ni les analyses morphométriques (Griffiths *et al.* 2004) ni les données caryologiques (Zima 1983) ne supportent cette différenciation au niveau de l'espèce. Aujourd'hui encore, aucune référence ne permet d'expliquer sur quelles bases repose la distinction de la sous-espèce *M. m. danubialis*.

Par ailleurs, *M. minutus* était la seule espèce du genre *Micromys* jusqu'à ce qu'en 2009, une nouvelle espèce, *M. erythrotis* soit proposée pour le nord du Vietnam et la province du Sichuan en Chine (Abramov *et al.* 2009). Les auteurs s'appuient sur l'analyse des gènes codant pour le cytochrome b, qui révèle une forte divergence (11,68 %) entre les individus de ces populations et le reste du monde. La morphologie crânienne relativement large, la denture différente et la couleur du pelage plus grise sur le dos vont également dans ce sens, de même que la queue plus longue, qui représente 120 % de la longueur du corps contre 82 à 95 % chez les populations du Paléarctique. Très récemment, en 2015, l'espèce *M. erythrotis* a été confirmée par la technique d'ADN barcoding sur des individus provenant du Sichuan (Chine) (Li *et al.* 2015). *Micromys* est donc aujourd'hui un genre monophylétique comprenant deux espèces.

4. Morphologie

4.1. Le plus petit rongeur d'Europe

Le Rat des moissons est le plus petit rongeur d'Europe, les adultes ne pesant que 6 à 8 grammes. Sa tête rappelle celle d'une souris mais elle est plus ronde, avec un museau plus aplati et des oreilles moins décollées et plus velues. Ses yeux ne sont pas proéminents et bombés comme ceux des mulots, mais plutôt petits (environ 3 mm de diamètre), ronds et noirs. Les oreilles ne sont pas grandes et translucides comme chez les mulots et les souris, mais petites et relativement dissimulées, dépassant seulement un peu du pelage. Elles sont velues et possèdent un grand lobe triangulaire, ou anti-tragus, qui couvre le canal auditif (Harris 1979a). Le bord supérieur est couvert de poils blancs et raides qui servent d'organe tactile.

La longueur de sa queue égale presque la longueur du corps et elle est un peu velue ; elle présente la particularité d'être légèrement préhensile dans le tiers apical, ce qui l'aide à se déplacer sur les tiges les plus fines (photo 1). La queue est recouverte de poils sombres et épars dessus, blancs dessous, et elle présente une petite touffe terminale. Elle compte 120 à 150 anneaux sur toute sa longueur (Harris 1979a). Si un Rat des moissons est attrapé par sa queue, la peau ne s'en détache pas comme chez les mulots.

La couleur du dos est rousse chez les adultes, plus terne chez les juvéniles qui n'ont pas fait leur première mue. Le ventre est généralement blanc, mais on trouve des individus avec le ventre presque roux, en totalité ou en partie, ou avec une ligne rousse de la gorge à l'abdomen. En général, la démarcation est nette entre la couleur du dos et celle du ventre. Chaque poil de bourre individuellement est bicolore, les deux tiers inférieurs étant gris et le tiers supérieur orange ou roux. Il existe de rares individus albinos, tels que le rapportait déjà Séllys-Longchamps en 1839 : « *...en entier d'un jaune Isabelle très clair, avec une strie dorsale roussâtre fondue à gauche et à droite. Les yeux rouges et la base des poils entièrement blanche, indiquent suffisamment que ce n'est qu'un albinisme.* ».

Les femelles possèdent huit mamelles, contre six chez les mulots et 10 chez les souris (Butet et Paillat 1998). Hors période de reproduction, on n'observe pas de dimorphisme sexuel évident, bien que les femelles arborent plus souvent que les mâles une superbe robe rousse. Le seul critère valable repose sur la distance anogénitale, plus grande chez le mâle mais peu facile à estimer sur un animal vivant (Corbet et Harris 1991).

4.2. Données biométriques

- Valeurs moyennes

Les données pondérales recensées dans la littérature doivent être prises avec précaution car il n'est pas précisé, en général, si les femelles gestantes et les juvéniles font partie des lots, ce qui peut modifier les moyennes et les limites pondérales des valeurs spécifiques citées. La même remarque s'applique aux juvéniles pour les données de taille des individus (tab. 1). En Europe occidentale, le poids moyen des Rats des moissons adultes varie de 6 à 8 g, avec des différences selon les régions et probablement les habitats occupés.

Tableau 1 : Données biométriques moyennes recensées dans la littérature.

	n	Moyenne	Limites	Source
Poids (g)	182	6,0	4,3 – 8,2	Southwick (1956)
	137	6,1	4,2 – 10,2	Rowe (1958)
	55	6,3	4,8 – 8,4	Van Bree et Maasen (1962)
	105 *	6,3	3,5 – 9,0	Koskela et Viro (1976)
	32	5,5	4,5 – 6,9	Butet et Paillat (1998)
	37	6,5	n.d.	Padilla (1999)
	10	9,6	7,9 – 10,6	Haberl et Kryštufek (2003)
	298 **	7,9	6,0 – 13,3	Darinot (non publié)
Tête + corps (mm)	182	58,7	52 – 69	Southwick (1956)
	119	57,1	50 – 69	Rowe (1958)
	32	57,9	57 - 70	Van Bree et Maasen (1962)
	21	59,2	48 – 75	Saint-Girons (1973)
	37	58,5	n.d.	Padilla (1999)
	154 ***	62,7	51 – 75	Darinot (non publié)
Queue (mm)	119	53,2	45 – 66	Rowe (1958)
	32	53,1	47 – 65	Van Bree et Maasen (1962)
	21	54,0	39 – 65	Saint-Girons (1973)
	37	51,7	n.d.	Padilla (1999)
	154 ***	59,9	48 – 71	Darinot (non publié)
Pied postérieur (mm)	18	13,7	12 – 15	Saint-Girons (1973)
	32	13,7	12,5 – 15	Van Bree et Maasen (1962)
	37	13,9	n.d.	Padilla (1999)
	154 ***	13,8	11 – 15,3	Darinot (non publié)

* seuls les mâles (adultes et juvéniles) sont conservés. ** seuls les mâles adultes sont conservés (poids \geq 6 g), les femelles ne figurent pas dans ce tableau car la gestation entraîne de fortes variations pondérales. *** pour les mâles et femelles adultes seulement (\geq 6 g). n.d. donnée non disponible

- **Valeurs maximales**

Trout (1978a) rapporte qu'une femelle gestante peut atteindre un poids de 15,6 g juste avant la mise-bas, mais dans le marais de Lavours, les poids maximaux relevés sont plus importants (tab. 2).

Tableau 2 : Poids maximum relevés dans le marais de Lavours.

		2012	2013	2014	2015
Femelles	n	32	93	101	97
	poids maximum (g)	18	18,5	17	16,2
Mâles	n	68	106	110	184
	poids maximum (g)	12	12	12,7	13,3

- **Perte de poids hivernale**

Le poids des Rats des moissons varie selon la saison. En hiver, certains individus s’amaigrissent considérablement, alors que d’autres non. Dans le marais de Lavours, quelques données pondérales ont été collectées à l’occasion d’une étude hivernale :

- une femelle qui pesait 6,0 g le 23.10.2015 ne pesait plus que 5,0 g le 04.02.2016 (17 % de perte de poids) ;
- une femelle de 6,6 g le 22.10.2015 ne pesait plus que 4,8 g le 01.03.2016 (27 % de perte de poids) ;
- un mâle de 6,2 g le 01.03.2016 prend 1,7 g en cinq jours en passant son temps dans les pièges INRA à manger des graines (fig. 8) !

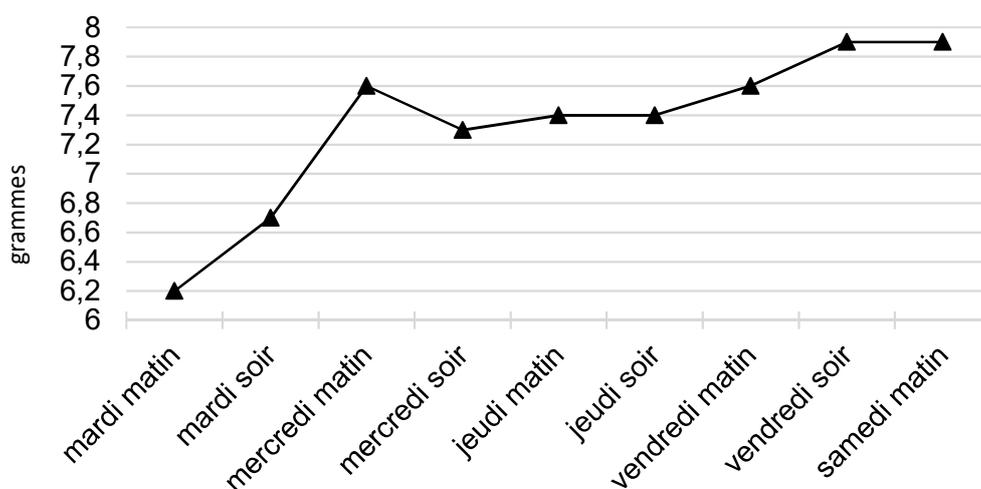


Figure 8 : Evolution du poids du mâle « Q » du mardi 1^{er} au samedi 5 mars 2016, nourri *ad libidum* avec un mélange de graines pour oiseaux d’hiver (marais de Lavours, F. Darinot 2018).

- **Incertitudes sur l'âge à la maturité sexuelle**

La maturité sexuelle chez le Rat des moissons est peu documentée dans la littérature. Elle pourrait dépendre fortement du climat et des ressources alimentaires (Frank 1957). Selon les auteurs, un Rat des moissons devient sexuellement mature à un mois et demi (Sleptsov 1947), à 40 – 50 jours (Piechocki 1958), alors que Trout (1978b) repousse la maturité à 60 jours. En captivité, les femelles sont plus précoces que dans la nature et Harris (1979a) rapporte qu’une femelle a mis bas pour la première fois à l’âge de 52 jours seulement, ce qui signifie qu’elle s’est accouplée à l’âge d’environ 35 jours. Kubik (1952) observe un développement des testicules important aux environs de 40 jours. Les mensurations des Rats des moissons venant d’acquérir la maturité sexuelle varient énormément en Europe. En Finlande, Koskela et Viro (1976) rapportent que la plus petite femelle gestante (avec cinq embryons) sur 123 femelles mesurait 55 mm de long (tête + corps) et pesait 5,5 g. Dans le marais de Lavours, sur 291 femelles, la plus petite femelle gestante mesurait 61 mm et pesait 6,0 g. Il semblerait que les individus sexuellement matures du lac Neusiedl en Autriche soient encore plus gros avec un poids minimal de 7,9 g calculé sur 16 individus (Haberl et Kryštufek 2003) !

4.3. Particularités anatomiques

- **Phalanges autoblocantes**

L'anatomie des phalanges des pieds du Rat des moissons est très particulière (fig. 9). Le tendon fléchisseur des cinq doigts présente un mécanisme de blocage quand la phalange médiane est pliée, grâce à un épaississement ventral du tendon (Haffner 1996). Ce mécanisme permet au Rat des moissons d'économiser son énergie quand il saisit de fines tiges ou des brindilles. Les coussinets à la surface de la sole plantaire renforcent la stabilité de la prise. En outre, par rapport à la longueur du pied, la longueur des doigts est plus grande chez le Rat des moissons que chez la Souris grise (*Mus musculus*), par exemple, ce qui indique une meilleure aptitude à la préhension (Ishiwaka et Mōri 1999). Cette morphologie plantaire pourrait expliquer que le Rat des moissons préfère les végétations riches en fines tiges et évite les roselières matures où le diamètre des tiges de *Phragmites australis* dépasse 7 mm (Piechocki 1958).

Le Muscardin dispose du même mécanisme de blocage du tendon fléchisseur, mais il évolue sur des tiges plus épaisses et il présente une adaptation qui favorise plutôt la pression de la sole plantaire sur le support. Chez le Rat des moissons, ce mécanisme de blocage du tendon n'est présent qu'aux pattes postérieures.

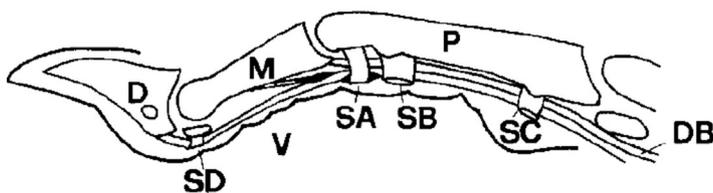


Figure 9 : Mécanisme de blocage du tendon de la deuxième phalange de la patte postérieure. Le contour du doigt et de la griffe est en trait épais, les épaississements des cellules fibrocartilagineuses et du cartilage des tendons sont en noir. D, phalange distale ; M, phalange médiane ; P, phalange proximale ; DB, tendon du muscle court fléchisseur du doigt ; SA, SB, SC, gaines synoviales ; SD, gaine synoviale de l'os sésamoïde ; V, ligament élastique ventral (d'après Haffner 1996).

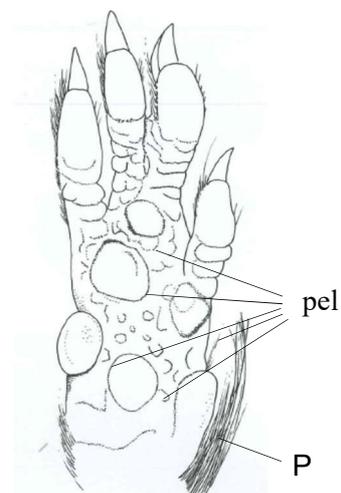


Figure 10 : Main droite de Rat des moissons, vue ventrale ; P, pouce ; pel, pelote (d'après Amori *et al.* 2008).

Aux pattes antérieures, les mains ont un pouce très réduit et elles présentent cinq tubercules – ou pelotes – qui, avec les doigts, forment une structure opposable fonctionnelle de préhension (fig. 10). Les deux tubercules proximaux, proches du petit pouce, s'opposent aux trois autres tubercules à la base des doigts II-V quand la main saisit une tige mince (Amori *et al.* 2008).

- **Une queue semi-préhensile**

Le caractère préhensile d'un organe (un membre, la langue ou toute partie du corps d'un animal) est défini par l'application d'une force efficiente sur un objet pour accomplir une tâche (Mackenzie et Iberall 1994). Pour la queue, les études concernent les primates pour lesquels la définition de Emmons et Gentry (1983) est généralement adoptée (Strasser *et al.* 1998) : « une queue préhensile peut supporter seule le poids du corps suspendu ; une queue semi-préhensile peut s'enrouler autour d'une branche et supporter une partie, mais pas la totalité, du poids du corps ».

Par conséquent, chez le Rat des moissons, la queue est semi-préhensile car il n'est pas capable de se suspendre seulement avec elle. Darwin (1859) faisait déjà cette constatation : « *Le professeur Henslow a gardé en captivité quelques Rats des moissons (Mus messorius), dont la queue, qui par sa conformation ne peut pas être placée parmi les queues préhensiles, leur servait cependant souvent à monter dans les branches d'un buisson placé dans leur cage, en s'enroulant autour des branches. ... Si le Rat des moissons avait été plus strictement conformé pour habiter les arbres, il aurait peut-être eu la queue munie d'une structure préhensile, comme c'est le cas chez quelques membres du même ordre.* »

Cette queue lui est très utile. Quand il s'immobilise, il l'enroule autour de fines tiges et elle lui sert alors de cinquième membre, ce qui lui permet de garder ses pattes antérieures libres pour construire son nid, se nourrir ou toute autre activité au-dessus du sol ; quand il descend, il utilise sa queue comme un frein en l'enroulant autour des feuilles ou des tiges ; quand il grimpe verticalement, le Rat des moissons maintient sa queue raide derrière lui, à la manière d'un balancier (photos 2 et 3).



Photo 2 : Le Rat des moissons peut utiliser sa queue pour se stabiliser © Q. Martinez.



Photo 3 : ... ou comme un frein © E. Schloesing.

Il existe d'autres mammifères en Europe qui possèdent une queue semi-préhensile, à des degrés divers : le Muscardin (*Muscardinus avellanarius*) et la Siciste des bouleaux (*Sicista betulina*) en sont munis et, dans une moindre mesure, le Rat noir (*Rattus rattus*) et la Souris grise (*Mus musculus*), qui sont également capables d'appliquer leur queue de façon lâche autour d'un support.

- **Un cerveau performant pour la 3D**

Le cerveau des mammifères comporte une région impliquée dans la mémoire et la navigation dans l'espace : l'hippocampe. Chez le Rat des moissons, l'hippocampe occupe 16,2 % du volume du télencéphale, soit 4,6 % de plus que chez la Souris grise (*Mus musculus*) (West 1990). Cette particularité du cerveau pourrait indiquer que le Rat des moissons possède des aptitudes spécifiques pour se repérer dans l'espace, ce que certains auteurs mettent en relation avec son mode de vie épigé, avec des déplacements dans les trois dimensions (Schuster *et al.* 2017).

5. Génome

- Caryotype

Le Rat des moissons possède 68 chromosomes, c'est-à-dire que $2N$ (nombre diploïde) = 68 (Jüde 1981) : c'est l'un des plus élevés parmi les rongeurs. En effet, chez les Murinés, le nombre diploïde moyen est 40 et seulement 4 % des espèces ont un nombre diploïde supérieur à 60 (Lin *et al.* 2013). Le caryotype comporte 1 paire de longs chromosomes métacentriques, 1 paire de petits chromosomes submétacentriques et 31 paires de chromosomes acrocentriques (fig. 11). Les chromosomes X et Y sont acrocentriques.

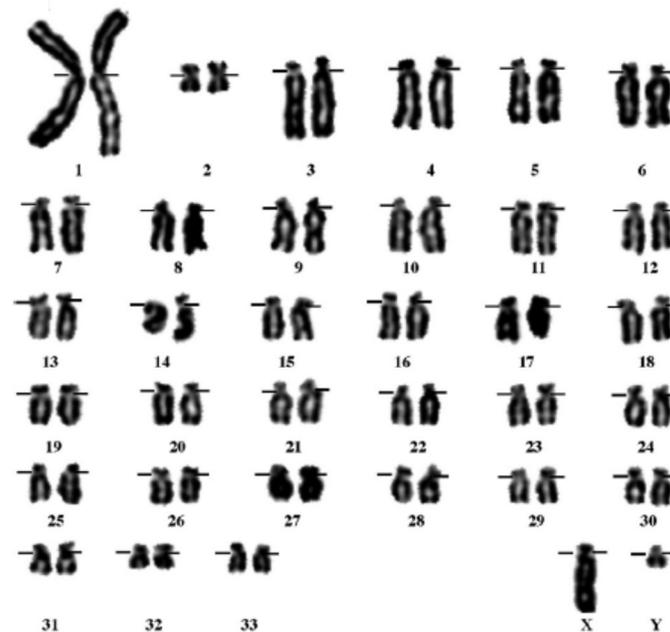


Figure 11 : Caryotype de *Micromys minutus* avec position des centromères (Lin *et al.* 2013).

- Un génome encore méconnu

La base de données de séquences génétiques Genbank (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank) contient 222 séquences de *Micromys minutus* en mai 2018. Parmi ces séquences, 83 concernent le gène du cytochrome *b* mitochondrial, 74 la région de contrôle de l'ADN mitochondrial et seulement 22 sont des microsatellites. Par comparaison, Genbank comporte 1 620 séquences d'ADN de *Microtus arvalis* et 1 842 586 séquences de *Mus musculus* : le génome du Rat des moissons reste donc à découvrir. Le génome complet de l'ADN mitochondrial du Rat des moissons a été séquencé par Jing *et al.* (2015) : sa taille est de 16 232 paires de bases et il se compose de 33,6 % d'adénine, 29,1 % de thymine, 24,8 % de cytosine et 12,5 % de guanine.

- Des outils moléculaires balbutiants

Peu d'outils moléculaires ont été développés pour l'étude génétique des populations de Rat des moissons. Les gènes codant pour le cytochrome *b* (1140 pb) et pour la région de contrôle (842-851 pb) ont été les premiers étudiés avec des échantillons provenant de toute son aire de répartition, de l'Europe de l'Ouest jusqu'au Japon, dans le but d'étudier la phylogéographie de l'espèce (Yasuda *et al.* 2005). Pour la génétique des populations, les microsatellites sont encore peu utilisés et seulement un petit nombre de loci polymorphes ont été mis en ligne dans Genbank : sept microsatellites provenant d'une population de Taiwan (Jiang et Lin 2009)

et neuf autres provenant d'individus d'Allemagne (Potsdam) et de France (Alsace, Ain, Bouches-du-Rhône), qui ont été mis au point durant le travail de thèse (voir paragraphe C. III.). Aucun autre outil moléculaire n'existe actuellement.

6. Biologie des populations

6.1. Sex-ratio

Le sex-ratio est le rapport du nombre de mâles et de femelles au sein d'une population, pour une génération ou dans la descendance d'un individu. C'est un indice difficile à mesurer sur le terrain, dans la mesure où les biais dûs aux techniques de recensement des individus peuvent être importants (Bryja *et al.* 2005). Chez le Rat des moissons, les différentes études, qui indiquent un sex-ratio oscillant entre 0,46 à 0,56 (Trout 1978a), tendent à montrer un équilibre entre les sexes.

6.2. Accouplement et fécondité

- **Saisonnalité**

Chez le Rat des moissons, la reproduction ne commence vraiment que lorsque la végétation est suffisamment développée pour permettre l'établissement des nids (Butet et Paillat 1998). En Europe occidentale, en plaine, on peut observer les premiers nids dès le mois de mai, bien que les mâles puissent être sexuellement actifs dès mars (Rowe 1958). En Russie, Sleptsov (1947) a également trouvé des femelles gestantes en mars. La reproduction atteint un pic de juillet à septembre et peut se poursuivre jusqu'en décembre, selon les conditions météorologiques (Trout 1976, Harris 1979b). Cependant, la survie des jeunes nés tardivement n'est pas assurée à cause du froid et de l'humidité qui vont s'amplifier à mesure que l'automne avance. Par ailleurs, on ne sait rien de l'évolution du taux de femelles gestantes au cours de la saison de reproduction.

- **Le connaître, c'est l'aimer**

Certains auteurs considèrent que le Rat des moissons est une espèce solitaire, qui évite la compagnie de ses congénères (Rowe et Taylor 1964, Trout 1978b). En effet, les femelles occupent des domaines vitaux qui se recouvrent peu, de même qu'en période de reproduction et pendant l'élevage des jeunes elles ne tolèrent aucun mâle adulte ni juvénile à proximité de leur nid (Frank 1957, Piechocki 1958). Il n'y a pas de dimorphisme sexuel marqué et les femelles peuvent même être plus grosses que les mâles. Par conséquent, les mâles ne contraignent pas les femelles à s'accoupler, et les femelles en oestrus choisissent préférentiellement des mâles qu'elles connaissent pour se reproduire (Brandt et Macdonald 2011). Inversement, hors oestrus, elles passent plus de temps à proximité de mâles inconnus. Cette tendance à rechercher des partenaires familiers est une constante chez les espèces de rongeurs solitaires, comme chez le Rat-kangourou géant (*Dipodomys ingens*), le Hamster doré (*Mesocricetus auratus*) ou la Gerbille de Mongolie (*Meriones unguiculatus*).

- **Natalité**

La taille des portées varie de 2 à 12 embryons avec une moyenne de 4,8 à 5,3 embryons, selon les régions étudiées, l'âge des femelles et la saison (Butet et Paillat 1998). Une femelle peut être à la fois allaitante et gestante (Trout 1976). Il semblerait qu'une proportion importante des femelles adultes ne se reproduisent pas, comme le révèlent les études de populations menées dans le marais de Lavours (Darinot, non publié). Par

ailleurs, beaucoup de femelles ne se reproduisent qu'une fois : en Russie, Sleptsov (1947) rapporte que 64 % n'ont qu'une seule portée, 33 % deux, 2 à 8 % trois et moins de 2 % quatre portées. La femelle construit un nouveau nid à chaque mise-bas, distant de deux à trois mètres du précédent (fig. 12).

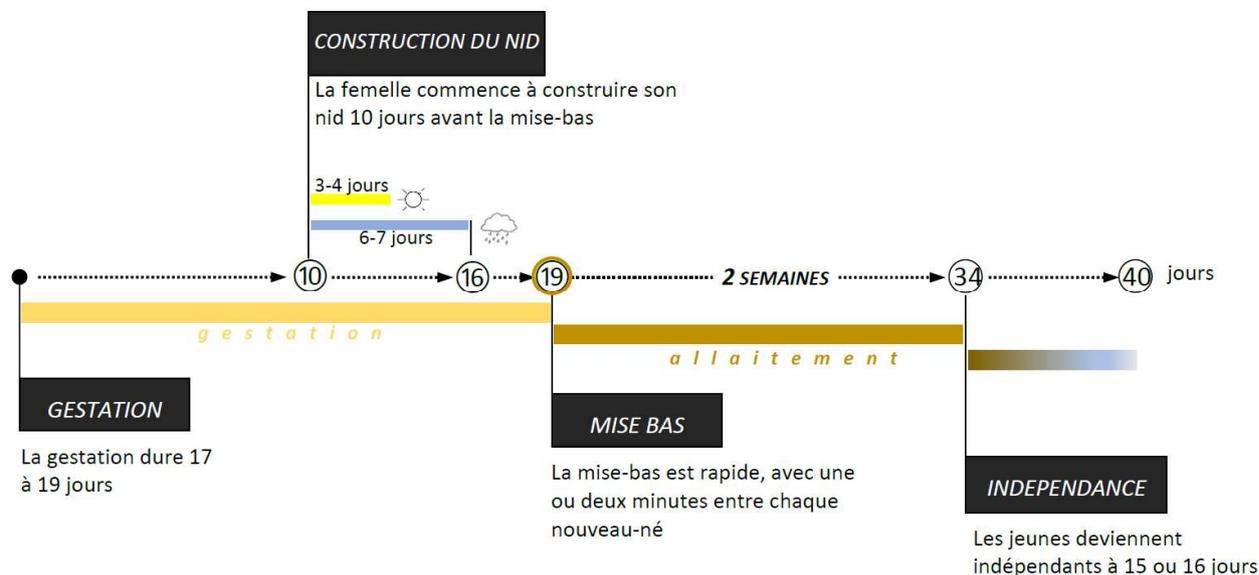


Figure 12 : Déroulement d'un cycle de reproduction chez le Rat des moissons (d'après Claraprieto.com 2015, modifié).

6.3. Paramètres démographiques

- **Espérance de vie**

L'espérance de vie maximale en captivité est de cinq ans (Trout 1978b), alors que dans la nature, elle serait de 16-18 mois (Kubik 1952). Dans le marais de Lavours, une femelle capturée le 01.04.2014 (7,9 g) est reprise un an plus tard, le 28.04.2015 (9,8 g) : comme elle était forcément née avant l'hiver 2013-14, elle était donc âgée de 18 mois au minimum ! Cependant, la durée de vie moyenne depuis la naissance ne serait que de six mois pour la majorité des individus (Trout 1978b, Macdonald et Tattersall 2001). La survie hivernale reste à préciser, car les valeurs rapportées par certains auteurs, 1,1 % (Kubik 1952) et 4,4 % (Koskela et Viro 1976), paraissent incompatibles avec la pérennité d'une population.

- **Durée d'une génération**

La durée d'une génération se définit de plusieurs manières et elle peut se calculer avec différentes formules (UICN 2013). Nous prendrons ici l'une des définitions les plus courantes : « la durée d'une génération est donnée par l'âge moyen des parents de la cohorte actuelle » (UICN 2012). En conséquence, la durée d'une génération reflète le taux de renouvellement des reproducteurs dans une population ; elle est plus grande que l'âge à la première reproduction et plus petite que l'âge du reproducteur le plus âgé. C'est une caractéristique essentielle dans une population animale, à ne pas confondre avec l'espérance de vie, ni avec la longévité potentielle d'un organisme.

D'après Pacifici *et al.* (2013), la durée d'une génération GL est donnée par :

$$GL = R_{\text{span}} * z + \text{AFR}$$

où GL : durée d'une génération
R_{span} : durée de vie en état de reproduction, calculée comme la différence entre l'âge de la dernière reproduction et l'âge de la première reproduction (AFR)
z : une constante dépendant de la survie et de la fécondité des jeunes par rapport aux vieux individus dans la population (IUCN 2013)
AFR : âge de la première reproduction

Pour le Rat des moissons, Pacifici *et al.* (2013) donnent les valeurs suivantes :

$$GL = 1555 * 0.29 + 52 = 503 \text{ jours}$$

soit 17 mois

Cette valeur semble incohérente avec la durée de vie moyenne d'un rat des moissons qui est égale à 6 mois pour la majorité des individus, alors que la durée de vie maximale est de 18 mois (Kubik 1952, Trout 1978b, Macdonald et Tattersall 2001). En revanche, l'âge de la première reproduction (AFR) à 52 jours paraît plausible, bien que tardive.

Si on reprend $GL = R_{\text{span}} * z + \text{AFR}$

avec $R_{\text{span}} = (6 \text{ mois} * 30,5 \text{ jours}) - 52 \text{ jours} = 131 \text{ jours}$ (et non 1555)

on obtient $GL = 131 * 0.29 + 52 = 90 \text{ jours}$
soit 3 mois

Dans cette thèse, la durée d'une génération chez le Rat des moissons est considérée égale à 90 jours, soit trois mois.

- **Nombre de générations annuelles**

La littérature ne donne aucune indication sur le nombre de générations annuelles. Or ce paramètre est indispensable pour les simulations de données génétiques, par exemple. Il faut distinguer le nombre de générations non chevauchantes et celles qui sont imbriquées.

Les données issues des sessions de capture-marquage-recapture (CMR) des années 2014-2015 (voir chapitre C. II. 1. pour le design expérimental de ces CMR, page 106) permettent de construire un chronogramme avec tous les individus marqués disposés en ligne (fig. 13). On observe :

- Une cohorte de quelques adultes nés en 2014 qui se maintient jusqu'en juin 2015 : c'est la première génération de 2015 ;
- Une première cohorte de descendants à partir de juin : c'est la deuxième génération de 2015. A partir de là, la reproduction s'étale jusqu'à la fin de l'année et les générations se chevauchent car les naissances ont lieu de manière continue au fil du temps. En appliquant une durée de génération égale à trois mois, la troisième génération non chevauchante doit théoriquement apparaître en septembre.
- Une troisième génération en septembre. En appliquant une durée de génération égale à trois mois, la génération suivante devrait apparaître en décembre, ce qui est impossible à cause des conditions hivernales.

- Pour une durée de génération égale à trois mois, on aurait donc trois générations successives non chevauchantes au cours d'une année.

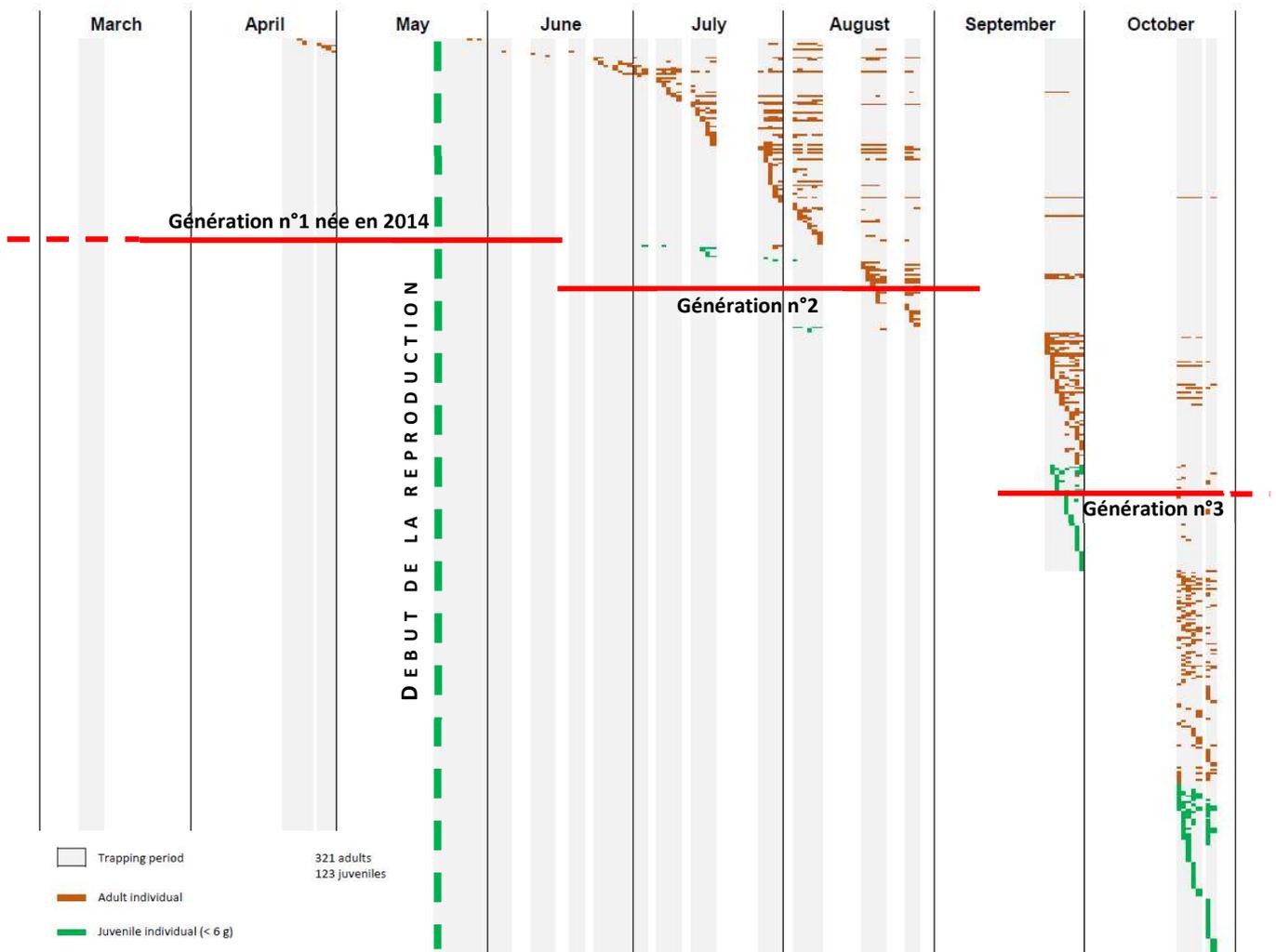


Figure 13 : Chronogramme des individus marqués en 2014-2015 dans le marais de Lavours (chaque ligne représente un individu marqué).

6.4. Densité de population

La méthode la plus fiable pour estimer les effectifs de Rat des moissons dans un habitat donné repose sur le piégeage, avec marquage, lâcher et recapture des individus (CMR). En effet, le dénombrement des nids ne reflète que très imparfaitement les effectifs d'une population, comme cela a été démontré en Angleterre (Riordan *et al.* 2009, Kettel *et al.* 2016). Par ailleurs, le piégeage doit combiner des pièges au sol et des pièges montés sur piquets pour capturer les individus qui se déplacent dans la végétation au-dessus du sol en été (voir B. II. 2.).

Les études démographiques qui reposent sur le piégeage sont rares, et aucune combinant pièges au sol et surélevés n'a encore été menée sur plusieurs années d'affilée. Les résultats publiés doivent donc être interprétés avec prudence. Ainsi, les résultats de Trout (1976) avec piégeage au sol révèlent d'importantes variations saisonnières de densité, allant de 17 à 233 individus / hectare selon les années en Angleterre. Cependant, l'efficacité du piégeage des rats des moissons en été avec des pièges posés par terre est mise en doute par plusieurs auteurs, ainsi que Trout lui-même le rapporte (1978a) : les effectifs observés décroissent en été, sans explication. On observe le même phénomène chez le Mulot sylvestre, plus difficile à capturer en été (Butet 1994, Butet et Paillat 1997).

Au bord du lac Neusiedl (Autriche), Haberl et Krystufek (2003) ont relevé des densités de 64 à 93 individus / ha en novembre avec deux tiers de juvéniles, et de 45 individus / ha en mars. Les effectifs de Rats des moissons sont connus pour fluctuer de façon importante d'une année à l'autre, mais aucune étude basée sur des captures n'existe encore pour quantifier ce phénomène.

Dans cette thèse, j'ai réalisé trois années de CMR (de 2013 à 2015) dans une roselière du marais de Lavours, ce qui donne les densités suivantes (pour les détails méthodologiques, se reporter au chapitre C. II. 1., pages 107-110) :

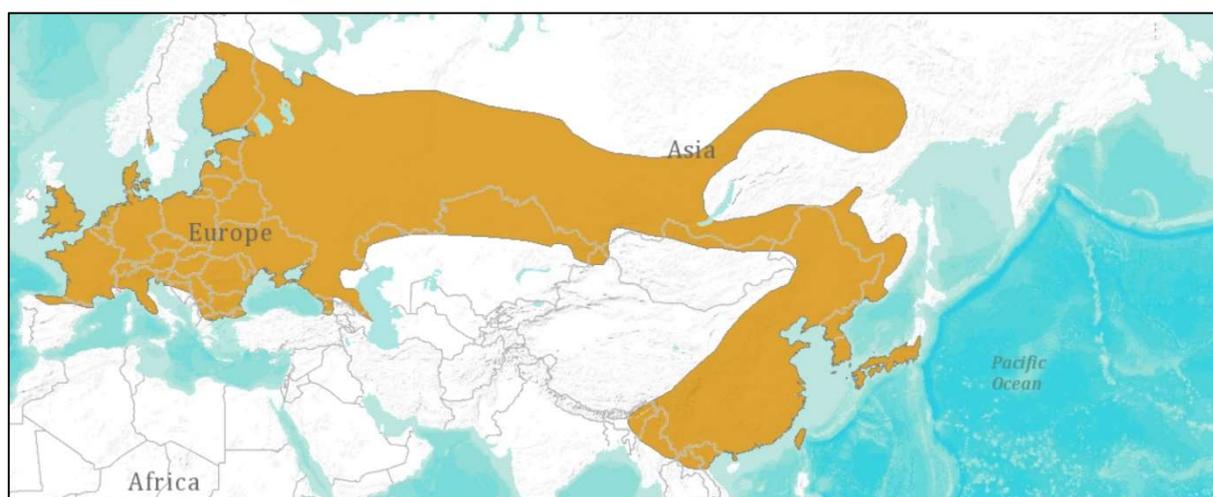
	Densité (N individus / ha)	lim inf. IC 95%	lim sup. IC 95%
fin avril	6,5	-	-
fin juin-début juillet	9,3	9,3	9,3
début août	53,9	46,5	72,5
fin août	61,3	50,2	95,7
fin septembre	115,2	80,8	221,1
fin octobre	133,8	111,5	178,4
moyenne	63,3	59,6	115,4

La densité des Rats des moissons augmente du début du printemps jusqu'à l'automne, de moins de 10 ind. / ha à plus de 130 ind. / ha, avec une moyenne annuelle égale à 63 ind. / ha (60 – 115 ind. / ha). Ces densités sont cohérentes avec celles relevées par Trout (1976) et Haberl et Krystufek (2003).

7. Distribution mondiale

Le Rat des moissons présente une distribution particulièrement étendue, puisqu'il se rencontre à travers la majeure partie de la zone tempérée d'Europe et d'Asie : c'est une espèce eurasiatique (carte 4). En Russie, on le trouve depuis la vallée de l'Ob dans le nord, jusqu'à la côte de la mer Noire au sud, la mer Caspienne et la frontière de l'Azerbaïdjan, depuis le nord du Kazakhstan et le sud de la Sibérie jusqu'au lac Baïkal, de l'est de la Sibérie à la côte Pacifique. Dans l'est de l'Asie, il vit en Corée et en Chine où on le trouve dans certaines régions de Mongolie, du Tibet, de Mandchourie et dans plusieurs provinces au sud du Yunnan et sur l'île de Taïwan. De là il s'étend à travers le nord du Vietnam et de l'Inde. Cependant, certaines anciennes données de Rat des moissons dans ces régions méritent d'être reconsidérées depuis que *Micromys erythrotis* a été reconnu comme espèce à part entière (Abramov *et al.* 2009).

Le Rat des moissons est présent dans presque toute l'Europe, excepté dans les régions de haute montagne. On le trouve depuis la Finlande vers le cercle polaire jusqu'aux régions méditerranéennes. Il atteint le nord de l'Espagne, des Asturies à la Catalogne, le sud de Naples en Italie et le nord de la Grèce jusqu'aux environs d'Istanbul. En Grande-Bretagne, il trouve sa limite au sud de l'Écosse ; il est absent d'Irlande.



Carte 4 : Répartition du Rat des moissons (*Micromys minutus*) dans le monde © UICN 2017.

8. Répartition et statut en France

La Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères (SFEPM), après avoir fait paraître une première monographie du Rat des moissons en 1998 (Butet et Paillat 1998), a souhaité préciser son statut grâce à une enquête nationale diffusée en 2013 auprès des associations naturalistes et du grand public. Les résultats présentés ci-après sont le fruit du travail de plus d'un millier de naturalistes regroupés en associations ou non, ainsi que d'organismes gestionnaires d'espaces naturels et de muséums (Darinet 2018).

- **Distribution altitudinale**

En France, 90 % des données de Rat des moissons correspondent à des altitudes inférieures à 400 m (fig. 14). Au-delà de 400 m d'altitude, le nombre de données de Rat des moissons diminue rapidement. Les résultats peuvent être légèrement biaisés car c'est l'altitude moyenne de la commune qui a été retenue et non l'altitude

précise du lieu d'observation, rarement renseignée : pour les communes de montagne, l'amplitude altitudinale est généralement importante et dépasse parfois 2 000 m. On constate que le Rat des moissons peut vivre à des altitudes assez élevées puisque plusieurs observations d'individus ou de nids proviennent de La Godivelle (Puy-de-Dôme, 1 220 m d'altitude), Savines-le-Lac et Embrun (Hautes-Alpes, à des altitudes respectivement égales à 1 160 et 1 325 m), Les Pontet (Doubs, 1 025 m). La donnée la plus élevée se situe peut-être à Réallon (Alpes-de-Haute-Provence, 1 400 m), mais étant issue de pelotes de réjection collectées dans le clocher de l'église, l'altitude précise de l'habitat du Rat des moissons est inconnue. Dans les Hautes-Pyrénées, des ossements ont été trouvés dans des pelotes à Barèges, Luz-Saint-Sauveur, Beaucens, Laruns (Pyrénées-Atlantiques), des communes qui s'étagent respectivement entre 677 – 3 194 m, 1 070 – 3 087 m, 434 – 2 637 m et 458 – 2 973 m d'altitude. Un spécimen ancien a été collecté à Bonneval-Tarentaise, sans précision du lieu ; l'altitude moyenne de cette commune est 1 020 m.

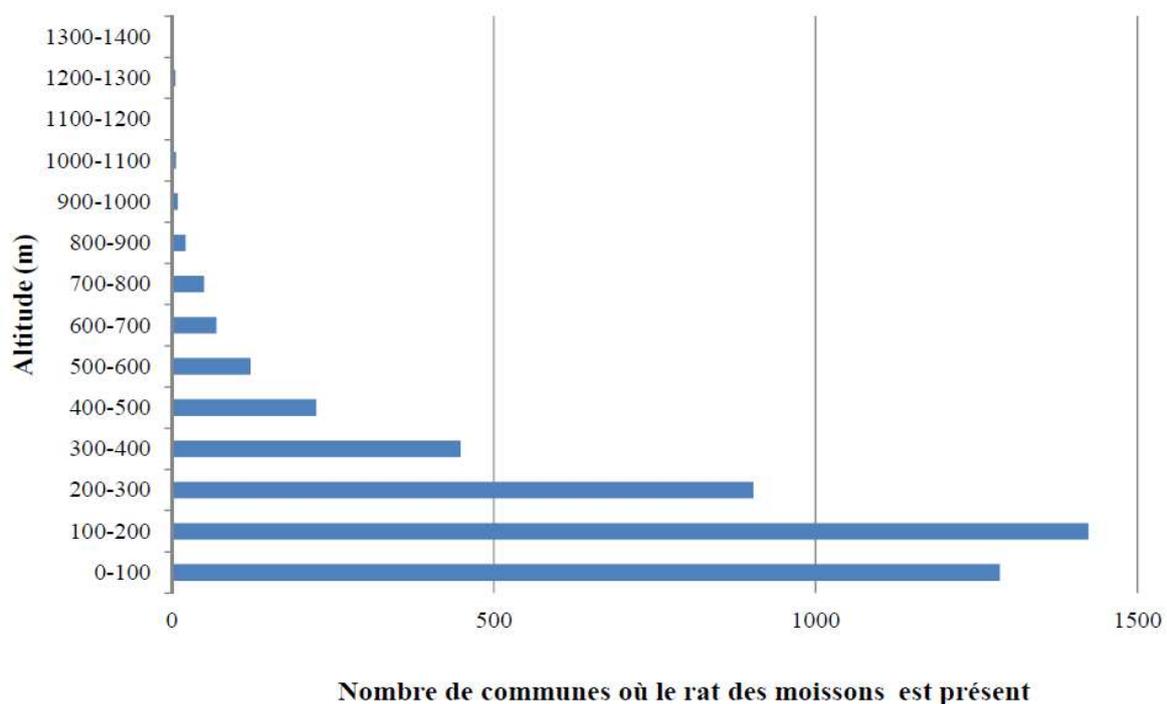
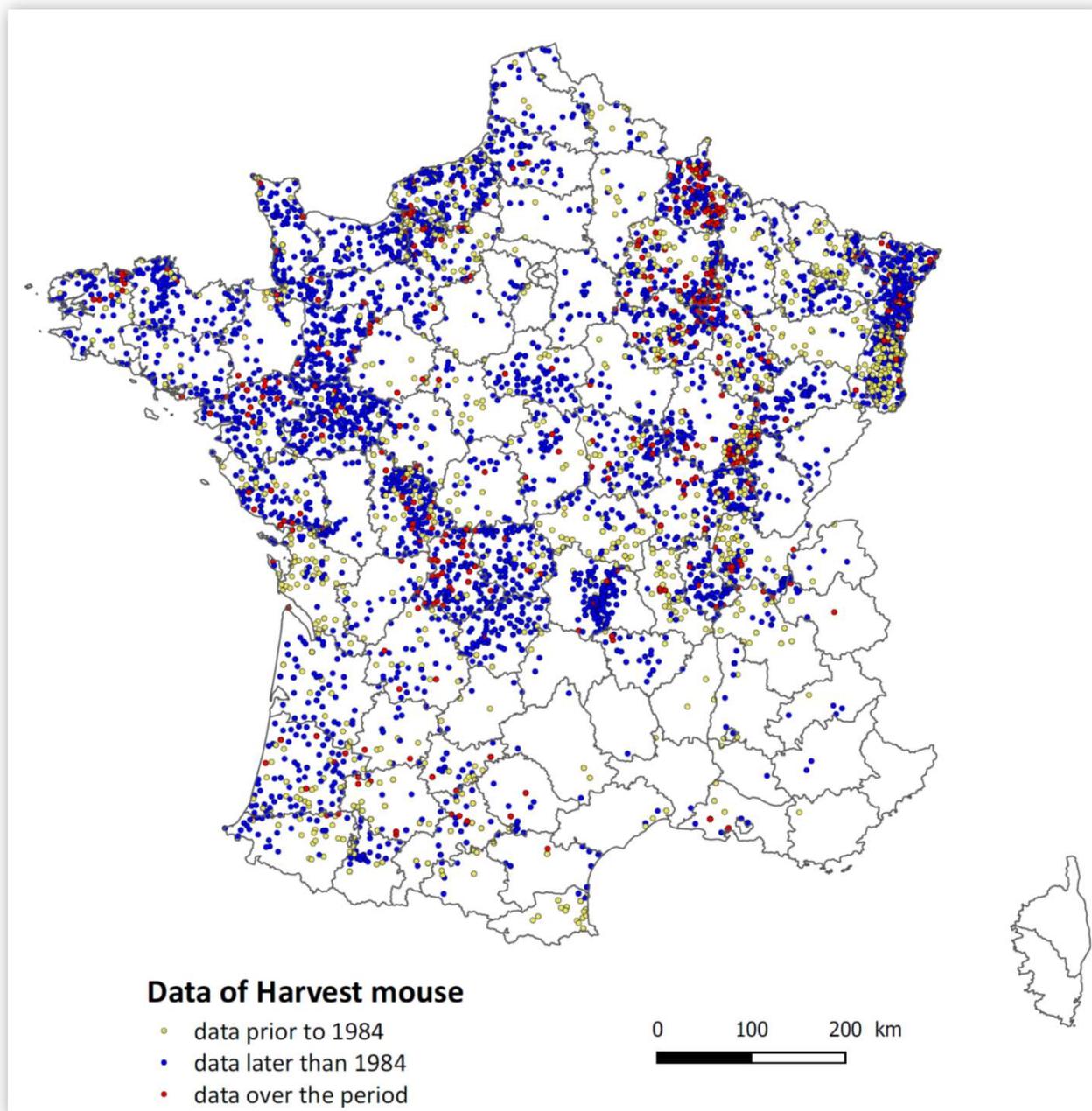


Figure 14 : Distribution altitudinale du Rat des moissons en France (Darinot 2018).

- **Répartition géographique**

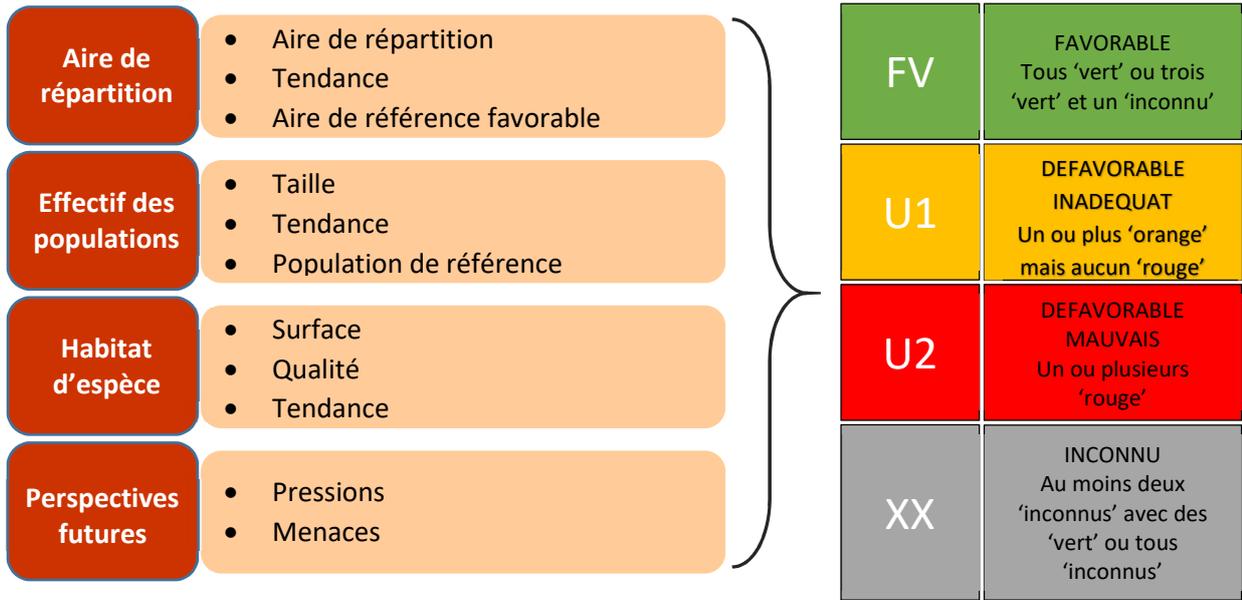
A l'issue de l'enquête nationale, sur les 6 386 données de présence validées, 4 880 sont postérieures à l'année 1984, année de parution de l'atlas des mammifères sauvages de France (Fayard 1984). Ces données correspondent à 3 210 communes où le Rat des moissons est présent, soit 9 % des communes de métropole, Corse non comprise. Ainsi, l'espèce occupe actuellement toute la France métropolitaine, à l'exception de la Corse, des Alpes-Maritimes et d'une partie de l'Île-de-France (carte 5). Le Rat des moissons vit dans certaines îles atlantiques comme l'île d'Oléron, l'île de Ré et l'île de Noirmoutier ; en revanche, il semble absent de Belle-Ile. Le Rat des moissons se répartit à travers les régions de façon plus ou moins dense et homogène, mais cette répartition reflète parfois davantage l'effort de prospection que l'effet de facteurs environnementaux. Il est particulièrement abondant en Alsace et dans tout le quart nord-est de la France (à l'exception du massif des Vosges) jusqu'en Bourgogne, dans le quart nord-ouest du pays et en particulier en Poitou-Limousin, dans les Pays-de-la-Loire et en Normandie. Il est plus rare dans les régions montagneuses, surtout dans les Alpes et les Pyrénées, et il devient sporadique dans le sud de la France. Incontestablement, le marais de Lavours est un des sites où le Rat des moissons est le plus abondant en métropole.



Carte 5 : Répartition connue du Rat des moissons en France avant / après 1984 (Darinet 2018).

- **Etat de conservation de l'espèce**

Au sens de la Directive Habitat-Faune-Flore, l'état de conservation favorable constitue l'objectif global à atteindre et à maintenir pour les espèces d'intérêt communautaire. Il peut être décrit comme une situation où une espèce prospère (aspects qualitatifs et quantitatifs), où les perspectives quant à la vitalité des populations de l'espèce sont favorables et où les éléments écologiques intrinsèques des écosystèmes d'accueil sont propices. L'évaluation de l'état de conservation inclut des éléments de diagnostic basés sur l'état présent et les évolutions futures de cet état, basées sur des menaces prévisibles et évaluables (INPN 2018). L'évaluation de l'état de conservation du Rat des moissons en France est réalisée selon le protocole européen et les critères utilisés pour le calcul de cet état de conservation sont présentés ci-dessous. Cette évaluation doit d'abord être faite à l'échelle de chaque région biogéographique, puis synthétisée à l'échelle de la France.



D'après Bensettiti et Puisauve 2015

		Région Atlantique	Région Continentale	Région Alpine	Région Méditerranéenne	Synthèse métropole
Aire de répartition	• Surface					
	• Tendance					
	• Aire de référence favorable					
Effectif des populations	• Taille					
	• Tendance					
	• Population de référence					
Habitat d'espèce	• Surface					
	• Qualité					
	• Tendance					
Perspectives futures	• Pressions					
	• Menaces					
Synthèse par régions biogéographiques						

- (1) Légère diminution en Ile-de-France, Poitou-Charentes, Picardie, voire Bretagne
- (2) Perte d'habitat due aux pratiques agricoles et détérioration des zones humides
- (3) Détérioration due à la fragmentation des habitats
- (4) Poursuite de la perte et de la dégradation des habitats

➤ **Etat de conservation « Défavorable inadéquat »**

- **Statut du Rat des moissons**

Réglementation

Le Rat des moissons n'est pas une espèce réglementée, ni au niveau européen, ni en France au titre de l'Arrêté du 23 avril 2007. Il n'est pas inclus dans la liste des mammifères nuisibles aux cultures (Arrêté du 31 juillet 2010). Il ne fait pas non plus partie des espèces chassables (Arrêté du 26 juin 1987).

Listes rouges

Monde

Liste rouge mondiale de l'UICN (évaluation 2008 et 2016)

LC

Liste rouge européenne de l'UICN (évaluation 2007)

LC

France

Liste rouge des mammifères continentaux de France métropolitaine (UICN 2009 et 2017)

Régions

Liste rouge des mammifères menacés en Alsace (2014)

LC

Liste rouge des mammifères sauvages d'Auvergne (2015)

DD

Liste rouge des mammifères hors Chiroptères de Bourgogne (2015)

NT

Liste rouge et Responsabilité biologique régionale Mammifères de Bretagne (2015)

DD

Liste rouge des mammifères de la région Centre (2013)

DD

Liste rouge des mammifères de Haute-Normandie (2013)

LC

Liste rouge de la faune menacée en Picardie (2016)

LC

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

LC : Least Concern, préoccupation mineure

DD : Données insuffisantes

NT : Quasi menacé

Listes d'espèces déterminantes

Le Rat des moissons est une espèce déterminante dans l'inventaire des Zones Naturelles d'Intérêt Floristique et Faunistique (ZNIEFF) de Bretagne (2004) et d'Ile-de-France (2018).

III. Objectifs de la thèse

Cette introduction générale a permis de contextualiser la thèse par rapport aux deux principaux sujets d'étude, à savoir le phénomène de dispersion qui est essentiel à la structuration génétique des populations et l'effet des inondations sur les populations de rongeurs. A la lumière des connaissances actuelles sur l'écologie du Rat des moissons, rappelées en introduction, cette thèse a pour objectifs :

(1) de déterminer les capacités de déplacements et de dispersion du Rat des moissons.

Il s'agira de vérifier que l'espèce présente effectivement de bonnes capacités de dispersion, comme cela est mentionné dans la littérature, mais dans des études déjà anciennes et sans protocole dédié à cette question précise. L'originalité méthodologique repose sur la combinaison d'observations directes (capture-marquage-recapture, radiopistage) et d'inférences génétiques basées sur le polymorphisme des microsatellites disponibles pour le Rat des moissons. Les résultats forment le chapitre C. II. 1., page 104.

(2) d'évaluer l'effet des inondations sur les déplacements individuels.

Les inondations sont des perturbations qui affectent beaucoup les peuplements de petits mammifères en place, mais compte-tenu de sa biologie particulière (déplacements en hauteur dans la végétation, grandes capacités de déplacements), le Rat des moissons présente peut-être un comportement différent des autres espèces, avec des conséquences sur la structuration génétique des populations inondées. Afin d'étudier le comportement des Rats des moissons au cours d'une séquence hydraulique complète (avant l'inondation, pendant la montée des eaux, pendant les hautes eaux et après la crue), plusieurs méthodes de terrain, complémentaires entre elles, ont été mise en œuvre dans un site expérimental unique au cours de six années consécutives, avec plusieurs inondations chaque année d'intensité variable. Les résultats sont présentés dans le chapitre C. II. 2., page 125.

(3) d'identifier la structure génétique d'une population de Rats des moissons à l'échelle d'un paysage.

A l'échelle d'un paysage, une population de Rats des moissons est-elle unique ou subdivisée avec des flux géniques entre sous-populations ? Quels effets peuvent avoir les caractéristiques du paysage sur les flux de gènes chez cette espèce ? Pour répondre à ces questions, j'ai étudié la diversité génétique de plusieurs populations de Rats des moissons à différentes échelles spatiales, grâce à un ensemble de marqueurs moléculaires dont certains ont été spécialement mis au point pour cette étude. Les résultats constituent un article dans le chapitre C. III., page 141.

Les deux premiers objectifs (1) et (2) nécessitent de mettre en œuvre un certain nombre de techniques expérimentales sur le terrain, dont certaines sont adaptées à la petite taille de l'espèce et à son écologie particulière : ces techniques font l'objet d'un chapitre propre (chapitre B. page 54).

Enfin, en forme de synthèse, je tenterai de tirer des enseignements plus généraux à partir de cette étude particulière consacrée au Rat des moissons, pour la prise en compte de la génétique dans la conservation de la nature.

B. DIFFERENTES TECHNIQUES POUR L'ÉTUDE DU RAT DES MOISSONS SUR LE TERRAIN

I. Nécessité de mettre au point des méthodes adaptées à cette espèce

Dans le cadre de cette thèse, je suis amené à étudier l'occupation spatiale et les déplacements des Rats des moissons dans un habitat principal, la roselière dense. Les techniques d'étude classiques des petits mammifères fonctionnent *a priori*, sauf que d'une part, le Rat des moissons présente plusieurs particularités biologiques qui nécessitent des adaptations pour la capture des individus, leur marquage et le suivi spatial, et que d'autre part, la roselière dense est un milieu impénétrable qui complique énormément les manipulations.

- Le Rat des moissons se déplace au sol mais également en hauteur dans la végétation épaisse, surtout en été. Le piégeage avec des pièges-trappe doit s'adapter à ce comportement, en plaçant des pièges surélevés quand la végétation le permet.
- Le Rat des moissons est le plus petit rongeur d'Europe, ce qui entraîne des contraintes fortes :
 - son poids (6 – 8 g pour un adulte) est un handicap pour la télémétrie, nécessitant des émetteurs réduits au minimum mais à la durée de vie et à la portée forcément limitées ;
 - sa petite taille ne permet pas d'utiliser de boucles auriculaires pour le marquage individuel ; il faut soit marquer le pelage par tonte des poils, soit utiliser les plus petits transpondeurs du marché, avec une technique d'injection qui doit être très précise.
- La roselière dense empêche l'observateur de se déplacer normalement, surtout s'il y a une épaisseur de litière sèche. C'est une contrainte forte pour le piégeage et le suivi télémétrique, qui nécessitent d'ouvrir des layons dans les roseaux puis de les entretenir régulièrement quand la végétation repousse (photo 4).



Photo 4 : Layon ouvert au taille-haie pour le piégeage dans une roselière dense du marais de Lavours (hauteur des roseaux 3 m, densité > 100 tiges / m²) © O. Billaud.

Différentes techniques de détection, de capture, de marquage individuel et de suivi spatial ont été testées dans le cadre de cette thèse (tab. 3). Quatre d'entre elles sont déjà utilisées pour l'étude des petits mammifères en général mais n'avaient jamais été appliquées au Rat des moissons sur le terrain (en l'état des études publiées) : détection par pièges-photos et caméra thermique, radio-identification et suivi télémétrique en roselière dense. Une autre technique est nouvelle : le suivi spatial par radar harmonique.

Tableau 3 : Liste des techniques d'étude de terrain existantes et appliquées au Rat des moissons.

Technique	Testé	Nouveau pour l'étude des petits mammifères	Nouveau pour l'étude du Rat des moissons
Détection des individus			
Piège-photographique	oui	non	oui
Détection thermique	oui	non	oui
<i>Tubes de nourrissage (bait-tubes)</i>	<i>non</i>	<i>non</i>	<i>?</i>
<i>Tubes collecteurs de poils (hair-tubes)</i>	<i>non</i>	<i>non</i>	<i>?</i>
<i>Faux nids en balle de tennis</i>	<i>non</i>	<i>non</i>	<i>non</i>
<i>ADN issu de fèces ou de poils</i>	<i>non</i>	<i>non</i>	<i>non</i>
<i>Odeur (avec chien dressé)</i>	<i>non</i>	<i>non</i>	<i>non</i>
Capture			
Pièges surélevés	oui	non	non
Marquage individuel			
Tonte du pelage	oui	non	non
Tatouage	oui	non	oui
Radio-identification	oui	non	oui (sur le terrain)
<i>Boucles auriculaires</i>	<i>non</i>	<i>non</i>	<i>impossible</i>
<i>Amputation de phalanges</i>	<i>non</i>	<i>non (à proscrire !)</i>	<i>non (à proscrire !)</i>
Suivi spatial			
Radiopistage	oui	non	oui (roselière dense)
Radar harmonique	oui	oui	oui
Poudre fluorescente	<i>non</i>	<i>non</i>	oui
<i>Isotopes radioactifs</i>	<i>non</i>	<i>non (à proscrire !)</i>	<i>non (à proscrire !)</i>

II. Présentation des méthodes testées

1. Méthodes de détection des individus

1.1. Pièges photographiques

Contexte

Les méthodes passives de détection des petits mammifères, comme les pièges-photos, sont beaucoup moins utilisées et développées que les méthodes de captures avec trappes. Pourtant, les pièges-photos présentent des avantages :

- ils n'entraînent aucune blessure aux animaux ;
- ils ne nécessitent pas d'être visités chaque jour comme les pièges-trappes, ce qui est très intéressant dans une roselière dense où le cheminement est difficile ;
- ils peuvent détecter plus d'un individu par nuit-piège, ce qui est impossible avec un piège-trappe qui se referme sur l'individu capturé (McCleery *et al.* 2014).

Par ailleurs, les pièges-photos permettent d'améliorer nos connaissances sur les rythmes d'activité des petits mammifères, sur leur comportement et sur les interactions entre espèces. Cependant, il est parfois difficile d'identifier les espèces et de reconnaître les individus avec un piège-photos, et le flash peut perturber certains animaux. Techniquement, la masse d'un animal et sa distance avec le piège-photo vont déterminer la quantité de radiations infrarouges émises et détectées par le capteur de l'appareil (Hobbs et Brehme 2017). Par conséquent, le Rat des moissons figure parmi les mammifères les plus difficiles à détecter, et il n'existe en effet aucune étude scientifique publiée, sauf la mention dans le Surrey (Grande-Bretagne) d'un essai infructueux (Williams 2015).

Objectifs

- 1) Vérifier s'il est possible de prendre des photos et des vidéos de Rat des moissons à l'aide d'un piège-photos ;
- 2) Observer son rythme d'activité en été et en hiver.

Méthode

Des pièges-photos ont été disposés dans la roselière du marais de Lavours (45.80922 N 5.75105 E) sur deux périodes, en du 4 au 15 décembre 2016 et du 16 au 25 août 2017. A chaque période, le dispositif comprenait deux doublets « piège-photos + planchette d'agrainage », les doublets étant espacés de 10 mètres (photo 5) :

- les pièges-photos de marque Reconyx, modèle Ultrafire, étaient posés sur des piquets en plastique de 60 cm de haut ;
- les planchettes étaient placées à 80 cm devant chaque appareil, fixées à des piquets en plastique de même hauteur ;
- des graines (mélange de millet, tournesol, blé, maïs concassé) étaient régulièrement rechargées sur ces planchettes.

Le nombre d'occurrences des animaux est comptabilisé chaque heure : une occurrence est la présence d'un individu d'une espèce, pendant une période continue, séparée d'une autre période par un délai d'au moins 10 minutes. Le nombre d'occurrences reflète l'intensité de l'activité des individus qui sont attirés par les graines. Cependant, un biais peut exister entre l'hiver où le manque de nourriture pousse les rongeurs à utiliser davantage les graines offertes que l'été, quand ils peuvent plus facilement trouver leur nourriture dans leur environnement.



Photo 5 : Piège photographique installé devant un poste de nourrissage (marais de Lavours) © F. Darinot.

Résultats

L'un des deux pièges-photos n'a pas fonctionné en août 2017. L'identification des mulots sur les photos et les vidéos n'est pas possible : on ne peut pas trancher entre le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) et le Mulot à collier (*A. flavicollis*), qui tous deux vivent dans la roselière. Les Rats des moissons, en revanche, s'identifient aisément (tab. 4). On ne peut pas non plus individualiser les animaux, même si certains présentent des particularités qui laissent penser qu'il s'agit du même individu (taille, comportement sur les vidéos).

Tableau 4 : Nombre d'occurrences des espèces identifiées avec les pièges-photos.

Espèce	4 – 15 décembre 2016	16 – 25 août 2017	Total
	2 pièges-photos, 12 nuits 24 nuits-pièges	1 piège-photos, 10 nuits 10 nuits-pièges	
Rat des moissons (<i>Micromys minutus</i>)	395	105	500
Mulot (<i>Apodemus sp.</i>)	88	57	145
Total	483	162	645

Afin d'estimer le rythme d'activité du Rat des moissons et du mulot, il est possible de calculer des pourcentages d'occurrences par tranches horaires, en décembre et en août. On utilise les heures des prises de vues, rapportées au temps universel coordonné (UTC) pour pouvoir comparer les données hivernales et estivales (fig. 15).

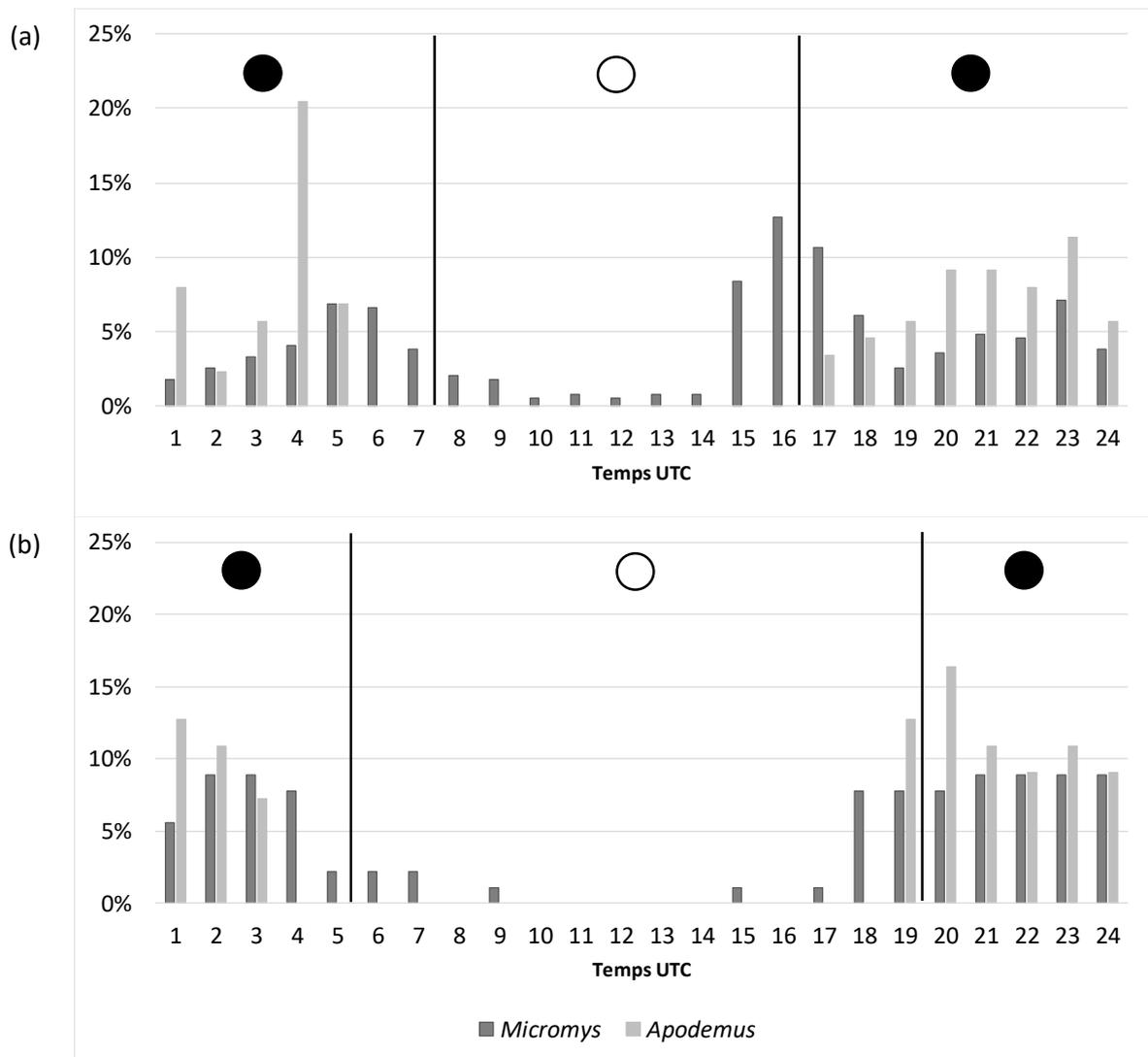


Figure 15 : Rythmes d'activité du Rat des moissons et du mulot (*Apodemus* sp.) en décembre (a) et en août (b), dans une roselière du marais de Lavours.

Discussion

Il est possible de photographier et de réaliser de courtes vidéos de Rat des moissons dans son milieu naturel à l'aide de pièges photographiques classiques. Il conviendrait d'allonger la distance entre le sujet (animaux perchés sur la planchette) et l'appareil jusqu'à 1 mètre afin d'améliorer la netteté des images, en veillant à ne pas perdre la détection des animaux. Les séquences vidéo permettent d'observer les interactions entre espèces sur le lieu de nourrissage, ce qui est impossible par d'autres techniques et très aléatoire par l'observation directe dans la nature. Cependant, il est quasiment impossible de différencier entre eux les individus photographiés, ce qui rend cette technique inadaptée au dénombrement des individus.

Concernant le deuxième objectif de l'expérience, les pièges-photos ont permis d'établir des rythmes d'activités grâce à un nombre suffisant d'occurrences des animaux. En hiver, avec des jours longs de neuf heures, on observe deux pics d'activité, à l'aube et surtout en fin de journée ; une troisième période d'activité semble exister vers minuit. En été, avec des jours de 14 heures, le rythme d'activité du Rat des moissons semble assez constant tout au long de la nuit. Ceci contredit l'observation de Cross (1970), qui relève des périodes d'activité plus longues et plus espacées pendant les jours courts. Par ailleurs, on remarque que le Rat

des moissons est bien actif en journée, surtout en hiver : le manque de nourriture et des besoins en énergie accrus le forcent probablement à allonger le temps consacré à la recherche de nourriture. Par comparaison, le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) est franchement nocturne.

Le rythme d'activité du Rat des moissons a très tôt été étudié, surtout en captivité (Smirnov 1957, Saint-Girons 1959, Gelmroth 1959, Cross 1970, Gorecki 1971). Chez cette espèce, tous ces auteurs s'accordent sur la grande variabilité individuelle des rythmes circadiens. Le Rat des moissons est actif de jour comme de nuit, mais davantage la nuit (Cross 1970). En captivité, deux pics d'activité ressortent clairement, l'un au crépuscule et l'autre au lever du jour (Trout 1978b). On retrouve ces pics dans notre période hivernale mais pas en été.

Conclusion

Les pièges photographiques sont des outils très intéressants pour l'étude des Rats des moissons dans son environnement naturel. Des applications peuvent être testées notamment en période d'inondation, quand il est difficile d'installer des pièges-trappe et de les relever régulièrement.

1.2. Détection thermique

Contexte

Le recours à l'imagerie infrarouge pour détecter la présence de mammifères a été testé par plusieurs auteurs sur des grands herbivores, des carnivores, des écureuils et des lièvres (Boostr *et al.* 1994, Swann *et al.* 2004, Cilulko *et al.* 2013). Seuls Boonstra *et al.* (2004) ont testé avec succès la détection thermique sur un petit mammifère, la souris sauteuse des champs (*Zapus hudsonius*) qui pèse 18 g. C'est une technique complémentaire et plus rapide que le piégeage, qui permet d'autres approches, comme la reconnaissance des nids et des terriers occupés.

Cependant, elle présente plusieurs limitations :

- Afin d'obtenir un bon contraste thermique entre l'animal et son environnement, le suivi doit se faire à certains moments de la journée ou de la nuit, par températures plus basses que la température corporelle ;
- La détection de certains animaux au nid ou dans leur terrier ne fonctionne pas quand la fourrure et le nid sont trop isolants ;
- Certains objets peuvent absorber et émettre des radiations infrarouges, même quand la température ambiante est basse ;
- Les radiations infrarouges pénètrent mal dans la végétation et peuvent limiter la détection d'un animal.

L'imagerie infrarouge n'a pas encore été testée sur un mammifère aussi petit que le Rat des moissons et dans une végétation aussi dense qu'une haute roselière, *a priori* peu perméable aux radiations infrarouges.

Objectifs

- Vérifier s'il est possible d'utiliser l'imagerie infrarouge pour détecter et identifier les Rats des moissons dans une roselière dense.
- Détecter la présence de Rat des moissons dans des nids, grâce à la chaleur dégagée par leur occupant.

Méthode

Deux types de caméras infrarouge ont été utilisées dans le marais de Lavours pour rechercher les Rats des moissons et leurs nids : une caméra Flir b50® en février 2016 et une caméra plus performante Flir T600® en janvier 2017 (photo 6).

Pour le test de détection des Rats des moissons, les essais se sont déroulés dans une roselière dense du marais de Lavours (coordonnées centrales 45.80922 N 5.75105 E) en suivant à pied les layons ouverts dans la végétation. Quelques incursions ont été faites dans la roselière depuis ces layons, sur une dizaine de mètres tout au plus (milieu impénétrable).

Les 27 et 28 février 2016, la prospection des animaux et des nids s'est faite en trois temps (carte 6) :

- ① parcours de 16h à 18h : essai en plein jour, temps ensoleillé sans nuage, 12°C
- ② parcours de 19h30 à 21h30 : nuit claire, vent nul, 3°C
- ③ parcours de 5h15 à 9h30 : nuit claire, vent jusqu'à 6h30, -3°C

Le 20 janvier 2017, la prospection s'est déroulée de 6h à 8h (parcours ④ sur la carte) par -14°C, vent nul. L'émissivité des caméras était réglée sur 0.96.

Carte 6 : Parcours effectués en 2016 et 2017 pour la recherche des Rats des moissons et de la mesure de la température des nids par caméra thermique.

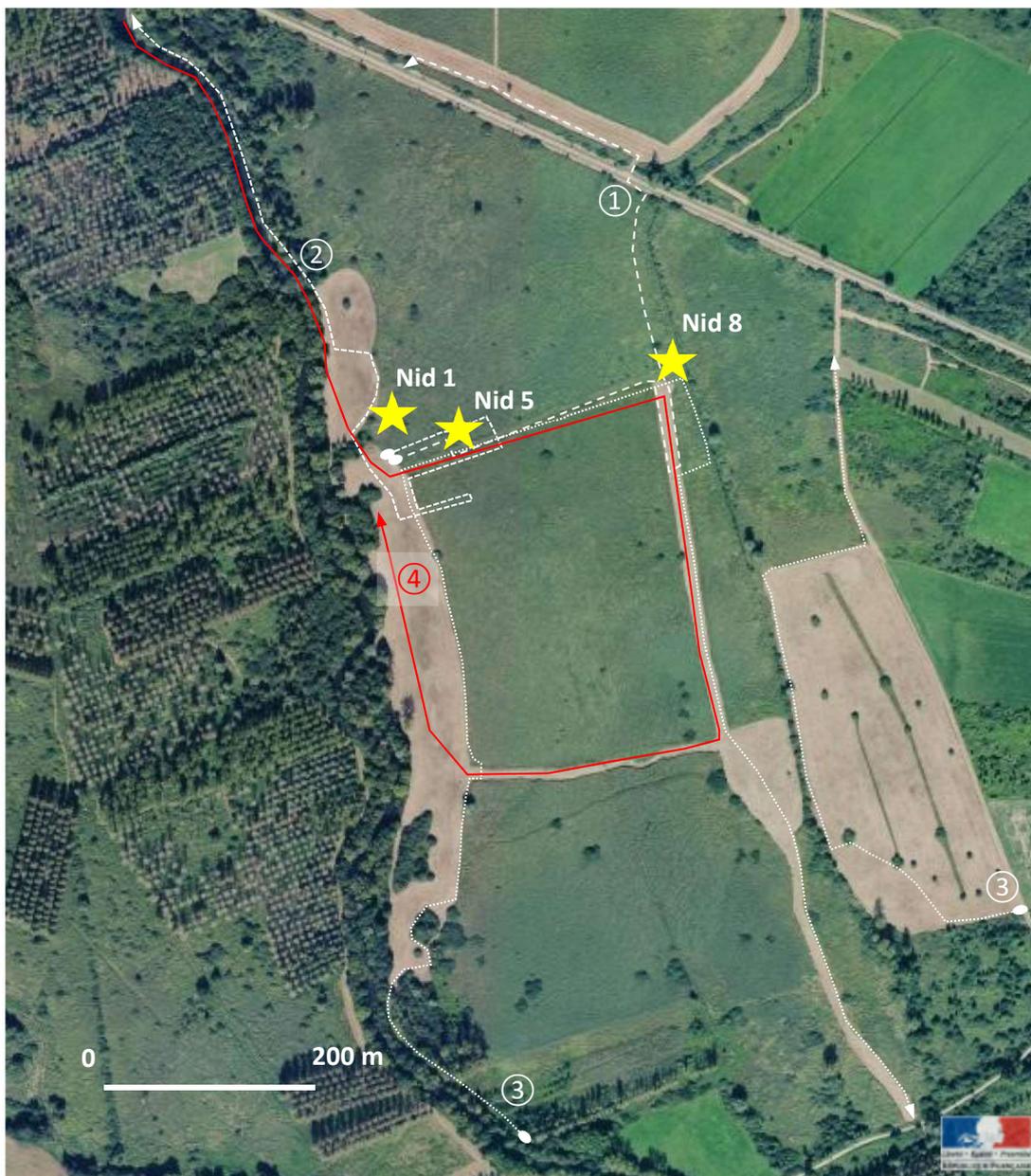




Photo 6 : Caméras infrarouge utilisées pour les tests : Flir b50 (à gauche © F. Darinot) et Flir T600 (à droite © Flir).

La mesure de la chaleur des nids s'est déroulée les 18 et 24 janvier 2017, dans la même roselière où huit nids avaient été repérés en décembre 2016 et dont l'activité de trois d'entre eux avait été surveillée avec un piège-photos du 19.12.16 au 05.01.17. Ces trois nids ont été choisis pour le test de température, (carte 5) :

- Nid 1 : pas d'activité observée au piège-photos
- Nid 5 : idem
- Nid 8 : 1 Troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*) entre le 23.12.16 ; 2 Rats des moissons entrent dans le nid respectivement les 02.01.17 et 05.01.17

Les 18 et 24 janvier 2017, le temps était sec, sans vent, avec une température au moment des tests égale respectivement à -2°C et -5°C .

Résultats

- **Détection des Rats des moissons**

En 2016, en fin d'après-midi, les surfaces des roseaux exposées au soleil étaient chaudes et renvoyaient un signal qui brouillaient l'image en infrarouge. Des petits mammifères qui ont une température corporelle d'environ 37°C auraient été impossibles à détecter. De nuit, les températures de l'air et des supports étaient très basses et offraient un fort contraste avec le corps des animaux. Au total, quatre petits mammifères et deux oiseaux ont été détectés. Situés à environ 3 m de l'observateur, ils renvoient un point très lumineux sur l'écran (photos 7 et 8). Leur comportement de fuite permet de les différencier : les petits mammifères descendent lentement le long d'une tige de roseau, tandis que les oiseaux s'envolent brusquement en poussant un cri. L'image ne permet pas d'identifier les espèces, mais seuls un Rat des moissons ou un mulot peuvent grimper si haut sur un roseau (les muscardins sont en hibernation à cette époque et il n'y a pas de Souris grise (*Mus musculus*) dans cette roselière). Les oiseaux ont été identifiés comme des Merles (*Turdus merula*) grâce à leur cri.

En janvier 2017, la caméra plus performante (Flir T600) a fourni des images plus nettes de deux petits mammifères, par grand froid (-14°C), sans toutefois permettre l'identification de l'espèce (photos 9 et 10). Ce sont les piégeages menés en parallèles permettant d'écartier la présence de tout autre espèce qu'un Rat des moissons.

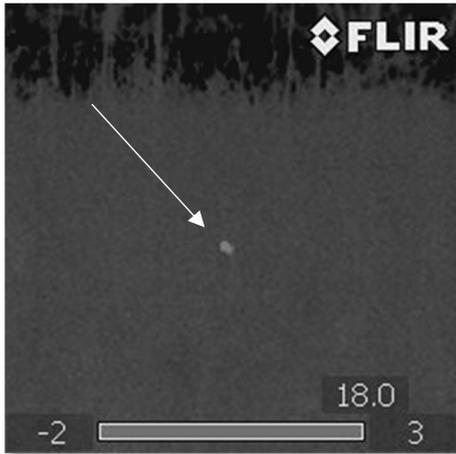


Photo 7 : Rat des moissons ou mulot à environ 3 mètres (20h07) © F. Darinot.

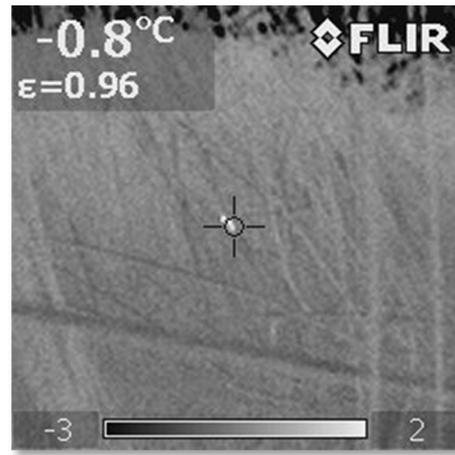


Photo 8 : Merle (*Turdus merula*) à environ 3 mètres (6h55) © F. Darinot.

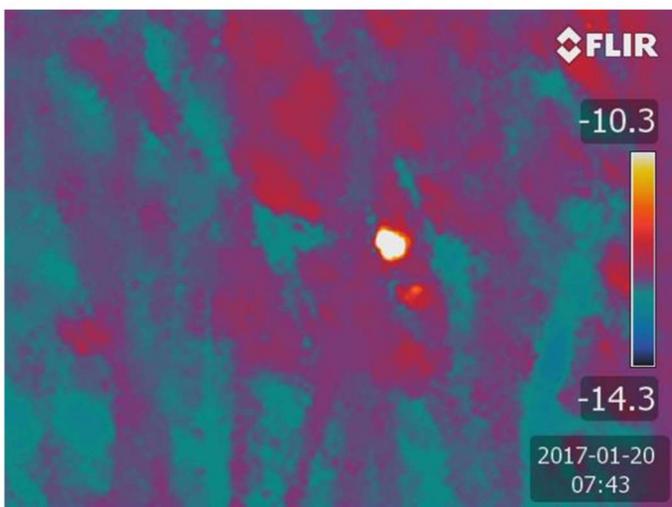


Photo 9 : Rat des moissons à 1,50 m de haut sur une tige de Phragmite à 3 m de distance, température de l'air -14 °C, fin de nuit, 20 janvier 2017 © F. Darinot.

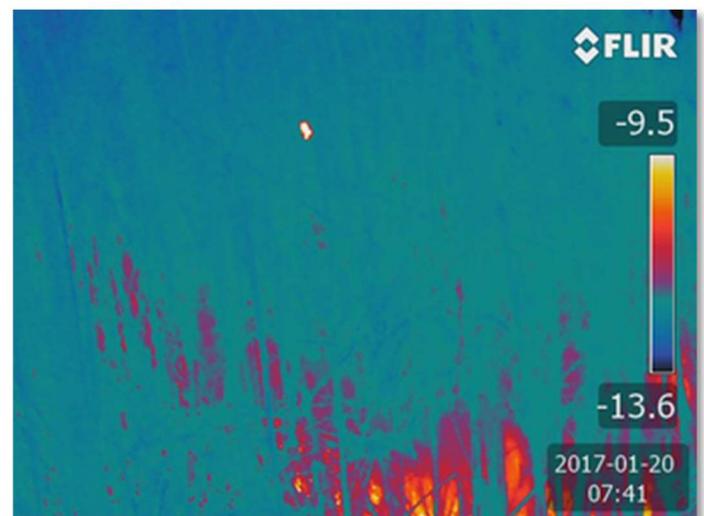
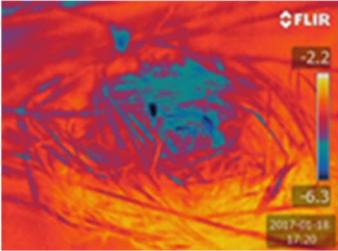
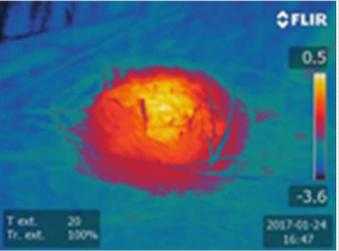
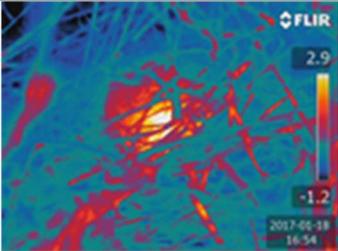
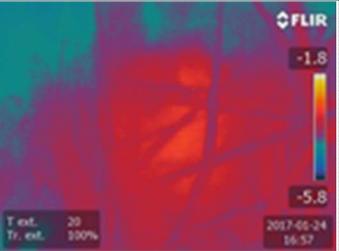
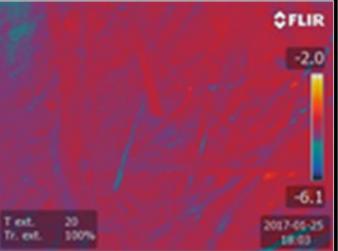
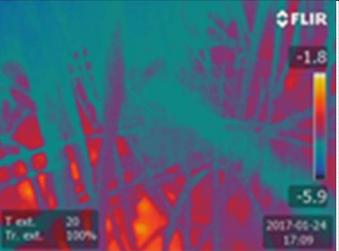
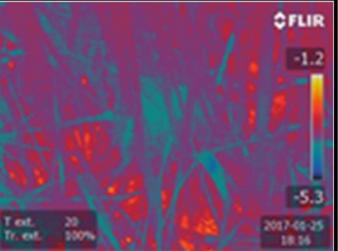


Photo 10 : Rat des moissons à 2 m de haut sur une tige de Phragmite à 4 m de distance, température de l'air -14 °C, fin de nuit, 20 janvier 2017 © F. Darinot.

- **Mesure de la température des nids**

Ces tests sont très sommaires, mais ils montrent que les nids peuvent avoir une température différente de la température ambiante. Huit mesures de températures ont été réalisées sur trois nids entre 15h53 et 17h30 sur deux jours (tab. 5). La température d'un nid peut varier entre le 18 et le 24 janvier à la même heure (nid n°8) et au cours d'un même après-midi en une heure (nid n°5). Le 18 janvier, entre 15h53 et 16h20, les nids n°5 et 8 sont plus chauds que la végétation, alors que le nid n°1 est plus froid ; l'écart de température mesuré est égal à 4 °C dans les deux cas. Les températures sont toujours basses et le nid le plus chaud ne fait que 2.9 °C à sa surface. Certains nids chauds présentent nettement un gradient de température positif vers leur centre (nid n° 1 le 24.01, nid n° 5 le 18.01) et non une température uniforme sur toute leur surface. Aucun animal n'occupait les nids au moment des mesures : tous ont été vérifiés à l'aide d'une tige de roseau introduite dedans, et non avec un doigt qui aurait laissé une empreinte infrarouge très intense.

Tableau 5 : Résultats des mesures de température de 3 nids à deux dates et pour différentes heures de l'après-midi (écart de température entre le nid et son environnement).

Nid	18-janv	24-janv	
1	 <p>16h20 froid (- 4°C)</p>	 <p>15h45 chaud (+ 4°)</p>	
5	 <p>15h53 chaud (+ 4°)</p>	 <p>15h57 chaud (+ 4°)</p>	 <p>17h03 froid (- 4°)</p>
8	 <p>16h09 chaud (+ 4°)</p>	 <p>16h10 froid (- 4°)</p>	 <p>17h16 froid (- 4°)</p>

Discussion

Dans une roselière dense, la caméra infrarouge est un outil intéressant pour localiser les petits mammifères, même aussi petits qu'un Rat des moissons, mais sa sensibilité ne dépasse pas 4 à 5 mètres. On ne peut donc pas réaliser de véritables comptages de population comme pour les grands mammifères, car il faudrait prospecter systématiquement la roselière avec toutes les difficultés de progression liée à ce type de milieu. Par ailleurs, la silhouette de l'animal à l'écran ne permet pas d'identifier l'espèce, ni même de différencier un rongeur d'un passereau ; en revanche, leur comportement de fuite est différent, le passereau s'envolant alors que le rongeur descend doucement le long du roseau. Comme l'ont déjà rapporté certains auteurs, la détection thermique est intéressante pour connaître le comportement des animaux : dans le cas du Rat des moissons, cette technique a permis de montrer que les individus se déplacent à découvert par des températures extrêmement basses (- 14 °C).

Les mesures de température montrent que certains nids étaient très probablement occupés avant l'arrivée de l'observateur : ce sont les nids chauds avec un cœur plus chaud que le pourtour. S'ils avaient simplement été chauffés par le soleil, ils auraient une température uniforme. Par ailleurs, le nid chaud n°8 était complètement abrité du soleil et sa chaleur était forcément d'origine interne. On peut émettre l'hypothèse que les occupants étaient des Rats des moissons, puisque les piégeages menés en parallèles n'ont révélé que la présence de cette espèce dans la roselière à cette période-là. De plus, le nid n°1 a déjà été occupé par un Rat des moissons le 4 janvier précédent (photo 11). Il semble improbable qu'un Roitelet mignon puisse occuper un nid de jour, cet oiseau étant susceptible d'entrer dans un nid de Rat des moissons, comme cela a été observé lors d'une précédente expérience. Par ailleurs, les températures des nids sont toujours basses et les écarts de température entre le nid et son environnement sont toujours faibles : 4 °C. Il est donc probable que les nids se sont vidés de leur occupant un certain temps avant l'arrivée de l'observateur, un temps suffisant pour que la température baisse jusqu'à 2.9 °C au maximum. Ou bien les nids sont très isolants et leur température extérieure reste basse, même occupés par un petit mammifère. Compte-tenu du rythme d'activité d'un Rat des moissons en hiver, les nids servent de repos pendant la journée et peuvent être quittés dès 15 h. Une nouvelle série de mesures devrait être réalisée pour mieux comprendre le déterminisme de la chaleur des nids : il faudrait davantage de nids, avec des mesures de température tout au long de la journée, couplées avec des pièges-photos pour connaître l'espèce qui occupe les nids.



**Photo 11 : Rat des moissons entrant le nid n°1 (4 janvier 2017, 22:59, température de l'air 0° C)
© F. Darinot.**

Conclusion

Au final, l'intérêt de la détection thermique s'avère assez limité pour savoir si des petits mammifères vivent dans la roselière : le piégeage et les pièges-photos sont plus efficaces et plus précis. Cette technique peut néanmoins apporter des informations complémentaires sur le comportement des animaux. Concernant la détection des nids, la caméra thermique est un outil très intéressant qui peut être utilisée dans diverses études de terrain.

Remerciements

Je remercie Benjamin Allegrini et Mathias Redouté de l'Agence Naturalia (Baillargues) pour le prêt de la caméra thermique Flir T600 ainsi que Véronique Hanin et Patricia Verwaerde du CNRS pour leur efficacité dans l'établissement de la convention de prêt.

1.3. Mesure du pouvoir isolant des nids

Contexte

Dans le cadre d'une étude sur la dispersion du Rat des moissons, il est important de connaître la perméabilité des habitats qui composent le paysage, à différentes saisons. Dans le cas du marais de Lavours, la roselière est un des habitats principaux du Rat des moissons, pour la reproduction mais aussi pour l'hivernage. En effet, on a montré que certains individus restent dans la roselière en hiver, même pendant les inondations. Quelles ressources peuvent-ils trouver dans un tel habitat à cette saison ? La question des gîtes est particulièrement cruciale, car les abris habituellement occupés en hiver n'existent pas à cause des inondations : il n'y a pas de galeries d'autres rongeurs que les Rats des moissons pourraient utiliser et ils ne peuvent pas construire des nids au sol. On a montré cependant que le Rat des moissons réutilise les nids d'été aériens pour s'abriter en hiver. Les nids d'été jouent donc un rôle important dans la survie des individus en hiver, en limitant les pertes d'énergie des animaux. Toutefois, on peut s'interroger sur le pouvoir isolant des nids de Rat des moissons, vu leur petite taille et la faible épaisseur de leur paroi. Un nid est-il réellement isolant du froid, est-il vraiment un gîte efficace pour un Rat des moissons ?

Objectifs

- Mesurer la cinétique de refroidissement d'un corps chaud contenu dans un nid ;
- Mesurer le pouvoir isolant d'un nid d'été encore en place en hiver (nid sec).

Méthode

Cinq nids ont été prélevés dans une roselière du marais de Lavours au cours de l'été 2016, et conservés au sec. Le 26 janvier 2017, un protocole simple est mis en place pour déterminer le pouvoir isolant de ces cinq nids. Au laboratoire, 10 ml d'eau à 42 °C sont versés dans des piluliers en verre préalablement conservés à température ambiante de la pièce (22 °C) ; l'eau est plus chaude que la température corporelle d'un Rat des moissons (la température du cerveau peut varier de 34,3 à 37,4 °C in Tegowska 1991) pour qu'elle ne se refroidisse pas en-dessous de celle-ci avant de commencer les mesures. La masse moyenne d'un Rat des moissons est de 7 g, équivalant à un volume moyen du corps égal à 7 ml si l'on considère que la masse volumique d'un animal est égale à 1 ; un volume de 10 ml correspond à un gros Rat des moissons. Dehors, par une température de 0,1 à 0,5 °C, sans vent et à l'ombre, les piluliers sont rapidement insérés dans les nids (photo 12) ; un sixième pilulier rempli d'eau chaude reste exposé à l'air ambiant (témoin). Ces conditions simulent celles d'une roselière dense où les nids ne sont pas exposés au soleil. Toutes les 5 min, la température est mesurée dans chaque pilulier et dans l'air ambiant à l'aide d'un thermomètre sonde TFA thermojack® (photo 13).



Photo 12 : Insertion du pilulier rempli d'eau chaude dans un nid sec.



Photo 13 : Mesure de la température de l'eau dans les nids.

Résultats

Les cinq nids sont des petits nids individuels, différents des nids de mise-bas et d'élevage qui sont deux fois plus gros. Ils présentent les caractéristiques suivantes :

	Diam. Ext (mm)	Vol. ext (cm ³)	Diam. Int (mm)	Vol. int (cm ³)	Epaisseur moy. Paroi (mm)	Masse (g)
Nid 1	70	179.5	26.8	10.1	21.6	8
Nid 2	65	143.7	30.6	15.0	17.2	4
Nid 3	65	143.7	30.2	14.4	17.4	5
Nid 4	80	267.9	30.8	15.3	24.6	9
Nid 5	70	179.5	33.2	19.2	18.4	6
moyenne	70	182.9	30.3	14.8	19.8	6.4

On remarque que le volume intérieur d'un nid correspond à environ deux fois le volume d'un Rat des moissons adulte, ce qui est tout à fait plausible si l'on considère que l'animal a besoin d'espace pour bouger dans son nid.

- **Cinétique de refroidissement d'un corps chaud contenu dans un nid**

Par une température extérieure de 0,4 °C, l'eau se refroidit moins vite dans les nids qu'à l'air libre (fig. 16) :

- après 25 min, l'eau est encore à 14 °C contre 3,4 °C à l'air ;
- après 65 min, sa température tombe à 4,6 °C contre 1 °C à l'air.

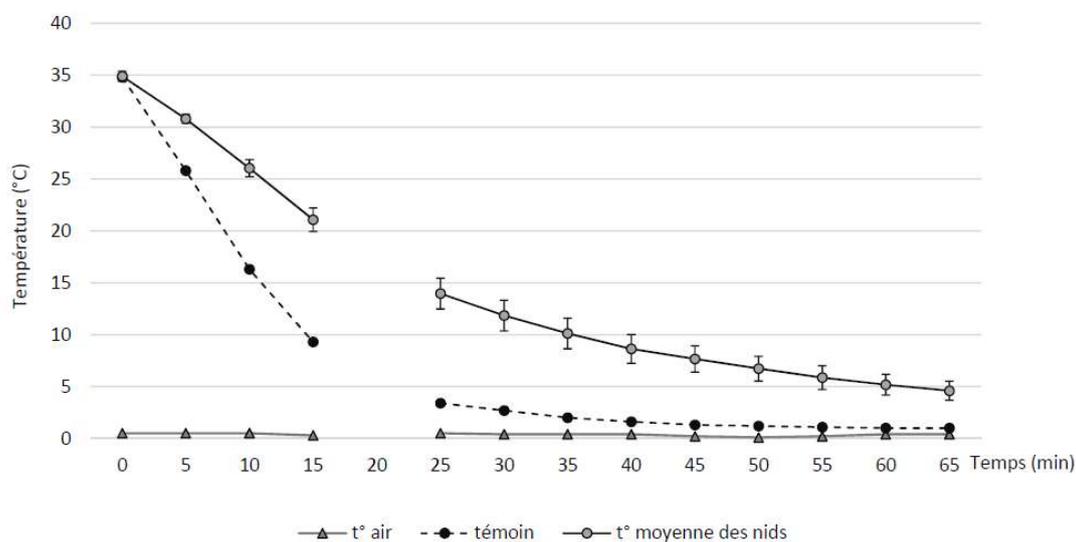


Figure 16 : Evolution de la température de l'eau dans les nids, à l'air libre et de la température de l'air ambiant au cours du temps.

- **Pouvoir isolant des nids d'été en hiver (nid sec)**

Le pouvoir isolant d'un matériau peut se mesurer grâce à sa conductivité thermique λ : plus λ est élevé, moins le matériau est isolant. La conductivité thermique d'un matériau dépend de la relation entre le flux de chaleur qui traverse ce matériau et le gradient de température ΔT qu'il génère.

La conductivité thermique pour le matériau du nid s'exprime par la relation (1), pour un corps sphérique entre une paroi intérieure, la cavité du nid et une paroi extérieure.

$$\lambda = \frac{r_{ext} - r_{int}}{R_{Th} \pi r_{ext} r_{int}} \quad (1)$$

d'où

$$R_{Th} = \frac{r_{ext} - r_{int}}{\lambda \pi r_{ext} r_{int}}$$

La résistance thermique R_{Th} quantifie l'opposition au flux thermique entre deux isothermes. On suppose ici que chacune des deux parois est isotherme. On a :

$$R_{Th} = \frac{\Delta T}{\emptyset}$$

où \emptyset est le flux thermique en w.

Le flux thermique est quantifié par la variation de l'énergie thermique du corps (le pilulier rempli d'eau chaude) au centre du nid. On a :

$$\emptyset = \frac{\partial \Delta U(t)}{\partial t} \quad \text{d'où} \quad R_{Th} = \frac{\Delta T(t)}{\frac{\partial \Delta U(t)}{\partial t}}$$

Expérimentalement, on mesure la température au centre du nid et on fait l'hypothèse que cette température est homogène dans le corps (le pilulier). De cette façon on exprime le flux qui est négatif car sortant du nid par :

$$\Delta U(t) = -mCp\Delta T(t)$$

où m (kg) est la masse du corps au centre du nid,
 Cp (j/kg/°C) sa capacité calorifique,
 $\Delta T(t)$ (°C) la variation de la température de ce corps qui est mesurée.

d'où

$$R_{Th} = \frac{-\Delta U(t)/mCp}{\frac{\partial \Delta U(t)}{\partial t}}$$

La fonction $\Delta U(t)$ est de type exponentiel, ce qui se vérifie bien sur le tracé expérimental (fig. 17). On a :

$$\Delta U(t) = \beta e^{-\alpha t}$$

$$\frac{\partial \Delta U(t)}{\partial t} = -\alpha \beta e^{-\alpha t}$$

$$R_{Th} = \frac{1}{\alpha m Cp}$$

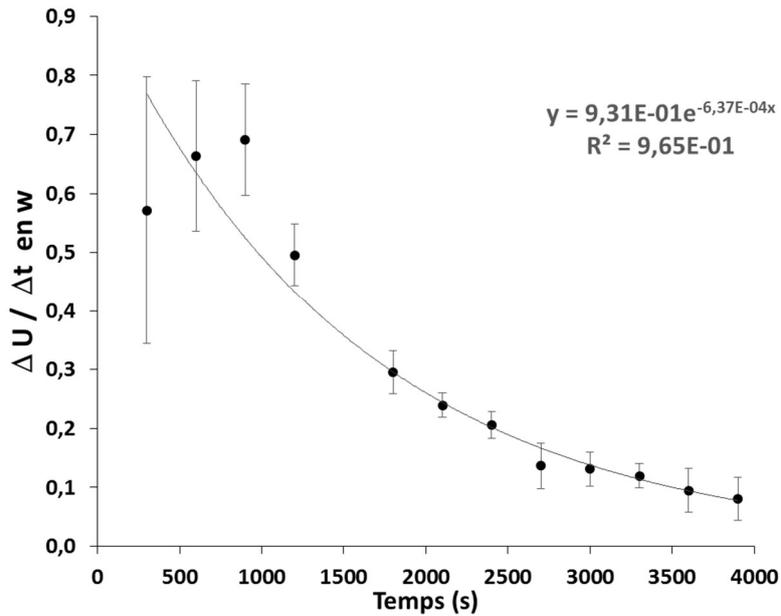


Figure 17 : Evolution du flux thermique sortant en w au cours du temps.

Bilan :

	$\Delta U(t)=9,31E-01*\exp(-\alpha t)$	expérimental
α	6,37E-04	pour t en s
$\partial\Delta U(t)/\partial T$	flux thermique	w=j/s
mCp	41,8	J/°C
R _{Th}	37,56	°C/w
λ	0,076	w/m/°C
r _{ext}	0,035	m
r _{int}	0,0155	m

La conductivité thermique d'un nid de Rat des moissons, calculée d'après cinq nids secs âgés d'environ six mois, est égale à $\lambda = 0,076$ w/m/°C.

Discussion

La conductivité thermique d'un nid de Rat des moissons, mesurée en hiver environ six mois après sa fabrication, est légèrement supérieure à la conductivité thermique des isolants en fibres naturelles utilisés dans le bâtiment, comme la ouate de cellulose, la laine de chanvre ou la fibre de bois (λ égal en moyenne de 0.030 à 0.040 w/m/°C). Sa valeur est néanmoins très basse et on peut considérer qu'un nid sec de Rat des moissons possède un fort pouvoir isolant. De surcroît, les mesures effectuées lors de cette expérimentation sont probablement faussées du fait des conditions expérimentales, ce qui conduit sans doute à majorer les valeurs de λ . En effet, dans la nature, les Rats des moissons referment l'ouverture quand ils sont dans le nid en réarrangeant les fibres de la paroi, alors que dans le test, le sommet des piluliers remplis d'eau chaude affleurerait la surface du nid sans couverture : les pertes de chaleur étaient forcément plus importantes, accélérant la baisse de température de l'eau et donc augmentant la conductivité thermique mesurée.

Conclusion

Les nids aériens fabriqués dans la roselière sont réellement isolants du froid. Ils offrent probablement une ressource vitale pour les Rats des moissons qui restent dans la roselière en hiver, leur permettant de s'y abriter et de limiter ainsi leurs pertes d'énergie, donc d'améliorer leurs chances de survie. Des observations de terrain confirment que les Rats des moissons s'abritent dans les nids en hiver, et parfois à plusieurs dans un même nid, ce qui limite encore davantage leurs dépenses d'énergie. Par ailleurs, des résultats de radiopistage peuvent également laisser penser que les Rats des moissons s'abritent dans la litière des roseaux quand elle est suffisamment épaisse. Ce comportement a déjà été mis en évidence au Japon par Ishiwaka et Masuda (2017, comm. pers.), qui ont montré que la femelle de Rat des moissons est capable de construire des nids ellipsoïdes ou sphériques dans la litière végétale.

Ainsi, la roselière en hiver constitue un habitat assez favorable au Rat des moissons grâce à deux types de ressources :

- des ressources trophiques avec les innombrables larves contenues dans les tiges de roseaux que les Rats des moissons consomment en grignottant les tiges ;
- des abris contre le froid et les intempéries avec les nids aériens fabriqués en été (et sans doute aussi dans la litière sèche).

Remerciements

Je tiens à remercier Alain Memponteil, ingénieur de recherche en thermodynamique au Commissariat à l'Énergie Atomique de Grenoble, qui m'a aidé à calculer la valeur de la conductivité thermique des nids d'après mes mesures de températures.

2. Méthodes de capture

La détectabilité du Rat des moissons représente un véritable problème dans les études, car les méthodes habituelles de piégeage au sol sont peu efficaces, surtout en été. Généralement, les petits mammifères sont plus difficiles à capturer en été, comme le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) (Butet 1994, Butet et Paillat 1997), mais c'est encore plus vrai avec le Rat des moissons (Sleptsov 1947, Trout 1978). Par ailleurs, le piégeage en hauteur au-dessus du sol a été testé avec succès pour cette espèce (Warner et Batt 1976, Nordvig *et al.* 2001, Riordan *et al.* 2009, Vogel et Gander 2015 et Kettel *et al.* 2016), mais seuls Vogel et Gander (2015) ont réalisé une expérimentation au cours de l'été ; malheureusement, le nombre total de Rats des moissons capturés était très faible (n = 14) et leur résultat n'était pas significatif.

Afin d'améliorer la détectabilité de cette espèce en été, j'ai testé l'efficacité du piégeage avec des pièges-trappe posés sur le sol et installés en hauteur dans la végétation, dans une roselière dense, au cours de deux années de suivi. Dans une grille de 2 400 m², 80 paires de pièges I.N.R.A. comprennent un piège au sol dans la litière de feuilles sèches et un piège posé sur un piquet de 60 cm. Je fais l'hypothèse que les individus sont plus faciles à capturer en hauteur en été, parce qu'ils se déplacent préférentiellement dans la partie supérieure de la végétation herbacée où certaines ressources importantes sont disponibles. La nourriture y est abondante avec les insectes et les graines portées par les plantes. Pour la reproduction, les femelles y trouvent des feuilles fines et longues indispensables pour construire leur nid de mise-bas et d'élevage ; ces femelles en oestrus attirent les mâles sexuellement actifs qui circulent dans les parages. De surcroît, l'épaisseur de la végétation permet aux Rats des moissons de se protéger des prédateurs (Trout 1978, Darinot 2016). Je fais également l'hypothèse que la densité du couvert végétal ainsi que l'épaisseur de la litière de feuilles sèches améliorent l'efficacité du piégeage en hauteur en été.

Sur 10 720 nuits-pièges, le Rat des moissons représente 85 % des 1 078 petits mammifères capturés. Parmi les cinq espèces contactées, il est le seul à se faire prendre davantage en hauteur (n = 702) qu'au sol (n = 213). Par conséquent, en été, le Rat des moissons est effectivement plus facile à capturer en hauteur que par terre dans une roselière ; néanmoins, certains individus se font encore prendre au sol, comme cela a été reporté par certains auteurs (Jensen et Hansen 2003, Scott *et al.* 2008, Vogel et Gander 2015). Pendant une inondation, le Rat des moissons est le seul à se faire capturer dans les pièges surélevés et le grand nombre de prises laisse penser que cette espèce résiste bien aux crues, comme cela a déjà été mentionné par Kettel *et al.* (2016). Les résultats ne montrent pas que la probabilité de détection en hauteur augmente avec la densité de la roselière, mais en revanche, elle augmente légèrement avec l'épaisseur de la litière sèche. Par ailleurs, le Rat des moissons représente la grande majorité des espèces capturées, ce qui tend à confirmer que les roselières sont des habitats très favorables à cette espèce, comme l'ont déjà rapporté d'autres auteurs (Perrow et Jowitt 2003, Haberl et Kryštufek 2003, Surmacki *et al.* 2005, Amori *et al.* 2008, Kettel *et al.* 2016).

Article n°1

Mammalia, soumis le 04 novembre 2018

Improving detectability of the Harvest mouse (*Micromys minutus* Pallas, 1771) by above ground live-trapping monitoring

Fabrice Darinot

EPHE, PSL Research University, UMR 5175 CEFE, CNRS, UM, Univ. P. Valéry, SupAgro, IRD, INRA, Biogéographie et Écologie des Vertébrés, Montpellier, France. e-mail: fabrice.darinot@cefe.cnrs.fr

Abstract

Harvest mouse detectability represents a real issue for surveys, since usual ground traps monitoring is known to fail in detecting this species, especially in summer. The present study proposes to test ground versus aerial live-trapping efficiency for Harvest mouse in summer, with a trapping design using paired ground and aerial traps over a two years survey in a reedbed. Over 10720 trap-nights, the Harvest mouse represented 85 % of the 1078 small mammals captured, and it was the only species among five ones which was more trapped above ground (n = 702) than on the ground (n = 213). Capture probability was significantly higher in upper than in lower trap, with a slightly positive effect of leaf litter and, surprisingly, a negative effect of dense vegetation cover. According to these outcomes, recommendations are made for Harvest mouse monitoring.

Keywords

Harvest mouse, aerial trapping, efficiency.

Introduction

For small mammal surveys as for other taxa, applications that rely on occupancy-related metrics cover a wide range of ecological disciplines, including measures of species distribution, habitat selection and modelling, structure and dynamic population studies and wildlife monitoring programs (MacKenzie et Royle 2005). Occupancy, which basically could be defined as the fraction of sampling units in a landscape where a target species is present, requires the implementation of techniques that take account of each species detectability. Indeed, it is known that a species may not be detected in a sampling unit even actually it is present, leading to underestimates of the true level of occupancy. Live trapping is a key technique for monitoring small mammal populations (Flowerdew *et al.* 2002), but as animals are often not evenly distributed, traps may have different detection probability relative to food source, ways of escape or proximity of the surrounding individual's home ranges (Watkins *et al.* 2010). Moreover, the detection probability of occupancy can be influenced by features of the local habitat or landscape, as well as behavior of individuals (Gu et Swihart 2004). Individual detectability is thus a major issue for small mammal studies, particularly for some species with singular behavior like the Harvest mouse (*Micromys minutus*) which is known to be difficult to trap in the wild (Flowerdew *et al.* 2002).

The Harvest mouse is a tiny mammal which is widespread in the Palaearctic and Indomalayan regions (Wilson *et al.* 2016). Whereas IUCN has assigned the status “least concern” to this species (Aplin *et al.* 2008), the Harvest mouse has the growing attention of scientists and naturalists in some countries like Switzerland and Great Britain where its populations have declined during recent decades (Blant *et al.* 2012; Harris *et al.* 1995; Perrow et Jowitt 1995). Unfortunately, it is understudied in the wild compared to other European small mammals, and one of the reasons is that this elusive species appears to be difficult to capture with usual ground trapping designs. The Harvest mouse is the smallest rodent in Europe, adults weighting around 7 g, and it is a solitary species with no sexual dimorphism, the females sometimes being bigger than males (Rowe et Taylor 1964, Trout 1978). It is the only small mammal in Europe, with the Hazel dormouse (*Muscardinus avellanarius*), to be able to make aerial nests in tall vegetation. These nests are commonly used to detect the presence of the mice in the wild because they are easy to find, but they don't reflect the actual population size (Riordan *et al.* 2009). While being able to move on the ground like any rodent, the Harvest mouse uses to climb on tall vegetation and it is very skillful for jumping from leaf to leaf and grasping thin herbaceous stems.

From a general point of view, it is known that catchability of small mammals during summer months may decline, as for the Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) (Butet 1994, Butet et Paillat 1997), but it is even more pronounced for the Harvest mouse (Sleptsov 1947, Trout 1978). Some authors like Trout observed the same

drastic decrease in population density during three consecutive trapping years, from an average of 200 individuals / ha during autumn and winter to almost zero in late spring and summer: he supposed that ground trapping was responsible of that decline, while wondering if there could be a natural fluctuation in population size. In another hand, trapping above ground was successfully tested for the Harvest mouse by some authors like Warner et Batt (1976), and more recently by Nordvig *et al.* (2001), Riordan *et al.* (2009), Vogel et Gander (2015) and Kettel *et al.* (2016). Except for Riordan *et al.* (2009), most of these studies tend to show that the Harvest mouse trap success is higher with elevated than ground traps. But only Vogel et Gander (2015) carried an experiment in summer months, a crucial period when individuals on the ground seem to vanish; unfortunately, the total number of captured Harvest mice was very low ($n = 14$) in their survey and results were not significant.

In order to improve the Harvest mouse detectability for biological conservation surveys and species management plans, the present study proposes to test ground versus aerial live-trapping efficiency in summer. The trapping design used paired ground and aerial traps over a two years survey in a reedbed. We assume that the Harvest mouse is easier to catch above ground in summer, since individuals preferentially move in the upper strata of the herbaceous vegetation where some key resources are available: food resources with insects and seeds, mating resources for females with thin and long leaves essential for breeding nest's building, as for sexually active males grace to attractive females in oestrus staying around. Moreover, Harvest mice may appreciate this thick upper stratum which allows him to hide more easily from ground carnivores and birds of prey (Trout 1978, Darinot 2016). Nevertheless, it is possible that other habitat features may influence the Harvest mouse catchability in summer. Therefore, we hypothesize that the density of vegetation cover enhances aerial trapping and that the thickness of leaf litter on the ground has the same effect, by making ground moving more difficult.

Materials and methods

Location and trapping design

The study was conducted during 2013 and 2014, in the Réserve Naturelle du Marais de Lavours, East France (235 meter above sea level, Lat 45.809227° Lon 5.751525°), which is a 2000 ha wetland situated in the Rhône river floodplain. The survey station was displayed in a large (30 ha) and high (> 2.50 m) reedbed composed of common reed (*Phragmites australis*) mixed with reed canary grass (*Phalaris arundinacea*) and slender tufted sedges (*Carex acuta*, *C. acutiformis*). The whole reedbed is annually flooded in winter and flood level rises to, on average, 80 cm above ground.

We established a grid into the reedbed, from June to September of 2013, with 80 pairs of traps (80 aerial and 80 ground traps) within a 160 x 15 m study area (2400 m²). The arrangement of traps arose from a trade-off between, in one hand, a regular and sufficient spacing between traps which should allow to catch every individual in its home range, and in another hand, the difficulty for the researcher to move through the dense reedbed, which instead tends to group the traps. According to Tanaka (1966), spacing between traps should be equal to a quarter of the smallest home range diameter for the species. Thus, for the Harvest mouse, a 350 m² home range (Trout 1978) leads to up to 5 m spacing between traps. Moreover, we tuned the grid area on the largest known home range area, which is 1950 m² +/- 850 m² (Darinot, unpublished), and we chose a 2400 m² trapping grid. Finally, the grid was composed of 16 trap lines 10 m spaced, with 5 pairs of traps 3 m spaced within each line. The assembly formed a route that the researcher was able to travel in two hours, if the vegetation along the lines was regularly pruned. The same design was used in 2014, but a flood arose from 24 of July to the end of August and all the 80 ground traps were removed: it stayed then 80 aerial traps.

Aerial traps, i.e. above ground, were screwed on 60 cm plastic stakes, a type typically used in fencing to protect maize fields from wild boars. Traps were a model designed by the Institut National pour la Recherche Agronomique, I.N.R.A. (Aubry 1950), which is commonly used in France for small mammal surveys because of their efficiency and low cost (one trap with resting box costs less than 20 euros). An I.N.R.A. trap is composed of a 160 x 50 x 50 mm aluminum tunnel coupled with a 150 x 70 x 70 mm wood rest box (Figure 1). Sensitivity is very good since it was triggered by several light Harvest mice weighting between 3.2 and 3.8 g. Traps were baited with mixed seeds for birds (sunflower, wheat, millet) and were checked twice per 24 hours at 7 A.M. and 6 P.M., except in July when traps were deliberately closed in the daytime because of a heat waves that could have killed mice in the boxes.

Record of litter and vegetation

As vegetation cover and leaf litter may influence the habitat suitability for Harvest mice and their movements, measurements were made at each of the 80 trapping points. A 4 m² (2 m x 2 m) quadrat was placed against each station, to the East, into which two main types of cover vegetation were recorded: the cumulated cover of reed (*Phragmites australis*) and reed canary grass (*Phalaris arundinacea*) in one hand, and the cumulative cover of slender sedges (*Carex acuta*, *C. acutiformis*) in another hand. Additionally, the leaf litter cover was recorded into each station. The cover-abundance index defined by Braun-Blanquet was used as followed: 5, covering > 75 % of the quadrat area; 4, covering between 50 – 75 %; 3, covering 25 – 50 %; 2, covering at least 5 %; 1, small cover value (Stohlgren 2007).

Data analysis

As juveniles remain linked to their nest for a few days after weaning, they have a lower catchability likelihood than adults and then we exclude them from calculations. Although traps were checked twice per 24 hours, only morning captures were used for analysis, because the number of evening captures were much lower compared to morning ones and thereby increases the dataset heterogeneity. For each species, the trapping success rate is calculated according to Nelson and Clark (1973) with the catch per unit effort (CE): CE is defined as the number of captures for one target species divided by the number of trap-nights, with an adjustment if traps were sprung with capture of species other than target species. The equation is $CE = A \times 100 / (TU - S/2)$ where CE = catch / effort (expressed in percentage trapping success or animals caught per 100 trapping units), A = number of animals captured of the target species, TU = number of trapping units, S = total traps sprung by other species.

Statistical analysis

We used a generalized linear mixed model to explain the probability of capture of Harvest mouse in a trap as a function of trap position and time. We described daily trap checks as a binomial distribution (presence or absence of an individual in the trap), in which the probability of capture was modelled through a logit link as a linear combination of trap position, vegetation cover and litter. We added an interaction term between vegetation cover and position to test the hypothesis that captures are more frequent in higher traps when vegetation is dense. We further allowed the effects of all variables to change across survey years through an interaction term. We accounted for non-linear variations in capture probability within seasons by adding

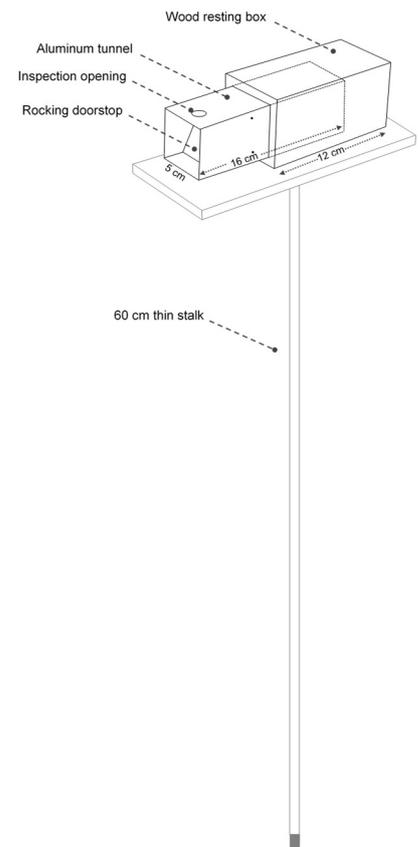


Figure 1: I.N.R.A. trap on stake

trapping date as a four-parameter spline, which we allowed to differ between lower and upper traps (Wood 2006). The fixed-effect part of the model was therefore: $\text{logit}(p_{\text{capture}}) = \text{intercept} + \text{year} + [\text{position} + \text{vegetation cover} + \text{litter} + (\text{position} \times \text{vegetation cover})] \times \text{year} + s(\text{days} \times \text{position})$. We eventually added traps and trapping line as nested random effects to account for repeated measurements within the sampling design (Zuur *et al.* 2009).

Results

From 2013 to 2014, we performed 1078 small mammals captures for 10720 trap-nights, which corresponds to a global trapping success equal to 10 %. Among the five species of small mammals that were captured (Table 1), the Harvest mouse represented 85 % of total captures and 15.26 % of trapping success. It was the only species which was more trapped above ground ($n = 702$) than on the ground ($n = 213$) and the only one which continued to be trapped in 2014 summer flooding.

Species	2013	2014		Total
	160 traps, 49 nights 7840 trap-nights	160 traps, 8 nights 1280 trap-nights	FLOODING 80 traps, 19 nights 1520 trap-nights	
Harvest mouse <i>Micromys minutus</i>	342 : 189 (8.7 : 4.9)	70 : 24 (5.5 : 1.9)	290 : 0 (19 : 0)	702 : 213 (11.6 : 4.8)
Wood mouse <i>Apodemus sylvaticus</i>	14 : 50 (0.4 : 1.3)	0 : 17 (0 : 1.4)	0 : 0	14 : 67 (0.2 : 3.1)
Field vole <i>Microtus agrestis</i>	1 : 47 (0 : 1.2)	0 : 8 (0 : 0.6)	0 : 0	1 : 55 (0 : 1.6)
European water shrew <i>Neomys fodiens</i>	0 : 15 (0 : 0.4)	0 : 0	0 : 0	0 : 15 (0 : 0.3)
White-toothed shrew <i>Crocidura russula</i>	0 : 9 (0 : 0.2)	0 : 1 (0 : 0.7)	0 : 0	0 : 10 (0 : 0.2)
Total	357 : 310 (9.1 : 7.9)	70 : 50 (5.5 : 3.9)	290 : 0 (19 : 0)	717 : 360 (11.8 : 7.9)

Table 1: Total captures in aerial and ground traps, respectively noted $n : n$, and catch per unit effort in (), expressed in animals caught per 100 nights.

Capture probability did not differ between years (year effect, $F_{1,xx} = 1.68$, $p=0.19$) and increased near-linearly from April to July (day spline, estimated degree of freedom = 1.57, $F = 16.37$, $p<0.001$ and 1.81, $F=50.71$, $p<0.001$ for lower and upper traps, respectively) (Figure 2). Capture probability was significantly higher in upper than in lower trap in both years, but the effect of trap position was even stronger in 2014 (Figure 3). Litter had a slightly positive effect on capture probability in 2014 (litter x year interaction term, $F_{1,xx} = 5.005$, $p<0.02$) (Figure 4 a), but mice were less likely captured under dense vegetation cover, irrespective of year and position (position x cover x year effect, $F_{1,xx} = 3.11$, $p=0.08$) (Figure 4 b).

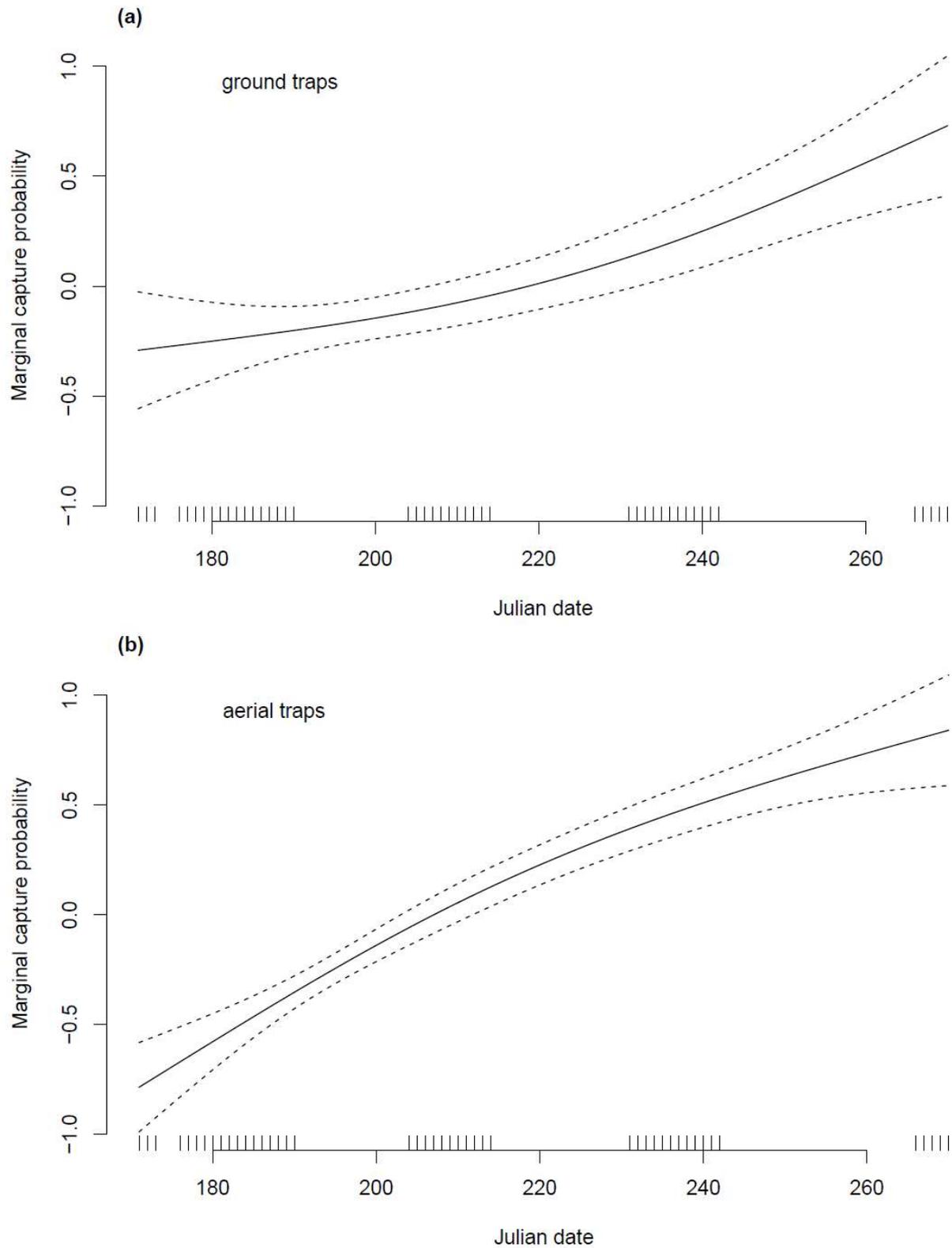


Figure 2. Effect of trapping date on capture probability as estimated by a generalized additive mixed model adjusted for years, vegetation cover, litter and sampling design. Plain and dashed curves represent marginal predictions of date effect and its 95% confidence interval as modelled by a spline smoother. Tickmarks display the location of data points.

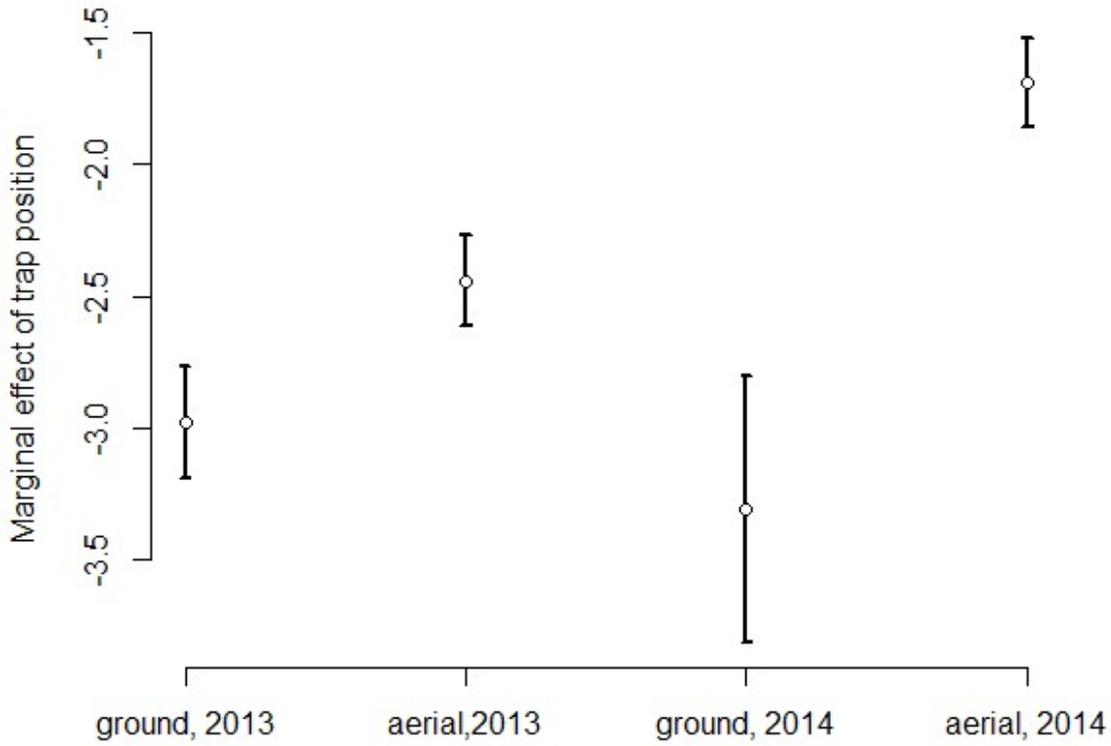


Figure 3. Marginal effects of trap position, per year, estimated by a generalized additive mixed model adjusted for litter, vegetation cover, trapping date and sampling design.

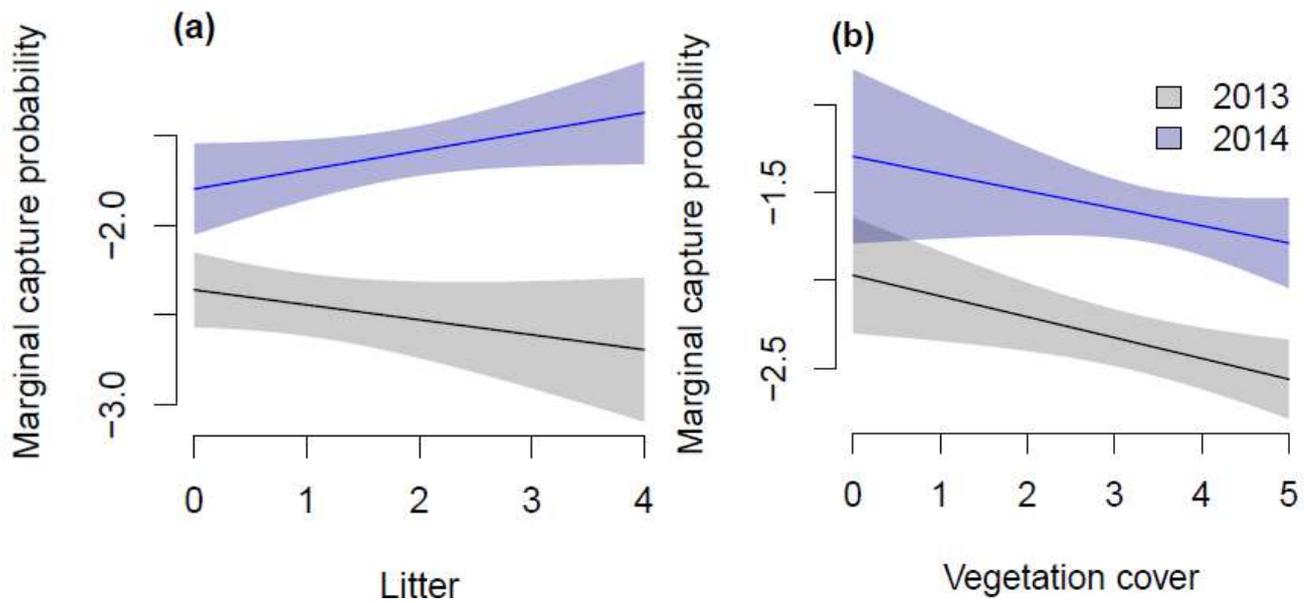


Figure 4. Marginal effect of vegetation cover and litter (cover-abundance indices) on capture probability per year, adjusted for trap position, trapping date and sampling design in a generalized additive mixed model.

Discussion

This study provides robust results about ground versus aerial live-trapping efficiency for Harvest mouse. First, our outcomes tend to support the hypothesis that, in summer, Harvest mice are easier to catch above ground than on the ground in reedbed. But there still existed captures on the ground, as reported in some studies with only ground trapping (Jensen et Hansen 2003, Scott *et al.* 2008, Vogel et Gander 2015). If we exclude the flooded period, ground traps provided 34 % of total captures of Harvest mouse, which is consistent with the 24 % found by Perrow et Jowitt (1995) in a range of wetland vegetation types. This means that mice occupied the entire volume of the vegetation, from the ground where they made some incursions to the upper strata where they were almost the sole small mammal to move, accompanied by some scarce Wood mice and field voles. As a result, for studies on population dynamics of Harvest mouse where we need to catch most of individuals, mixed ground and aerial live-trapping is recommended; for particular purpose, the use of aerial without ground traps may be appropriate since it avoids almost all other species and then prevents from trap saturation. However, in some particular habitats where the Wood mouse is very abundant, even aerial traps may be saturated by this species, to the detriment of the Harvest mouse (Darinet, pers. obs.).

Second, our results show that the Harvest mouse is the only species to be captured during flooding in aerial traps and the large number of individuals let us think that this species well resists floods, as previously reported by Kettel *et al.* (2016). Thus, aerial trapping allows Harvest mouse surveys even during flood events, which may offer very interesting results for the understanding of this species behavior.

Third, our findings do not support the hypothesis that the density of vegetation cover is positively correlated with the catchability of Harvest mouse in aerial traps, in reed, reed canary grass and slender sedges habitats. In other words, the detection probability of occupancy seems not to be influenced by the density of reedbed. However, additional studies should specify if it is the detection probability itself or the density of individuals which varies with vegetation cover. Furthermore, the thickness of leaf litter only slightly enhanced aerial trapping. This dry litter can reach a thickness that exceeds 10 cm in some parts of the reedbed, but it doesn't really stand on the ground, which probably allows mice to move under the litter where traps were displayed. In a practical point of view, ground traps should be set up even if there is leaf litter and additional surveys should specify if the Harvest mouse detectability is better above or below litter.

An additional finding of this study is that the Harvest mouse accounted for the large majority of trapping events and that it represented by far the majority species of the small mammal community. This tends to confirm that reedbeds are very suitable habitats for this species, like already mentioned by some other authors (Perrow et Jowitt 2003; Haberl et Kryštufek 2003; Surmacki *et al.* 2005; Amori *et al.* 2008; Kettel *et al.* 2016). However, old reedbeds with thick stalks seem not to suit the mice (Piechocki 1958), because they can hardly grip those stalks, having more difficulty to move across vegetation (Karantanis *et al.* 2016). The Harvest mouse prefers mixed reeds with sedges and grasses (Surmacki *et al.* 2005, Blant *et al.* 2012) as we find in our survey.

It is now recognized that aerial trapping is absolutely required for Harvest mouse studies, whatever the season. For species management plans, one of the main advantages of its efficiency is that it allows reducing time spent in monitoring and eventually maximizing the number of trapping stations. For further ecological surveys, it would be interesting to focus on the three-dimensional space occupancy of the Harvest mouse which is a singular behaviour in rodents, according to habitats parameters, individual sex and interactions with other small mammal species.

Acknowledgements

This work was supported by the French Environment Ministry and the Departmental Council of Ain. The author wishes to thank Françoise Poitevin (CEFE-CNRS EPHE Montpellier) for reviewing the manuscript and Jean-Yves Barnagaud (CEFE-CNRS EPHE Montpellier) for data analysis.

References

- Amori G., Contoli L. and Nappi A. 2008 – Fauna d'Italia. Mammalia II. Ed. Calderini 736 p.
- Aplin K., Lunde D., Batsaikhan N., Kryštufek B., Meinig H. and Henttonen H. 2008 – *Micromys minutus*. IUCN Red List of Threatened Species <http://www.iucnredlist.org>.
- Aubry J. 1950 – Deux pièges pour la capture des petits rongeurs vivants. *Mammalia* 14: 174-177.
- Blant M., Marchesi P., Descombes M. and Capt S. 2012 – Nouvelles données sur la répartition de la souris des moissons (*Micromys minutus* Pallas, 1771) en Suisse occidentale et implications pour la gestion de son habitat. *Revue suisse de Zoologie* 119 (4): 485-500.
- Butet A. 1994 – Nutritional conditions and annual fluctuations in *Apodemus sylvaticus* populations. *Russian Journal of Ecology* 25 (2): 111-119.
- Butet A. and Paillat G. 1997 – Insectivores et rongeurs de France : le Mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus* (Linné, 1758). *Arvicola* 9 (2): 7-23.
- Darinot F. 2016 – The Harvest mouse (*Micromys minutus* Pallas, 1771) as prey: a literature review. *Folia Zoologica*: 65 (2): 117-134.
- Flowerdew J.R., Shore R.F., Poulton S.M.C. and Sparks T.H. 2004 – Live trapping to monitor small mammals in Britain. *Mammal Review* 34 (1) : 31-50.
- Gu W. and Swihart R.K. 2004 – Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models. *Biological Conservation* 116: 195-203.
- Haberl W. and Kryštufek B. 2003 – Spatial distribution and population density of the Harvest mouse *Micromys minutus* in a habitat mosaic at Lake Neusiedl, Austria. *Mammalia* 67: 355-365.
- Harris S., Morris P., Wray S. and Yalden D. 1995 – A review of British mammals: population estimates and conservation status of British mammals other than cetaceans. The Joint Nature Conservation Committee: Peterborough, UK.
- Jensen T.S. and Hansen T.S. 2003 – Biodiversity and habitat distribution of small mammals in Danish arable land. *Flora og Fauna Udgravet af Naturhistorisk Forening for Jylland* 109: 9-21.
- Karantanis N.-E., Rychlik L., Herrel A. and Youlatos D. 2016 – Vertical locomotion in *Micromys minutus* (Rodentia: Muridae): insights into the evolution of Eutherian climbing. *Journal of Mammalian Evolution* DOI 10.1007/s10914-016-9374-5.
- Kettel E.F., Perrow M.F. and Reader T. 2016 – Live-trapping in the stalk zone of tall grasses as an effective way of monitoring Harvest mice (*Micromys minutus*). *European Journal of Wildlife Research* 62: 241-245.
- MacKenzie D.I. and Royle J.A. 2005 – Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology* 42: 1105-1114.
- Nelson L. and F.W. Clark. 1973 – Correction for sprung traps in catch/effort calculations of trapping results. *Journal of Mammalogy* 54: 295-298.
- Nordvig K., Reddersen J. and Jensen T.S. 2001 – Small mammal exploitation of upper vegetation strata in non-forest mixed farmland habitats. *Mammalian biology* 66: 129-134.
- Perrow M.R. et Jowitt A.J.D. 1995 – What future for the Harvest mouse? *Br. Wildl.* 6: 356-365.
- Perrow M.R. et Jowitt A.J.D. 2003 – Wetlands as an important habitat for small mammals. *Br Wildl* 14: 171–179.
- Piechocki R. 1958 – Die Zwergmaus, *Micromys minutus* Pallas. Neue Brehm-Bücherei, Heft 22, A. Ziemsen Verlag Wittenberg, Lutherstadt.

- Riordan P., Lloyd A. and Macdonald D.W. 2009 – Do Harvest mouse nest survey results predict population size? Report to People's Trust for Endangered Species 10 p.
- Rowe F.P. and Taylor E.J. 1964 – The number of Harvest mice (*Micromys minutus*) in corn ricks. *Proceedings of the Zoological Society of London* 142: 181-185.
- Scott D.M., Joyce C.B. and Burnside N.G. 2008 – The influence of habitat and landscape on small mammals in Estonian coastal wetlands. *Estonian Journal of Ecology* 57: 279-295.
- Sleptsov M.M. 1947 – The biology of *Micromys minutus ussuricus* B.-Ham. (In *Fauna i ekologiya gryzunov 2. Materialy k poznaniyu fauny i flory SSSR, 8''*). Moscow.
- Stohlgren T.J. 2007 – Measuring plant diversity: lessons from the field. Oxford University Press, New York: 408 p.
- Surmacki A., Goldyn B. and Tryjanowski P. 2005 – Location and habitat characteristics of the breeding nests of the Harvest mouse (*Micromys minutus*) in the reed-beds of an intensively used farmland. *Mammalia* 69 (1): 5-9.
- Tanaka R. 1966 – A possible discrepancy between the exposed and the whole population depending in range size and trap spacing in vole populations. *Res. Pop. Ecol.* 8: 93-101.
- Trout R.C. 1978 – A review of studies on population of wild Harvest mice (*Micromys minutus* Pallas). *Mammal Review* 8: 143-158.
- Vogel P. and A. Gander – 2015. Live trapping design for the Harvest mouse (*Micromys minutus*) in its summer habitat. *Revue suisse de Zoologie* 122: 143-148.
- Warner L.J. and Batt G.T. 1976 – Some simple methods for recording wild Harvest mouse (*Micromys minutus*) distribution and activity. *Journal of Zoology* 179: 226-229.
- Watkins A.F., McWhirter J.L. and King C.M. 2010 – Variable detectability in long-term population surveys of small mammals. *Eur. J. Wildl. Res.* 56: 261-274.
- Wilson Don E., Lacher T.E. and Mittermeier R.A. 2016 – Handbook of the Mammals of the world – Volume 7 Rodents II. Lynx Edicions, Barcelona: 1008 p.
- Wood S.N. 2006 – Generalized Additive Models. An introduction with R. Chapman et Hall Ed., CRC press: 416 p.
- Zuur A., Ieno E.N., Walker N., Saveliev A.A. and Smith G.M. 2009 – Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer Ed.: 529 p.

Chez certains individus, les marques faites par tonte du pelage peuvent se voir très longtemps, même après le renouvellement des poils lors de la mue (photo 15). Pour cela, il est important de couper les poils de bourre à ras de la peau, en faisant toutefois attention à ne pas couper la peau qui est très fine.

Conclusion

Le marquage individuel par tonte du pelage est simple, rapide et peu coûteux.

Deux problèmes majeurs doivent être relevés :

- Les marques peuvent s'effacer après une mue, même si ce n'est pas systématique, ou bien être difficiles à reconnaître quand les poils sont mouillés ;
- Il est très facile de faire des erreurs dans la mémorisation des marques au moment de les noter, surtout quand les combinaisons sont complexes.

3.2. Marquage par tatouage

Le marquage coloré du pelage avec des feutres, même indélébiles, avec des encres ou des pigments est totalement inefficace car le Rat des moissons l'efface rapidement en se toilettant. Le marquage du pelage par le froid est un procédé très peu utilisé, bien qu'efficace, parce qu'il nécessite de transporter de l'azote liquide ou tout autre réfrigérant sur le terrain (Hadow 1972).

J'ai essayé de tatouer des mains de Rats des moissons avec une simple aiguille de seringue trempée dans de l'encre vétérinaire noire. La marque tient au moins un an, comme j'ai pu le constater sur plusieurs individus recapturés. Par expérience, il ne faut pas piquer les pelotes plantaires qui peuvent développer des grosseurs à l'endroit de la piqûre : il faut piquer autour des pelotes.

Cependant, c'est une technique d'un intérêt limité pour cette espèce : en effet, le tatouage doit être pratiqué sur une partie du corps sans pilosité, ce qui restreint considérablement les possibilités chez un aussi petit animal (photo 16) et donc le nombre de combinaisons possibles.



Photo 15 : Sur cette femelle tondue CuisseDroite en avril 2014 et recapturée en avril 2015, les poils de jarre roux ont repoussé au milieu des poils de bourre gris. © F. Darinot.



Photo 16 : Tatouage du bord intérieur de la main droite avec une encre noire vétérinaire, appliquée avec une aiguille de seringue © F. Darinot.

3.3. Radio-identification

Contexte

La radio-identification, désignée par le sigle RFID pour « radio frequency identification », permet de mémoriser et de récupérer des données à distance en utilisant des marqueurs appelés transpondeurs, ou puces RFID en français. Le transpondeur lui-même est passif (il ne comporte pas de source d'énergie) ; c'est le lecteur qui est actif, en émettant une radiofréquence qui active le transpondeur devant lui, en lui fournissant à courte distance l'énergie dont il a besoin. L'identification des animaux par transpondeur est aujourd'hui très commune dans le cadre d'études scientifiques chez les oiseaux et les amphibiens, mais elle est encore peu utilisée chez les petits mammifères.

L'intérêt du marquage par transpondeur réside dans son absolue précision et sa durée, contrairement à la tonte des poils qui peut engendrer des erreurs de mémorisation et qui peut s'effacer quand les poils repoussent. J'ai été amené à utiliser cette technique dans le cadre de cette thèse lors de la campagne de CMR de l'été 2015 pour compléter les identifications commencées par tonte du pelage. Fin août, j'avais marqué 149 Rats des moissons et il me restait encore deux sessions de captures à réaliser, en septembre et en octobre : la radio-identification restait la seule autre méthode de marquage utilisable directement sur le terrain pour un grand nombre d'individus. Cette technique avait déjà été utilisée par l'équipe du Prof. Katharina Foerster (Université de Tübingen) sur des Rats des moissons en laboratoire, après anesthésie. Dans mon cas, il était impossible d'anesthésier les animaux sur le terrain, cette intervention n'étant autorisée que pour les vétérinaires.

Objectifs

- Tester la technique d'injection des transpondeurs sur le terrain sans anesthésie ;
- Evaluer l'effet de la radio-identification sur le taux de reprise des animaux (stress).

Méthodes

Les Rats des moissons équipés de transpondeur ont été capturés dans une grille de 180 pièges INRA surélevés, disposés dans la roselière du marais de Lavours (coordonnées centrales 45.80922 N 5.75105 E) du 18.06 au 27.10.2015. Jusqu'au 28.08, les animaux étaient marqués par tonte des poils, puis à partir de septembre, ils ont été équipés de transpondeur.



Photo 17 : Longueur d'un transpondeur © F. Darinot.



Photo 18 : Injection d'un transpondeur sur un mâle de Rat des moissons (déjà marqué FlancDroit) © F. Darinot.

Les transpondeurs doivent être miniaturisés à l'extrême. Ceux utilisés sont de la marque Peddy-Mark®, modèle PM162-8 (photo 17) : ils mesurent 8,4 mm pour 1,4 mm de diamètre. Il est tout à fait possible d'injecter le transpondeur sous la peau du cou d'un Rat des moissons sans anesthésie (photo 18) : le mouvement doit être rapide et sûr pour ne pas blesser l'animal. L'aiguille de l'injecteur doit piquer juste sous les doigts qui saisissent la peau, avec un certain angle, et s'enfoncer de 3 mm pour permettre au transpondeur de pénétrer complètement dans l'animal. On sent sous les doigts si le transpondeur est bien positionné. Après injection, il reste une fente de 2 mm dans la peau qu'il n'est pas nécessaire de suturer, elle cicatrise rapidement. Le lecteur est de la marque Trovan®, modèle LID 560. Sa distance de lecture maximale ne dépasse pas 5 cm.

Résultats

En 2015, 149 Rats des moissons ont été marqués par tonte des poils et 125 par puce RFID. On compte 686 reprises d'individus tondus et 406 reprises d'individus pucés. En moyenne, un animal tondu se fait recapturer 4,7 fois, contre 3,2 fois pour un animal pucé (fig. 18) ; cette différence n'est pas significative (test non-paramétrique de Wilcoxon $W = 10208$, $p\text{-value} = 0.10$).

On doit mentionner certains problèmes lors de l'injection des transpondeurs :

- dans 7 cas, le transpondeur mal injecté est ressorti immédiatement : un nouveau transpondeur est alors injecté, sauf dans deux cas où l'animal était trop stressé et où j'ai fait une marque sur le pelage ;
- dans 3 cas, l'animal est mort pendant l'injection (2,4 % de mortalité à l'injection).

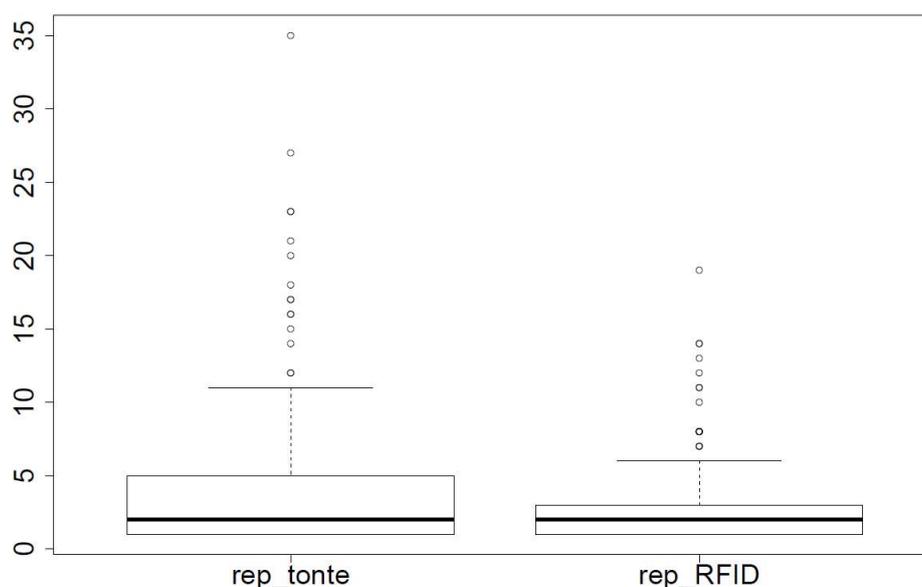


Figure 18 : Nombre moyen de recaptures des animaux tondus (rep_tonte) et pucés (rep_RFID).

Discussion

L'injection d'un transpondeur sous la peau du cou des Rats est possible sans anesthésie, directement sur le terrain. Toutefois, c'est une manipulation délicate qui nécessite beaucoup de précision pour ne pas blesser l'animal. Plus l'opération est rapide, moins l'animal va stresser. L'injection est facilitée chez les individus âgés qui ont beaucoup de peau sur le cou, qui roule sous les doigts, ce qui permet de mieux les saisir pour les piquer ; inversement, il est dangereux d'injecter un transpondeur à un Rat des moissons de moins de 6 g, qui

est encore juvénile et qui a une peau très tendue sur le cou. Cela pose le problème de la radio-identification des jeunes.

L'injection d'un transpondeur dans les Rats des moissons ne semble pas modifier leur taux de recapture. La différence de recaptures observée en 2015 entre les deux méthodes d'identification, qui n'est pas significative, provient probablement davantage de la période où elles ont été appliquées. En effet, à partir de fin août, la population de Rat des moissons a tendance à se renouveler avec la disparition des anciens individus tondus et l'apparition d'un grand nombre de nouveaux individus pucés qui ne restent pas dans la grille de pièges. Le même phénomène avait déjà été observé en 2013, avec uniquement des individus tondus.

Conclusion

En dépit d'une relative facilité de mise en œuvre, cette technique doit être réservée aux études scientifiques menées dans le cadre de programmes de recherches et ne devrait pas être banalisée. En effet, les animaux sont malgré tout soumis à un stress intense et ils vivent ensuite indéfiniment avec un corps étranger.

Par ailleurs, sur le plan juridique, cette technique est encadrée par la directive européenne 2010/63/UE relative à l'expérimentation animale, qui concerne la recherche susceptible « *de causer une douleur, une souffrance, une angoisse ou des dommages durables équivalents ou supérieurs à ceux causés par l'introduction d'une aiguille* ». Par ailleurs, selon le code rural, une procédure expérimentale concerne « *toute utilisation, invasive ou non, d'un animal à des fins expérimentales ou à d'autres fins scientifiques ou à des fins éducatives* » (article R214-89). Le marquage par transpondeur est donc une activité scientifique soumise à autorisation et doit être pratiqué par un personnel qualifié (Arrêté du 1^{er} février 2013 relatif à l'acquisition et à la validation des compétences des personnels des établissements utilisateurs, éleveurs et fournisseurs d'animaux utilisés à des fins scientifiques).

4. Méthodes de suivi spatial

4.1. Radiopistage

Contexte

Le radiopistage permet la détermination à distance et avec une précision variable, des coordonnées géographiques du point où se situe un animal à un instant t . Le système comporte trois éléments :

- un émetteur fixé à l'animal qui émet un signal sous forme d'une onde radio, de fréquence fixe ;
- une batterie qui alimente l'émetteur ;
- un récepteur qui capte le signal grâce à une antenne.

Une seule expérience de radiopistage de Rat des moissons a déjà été conduite, dans la Petite Camargue alsacienne (France) par Durrer *et al.* (2006). Cependant, cette expérience n'a pas duré plus de 54 heures et les deux Rats des moissons suivis ne se sont enfoncés que d'une dizaine de mètres dans une roselière. Dans le cadre de cette thèse, j'ai été amené à mettre au point une méthode pour suivre les animaux dans 30 ha de roselière dense où la progression est quasi impossible.

Objectifs

- mettre au point une technique de fixation des émetteurs sur les Rats des moissons ;
- mettre au point une technique de suivi des animaux dans la roselière.

Méthodes

- **Technique de fixation des émetteurs**

Le matériel utilisé comprend :

- des émetteurs à émission discontinue par impulsions de marque Biotrack[®], type PicoPip 0.30 g (soit environ 4 % du poids d'un Rat des moissons adulte), 11 jours d'émission avec une batterie Ag337 pour une pulsation lente de 54 bpm (photo 19) ;
- un récepteur de marque Titley[®], modèle Australis 26k, avec une antenne Yagi à 3 éléments de marque Sirtrack[®] modèle Mopole[™].

Après plusieurs essais infructueux, une méthode de fixation des émetteurs a été établie.

- 1) Le Rat des moissons capturé dans le marais est immédiatement rapporté au laboratoire (20 min de trajet routier).
- 2) Au laboratoire, une personne maintient l'animal immobile pendant qu'une autre lui coupe à ras les poils entre les omoplates.
- 3) L'émetteur est collé avec de la cyanocrylate à faux-cils de marque XXL Lashes[®] à prise rapide (5 s) mais qui reste un peu souple après séchage. Cette caractéristique est très importante pour la durée de fixation sur la peau. Avec une colle cyanocrylate vétérinaire classique qui durcit, l'émetteur tombe plus rapidement. Pour une meilleure prise, il faut passer un papier de verre fin sur la surface de l'émetteur à coller.
- 4) Le Rat des moissons est laissé au calme et à l'obscurité pendant 30 min au laboratoire, avec de l'eau à disposition : cela permet de faire baisser le stress et de vérifier que l'émetteur est bien collé.

- 5) L'animal est transféré au marais et libéré exactement à l'endroit où il a été capturé (sauf pour une expérience de homing).

Au total, l'opération prend deux heures, entre le relevé du piège et le relâcher de l'animal.



Photo 19 : Emetteur PicoPip avec batterie Ag337 Biotrack[®] collé entre les omoplates © F. Darinot.

- **Technique de suivi des animaux dans la roselière.**

Principe de la localisation sur le terrain

Dans le cadre de cette thèse, j'ai utilisé la méthode du homing-in qui consiste à se déplacer en suivant l'augmentation du signal reçu, jusqu'à ce que l'animal qui porte l'émetteur soit trouvé (White et Garrott 1990). Néanmoins, cette méthode est difficile à appliquer dans une roselière qui rend les déplacements impossibles à cause de l'antenne qui s'accroche aux tiges. Il faut au préalable ouvrir des layons parallèles dans la roselière pour se déplacer plus aisément : ces passages, larges de 2 m, sont pratiqués grâce à un tracteur équipé d'un broyeur. Il faut ensuite entretenir les côtés avec un taille-haie quand les roseaux penchent en travers du layon.

La distance entre les layons est inférieure à deux fois la distance maximale de réception du signal, afin qu'un animal situé à équidistance de deux layons puisse toujours être localisé : dans notre cas, les layons sont espacés de 80 m au maximum (carte 7). Compte-tenu de l'épaisseur de la végétation, il n'est donc pas possible d'atteindre l'animal. Il s'agit plutôt d'un homing-in « à distance ». La localisation de l'animal est alors donnée par l'interprétation du signal reçu. Il faut se placer à l'endroit du layon où le signal est le plus fort puis noter la direction du signal et l'intensité du signal reçu, et obtenir la distance d'après cette intensité et l'étalonnage réalisé au préalable (fig. 19).



Carte 7 : Layons ouverts dans la roselière de la station n°1 du marais de Lavours pour le suivi des Rats des moissons par radiopistage © GoogleEarth.

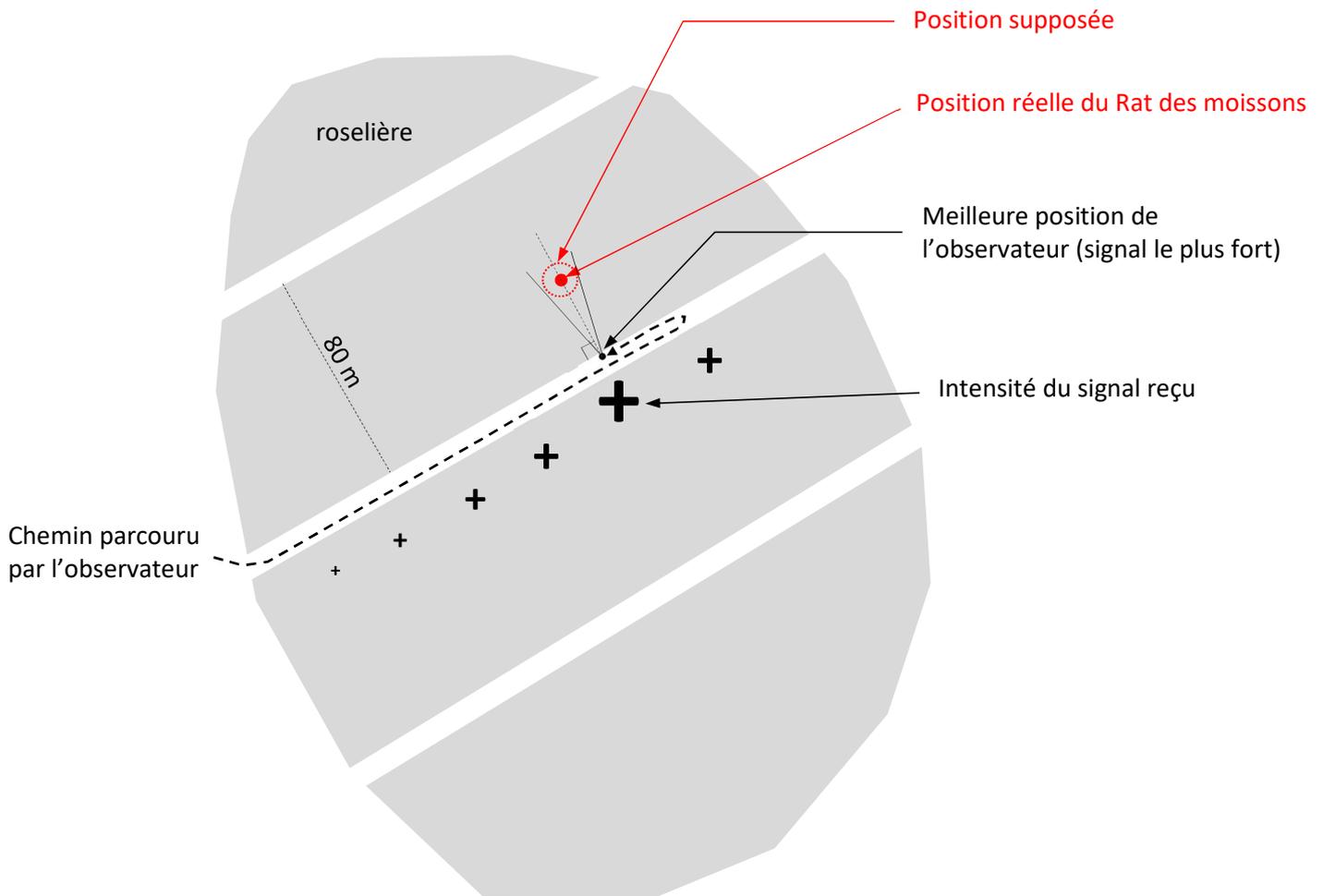


Figure 19 : Principe du homing-in « à distance ».

Détermination des coordonnées de l'animal

Avec le homing-in « à distance », il faut distinguer les coordonnées du lieu de réception du signal qui sont mesurées avec un GPS et les coordonnées de l'animal lui-même qui sont calculées (fig. 20). La distance d_1 est donnée par le calibrage du matériel et l'angle α est mesuré avec une boussole ; connaissant la position de l'observateur (x,y) , on en déduit la position du Rat des moissons (x',y') de la façon suivante (sans tenir compte de la courbure de la Terre) :

$$\begin{aligned} x' &= x + d_2 & \text{où} & & d_2 &= d_1 \cdot \sin \alpha \\ y' &= y + d_3 & \text{où} & & d_3 &= d_1 \cdot \cos \alpha \end{aligned}$$

Dans le marais de Lavours, les layons sont à peu près orientés Est-Ouest, ce qui simplifie les calculs : α correspond aux 4 points cardinaux, donc x' est égal à x ou $x + d_1$ et y' est égal à y ou $y + d_1$.

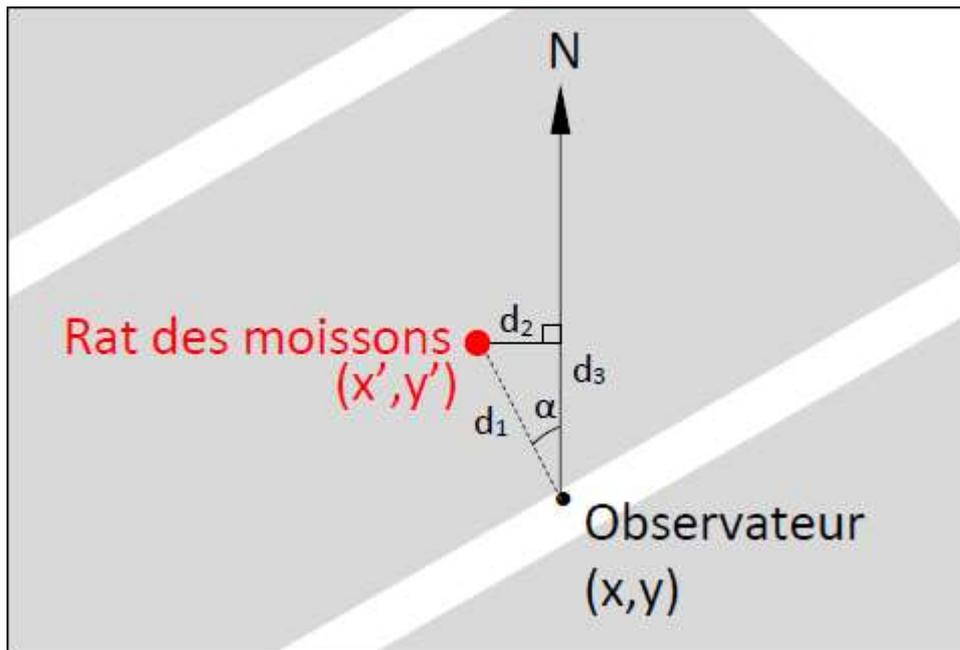


Figure 20 : Calcul de la position du Rat des moissons.

Etalonnage préalable du matériel

Avant toute utilisation sur le terrain, le récepteur doit être étalonné avec le type d'émetteur utilisé et la végétation traversée, qui modifie la transmission du signal.

Tests des récepteurs et des antennes (facultatif)

La sensibilité de 3 récepteurs avec batterie chargée (Tittley Australis 26k) et de 3 antennes Yagi à 3 branches (1 Sirtrack Mopole et 2 Tittley Australis) a été testée (tab. 7). L'essai a été réalisé le 15.09.2017 avec un émetteur Ag337 (Biotrack) de 0.30g, 13 ms, 30bpm prévu > 23 jours, posé par terre dans une prairie fauchée de la réserve naturelle, sans contact avec un animal (émetteur nu). Beau temps, 22°C, vent nul.

Le gain des trois récepteurs est fixé à 10. L'antenne Tittley n°1 est utilisée.

- Le récepteur Tittley n°1 (SFP39) commence à recevoir le signal à 21,50 m (intensité du signal = 2) ;
 - A la même distance, le récepteur Tittley n°2 (Fac Lyon) le reçoit avec intensité = 4-5 ;
 - A la même distance, le récepteur Tittley n°3 (CCO-GE) le reçoit avec intensité = 6-7.
- On observe donc une forte hétérogénéité dans la sensibilité de réception selon les boîtiers, même au sein d'un même modèle.

On mesure ensuite l'intensité du signal reçu avec les 3 antennes, avec les différents récepteurs. Le gain est fixé à 10 pour tous les récepteurs, la distance de 21,50 m est maintenue.

- La sensibilité des antennes varie considérablement, et on observe un facteur 5 dans l'intensité du signal reçu selon le récepteur et l'antenne utilisés.

Tableau 7 : Intensité du signal reçu pour un émetteur nu distant de 21,50 m posé au sol.

Antenne	Titely n°1	Titely n°2	Sirtrack
Récepteur			
Titely n°1 (SFP39)	2	5	5
Titely n°2 (Fac Lyon)	4-5	7	9
Titely n°3 (CCO-GE)	6-7	10	10

Calibrage de la réception du signal (indispensable)

Plusieurs paramètres influent sur la qualité de la transmission du signal émis (par ordre d'effet décroissant) :

- l'immersion de l'émetteur dans l'eau (si l'antenne dépasse, le signal n'est pas complètement annulé) ;
- l'orientation de l'antenne de l'émetteur par rapport à l'antenne Yagi ;
- la distance émetteur-récepteur ;
- le fait que l'émetteur soit en contact avec l'animal (ce qui amplifie le signal) ou non ;
- la position de l'émetteur (sol-surélevé) ;
- l'orientation de l'antenne Yagi (verticale-horizontale) ;
- la nature de la végétation traversée.

Le contact de l'émetteur avec l'animal augmente beaucoup la force du signal et donc la distance d'émission : par exemple, pour un gain de 4 sur le récepteur, l'intensité du signal reçu d'un émetteur est 65 % plus forte quand on le pose sur le doigt que quand on le pose par terre. La taille de l'animal influe aussi sur l'amplification du signal.

Pour suivre des rats des moissons se déplaçant dans une roselière, avec la méthode du homing-in « à distance », il est impératif de connaître la correspondance entre la distance et l'intensité du signal reçu (tab. 8). Lors des tests, on remarque que le signal reçu n'est jamais stable, avec une intensité qui peut parfois varier de 2 à 10 pour un gain donné ; néanmoins, outre ces signaux extrêmes, on arrive à déterminer une intensité moyenne qui correspond à l'intensité du plus grand nombre de signaux reçus. Le signal est d'autant plus stable que l'émetteur est proche. Avec notre matériel, dans les cas extrêmes, nous arrivons à capter le signal d'un émetteur situé à environ 80-100 m dans les roseaux (avec gain 10) : on entend alors seulement un léger « bip », parfois sans pulsation de la barre d'intensité sur l'écran.

Le calibrage a été réalisé dans le marais de Lavours, avec un émetteur Ag337 (Biotrack) de 0.30g, 13 ms, 30bpm prévu pour plus de 23 jours, collé sur un Rat des moissons mâle de 7,4 g, maintenu captif dans une boîte de contention en plastique. Il a été vérifié que celle-ci ne modifie pas le signal (intensité, direction).

La position de l'animal est donc déterminée avec une certaine marge d'erreur qui augmente avec la distance. Cette marge d'erreur n'a pas été calculée, mais on peut l'estimer à quelques mètres pour un animal situé à 20 m du récepteur. Cette erreur est tout à fait satisfaisante pour calculer les aires de domaines vitaux et mesurer les distances parcourues par les rats des moissons.

Tableau 8 : Test effectué le 21.09.2017 à 14h00 avec l'émetteur collé sur un mâle de 7,4g, température 22°C, grand beau temps, vent nul (les distances sont mesurées à partir de l'extrémité de l'antenne Yagi).

gain \ intensité	Plein air										Roselière				
	4		5		6		7		10		4	5	6	7	10
	Sol	Surélevé	Sol	Surélevé	Sol	Surélevé	Sol	Surélevé	Sol	Surélevé	Sol	Sol	Sol	Sol	Sol
2	-	8,0	8,5	13,0	11,0	40,0	16,0	-	-	-	4,5	6,0	11,0	15,0	-
4	-	-	7,8	-	10,0	-	15,0	-	-	-	-	-	-	-	-
6	-	-	7,5	-	9,0	-	14,5	-	-	-	-	-	-	-	-
8	3,0	-	7,0	-	8,5	-	13,5	-	-	-	-	-	-	-	-
10	2,0	4,0	6,0	8,0	8,0	18,0	13,0	-	16,0	35,0	2,0	4,0	7,5	9,0	15,0

Fréquence du suivi

Le nombre de positions enregistrées dépend de la fréquence à laquelle l'observateur se rend sur le terrain. Compte-tenu du rythme d'activité circadien d'un Rat des moissons et de ses capacités de déplacements, il est raisonnable de procéder à 4 recherches régulièrement espacées par 24h, soit une recherche toutes les 6h. Par ailleurs, c'est une méthode assez chronophage qui ne permet pas de suivre plus de 2 individus à la fois, surtout s'ils effectuent de grands déplacements dans des directions opposées.

Résultats

De 2012 à 2018, 17 Rats des moissons ont été suivis par télémétrie (tab. 9). Le suivi le plus long a duré 13 jours avec 38 positions relevées. En moyenne, les suivis durent 7 jours +/- 3,7 jours. L'efficacité du radiopistage s'améliore avec le temps, et en particulier à partir de 2017 où une nouvelle colle permet une meilleure fixation des émetteurs (fig. 21).

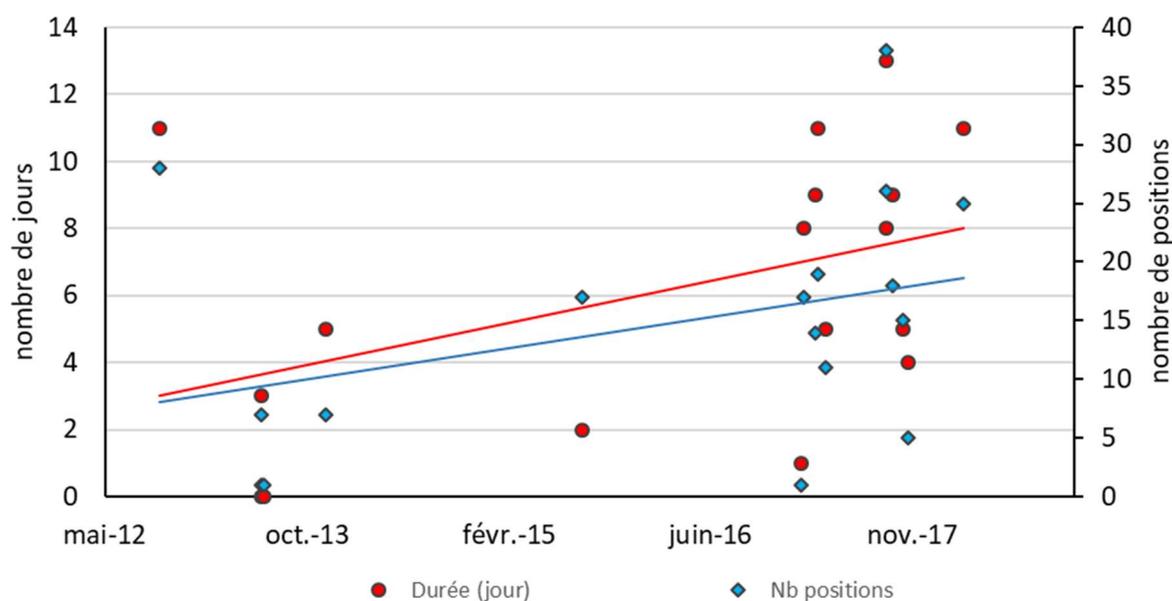


Figure 21 : Efficacité du radiopistage donnée par le nombre de jours de suivis et le nombre de positions relevées.

Tableau 9 : Récapitulatif des suivis télémétriques effectués dans le marais de Lavours sur des Rats des moissons.

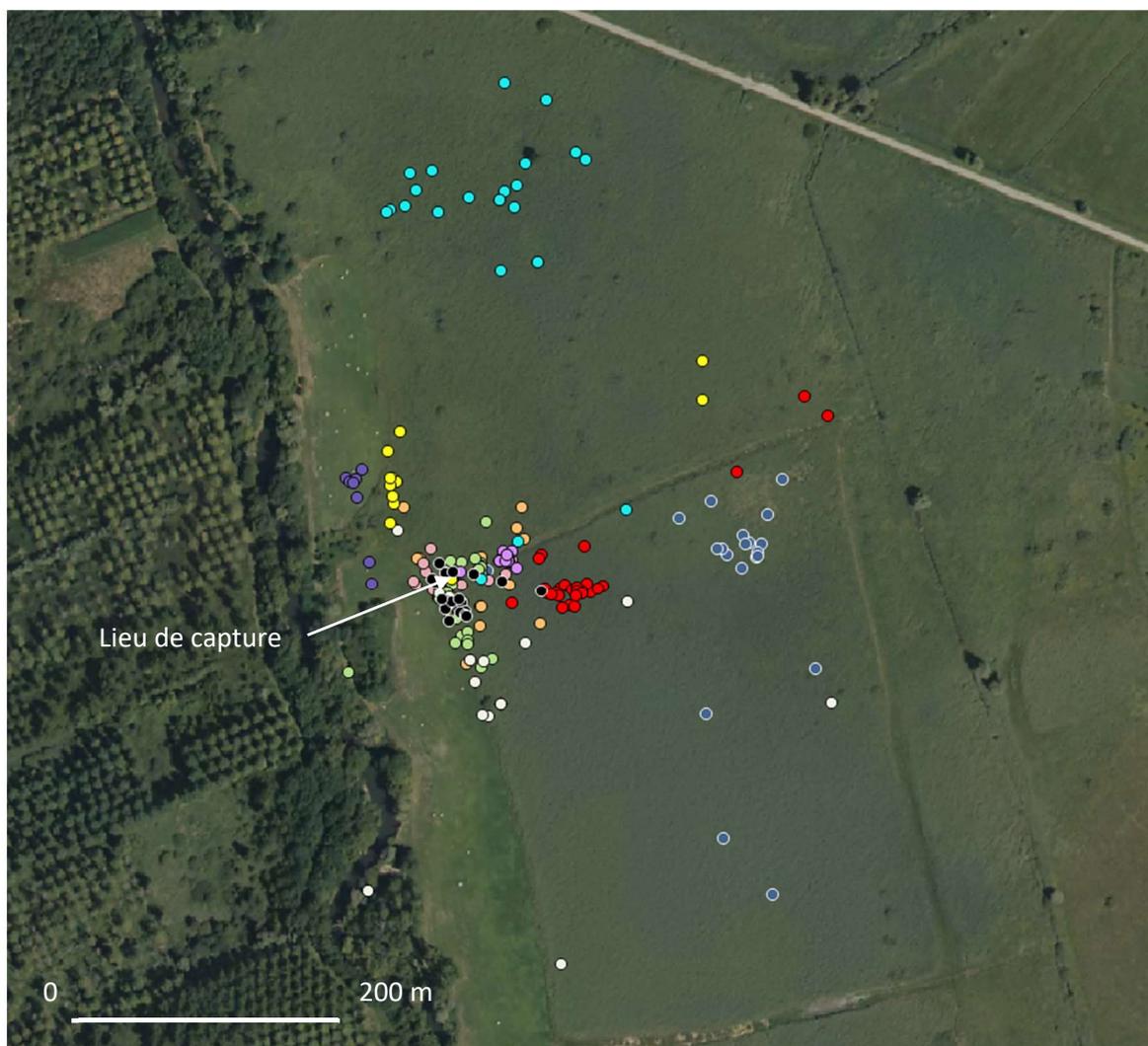
n°	Date capture	Début suivi	Fin suivi	Durée (jour)	Nb positions	Sexe	Poids (g)	Fréquence (MHz)
1	03.10.12	23.10.12	10.11.12	11	28	mâle	7	pas notée
2	11.06.13	11.06.13 à 14h	11.06.16 à 17h	1/8	1	femelle	13	150.561
3	12.06.13	12.06.13 à 16h30	15.06.13	3	7	mâle	7,3	150.398
4	18.06.13	18.06.13 à 14h	18.06.13 à 23h	1/3	1	mâle	7	150.317
5	19.11.13	19.11.13 à 9h	24.11.14	5	7	femelle	9	150.456
6	17.08.15	17.08.15 à 14h	19.08.15 à 10h30	2	17	mâle	8,2	pas notée
7	09.02.17	09.02.17 à 11h45	10.02.17 à 17h00	1	1	femelle	7,4	150.829
8	14.02.17	14.02.17 à 11h30	21.02.17	8	17	femelle	7	150.443
9	15.03.17	15.03.17 à 12h25	25.03.17	9	14	mâle	7,5	150.376
10	22.03.17	22.03.17 à 12h00	01.04.17	11	19	mâle	7,3	150.662
11	11.04.17	11.04.17 à 10h15	15.04.17	5	11	femelle	8,8	150.798
12	05.09.17	05.09.17 à 12h00	12.09.17	8	26	mâle	7,6	150.027
13	05.09.17	05.09.17 à 12h01	16.09.17	13	38	femelle	6,9	150.051
14	21.09.17	21.09.17 à 15h00	29.09.17	9	18	mâle	7,4	150.281
15	18.10.17	18.10.17 à 9h30	22.10.17	5	15	mâle	5,9	150.027
16	31.10.17	31.10.17 à 10h30	03.11.17	4	5	mâle	NA	150.051
17	18.03.18	19.03.18 à 9h00	29.03.18	11	25	mâle	6,5	150.798
			Total	105	250			
			Moyenne	7,00	14,71			
			Ecart-type	3,70	10,56			

Ni la date, ni le sexe ou le poids des Rats des moissons n'influence la durée du suivi : c'est la qualité de la fixation de l'émetteur qui est le facteur limitant. En général, le suivi s'arrête parce que l'émetteur s'est décollé et tombe : il est alors possible de le retrouver et de le réutiliser s'il reste suffisamment d'autonomie (on peut aussi remplacer la pile). Dans deux cas, l'animal a disparu avec son émetteur : soit ce sont des cas de prédation, soit les animaux ont effectué un très grand déplacement entre deux relevés de position. La majorité des suivis se sont déroulés en février-avril et septembre-octobre, aucun suivi n'a couvert l'été (tab. 10).

Tableau 10 : Calendrier des suivis par radiopistage effectués sur les Rats des moissons.

	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
2012										—		
2013						—					—	
2015		—						—				
2017		—										
		—										
			—									
			—	—					—			
2018			—								—	

Parmi les 17 Rats des moissons suivis, 12 présentent un nombre de positions suffisantes pour être exploité (carte 8). Tous les animaux ont été capturés au même endroit de la roselière et l'étalement des points reflète leurs déplacements, qui ne correspondent pas forcément à de la dispersion au sens strict (suivi de reproduction).



Carte 8 : Positions de 12 Rats des moissons suivis par radiopistage de 2012 à 2018.

Discussion

Dérangement et bien-être des animaux

Contrairement au homing-in qui peut occasionner un dérangement des animaux quand on les approche trop, le homing-in « à distance » n'entraîne pas de modification du comportement. Néanmoins, un dérangement peut survenir dans le cas particulier où la position de l'animal ne change pas au cours de plusieurs relevés successifs, laissant penser que l'émetteur s'est décollé, suscitant alors sa recherche active à travers les roseaux : il peut arriver que l'émetteur soit bien collé et que simplement, le Rat des moissons ne bouge pas. Dans ce cas, il fuit devant l'observateur qui constate que le signal se déplace.

La fixation des émetteurs miniaturisés sur les rats des moissons peut se faire également à l'aide d'un collier de serrage en nylon de type Rilsan®. Bien que les émetteurs collés soient susceptibles d'entraîner une perte de poids des animaux (Buss *et al.* 1999), c'est la méthode qui a été choisie car elle présente l'immense avantage de libérer l'animal de son émetteur au bout de quelques jours, qui tombe quand la peau desquame sous l'effet de la colle. Un animal équipé d'un collier le portera jusqu'à sa mort, à moins de le recapturer, ce qui n'est jamais gagné avec un Rat des moissons. En outre, les émetteurs sont collés sans anesthésie ni recours à aucun produit susceptible de modifier le comportement des animaux.

Technique de fixation des émetteurs

Après plusieurs années d'essais, la technique de fixation des émetteurs est maintenant au point. Elle reste délicate et nécessite que la personne qui immobilise l'animal pendant l'opération soit très habile. Le point négatif est lié à la délocalisation de l'animal vers le laboratoire ; il est tout à fait possible de fixer l'émetteur sur le terrain (nous l'avons fait), mais cela mobilise un collègue plus longtemps et la météo doit être favorable.

Technique de suivi des animaux dans la roselière

C'est une technique qui fonctionne mais qui est lourde à mettre en œuvre à cause des layons à ouvrir au préalable. On pourrait imaginer une solution plus polyvalente avec un drone :

- l'antenne Yagi et le récepteur seraient fixés sous le drone équipé d'un GPS ;
- le signal sonore du récepteur serait renvoyé vers l'observateur équipé d'un casque audio ;
- quand le Rat des moissons est localisé, le drone s'immobilise au-dessus de lui et le pilote note sa position GPS.

Le drone permettrait de rechercher l'émetteur dans tout type de végétation sur de grandes distances et rapidement. En revanche, il ne peut voler la nuit et une partie des déplacements des animaux serait perdue.

Une fréquence de relevé des positions toutes les 6 heures semble adaptée au rythme de déplacement des Rats des moissons. Il est important d'intervenir aussi la nuit où ils sont très actifs. Les inondations ne doivent pas empêcher le suivi car les Rats des moissons se maintiennent dans la roselière même inondée. Quand le signal ne bouge plus depuis 24 heures, il faut aller au contact de l'émetteur et vérifier s'il est tombé ou si simplement l'animal ne bouge pas. Le suivi s'arrête lorsque l'émetteur est retrouvé (photo 20).



Photo 20 : Le récepteur sans son antenne permet de retrouver (en général) l'émetteur qui est tombé, en parcourant lentement le sol. © F. Darinot.

4.2. Radar harmonique

Contexte

Le radar harmonique peut constituer une autre technique de pistage des petits animaux. Une balise (tag en anglais), constituée d'une diode couplée à une antenne, est fixé sur l'animal ; elle sera identifiée par un récepteur. Le récepteur émet des radiations sur une certaine fréquence. Quand la balise est illuminée par ces radiations, la diode qu'elle contient génère et émet en retour des courants de fréquences harmoniques du signal émetteur. Le signal retourné diffère des radiations des autres objets et de la végétation, et la balise peut alors être détectée par le récepteur qui transforme les radiations reçues en un signal audio (Engelstoft *et al.* 1999). Initialement, le radar harmonique a été développé pour localiser les victimes des avalanches. Contrairement au radiopistage, le radar harmonique ne permet pas d'identifier individuellement les animaux équipés, car le signal réfléchi n'est pas spécifique.

Le radar harmonique a été utilisé pour des recherches sur des invertébrés comme des libellules Anisoptères (Hardersen 2007), des papillons (Cant *et al.* 2005), des carabes et des escargots (Lövei *et al.* 1997, O'Neal *et al.* 2004), des abeilles (Riley *et al.* 1996), mais aussi avec des amphibiens (Pellet *et al.* 2006) ; cette liste n'est pas exhaustive. En revanche, le radar harmonique n'a jamais été utilisé avec des petits mammifères. Dans le cadre d'une étude sur la dispersion des individus, c'est une technique qui pourrait présenter un grand intérêt, car elle est très bon marché (chaque balise ne coûte que quelques euros) et elle doit permettre, en théorie, d'équiper et de suivre un grand nombre d'animaux en même temps. Les animaux ne sont pas reconnaissables individuellement, mais le suivi pourrait permettre de visualiser les trajectoires globales d'un ensemble d'individus, de mettre en évidence d'éventuels patrons de déplacements dans le paysage ainsi que les déplacements extrêmes. Enfin, la balise étant passive, les animaux peuvent être suivis plus longtemps qu'avec un émetteur à batterie, c'est-à-dire tant qu'ils la portent et en bon état.

Objectifs

- mettre au point une technique de fixation des balises sur les Rats des moissons ;
- mettre au point une technique de suivi des animaux par radar harmonique.

Méthodes

- **Technique de fixation des balises**

Dans le cadre de cette thèse, j'ai utilisé des balises R56 et un récepteur R9 de la marque RECCO® (photo 21). Les balises R56 ont été récemment mises au point par RECCO pour l'étude spécifique des petits animaux, alors que toutes les études réalisées jusque-là utilisaient des balises artisanales fabriquées par les chercheurs eux-mêmes, avec une fiabilité variable.

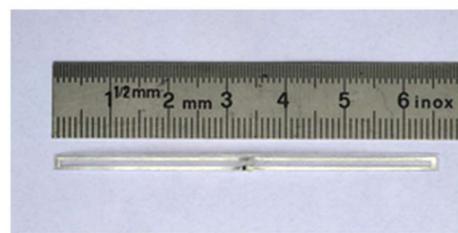


Photo 21 : Récepteur RECCO® R9 en position verticale (à gauche) et balise R56 (ci-dessus) © F. Darinot.

Les balises sont des languettes en plastique souple mesurant 65 mm x 3 mm, contenant la diode et une antenne en boucle. Pour fixer la balise au Rat des moissons, j'ai délibérément écarté le collier de serrage en nylon de type Rilsan®, que l'animal porte jusqu'à sa mort. Il est possible de coller directement la balise sur la nuque de l'animal, comme un émetteur VHF, mais il parvient rapidement à se l'arracher (photo 22). Une autre solution consiste à coller la balise sur un élastique à cheveux (très résistant) du même diamètre que le cou d'un Rat des moissons (photo 23). Cette technique, qui n'a pu être testée que sur deux animaux, n'est pas complètement satisfaisante car l'animal peut attraper la languette et peut-être la mordiller, ce qui pourrait perturber le signal. Finalement, la bonne solution pour fixer les balises n'a pas été trouvée.



Photo 22 : Test de collage d'une languette identique à une balise RECCO R56 © F. Darinot.



Photo 23 : Test de fixation de la balise à l'aide d'un élastique à cheveux © F. Darinot.

- **Technique de suivi des animaux**

A l'origine, le radar harmonique a été mis au point pour rechercher les personnes ensevelies sous une avalanche, quand elles ont une balise cousue dans leur vêtement ou fixée à leurs chaussures de ski. La recherche se fait habituellement à ski, en quadrillant avec des récepteurs le secteur où les victimes sont supposées être ensevelies. Depuis quelques années, la technique a été améliorée en fixant le récepteur sous un drone : la recherche est beaucoup plus rapide.

J'ai essayé d'adapter la technique du récepteur embarqué sous un drone à la recherche de Rats des moissons équipés d'une balise, dans une roselière du marais de Lavours.

Etalonnage préalable du matériel

Avant toute utilisation sur le terrain, le récepteur doit être étalonné en fonction de la végétation traversée, qui modifie la transmission du signal. La sensibilité d'un récepteur Recco® R9 a été testée le 15.02.2017 (beau temps, 12°C, vent nul) avec une balise R56 non fixée à un animal, selon plusieurs modalités (tab. 11) :

- balise par terre ou surélevée de 1,40 m ;
- détecteur RECCO vertical  ou horizontal 
- Rebord de la casquette du RECCO parallèle // à la balise ou perpendiculaire 

Tableau 11 : Sensibilité du récepteur R9 avec une balise R56, avec plusieurs orientations et dans deux types de milieux.

Milieu	Hauteur de la diode	Orientation du RECCO	Perte du signal (m)
Sans végétation, sans obstacle	Par terre		8
			5
	à 1,40 m		> 60
			> 60
			> 60
			11
Roselière haute (3,50 m)	Par terre		17
			13
	à 1,40 m		> 60
			> 60
			40
			8
	à 1,40 m		> 60
			> 60

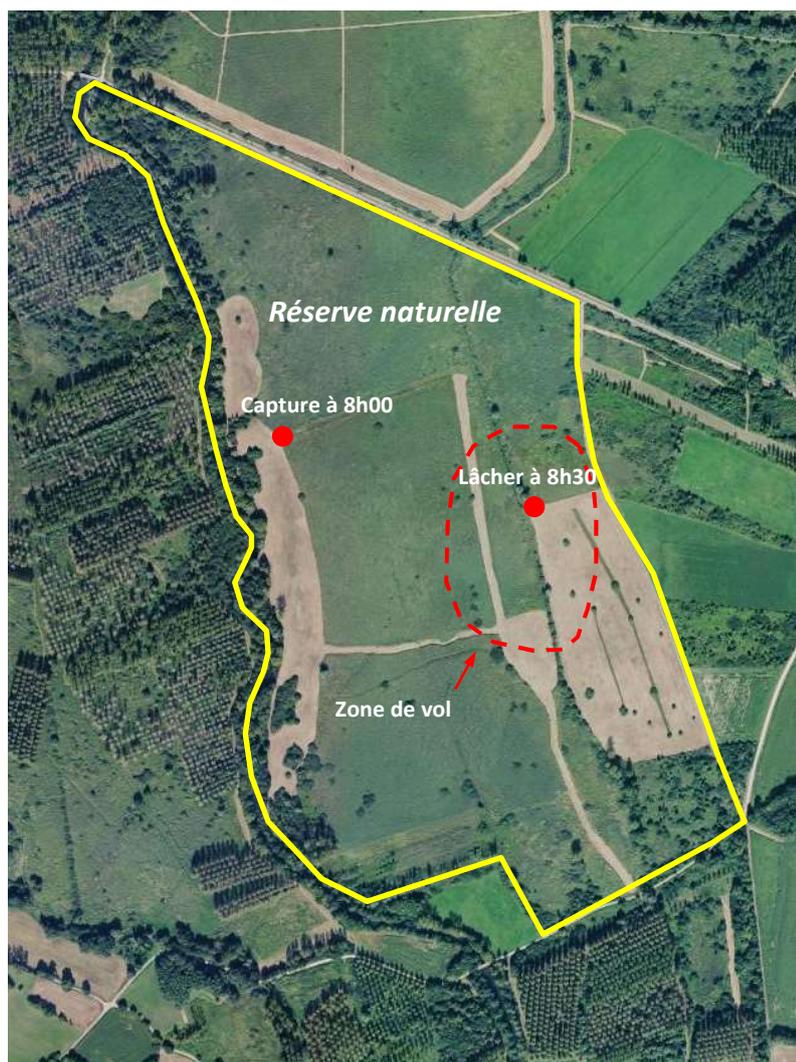
On remarque que le récepteur est toujours plus performant en position horizontale, casquette dirigée vers le sol, rebord parallèle à la balise. Le signal est plus fort quand la balise est surélevée et il est légèrement plus faible dans la roselière qu'à découvert. Cependant, même dans les conditions les moins favorables (perte du signal à 8 m), un Rat des moissons porteur d'une balise peut théoriquement être détecté par un récepteur R9 fixé sous un drone en survol rasant au-dessus de la roselière.



Photo 24 : Récepteur RECCO R9 fixé sous le drone, en position horizontale © Y. Rozier.

Essai avec un drone

La technique est identique à celle employée pour rechercher une personne ensevelie sous une avalanche et c'est la même société qui est intervenue pour le test avec un Rat des moissons. Le récepteur est fixé en position horizontale sous le drone et le signal sonore qu'il émet quand la balise est détectée est renvoyé sur un petit terminal porté par le pilote (photo 24). Une balise R56 a été fixée avec un élastique à cheveu sur un Rat des moissons, capturé à 8 h dans la station n°1 et relâché à 8h30 de l'autre côté de la roselière, 200 m plus à l'est (carte 9). La recherche avec le drone s'est faite 5h plus tard, sur une zone de 5 ha autour du point de relâcher. Après 10 min de recherche, le Rat des moissons n'a pas été retrouvé. Il est possible qu'il ait endommagé la balise en la mordant pour se dégager, ou bien il s'est déplacé au-delà de la zone prospectée avec le drone.



Carte 9 : Recherche par drone du Rat des moissons équipé d'une balise R56 dans le marais de Lavours.

- **Bilan**

Les essais avec le radar harmonique n'ont pas été concluants, tant pour la technique de fixation des balises sur les Rats des moissons que pour le suivi des animaux avec le drone. La plus grande difficulté réside dans la fixation de la balise sur les animaux, mais des solutions méritent d'être testées :

- Il faudrait essayer de faire une boucle avec la balise autour du cou de l'animal, bien ajustée pour qu'il ne la retire pas, et fermée avec un point de colle cyanoacrylate à prise instantanée. Le fabricant indique que la balise ne peut pas émettre correctement si on la boucle, mais mes essais semblent montrer le contraire. Portée sous forme de collier, la balise ne serait plus sujette aux morsures des animaux.
- Le fabricant devrait concevoir une balise plus courte, ou de forme différente, qui n'aurait pas de prise pour l'animal une fois collée entre les omoplates.

Lors de la recherche, le pilote n'a pas prospecté une zone suffisamment grande à cause de problèmes sur la batterie du drone. Par ailleurs, l'essai n'a été fait qu'avec un seul animal, ce qui n'apporte pas suffisamment d'informations.

Cependant, l'étalonnage réalisé au préalable montre que le suivi des Rats des moissons par radar harmonique est théoriquement possible dans une roselière dense. Il serait très utile de poursuivre les essais pour mettre au point la détection par drone qui permettrait de suivre les déplacements d'un grand nombre d'individus à moindre coût.

Remerciements

Je tiens à remercier le Professeur Pierre Joly (Université Lyon I) pour le prêt d'un récepteur RECCO R5 et de plusieurs balises artisanales, pour mes premiers essais en 2015. Je remercie également la société RECCO (Mme Christina Lysdahl) pour le don de deux modèles de balises (C19 et R56) pour mes tests, ainsi que M. Sylvain Pincebourde (Université de Tours) pour le prêt d'un récepteur RECCO R9 en 2016-17. Merci aussi à M. Guy Houin, gérant de la société SODERA (38780 Pont-Evêque), qui a piloté le drone dans le marais de Lavours.

III. Conclusion

Parmi les différentes techniques de détection, de capture, de marquage individuel et de suivi spatial des Rats des moissons qui ont été testées dans le cadre de cette thèse, il faut en retenir trois, en raison de leur intérêt pour l'étude de cette espèce.

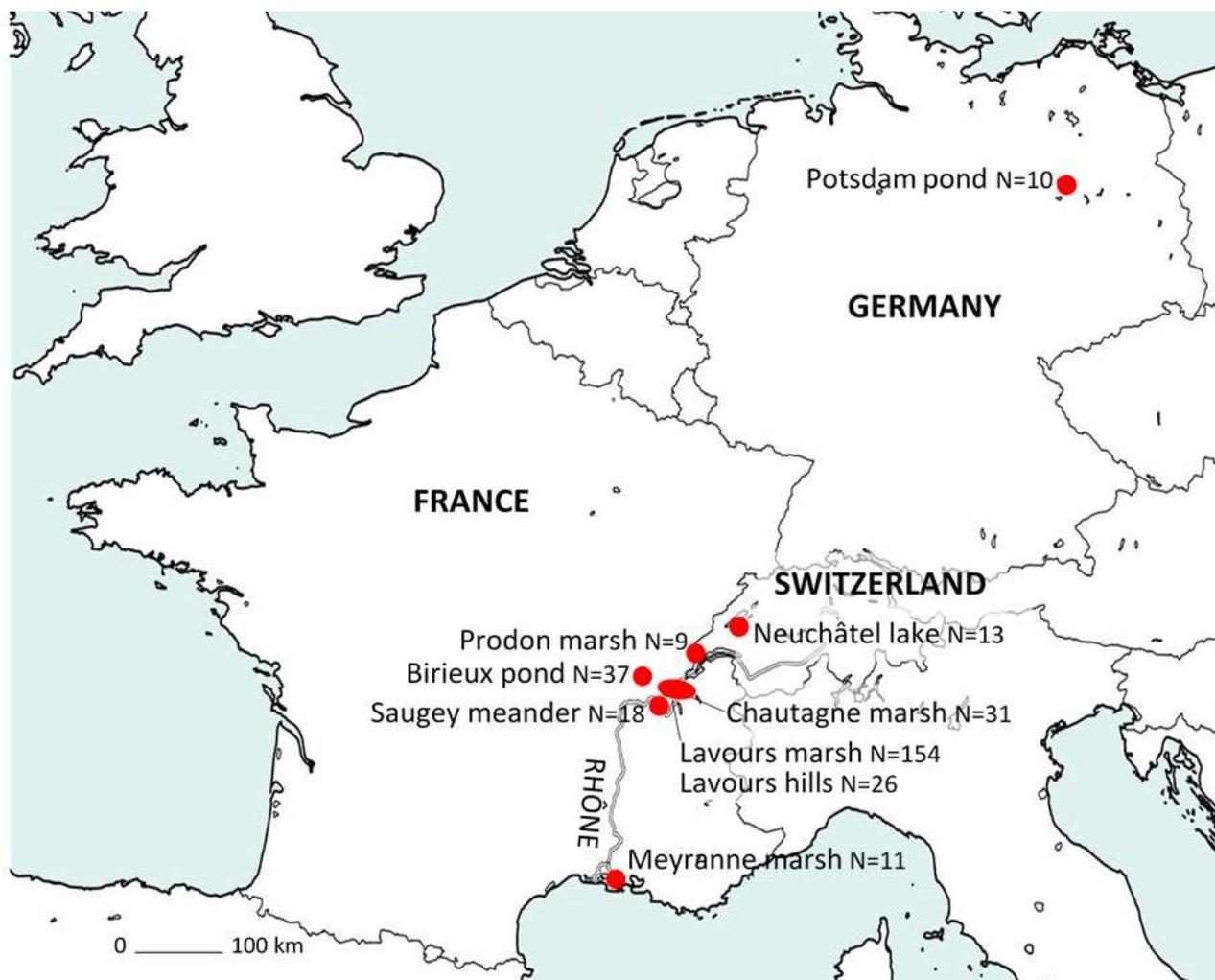
- Les pièges photographiques permettent d'étudier le comportement des Rats des moissons dans leur environnement naturel et les interactions avec d'autres espèces, y compris pendant les inondations ; ces informations ne peuvent pas être obtenues avec les pièges-trappe.
- Dans la végétation haute et en particulier dans les roselières, le piégeage des Rats des moissons avec des pièges disposés au-dessus du sol améliore significativement la probabilité de capture des individus : c'est une technique particulière à cette espèce, adaptée à sa biologie.
- Le radiopistage avec des émetteurs miniaturisés est possible avec des mammifères aussi petits que le Rat des moissons, moyennant un certain savoir-faire pour la fixation de l'émetteur et l'aménagement d'accès pour circuler avec le récepteur dans les végétations les plus denses.

Quant au suivi spatial par radar harmonique, c'est une technique qui mérite d'être approfondie, notamment en ce qui concerne la méthode de fixation de la balise sur le Rat des moissons. Une fois opérationnel, le suivi des déplacements individuels avec un récepteur embarqué par un drone devrait fournir des informations qu'aucune autre technique ne peut apporter, en raison du grand nombre d'individus qu'il sera possible de suivre simultanément sans limite de distances parcourues ni de durée de suivi.

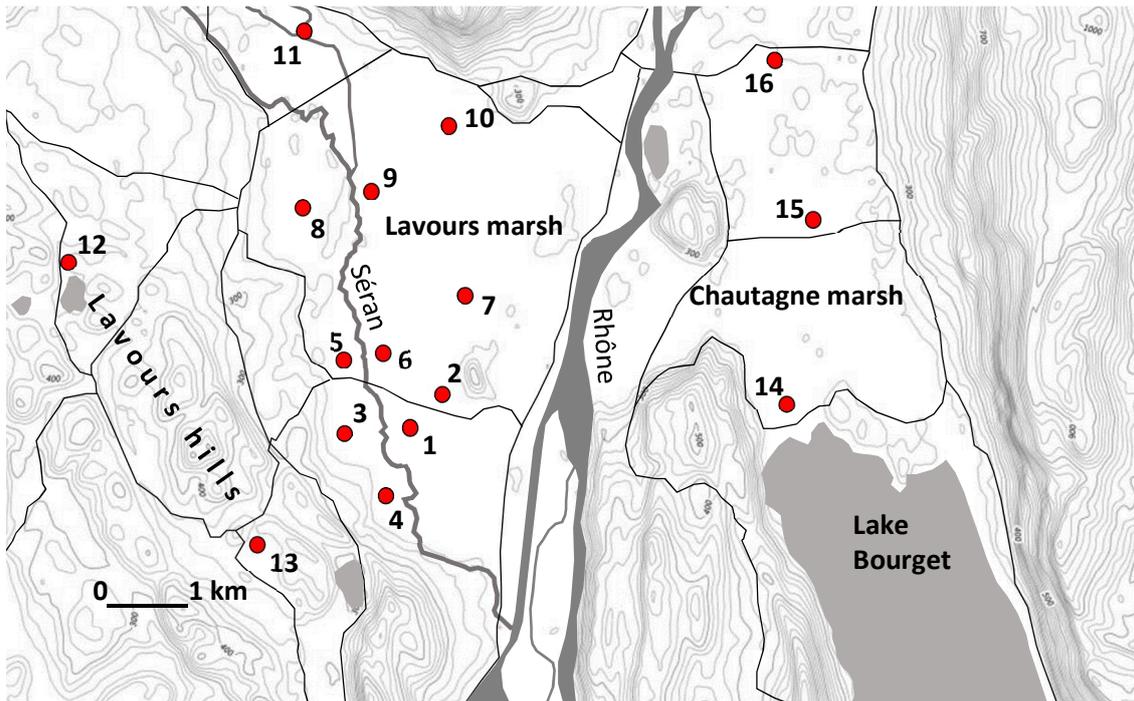
C. DISPERSION ET STRUCTURE GÉNÉTIQUE DE POPULATIONS DE RATS DES MOISSONS

I. Sites étudiés

Les Rats des moissons étudiés dans cette thèse proviennent de neuf populations, réparties du nord de l'Allemagne jusqu'au sud de la France (carte 10). Dans six populations, plusieurs stations ont été échantillonnées, ce qui fournit un total de 26 stations (tab. 12). Les populations de Lavours hills – Lavours marsh – Chautagne marsh forment un ensemble qui a été étudié plus en détail (carte 11). Toutes ces populations sont situées à des altitudes variant entre 10 m (Meyranne marsh, commune de Arles) et 490 m (Prodon marsh, commune de Divonne-les-Bains). Les individus ont été capturés dans des habitats humides comportant diverses associations végétales déterminées par la profondeur de la nappe phréatique, l'intensité des inondations mais aussi les pratiques agricoles (maïsiculture) ou forestières (peupleraies).



Carte 10 : Situation des 9 populations étudiées pour le Rat des moissons (avec le nombre d'individus N échantillonnés).



Carte 11 : Situation des 16 stations étudiées dans le marais de Lavours (Lavours marsh), les marais collinaires (Lavours hills) et le marais de Chautagne (Chautagne marsh).



Photo 25 : Vue de la roselière inondée (station 1) du marais de Lavours © Christophe Bouvier.

Tableau 12 : Liste des 9 populations et des 26 stations échantillonnées.

Population n° de station	Longitude (WGS84)	Latitude (WGS84)	Commune	Lieu-dit	N individus	Habitat (EUNIS)
Lavours marsh						
1	5,752253	45,809458	Flaxieu	La Planche	14	D5
2	5,759013	45,810071	Lavours	Pré Mariot	12	D5
3	5,743563	45,804791	Flaxieu	Les Tardives	13	D5, F4
4	5,750687	45,800004	Pollieu	Prairie Flay	16	D5, F4
5	5,740550	45,817269	Vongnes	Le Châtelard	7	D5,
6	5,747597	45,819179	Flaxieu	Les Rosières	20	D5
7	5,764710	45,822982	Lavours	Les Borries	24	X07
8	5,735270	45,835003	Ceyzérieu	Epeillez	15	D5
9	5,747511	45,841247	Béon	Les Vernières	14	D5
10	5,764570	45,844551	Béon	Le Plâtre	11	D4
11	5,738751	45,855680	Béon	Les Grindelières	8	D5
Lavours hills						
12	5,694738	45,828812	Ceyzérieu	Le Revet	7	D5, F4
13	5,715958	45,792528	Marignieu	Le Pommier	19	D5
Chautagne marsh						
14	5,821803	45,806858	Chindrieux	Prés Crottis	10	D5
15	5,828980	45,830089	Chindrieux	Le Vernay	9	D5, G1C
16	5,823976	45,850519	Ruffieux	Pré Callet	12	D5, G1C
Saugey meander						
18	5,570689	45,685261	Brangues	Les Teppes	8	D5
19	5,559370	45,699352	Brangues	Le Grena	3	D5
20	5,573627	45,694472	Brangues	Les Tuilières	7	D5
Birieux pond						
21	5,037118	45,945001	Birieux	Montfort	19	D5
22	5,021607	45,949591	Birieux	Balzac	18	D5
Prodon marsh						
23	6,13726	46,33675	Divonne-les-		9	D5
Neuchâtel lake						
24	6,796034	46,826053	Cheyres		1	D5
24	6,990298	46,942063	Champmartin		4	D5
24	6,937033	46,908952	Gletterens		6	D5
24	6,750785	46,801749	Yvonnand		2	D5
Meyranne marsh						
25	4,68374	43,6162	Arles		11	D5
Potsdam pond						
26	13,038122	52,383231	Potsdam		10	D5
Total					309	

Détail des habitats EUNIS (Davies *et al.* 2004) :

- D5 Roselières sèches et cariçaies, normalement sans eau libre
- D4 Bas-marais riches en bases et tourbières des sources calcaires
- F4 Landes arbustives tempérées
- X07 Cultures intensives parsemées de bandes de végétation naturelle et/ou semi-naturelle
- G1C Plantations forestières très artificielles de feuillus caducifoliés (peupleraie)

II. Capacité de déplacements individuels et de dispersion chez le Rat des moissons

1. Estimation des distances de dispersion et de déplacement

Résumé

Le Rat des moissons est une espèce réputée avoir de bonnes capacités de dispersion, sans qu'aucune véritable estimation n'ait jamais été réalisée. Des distances de dispersion ont été calculées à partir d'observations directes (capture-marquage-recapture, radiopistage) et d'inférences génétiques basées sur le polymorphisme des microsatellites, dans le marais de Lavours (Ain, France) à proximité du Rhône. Dans ce marais, les Rats des moissons semblent constituer une unique population, sans isolement génétique par la distance. La surface des domaines vitaux a été calculée de trois manières grâce aux données issues du radiopistage (méthode Kernel avec hypothèse haute et basse, méthode Minimum Convex Polygon MCP), donnant des valeurs très supérieures aux surfaces trouvées dans la littérature, allant de $2\,163\text{ m}^2 \pm 810\text{ m}^2$ (kernel hypothèse basse), à $5\,477\text{ m}^2 \pm 2\,389\text{ m}^2$ (kernel hypothèse haute), et $11\,131\text{ m}^2 \pm 5\,892\text{ m}^2$ (MCP). Ces valeurs conduisent à des distances de dispersion variant de 93 m (95% IC : 70 - 96 m) pour l'hypothèse basse Kernel à 138 m (95% IC : 103 - 143 m) pour la méthode MCP. Comparativement à sa taille, le Rat des moissons est donc un bon disperseur. Il n'y a pas de différence significative dans les distances journalières parcourues entre les sexes. Si l'on utilise les distances de dispersion calculées comme tampon autour des positions de nids ou d'individus observées dans le marais de Lavours, on constate qu'une grande partie du paysage est susceptible d'être traversée par le Rat des moissons, ce qui conforte l'hypothèse d'une population unique avec des flux de gènes importants, sans isolement par la distance.

Introduction

Dans un paysage soumis à des inondations régulières qui peuvent impacter localement la population par mortalité ou par délocalisation des individus, la dispersion est cruciale pour assurer la cohésion de la population. C'est le sujet même de cette thèse qui prend le Rat des moissons comme modèle d'étude.

Les processus de dispersion chez les petits mammifères ont fait l'objet de nombreuses études depuis les années 1980, mais les grands principes ont été longs à émerger à cause des difficultés inhérentes à l'étude de ce phénomène. Dans l'étude de la dispersion, la principale difficulté technique est de distinguer les individus qui dispersent, c'est-à-dire que leur déplacement est suivi de reproduction, de ceux qui réalisent des mouvements exploratoires de routine (Gaines et McClenaghan 1980). Ce problème est crucial pour les nombreux petits mammifères nocturnes, crépusculaires, ou qui occupent des habitats où l'observation directe est impossible. Par ailleurs, les distances de dispersions révèlent de fortes variations entre les espèces et au sein même des espèces, qui proviennent le plus souvent de biais méthodologiques (Le Galliard *et al.* 2012). Pour améliorer l'estimation de la dispersion, plusieurs auteurs suggèrent de conduire les études sur de larges échelles spatiales, en combinant des approches directes par capture-marquage-recapture avec des inférences génétiques basées sur des marqueurs moléculaires (Telfert *et al.* 2003, Le Galliard *et al.* 2012).

Chez les petits mammifères, le Rat des moissons est connu pour ses bonnes capacités à la dispersion, relativement à sa taille, de l'ordre de plusieurs centaines de mètres (Koskela et Viro 1976, Trout 1976, Trout 1978a, Churchfield *et al.* 1997). Toutefois, ces auteurs utilisent probablement le terme de « dispersion » par abus de langage car rien ne prouve dans leurs études que les mouvements qu'ils rapportent soient

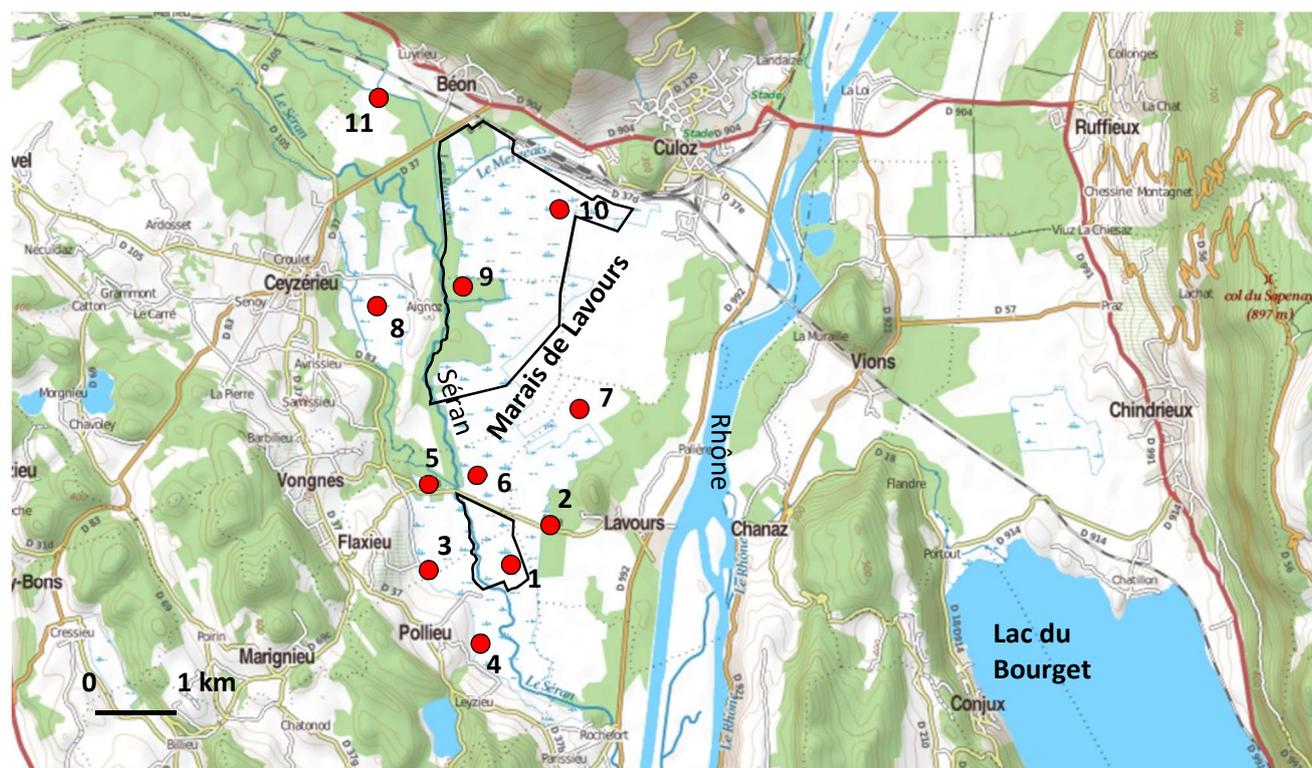
véritablement suivis de reproduction. En réalité, les distances de dispersion n'ont jamais été étudiées en détail chez cette espèce, mais compte-tenu de sa petite taille.

Le but de cette étude est d'évaluer les distances de dispersion chez une population de Rat des moissons dont la structuration génétique est connue, dans le marais de Lavours (Ain, France), et de vérifier que l'espèce présente effectivement de bonnes capacités de dispersion. L'originalité méthodologique repose sur la combinaison d'observations directes (capture-marquage-recapture, radiopistage) et d'inférences génétiques basées sur le polymorphisme des microsatellites disponibles pour cette espèce (voir paragraphe C. III., pages 142 à 162). Les résultats obtenus pour la dispersion seront discutés au regard des distances de déplacement et des aires de domaines vitaux obtenues par les mêmes méthodes.

Matériel et méthodes

- **Zone étudiée, habitats, stations**

Cette étude s'est déroulée de 2012 à 2018 dans la plaine inondable du Haut-Rhône français, dans le marais de Lavours, vaste zone marécageuse de 2 000 ha (carte 12). Les Rats des moissons ont été échantillonnés dans 11 stations réparties dans différents types d'habitats humides : bas-marais alcalins et tourbières des sources calcaires (EUNIS code D4 in Davies *et al.* 2004), roselières sèches et cariçaias (EUNIS code D5), landes arbustives à Saule cendré (*Salix cinerea*) (EUNIS code F4) et cultures intensives (maïs) parsemées de bandes de végétation naturelle (EUNIS code X07) (tab. 13).



Carte 12 : Situation des 11 stations étudiées dans le marais de Lavours.

Tableau 13 : Liste des 11 stations échantillonnées.

n° de station	Longitude (WGS84)	Latitude (WGS84)	Commune	Lieu	N individus	Habitat (EUNIS)
1	5,752253	45,809458	Flaxieu	La Planche	14	D5
2	5,759013	45,810071	Lavours	Pré Mariot	12	D5
3	5,743563	45,804791	Flaxieu	Les Tardives	13	D5, F4
4	5,750687	45,800004	Pollieu	Prairie Flay	16	D5, F4
5	5,740550	45,817269	Vongnes	Le Châtelard	7	D5,
6	5,747597	45,819179	Flaxieu	Les Rosières	20	D5
7	5,764710	45,822982	Lavours	Les Borries	24	X07
8	5,735270	45,835003	Ceyzérieu	Epeillez	15	D5
9	5,747511	45,841247	Béon	Les Vernières	14	D5
10	5,764570	45,844551	Béon	Le Plâtre	11	D4
11	5,738751	45,855680	Béon	Les Grindelrières	8	D5
Total					154	

- **Echantillonnage**

Observations directes : radiopistage

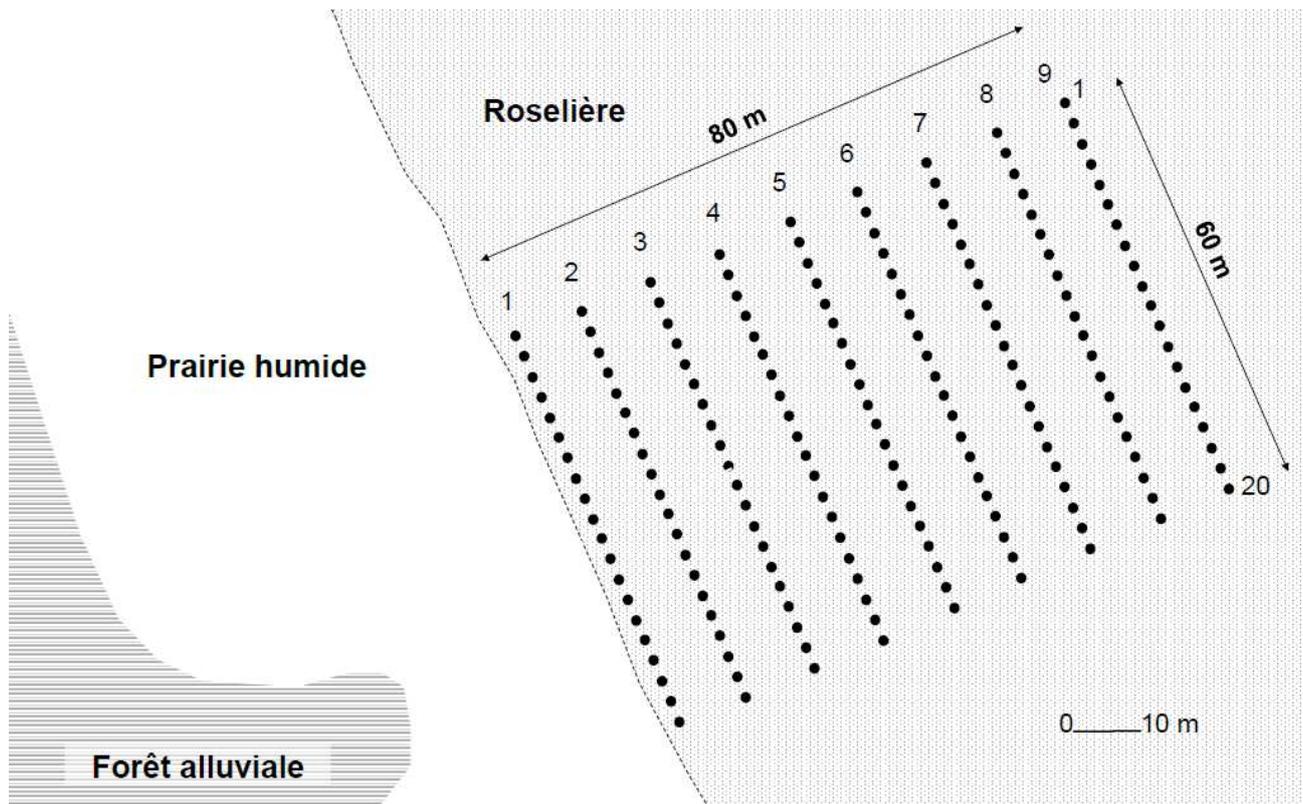
D'octobre 2012 à mars 2018, 17 sessions de radiopistage ont été conduites dans la station 1, à travers la roselière et la prairie humide, sur environ 50 ha. Pour pouvoir se déplacer, 3700 m de layons larges de 2 m ont été ouverts au tracteur à travers 20 ha de roselière. Le matériel de radiopistage se composait :

- d'émetteurs de marque Biotrack®, type PicoPip à coller sur l'animal, pesant 0.30 g soit environ 4 % du poids d'un Rat des moissons adulte, pour 11 jours d'émission avec une pulsation lente de 54 bpm ;
- d'un récepteur de marque Titley®, modèle Australis 26k, avec une antenne Yagi à 3 éléments de marque Sirtrack®, modèle Mopole™.

Tous les détails méthodologiques concernant la mise en œuvre du radiopistage sont donnés dans le chapitre B. II. 4. 1., page 85.

Observations directes : CMR

D'avril à octobre 2015, une campagne de CMR a été menée dans la station 1, en huit sessions de piégeage de 5 à 15 jours consécutifs. 180 pièges I.N.R.A. montés sur des piquets de 60 cm ont été répartis sur une surface de 4 800 m² (carte 13). La disposition des pièges est un compromis entre, d'une part, un espacement régulier et suffisant pour permettre de capturer chaque animal dans son domaine vital, et d'un autre côté, l'énorme difficulté pour se déplacer à travers la roselière dense qui incite à regrouper les pièges. Selon Tanaka (1966), l'espacement entre les pièges doit être égal au quart du diamètre du plus petit domaine vital connu pour l'espèce étudiée. Ainsi, pour le Rat des moissons, un domaine vital de 350 m² (Trout 1978) conduit à un espacement de 5 m entre les pièges. Finalement, la grille est composée de 9 lignes de 20 pièges, les lignes étant espacées de 10 m et les pièges de 3 m : l'ensemble forme une grille de 4 800 m², que deux observateurs peuvent parcourir en deux heures grâce à des layons ouverts dans les roseaux. Les pièges sont garnis de graines pour nourrir les oiseaux (tournesol, blé et millet). Ils sont vérifiés deux fois par 24 heures (7 h et 18 h), sauf en juillet où ils restent désactivés en journée en période de canicule. Tous les Rats des moissons ont été marqués individuellement par tonte des poils jusqu'en août, puis avec des transpondeurs RFID jusqu'en octobre. Les transpondeurs, de la marque Peddy-Mark®, modèle PM162-8, mesurent 8,4 mm pour 1,4 mm de diamètre ; ils sont injectés sous la peau du cou, sans anesthésie, sur le terrain. A sa première capture, chaque animal est pesé, sexé et son état reproducteur est noté ; lors des recaptures, il n'est que pesé.



Carte 13 : Agencement de la grille de 180 pièges I.N.R.A. dans la station 1 du marais de Lavours.

Méthodes indirectes : prélèvements de tissus pour les analyses génétiques

Des prélèvements de tissus destinés à l'extraction de l'ADN ont été réalisés de 2014 à 2016, sur les 154 Rats des moissons des 11 stations du marais de Lavours (tab. 13). Les animaux ont été capturés avec des pièges I.N.R.A. dotés d'une loge en bois en arrière, avec 300 nuits-pièges en moyenne par station, fournissant 12 individus différents en moyenne par station (min. 7, max. 24). Les biopsies d'oreilles ont été faites sur le terrain, fournissant environ 3 mm² de tissu conservé dans de l'alcool à 80°. La méthode est très rapide (moins de 10 secondes) et n'entraîne pas de forte douleur chez l'animal qui ne crie pas pendant l'acte ; il convient néanmoins d'éviter de couper la veine au sommet de l'oreille, ce qui entraîne un léger saignement. Tous les détails méthodologiques concernant l'extraction de l'ADN des tissus et le génotypage sont donnés dans le chapitre C. III., pages 144 à 147.

- **Calcul de la distance de dispersion**

Fondements théoriques

Le calcul de la distance de dispersion dépend de la structure de la population étudiée, c'est-à-dire du modèle de dispersion des individus (Rousset 2000) : les individus peuvent être répartis en métapopulation, sous ses différentes formes, ou en population continue où la dispersion se fait sur de courtes distances, selon un modèle d'isolement par la distance.

- Dans une métapopulation, on applique le modèle en île de Wright (1951) où pour un nombre infini de sous-populations et sans mutation, la relation entre la différenciation génétique F_{ST} et le nombre de migrants est donnée par :

$$F_{ST} = 1/(4Nm + 1)$$

- où N : taille efficace d'une population,
m : taux de migration par génération,
 F_{ST} : indice de fixation qui mesure les différences de fréquences alléliques entre populations.

La distance de dispersion σ est alors donnée par la pente de la droite de régression de $f(\log \text{ distance}) = F_{ST} / (1 - F_{ST})$, où la pente est égale à $1/4D\pi\sigma^2$ (Rousset 1997).

- Dans une population continue, la distance de dispersion σ dépend de la taille du voisinage N_b (Wright 1946) :

$$N_b = 4\pi D\sigma^2$$

- où D : densité (nombre d'individus par unité de surface)
 σ : distance entre le lieu de naissance des parents et leur descendance (dispersion)
 N_b : taille de voisinage

- Dans cette présente étude, la population de Rats des moissons est continue (voir C. III.), mais l'échantillonnage des individus est très espacé et la distance entre individus à l'intérieur de chaque station est petite par rapport aux distances entre stations. Dans ce cas, Rousset (2000) recommande de calculer la distance de dispersion σ comme pour une métapopulation, avec la pente de la droite de régression de $f(\log \text{ distance}) = F_{ST} / (1 - F_{ST})$. Comme vu précédemment, cette droite de régression a une équation du type $y = ax + b$ où a est la pente, avec :

$$a = 1/4D\pi\sigma^2$$

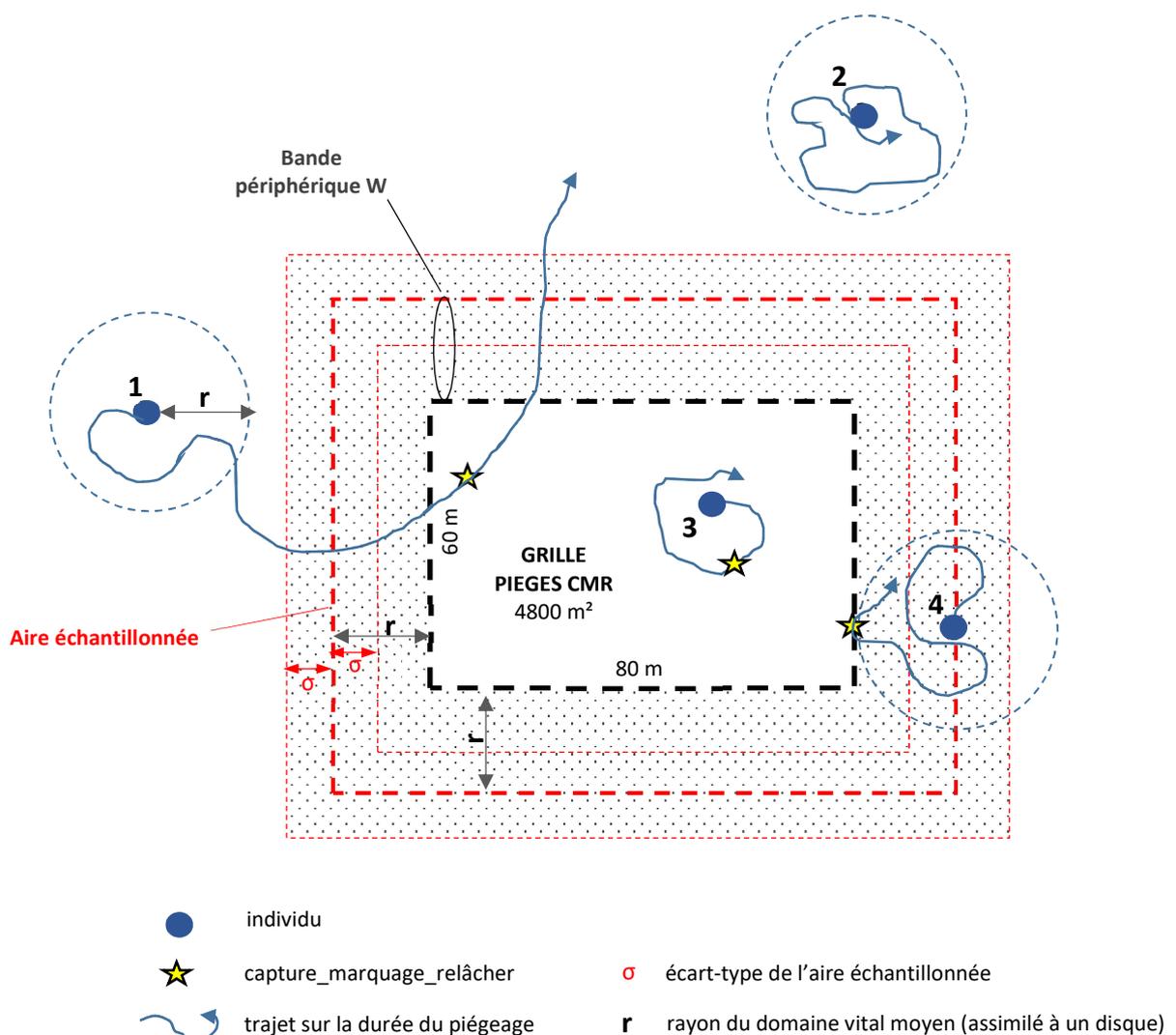
d'où $\sigma = \sqrt{1/4D\pi a}$

Calcul de la densité D

- Effectifs

La densité D est le nombre d'individus par unité de surface. Dans cette étude, les effectifs sont issus des résultats de la CMR, traités avec le Program Mark 5.0 (Cooch and White 2016) pour estimer la taille de la population à chaque session de capture. Le modèle de population close a été choisi, avec probabilité complète et hétérogénéité de pi, p et c, où p est la probabilité de capture initiale, c la probabilité de recapture et pi la proportion de population avec un mélange particulier. Les modèles d'hétérogénéité sont utiles quand l'hétérogénéité des paramètres pi et c est inconnue parmi les individus, ce qui est le cas dans notre étude, où la probabilité de détection est variable entre les animaux. Pour compenser le fait que la grille de pièges est ouverte, cinq courtes périodes ont été sélectionnées parmi les huit sessions de captures, afin de minimiser les problèmes d'entrée et de sortie des individus : 23.06-03.07, 27.07-31.07, 17.08-28.08, 24.09-01.10, 20.10-27.10. Les calculs ont été réalisés sur la cohorte des adultes uniquement, puisque les juvéniles ont une probabilité de se faire capturer inférieure, ayant tendance à rester près de leur nid après le sevrage. Pour chacune des cinq périodes retenues, la sélection du meilleur modèle s'est faite sur une correction du critère d'information d'Akaike (AICc) pour les échantillons de petite taille.

Par ailleurs, la surface réellement échantillonnée par la grille de pièges, qui n'est pas égale à la surface de la grille de piège *sensu stricto*, nécessite une estimation spécifique. Pour cela, il faut tenir compte de l'effet de bordure de la grille qui résulte du fait que tous les animaux susceptibles de se faire capturer n'ont pas la totalité de leur domaine vital compris dans la grille de pièges (Anderson *et al.* 1983). Parmi les quatre méthodes de calcul de la surface réellement échantillonnée avec une grille de pièges (Anderson *et al.* 1983), celle de Dice (1938) a été retenue : la largeur d'une bande périphérique à la grille W correspond au rayon moyen r du domaine vital de l'espèce considérée. Cette méthode paraît plus réaliste que celle donnée par Mac Lulich (1951), où r correspond à la distance moyenne journalière parcourue par les animaux durant le temps de piégeage. Dans cette étude, la surface moyenne du domaine vital d'un Rat des moissons est donnée par les résultats du radiopistage et non par la CMR qui comporte des problèmes liés à l'attractivité des pièges et au fait que la grille est limitée. Bien que le domaine vital d'un Rat des moissons puisse prendre des formes très variées, on l'assimilera à un disque de rayon r , où r correspond à la largeur de la bande périphérique W dont l'aire sera ajoutée à l'aire de la grille de pièges (fig. 22).



Individu 1 : grand disperseur, il quitte son domaine vital et se fait capturer sur son trajet
Individu 2 : trop éloigné de la grille de pièges, il ne se fait jamais capturer
Individu 3 : son domaine vital est complètement compris dans la grille où il se fait capturer
Individu 4 : son domaine vital touche la grille, il se fait capturer dans un piège périphérique

Figure 22 : Schéma de principe du calcul de la bande périphérique W autour de la grille de pièges.

- Surface des domaines vitaux

La surface des domaines vitaux des Rats des moissons suivis par radiopistage a été calculée de trois manières, qui dépendent du mode de calcul lui-même et de la définition donnée au domaine vital. Selon un premier mode de calcul, on peut estimer le domaine vital comme la probabilité de trouver un animal à une localisation particulière d'un plan : cette probabilité est une « fonction de densité » qui correspond à la distribution des positions d'un animal dans le plan (Worton 1987). Les noyaux de densité (Kernel density) ont été calculés avec la librairie `adehabitatHR` de R (Calenge 2015), avec une estimation par « fixed kernel density » (KDE) et avec un paramètre de lissage (smoothing parameter) calculé par la méthode de référence (href), qui entraîne des biais moins forts dans le cas de petits échantillons (Seaman *et al.* 1999). Le niveau de contour choisi pour délimiter les domaines vitaux est égal à 50 % comme recommandé par Börger *et al.* (2006), bien que 95 % soit plus communément utilisé (Laver and Kelly 2008). Selon la définition que l'on en donne, les mouvements d'exploration font ou ne font pas partie du domaine vital, c'est-à-dire que les positions les plus excentrées et isolées sont prises en compte pour le calcul du domaine vital ou bien sont ignorées.

Ainsi, selon Burt (1943), le domaine vital est « *la surface traversée par l'individu pendant ses activités normales de recherche de nourriture, de reproduction et de soin aux jeunes. Des sorties occasionnelles hors de la zone, telles que des explorations dans la nature, ne devant pas être considérées comme faisant partie du domaine vital* ». Aujourd'hui, il est communément admis que le domaine vital n'a pas de frontière biologique clairement définie et qu'il doit inclure les mouvements périphériques exceptionnels (Powell et Mitchell 2012). Par conséquent, le calcul du domaine vital par noyaux de densité a été fait en excluant arbitrairement les positions périphériques (hypothèse basse) et en les incluant (hypothèse haute). Un deuxième mode de calcul est celui du Minimum Convex Polygon (MCP), qui consiste à calculer le plus petit polygone rejoignant toutes les localisations de l'animal (Mohr 1947). Néanmoins le domaine vital étant la zone d'activité « normale » de l'animal, on exclut généralement 5 % des points les plus éloignés des autres, ces localisations étant considérées comme des sorties occasionnelles de son domaine vital (Calenge 2015). La méthode MCP n'est plus utilisée aujourd'hui, car elle ne renseigne pas sur l'utilisation à l'intérieur du domaine vital (fréquence et intensité de passage) par l'animal et d'autre part, certaines études considèrent qu'elle aurait tendance à surestimer l'aire du domaine vital à cause du poids trop important des points atypiques (Huck *et al.* 2008). Néanmoins, même si les résultats sont contestables, la méthode MCP a été utilisée dans cette étude parce qu'elle permet des comparaisons avec des résultats plus anciens.

Calcul des indices de fixation F_{ST}

Les indices de fixation entre paires de stations du marais de Lavours ont été calculés avec le logiciel Fstat v. 2.9.3.2 (Goudet 2001), avec les 15 locus microsatellites sur les 154 Rats des moissons capturés dans les 11 stations.

Résultats

- **Observations directes**

De 2012 à 2018, les 17 Rats des moissons suivis par radiopistage (11 mâles et 6 femelles) ont fourni 250 positions relevées au GPS (tab. 14). La session la plus longue a duré 13 jours avec 38 positions relevées ; en moyenne, les sessions ont duré 7 jours +/- 3,7 jours. Parmi ces 17 sessions, seules 7 sont exploitables pour calculer des domaines vitaux, car comportant plus de dix de positions et plus de cinq jours de radiopistage.

Tableau 14 : Caractéristiques des domaines vitaux et des déplacements des 17 Rats des moissons suivis par radiopistage de 2012 à 2018 (hypothèse basse / haute Kernel : calcul de l'aire du domaine vital avec la méthode Kernel, respectivement sans / avec les positions périphériques ; enveloppe MCP : calcul de l'aire du domaine vital avec la méthode MCP avec les positions périphériques).

n°	Date capture	Nb positions	Sexe	Poids (g)	Surface domaine vital (m ²)			Distance parcourue (m)		
					Hypothèse basse Kernel	Hypothèse haute Kernel	Enveloppe MCP	Totale	Maximale journalière	Moyenne journalière
1	03.10.12	28	M	7	NA	NA	NA	NA	NA	NA
2	11.06.13	1	F	13	NA	NA	NA	NA	NA	NA
3	12.06.13	7	M	7,3	NA	NA	NA	NA	NA	NA
4	18.06.13	1	M	7	NA	NA	NA	NA	NA	NA
5	19.11.13	7	F	9	NA	NA	NA	NA	NA	NA
6	17.08.15	17	M	8,2	NA	NA	NA	NA	NA	NA
7	09.02.17	1	F	7,4	NA	NA	NA	NA	NA	NA
8	14.02.17	17	F	7	2638	8777	17930	1564	421	196
9	15.03.17	14	M	7,5	1170	12543	35975	1131	216	126
10	22.03.17	19	M	7,3	1652	4419	8410	582	186	53
11	11.04.17	11	F	8,8	1462	1462	942	NA	NA	NA
12	05.09.17	26	M	7,6	3627	3627	4010	578	176	72
13	05.09.17	38	F	6,9	978	1170	2118	759	236	58
14	21.09.17	18	M	7,4	NA	NA	NA	NA	NA	NA
15	18.10.17	15	M	5,9	NA	NA	NA	NA	NA	NA
16	31.10.17	5	M	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
17	18.03.18	25	M	6,5	5315	11361	15402	935	281	85
total		250								
Moyenne		14,71			2163	5477	11131	854	245	90
Ecart-type		10,56			1619	4778	11784	393	85	54

Selon la méthode de calcul, l'aire moyenne d'un domaine vital de rat des moissons est de 2 163 m² +/- 810 m² (kernel hypothèse basse), 5 477 m² +/- 2 389 m² (kernel hypothèse haute), 11 131 m² +/- 5 892 m² (MCP). Si l'on assimile le domaine vital d'un Rat des moissons à un disque de rayon r, r varie de 26 à 60 m et l'aire réellement échantillonnée varie de 14 904 m² (10 329 – 23 806 m²) à 35 631 m² (24 435 – 75 918 m²) (tab. 15).

Tableau 15 : Surface échantillonnée en fonction de l'aire des domaines vitaux calculés sur 7 Rats des moissons (hypothèse basse / haute Kernel : calcul de l'aire du domaine vital avec la méthode Kernel, respectivement sans / avec les positions périphériques ; enveloppe MCP : calcul de l'aire du domaine vital avec la méthode MCP avec les positions périphériques).

	Hypothèse basse Kernel	Hypothèse haute Kernel	Enveloppe MCP
Surface domaine vital (m ²)	2163	5477	11131
Ecart-type (m ²)	1619	4778	11784
r (rayon du domaine vital, m)	26	42	60
Aire de la grille de pièges (m ²)	4800	4800	4800
Aire échantillonnée (m ²)	14904	23471	35651
Limite inf. – sup. de l'aire échantillonnée (m ²)	10329 - 23806	15567 - 43454	24435 - 75918

Les effectifs de Rats des moissons (cohorte des adultes uniquement), issus de la CMR réalisée dans la grille de 180 pièges sur 4 800 m², sont en moyenne de 68 individus pendant la période de reproduction, d'avril à fin octobre 2015 (95% IC : 64 – 124 ind) (tab. 16).

Tableau 16 : Effectifs de Rats des moissons issus de la CMR en 2015, pendant la période de reproduction, d'avril à octobre.

	N estimé	Lim. inf. IC 95%	Lim. sup. IC 95%
fin avril	7		
fin juin-début juil	10	10	10
début août	58	50	78
fin août	66	54	103
fin sept	124	87	238
fin oct	144	120	192
moyenne	68,17	64,20	124,20

Enfin, si l'on rapporte les effectifs estimés à la surface échantillonnée, calculée avec les trois méthodes, on obtient des densités moyennes de population pour les adultes, pendant la période de reproduction, allant de 0,00482 ind/m² (95% IC : 0,00455 – 0,00867 ind/m²) soit 48 ind/ha, à 0,00219 ind/m² (95% IC : 0,00206 – 0,00398 ind/m²) soit 22 ind/ha (tab. 17).

Tableau 17 : Densités de Rats des moissons issus des effectifs de 2015 (CMR) et des surfaces de domaines vitaux (radiopistage).

	individus / m ²	D estimé	
		Lim. inf. IC 95%	Lim. sup. IC 95%
Hypothèse basse Kernel	0,00482	0,00455	0,00867
Hypothèse haute Kernel	0,00347	0,00327	0,00632
Enveloppe MCP	0,00219	0,00206	0,00398

- **Inférences génétiques**

La variabilité génétique entre les stations du marais de Lavours, mesurée par les indices de fixation F_{ST} , est faible, variant de 0 à 0,053 (tab. 18).

Tableau 18 : Valeurs des indices de fixation F_{ST} entre paires de stations.

Stations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2	0									
3	0,018	0,016								
4	0,046**	0,041	0,013							
5	0,036	0,018	0,011	0,005						
6	0,015	0,020	0,022	0,030	0,004					
7	0,008	0	0,019	0,022	0,003	0				
8	0,024*	0,017	0,011	0,021*	0,009	0	0,005			
9	0,024	0,038	0,007	0,053*	0,024	0,025	0,027	0,018		
10	0,003	0	0	0,004	0,006	0	0,002	0	0,008	
11	0,029*	0,015	0,028	0,025	0,008	0	0	0	0,019	0

* si $p < 0,05$; ** si $p < 0,01$; *** si $p < 0,001$

Pour la distance de dispersion σ , les stations prises pour le calcul de la pente de la droite de régression de $f(\log \text{ distance}) = F_{ST} / (1 - F_{ST})$ doivent être éloignées entre elles d'une distance supérieure à la distance journalière maximale parcourue. Le radiopistage fournit une distance journalière maximale égale à 245 m : les 11 stations remplissent cette condition. La pente de la droite de régression est égale à 0,0019 : cette valeur sera utilisée pour le calcul de σ (fig. 23).

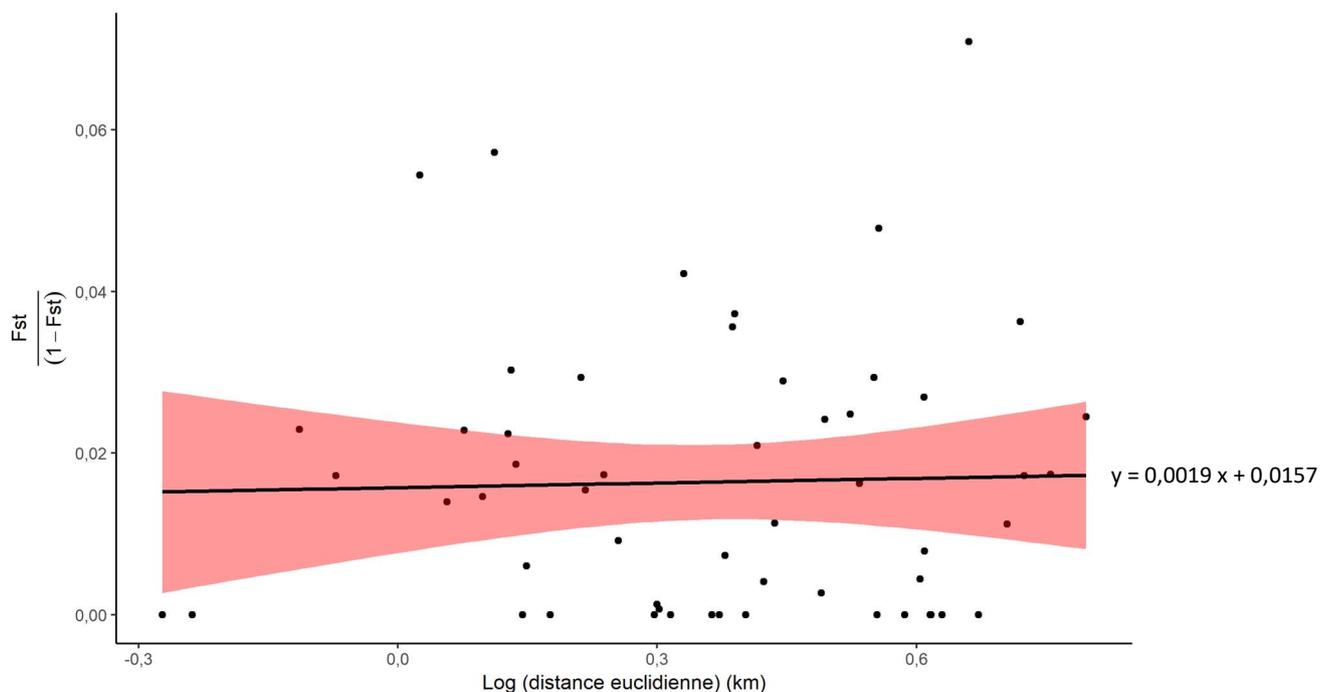


Figure 23 : Test d'isolement par la distance pour 154 individus de Rats des moissons, avec 15 locus microsatellite et 11 stations échantillonnées.

- **Distance de dispersion**

La distance de dispersion σ est donnée par la pente de la droite de régression de $f(\log \text{ distance}) = F_{ST} / (1 - F_{ST})$. Cette droite de régression a une équation du type $y = ax + b$ où a est la pente. On a alors :

$$a = 1/4D\pi\sigma^2$$

d'où $\sigma = \sqrt{1/4D\pi a}$

Avec les valeurs de D calculées précédemment, selon trois méthodes différentes, l'équation (1) donne des distances de dispersion variant de 93 m (95% IC : 70 - 96 m) à 138 m (95% IC : 103 - 143 m) (tab. 19). Si l'on tient compte des intervalles de confiance, la distance de dispersion varie du simple au double, entre 70 m et 143 m.

Tableau 19 : Distances de dispersion chez le Rat des moissons, selon trois méthodes de calculs des domaines vitaux.

	Hypothèse basse Kernel	Hypothèse haute Kernel	Enveloppe MCP
Distance de dispersion (m)	93	110	138
lim inf. IC 95%	70	81	103
lim sup. IC 95%	96	113	143

Discussion

- **Capacités de dispersion**

Les capacités de dispersion du Rat des moissons sont encore largement méconnues, même si les individus sont supposés se déplacer sur de grandes distances relativement à leur taille, notamment au moment des moissons et des inondations (Trout 1978a). Trout (1976) a mis en évidence des déplacements d'animaux adultes sur plus de 100 m, grâce à du piégeage avec CMR. Plus récemment, des expériences de radiopistage ont été tentées dans la Petite Camargue Alsacienne (France), où il a été montré qu'un mâle et une femelle Rat des moissons sont capables de parcourir plus d'une centaine de mètres en quelques jours (Durrer *et al.* 2006). La présente étude améliore les connaissances sur les capacités de dispersion du Rat des moissons et les résultats semblent valider l'hypothèse qu'il est un bon disperseur. Selon la méthode de calcul retenue, la distance de dispersion moyenne varie de 93 m à 138 m, pour des animaux pesant en moyenne 7,4 grammes, c'est-à-dire des individus adultes. Il est difficile de trouver des éléments de comparaison avec d'autres espèces de petits mammifères, car peu d'études concernent la dispersion au sens où le déplacement doit s'accompagner de reproduction et il n'est pas rare que les auteurs utilisent le terme de « dispersion » par abus de langage, pour de simples mouvements d'animaux. Cependant, Le Galliard *et al.* (2012) indiquent que chez les rongeurs, les distances de dispersion moyennes varient de quelques mètres en enclos à plus de 2 km dans une métapopulation (moyenne = 163 m, médiane = 31 m). Si l'on considère que la distance de dispersion est liée à la masse corporelle chez les mammifères (Jenkins *et al.* 2007), les capacités de dispersion chez le Rat des moissons semblent assez élevées par rapport aux mammifères en général (Sutherland *et al.* 2000). A titre d'exemple, chez le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) qui est quatre fois plus gros qu'un Rat des moissons mais qui ne présente pas de grandes capacités de dispersion (Heckel *et al.* 2005), la distance de

dispersion moyenne est égale à 88 m (95% IC : 76–110 m) dans un paysage agricole intensif de l’Ouest de la France (Gauffre *et al.* 2008).

Cette étude ne renseigne pas sur les distances maximales de dispersion chez le Rat des moissons, mais plusieurs observations peuvent laisser penser qu’elles sont bien supérieures aux distances moyennes énoncées. D’une part, un mâle marqué pesant 6,9 g a relié la station 1 à la station 2, espacées de 570 m, entre le 8 et le 21 août 2015 : il s’agit d’une capture accidentelle pendant les biopsies d’oreilles. On ne peut pas assurer que ce déplacement ait été suivi de reproduction et qu’il corresponde à une dispersion efficace, mais sachant que le F_{ST} entre les deux stations est égal à -0,003 (cette valeur négative est générée par le logiciel Genepop mais en réalité un F_{ST} ne peut pas être négatif), les flux de gènes entre les deux stations sont élevés et sont dus nécessairement à des mouvements d’animaux. Une autre observation fortuite concerne un mâle capturé en mai 2017 dans la station 1 à l’occasion d’une session de piégeage destinée à évaluer la recolonisation du marais après une inondation. Ce mâle âgé aurait vraisemblablement été biopsié dans la station 5 éloignée de 1,2 km (distance euclidienne), 18 mois auparavant ; il aurait donc traversé une rivière (le Séran) et une route départementale pour rejoindre la station 1 (fig. 30). Cependant, on ne peut pas non plus affirmer qu’il s’agisse d’une véritable dispersion, bien que le F_{ST} entre ces deux stations soit très faible (0.036).

Tableau 20 : Distance de dispersion maximale, distance de déplacement maximale et aire du domaine vital théoriques chez le Rat des moissons d’après les formules de Bowman *et al.* (2002).

Distance dispersion max. (m) $\log_{10}(\sigma \text{ max}) = 0,62 \pm 0,11 \cdot (\log_{10}(\text{masse}) - 1) \pm 0,41$	346 (95% IC : 168 - 713 m)
Distance déplacement max. (m) $\log_{10}(\text{dist max}) = 0,76 \pm 0,11 \cdot (\log_{10}(\text{masse}) - 1,36) \pm 0,38$	200 (95% IC : 104 - 385 m)
Aire domaine vital (m²) $\log_{10}(\text{aire}) = 1,17 \pm 0,17 \cdot (\log_{10}(\text{masse}) - 2,26) \pm 0,63$	571 (95% IC : 188 - 1735 m ²)

A titre de comparaison, une estimation de la distance de dispersion maximale est fournie par Bowman *et al.* (2002), qui relèvent une relation linéaire entre la distance de dispersion σ et la masse chez 34 espèces de mammifères Nord-Américains, dont quatre petits mammifères. Pour un Rat des moissons pesant 7,4 g, la distance de dispersion maximale serait égale à 346 m (95% IC : 168 - 713 m) (tab. 20), une valeur qui semble très faible au regard de nos observations de terrain et des potentialités du Rat des moissons.

- **Dispersion et domaine vital**

Les distances de dispersion avancées dans cette étude reposent en grande partie sur les domaines vitaux déduits du radiopistage. Mais quelle validité accorder à ces domaines vitaux ? Il semble en effet que notre façon de les cartographier soit très éloignée de la représentation qu’en ont réellement les animaux, chez qui le domaine vital correspond à une carte mentale directement liée à l’hippocampe (l’hippocampe est une structure du cerveau des mammifères qui joue un rôle central dans la mémoire et la navigation spatiale) (Powell 2012, Powell et Mitchell 2012, Spencer 2012). Un mammifère met à jour son domaine vital de façon continue en fonction des ressources disponibles (nourriture, partenaires potentiels pour la reproduction, abris...) et ce domaine vital reflète plutôt son comportement dans un environnement complexe et en perpétuelle évolution. Pour certains auteurs, il faudrait prendre en compte tous ces différents usages de l’espace par les animaux qui se déroulent pendant des périodes distinctes (Fieberg et Börger 2012) et définir différents domaines vitaux correspondant à ces comportements (Powell et Mitchell 2012). Quoi qu’il en soit, aucun de ces domaines vitaux ne possède de frontières biologiques, en conséquence de quoi tout calcul de surface est sans fondement. Une façon d’améliorer les estimations des domaines vitaux serait de les pondérer en fonction de l’attractivité des différents habitats occupés par les animaux dans le paysage (Benhamou 2011,

Benhamou et Cornélis 2010). Plus généralement, il est important d'utiliser les estimations de domaines vitaux pour détecter des changements dans l'utilisation de l'espace et pour évaluer les besoins d'un animal plutôt que pour leur taille en elle-même (Signer *et al.* 2015). Par conséquent, ces réflexions doivent nous inciter à la plus grande prudence sur la validité des surfaces de domaines vitaux calculés dans cette étude, et donc sur la validité des distances de dispersion qui en découlent.

Compte-tenu de ces considérations, les mouvements occasionnels et les positions excentrées doivent être utilisés comme faisant partie du domaine vital de l'animal : parmi les trois méthodes de calcul, « l'hypothèse haute Kernel » qui conduit à une distance de dispersion de 110 m (95% IC : 81 - 113 m) paraît la plus pertinente. Par ailleurs, le radiopistage n'a certainement pas permis de couvrir toute l'étendue des déplacements des Rats des moissons, d'où une minoration certaine des domaines vitaux et des distances de déplacement calculés. En particulier, les déplacements des individus pendant les inondations hivernales n'ont pas été complètement étudiés (trois individus ont été suivis), or il est très probable que ces inondations entraînent des mouvements de grande ampleur chez certains animaux, mais pas tous, qui partent à la recherche de refuges périphériques. Ces refuges éloignés doivent-ils faire partie de leur domaine vital ?

Dans la littérature, le domaine vital du Rat des moissons est peu documenté. Trout (1978a) avance un domaine vital de 400 m² (300 à 400 m²) pour les mâles et 350 m² pour les femelles (200 à 800 m²). Dans sa thèse, Serrano-Padilla (1998) relève 288 m² pour les mâles et 302 m² pour les femelles. Les valeurs issues du radiopistage dans le marais de Lavours sont donc nettement supérieures, étant égales à 5 477 m² +/- 2 389 m² pour l'hypothèse haute Kernel. Comme pour la distance de dispersion, la surface du domaine vital des mammifères est corrélée à la taille corporelle quand les variables sont exprimées en log₁₀ (Harestad *et al.* 2000, Lindstedt *et al.* 1986). Pour un Rat des moissons pesant 7,4 g, l'aire du domaine vital théorique serait égale à 571 m² (95% IC : 188 – 1 735 m²) (tab. 20). Ainsi, comparativement à son poids, la taille du domaine vital du Rat des moissons paraît beaucoup plus grande que celle d'autres mammifères, mais encore une fois, le caractère disperseur de l'espèce est un important facteur d'influence (Bowman *et al.* 2002). Par exemple, le Campagnol agreste (*Microtus agrestis*) qui est cinq fois plus gros (20-48 g) qu'un Rat des moissons mais qui est un médiocre disperseur, aurait un domaine vital de 1 000 à 1 500 m² (Borowski 2003, Quéré et Le Louarn 2011), alors que le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvestris*) qui est trois fois plus gros mais qui disperse activement, (18-30 g) possède un domaine vital qui peut atteindre 8 000 m² dans une roselière (Canova *et al.* 1993).

- **Capacités de déplacement versus dispersion**

D'une manière générale, les rongeurs sont connus pour disperser sur des distances beaucoup plus courtes que leurs capacités réelles de déplacement (Le Galliard *et al.* 2012). Par exemple, Steen (1995) enregistre chez le Campagnol nordique (*Microtus oeconomus*) des déplacements moyens de 700 à 800 m chaque nuit, alors que la distance de dispersion moyenne pour cette espèce est de seulement 167 m. On observe la même tendance chez le Rat des moissons dans le marais de Lavours, qui parcourt chaque jour des déplacements maximaux de 245 m en moyenne, avec un pic mesuré à plus de 400 m, alors que sa distance de dispersion moyenne est égale à une centaine de mètres. Par ailleurs, le radiopistage a révélé un cas de déplacement très singulier. Le mâle 150.662 qui bougeait peu pendant cinq jours a parcouru un déplacement en ligne droite de 200 m vers l'Est avant de disparaître (fig. 24). Cette perte totale du signal ne correspond pas à un problème de batterie puisque la pile pouvait durer encore six jours, or les recherches du signal élargies sur 30 ha autour de la dernière position d'émission n'ont donné aucun résultat. Par conséquent, l'animal a quitté cette zone, pour deux raisons possibles : soit il s'est fait prédater et emporter loin du lieu d'étude, soit il a réalisé lui-même un déplacement supérieur à 400 m en moins de 6 heures. Ce comportement a été observé chez d'autres Rats des moissons lors de cette étude, mais avec moins d'ampleur : il est fréquent que les animaux restent statiques pendant quelques jours avant d'entreprendre un grand déplacement.

Par ailleurs, chez les rongeurs, les distances moyennes de dispersion sont du même ordre de grandeur que les distances de déplacement journalières pour une espèce donnée (Le Galliard *et al.* 2012). Cette observation concorde avec les résultats obtenus pour le Rat des moissons dans le marais de Lavours, chez qui la distance journalière moyenne (90 m +/- 27 m) est égale à la distance de dispersion moyenne (une centaine de mètres).

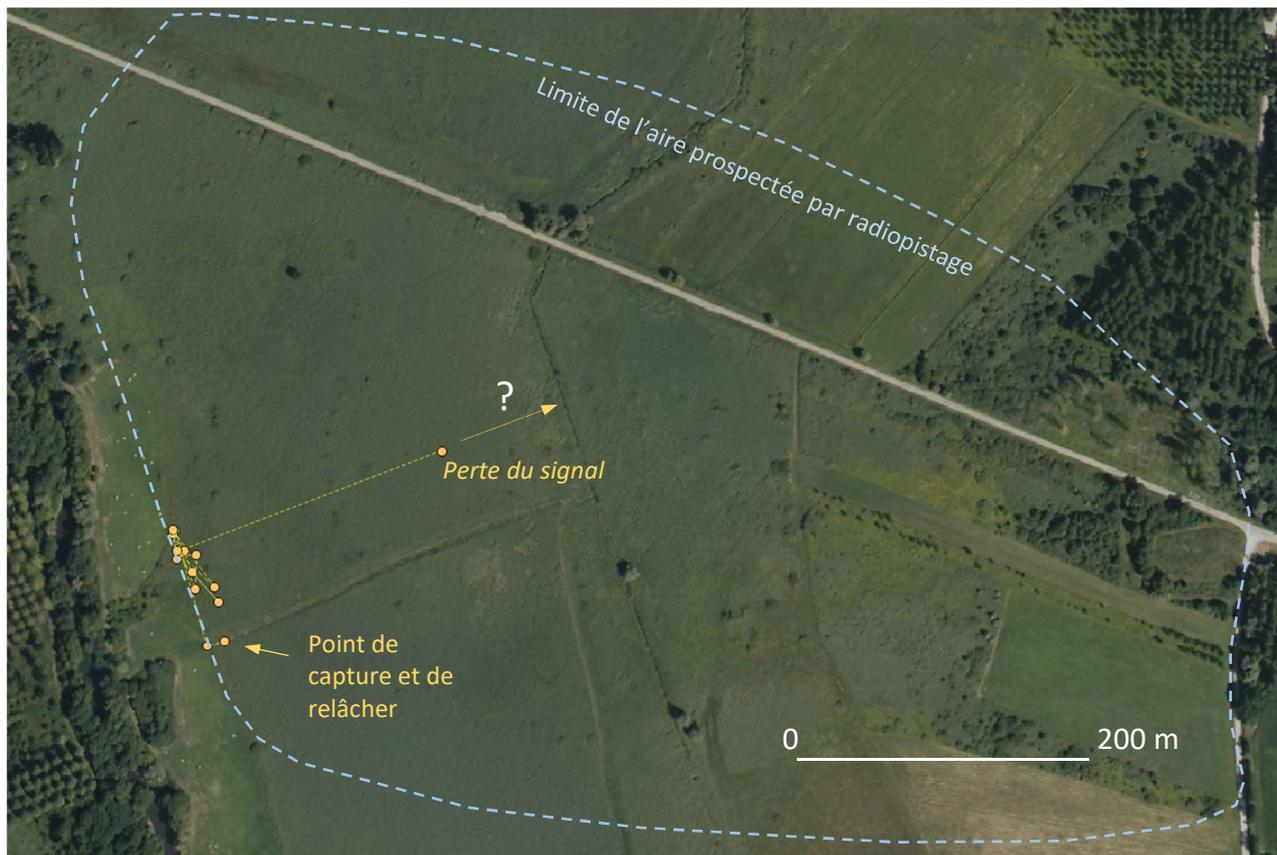


Figure 24 : Session de radiopistage du Rat des moissons mâle 150.662, du 22 au 31 mars 2017 : le signal disparaît six heures après la dernière position relevée.

- **Caractéristiques des déplacements**

Lien avec les saisons et la densité de population

Chez le Rat des moissons, les distances journalières moyennes semblent diminuer au cours de l'année, cette baisse étant mise en évidence par le radiopistage mais également par les sessions de CMR sur l'année 2015 (fig. 25). On remarque par ailleurs que les distances journalières issues de la CMR sont nettement plus faibles que celles obtenues par radiopistage, ce qui n'est pas étonnant puisqu'un individu peut effectuer au maximum un déplacement de 100 m entre deux relevés des pièges dans la grille de 80 m x 60 m. Les résultats de la CMR montrent que les mâles parcourent des distances journalières moyennes significativement plus petites en septembre-octobre qu'en avril-juin (test non-paramétrique de Wilcoxon $W = 534,5$, $p\text{-value} = 0,047$) ; cette observation reste valide même si les valeurs absolues de distances sont sous-évaluées par rapport aux valeurs issues du radiopistage.

Cette diminution des distances de déplacement au cours de la saison de reproduction est peu documentée chez les petits mammifères. Elle est peut-être liée à la densité de population (D) qui augmente au cours de la même période, de la même manière que les distances de dispersion (σ) sont connues pour être négativement corrélées à la densité (Aars and Ims 2000, Gundersen *et al.* 2002). Sachant que $\sigma = \sqrt{1/4D\pi a}$, cette relation est évidente. L'évolution des distances de déplacement dépend aussi probablement du système de reproduction chez le Rat des moissons, mais cela reste à étudier.

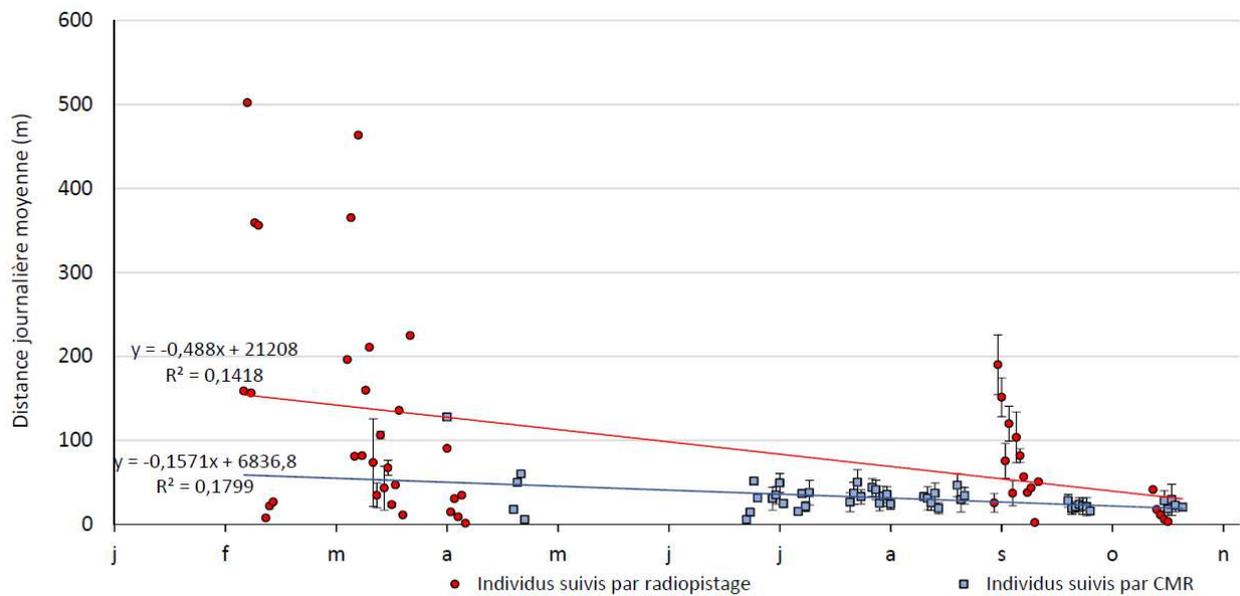


Figure 25 : Distances journalières moyennes parcourues par 64 Rats des moissons suivis par CMR en 2015 et 8 Rats des moissons suivis par radiopistage en 2017 et 2018.

Sexes

Sur une année, femelles et mâles semblent parcourir des distances journalières similaires. Ainsi, chez neuf Rats des moissons radiopistés pendant 77 jours, trois femelles parcourent en moyenne 91 m par jour contre 87 m pour six mâles (fig. 26a) et cette différence n'est pas significative (test non-paramétrique de Wilcoxon $W = 632$, p -value = 0,65). Les déplacements journaliers sont le plus souvent inférieurs à 50 m, mais ils peuvent dépasser 500 m (fig. 26b).

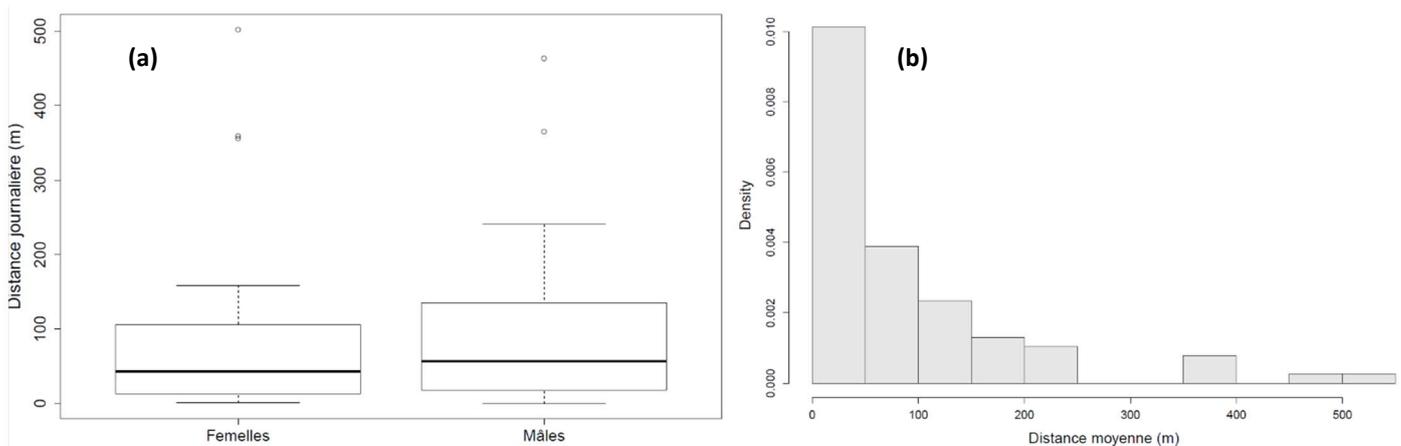


Figure 26 : (a) Boîtes à moustaches pour les distances journalières parcourues par les 3 femelles et les 6 mâles Rats des moissons suivis par radiopistage pendant un total de 77 jours dans le marais de Lavours, et (b) histogramme des distances journalières moyennes pour les femelles et les mâles confondus.

Pendant la pleine saison de reproduction, de juillet à octobre, les résultats issus de la CMR montrent qu'il n'y a pas non plus de différence significative dans les distances de déplacement entre les sexes ($W = 8151,5$, $p\text{-value} = 0,26$). De surcroît, certaines femelles gestantes sont capables de déplacements journaliers aussi grands que les autres individus (mâles et femelles) : deux femelles pesant 12 g et 14 g font en moyenne 43 m/j, puis 58 m/j après la mise-bas. Cela semble en désaccord avec les observations de Frank (1957) et Piechocki (1958) qui indiquent que pendant l'élevage des jeunes, les femelles ont tendance à moins se déplacer.

Habitats traversés, capacités d'orientation

Le radiopistage a révélé que les Rats des moissons sont capables de traverser des habitats peu favorables pour la majorité des rongeurs. Une roselière inondée avec une lame d'eau de 50 cm n'empêche pas de grands déplacements, comme chez la femelle 150.443 qui a parcouru 400 m plusieurs nuits d'affilée (fig. 27) ou le mâle 150.798 qui a parcouru 200 m en une nuit, en traversant à la nage quatre layons de 3 m de large. Le comportement de la femelle pose la question des moyens d'orientation de l'animal dans un environnement apparemment sans repère : cette femelle faisait des allers-retours pendant la nuit, depuis un gros nid où elle passait la journée et elle devait s'orienter assez précisément pour le retrouver à chaque fois. Toutes les tiges de roseaux se ressemblant et l'horizon étant invisible de nuit, il est possible qu'elle ait utilisé un marquage olfactif avec des gouttes d'urine déposées sur les tiges, comme on l'observe chez les Rats des moissons en captivité (Gilliéron comm. pers.). Ce marquage olfactif est connu chez les mammifères comme un des moyens pour se repérer lors des grands mouvements d'exploration à l'intérieur de leur domaine vital (Benhamou et Bovet 1989).

Tout aussi étonnant, le mâle 150.376 a traversé à la nage une prairie fauchée, sur plus de 30 m, pour aller se cacher sous un tas de branchage au sec (fig. 28) ; le surlendemain, il a retraversé la même prairie pour reprendre son chemin dans la roselière inondée. Il a effectué la première traversée entre 14 h et 17 h et il a pu s'orienter à vue, alors que la deuxième traversée s'est effectuée de nuit : est-ce sa mémoire du paysage qui l'a aidé à se diriger ? Tout un champ de recherches reste à couvrir sur les capacités d'orientation du Rat des moissons et des petits mammifères en général.

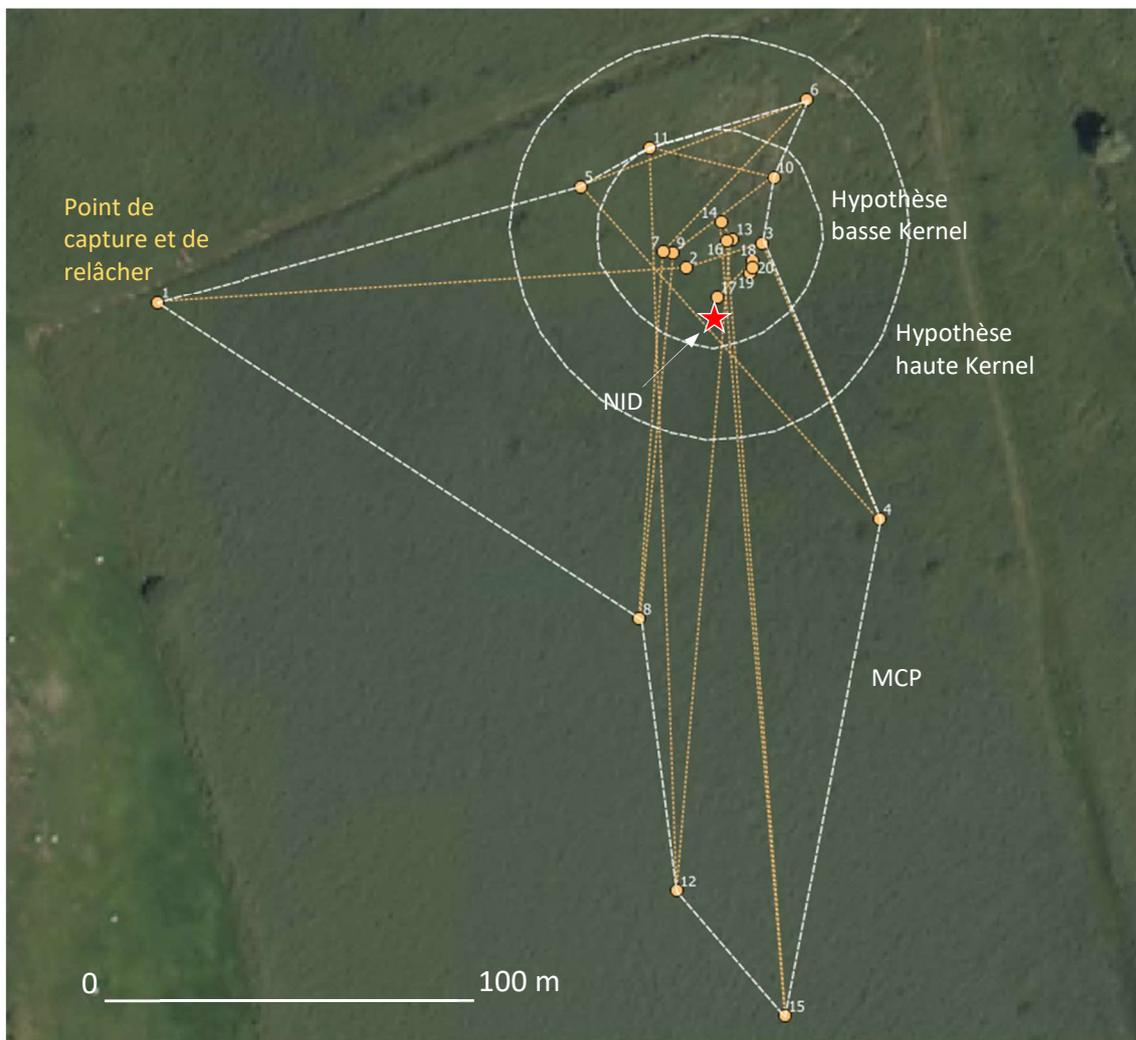


Figure 27 : Session de radiopistage du Rat des moissons femelle 150.443, du 14 au 22 février 2017, pendant une inondation, avec son domaine vital calculé avec trois méthodes différentes (Kernel hypothèses basse et haute, MCP).

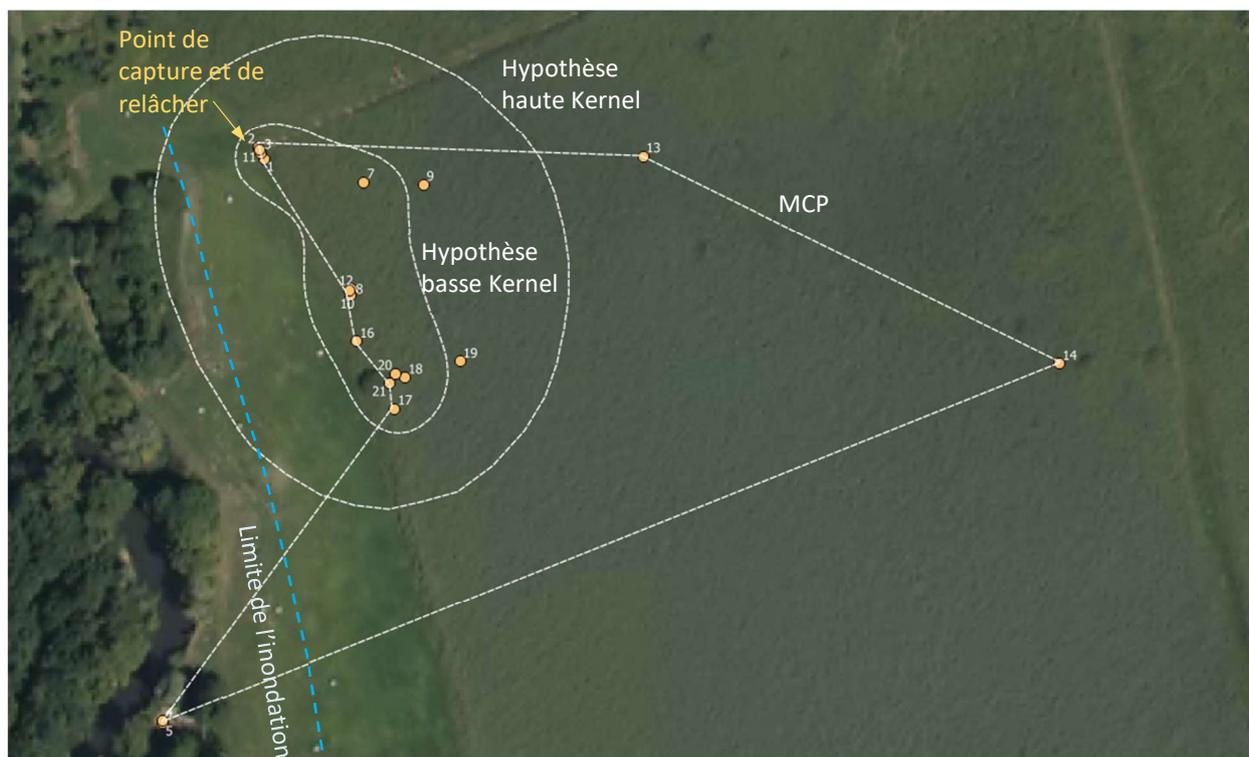


Figure 28 : Session de radiopistage du Rat des moissons mâle 150.376, du 15 au 25 mars 2017, pendant une inondation, avec son domaine vital calculé avec trois méthodes différentes (Kernel hypothèses basse et haute, MCP).

Rythmes circadiens

Les résultats issus du radiopistage révèlent un rythme de déplacement assez régulier au cours des jours et des nuits (fig. 29). Les distances mesurées à intervalles réguliers de 6 h, sur sept Rats des moissons (4 mâles et 3 femelles) suivis pendant trois à huit jours, en février-avril et septembre-octobre, montrent que les grands déplacements s'effectuent la nuit, tandis qu'ils sont beaucoup plus limités pendant le jour, sans toutefois disparaître complètement. Ceci concorde avec les observations des rythmes d'activité mesurés avec les pièges-photos (voir les résultats en B. II. 1., page 58). Par conséquent, tout suivi de Rat des moissons par radiopistage doit nécessairement comporter des points nocturnes, sous peine de perdre une grande partie de l'information.

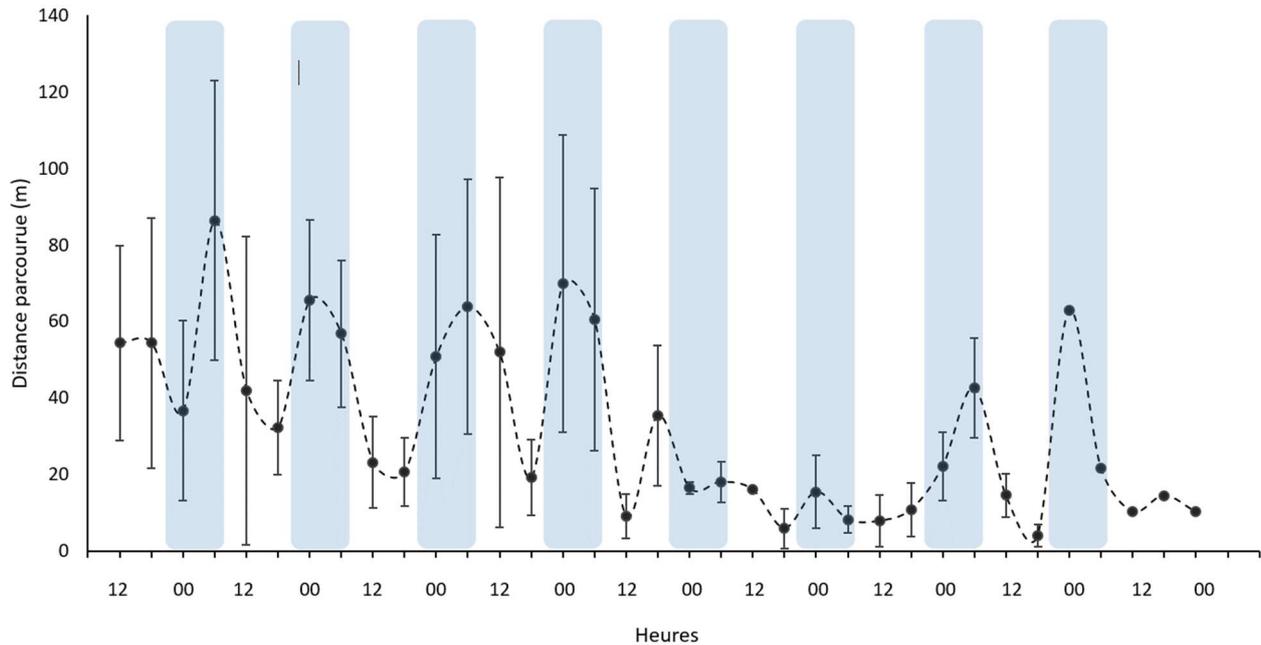


Figure 29 : Distances moyennes parcourues par 7 Rats des moissons suivis par radiopistage, par périodes de 6 heures (en gris, la nuit).

- **Dispersion et structure génétique de la population**

Puisque dispersion et flux de gènes sont liés, chez les espèces à forte capacité de dispersion, on devrait observer une faible structuration génétique des populations qui sont alors proches de la panmixie (Slatkin 1985). Cette faible structuration est due à l'effet d'homogénéisation des flux géniques sur les fréquences alléliques, qui s'oppose à la dérive génétique. Ce modèle semble correspondre à ce que l'on observe chez le Rat des moissons qui se révèle être un bon disperseur dans le marais de Lavours, où la population paraît continue. Si l'on applique un tampon autour des nids recensés et des individus capturés dans le marais de Lavours depuis 2012, avec des rayons égaux à la distance moyenne de dispersion et à la distance maximale de dispersion calculées dans cette étude, on constate qu'une grande partie du paysage est susceptible d'être traversée par les Rats des moissons : cela conforte l'hypothèse d'une population unique avec des flux de gènes importants, sans isolement par la distance (fig. 30). L'existence de petites zones humides relais apparaît très importante pour la cohésion de la population dans un paysage fragmenté, comme l'a déjà montré Lande (1988). Ces micro-habitats, de quelques dizaines de m², permettent la persistance d'un flux génique élevé entre les stations 3 et 13, entre lesquelles le F_{ST} est égal à 0,025 (carte 12 page 105 et fig. 30 page 122) : voulant élucider cette faible diversité génétique, j'ai mené des prospections de terrain entre ces deux stations en privilégiant les berges d'un petit ruisseau et j'ai découvert ces habitats relais qui comportaient parfois un unique nid. Cela

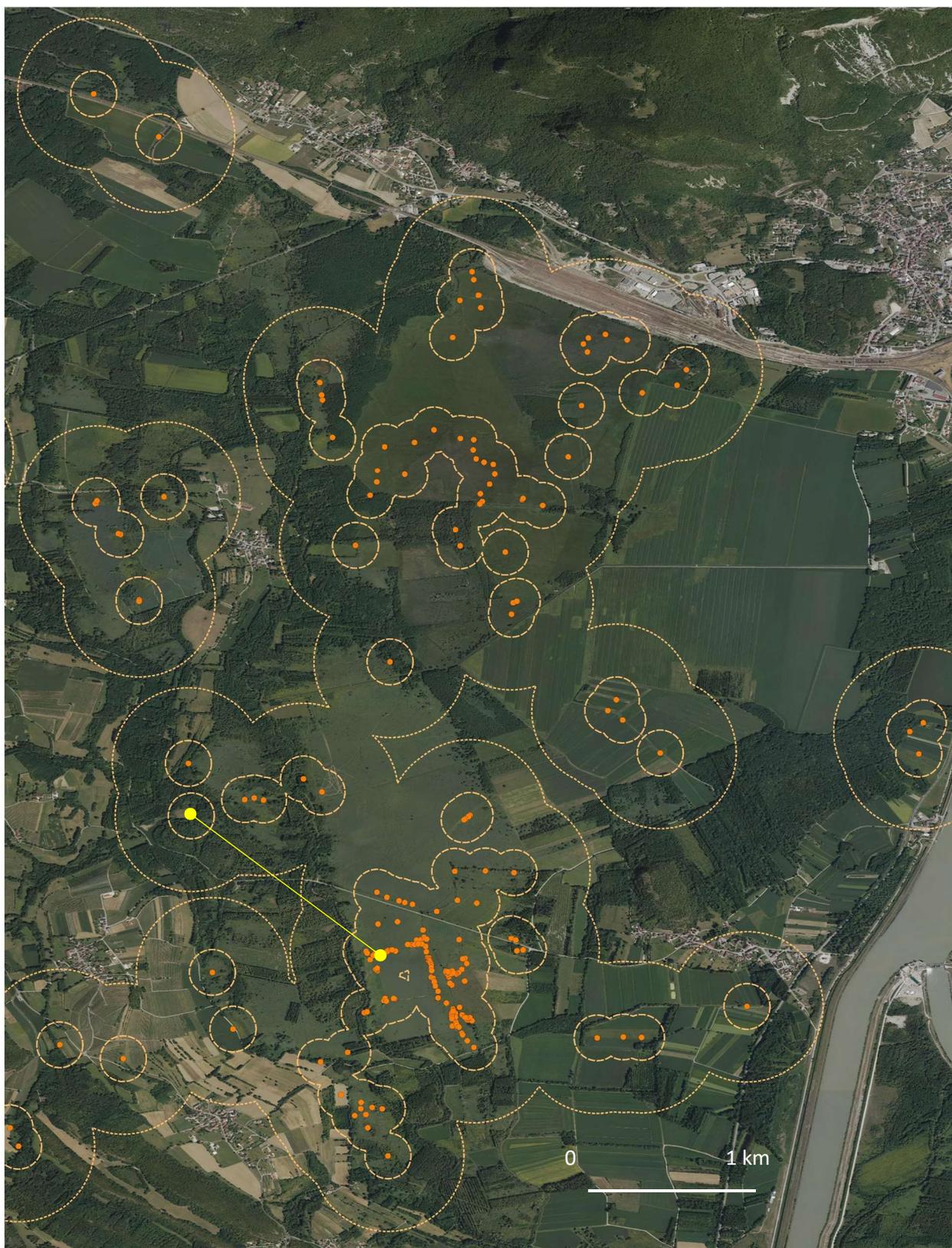


Figure 30 : Représentation des aires potentiellement parcourues par les Rats des moissons, sans tenir compte de la connectivité du paysage, basées sur la répartition connue des individus (d'après les observations de nids ou d'individus, points orange) autour desquels est appliqué un tampon égal à une distance de dispersion moyenne de 100 m (tiretés) et maximale de 350 m (pointillés). En jaune, le plus long déplacement observé (1200 m).

Cela pose la question de la limite de la population du marais de Lavours, qui ne s'arrête certainement pas à la station 13, elle-même probablement en connexion avec d'autres zones humides plus éloignées.

L'homogénéité génétique de la population de Rats des moissons du marais de Lavours ne constitue sans doute pas un modèle généralisable à toutes les populations de cette espèce. Dans d'autres paysages, avec en particulier une agriculture plus intensive, une structuration génétique en dèmes existe peut-être. En effet, on l'observe chez d'autres espèces de Muridés présentant pourtant de bonnes aptitudes à la dispersion, comme le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) : dans ce cas, cette sous-structuration est due à une fragmentation des habitats qui limite les flux de gènes (Berckmoes *et al.* 2005, Booth *et al.* 2009). En revanche, on remarquera que chez les Arvicolinés, qui sont plutôt de modestes disperseurs, l'isolement par la distance est le modèle général, avec une répartition de la population en clusters génétiques (Le Galliard *et al.* 2012).

- **Analyse critique de la méthode**

Les résultats présentés dans cette étude sont des estimations issues de méthodes qui cumulent probablement toute une série de biais. D'une part, la CMR qui a servi au calcul des effectifs a été conduite sur une surface trop réduite : la taille de la grille de pièges et l'espacement des pièges ont été calibrés d'après une aire minimale du domaine vital de 350 m² pour le Rat des moissons (Trout 1978a) qui paraît trop faible au regard des résultats du radiopistage acquis *a posteriori*. Ensuite, le radiopistage qui a servi à calculer l'aire échantillonnée n'a fourni que sept sessions exploitables, dont aucune n'a été réalisée pendant la saison de reproduction, de mai à août, période à laquelle le comportement des animaux est peut-être différent. En revanche, la durée moyenne des sessions (7 jours) et le nombre moyen de positions (15 positions) semblent suffisantes pour les analyses (Signer *et al.* 2015). Concernant les inférences génétiques, l'échantillonnage des individus n'est sans doute pas le plus adapté. En effet, un inventaire des nids de Rat des moissons dans le marais de Lavours avait été mené quatre années avant que ne commence cet échantillonnage et il apparaissait que l'espèce était bien répartie et commune dans tout le marais, ce qui laissait déjà penser à une population continue ou à une métapopulation. Il aurait alors été préférable de réaliser un échantillonnage individu-centré comportant un grand nombre de stations mais avec dans chacune d'entre elles un petit nombre d'individus génotypés, ce qui aurait permis de mieux couvrir le paysage (Prunier *et al.* 2014). Cependant, les contraintes de terrain, la relative difficulté pour capturer plus de dix individus dans chaque station et l'ampleur de l'échantillonnage à réaliser en deux ans (quatre autres sites ont été étudiés le long du Rhône) ont conduit à réduire le nombre de stations échantillonnées. Néanmoins, ces stations ont été disposées de manière à couvrir de façon la plus homogène possible le paysage. Enfin, il existe probablement un problème de différence de temporalité entre les données issues des observations directes et celles issues des inférences génétiques basées sur les marqueurs moléculaires. En effet, les microsatellites apportent des informations sur la structure génétique de la population d'autrefois, compte-tenu du taux de mutation des allèles qui entraîne un certain décalage avec le présent (Epps et Keyghobadi 2015). Par conséquent, les valeurs de distances génétiques entre paires de stations ne correspondent probablement pas à la population de 2012-2015 où la densité a été calculée, ce qui peut influencer les valeurs de distances de dispersion.

Conclusion

Le Rat des moissons présente des capacités de dispersion assez élevées par rapport à sa taille et par rapport à d'autres petits mammifères, mais néanmoins très inférieures à ses capacités de déplacement maximales. Ces facultés de dispersion lui permettent probablement de bien résister à plusieurs types de perturbations, comme les inondations du marais de Lavours. En Angleterre, Harris (1979b) estime ainsi que 12 % des sites occupés par l'espèce sont détruits chaque année, les animaux les recolonisant rapidement l'année suivante. Toutefois, les distances de dispersion et de déplacement calculées dans cette étude dépendent des

caractéristiques du paysage propre au marais de Lavours et elles ne peuvent certainement pas être transposées telles quelles à d'autres sites. L'effet de la matrice paysagère sur la dispersion du Rat des moissons et sur la structuration de ses populations reste à préciser, en contexte agricole et dans différents types d'habitats naturels.

2. Effet des inondations sur les déplacements individuels

Résumé

L'effet des inondations sur le comportement et les déplacements du Rat des moissons est étudié dans le marais de Lavours, vaste champ d'expansion des crues du Rhône, régulièrement inondé chaque hiver avec des lames d'eau pouvant dépasser 1,50 m par endroits. De 2012 à 2018, plusieurs dispositifs expérimentaux ont été déployés en fonction des séquences hydrauliques : avant l'inondation, pendant la montée des eaux, pendant les hautes eaux et après la crue. Il ressort qu'un certain nombre de Rats des moissons restent dans la roselière pendant l'inondation, sans que des mouvements de fuite vers des refuges hors d'eau puissent être détectés. Pendant les hautes eaux, aucun Rat des moissons n'est contacté dans les refuges périphériques alors qu'un grand nombre de petits mammifères viennent s'y agglutiner. L'espèce semble présenter de bonnes capacités natatoires qui lui permettent probablement de se déplacer facilement pendant les crues. Au printemps suivant la décrue, les Rats des moissons qui ont survécu aux inondations restent dans leur domaine vital initial. Les effectifs sont faibles mais ils augmentent rapidement et la population de l'été retrouve une abondance similaire à celle de l'été antérieur.

Introduction

Les inondations sont connues pour beaucoup affecter les petits mammifères en augmentant leur mortalité et en modifiant les peuplements en place (Jacob 2003, Wijnhoven 2006, Golet *et al.* 2013, Czabán *et al.* 2015). Certaines espèces, comme la Souris sylvestre (*Peromyscus maniculatus*) et le Campagnol des montagnes (*Microtus montanus*), trouvent refuge dans des terrains plus élevés (Pachinger et Haferkorn 1998, Andersen *et al.* 2000) et recolonisent les habitats initiaux après la décrue (Robinson *et al.* 2002). D'autres, comme la Souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*) ou le Rat du Natal (*Mastomys natalensis*), ne fuient pas et restent dans leur domaine vital en vivant de manière plus ou moins amphibie dans la végétation inondée (Ruffer 1961, Sheppe et Osborne 1971, Flowerdew *et al.* 1977, Sheppe et Haas 1981), et ne se déplacent vers des zones hors d'eau qu'en dernier recours (Andersen *et al.* 2000). Cependant, la réponse des animaux à l'inondation et leur survie varient en fonction de plusieurs facteurs tels que la répartition des habitats inondés et hors d'eau, la durée, la hauteur de la lame d'eau et l'étendue de l'inondation, ainsi que l'écologie des espèces et notamment leurs capacités natatoires (Mc Carley 1959, Zhang *et al.* 2007, Jacob 2003, Chamberlain et Leopold 2003, Thibault et Brown 2008). En outre, les comportements individuels au sein des espèces jouent aussi un rôle important dans leur réponse aux inondations.

Le Rat des moissons est un petit mammifère associé aux zones humides qui constituent probablement son habitat d'origine (Haberl et Kryštufek 2003). Beaucoup d'entre elles sont soumises à la fluctuation du niveau de l'eau et peuvent être régulièrement inondées. Le Rat des moissons une espèce intéressante pour étudier l'effet des inondations sur le comportement et les déplacements des petits mammifères, en raison de plusieurs traits de sa biologie. Il est capable de grands déplacements et peut coloniser rapidement de nouveaux habitats (Koskela et Viro 1976, Trout 1976, Trout 1978a, Churchfield *et al.* 1997), ce qui laisse supposer qu'il soit capable de fuir une inondation pour se réfugier dans des zones périphériques hors d'eau. Il affectionne les végétations herbacées denses où il se déplace au-dessus du sol, dans la canopée, ce qui doit probablement lui permettre d'échapper aux inondations mineures et de rester en place jusqu'à la décrue. Par ailleurs, le Rat des moissons représente l'espèce la plus abondante dans certaines prairies inondées (Balčiauskas *et al.* 2012) sans que l'on sache précisément s'il reste en place pendant les hautes eaux. Je fais donc l'hypothèse que quand l'inondation arrive, la majorité des Rats des moissons fuient leur habitat pour trouver des refuges périphériques, comme la majorité des petits mammifères, puis les survivants reviennent dans leur habitat initial après la décrue. Néanmoins, il est possible que certains individus restent dans leur habitat pendant l'inondation (fig. 31 et tab. 21).

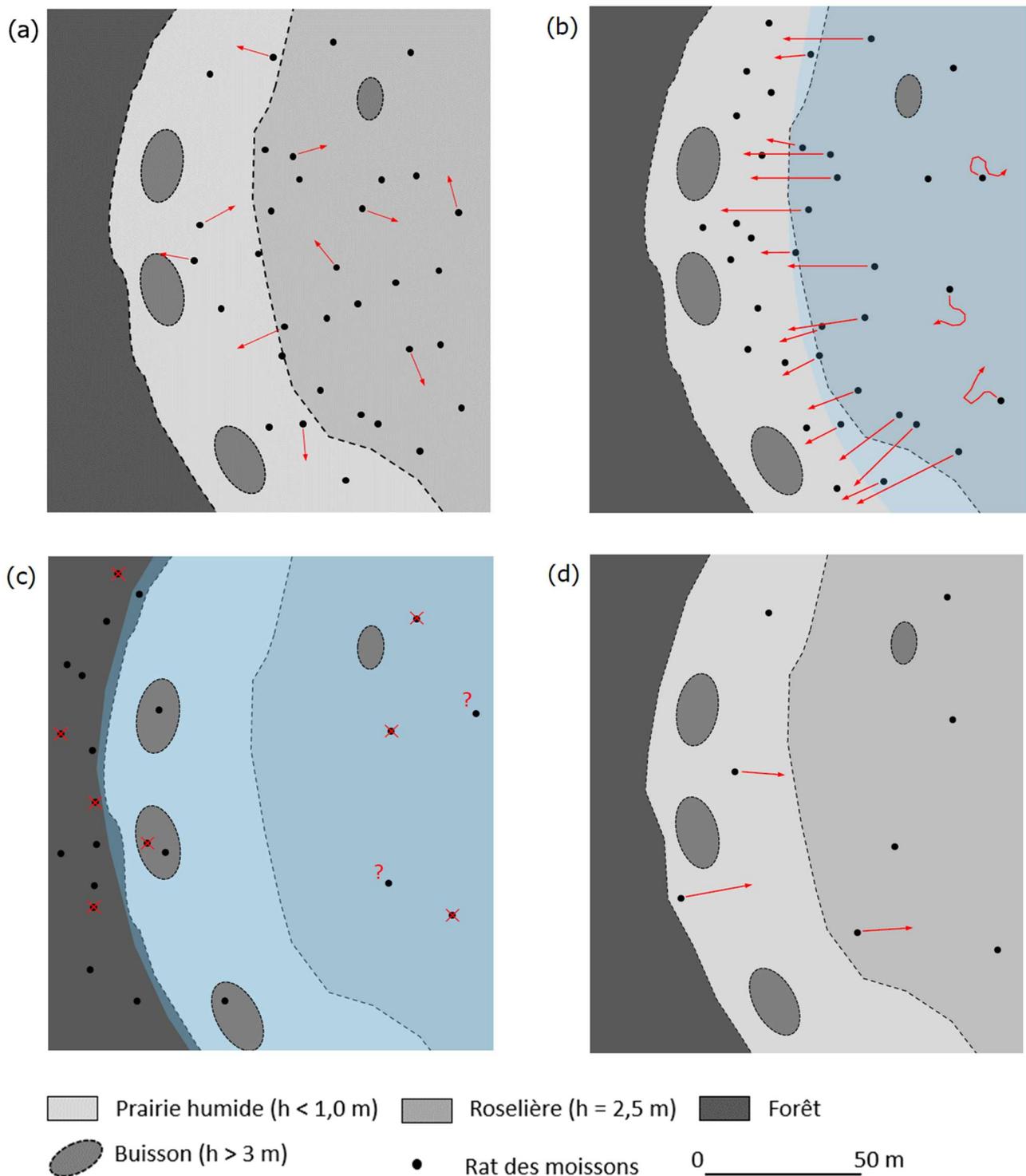


Figure 31 : Schéma hypothétique correspondant au comportement des Rats des moissons pendant et après une inondation de leur habitat.

(a) en été, les individus occupent tous les habitats favorables et se déplacent en fonction de leurs besoins et des interactions interindividuelles. (b) en hiver, la majorité des individus fuient l'inondation vers des habitats hors d'eau ; certains restent dans la roselière pendant la montée de l'eau. (c) au plus fort de l'inondation, la majorité des individus ont trouvé refuge en périphérie de leur habitat initial, sur des terrains plus élevés ; la mortalité est forte du fait de la mauvaise qualité des habitats et de la prédation ; dans la roselière inondée, la mortalité est forte également, certains individus survivent peut-être. (d) au printemps, après la décrue, certains individus qui ont survécu retournent vers leur habitat initial, tandis que d'autres dispersent ailleurs (reproduction) ; les effectifs ont diminué.

Matériel et méthodes

- **Zone étudiée, habitats**

Pour l'étude des inondations, le marais de Lavours a été choisi en raison de sa représentativité : c'est une zone inondable majeure, l'une des cinq zones d'expansion des crues du Rhône en amont de Lyon avec la plaine de Yenne, la plaine de Brangues, le Bouchage, la confluence de l'Ain et le parc de Miribel-Jonage. Les inondations reviennent chaque année, de novembre à mars, sur une superficie moyenne d'un millier d'hectares et avec des lames d'eau pouvant dépasser 1,5 m dans les terrains les plus bas (carte 14).

Pour plusieurs raisons, la station n°1, située dans la Réserve Naturelle Nationale du Marais de Lavours, a été retenue pour étudier les déplacements des Rats des moissons pendant les inondations :

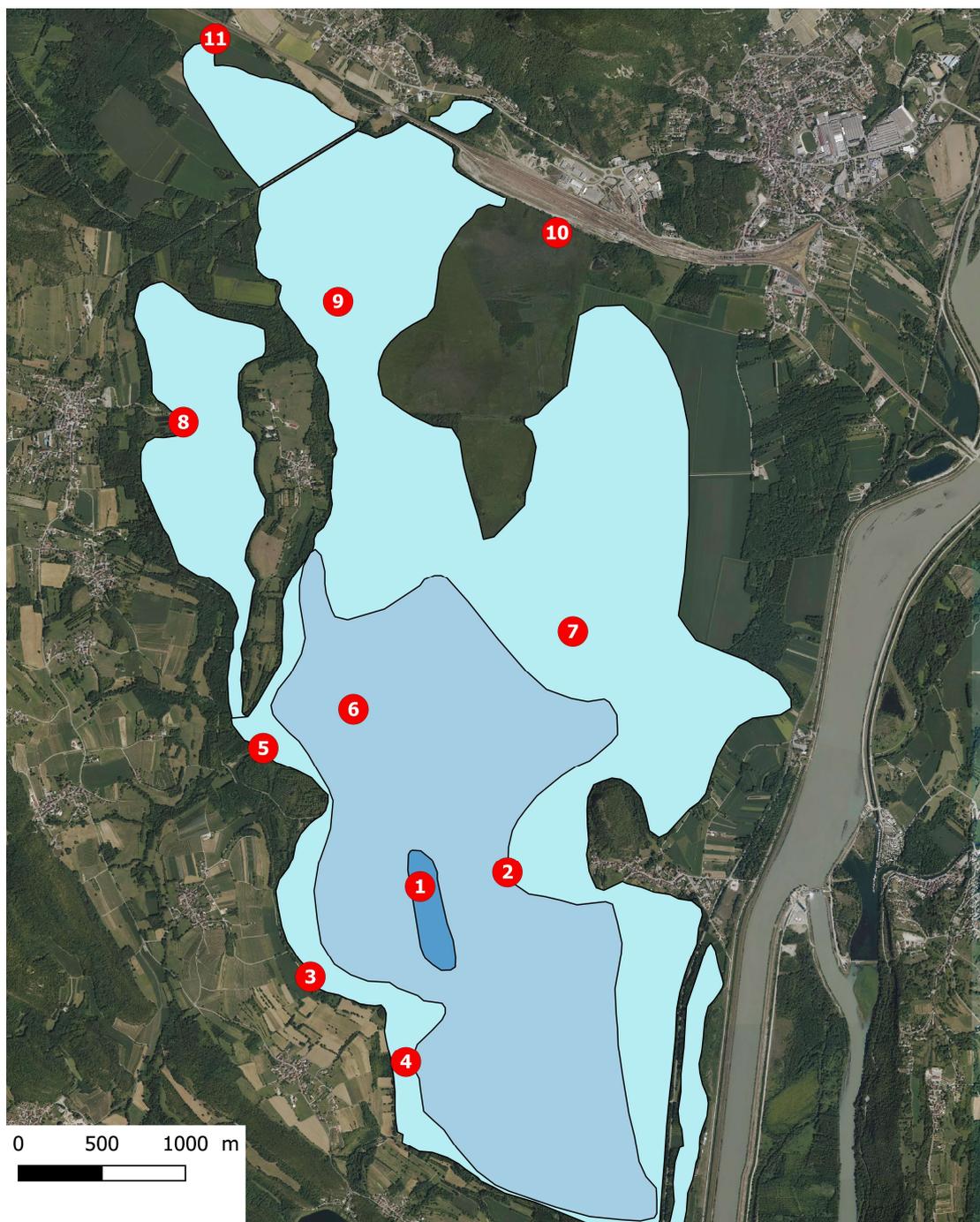
- Elle est inondée chaque hiver (voire au printemps et en été) avec des lames d'eau importantes ;
- Elle est équipée d'un piézomètre automatique (DIPPER PT station, SEBA Hydrometrie GmbH and Co.) qui enregistre en continu les variations du niveau de la nappe phréatique ;
- Les habitats sont bien définis et régulièrement répartis en fonction de la topographie, qui correspond à un gradient d'inondabilité ;
- Les Rats des moissons sont abondants en été et la population est bien répartie dans le paysage ;
- D'un point de vue pratique, la proximité de la station avec mon lieu de résidence permet des interventions rapides quand l'inondation arrive.

- **Dispositif expérimental**

L'étude des déplacements dans la station 1 s'est échelonnée de 2012 à 2018, au cours de plusieurs épisodes d'inondations chaque année, d'intensité et de durée variables (fig. 32 et 33). Différentes méthodes sont mises en œuvre en fonction des séquences hydrauliques : avant l'inondation, pendant la montée des eaux, pendant les hautes eaux et après la crue (tab. 21).

Tableau 21 : Méthodes utilisées pour l'étude de l'effet des inondations sur le comportement des Rats des moissons.

Hypothèse	Séquence hydraulique	Question biologique	Dispositif expérimental	Métrique
Quand l'inondation arrive, la majorité des Rats des moissons fuient leur habitat pour trouver des refuges périphériques, tandis que certains individus restent dans leur habitat inondé, puis une partie des survivants reviennent dans leur habitat initial après la décrue	Année n Automne, avant l'inondation	Quels habitats le Rat des moissons occupe-t-il ?	Recherche de nids, CMR en grille et en lignes de pièges dans les différents habitats, radiopistage	Effectifs, trajets parcourus (distance, direction)
		Quels sont ses déplacements ?	Radiopistage	Trajets parcourus (distance, direction)
	Année n Hiver, pendant la montée de l'eau	Les rats des moissons fuient-ils l'inondation ?	CMR en lignes de pièges, radiopistage	Nombre de captures, trajets
		Les habitats hors d'eau sont-ils des refuges ?	CMR en lignes de pièges	Nombre de captures
	Année n Hiver, hautes eaux	Reste-t-il des Rats des moissons dans les habitats inondés ?	CMR en grille de pièges, pièges-photos	Nombre de captures, présence/absence sur les photos
		Comment se déplacent les individus pendant l'inondation ?	Test de capacités natatoires en aquarium Radiopistage	Distance maximale parcourue à la nage, vitesse Trajets
	Année n+1 Printemps - été	Les Rats des moissons reviennent-ils dans leurs habitats initiaux ?	CMR en grille et en lignes de pièges dans les différents habitats, radiopistage	Effectifs, trajets parcourus (distance, direction)
		Les effectifs ont-ils diminué ?		



- Stations d'échantillonnage pour géotypage
- Inondabilité supérieure à 1,5 m
- Inondabilité entre 1 m et 1,5 m
- Inondabilité inférieure à 1 m

Carte 14 : Inondabilité du marais de Lavours (d'après les cartes d'aléas d'inondation du Rhône, DREAL - DDT01, 2013).

La recherche des nids s'effectue de juillet à octobre, quand les populations sont les plus nombreuses et que la probabilité d'utilisation des habitats potentiels est la plus forte. Il y a deux types de nids : les nids d'élevage qui témoignent de la reproduction et les nids de repos qui marquent simplement la présence des Rats des moissons (mâles ou femelles) dans un habitat donné. La position des nids est relevée au GPS.

Les détails de la CMR en grille sont donnés dans le chapitre B. II. 2. (page 72) et ceux du radiopistage dans le chapitre B. II. 4. (page 85). La CMR en ligne de pièges utilise les mêmes pièges I.N.R.A. équipés d'une boîte de repos que ceux utilisés pour la CMR en grille, également espacés de 3 m chacun. Les lignes sont disposées dans différents habitats de la station 1, sur des longueurs variables (de 30 m à 180 m) en fonction de la séquence hydraulique : dans la forêt alluviale, la prairie humide, en limite de roselière et dans la roselière avant, pendant et après l'inondation.

Le détail de l'installation des pièges-photos est donné dans le chapitre B. II. 1., page 56.

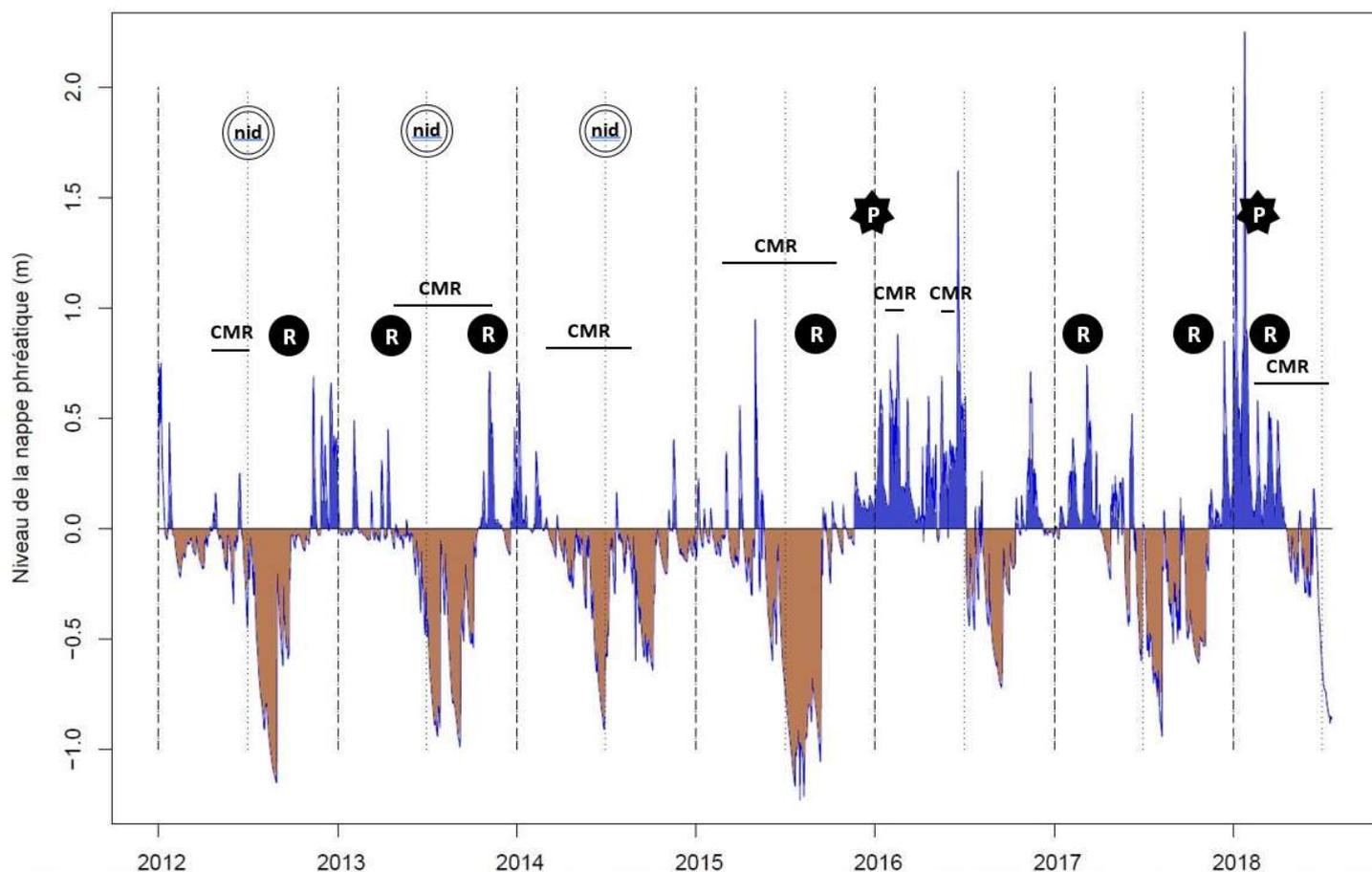


Figure 32 : Chronologie des protocoles de terrain de 2012 à 2018, par rapport aux épisodes d'inondation (en bleu) : recherche des nids, capture-marquage-recapture (CMR), radiopistage (R) et piège-photos (P).

Le test des capacités natatoires des Rats des moissons s'est effectué en laboratoire, dans un aquarium de 400 litres avec une eau à 20°C. Le 26.10.2017, les animaux ont été capturés dans la station n°1, les pièges étant relevés à huit heures après une nuit de piégeage (température minimale nocturne 4°C) ; ils sont emmenés directement au laboratoire pour les tests. Pour chaque individu, la durée de la nage avant épuisement et la vitesse en ligne droite après trois minutes de nage ont été mesurées. Le taux d'absorption de l'eau par le pelage, qui est un facteur important affectant les capacités natatoires (Stock 1972, Hickman 1988) a été mesuré en pesant les animaux avant leur immersion et après 5 min dans l'eau. Un seul exercice a été réalisé pour chaque individu. Après les tests, les animaux ont été gardés quelques heures au repos, nourris et relâchés à l'endroit où ils ont été piégés.

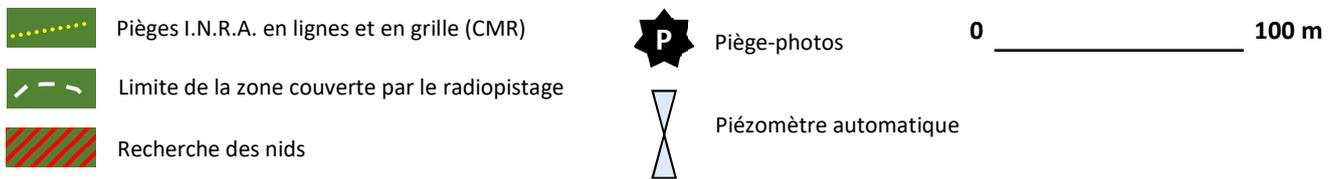
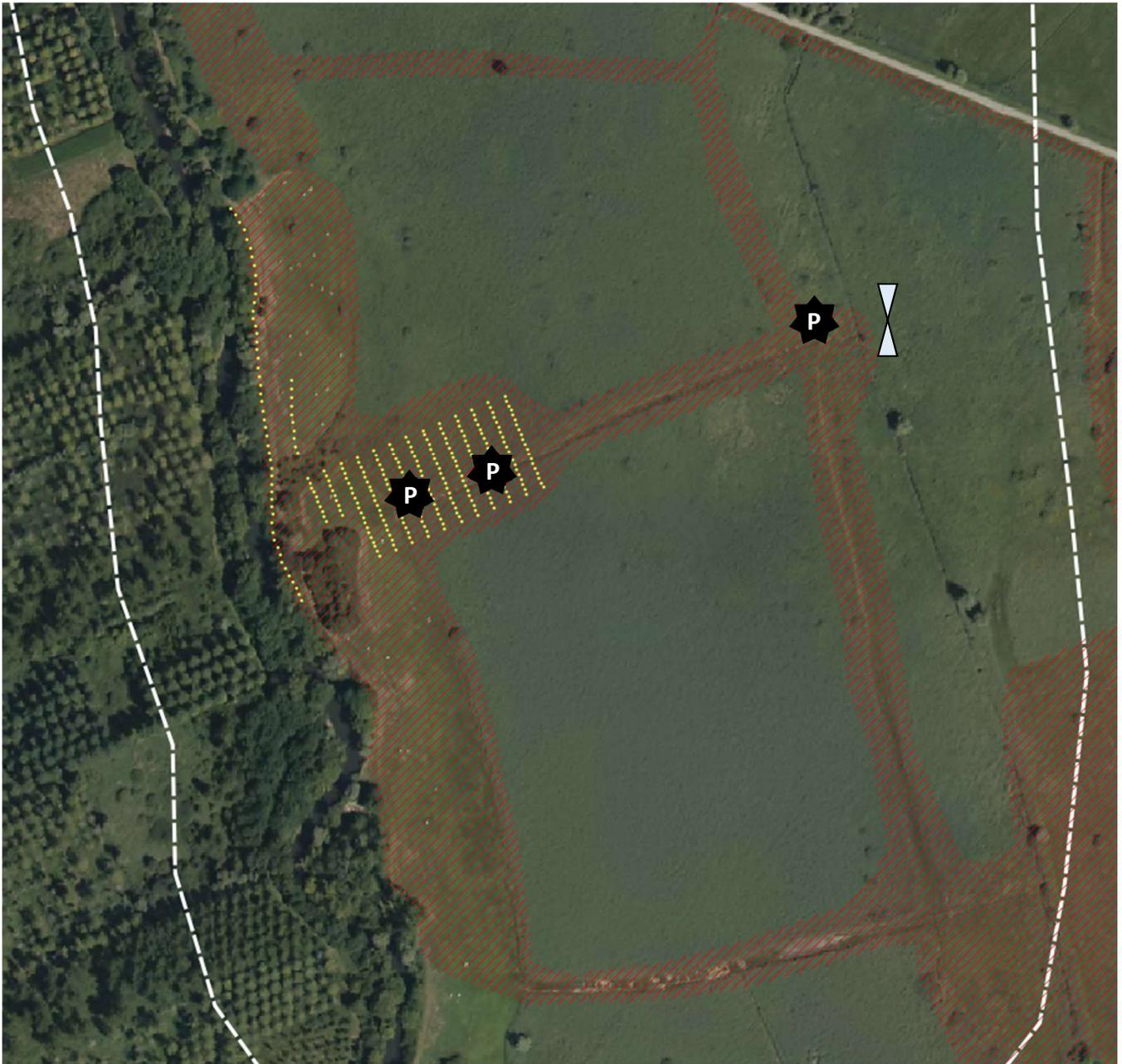


Figure 33 : Localisation des méthodes utilisées pour étudier l'effet des inondations sur les déplacements des Rats des moissons.

- **Difficultés méthodologiques**

Pour mettre en évidence un effet des inondations sur les mouvements des Rats des moissons, il faudrait avoir un réseau de pièges en position fixe, toute l'année, dans plusieurs habitats répartis selon le gradient d'inondabilité. Ces pièges seraient activés à différentes périodes de l'année, en fonction de l'hydrologie et des inondations. Or, deux problèmes empêchent de réaliser un tel protocole :

- Pendant la montée de l'eau, il est difficile de prévoir jusqu'à quel niveau la crue va monter, pour retirer les pièges qui pourraient se trouver noyés, avec éventuellement des animaux pris à l'intérieur. Par précaution, je n'installe pas de pièges au centre de la roselière quand l'eau monte et je perds l'information sur la présence des Rats des moissons. Je n'installe des pièges que dans des endroits accessibles en waders.
- Pendant l'inondation, il est parfois impossible d'accéder aux habitats inondés (prairie et surtout roselière), sauf en barque.

En pratique, pendant l'inondation, j'adapte la position des pièges au niveau de l'eau en suivant la situation plusieurs fois par jour : je dois par exemple retirer une ligne de pièges qui sera bientôt inondée et la redéployer sur un terrain plus élevé. Par conséquent, il est difficile de comparer l'occupation des différents habitats au cours des phases de l'inondation (montée - pleine eau – décrue) avec les pièges seuls. C'est la combinaison de plusieurs techniques qui permet de comprendre les mouvements des Rats des moissons.

Résultats

- **Expérimentations de terrain**

De mai 2012 à juillet 2018, l'étude des déplacements de Rats des moissons soumis aux inondations a nécessité 396 jours de suivi sur le terrain (tab. 22 ; évolution du nombre de captures en fonction des inondations en annexe, page 191). Au cours de ces six années, la station n°1 a été submergée par six inondations supérieures à 0,8 m et trois inondations supérieures à 1 m ; la hauteur maximale atteinte par le niveau de l'eau est de 2,25 m, le 24.01.2018 (fig. 34). Au total, la CMR a fourni 3 852 captures de Rats des moissons (adultes et juvéniles) (tableau des captures en annexes, page 183).

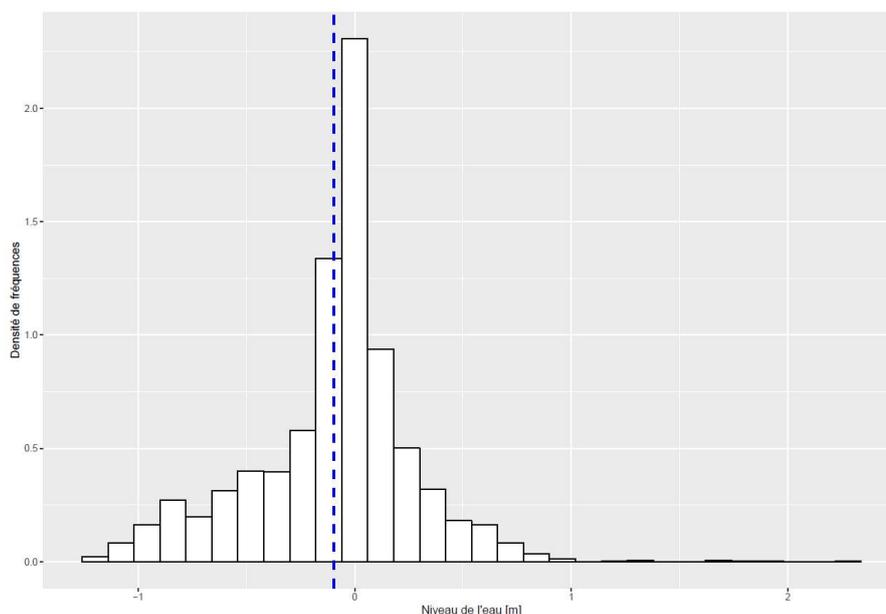


Figure 34 : Histogramme des fréquences du niveau de la nappe phréatique dans la station n°1, de 2012 à 2018 (niveau moyen de la nappe en pointillés bleus).

Les résultats sont détaillés par séquences hydrauliques au cours d'une année et en fonction des questions biologiques posées par l'inondation (tab. 22). Compte-tenu de la complexité des phénomènes à mettre en évidence, qui sont parfois imbriqués comme les mouvements d'individus au cours des différentes phases de l'inondation, certains dispositifs expérimentaux recouvrent plusieurs questions biologiques à la fois.

Année n, été-automne avant inondation

De 2012 à 2017, au cours des mois de juin à octobre, la recherche des nids, trois sessions de CMR avec grille et lignes de pièges ainsi qu'une session de radiopistage ont permis de préciser quels sont les habitats des Rats des moissons pendant la saison de reproduction et quels sont leurs déplacements à travers le paysage composé de roselière, prairie et ripisylve. Des nids ont été trouvés dans la roselière et la prairie, avec en moyenne 0,5 à 1 nid / 100 m², mais aucun nid n'a été découvert dans la ripisylve. Un mâle adulte a traversé la roselière, une route départementale et des prés sur une distance de 500 m (distance euclidienne). Une femelle a fait un aller-retour de nuit entre la roselière et la ripisylve, en traversant un pré fauché avec herbe rase et sol nu.

Année n, hiver montée des eaux

En novembre 2012, octobre 2013 et janvier 2018, le dispositif expérimental destiné à étudier les éventuels mouvements de fuite des Rats des moissons pendant la montée de l'eau repose sur trois sessions de CMR avec lignes de pièges, disposés en lisière de roselière, dans la prairie et dans la ripisylve. Il est très difficile de poser des pièges quand l'eau monte car le phénomène est rapide (moins de 24 h) et les résultats sont forcément lacunaires. Par ailleurs, il n'a pas été possible de suivre des animaux par radiopistage. En octobre 2013, les Rats des moissons se sont fait capturer en grand nombre en lisière de roselière, mais l'absence de piège au centre de la roselière à cause du niveau de l'eau n'a pas permis de conclure à un mouvement de fuite. En janvier 2018, deux Rats des moissons (non marqués) ont été capturés dans la ripisylve.

Année n, hiver hautes eaux et décrue

De 2013 à 2018, pendant les mois de novembre à mai (inondation très tardive), quatre sessions de CMR avec lignes de pièges, quatre sessions de radiopistage, trois sessions de pièges-photos et une prospection en waders ont permis d'étudier le rôle de refuge éventuel des habitats hors d'eau, le rôle de la roselière comme habitat pendant les hautes eaux et les moyens de déplacements des Rats des moissons dans la roselière inondée. Pendant l'inondation de la roselière, des individus ont été capturés dans la prairie et une femelle suivie par radiopistage a stationné pendant cinq jours sur quelques dizaines de m² de cette même prairie (novembre 2013). Pendant l'inondation de mai 2015, aucun Rat des moissons n'a été capturé dans la ripisylve ni dans les buissons en périphérie de la roselière. En revanche, huit individus ont été capturés dans la roselière pendant l'inondation de janvier 2016, dont certains avaient été marqués à l'automne précédent, au même endroit (à quelques dizaines de mètres près). En février 2017, une femelle a effectué de longues excursions nocturnes (200 m aller-retour) avec 40 cm d'eau dans la roselière, depuis un nid où elle passait ses journées (session de radiopistage de huit jours consécutifs). Les pièges-photos ont confirmé que certains individus restent dans la roselière pendant les hautes eaux (janvier 2018) et se mettent à l'eau et nagent spontanément. J'ai observé le 02.02.2016 (en waders), un Rat des moissons en train de nager entre les roseaux, de monter sur une tige et de la grignoter vigoureusement (recherche des larves contenues dedans). Deux femelles suivies par radiopistage, en février 2017 et en mars 2018, ont traversé des layons pratiqués dans la roselière, qui étaient larges de 3 m et inondés de 30 cm d'eau, certains étant recouverts de glace.

Année n+1, printemps-été

De 2012 à 2018, au cours des mois de mars à octobre, 14 sessions de CMR avec lignes et grilles de pièges, ainsi que deux sessions de radiopistage ont permis d'appréhender un éventuel retour des Rats des moissons depuis d'hypothétiques refuges périphériques vers la roselière, et d'évaluer une éventuelle baisse des effectifs de la population après les inondations hivernales. Au printemps (mars à juin), au cours de 11 sessions de CMR de 246 jours et 580 pièges cumulés, sur 145 captures de Rats des moissons, sept individus marqués l'année précédente ont été repris dans la roselière à une distance de 10 à 30 m de leur lieu de capture initial. Le taux de capture moyen est égal à 1.10^{-3} individu / nuit-piège. Un mâle (mars 2017) et une femelle (avril 2017) suivis par radiopistage ont fait des aller-retours entre la roselière, la prairie et la ripisylve. En été, de juin à octobre, trois sessions de CMR (en 2013, 2014 et 2015) de 133 jours et 718 pièges cumulés, ont permis de capturer 3368 Rats des moissons, avec en moyenne 0,10, 0,12 et 0,13 captures / nuit-piège pour les trois années respectives.

Tableau 22 : Résultats obtenus de 2012 à 2018 sur l'effet des inondations sur le comportement et les déplacements des Rats des moissons.

Séquence	Question biologique	Technique	Date	Durée (j)	Habitats	Dispositif expérimental	Résultats	Conclusion	Remarques
Année n Hiver, pendant la montée de l'inondation	Quels habitats le Rat des moissons occupe-t-il ?	Recherche de nids	août-sept 12	4	roselière + prairie + lisière forêt	prospection en marchant	nids en roselière et prairie ; pas de nid en lisière forêt	roselière et prairie favorables pour reproduction ; lisière ripisylve <i>a priori</i> défavorable	
			oct-13	4	roselière	prospection en ligne systématique sur 2600 m ²	29 nids et 4 ébauches de nids soit 1 nid / 100 m ²	le nombre de nid est faible par rapport au nombre de femelles capturées de juin à septembre	
			sept-14	4	roselière	prospection en ligne systématique sur 5100 m ²	26 nids et 8 ébauches de nids soit 0.5 nid / 100 m ²	roselière favorable pour la reproduction	le nombre de nid est faible par rapport aux 96 femelles dont 23 gestantes capturées en juillet-août
	Quels sont ses déplacements ?	CMR	juin-juil 12	17	roselière	18 INRA surélevés 50 INRA au sol	94 captures ; moy 0.08 capt/piège	roselière habitat favorable en été	1ère année du protocole - ajustements méthodologiques
			oct-12	4	lisière roselière + prairie fauchée	20 INRA surélevés 20 INRA au sol	20 captures en lisière 0 en prairie	roselière plus favorable que prairie fauchée	
			août-15	5	roselière	188 INRA surélevés 20 INRA au sol	1 mâle marqué traverse la roselière, une route et des déplacements près sur 500 m (distance euclidienne)	en été, les individus sont capables de grands déplacements	
	Les rats des moissons fuient-ils l'inondation ?	Radiopistage	sept-17	13	roselière + prairie + lisière forêt	1 femelle 6.9 g avec émetteur	pour aller dans un bosquet contre la ripisylve : un aller-retour de nuit	en été, roselière, prairie et ripisylve forment un espace où circulent les individus	
			nov-12	4	buissons et ripisylve	10 INRA dans buissons 10 INRA au sol	0 capture	pas de conclusion sur une éventuelle fuite vers la ripisylve	
			oct-13	7	lisière roselière + prairie fauchée	20 INRA sur radeaux 40 INRA surélevés 40 INRA au sol	0 capture 62 captures ; majorité de captures en lisière roselière, quelques captures en prairie	pas de conclusion sur une éventuelle fuite à la nage	une femelle en fin de gestation se déplace jusqu'en prairie rase : pourquoi quitte-t-elle la roselière favorable à la nidification ?
	Année n Hiver, pendant la montée de l'eau	Les habitats hors d'eau sont-ils des refuges ?	CMR en lignes	janv-18	6	ripisylve et prairie	120 INRA en ripisylve 40 INRA en prairie	2 captures en ripisylve	certains individus se déplacent de la roselière-prairie vers la ripisylve quand l'eau monte
nov-13				9	prairie fauchée	20 INRA au sol	9 captures	pendant l'inondation de la roselière, des individus sont dans la prairie ; prairie = refuge ou simple habitat du domaine vital ?	
mai-15				3	buissons et ripisylve	5 INRA dans buissons 38 INRA au sol	0 capture	pas de conclusion sur un éventuel refuge dans la ripisylve	l'inondation recouvre tout sauf quelques dizaines de m ² dans la ripisylve ; 24 petits mammifères capturés de 5 espèces différentes
Reste-t-il des Rats des moissons dans les habitats inondés ?		Radiopistage	nov-13	5	prairie fauchée	1 femelle gestante 13 g avec émetteur	60 m parcourus en 5 jours	pendant que la roselière est inondée, certains individus restent dans la prairie (h veget = 25 cm) ; prairie = refuge ou simple habitat du domaine vital ?	cette femelle est retée dans la prairie pendant 4 jours sous 10 cm de neige !
			janv-16	4	roselière	100 INRA surélevés	8 captures	certains individus restent dans la roselière pendant les hautes eaux	1 mâle et 1 femelle marqués en octobre 2015 sont noyés
			janv-18	7	ripisylve et roselière	80 INRA en ripisylve 40 INRA en roselière	0 capture	pas de conclusion sur un éventuel refuge dans la ripisylve ; l'énorme inondation a peut-être impacté les individus dans la roselière	
Comment se déplacent les individus pendant l'inondation ?		Radiopistage	févr-17	8	roselière	1 femelle 7 g avec émetteur	de longues excursions nocturnes (200m) et un superbe nid où elle passe la journée	certains individus restent dans la roselière encore inondée, après une forte inondation	
			déc-16	11	roselière	devant agrainage sur pliquet	395 occurences	certains individus restent dans la roselière en hiver entre les périodes d'inondation	
			déc-16	17	roselière	devant nid de Rat des moissons	2 individus rentrent dans un nid	les nids sont utilisés par les individus en hiver	un individu se met à l'eau après avoir mangé des graines et part à la nage
Année n Hiver, hautes eaux et décrue		Observation directe	févr-16	-	roselière	déambulation en waders	1 individu nage entre les roseaux, monte sur une tige et la grignotte	les individus qui restent dans la roselière pendant les hautes eaux peuvent se déplacer à la nage	les roseaux renferment des larves qui sont une source de nourriture en hiver
	févr-17		2	roselière	1 femelle 7.4 g avec émetteur	ils marchent sur la glace			
	mars-18		11	roselière	1 mâle 6.5 g avec émetteur	se déplace dans la roselière sur 200 m en traversant à la nage 4 lacs inondés (50 cm d'eau) de 3 m de large	les individus qui restent dans la roselière inondée peuvent se déplacer à la nage		

Tableau 22 : Suite

Séquence	Question biologique	Technique	Date	Durée (l)	Habitats	Dispositif expérimental	Résultats	Conclusion	Remarques
			mai-juin 12	31	roselière + prairie	18 INRA surélevés 50 INRA au sol	40 captures en prairie et roselière	pendant et après la décrue, roselière, prairie et ripisylve forment un espace où circulent les individus	5 femelles gestantes du 16 au 25 mai
			mars-avril 14	9	roselière + prairie	78 INRA surélevés 50 INRA au sol	57 captures en prairie et 19 en roselière ; reprise de 2 mâles marqués en septembre 2013	certain individus sont toujours au même endroit après les crues hivernales ; la prairie au printemps est un habitat occupé	on ne peut pas savoir si ces individus sont restés sur place pendant l'inondation ou s'ils ont fui
			fin avril 15	8	roselière + prairie	90 INRA surélevés 10 INRA au sol	1 capture en prairie et 14 captures en roselière ; reprise d'une femelle dans la prairie marquée en avril 2014 dans la roselière	certain individus sont toujours dans la même zone (à 50 m près), prairie ou roselière, après l'inondation	on ne peut pas savoir si ces individus sont restés sur place pendant l'inondation ou s'ils ont fui
		CMR	mai-juin 15	24	roselière + prairie	90 INRA surélevés 20 INRA au sol	0 capture en prairie et 6 captures en roselière ; un mâle marqué le 23.04 dans la roselière est recapturé le 28.05 au même endroit : est-il resté pendant l'inondation ? (l'eau est montée à +1 m)	certain individus sont toujours au même endroit après une inondation	la grosse inondation de début mai semble avoir fait diminuer les effectifs, par comparaison avec 2012 où il n'y avait eu qu'une petite crue
			mars-16	5	roselière + prairie	100 INRA surélevés 20 INRA au sol	4 captures en prairie et 12 captures en roselière ; 1 femelle marquée en octobre 2015 est reprise dans la roselière au même endroit à 20 m près	certain individus sont toujours au même endroit après l'inondation	les crues hivernales ; la prairie au printemps est un habitat occupé
			mars-17	9	roselière + prairie	1 mâle 7,5 g avec émetteur	Il traverse le pré fauché encore à moitié inondé pour aller se cacher sous un tas de branches au bord du Séran, en lisière de ripisylve. Puis il retourne dans la roselière à la nage.	pendant et après la décrue, roselière, prairie et ripisylve forment un espace où circulent les individus	
		Radioépistage	avr-17	5	roselière + prairie	1 femelle 8,8 g avec émetteur	elle fait des aller-retours nocturnes entre roselière et prairie		
			mai-13	7	roselière	40 INRA surélevés 40 INRA au sol	0 capture		
			mars-15	4	roselière	60 INRA surélevés	0 capture		
			mars-18	6	ripi-sylve, prairie et roselière	60 INRA en ripisylve 20 INRA en prairie 40 INRA en roselière	1 capture en roselière	au printemps, les effectifs sont probablement très faibles dans la roselière	effectifs très faibles chez toutes les espèces de petits mammifères ; impact indéniable de l'inondation
		CMR en lignes	avr-18	7	ripi-sylve et roselière	40 INRA en ripisylve 40 INRA en roselière	7 captures en roselière		
			juin-18	7	ripi-sylve, prairie et roselière	60 INRA en ripisylve 20 INRA en prairie 40 INRA en roselière	2 captures en prairie et 2 captures en roselière		
			juil-18	4	ripi-sylve, prairie et roselière	60 INRA en ripisylve 20 INRA en prairie 40 INRA en roselière	1 capture en ripisylve et 14 en roselière	la population se reconstruit	
			juin-sept 13	51	roselière	80 INRA surélevés 80 INRA au sol	835 captures ; moy 0,10 capt/nuit/piège		en juin, les premiers individus capturés sont au milieu de la roselière
		CMR en grille	juil-août 14	27	roselière	170 INRA surélevés 170 INRA au sol	1100 captures ; moy 0,12 capt/nuit/piège	en été, pas de baisse des effectifs par rapport à l'année précédente	3 femelles marquées en juin 2013 se font recapturer au même endroit (à 20-40 m près) en juillet 2014
			juin-oct 15	55	roselière	198 INRA surélevés 20 INRA au sol	1433 captures ; moy 0,13 capt/nuit/piège		reprise au même endroit (à 20-50 m près) de 3 mâles et 1 femelle marqués dans la roselière en 2014

Année n+1
Printemps - été

- **Capacités natatoires (en laboratoire)**

Le test a été réalisé avec trois Rats des moissons (deux mâles dont un adulte et une femelle juvénile) et une femelle adulte de Mulot sylvestre (tab. 23). Tous étaient vifs et en bonne santé. Quand il nage, le corps du Rat des moissons est horizontal, avec le dos qui émerge et la queue tendue ; néanmoins, le mâle adulte nageait en position légèrement plus oblique (photo 26). La bouche est au niveau de l'eau tandis que les yeux toujours ouverts et les narines sont émergés. Seuls les membres postérieurs pédalent à une cadence très élevée, les membres antérieurs ne battent que rarement et de façon apparemment désordonnée. Le rôle de la queue dans le maintien de l'équilibre n'est pas évident. Quand il fait demi-tour à une extrémité de l'aquarium, le Rat des moissons ne plonge pas mais il maintient sa position à la surface de l'eau. Sur les trois individus étudiés, seule la femelle a marqué une courte pause de deux secondes pendant l'exercice, pour se reposer en se laissant flotter. La femelle de Mulot sylvestre nageait de la même manière.

La vitesse moyenne varie de 23 cm/s pour les juvéniles à 30 cm/s pour le mâle adulte, qui pouvait nager plus de 30 minutes (l'exercice a été arrêté alors qu'il n'était pas encore épuisé). En multipliant la vitesse par la durée de nage, on obtient pour ce mâle une distance parcourue à la nage égale à 540 m.

Tableau 23 : Résultats du test des capacités natatoires pour trois Rats des moissons et un Mulot sylvestre.

Espèce	sexe	poids	Taux d'absorption de l'eau par le pelage (% du poids initial)		Durée max. nage (min)	Vitesse après 3 min de nage (cm/s)	Distance parcourue (m)
			après 5 min	après 30 min			
<i>Micromys minutus</i>	femelle	5,8	-	-	12	23	168
<i>Micromys minutus</i>	mâle	6,0	2%	-	13	23	182
<i>Micromys minutus</i>	mâle	6,7	1%	4%	> 30	30	> 540
<i>Apodemus sylvaticus</i>	femelle	21,3	8%	-	7	23	95

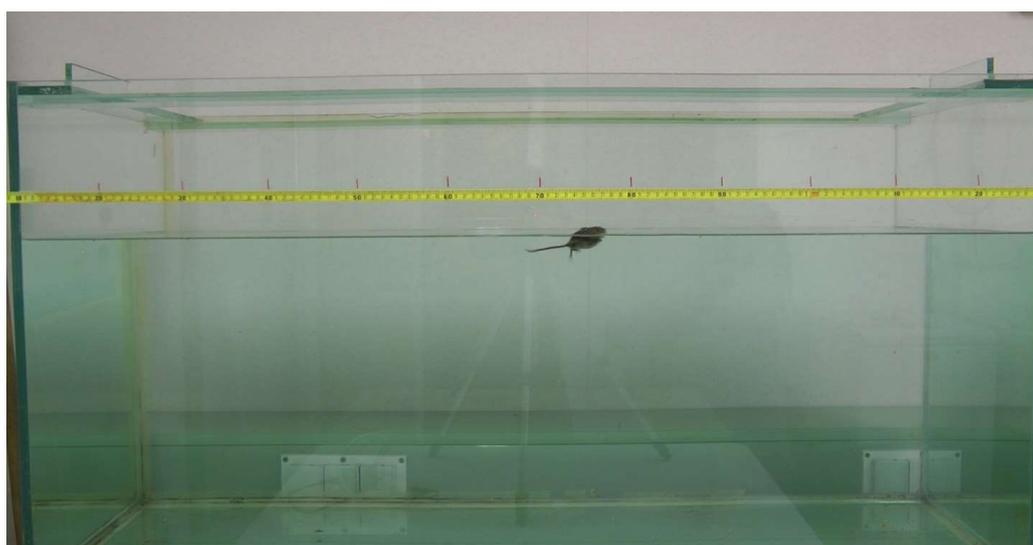


Photo 26 : Position d'un Rat des moissons en train de nager.

Discussion

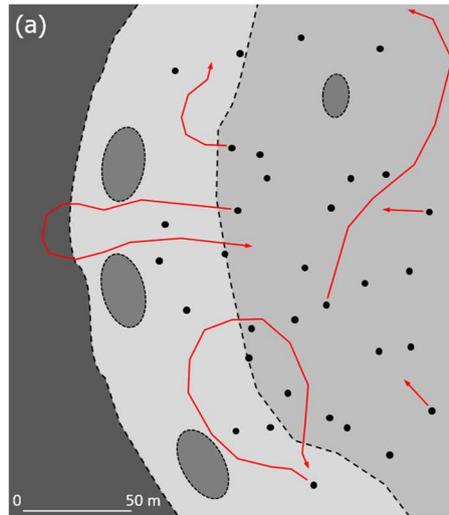
Bien que les conditions expérimentales varient d'une année à l'autre (météorologie, rythme et intensité des inondations), les méthodes employées ont permis de mettre en évidence un certain nombre de comportements des Rats des moissons au cours des différentes phases d'une inondation. L'hypothèse initiale est en partie vérifiée, puisqu'on a montré que des Rats des moissons restent dans la roselière pendant l'inondation, mais en revanche la fuite vers des refuges hors d'eau et le retour à l'habitat initial n'ont pas été démontrés (fig. 31). Dans le détail, il est possible de décrire le comportement supposé des Rats des moissons au cours des différentes phases d'une inondation de la façon suivante (fig. 35).

En été et à l'automne, hors inondations, les Rats des moissons vivent principalement dans la roselière et la prairie où ils se reproduisent et où sont fabriqués les nids ; ils font aussi des incursions jusque dans la forêt alluviale. Les domaines vitaux (au sens de Burt 1943) des Rats des moissons s'étendent dans un ensemble continu d'habitats « roselière-prairie-ripisylve », dans lequel les animaux sont capables de grands déplacements, sur plusieurs centaines de mètres.

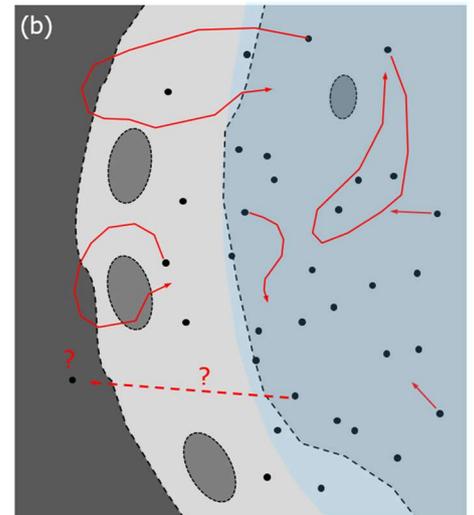
En hiver, quand arrivent les inondations, aucun mouvement de fuite de la roselière vers des refuges périphériques n'a clairement été mis en évidence. Certains déplacements vers la ripisylve ont été observés mais ceux-ci existent aussi en-dehors des périodes de crues, notamment en été. Au plus fort de l'inondation, le rôle de la forêt comme refuge pour cette espèce n'est pas établi : alors que de nombreux petits mammifères s'y concentrent sur de petites bandes de terrain entourées d'eau, le Rat des moissons n'a jamais été capturé parmi eux. Par exemple, du 4 au 6 mai 2015, pendant une forte inondation survenue de façon inhabituelle au printemps, 24 petits mammifères de cinq espèces (Musaraigne musette, Musaraigne aquatique (ou M. de Miller), Mulot sylvestre, M. à collier, Campagnol roussâtre) ont été capturés sur une étroite bande de ripisylve d'une centaine de m², mais aucun Rat des moissons n'a été contacté. Au plus fort de l'inondation, certains individus restent dans la roselière inondée, ce qui a été clairement démontré avec les grilles de pièges et les pièges-photos. Il est probable que le Rat des moissons résiste à de très forts épisodes de submersion, comme en janvier 2018 où l'eau est montée jusqu'à 2,25 m, ne laissant émerger que des plumets de roseau d'un mètre de haut. La mortalité des individus qui survivent dans ces conditions doit être assez élevée et augmente forcément avec la durée des hautes eaux, puisque les animaux n'ont plus d'abri et très peu de ressources trophiques. De plus, ils sont très exposés à la prédation par les rapaces, comme cela a été rapporté par Wijnhoven *et al.* (2006). Pendant l'inondation, les Rats des moissons ont tendance à se déplacer sur de plus grandes distances dans la roselière (distance moyenne journalière égale à 135 m +/- 28 m, calculée avec trois individus), qu'en période sèche (61 m +/- 5 m, sur trois individus) ; néanmoins ces résultats méritent d'être confirmés car ils sont calculés sur un faible nombre d'individus. En outre, cette différence résulte peut-être d'autres facteurs que l'inondation, comme l'état reproducteur ou non des animaux ; en effet, pendant les inondations hivernales, les animaux ne sont pas sexuellement actifs alors qu'ils le sont le reste de l'année. Enfin, la CMR et le radiopistage ont montré que les Rats des moissons se déplacent en nageant, parfois sur une cinquantaine de mètres d'eau libre sans végétation.

A cet égard, les capacités natatoires de cette espèce semblent élevées, comme le montrent les tests réalisés au laboratoire. Du fait même de sa constitution, il bénéficie d'une bonne flottabilité : en effet, plus les mammifères sont petits et plus le rapport de la surface corporelle au poids est élevé, ce qui augmente leur faculté à flotter (Hickman 1988). De surcroît, les espèces possédant une longue queue nagent en général plus longtemps, car elle aide l'animal à maintenir son équilibre et à se diriger (Hickman et Machiné 1986). Chez le Rat des moissons, le pelage semble se mouiller peu, ce qui favorise la flottabilité pendant la durée de la nage et limite la perte d'énergie. Le taux d'absorption de l'eau par le pelage chez le mâle n'est que de 4 % après 30 minutes de nage, un taux que l'on observe chez les rongeurs semi-aquatiques du genre *Nectomys* d'Amérique du sud (Santori *et al.* 2008) et qui est inférieur à celui de *Malacomys longipes*, un rongeur semi-aquatique des forêts inondées du Gabon (Nicolas et Colyn 2006). La durée maximale de nage reste à étudier chez le Rat

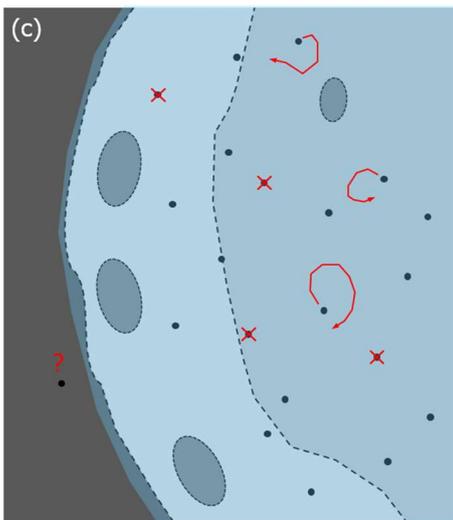
-  Prairie humide (h < 1,0 m)
-  Roselière (h = 2,5 m)
-  Forêt
-  Buisson (h > 3 m)
-  Rat des moissons



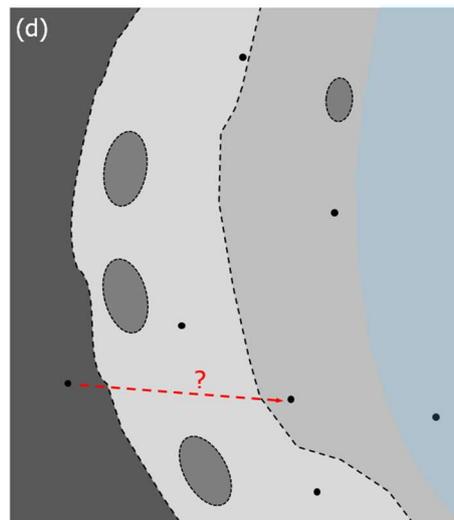
En été, les Rats des moissons vivent dans la roselière et la prairie où ils se reproduisent. Ils font des incursions dans la forêt et sont capables de grands déplacements.



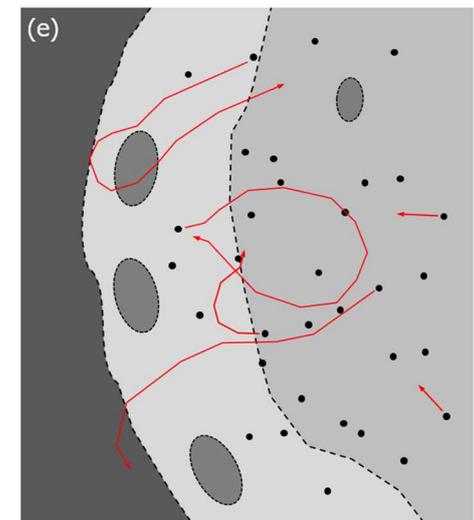
Quand l'eau monte en hiver, les Rats des moissons continuent à se déplacer dans la roselière et la prairie, plus rarement vers la forêt. Aucun mouvement de fuite n'a été mis en évidence.



Au plus fort de l'inondation, un certain nombre de Rats des moissons reste dans la roselière inondée, d'où dépassent des tiges. La prédation et la mortalité augmentent probablement. Il n'est pas prouvé que la forêt constitue un refuge pour cette espèce.



A la décrue, au printemps suivant, les Rats des moissons sont beaucoup moins nombreux, mais les individus encore présents sont toujours à la même place. Aucun mouvement de retour depuis d'hypothétiques zones refuges vers les habitats initiaux n'a été mis en évidence.



L'été suivant, la population s'est reconstituée et elle est aussi nombreuse que l'été précédent. Il semble que l'intensité et la durée des inondations hivernales puissent retarder la reprise de la croissance des effectifs au printemps.

Figure 35 : Comportement présumé des Rats des moissons pendant et après une inondation de leur habitat, d'après les observations de terrain dans le marais de Lavours.

des moissons, mais elle est supérieure à 30 minutes en laboratoire : cette durée est plus grande que chez *Peromyscus leucopus* (26 minutes à 20°C, Hickman et Machiné 1986), un petit Cricétidé nord-américain d'une vingtaine de grammes qui ressemble au Rat des moissons, et elle est très supérieure à celle enregistrée dans cette étude chez le Mulot sylvestre (7 minutes). Peu de données concernent les vitesses de nage et les distances parcourues chez les petits mammifères, mais les performances du Rat des moissons semblent élevées par rapport à d'autres espèces de taille semblable (tab. 24).

Tableau 24 : Capacités natatoires de quelques petits mammifères.

Espèce	poids	vitesse (m/s)	distance max. (m)	Référence
<i>Micromys minutus</i>	6,7	30	> 540	cette étude
<i>Microtus duodecimcostatus</i>	25	24	680	Giannoni et al 1994
<i>Lemniscomys griselda</i>	63	17	-	Hickman et Machiné 1986
<i>Rhabdomys pumilio</i>	43	17	-	Hickman et Machiné 1986
<i>Praomys natalensis</i>	67	27	-	Hickman et Machiné 1986

En revanche, les Rats des moissons semblent ne pas plonger et ne pas nager sous l'eau comme les véritables mammifères semi-aquatiques, à l'instar du Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*), de la Crossope aquatique (*Neomys fodiens*) ou du Desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*). Par ailleurs, ses capacités natatoires sont probablement moindres dans la nature qu'en conditions contrôlées, en particulier lors des inondations d'hiver quand les températures sont basses et que la surface de l'eau est parcourue de vaguelettes. En dépit de ces remarques, les Rats des moissons possèdent de réelles capacités natatoires qui augmentent certainement leur résistance aux inondations, en leur permettant de se déplacer dans des habitats inondés.

Parmi les petits mammifères qui composent le peuplement de la roselière et de la prairie humide : Musaraigne aquatique (*Neomys fodiens*), Musaraigne de Miller (*N. anomalus*), Musaraigne musette (*Crocidura russula*), Campagnol agreste (*Microtus agrestis*), Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*), Mulot à collier (*A. sylvaticus*) et Rat des moissons, seuls ce dernier et les deux musaraignes aquatiques restent en place pendant l'inondation. Bien que le Mulot sylvestre soit commun dans la roselière en été, aucun individu n'a jamais été contacté dans la roselière pendant les hautes eaux, même dans le cas de crues estivales (voir chapitre B. II. 2., page 74). En revanche, dès la décrue et même en présence d'une lame d'eau d'une vingtaine de centimètres, des mulots reviennent au centre du marais. Ils entrent alors en compétition avec les Rats des moissons qui sont demeurés sur place, au détriment de ces derniers, comme cela a été mis en évidence avec les grilles de pièges ; par ailleurs, l'exclusion entre ces deux espèces a été déjà mentionnée par Churchfield *et al.* (1997), bien qu'elle ne soit pas toujours totale (Gilliéron, com. pers.). Ainsi, contrairement au Rat des moissons où le phénomène n'a pu être mis en évidence, le Mulot sylvestre fuit l'inondation et retourne dans ses habitats initiaux après la décrue. On peut mettre ce comportement en relation avec ses médiocres capacités natatoires (qui restent à confirmer) qui ne lui permettent probablement pas de se déplacer correctement dans la roselière inondée.

En hiver, en dehors des phases d'inondation, la roselière reste un habitat favorable au Rat des moissons. D'une part, pour s'abriter, il réutilise les nids construits en été qui sont très isolants du froid (pour la capacité thermique d'un nid, voir en B. II. 1. 3., page 65). Le radiopistage conduit dans la roselière et les observations de Ishiwaka et Masuda (2017, comm. pers.) laissent penser qu'il fabrique également des nids grossiers dans l'épaisse litière de feuilles sèches. D'autre part, pour se nourrir, le Rat des moissons trouve une ressource importante dans les tiges creuses de roseau qui abritent quantité de larves d'insectes (Darinet 2018).

Au printemps suivant, les effectifs de Rats des moissons sont faibles dans la roselière. Toutefois, c'est le cas pour tous les petits mammifères à la sortie de l'hiver et il est difficile d'attribuer cette baisse aux seules inondations hivernales. Cependant, les années où les inondations sont particulièrement fortes ou répétées, les effectifs mettent plus longtemps à remonter, comme en 2018 où la croissance ne reprend que début juillet : de telles inondations ont sans doute un impact sur la population, soit en augmentant la mortalité, soit en dispersant les individus. Au printemps, un certain nombre d'animaux sont retrouvés au même endroit de la roselière que l'été précédent, à quelques dizaines de mètres près : cela conforte l'idée qu'ils n'ont pas quitté leur domaine vital pendant les crues. Néanmoins, même si cela n'a pas été mis en évidence, on ne peut écarter l'hypothèse que certains individus se soient déplacés pendant les crues vers des habitats hors d'eau et qu'ils soient revenus dans leur habitat initial après la décrue. Il est possible aussi que certains individus ne retournent pas dans leur domaine vital et qu'ils se comportent en véritables disperseurs en allant se reproduire dans des zones éloignées. Dès le printemps, la roselière, la prairie et la ripisylve forment un unique espace où circulent les animaux.

En été, la population peut se reconstituer sans baisse d'effectifs si les inondations hivernales ont été d'intensité modérée, comme cela a été démontré sur trois années consécutives. Balčiauskas *et al.* (2012) arrivent à la même conclusion pour une communauté de petits mammifères dans le delta de la rivière Nemunas (Lituanie) soumise à des inondations annuelles de printemps, où le nombre d'espèces et leur abondance se reconstituent en quelques mois, notamment celle du Rat des moissons. Klinger (2006) note également que les inondations modérées ont des effets relativement brefs sur la structure des populations de petits mammifères, de l'ordre de quelques mois, mais qu'ils dépendent de la durée et de l'intensité des crues. A cet égard, dans le cas d'inondations sévères du marais de Lavours comme en janvier-février 2018, il est possible, mais non démontré, que les effectifs estivaux n'atteignent pas ceux de l'année précédente.

Compte-tenu de ces comportements observés sur le terrain, peut-on déduire un effet des inondations sur la dispersion chez le Rat des moissons ? Puisque les individus ont tendance à rester sur place pendant les inondations, sans mouvement de fuite apparent, on peut supposer que les inondations n'ont pas d'effet significatif sur la dispersion. Cependant, il n'est pas impossible que les crues délocalisent certains individus qui se reproduiront dans un lieu éloigné à la saison suivante, ce qui aurait pour conséquence d'augmenter la distance de dispersion moyenne. Une façon d'inférer l'existence de cette dispersion inondation-dépendante, et donc d'en déduire l'existence de mouvements de fuite lors de l'inondation, serait de comparer la distance de dispersion moyenne calculée pour la population du marais de Lavours qui est soumise aux inondations, avec celle de populations non soumises à inondation. Cette étude n'a pas pu être conduite dans la durée de cette thèse.

III. Structure génétique d'une population de rat des moissons

La génétique des populations des espèces liées aux zones humides n'est pas bien prise en compte dans la littérature. La structure génétique des populations de Rat des moissons (*Micromys minutus*), un petit mammifère menacé lié aux zones humides, est étudiée à grande échelle dans plusieurs pays d'Europe occidentale et à l'échelle du paysage dans une zone humide inondée en France. Les objectifs sont d'évaluer (i) la structure génétique des populations de Rat des moissons à ces différentes échelles et (ii) d'étudier les effets des caractéristiques paysagères sur les flux géniques à l'échelle locale. Étant donné que les distances de dispersion sont assez élevées chez cette espèce et que la fragmentation du paysage est faible, nous faisons l'hypothèse que la population pourrait être étendue dans le paysage avec des flux géniques élevés. La structuration à l'échelle du paysage est probablement très faible, bien que l'influence de barrières potentielles comme les larges rivières ne soit pas clairement établie. Compte tenu de la taille des digues du Rhône endigué, nous supposons que le fleuve doit former une barrière au flux de gènes dans la population de Rat des moissons. Enfin, en l'absence d'étude de référence, les effets des inondations sur la structure génétique des populations sont difficiles à prévoir. Le Rat des moissons est connu pour être un bon disperseur, ce qui lui permet peut être de contrebalancer les effets potentiels de goulot d'étranglement génétique dû aux inondations, en échappant aux crues et en recolonisant rapidement les zones inondées. Par conséquent, nous supposons que les inondations ont probablement un faible effet sur la structure génétique de sa population, comme pour les mammifères qui sont spécialisés dans les feux naturels.

A petite échelle, 309 Rats des moissons ont été génotypés, provenant de neuf populations réparties depuis Potsdam (Allemagne) jusqu'à la Camargue. Parmi ces populations, le marais de Lavours, les collines de Lavours et le marais de Chautagne sont étudiées plus en détail à l'échelle du paysage. Neuf nouveaux microsatellites polymorphes ont été décrits pour cette étude, qui viennent compléter les sept microsatellites déjà connus (Jiang et Lin 2009). À petite échelle, notre étude a révélé une forte différenciation génétique depuis les populations d'Europe du Nord jusqu'à la Camargue, comme attendu. À une échelle plus fine, une certaine proximité génétique semble exister entre les populations de Lavours-Chautagne et celle du méandre du Saugey, qui ne sont espacées que de 37 km le long du Rhône : il est probable que le Rhône fonctionne, ou a fonctionné, comme un corridor pour cette espèce, en permettant aux flux géniques de traverser des populations situées dans des habitats favorables tout au long de ses berges. À l'échelle du paysage, la population de Rat des moissons du marais de Lavours est une population unique, sans sous-structure génétique, qui s'étend sur au moins 25 km². La différenciation génétique entre les populations des marais de Lavours et de Chautagne est faible, malgré le Rhône qui traverse le paysage. Le fleuve semble donc avoir un faible effet sur le flux génique, un effet qui n'est peut-être pas dû au fleuve lui-même, mais aux digues latérales qui ont été aménagées. Les simulations par coalescence fournissent une période pour l'apparition d'une barrière conduisant au F_{ST} actuel entre les deux populations, qui varie de 341 à 1 200 générations de Rats des moissons, ce qui est compatible avec l'âge réel des digues les plus anciennes qui datent de 726 générations, si l'on considère 3 générations par année. Par ailleurs, l'optimisation des surfaces de résistance dans le marais de Lavours révèle que les inondations hivernales ont bien en effet sur les flux géniques et donc sur la dispersion des Rats des moissons, avec une résistance plus élevée dans les zones les plus inondées. Ces secteurs correspondent aux grandes roselières où les observations de terrain ont montré que les Rats des moissons ont tendance à rester sur place pendant l'inondation, ce qui limite probablement la dispersion, d'où la résistance aux flux de gène détectée. Cette étude montre donc que la structure génétique d'une population de petits mammifères peut être assez homogène dans une zone humide, malgré d'importantes perturbations comme les inondations.

Large and fine scale population genetic structure of a wetland small rodent, the Harvest mouse (*Micromys minutus*).

Fabrice Darinot¹, Quentin Le Petitcorps¹, Véronique Arnal¹, Aurélie Coulon^{1,2} and Claudine Montgelard¹

¹CEFE, CNRS, Univ Montpellier, Univ Paul Valéry Montpellier 3, EPHE, IRD, Montpellier, France.

²Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum national d'Histoire naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne Université, CP 135, 57 rue Cuvier 75005 Paris, France

Email: Fabrice Darinot* fabrice.darinot@cefe.cnrs.fr; Quentin Le Petitcorps quentin.lepetitcorps@cefe.cnrs.fr; Véronique Arnal veronique.arnal@cefe.cnrs.fr; Aurélie Coulon aurelie.coulon@mnhn.fr, aurelie.coulon@cefe.cnrs.fr; Claudine Montgelard claudine.montgelard@cefe.cnrs.fr

* Corresponding author

Abstract

Wetland natural patchiness and the flooding events they undergo likely strongly affect the genetic structure of the terrestrial species they host. However, these effects are not well understood yet. In this study we investigated the genetic structure of the Harvest mouse (*Micromys minutus*), a threatened small mammal linked to wetlands, at a large spatial scale over several countries of Western Europe and in a flooded wetland in France. At a wide scale, our study revealed a strong genetic differentiation between populations from Northern Europe to the Mediterranean Sea, whereas at a landscape scale, the species consisted in one single population over at least 25 km². The embanked Rhône river seems to have a weak effect on gene flow, that may not be due to the stream itself but to its embankment that was built 240 years ago. Winter floods seem to have an effect on dispersal, with stronger resistance to gene flow in areas where water levels can reach the highest levels. Since Harvest mice remain in the reed during the flood, we assume that dispersal, if it exists, must be relatively low in this area, contrary to meadows from which animals are forced to escape.

Keywords

Harvest mouse, microsatellites, wetlands, coalescence, landscape genetics

Introduction

Wetlands are one of the ecosystems with the highest biodiversity in the world, but they are fragile and their species and habitats are among the most threatened. Indeed, the Millennium Ecosystem Assessment showed that environmental degradations are the most prominent within wetland ecosystems (Davidson *et al.* 2005), with about half of the global wetland area lost as a result of human activities during the twentieth century (Zedler and Kercher 2005). Water is the most important component of wetland ecosystems, controlling soil characteristics and associated plant and animal communities. Wetlands are inundated or saturated near the surface long enough to influence vegetation and fauna, resulting in species that are adapted to tolerate wet environments and that are not found in other habitats. Among them, many species of mammals depend, to different degrees, on wetland habitats for survival.

Dispersal plays an important role in global population survival in wetlands. First, because wetlands often occur as discrete patches within a matrix of upland habitat, many wetland-dependent organisms like amphibians or invertebrates live in metapopulations (Gibbs 1993, Schooley and Cosentino 2018). Their local populations are

often small and thus vulnerable to extinction caused by demographic events, disease or natural events such as changing water levels, succession of wetland vegetation and habitat destruction by floods (Gibbs 1993). Dispersal among local populations is necessary to maintain the global metapopulation. These temporal fluctuations in water levels are an important factor which particularly affects small mammal assemblages (Wijnhoven *et al.* 2005, Jacob 2003, Balčiauskas 2012). Floods, as an extreme hydrological constraint, can jeopardize the sustainability of populations, depending on the level of dispersal that is possible between local populations.

However, dispersal has been poorly studied in wetland species, except for seed dispersal in hydrochorous plants (Soomers *et al.* 2013, Cunnings *et al.* 2015, Fraaije *et al.* 2017). Especially, the influence of waterways on gene flow in small mammals is still poorly documented (Mergey *et al.* 2017), while wetlands often depend on rivers that maintain hygrophilous habitats and strongly structure the landscape. Moreover, no study has addressed the effect of flooding on gene flow and genetic structure of small mammal populations. It is assumed that floods may have similar effects on the patterns of genetic diversity as wildfires in heterogeneous landscapes, notably in promoting gene flow (Pereoglou *et al.* 2013). Indeed, because fire increases the area of suitable habitat for some small mammals, isolated prefire populations will expand and individuals will disperse to colonize newly suitable habitat. Similarly, floods prevent the establishment of trees in wetlands and thus promote the maintenance of large areas of suitable open habitats, with increased connectivity and gene flow between populations. Conversely, floods could generate massive deaths resulting in demographic bottlenecks and, as a result, reduced genetic diversity and gene flow levels. More generally, little is known about the genetic structure of small mammal populations in these naturally patchy habitats, to the exception of the Water vole (*Arvicola sapidus*) in Norway (Melis *et al.* 2013) and the Round-tailed muskrat (*Neofiber alleni*) in Florida, U.S.A. (Schooley and Branch 2009).

In this study, we investigated population structure and gene flow in the Harvest mouse, a threatened small mammal inhabiting wetlands. The Harvest mouse (*Micromys minutus*) is a tiny and elusive rodent, with adults weighting 7-8 g, widespread in the Palaearctic and Indomalayan regions, from Spain and Great Britain to Japanese islands (Wilson and Reeder 2005). Whereas IUCN has assigned the status “least concern” to this species (Aplin *et al.* 2016), the Harvest mouse has the growing attention of scientists and naturalists in some countries like Switzerland and Great Britain where its populations have declined in the past decades (Blant *et al.* 2012, Harris *et al.* 1995; Perrow and Jowitt 1995). Recently, several programs of biological conservation survey and species management were planned in these countries in order to restore the populations of Harvest mouse (Kean 2006; MacDonald *et al.* 2001). Although its vernacular name refers to harvests, the original habitat of *Micromys minutus* is linked to wetlands and authors such as Frank (1957) mentioned that the Harvest mouse was present in Europe even before the cereal crops appeared in the Neolithic. Hygrophilous and dense vegetations like reedbeds, sedge and macrophytes habitats are now recognized as its main habitat (Teagle 1964, Clarke 1973, Böhme 1978, Amori *et al.* 2008). A recent review using the diet of birds of prey confirmed that in Europe, the Harvest mouse is most abundant in large wetlands (Darinot 2016). Furthermore, this rodent uses all three dimensions of its habitat to feed, reproduce and rest, often moving up the herbaceous compartment. As a result, this species can be expected to be less sensitive to flooding than strict terrestrial species. Finally, the Harvest mouse is known to be a fast colonizer of new habitats (Churchfield *et al.* 1997), but its dispersal ability is still unknown.

The aim of our study was to investigate the spatial scale and the landscape determinants of gene flow in this wetland species. More specifically, the objectives of our study were to assess (i) the genetic structure of Harvest mouse populations, at a large spatial scale over several countries of Western Europe, and at a small spatial scale in a flooded wetland in France; (ii) the effects of landscape features and floods on gene flow, at a local scale, in an area (Marais de Lavours, France) crossed by a large and embanked river (the Rhône). As for other small mammal species widely distributed in Europe, such as the Common vole (*Microtus arvalis*; Heckel *et al.* 2005) or the Field vole (*Microtus agrestis*; Jaarola and Searle 2002), high level of genetic differentiation

is expected between Western European populations of the Harvest mouse. At the local scale, the area studied is wide (45 km²) and shows a low level of landscape fragmentation and consequently weak genetic structure is expected. Considering the large size of the dikes of the embanked Rhône river, we hypothesized that it may act as a barrier to gene flow in the Harvest mouse. Because the Harvest mouse is known to be a good disperser, we hypothesized that it may be able to escape rising waters and then rapidly recolonize flooded areas. We hence hypothesized that floods have a weak effect on the population genetic structure of this species, similarly as in post-fire specialist mammals.

Material and methods

- Study area, habitat description and sampling

The study was performed at two spatial scales (Table 1): (1) a wide scale (Fig. 1A), including five populations distributed along 110 km of the Rhône river in France (Prodon marsh near Geneva lake, Lavours marsh, Lavours hills, Chautagne marsh, Saugey meander) and four populations 70-890 km away from the former (Potsdam pond in Northern Germany, Neuchâtel lake in Switzerland, Birieux pond, Meyranne marsh in Southern France); and (2) a landscape scale (Fig. 1B), focusing on Lavours hills, Lavours marsh and Chautagne marsh, the latter being separated from the two former by the Rhône river. At each site, sampling was conducted in marshy habitats with various plant communities according to water table depth and flooding intensity. Habitat types were defined according to the European Nature Information System (EUNIS; Davies *et al.* 2004; Table 1).

Except in Potsdam pond and Neuchâtel Lake, individual sampling was conducted between 2014 and 2016, using live-trapping. In each population, several stations were sampled following the extent of suitable habitats for the Harvest mouse. An average of 300 traps-nights was performed at each station, with a rather low mean total number of captured *Micromys*, equal to 12. Ear biopsies were made in the field, supplying a piece of tissue of approximately 3 mm², without any injury to the animals (no bleeding in particular). Tissues were stored in 80 % ethanol for DNA analysis. Tissues from Potsdam pond come from ten tail tips kindly given by the Tübingen University (Deutschland), whereas tissues from the Neuchâtel Lake came from 13 livers (specimens numbers IZEA 7613, 7617, 7619, 7620, 7623, 7624, 7629, 7748, 7749, 7571, 7582, 7584, 7586) courtesy given by the Cantonal Museum of Zoology of Lausanne (Switzerland).

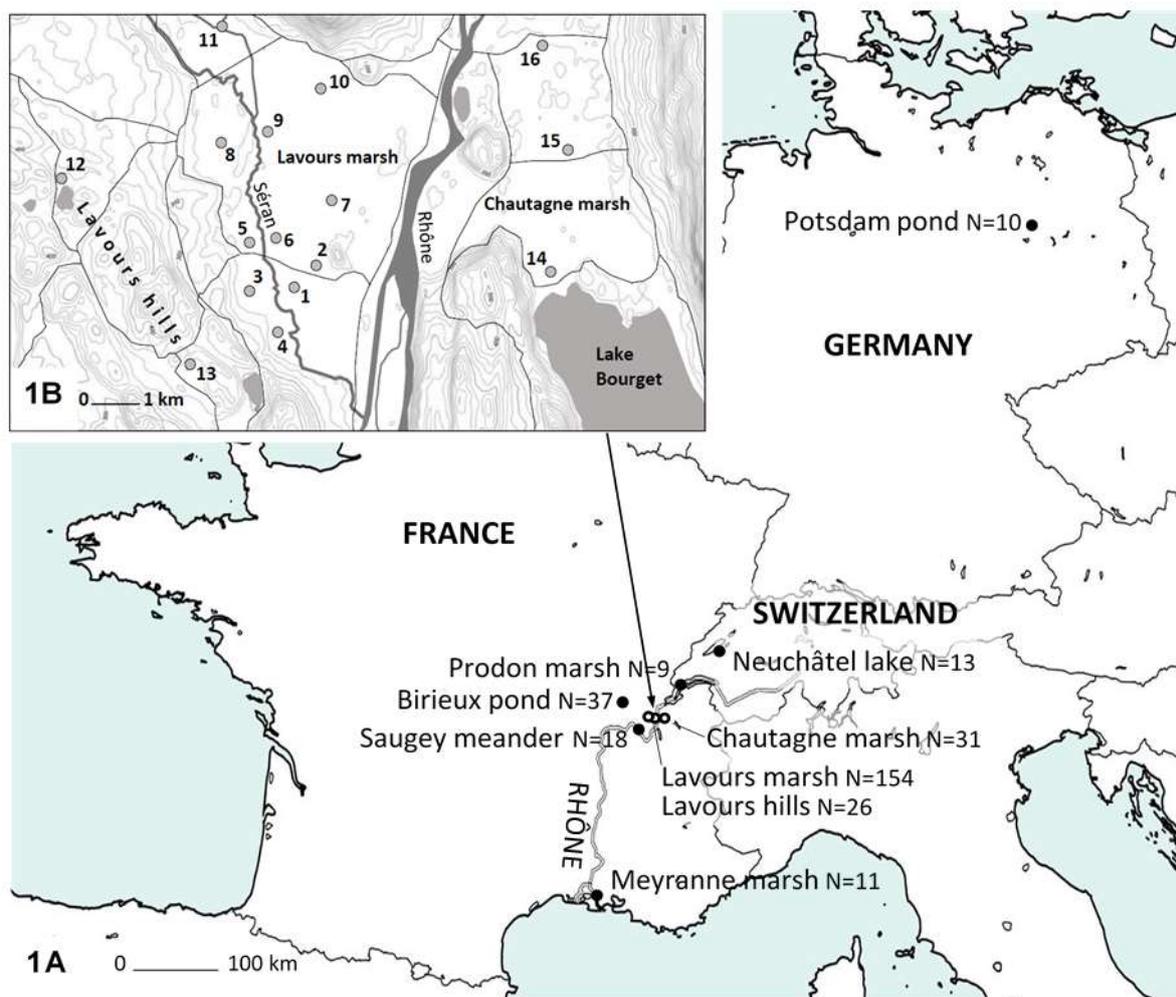


Figure 1 Geographic distribution of the nine sampled Harvest mouse populations (1A: wide scale; 1B: local scale; N: number of sampled individuals)

Table 1 Description of the nine populations and 26 stations sampled for 309 Harvest mouse individuals.

Population	station	Longitude (WGS84)	Latitude (WGS84)	Municipality	Locality	N individuals	Habitat (EUNIS)
Lavours marsh	1	5.752253	45.809458	Flaxieu	La Planche	14	D5
	2	5.759013	45.810071	Lavours	Pré Mariot	12	D5
	3	5.743563	45.804791	Flaxieu	Les Tardives	13	D5, F4
	4	5.750687	45.800004	Polliu	Prairie Flay	16	D5, F4
	5	5.740550	45.817269	Vongnes	Le Châtelard	7	D5,
	6	5.747597	45.819179	Flaxieu	Les Rosières	20	D5
	7	5.764710	45.822982	Lavours	Les Borries	24	X07
	8	5.735270	45.835003	Ceyzérieu	Epeillez	15	D5
	9	5.747511	45.841247	Béon	Les Vernières	14	D5
	10	5.764570	45.844551	Béon	Le Plâtre	11	D4
	11	5.738751	45.855680	Béon	Les Grindelières	8	D5
Lavours hills	12	5.694738	45.828812	Ceyzérieu	Le Revet	7	D5, F4
	13	5.715958	45.792528	Marignieu	Le Pommier	19	D5
Chautagne marsh	14	5.821803	45.806858	Chindrieux	Prés Crottis	10	D5

	15	5.828980	45.830089	Chindrieux	Le Vernay	9	D5, G1C
	16	5.823976	45.850519	Ruffieux	Pré Callet	12	D5, G1C
Saugey meander	18	5.570689	45.685261	Brangues	Les Teppes	8	D5
	19	5.559370	45.699352	Brangues	Le Grena	3	D5
	20	5.573627	45.694472	Brangues	Les Tuilières	7	D5
Birieux pond	21	5.037118	45.945001	Birieux	Montfort	19	D5
	22	5.021607	45.949591	Birieux	Balzac	18	D5
Prodon marsh	23	6.13726	46.33675	Divonne-les-Bains		9	D5
Neuchâtel lake	24	6.796034	46.826053	Cheyres		1	D5
	24	6.990298	46.942063	Champmartin		4	D5
	24	6.937033	46.908952	Gletterens		6	D5
	24	6.750785	46.801749	Yvonnand		2	D5
Meyranne marsh	25	4.68374	43.6162	Arles		11	D5
Potsdam pond	26	13.038122	52.383231	Potsdam		10	D5
Total						309	

EUNIS: D5 Sedge and reedbeds; F4 Temperate shrub heathland; X07 Intensively-farmed crops interspersed with strips of semi-natural vegetation; G1.C Highly artificial broadleaved deciduous forestry plantations

- Production of polymorphic microsatellite markers

We used six of the seven polymorphic microsatellite loci described for the Harvest mouse (Jiang and Lin 2009; see Table 2). To increase this number, a microsatellite library was specifically developed for *M. minutus* by the biotechnology company Genoscreen (Lille, France www.genoscreen.fr) using the method of high-throughput pyrosequencing (454 GS-FLX[®] Titanium, Roche Diagnostics[®]). One mg of total genomic DNA was extracted with DNeasy[®] Blood and Tissue Kit Qiagen[™] from six *M. minutus* coming from France (Lavours, Meyranne, Ostheim, Thannenkirch) and Germany (Potsdam). Briefly, total DNA was mechanically fragmented and enriched for AG, AC, AAC, AAG, AGG, ACG, ACAT and ATCT repeat motifs as described in Malausa *et al.* (2011). Enriched fragments were subsequently amplified. PCR products were purified, quantified and GsFLX libraries were then carried out following manufacturer's protocols and sequenced on a GsFLX PTP. The bioinformatics program QDD (Megléczy *et al.* 2010) was used to analyze sequences and designed PCR primers for microsatellite markers. Potential primer pairs for 101 microsatellite loci, among which 40 markers were selected for genetic analysis. For each primer pair, melting molecular temperature (MT) was determined with OligoCalc (Kibbe 2007), then tested for amplification with standard PCR as follow: in a volume of 10 µl using 5 µl of Master Mixsolution from Qiagen[™] (2X), 1 µl of each forward and reverse primers at 2 µM; 2 µL water and 1 µL of genomic DNA. All microsatellite loci were run with the following cycling initiated by a denaturation step of 15 min at 95 °C, followed by 30 cycles of denaturation (30 s at 94 °C), optimal annealing (90 s) and elongation (1 min at 72 °C), and ending with a final elongation step of 30 min at 60 °C. Correct DNA amplification was evaluated on agarose (2 %) gel electrophoresis.

- Genotyping

Genomic DNA was extracted from ear tissues using the Red-Extract-N-Amp kit Sigma-Aldrich. Multiplex polymerase chain reactions (PCRs) were conducted in a 10 µl reaction volume containing 3 µl of H₂O, 5µl of the Master Mixsolution from Qiagen, 1 µl of each multiplexed primer at 2 µM and 1 µl of DNA. All microsatellite loci were run with the same cycling as above. Forward primers were end-labeled with fluorescent dyes FAM[™], VIC[®], NED[™], PET[®] (Applied Biosystems). Amplified DNA was quantified by agarose (2 %) gel electrophoresis. Then 3 µl of diluted PCR product were mixed with 0,2 µl size standard GeneScan[™] 500 LIZ[®] (Applied Biosystems) and 15 µl formamide (Hi-Di[™], Applied Biosystems). PCR products were genotyped on a 24

capillaries sequencer (ABI 3500 xL Genetic Analyzer, Applied Biosystems) using the “Génotypage-Séquençage” platform at the CeMEB LabEx (Montpellier, France). Electropherograms were visualized using GeneMapper version 4.5 (Applied Biosystems). Two independent readings were performed by two different people in order to minimize genotyping errors. Null alleles were inspected for all loci with Micro-Checker version 2.2.3 (Van Oosterhout *et al.* 2004). The presence of linkage disequilibrium between loci was assessed with GENETIX v.4.05 (Belkhir *et al.* 2004), applying 10000 permutations.

- Analysis of genetic diversity

Genetic diversity of each sampled population was assessed through several estimators (allelic richness AR , number of private alleles AP , observed heterozygosity H_o , unbiased expected heterozygosity H_e , fixation index F_{is}), generated with GeneALEX 6 (Peakall and Smouse 2006). Hardy–Weinberg Equilibrium was tested by estimating the differences between observed and expected heterozygosities using the program GenePop 4.6 (Rousset 2008), and p-value was estimated by the Markov chain method with 100000 dememorization, 1000 batches and 50000 iterations per batch. Rarefaction on measures of allelic richness was performed with HP-RARE 1.0 (Kalinowski 2005).

- Analysis of genetic structure at a large spatial scale

Several approaches were used to investigate the genetic structure of the species at the large spatial scale. First, the level of genetic divergence among populations was estimated by calculating pairwise F_{ST} (Wright 1978) according to Weir and Cockerham (1984), using FSTAT v 2.9.3.2 (Goudet 2001). Significance of the F_{ST} values was tested using 1000 permutations.

The second approach was a multifactorial analysis: we used a discriminant analysis of principal components (DAPC), which allows to identifying and describing clusters of genetically related individuals (Jombart *et al.* 2010), with the adegenet 2.0.0 R package (Jombart 2008).

Finally, a non-spatialized Bayesian approach was performed with STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard *et al.* 2000), for inferring the number of homogenous genetic clusters (K). We estimated the most likely number of clusters (K) by conducting 20 independent runs for each K between 1 and 12 using the admixture model and correlated allele frequencies, with prior information corresponding to the location of samples (Locprior option). This option is recommended when using a reduced number of markers or small sample sizes (Porrás-Hurtado *et al.* 2013). Each run consisted in Markov Chain Monte Carlo (MCMC) of 10^6 repetitions and a $5 \cdot 10^5$ burn-in period. K was estimated as the number maximizing the likelihood $L(K)$ of the data observed from the likelihood values of the model parameters as well as by the Evanno’s method based on the calculation of the Delta K function (Evanno *et al.* 2005), using STRUCTURE HARVESTER v0.6.8 (Earl and Von-Holdt 2012). We analyzed the results of genotype clustering from STRUCTURE with CLUMPAK (Kopelman *et al.* 2015), which separates groups of runs representing distinct solutions and identifies an optimal cluster label alignment across different values of K , simplifying the comparison of clustering results across K .

- Analysis of the effects of landscape features on gene flow at a local scale

We first tested the effect of the embanked Rhône river on gene flow in the Harvest mouse. We hypothesized that this very large river, with concrete dikes, was very difficult to cross by this species and hence constituted a barrier to gene flow. To test this hypothesis, we compared the genetic distances given by ($F_{ST} / 1 - F_{ST}$) (Rousset, 1997), between sites separated by the river and by populations on the same bank of the Rhône, controlling for the geographic distances among them. This analysis was performed on the sites in Lavours and Chautagne marshes.

Second, a simulation approach was used to theoretically test if the observed levels of genetic differentiation among populations separated by the Rhône match those of populations separated by a complete barrier. We made continuous-time coalescent simulations of genomic diversity under a predefined evolutionary scenario with Fastsimcoal26 (Excoffier and Foll 2011, Excoffier *et al.* 2013). In our scenario, two ancestral populations exchanged genes with a defined migration rate and then split into two isolated populations after the implementation of a total barrier. We made the assumption that the two ancestral populations occupied identical habitats on either side of the Rhône and each had the same genetic parameters as the current Lavours marsh population, for which there is no apparent barrier (see Results). We simulated genotypes for these two ancestral populations and calculated F_{ST} for different ages of barrier, ranging from zero to 1200 generations, this encompass the actual age of dyke construction. Simulations were conducted with 15 independent microsatellite loci, each embedded in a different chromosome, and a recombination rate equal to zero. We made the assumption that the effective size N_e and migration rate m of the ancestral populations were identical to the current Lavours marsh values. Therefore, N_e of the ancestral population was set as if the population was continuous (see Results), then N_e is equal to the neighborhood size NS (Wright 1946), with $NS = 4\pi\sigma^2D$ where D is the population density and σ is the parent-offspring dispersal distance along one axis in a two-dimensional habitat (assuming a Gaussian dispersal function). In comparison, an estimate of N_e was calculated using the NeEstimator software (Do *et al.* 2014), using the software's linkage disequilibrium method. The migration rate m was estimated with Wright's (1951) formula $F_{ST} = 1/(4Nm + 1)$; in comparison, an estimate of Nm in the current Lavours marsh population was also calculated using Genetix software (Belkhir *et al.* 2004). As the microsatellite mutation rate is unknown for *M. minutus*, we used values estimated for the rat ($1.5E-4$; in Schug *et al.* 1997) and the mouse ($4.5E-5$; in Schug *et al.* 1997), that are closely related species to *M. minutus* (Jing *et al.* 2015).

Finally, we also assessed the resistance of the different types of land cover within the Lavours marsh, as well as the effect of flooding on gene flow, using the optimization approach implemented in ResistanceGA (Peterman 2014, 2018). ResistanceGA is an R package which relies on a genetic algorithm to optimize resistance surfaces, looking for the set of resistance values that maximizes the correlation between genetic and resistance distances. Genetic distances were estimated with F_{ST} and resistance distances were calculated according to circuit theory, through the function CommuteDistance. A linear mixed effects model with a maximum likelihood population effects parameterization (MLPE) is fit to the data. In the Lavours marsh where topography does not vary, habitats and hydrology are likely to have the most influence on the Harvest mice movements. Then we independently optimized the resistance value for four representations of the landscape, using QGIS 2.14. Maps of vegetation types were set in 1966 and 2012 which correspond to two levels of landscape fragmentation (low and stronger, respectively). These maps were taken from phytosociological maps which included a large number of phytosociological units that had to be reduced and synthesized into nine habitat classes, taking into account the requirements of the Harvest mouse: open water, large maize field, small stream with vegetation, mixed farming, wet meadows, reeds, poplar grove, forest, artificial soil. The map of winter flood intensity was built from maps of the flood hazards of the Rhone upstream on the communes of Lavours marsh (French administration risk prevention unit) and includes four classes: unflooded artificial soil, water level below 1 m, between 1 and 1.5 m, above 1.5 m. The map of emergent vegetation height is a combination between vegetation and winter flood intensity maps, and encompassed five classes: unflooded artificial soil, completely flooded vegetation, emergent vegetation height below 1 m, between 1 and 1.5 m, above 1.5 m. The range of resistance values allowed in the iterations was 1-3500. We performed five run for each model of resistance and we used AIC (Akaike's information criterion) to find the resistance surface transformation that best explained observed pairwise genetic differentiation (Peterman 2014).

Results

- New polymorphic microsatellite markers

Among the 40 microsatellite motifs tested, only 9 polymorphic loci were selected because 18 loci could not be amplified, 1 locus was unreadable with GeneMapper® and 12 loci were monomorphic. In total, 15 polymorphic microsatellite markers were used in this survey (Table 2): 9 new ones and 6 previously described by Jiang and Lin (2009).

Table 2 Characteristics of the 15 polymorphic microsatellite loci used

Locus (accession n°)	Repeat motif	Primer sequences (5'-3')	T _a (°C)	allele size range (bp)	N = 309			
					NA	H _o	H _e	p HWE
Mm3 ¹	(GGAG) ₅	F: CAAAACCCATTACCGACCAG R: GACAGCAATGCATAGAGCCA	52	119-239	6	0.014	0.018	
Mm4 ¹	(TGTT) ₅	F: TTAGCCTCAGCTGGCACTTT R: TGCAAATGCCTTGCTGTAG	50	94-106	4	0.024	0.025	
Mm10 ¹	(CTT) ₆	F: TGACTCTCCCAAAACCTC R: CGAAGAAAAAGAAGAAAGAAAA	52	196-279	10	0.549	0.612	*
Mm12 ¹	(TGC) ₆	F: TCAGGGTGCACTGTTCCATA R: GAGGAGGAAGAGAAAGGGGA	58	93-97	2	0.014	0.021	
Mm20 ¹	(CA) ₁₇	F: TGAGGAGCACTGGAGTTGAT R: TGCTCAAGCTTTAATTCATGC	50	169-175	4	0.445	0.375	
Mm21 ¹	(AC) ₁₆	F: ATGGGACCAATCTCATGGAA R: TCCTACTAACATTTGTCTGTCTCATT	50	190-202	7	0.245	0.243	
Mm23 ¹	(TG) ₁₅	F: AACCACTGACAGCAGCGAG R: AAAACGTAGTCTCAAAGTTACAAACA	52	83-97	7	0.268	0.263	
Mm28 ¹	(TG) ₉	F: CTCGCCGTACTTTGAAGAGG R: CGTGGCTTAGCCTTAGAGCA	57	183-187	3	0.306	0.308	
Mm38 ¹	(CT) ₇	F: AGTGACAATTTGAAACGGGA R: CCCAGTGCCAATAGACTGT	48	109-113	3	0.115	0.118	
MM-B03 ² (EU882038)	(TG) ₅ GTA(TG) ₁₆	F: TCCCTTCTGCTTTCACATCA R: CCACAGAGTGTCTCTTATTGCGAG	61	158-170	6	0.566	0.497	
MM-C02 ² (EU882039)	(TG) ₁₇ GTA(TG) ₅	F: GCCTCCCATTTTTACAGTC R: AGGCTTCTCGTTCAAGACA	61	210-230	11	0.608	0.551	
MM-E04 ² (EU882041)	(GT) ₇	F: CGGGGATCTTCTTCTTTACG R: AGTTCCACATGCTTCAGCTACG	61	316-340	12	0.571	0.611	
MM-E05 ² (EU882042)	(GT) ₂₁	F: CACTGTAAAGTTCATCTGTGGTTG R: TCTTTGCTGAGGAATGAGACTGGTCT	57	222-254	14	0.613	0.604	*
MM-F03 ² (EU882043)	(TG) ₃ C(TG) ₁₆	F: GCCAGTCTGAGACCCCTTTG R: TCTTTGCCATCAATGTAGACTTGCAGG	57	119-145	10	0.609	0.568	
MM-H04 ² (EU882044)	(TG) ₂₃	F: AGTCTTCATAATTCAACCTCATGGT R: AATCCTCAGTTATTAGTGCATGTGC	57	102-122	9	0.463	0.496	

¹ locus defined in the present study; ² locus from Jiang and Lin 2009; (na) unavailable; T_a annealing temperature; N sample size; NA number of alleles; H_o observed heterozygosity; H_e expected heterozygosity; p HWE p-value for Hardy-Weinberg equilibrium test noted * when significant.

- Genetic diversity

For the nine populations, genotypic data revealed a rather low level of diversity at all 15 loci: 76 alleles were detected in total with an average of 7.2 alleles per locus. Furthermore, the six loci from Jiang and Lin (2009) presented twice the mean number of alleles per locus than ours. Observed heterozygosity (H_o) at each locus ranged from 0.014 to 0.613, with an average value of 0.36 for all loci. Expected heterozygosity (H_e) at each locus ranged from 0.018 to 0.612, with an average value of 0.35 for all loci. However, microsatellites from Jiang and Lin (2009) showed higher values than ours, with a mean H_o of 0.57 vs 0.22 and a mean H_e of 0.55 vs 0.22, respectively. A significant deficit in heterozygotes with respect to the Hardy-Weinberg equilibrium was

detected for the loci Mm10 and MM-E05 on the whole sampling (Table 2). One significant linkage disequilibrium was detected between Mm28 and Mm38 microsatellite loci. Mean allelic richness per population (AR) varied between 1.49 and 3.96, whereas seven populations exhibited private alleles (Table 3). Observed (H_o) and expected (H_e) heterozygosities per population ranged from 0.127 to 0.556 and from 0.159 to 0.560, respectively. Three populations significantly deviated from HWE.

Table 3: Genetic diversity of *Micromys minutus* in 9 study sites.

Population	Population genetic parameters						HWE Test			
	<i>N</i>	<i>AR</i>	<i>AP</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>F_{is}</i>	<i>Df</i>	<i>Chi-sq</i>	<i>P</i>	<i>sign.</i>
Lavours marsh	154	2.66	2	0.353	0.381	0.107	26	65.44	0.000	***
Lavours hills	26	2.46	2	0.324	0.355	0.034	22	34.17	0.047	*
Chautagne marsh	31	2.51	0	0.374	0.372	-0.027	22	23.47	0.375	
Saugey meander	18	3.02	1	0.433	0.436	0.020	24	15.23	0.914	
Birieux pond	37	3.96	8	0.556	0.560	0.102	28	44.29	0.026	*
Prodon marsh	9	1.74	1	0.164	0.159	-0.075	12	4.80	0.964	
Neuchâtel lake	13	2.33	1	0.294	0.347	0.155	26	27.99	0.359	
Meyranne marsh	11	1.49	0	0.127	0.161	0.187	12	19.91	0.069	
Potsdam pond	10	2.50	5	0.400	0.393	-0.031	22	17.86	0.714	

N sample size; *AR* allelic richness; *AP* private allele; *H_o* observed heterozygosity; *H_e* expected heterozygosity; *F_{is}* fixation index; HWE Hardy-Weinberg equilibrium. *sign* * statistically significant when $P < 0.05$, *** highly significant when $P < 0.001$.

- Genetic structure of populations at a large spatial scale

Pairwise F_{ST} values were very low ($F_{ST} < 0.03$) between three populations: Lavours hills, Lavours marsh and Chautagne marsh. For all other populations, pairwise F_{ST} ranged from 0.14 to 0.71 (Table 4). All F_{ST} values were significant, except those involving Potsdam.

Table 4 Pairwise F_{ST} between the 9 sampled *Micromys* populations

	Lavours marsh	Lavours hills	Chautagne marsh	Saugey meander	Birieux pond	Prodon marsh	Neuchâtel lake	Meyranne marsh
Lavours hills	0.0163*							
Chautagne marsh	0.0254***	0.0295***						
Saugey meander	0.1408***	0.1584***	0.1359***					
Birieux pond	0.2101***	0.2076***	0.2086***	0.1328***				
Prodon marsh	0.4070***	0.4837**	0.4437***	0.3677***	0.2711***			
Neuchâtel lake	0.3589***	0.4140***	0.3757***	0.3414***	0.2498***	0.5054***		
Meyranne marsh	0.4391**	0.4887*	0.4547**	0.4189**	0.3430***	0.7126	0.5589*	
Potsdam pond	0.2775	0.2942	0.2805	0.2500	0.1988	0.4897	0.3993	0.5124

The two first axes of the DAPC analysis (Fig. 2), differentiated samples from Lavours marsh, Lavours hills and Chautagne marsh which formed one group, partly overlapping with those from Saugey meander. These four populations differed from the other ones, each of them being well separated to the exception of Potsdam pond (Fig. 2), which appeared nevertheless differentiated on other axes.

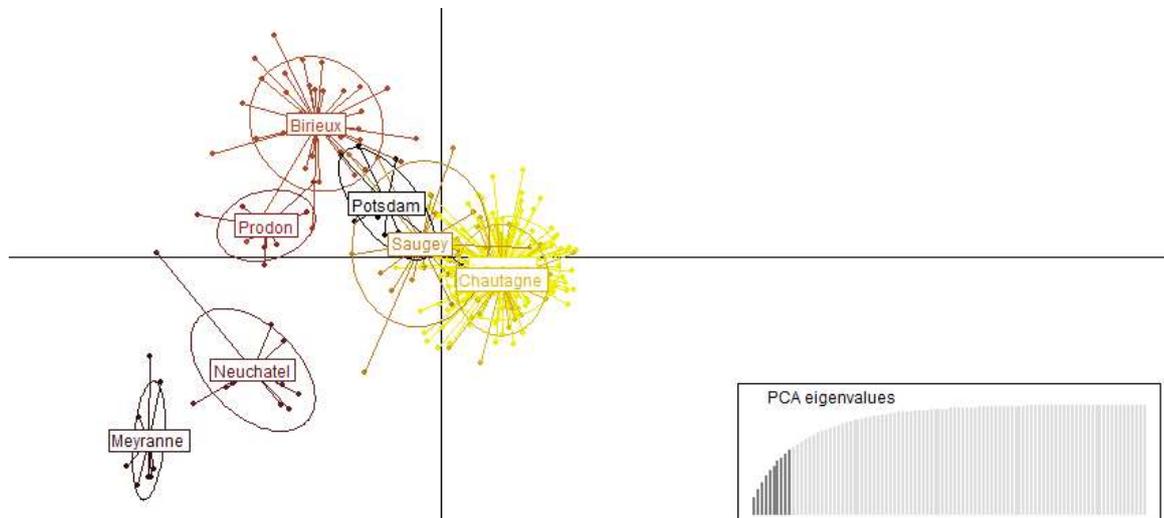


Figure 2 Discriminant analysis of principal components plot for 309 individuals from 9 populations

STRUCTURE also showed the existence of genetic subdivisions: $\ln L(K)$ increased with the number of clusters tested (K) and reached a plateau at $K = 10$ groups (Fig. 3). The delta K approach indicated that $K = 2$ were the most likely numbers of clusters, with Lavours hills, Lavours marsh and Chautagne marsh in one group and all the other populations in another group, excepted Saugey meander which appeared to be in an intermediate position. By refining the analysis with Lavours, Chautagne and Saugey populations only, STRUCTURE confirmed (Fig. 4) that Saugey meander constituted a cluster apart from the others. The next STRUCTURE analysis performed on Lavours hills, Lavours marsh and Chautagne marsh (Fig. 5) revealed that Lavours hills is split into two groups with station 12 constituting one cluster and station 13 grouped with individuals from Chautagne whereas samples from Lavours marsh are all very similar. Finally, when STRUCTURE was run on the five remaining populations (Birieux, Prodon, Neuchatel, Meyranne, Postdam), each of them represented a distinct cluster (Fig. 6).

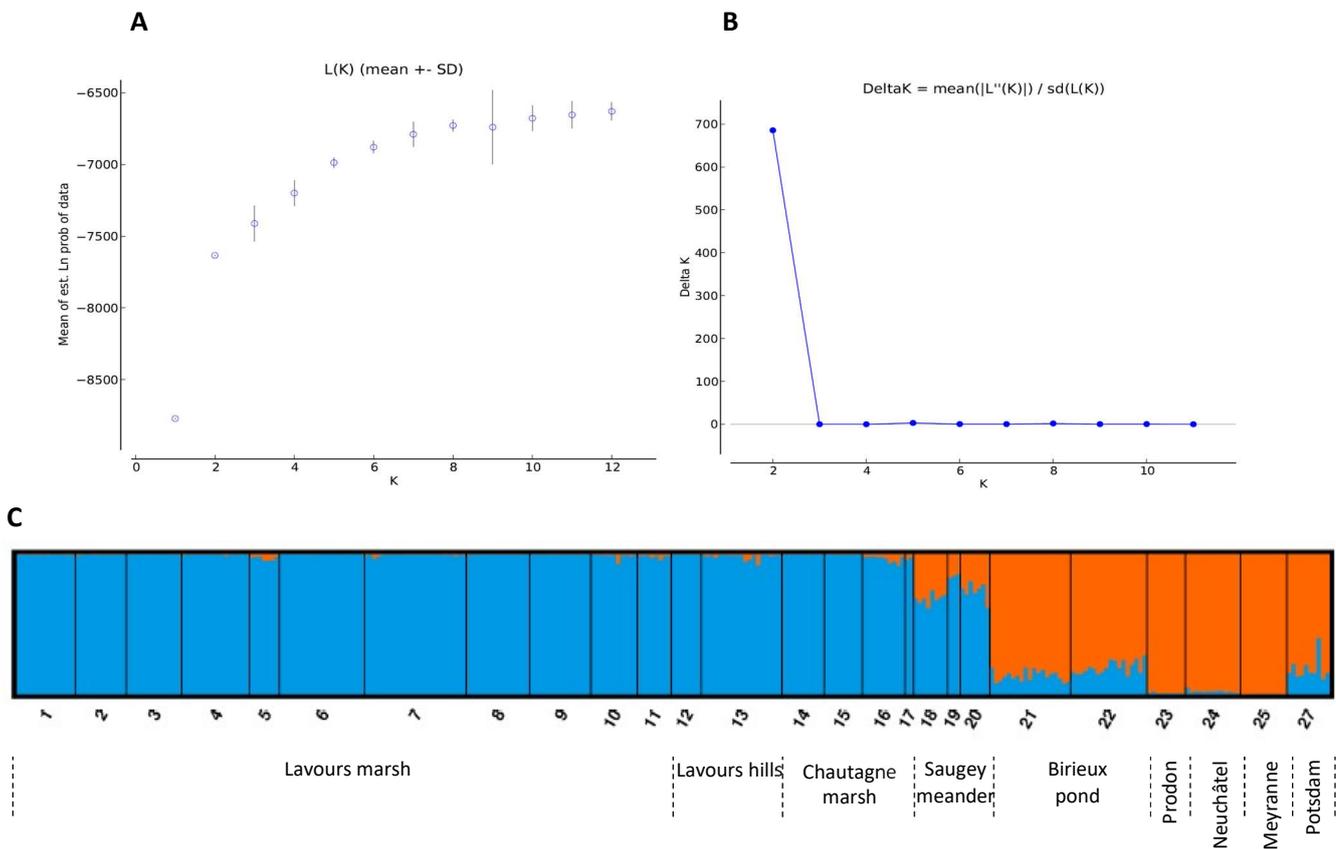


Figure 3 A: Log likelihood of K , the number of putative populations, B: delta K (Evanno method) values as a function of K and C: bar plots from CLUMPAK for $K = 2$ with an iteration of 20 for each run. Bars represent the proportion of the genome of each individual (one bar = one individual) assigned to each cluster (one color = one cluster).

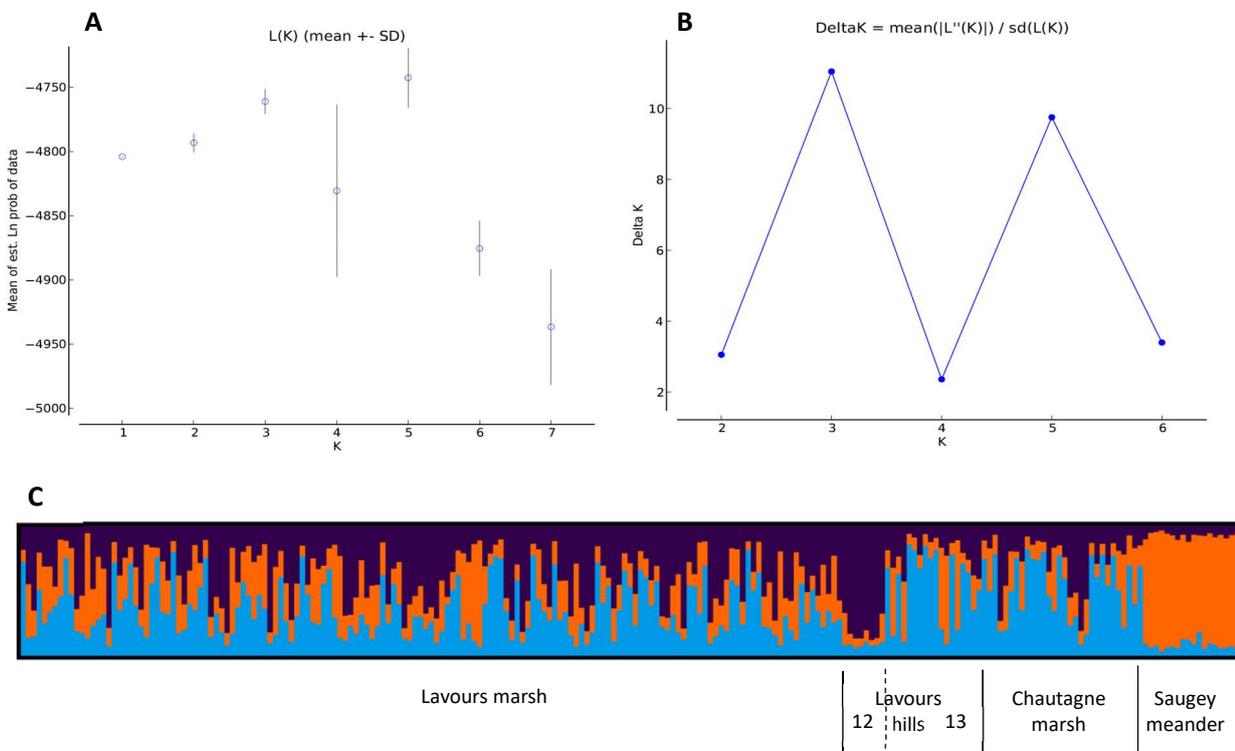


Figure 4 A: Log likelihood of K , the number of putative populations, B: delta K (Evanno method) values as a function of K and C: bar plots from CLUMPAK for $K = 3$ with an iteration of 15 for each run.

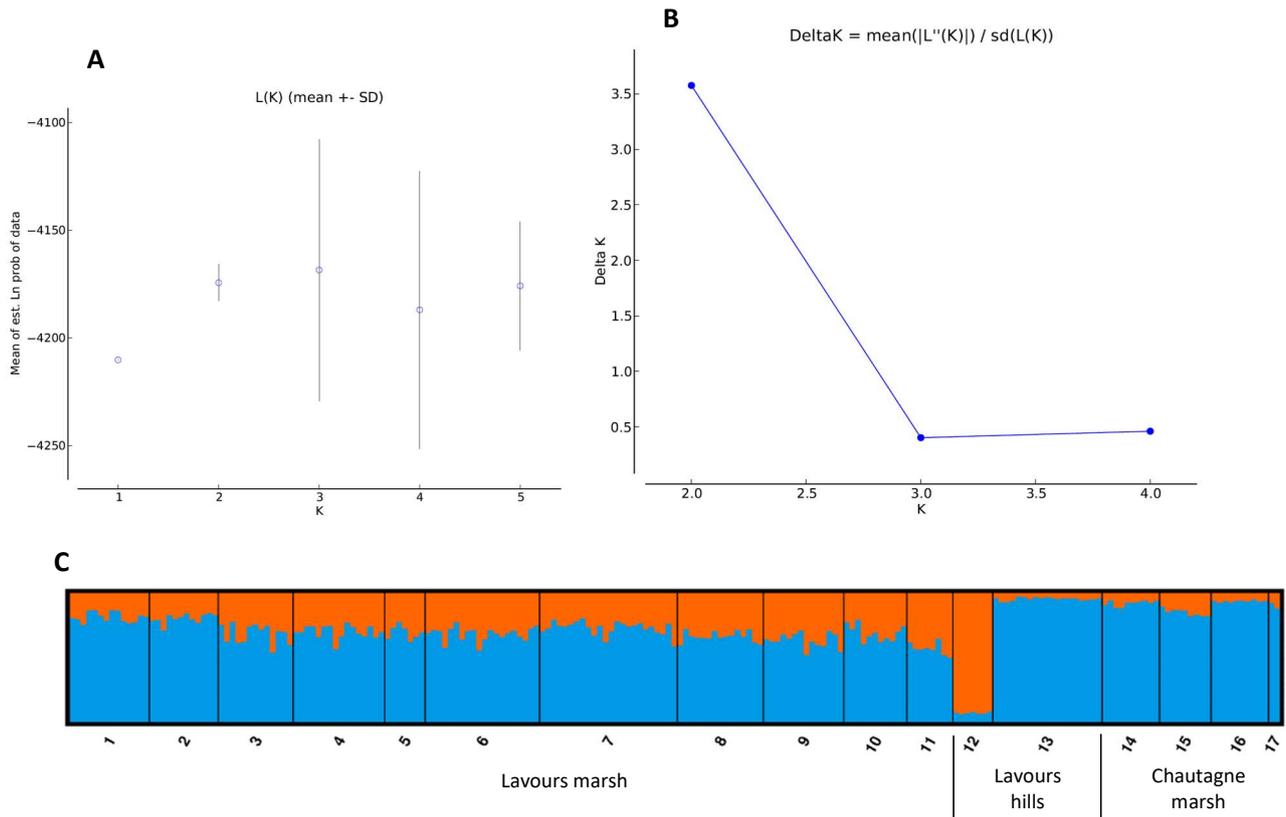


Figure 5 A: Log likelihood of K , the number of putative populations, B: delta K (Evanno method) values as a function of K and C: bar plots from CLUMPAK for $K = 2$ with an iteration of 5 for each run.

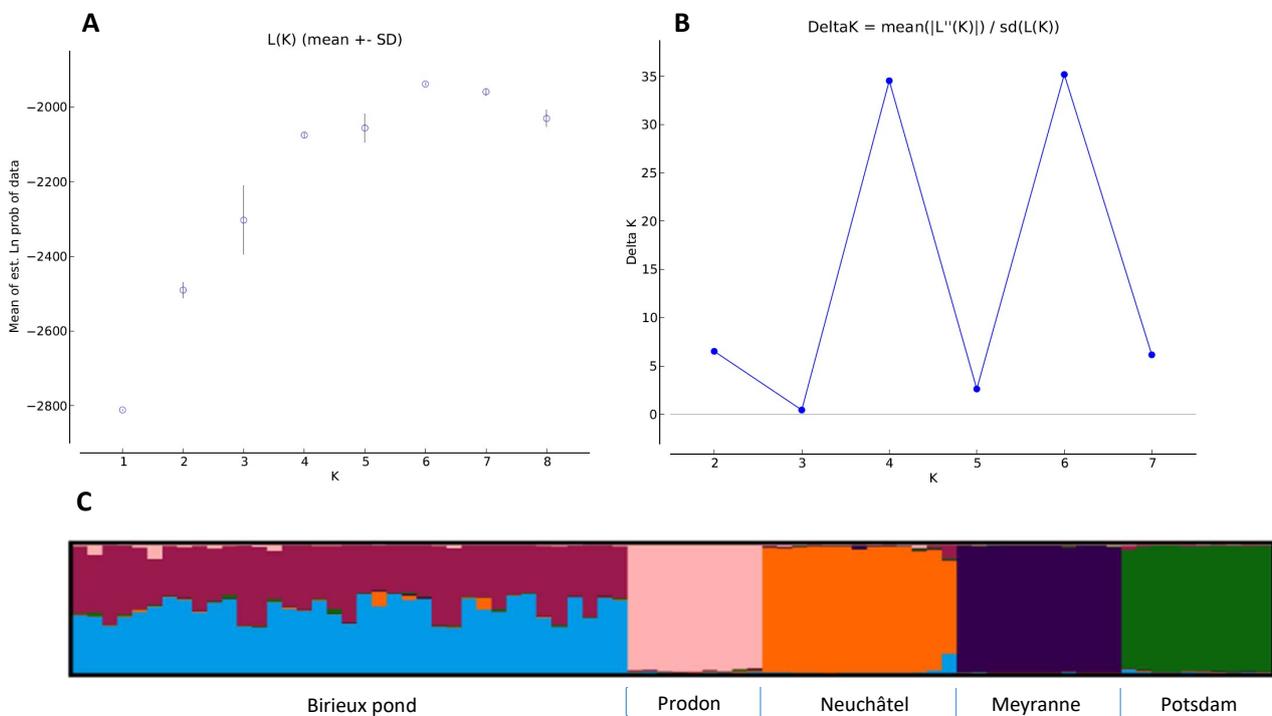


Figure 6 A: Log likelihood of K , the number of putative populations, B: delta K (Evanno method) values as a function of K and C: bar plots from CLUMPAK for $K = 6$ with an iteration of 10 for each run.

- Effects of landscape features on gene flow at a local scale

The regression slope between geographical and genetic distances was very low if we consider the pairs of stations located at the same side of the stream, showing only slight isolation by distance within the two marshes (Fig. 7). This slope was as weak for the pairs of stations located on opposite sides, failing to highlight any effect of the Rhône river on genetic differentiation of the two Harvest mouse populations. Nevertheless, the mean F_{ST} value (0.0254) between Lavours and Chautagne stations located on each bank of the Rhone was higher than mean F_{ST} calculated for each marsh (0.0108 for Lavours and 0.012 for Chautagne), thus indicating a possible effect of the river on gene flow.

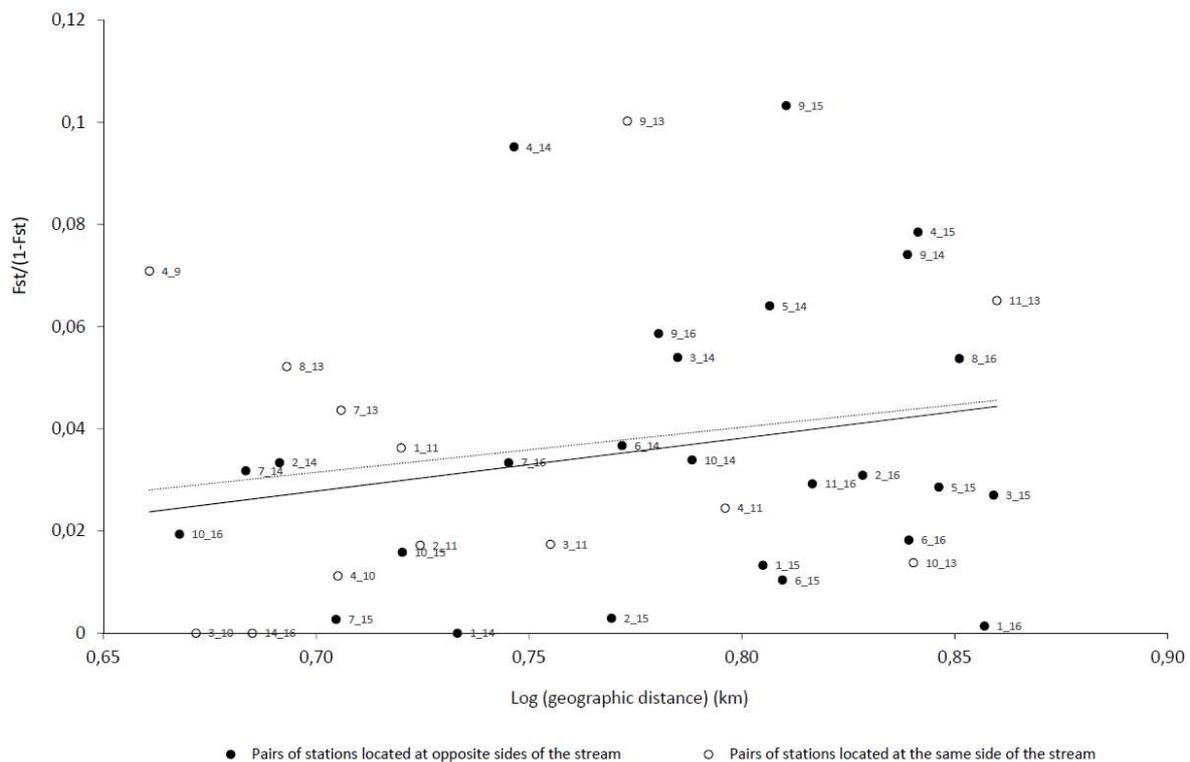


Figure 7 Isolation by distance analysis for *M. minutus* populations at landscape scale. Genetic distance ($F_{ST} / 1 - F_{ST}$) based on 15 microsatellite loci versus geographic distance (kilometers) for all possible pairwise combinations among 7 stations in Lavours marsh and 3 stations in Chautagne marsh. The pairs separated by the Rhône are represented with black dots, those that are on the same side of the Rhône are represented with white dots. Station numbers are listed in Table 1.

Coalescent simulations of genotypes were performed using Fastsimcoal with an effective size N_e equal to the neighborhood size N_S , equal to 532, as the Lavours population seemed continuous (Fig. 7). By comparison, N_e was estimated to 265 with the NeEstimator software. Then migration rate was equal to 0.078 for $N_e=265$ and 0.039 for $N_e=532$. Coalescent simulations were performed with these two population effective sizes and migration rates. When using a mutation rate of $1.5E-4$ (for the rat), simulations led to the same F_{ST} as the current one between Lavours and Chautagne populations ($F_{ST} = 0.0254$) for a barrier which was implemented between 341 to 1200 generations in the past, taking account of standard errors (Fig. 8). Given that the Harvest mouse has three generations per year (Darinot 2019), this corresponds to a period between 113 and 400 years in the past, which is consistent with the date known for the embankment of the Rhône, that is the end of the 18th century. With a mutation rate equal to $4.5E-5$ (for the mouse), our simulations did not find the upper limit of the interval of time, but this limit is then well beyond the earliest known date for embankment.

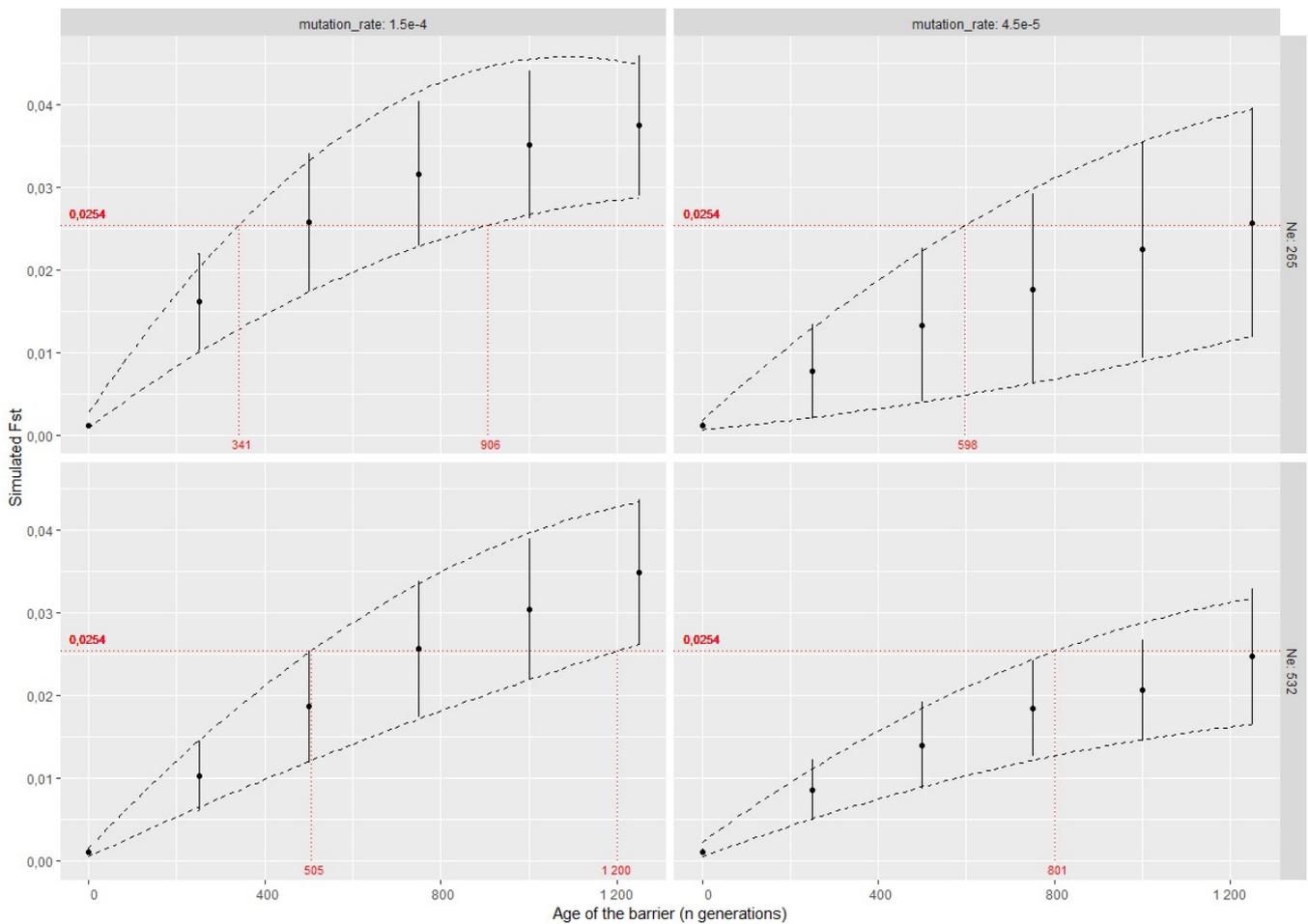


Figure 8 Simulated F_{ST} according to the age of the barrier, with two mutation rates and two effective population sizes. Red dots represent the ages of the putative barrier which correspond to the current observed F_{ST} between Lavours and Chautagne populations (0.0254).

In the Lavours marsh where topography does not vary, habitats and hydrology were most likely the main factors affecting movements of Harvest mice. Indeed, the four resistance surfaces: “habitat 1966”, “habitat 2012”, “flood intensity” and “emergent vegetation height” explained more variation in the pairwise F_{ST} than Euclidean distance alone (Fig. 9, Fig. 10, Fig. 11). The best model was the “emergent vegetation height”, even if the difference was small with “habitat 2012” and “habitat 1966”. The model “flood intensity” alone seemed to represent a less fitted model than the previous ones. In the “emergent vegetation height” model, the resistance increased as the emergent vegetation grows (Fig. 12 D), that means that gene flow is decreasing as the emergent vegetation is growing. Mean resistance values were similar in “habitat 1966” and “habitat 2012” (Fig. 12 A and 12 B), although landscape fragmentation was lower and availability of suitable habitats for the Harvest mouse appeared to be better in 1966. In particular, such class like “large maize field” in the “habitat 2012” model seemed to be weak for gene flow, whereas it is known as an unsuitable habitat for the species. Conversely, the “reed” class seemed very resistant in 1966 and 2012, whereas they are appropriate habitats; “wet meadow” class is intermediate. The “forest” class resistance is twice as high in 2012 as in 1966 while at the same time the forest area has more than doubled in the landscape.

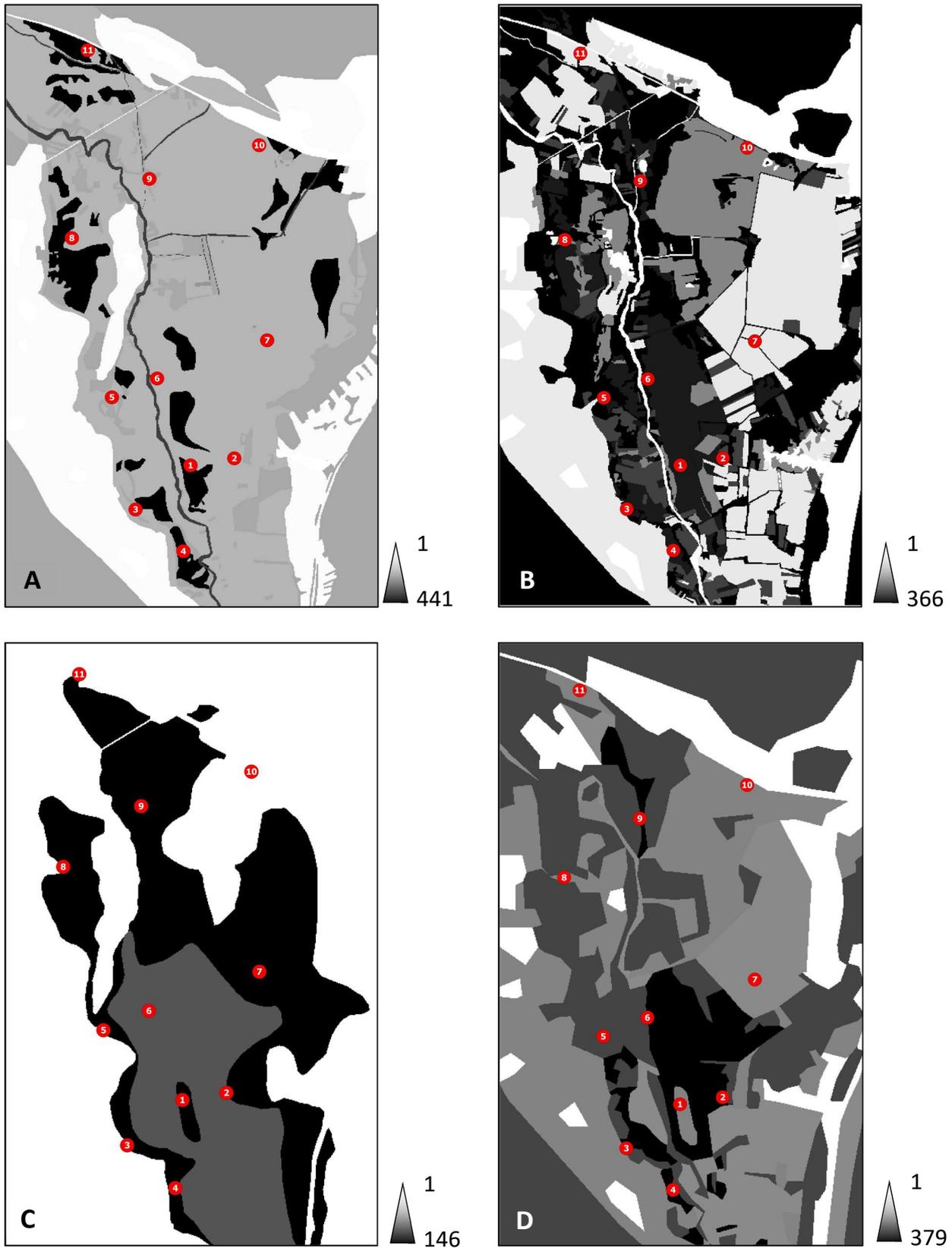


Figure 9 Map of the four resistance surfaces inferred by optimisation in ResistanceGA: (A) habitats in 1966, (B) habitats in 2012, (C) flood intensity, (D) emergent vegetation height. Red dots with numbers correspond to the sampled stations of Harvest mouse. Range of resistance values is shown at the bottom right of each map.

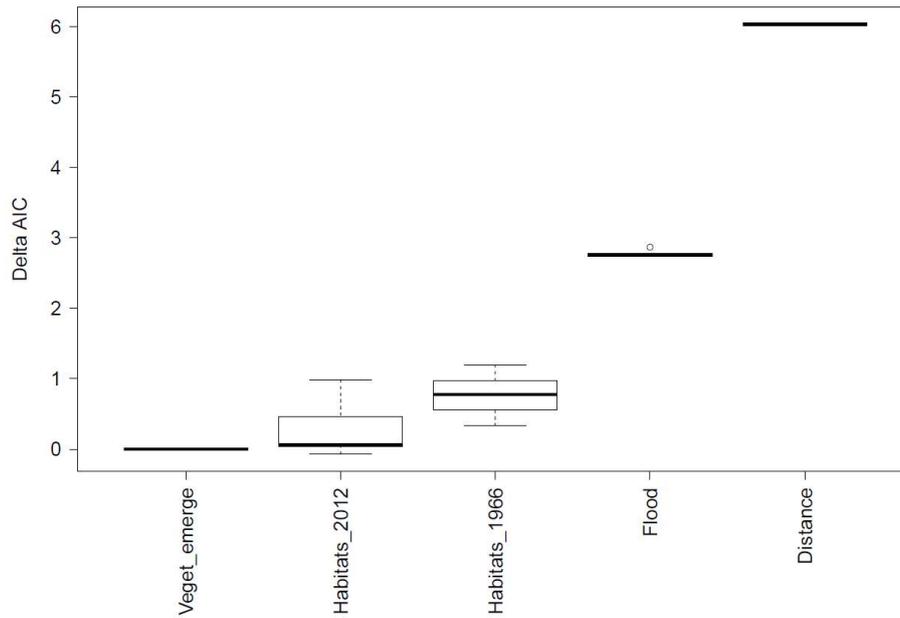


Figure 10 Boxplots of mean delta AIC (over 5 repetitions) of the mixed models explaining genetic distances by resistance distances based on different representations of the landscape: emerging vegetation height (Veget_emerge), habitats in 2012 (Habitats_2012), habitats in 1966 (Habitats_1966), flood intensity (Flood), or by Euclidean distance alone (Distance). Delta AIC was calculated in relation to the model with the smallest AIC, i.e. Veget_emerge.

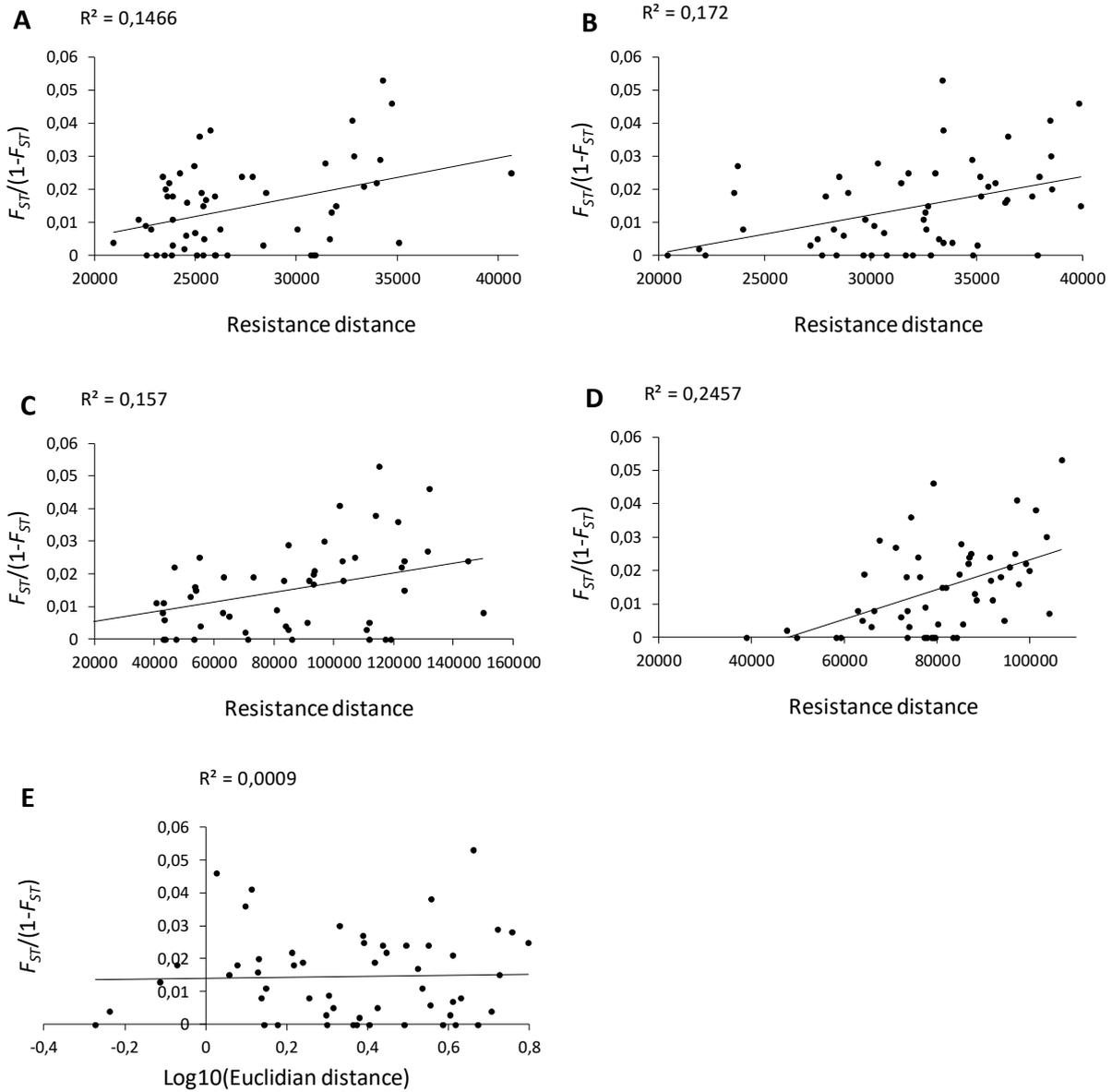


Figure 11 Correlation between genetic distances ($F_{ST}/(1-F_{ST})$) and (A) Habitats 1966, (B) Habitats 2012, (C) Flood intensity, (D) Emergent vegetation height and (E) Euclidian distances. R^2 : Spearman correlation coefficients between pairwise genetic distances and resistance or Euclidian distances.

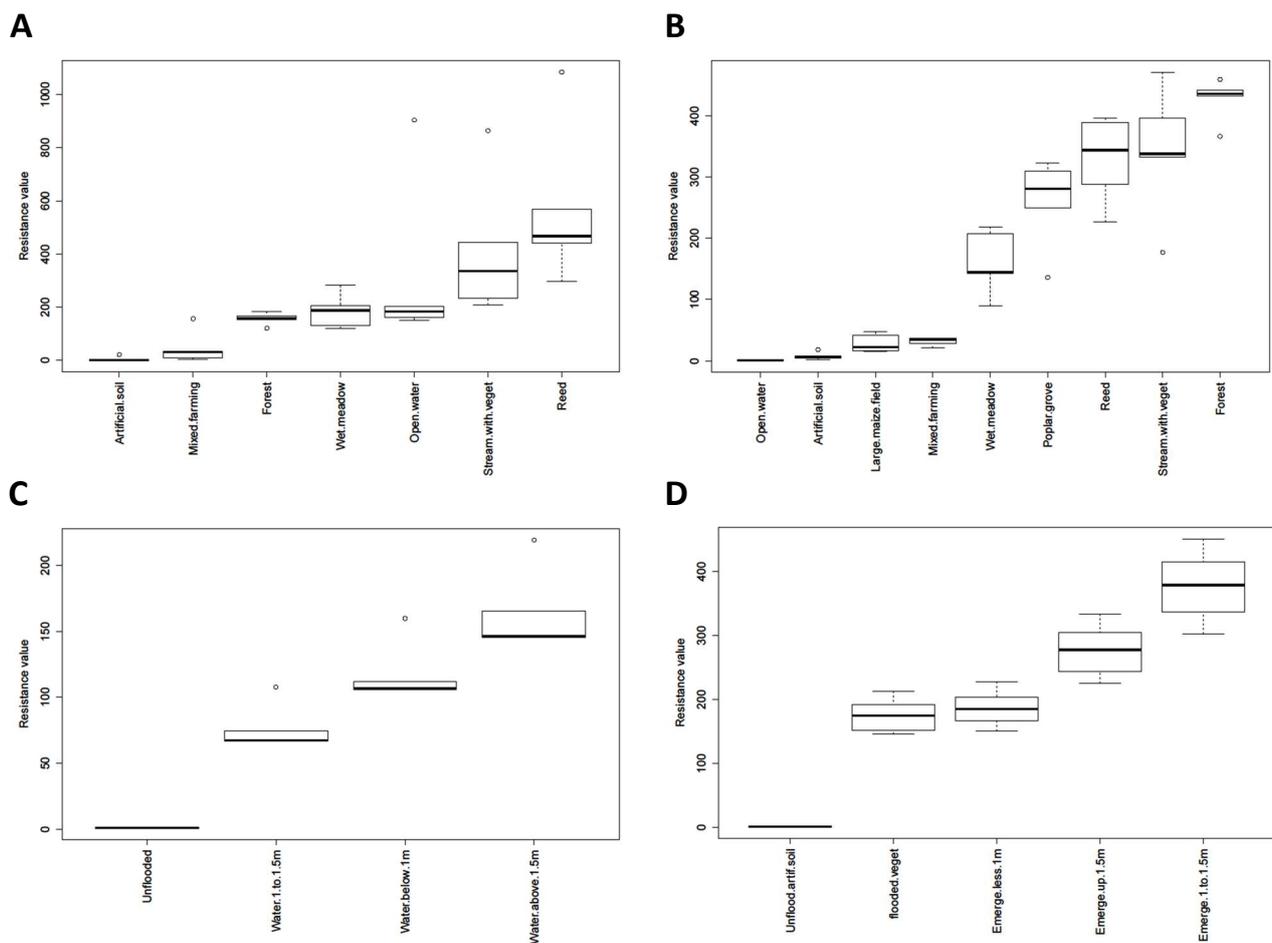


Figure 12 Boxplots of resistance values per environmental variable for each model. (A) habitats in 1966, (B) habitats in 2012, (C) flood intensity, (D) emergent vegetation height.

Discussion

- Genetic structure of Harvest mouse populations

At a large scale, as predicted, our study revealed a strong genetic differentiation between populations from Northern Europe to the Mediterranean Sea. An interesting finding was that allelic richness and heterozygosity indices, which reflect the genetic diversity of populations, were the highest in populations located in very large wetlands that are associated with numerous suitable habitats for the Harvest mouse and where mice are actually very abundant: Birieux pond (AR = 3.96, Ho = 0.556), Saugey meander (AR = 3.02, Ho = 0.433) and Lavours marsh (AR = 2.66, Ho = 0.353). Conversely, allelic richness and heterozygosity indices were the lowest in populations located in small or unfavorable areas, with low mice population number, like Potsdam pond (AR = 2.5, Ho = 0.400), Prodon marsh (AR = 1.74, Ho = 0.164) and Meyranne marsh (AR = 1.49, Ho = 0.127). This result is consistent with the neutral model of Kimura (1983), which predicts that population genetic diversity depends on effective population size and mutation rate of genes. In other words, the level of heterozygosity in a population at a given time is a good indicator of its past and present demography (Hartl and Clark 1997). At a finer scale, some genetic proximity seemed to exist between both Lavours and Chautagne populations and Saugey meander, which are only distant from 37 km following the Rhône stream. As the

surrounding landscape is hilly and most probably unfavorable to the Harvest mouse, it is likely that the Rhône functions, or has functioned, as a corridor for this species (see paragraph below), by promoting gene flow through populations located in suitable vegetation on both banks (reedbeds, small wetlands linked to the river, small channels vegetation).

At a local scale, our major finding is that the Harvest mouse constitutes one single population in the Lavours marsh, representing an area over at least 25 km² if we consider that this population is limited by the topography to the North (Grand Colombier mountain, 1450 m high) and the West (Lavours hills) and by the Rhône to the East side. Indeed, we found a very weak signal of isolation by distance between extreme stations in this area, spaced by six kilometers. But given the low genetic differentiation between Lavours and Chautagne populations, in spite of the Rhône splitting them, we can also consider that individuals form or formed one single population extending over 40 km², whether the embanked Rhône is considered as a barrier today or not. In any case, such a genetic homogeneity is not often observed in small mammals. Another example is provided by the Common vole (*Microtus arvalis*), which is not a wetland species and which was documented to form one population over 500 km² (Gauffre *et al.* 2008). Although no such study exists for wetland small mammals, mention can however be made of a study performed on the Water vole (*Arvicola sapidus*), which conversely showed strong spatial structuring of genetic diversity, a result consistent with a spatially restricted dispersal (Berthier *et al.* 2005). In other species of Muridae with good dispersal capabilities, such as the Wood mouse (*Apodemus sylvestris*), a substructure possibly exists but in this case it was attributed to restricted gene flow due to habitat fragmentation (Berckmoes *et al.* 2005, Booth 2005). The most suitable habitats for the Harvest mouse are wetland habitats, but this is not a strict wetland species which also presents a rather large ecological valence. Thus, the lack of population genetic structure at a local scale is most likely linked to this ecological valence, allowing this rodent to use a range of habitats outside wetlands.

- Effects of the Rhône River on gene flow

Weak genetic differentiation was found between Lavours and Chautagne marshes, in spite of their separation by the embanked Rhône River. It has been shown that large or embanked rivers can form partial barriers to dispersal for small or medium mammals, as for the Wild cat (*Felis sylvestris*) in the Rhine river in Germany (Hartmann *et al.* 2013), the Painted spiny pocket mouse (*Liomys pictus*) in large rivers of Mexico (Garrido-Garduno *et al.* 2016), the White-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) in the United States (Klee *et al.* 2004) or the Natal multimammate mouse (*Mastomys natalensis*) in large streams of South Africa (Russo *et al.* 2016). In addition, other wide rivers do not reduce gene flow like the Jurua river, a wide affluent of the Amazon river, for the arboreal Spiny rat (*Mesomys spp.*) (Patton *et al.* 1994), nor mountain rivers in the Alps for the Common shrew (*Sorex araneus*) (Lugon-Moulin *et al.* 1999), or the 60 m wide Kolbäck river in central Sweden (Wytttenbach *et al.* 1999) for the Common shrew also. In the case of the Rhône, the river seems to have a weak effect on gene flow, that may not be due to the stream itself but rather to its embankment. Indeed, interfaces between the stream and terrestrial landscape (e.g. elevation above stream, streambank slope) are also of importance (Spackman and Hugues 1995). Today, the width of the stream is between 100 and 355 m and the embankment of the river is 35 to 80 m wide on each side, with a stony and concreted soil where dry vegetation is scarce. The banks themselves are made with blocks of rock, with a strong slope down to the water. Given the magnitude of these infrastructures along the Rhône, it was expected that Harvest mice avoid this area. However, before the Rhône was first embanked, 240 years ago, Harvest mice were probably able to cross it. At this time, banks had gentle slopes with dense herbaceous cover, the stream was wider than today and there was a lot of small islands with willow thickets and herbaceous vegetation, that might have constituted suitable halts for the mice. Moreover, meanders and braided or anastomosed channels in overflowing axis were numerous (Bravard *et al.* 1986, Roux *et al.* 1989) and these channels were probably easy to cross for such good swimmers as Harvest mice. Nowadays, a Harvest mouse should still be able to cross the present Rhône in its width (180 m in average) but embankments are unlikely to be passable. Consequently, it is likely that the

Rhône might nowadays constitute a stronger barrier for the mouse than 240 years ago. This seemed to be confirmed by our simulations which tended to show that the F_{ST} value of 0.0254 observed between the stations separated by the Rhône is consistent with a scenario in which the two populations have been separated by a full barrier 341 to 1200 generations ago. These estimations are consistent with the age of the actual dam, equivalent to 726 Harvest mouse generations if we consider 3 generations per year (Darinot 2019). The current weak genetic differentiation could be due to the time lag for a barrier to become detectable with microsatellite markers (Landguth *et al.* 2010). However, these results should be considered with caution as they depend on several parameters in the evolutionary scenario which are difficult to determine precisely, such as the microsatellite mutation rate which has never been specifically calculated for *M. minutus*, and the migration rate between the two populations which was assumed to be the same for both populations and constant over time. These results are also consistent with previous findings, like Gauffre *et al.* (2008) who showed, through simulations, that more than 200 generations of Common vole (*Microtus arvalis*) were needed to reach F_{ST} values greater than 0.01. Landguth *et al.* (2010) pointed out that F_{ST} required approximately 200 generations to reach half of its equilibrium maximum. A recent study on an endangered butterfly, the False ringlet (*Coenonympha oedippus*), that was conducted in exactly the same area as our survey, also showed that in the past the Rhône was not a barrier to gene flow and that the population of this butterfly was probably spread over the Lavours and Chautagne marshes as a whole (Després *et al.* 2018).

- Effects of landscape features on gene flow

Surprisingly, results from ResistanceGA revealed little differences in resistance surfaces between 1966 and 2012. In 2012, the landscape is more fragmented than in 1966 but not enough to subdivide the population, probably due to high dispersal abilities and high ecological valence of the Harvest mouse. Some habitats, such as large maize fields and poplar groves, did not exist in 1966. Maize fields seemed to show very low resistance to gene flow, while they constitute a poor habitat for Harvest mice. This may be explained by the fact that maize fields are crossed by numerous small ditches covered with very suitable vegetation for the species, with tall grasses and reeds. Large maize fields are therefore a composite habitat, permeable to the movements of Harvest mice and thus representing a strong support for dispersal. Poplar groves form a special type of artificial afforestation, with a very developed and dense herbaceous stratum, which corresponds to the meadow that existed before planting. This herbaceous stratum is still more or less attractive to Harvest mice, even if this habitat is degraded due to the abundance of nitrophilous plants. This could explain why results from ResistanceGA tended to show less resistance to gene flow in poplar groves than in natural forests that do not have any suitable vegetation for the Harvest mouse. The “streams with vegetation” class that corresponds to the Séran river (Fig. 1B) and several wide ditches with tall vegetation and reed on the banks, showed resistance values in 1966 and 2012 that did not significantly differ from the reed resistance (see Fig. 12A and B). Thus, these two habitat types (ditches and reed) can be considered are very similar with respect to the Harvest mouse. Moreover, despite the fact they represent suitable habitats, gene flow is likely reduced as can be inferred from their high resistance values that are most likely driven by the “emergent vegetation height” model and winter floods which have been identified as the most resistant factors tested.

- Effects of flooding on gene flow

Interesting results on the effect of winter flooding on gene flow at the landscape scale were provided by the outcomes of ResistanceGA. Among four models tested, the best one was the “emergent vegetation height” model, which means that winter floods have an effect on dispersal, with stronger resistance to gene flow in areas where the height of the vegetation that emerges from water is the highest. These areas correspond to the highest and tallest reed beds, which constitute also the most resistant habitat surfaces in 1966 and 2012. When floods arise, small mammal behavior is known to depend on their mobility, attachment to their habitat

and ability to find refuges (Zhang *et al.* 2007). Species that are present in the floodplain have two kinds of reaction: some of them move toward higher ground in order to escape floods, whereas others stay in the flooded area with an amphibious way of life and seek refuges in above water vegetation (Sheppe and Osborne 1971, Sheppe and Haas 1981). We demonstrated in complementary experiments based on live-trapping and camera-traps that some Harvest mice use the latter reaction, remaining in the reed during the flood, with no apparent escape movements (Darinet 2019). Comparing the effect of flooding with that of fire, another disturbance, it can be affirmed that behavior of postfire specialist mammals is different since they are forced to flee the fire (Pereoglou *et al.* 2013). In flooded reeds, at the beginning of spring reproduction, most of individuals that reproduce should be the same as the previous autumn and dispersal, if it exists, must be relatively low. Conversely, ResistanceGA outcomes showed that submerged habitats or with less than 1 m of emergent vegetation are the least resistant to gene flow, meaning that more dispersal occurred. These habitats mainly correspond to hygrophilous meadows that are suitable for the Harvest mouse during the breeding season, but during floods, they can probably no longer persist because of the lack of emergent vegetation and animals are forced to escape, thus promoting dispersal. Moreover, the study of the distribution of private alleles within the Lavours marsh population revealed that they are only present in the most heavily flooded stations, which is consistent with low gene flow levels (locus Mm3 in stations 1, 3, 6 and locus Mm10 in station 4, see Fig. 9C and 9D).

Conclusions

Our work is one of the few devoted to the effects of landscape on the genetics of a small mammal from wetland and probably the first conducted on the effect of floods on gene flows. Our results highlighted the probable impact of a river embankment which acts as an obstacle to the Harvest mouse, leading to reduced genetic exchanges between populations located on both sides. It is conceivable that present artificial rivers in Europe may partition landscape for many small organisms with reduced mobility capacities, as for example small mammals. Then such infrastructures are likely to reinforce the ongoing habitat fragmentation and population isolation, but on a massive scale because they concern thousands of kilometers of streams across Europe. It would hence be very interesting to promote studies about the embanked stream's impediment compared to natural rivers, since it seems to be a blank domain of surveys.

We also showed that the genetic structure of a wetland small mammal population can be quite homogeneous, despite major disturbances such as floods. Among the enormous biodiversity linked to wetlands, flooded or not, the results achieved for the Harvest mouse deserve to be confronted with other species of small mammals and fauna generally, to better understand the functioning of their populations from a genetic point of view. This knowledge of population genetics is not only interesting from a scientific point of view, but would also be useful for the development of plans to safeguard wetlands.

Acknowledgements

The authors would like to thank for people who help them in obtaining tissues of *M. minutus* for DNA isolation, for the description of new polymorphic microsatellite markers and genotyping of populations: Grégoire Massez and Sylvain Ceyte (Réserve Naturelle Nationale des Marais du Vigueirat), Gérard Hommay (Institut National de la Recherche Agronomique), François Léger (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage), Andrea Schuster and Katarina Foerster (University of Tübingen), Jacques Gilliéron and Hubert du Plessix (Prodon marsh), Maurice Benmergui (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Birieux pond), Olivier Glaizot (Cantonal Museum of Zoology of Lausanne, Neuchâtel lake), Emilie Wichroff and Rémi Bogey (Syndicat du Haut-Rhône, Saugey meander), Manuel Bouron (Conservatoire des Espaces Naturels de la Savoie, Chautagne marsh). Michaël Delorme kindly improve R scripts. This study was supported by the French Ministry of Environment and the Departmental Council of Ain.

References

- Aars J., Dallas J.F., Piertney S.B., Marshall F., Gow J.L., Telfer S. *et al.* 2006. Widespread gene flow and high genetic variability in populations of water voles *Arvicola terrestris* in patchy habitats. *Mol. Ecol.* 15: 1455-1466.
- Amori G., Contoli L. and Nappi A. 2008. Fauna d'Italia. Mammalia II. Ed. Calderini 736 p.
- Aplin K., Lunde D., Batsaikhan N., Kryštufek B., Meinig H. and Henttonen H. 2016. *Micromys minutus*. IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 04.01.2019.
- Balčiauskas L., Balčiauskiene L. and Janonyte A. 2012. The influence of spring floods on small mammal communities in the Nemunas River Delta, Lithuania. *Biologia* 67: 1220-1229.
- Belkhir K., Borsa P., Chikhi L., Raufaste N. and Bonhomme F. 2004. GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5171, Université de Montpellier II, Montpellier (France).
- Berckmoes V., Scheirs J., Jordaens K., Blust R., Backeljau T. and Verhagen R. 2005. Effects of environmental pollution on microsatellite DNA diversity in wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) populations. *Environmental Toxicology and Chemistry* 24 (11) : 2898-2907.
- Berthier K., Galan M., Foltete J.C., Charbonnel N. and Cosson J.F. 2005. Genetic structure of the cyclic fossorial water vole (*Arvicola terrestris*): landscape and demographic influences. *Mol. Ecol.* 14: 2861-2871.
- Blant M., Marchesi P., Descombes M. and Capt S. 2012. Nouvelles données sur la répartition de la souris des moissons (*Micromys minutus* Pallas, 1771) en Suisse occidentale et implications pour la gestion de son habitat. *Rev. Suisse Zool.* 119 (4): 485-500.
- Bohdal T., Navrátil J. and Sedláček F. 2016. Small terrestrial mammals living along streams acting as natural landscape barriers. *Ekológia (Bratislava)* 35 (2): 191-204.
- Böhme W. 1978. *Micromys minutus* (Pallas, 1778) – Zwergmaus. In: Niethammer et Krapp (eds), Handbuch der Säugetiere Europas, Bd 1, Nagetiere I, akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden: 290-304.
- Booth W., Montgomery W. I. and Prodöhl P. A. 2005. Spatial genetic structuring in a vagile species, the European wood mouse. *Journal of Zoology* 279: 219-228.
- Bravard J.P., Amoros C. and Pautou G. 1986. Impact of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system. *Oikos* 47: 92-111.
- Burt W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24 (3): 346-352.
- Churchfield S., Hollier J. and Brown V.K. 1997. Community structure and habitat use of small mammals in grasslands of different successional age. *Journal of Zoology*, London 242: 519-530.
- Clarke M. 1973. Harvest mice in Herfordshire. *Grebe* 1: 77-80.
- Corbet G.B. and Harris S. 1991. The handbook of British mammals-Third edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK for The Mammal Society, 602 p.
- Cunnings A., Johnson E. and Martin Y. 2015. Fluvial seed dispersal of riparian trees: transport and depositional processes. *Earth Surface Processes and Landforms* 41 (5): 615-625.
- Darinot F. 2016. The Harvest mouse (*Micromys minutus* Pallas, 1771) as prey: a literature review. *Folia Zoologica* 65 (2): 117-134.
- Darinot F. 2019. Dispersion et structure génétique d'une population de Rat des moissons (*Micromys minutus* Pallas, 1771) soumise à des inondations régulières. PhD thesis, EPHE, Paris: 210 p.
- Davidson N.C., D'Cruz R. and Finlayson C.M. 2005. Ecosystems and human well-being: wetlands and water synthesis: a report of the Millennium Ecosystem Assessment. Washington, DC: World Resources Institute, 80 p.
- Davies C.E., Moss D. and Hill M.O. 2004. EUNIS Habitat classification Revised 2004. European Environment Agency, European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity, 310 p.
- Després L., Henniaux C., Rioux D., Capblancq T., Zupan S., Čelik T., Sielezniew M., Bonato L. and Ficetola G. F. 2018. Inferring the biogeography and demographic history of an endangered butterfly in Europe from multilocus markers. *Biological Journal of the Linnean Society* 126 (1): 95-113.

- Do C., Waples R.S., Peel D., Macbeth G.M., Tillett B.J. et Ovenden J.R. 2014. NeEstimator V2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data. *Molecular Ecology Resources* 14 (1): 209-214.
- Earl D.A. and Von-Holdt B.M. 2012. STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4(2): 359-361.
- Excoffier L. and Foll M. 2011. Fastsimcoal: a continuous-time coalescent simulator of genomic diversity under arbitrarily complex evolutionary scenarios. *Bioinformatics* 27: 1332-1334.
- Excoffier L., Dupanloup I., Huerta-Sánchez E. and Foll M. 2013. Robust demographic inference from genomic and SNP data. *PLOS Genetics* 9(10):e1003905.
- Ficetola G. F. 2018. Inferring the biogeography and demographic history of an endangered butterfly in Europe from multilocus markers. *Biological Journal of the Linnean Society* 126 (1): 95-113.
- Fraaije R., Moinier S., van Gogh I., Timmers R., van Deelen J.J., Verhoeven J. and Soons M.B. 2017. Spatial patterns of water-dispersed seed deposition along stream riparian gradients. *PLoS one* 12 (9), e0185247. doi:10.1371/journal.pone.0185247
- Frank F. 1957. Zucht und Gefangenschafts – Biologie der Zwergmaus (*Micromys minutus subobscurus* Fritsche). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 22 (1-2): 44 p.
- Garrido-Garduno T., Téllez-Valdés O. Manel S. and Vázquez-Domínguez E. 2016. Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and spatial population structure of a dominant rodent species in a tropical dry forest. *Journal of Zoology* 298: 293-302.
- Gauffre B., Galan M., Bretagnolle V. and Cosson J.F. 2007. Polymorphic microsatellite loci and PCR multiplexing in the common vole, *Microtus arvalis*. *Molecular Ecology Notes* 7: 830-832.
- Gauffre B., Estoup A., Bretagnolle V. and Cosson J.F. 2008. Spatial genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape. *Molecular Ecology* 17: 4619-4629.
- Gibbs J.P. 1993. Importance of small wetlands for the persistence of local populations of wetland-associated animals. *Wetlands* 13 (1): 25-31.
- Gockel J., Harr B., Schlötterer C., Arnold W., Gerlach G. and Tautz D. 1997. Isolation and characterization of microsatellite loci from *Apodemus flavicollis* (rodentia, muridae) and *Clethrionomys glareolus* (rodentia, cricetidae). *Molecular Ecology* 6, 597-599.
- Goudet J. 2001. FSTAT, A Program to Estimate and Test Gene Diversities and Fixation Indices (Version 2.9.3).
- Harris S, Morris P, Wray S and Yalden D. 1995. A review of British mammals: population estimates and conservation status of British mammals other than cetaceans. The Joint Nature Conservation Committee: Peterborough, UK
- Hartl D.L. and Clark A.G. 1997. Principles of Population Genetics. 3. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Hartmann S.A., Steyer K., Kraus R.H.S., Segelbacher G. and Nowak C. 2013. Potential barriers to gene flow in the endangered European wildcat (*Felis silvestris*). *Conservation Genetics* doi:10.1007/s10592-013-0468-9
- Heckel G., Burri R., Fink S., Desmet J.-F. and Excoffier L. 2005. Genetic structure and colonization processes in European populations of the Common vole, *Microtus arvalis*. *Evolution* 59 (10): 2231-2242.
- Jaarola M. and Searle J.B. 2002. Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology* 11: 2613-2621.
- Jacob J. 2003. The response of small mammal populations to flooding. *Mammalian Biology* 68: 102-111.
- Jiang S.-Y. and Lin Y.K. 2009. Polymorphic Microsatellite Markers for the Harvest Mouse (*Micromys minutus*) in Taiwan. *Taiwania* 54: 118-121.
- Jing J., Song X., Yan C., Lu T., Zhang X. and Yue B. 2015. Phylogenetic analyses of the Harvest mouse, *Micromys minutus* (Rodentia: Muridae) based on the complete mitogenome sequences. *Biochemical Systematics and Ecology* 62: 121-127.
- Jombart T. 2008. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24: 1403-1405.
- Jombart T., Devillard S. and Balloux F. 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics* 11: 94.

- Kalinowski S.T. 2005. HP-RARE 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Molecular Ecology Notes* 5: 187-189
- Kean E. 2006. Post release survival and dispersal of Harvest mice, *Micromys minutus*, in relation to reintroduction method. *BIAZA Research Newsletter* 7 (2).
- Kibbe W.A. 2007. OligoCalc: an online oligonucleotide properties calculator. *Nucleic Acids Research* 35: (Web Server issue): W43–W46.
- Kimura M. 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press: New York, USA.
- Klee R.V., Mahoney A.C., Christopher C.C. and Barrett G.W. 2004. Riverine peninsulas: an experimental approach to homing in White-footed Mice (*Peromyscus leucopus*). *The American Midland Naturalist* 151(2): 408-413.
- Kopelman N.M., Mayzel J., Jakobsson M., Rosenberg N.A. and Mayrose I. 2015. CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. *Molecular Ecology Resources* 15: 1179-1191.
- Koskela P. and Viro P. 1976. The abundance, autumn migration, population structure and body dimensions of the Harvest mouse in Northern Finland. *Acta Theriol.* 221: 375-387.
- Landguth E.L., Cushman S.A., Schwartz M.K., McKelvey K.S., Murphy M. and Luikart G. 2010. Quantifying the lag time to detect barriers in landscape genetics. *Molecular Ecology* 19: 4179-4191.
- Lugon-Moulin N., Brunner H., Balloux F., Hausser J. and Goudet J. 1999. Do riverine barriers, history or introgression shape the genetic structuring of a common shrew (*Sorex araneus*) population? *Heredity* 83 (2): 155-61.
- MacDonald D.W., Tattersall F. and Barrett P. 2001. *Britain's mammals: the challenge for conservation*. *People's trust for Endangered Species, London*.
- Malausa T., Gilles A., Megléc E., Blanquart H. et al. 2011. High-throughput microsatellite isolation through 454 GS-FLX Titanium pyrosequencing of enriched DNA libraries. *Molecular Ecology Resources* 11: 638–644.
- Melis C., Borg A.A., Jensen H., Bjørkvoll E., Ringsby T.H. and Sæther B.-E. 2013. Genetic variability and structure of the water vole *Arvicola amphibius* across four metapopulations in northern Norway. *Ecology and Evolution* 3(4): 770-778.
- Mergey M., Bardonnnet C., Quintaine T., Galan M., Bodin C., Hubert P. and Helder R. 2017. Identifying environmental drivers of spatial genetic structure of the European pine marten (*Martes martes*). *Landscape Ecol* 32: 2261-2279.
- Megléc E, Costedoat C, Dubut V, Gilles A, Malausa T, Pech N and Martin J.F. 2010. QDD: a user-friendly program to select microsatellite markers and design primers from large sequencing projects. *Bioinformatics* 26 (3): 403-404.
- Patton J.L., Da Silva M.N.F. and Malcolm J.R. 1994. Genealogy and differentiation among spiny rats (Rodentia: Echimyidae) of the Amazon basin: a test of the riverine barrier hypothesis. *Evolution* 48: 1314-1323.
- Peakall R. and Smouse P.E. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6: 288-295.
- Pereoglou F., Linder Mayer D.B., MacGregor C., Ford F., Wood J. and Banks S.C. 2013. Landscape genetics of an early successional specialist in a disturbance-prone environment. *Molecular Ecology* 22: 1267-1281.
- Perrow M.R. and Jowitt A.J.D. 1995. What future for the Harvest mouse? *British Wildlife* 6 (6): 356-365.
- Peterman W.E. Connette G.M., Semlitsch R.D. and Eggert L.S. 2014. Ecological resistance surfaces predict fine-scale genetic differentiation in a terrestrial woodland salamander. *Molecular Ecology* 23: 2402-2413.
- Peterman W. E. 2018. ResistanceGA: An R package for the optimization of resistance surfaces using genetic algorithms. *Methods Ecol. Evol.* 9 (6): 1638-1647.
- Porrás-Hurtado L., Ruiz Y., Santos C., Phillips C., Carracedo A. and Lareu M.V. 2013. An overview of *STRUCTURE*: applications, parameter settings, and supporting software. *Frontiers in Genetics* vol.4 doi: 10.3389/fgene.2013.00098
- Pritchard J., Stephens M. and Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155(2): 945-959.

- Rousset F. 2008. Genepop: a complete reimplement of the Genepop software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resources* 8: 103-106.
- Roux A.L., Bravard J.P., Amoros C. and Pautou G. 1989. Ecological changes of the French Upper Rhone River since 1750. Historical Change of Large Alluvial Rivers: Western Europe (Ed. G.E. Petts): 323-350.
- Russo I.-R. M., Sole C.L., Barbato M., von Bramann U. and Bruford M.W. 2016. Landscape determinants of fine-scale genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape (Hluhluwe-Imfolozi Park, South Africa). *Scientific Reports* 6:29168. DOI: 10.1038/srep29168
- Schooley R.L. and Branch L.C. 2009. Enhancing the area-isolation paradigm: habitat heterogeneity and metapopulation dynamics of a rare wetland mammal. *Ecological Applications* 19 (7): 1708-1722.
- Schooley R.L. and Cosentino B.J. 2018. Metapopulation Dynamics of Wetland Species. In: Finlayson C. *et al.* (eds) *The Wetland Book*. Springer, Dordrecht: 141-146.
- Sheppe W. and Osborne T. 1971. Patterns of use of a floodplain by Zambian mammals. *Ecological Monographs* 41 (3): 179-205.
- Sheppe W. and Haas P. 1981. The annual cycle of small mammal populations along the Chobe River, Botswana. *Mammalia* 45: 157-176.
- Schug M.D., Mackay T.F. C. and Aquadro F.C. 1997. Low mutation rates of microsatellite loci in *Drosophila melanogaster*. *Nature Genetics* 15: 99-102.
- Soomers H., Karssenberg D., Soons M.B. *et al.* 2013. Wind and water dispersal of wetland plants across fragmented landscapes. *Ecosystems* 16 (3): 434-451.
- Spackman S.C. and Hugues J.H. 1995. Assessment of minimum stream corridor width for biological conservation: species richness and distribution along mid-order streams in Vermont, USA. *Biological Conservation* 71: 325-332.
- Teagle W.G. 1964. The Harvest mouse in the London area. *London Natur.* 43: 136-149.
- Van Oosterhout C, Hutchinson W.F., Wills D.P.M. and Shipley P. 2004. Micro-Checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol Ecol Notes* 4: 535-538.
- Weir B.S. and Cockerham C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358-1370.
- Wijnhoven S., Van der Velde G., Leuven R.S.E.W. and Smits A.J.M. 2006. Modelling recolonisation of heterogeneous River floodplains by small mammals. *Hydrobiologia* 565: 135-152.
- Wilson D.E. and Reeder D.M. 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd edition. *Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.*
- Wright S. 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics* 31: 39-59.
- Wright S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugenics* 15: 323-354.
- Wright S. 1978. The relation of livestock breeding to theories of evolution. *J. Anim. Sci.* 46(5): 1192-1200.
- Wytenbach A. Narain Y. and Fredga K. 1999. Genetic structuring and gene flow in a hybrid zone between two chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*, Insectivora) revealed by microsatellites. *Heredity* 82: 79-88.
- Yasuda S.P., Vogel P., Tsuchiya K., Han S.-H., Lin L.-K. and Suzuki H. 2005. Phylogeographic patterning of mtDNA in the widely distributed Harvest mouse (*Micromys minutus*) suggests dramatic cycles of range contraction and expansion during the mid- to late Pleistocene. *Can. J. Zool.* 83: 1411-1420.
- Zedler J.B. and Kercher S. 2005. Wetlands resources: status, trends, ecosystem services, and restorability. *Ann. Rev. Environ. Resour.* 30: 39-74.
- Zhang M., Wang K., Wang Y., Guo C., Li B. and Huang H. 2007. Recovery of a rodent community in an agro-ecosystem after flooding. *Journal of Zoology* 272: 138-147.

IV. Conclusion

Les trois principaux objectifs de cette thèse étaient de : (1) déterminer les capacités de déplacements et de dispersion des Rats des moissons, (2) évaluer l'effet des inondations sur leurs déplacements et sur la structure génétique des populations, (3) identifier la structure génétique d'une population de Rats des moissons à l'échelle d'un paysage. Les protocoles expérimentaux mis en œuvre, certains depuis six ans, ont permis de répondre à ces objectifs de manière relativement satisfaisante en apportant des résultats assez précis et nouveaux pour l'espèce, qui restent néanmoins à confirmer et à affiner dans de futures études.

Les capacités de déplacements individuels et de dispersion chez le Rat des moissons ont été étudiées grâce à la combinaison de méthodes directes (CMR et radiopistage) et d'inférences génétiques, ce qui fait l'originalité du travail. Comparativement à sa taille, le Rat des moissons est un bon disperseur. Selon la méthode de calcul retenue, la distance de dispersion moyenne varie de 93 m à 138 m, pour des animaux adultes pesant en moyenne 7,4 grammes. La méthode la plus pertinente, « l'hypothèse haute Kernel », conduit à une distance de dispersion moyenne égale à 110 m (95% IC : 81 - 113 m). Néanmoins, les distances maximales de dispersion chez le Rat des moissons restent à évaluer car plusieurs observations laissent penser qu'elles sont bien supérieures aux distances moyennes énoncées. Puisque la dispersion est responsable des flux de gènes, chez une espèce à forte capacité de dispersion comme le Rat des moissons, il est logique d'observer une faible structuration génétique de la population. Par ailleurs, à titre de comparaison, les capacités de dispersion du Rat des moissons mériteraient d'être étudiées dans d'autres milieux, non inondés ou en contexte agricole. Un résultat complémentaire à la dispersion concerne les domaines vitaux mesurés pour cette espèce, qui sont dix fois plus grands que dans la littérature, avec une surface moyenne égale à $5\,477\text{ m}^2 \pm 2\,389\text{ m}^2$ en été.

Concernant l'effet des inondations sur les déplacements individuels, il ressort qu'un certain nombre de Rats des moissons restent dans la roselière pendant l'inondation, en utilisant la partie émergée des roseaux, sans que des mouvements de fuite vers des refuges périphériques puissent être détectés. L'espèce semble présenter de bonnes capacités natatoires qui lui permettent probablement de se déplacer facilement pendant les crues. Au printemps suivant la décrue, les Rats des moissons qui ont survécu aux inondations sont retrouvés dans leur domaine vital initial ; les effectifs de la population sont faibles mais ils augmentent rapidement et la population de l'été retrouve une abondance similaire à celle de l'été antérieur. Concernant l'effet des inondations sur la génétique des populations, les inférences issues des analyses génétiques semblent concorder avec ce schéma. En effet, j'ai montré que les inondations hivernales avaient bien en effet sur les flux géniques et donc sur la dispersion des Rats des moissons, avec une résistance plus élevée dans les zones les plus inondées. Ces secteurs correspondent aux grandes roselières où les observations de terrain ont montré que les Rats des moissons ont tendance à rester sur place pendant l'inondation, ce qui limite probablement la dispersion, d'où la résistance aux flux de gène détectée. Quatre allèles privés ont été trouvés dans les stations les plus inondées, ce qui peut conforter l'hypothèse d'une moindre dispersion dans cette zone. Inversement, la résistance est moindre dans les secteurs où les habitats sont complètement submergés, ce qui laisse supposer que les Rats des moissons sont obligés de se déplacer vers des refuges périphériques, d'où cette dispersion plus importante. Cependant, je n'ai pas étudié plus précisément ces habitats et ce dernier mécanisme reste une hypothèse.

S'agissant de la structure génétique d'une population de Rats des moissons à l'échelle d'un paysage, c'est la population du marais de Lavours qui a été étudiée car il était possible d'y conduire une pression d'échantillonnage nettement supérieure aux autres populations étudiées. Préalablement, j'ai vérifié qu'il y avait bien une différenciation génétique des populations à une plus petite échelle, du Nord de l'Europe (Potsdam) à la Camargue. Le principal résultat est que la population du marais ne semble pas présenter de sous-structure génétique : c'est une seule et unique population, marquée par un léger isolement par la distance, qui s'étend sur au moins 25 km². Ses limites actuelles restent à préciser, car j'ai montré que de petits

habitats relais, étendus seulement de quelques dizaines de m², permettent la dispersion des Rats des moissons et relient des secteurs éloignés et séparés entre eux par des milieux défavorables : c'est le cas de la station n°13, distante de quatre kilomètres de la population principale du marais (station n°1) et qui pourtant ne s'en distingue pas génétiquement, grâce à un mince corridor à travers le flanc de la colline. La question du Rhône comme limite à la population est complexe. Aujourd'hui, le Rhône forme sans doute une barrière à la dispersion, avec le marais de Chautagne sur l'autre rive, à cause de son artificialisation et de la construction de digues latérales qui sont probablement infranchissables par les Rats des moissons. Cela n'a pas toujours été le cas et le Rhône sauvage d'avant les endiguements, jusqu'au début du XVIII^e siècle, présentait certainement une morphologie et une végétation rivulaire favorables aux flux de gènes : les îles étaient nombreuses, basses, peu boisées et séparées par des bras secondaires du fleuve étroits, aisément franchissables à la nage par les Rats des moissons. Compte-tenu du temps de réponse des marqueurs moléculaires après une modification profonde du paysage, la différenciation génétique des populations de Rats des moissons entre les marais de Lavours et de Chautagne demeure encore faible actuellement. Par conséquent, la population de Rats des moissons était probablement beaucoup plus étendue avant les endiguements, sans structuration génétique sur plus de 40 km².

Tous ces résultats sont nouveaux pour l'espèce et méritent d'être confortés par d'autres études, dans d'autres sites. Il serait particulièrement intéressant d'étudier la taille et la structure génétique de populations, en regard des distances de dispersion, qui seraient établies dans des situations extrêmes comme un milieu agricole jamais inondé mais fragmenté et un habitat naturel complètement submergé. Le cas d'un habitat « naturel » jamais inondé n'existe pas pour le Rat des moissons, ou seulement sur de petites surfaces et de façon temporaire, car seules des perturbations comme les inondations ou un traitement mécanique (par exemple, le fauchage) permettent à la végétation herbacée de se maintenir, en bloquant la dynamique spontanée qui conduit à un envahissement par les plantes ligneuses.

D. DISCUSSION ET IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION

La conservation de la nature peut être vue comme une tentative de protéger la diversité génétique qui a été produite par l'évolution depuis 3,5 milliards d'années sur notre planète (Eisner *et al.* 1995). Cette diversité des gènes constitue l'un des trois niveaux principaux de la biodiversité, avec la diversité des espèces et la diversité des écosystèmes, liés aux processus écologiques qu'ils influencent et dont ils dépendent (Wilson et Peter 1988). La réussite de la conservation de la biodiversité doit s'intéresser aux trois niveaux. Dans cette optique, les avancées de la biologie moléculaire ont permis l'émergence d'une nouvelle discipline, la génétique de la conservation, qui propose d'appliquer les techniques moléculaires à la préservation des espèces, considérées comme des entités dynamiques capables d'adaptation aux changements de leur environnement, pour minimiser leurs risques d'extinction (Frankham *et al.* 2002). En dépit de ces nouveaux outils disponibles, une récente analyse montre que la variabilité génétique chez les animaux sauvages et les plantes n'est en général pas incluse dans les programmes de conservation (Laikre *et al.* 2010) : moins de la moitié des plans nationaux passés en revue inclut l'objectif de conserver la variabilité génétique de populations dans la nature. A l'issue de ce travail de thèse et en tant que conservateur de réserve naturelle, il me semble intéressant de formuler quelques réflexions générales sur la valorisation des données génétiques issues des travaux de recherche menés sur les espèces de faune et de flore, dans un but de conservation. Mais aussi, de façon plus spécifique, je tenterai de mettre en perspective les résultats obtenus pour le Rat des moissons dans cette thèse avec la problématique de génétique de la conservation, en formulant une application au plan de gestion de la réserve naturelle et à la protection de l'espèce en France.

- **Vers une banque de génotypes à l'Inventaire National du Patrimoine Naturel ?**

D'une manière générale, la diversité génétique des populations devrait être un critère important à considérer pour déterminer les priorités de conservation des espèces (Frankham *et al.* 2002, Petit *et al.* 2008). Cependant, en dépit d'un nombre croissant d'études et de données disponibles, elle demeure insuffisamment prise en compte en tant que telle dans les évaluations au niveau européen et national. On retrouve la diversité génétique de manière indirecte dans les catégories de la liste rouge des espèces mondiales de l'UICN (2012), qui est le système d'évaluation des espèces de référence au niveau international. Ces catégories se basent sur des facteurs liés notamment à l'abondance des populations, et comme cela a été dit précédemment, l'abondance est liée à la diversité génétique. Toutefois, dans la logique des listes rouges, l'évaluation de l'UICN accorde la priorité aux espèces présentant les populations les plus faibles, donc avec une diversité génétique potentiellement diminuée à cause de la consanguinité et de la dérive génétique. Ces espèces servent ensuite à identifier les sites à protéger en priorité, généralement là où les populations sont les plus abondantes : on retrouve alors la logique de préservation du maximum de diversité génétique. On voit en France quantité d'espaces naturels protégés qui doivent leur création à cette démarche, avec des résultats souvent remarquables pour les espèces ciblées. A titre d'exemple, la Réserve Naturelle Nationale du Marais de Lavours a été créée notamment pour la préservation de deux papillons azurés du genre *Maculinea* (*Maculinea telejus* et *M. nausithous*) parce qu'ils étaient identifiés comme rares et menacés en Europe (les listes rouges n'existaient pas en 1984) et qu'ils présentaient de belles populations dans ce marais. Au niveau national, la diversité génétique ne semble pas encore prise en compte dans les politiques de protection de la nature. Par exemple, elle est totalement absente de la Stratégie nationale de Création des Aires Protégées (SCAP) et le terme même de « génétique » ne figure pas dans la méthodologie (Coste *et al.* 2010). Pourtant, un nombre croissant d'espèces végétales et animales font aujourd'hui l'objet de recherches en biologie de la conservation, qui utilisent des techniques à base de marqueurs moléculaires, et dont les résultats pourraient être valorisés dans la SCAP. On trouve parmi ces organismes de nombreuses espèces protégées ou inscrites

sur listes rouges, des statuts qui ont souvent motivé les études sur la génétique des populations à des fins de conservation : insectes, amphibiens, oiseaux, reptiles, mais aussi flore sont concernés. Il existe par conséquent une grande quantité d'information sur la génétique de ces populations, collectée avec des objectifs de recherche variables en fonction de l'espèce étudiée mais qui présente toujours une structure commune, à savoir une base de données regroupant une liste d'individus, leur génotype décrit avec des marqueurs moléculaires variés (microsatellites, SNP, RFLP, AFLP...) en un lieu et à une date donnés. Actuellement, cette information est le plus souvent conservée au sein des laboratoires de recherche. Les données sont plus ou moins accessibles et ne s'adressent qu'aux chercheurs, qui pour les obtenir contactent directement les équipes à l'origine des études, consultent la bibliographie (en annexes des articles, les informations supplémentaires téléchargeables sur le web) ou se connectent à des banques de séquences comme Genbank ou European Nucleotide Archive. Ces génotypes pourraient avantageusement être collectés au niveau national par l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN) qui gère les données sur le patrimoine naturel terrestre et marin : ainsi, le premier niveau de la biodiversité, les gènes, pourrait-il commencer à être recensé en France, aux côtés des espèces et des écosystèmes (à travers les habitats) qui forment les deux autres niveaux de la biodiversité et qui sont d'ores et déjà pris en compte. Il s'agirait d'un projet complémentaire du programme d'identification du vivant par le barcoding, mené aussi par le Muséum National d'Histoire Naturelle, puisqu'il renseignerait le niveau populationnel alors que le barcoding s'intéresse au niveau spécifique. De l'échelle mondiale à l'échelle nationale, on retrouverait pour les gènes la même organisation des bases de données que pour les espèces. On aurait des bases mondiales comme European Nucleotide Archive pour les séquences de gènes, Barcode of Life Data System (Bold Systems) pour les données de barcoding des espèces, ou le Système mondial d'information sur la biodiversité (GBIF) pour les espèces, et l'INPN comme banque nationale de référence sur la biodiversité française, avec des données consolidées pour une meilleure expertise. Les génotypes seraient en libre accès sur le portail de l'INPN, comme les données sur les espèces et les habitats : ils seraient disponibles pour les gestionnaires d'espaces naturels désireux d'évaluer la diversité génétique de populations présentes dans leurs sites, de retracer la parenté des populations etc... pour les scientifiques et pour les pouvoirs publics en charge des politiques de protection de la nature. Il existe aujourd'hui un grand nombre de logiciels gratuits qui permettent de traiter les données issues des marqueurs moléculaires, de manière relativement simple, tout au moins pour des analyses de base telles que le calcul de la richesse allélique, le taux d'hétérozygotie, le nombre d'allèles privés, voire la différenciation génétique entre populations. Il faut également encourager les gestionnaires à valoriser les études génétiques qui peuvent se dérouler dans les espaces naturels, en traitant les données dans un objectif de conservation quand cela est possible. C'est un travail supplémentaire pour les gestionnaires, mais aussi pour les chercheurs dont les problématiques d'étude sont parfois éloignées de la conservation de la nature, et cela doit être anticipé au niveau des conseils scientifiques de ces espaces naturels. En outre, ce surcroît de travail n'est pas gigantesque car les paramètres à calculer sont assez triviaux, pour autant que les personnels soient formés à ce type d'analyses. Des partenariats gestionnaires – laboratoires peuvent aussi se mettre en place pour faciliter le traitement de génotypes, comme, à titre d'exemple, avec le CEFÉ à Montpellier qui est en pointe dans la génétique de la conservation et qui assiste déjà nombre d'espaces naturels sur des aspects méthodologiques. Parallèlement, l'architecture des plans de gestion devrait évoluer pour prendre en compte et évaluer le patrimoine génétique des aires protégées, au même titre que les espèces et les habitats qui s'y trouvent.

- **Diversité génétique, dispersion et conservation des populations de Rat des moissons**

A une échelle plus locale, les résultats obtenus dans cette thèse méritent d'être pris en compte dans le plan de gestion de la Réserve Naturelle Nationale du Marais de Lavours, afin d'améliorer l'évaluation de son patrimoine naturel. Des éléments importants ont été apportés au sujet de la taille et de la structure génétique d'une population de Rat des moissons, qui peuvent avoir des implications directes pour la gestion conservatoire de cette espèce dans la réserve naturelle. En effet, le nombre d'individus est un facteur déterminant pour le maintien d'un certain niveau de variabilité génétique au sein d'une population (Lande et

Barrowclough 1987). La plupart des grandes populations largement distribuées présentent une diversité génétique élevée alors qu'inversement, les plus petites populations, comme chez certaines espèces menacées, sont souvent peu diversifiées génétiquement (Frankham *et al.* 2002). Ces différences sont le résultat de processus qui interagissent, comme la sélection, la dérive génétique, les mutations et la dispersion, avec des systèmes de reproduction particuliers. En général, dans les petites populations, la dérive génétique prédomine sur les mécanismes déterministes comme la sélection, qui est en revanche plus importante dans les grandes populations. Il est maintenant admis que les facteurs génétiques se combinent aux facteurs environnementaux et démographiques pour aboutir à une spirale d'extinction des espèces (« *extinction vortex* ») (Gilpin et Soulé 1986, Fagan et Holmes 2006, Blomqvist *et al.* 2010). Dans le marais de Lavours, le fait que la population de Rat des moissons soit unique et sans structuration génétique apparente, avec des densités fortes dans certains habitats comme les roselières, constitue un élément favorable au maintien de sa diversité génétique. Néanmoins, cette population était probablement beaucoup plus étendue avant les endiguements du Rhône qui ont commencé au 18^{ème} siècle, comme tendent à le montrer les simulations génétiques réalisées, et elle devait occuper autrefois toute la plaine d'inondation du fleuve qui englobe à la fois les marais de Lavours et de Chautagne. De ce fait, bien qu'elle soit encore très étendue, la population actuelle de Rat des moissons n'en est pas moins dégradée par rapport à son état initial.

La diversité génétique est un critère qui permet de comparer des populations d'espèces entre elles et de définir des enjeux de conservation (Lande 1988, Frankham *et al.* 2002, Bonin *et al.* 2007, Petit *et al.* 2008), au même titre que leur situation géographique (par exemple, en limite d'aire de répartition d'une espèce), les menaces qui pèsent sur elles ou leur degré de fragmentation. La diversité génétique se mesure à la fois avec la richesse allélique raréfiée, qui permet des comparaisons entre échantillons de tailles différentes issus de plusieurs populations (Kalinowski 2004), et avec le taux d'hétérozygotie. En général, les plans de conservation ont pour objectif de préserver le maximum de diversité génétique au sein des populations. Cependant, la divergence d'une population par rapport aux autres est un critère aussi important que la diversité génétique intrinsèque pour identifier les priorités de conservation : cette divergence, qui traduit l'originalité d'une population, est liée aux adaptations locales et à la différence de fréquence allélique et au nombre d'allèles privés (Moritz 1994). Les plans de conservation peuvent s'appuyer sur ce principe de complémentarité, qui donne la priorité à une combinaison de sites offrant la meilleure représentation de la diversité (Pimm et Lawton 1988). Parmi les neuf populations de Rats des moissons étudiées dans cette thèse, celle du marais de Lavours présente une diversité génétique assez élevée, avec une richesse allélique raréfiée et un taux d'hétérozygotie observée qui sont respectivement égaux à 2,7 et 0,353 ; seules les populations de la Dombes (Birieux) et du Méandre du Saugey présentent des valeurs plus fortes. Par conséquent, si l'on cherche à préserver les populations les plus diversifiées, la population de Rat des moissons du marais de Lavours présente un enjeu de conservation élevé, au même titre que celle de la Dombes qui de surcroît possède huit allèles privés. Le cas de la Dombes, avec ses nombreux étangs et ses chenaux bordés de végétation favorable au Rat des moissons, mérite d'être développé. La population globale de cette espèce est répartie dans toute la Dombes, avec des effectifs sans doute importants comme le révèlent les prospections de nids que j'ai effectuées autour de nombreux étangs en 2016. La multitude de fossés et de canaux végétalisés assurent une bonne connectivité des habitats à l'échelle du paysage et favorisent certainement les échanges de gènes entre les noyaux de population, si c'est une métapopulation (ce qui reste à démontrer). L'histoire de la Dombes permet de supposer que les populations de Rat des moissons ont toujours été denses dans cette région, depuis le Moyen-Âge et même avant, ce qui expliquerait la forte diversité génétique observée aujourd'hui. En effet, les étangs actuels ont été creusés par les moines au XII^e siècle à la place d'anciens marécages, qui eux-mêmes devaient probablement offrir des habitats favorables à l'espèce. On peut néanmoins être inquiet de l'évolution actuelle de l'agriculture, très néfaste au Rat des moissons à cause de l'extension de la céréaliculture intensive.

Cette thèse a aussi apporté des résultats significatifs concernant les distances de déplacement et de dispersion du Rat des moissons, qui sont encourageants pour la conservation de l'espèce en général. Ces distances sont relativement élevées pour un si petit mammifère et elles corroborent les observations de plusieurs auteurs

qui notent que le Rat des moissons est un bon disperseur, capable de recoloniser rapidement des habitats détruits (Harris 1979b). Dans le marais de Lavours et dans la réserve naturelle en particulier, où aucune barrière majeure n'a été identifiée, ces distances de déplacement et de dispersion expliquent l'unicité de la population et elles garantissent le maintien d'une population diversifiée et en bon état de conservation. Néanmoins, une réflexion mériterait d'être menée sur l'effet des opérations de gestion sur la population de Rat des moissons dans la réserve : en effet, une grande partie de ses habitats sont maintenus ouverts grâce à des opérations de fauchage et de broyage de la végétation prairiale, mais aussi de pâturage et de brûlage dirigé, qui conduisent à la fragmentation temporaire du paysage. Par ailleurs, il aurait été intéressant de comparer les distances de dispersion obtenues dans le marais de Lavours avec d'autres sites non inondés, ou davantage fragmentés, mais ce travail était impossible dans la durée de cette thèse. On peut néanmoins avancer que dans des paysages plus fragmentés que celui du marais de Lavours, cette capacité à la dispersion et à la recolonisation des habitats explique en partie la faculté du Rat des moissons à se maintenir au sein de métapopulations plus ou moins pérennes, qui peuvent néanmoins disparaître quand la fragmentation devient trop importante. C'est en particulier la raison pour laquelle le Rat des moissons se maintient encore dans certaines régions céréalières, alors même que les champs eux-mêmes ne lui sont plus favorables. Il vit autour des champs, dans la végétation herbacée des haies et des fossés, pour autant qu'elle soit suffisamment épaisse. A l'échelle du paysage agricole, des déplacements de plusieurs centaines de mètres lui permettent probablement de survivre à la destruction de ses patchs d'habitats qui sont régulièrement broyés ou fauchés (voire traités avec des désherbants), en se réfugiant dans des patchs voisins. Ainsi, des recommandations doivent être faites auprès des agriculteurs pour que chaque année, ils laissent sans intervention une proportion de leurs linéaires herbacés afin d'éviter l'extinction complète du Rat des moissons au niveau local.

- **Le Rat des moissons est-il adapté aux inondations ?**

Dans un objectif de conservation de l'espèce et de ses habitats au plan national, les résultats relatifs à l'effet des inondations sur le comportement des individus et sur les populations sont très importants. En effet, il est aujourd'hui admis que le Rat des moissons est intimement lié aux zones humides, qui figurent parmi les écosystèmes les plus menacés en Europe et dans le monde, et la démonstration d'une « adaptation » aux inondations renforcerait son lien avec celles-ci et en ferait un candidat de choix comme espèce porte-drapeau utile à leur conservation. Ainsi, dès le milieu du 20^{ème} siècle, des auteurs comme Frank (1957) rappellent que le Rat des moissons était présent en Europe avant même l'apparition des cultures de céréales au Néolithique. Pour leur part, Teagle (1964) et Clarke (1973) considèrent que les groupements de macrophytes des zones humides constituent probablement ses habitats originels, ce que reprend Saint-Girons (1981). Böhme (1978) cite comme milieux primaires les associations à Calamagrostide (*Calamagrostis epigejos*), Massette (*Typha latifolia*) et laïches (*Carex spp.*). Pour de nombreux auteurs contemporains, les végétations humides et denses constituent aujourd'hui l'habitat principal du Rat des moissons. Amori *et al.* (2008) font du *Phragmitetum* son habitat optimal, incluant les cariçaies et les végétations des bords d'eau douce, des marais et des tourbières. Une récente méta-analyse utilisant le régime alimentaire des oiseaux de proies confirme qu'en Europe, le Rat des moissons est le plus abondant dans les grandes zones humides parmi un panel d'habitats (Darinot 2016). Dans cette thèse, j'ai montré que le Rat des moissons résiste bien aux inondations, même dans le cas d'événements intenses. Un grand nombre d'animaux demeurent dans leur habitat pendant les hautes eaux, sans qu'il soit prouvé que d'autres fuient vers des refuges périphériques. L'abondance de la population se maintient au fil des années, malgré les aléas environnementaux (e.g. intensité des crues, rigueurs hivernales, etc.), argumentant pour la capacité de résilience du Rat des moissons dans ce type de paysage. Peut-on dire pour autant que le Rat des moissons soit « adapté » aux milieux inondés ? Il faut distinguer dans le terme d'adaptation, d'une part un processus évolutif et d'autre part, les caractéristiques qui résultent de cette évolution. Ainsi, l'adaptation d'une espèce à son milieu, en tant que résultat de processus évolutifs, se traduit par des caractères comportementaux, physiologiques ou anatomiques particuliers qui lui confèrent une meilleure chance de survie et de reproduction. De ce point de vue, il est possible d'avancer que le Rat des

moissons soit effectivement bien adapté aux milieux soumis aux inondations. En effet, sur le plan comportemental, son aptitude à se déplacer en hauteur dans la végétation et à construire ses nids au-dessus du sol lui permet d'échapper aux crues les plus modestes, alors que la majorité des petits mammifères terrestres sont directement exposés. De plus, il n'hésite pas à se mettre à l'eau, il nage bien et sur de grandes distances, sans égaler toutefois les performances de véritables espèces semi-aquatiques comme les musaraignes aquatiques, le Campagnol amphibie ou le Desman des Pyrénées. Sur le plan anatomique, le Rat des moissons présente plusieurs particularités qui le favorisent en période de submersion, bien qu'elles soient plutôt des adaptations au mode de vie au-dessus du sol en général : la structure de son cerveau (hippocampe très développé) facilite ses déplacements en trois dimensions, sa queue semi-préhensile et le blocage du tendon fléchisseur des doigts de ses pattes postérieures améliorent sa stabilité dans les herbes et les tiges fines, notamment en période de hautes eaux, et enfin son cœur très performant lui permet des efforts intenses et longs, comme la natation. Sur le plan physiologique, aucun trait particulier en rapport avec les inondations n'a été relevé. Par ailleurs, on remarque que la valence écologique du Rat des moissons est élevée, car il ne vit pas seulement dans les zones humides, mais il s'accommode d'un large éventail d'habitats parmi lesquels certains ne sont jamais inondés. Son mode de vie épigé lui permet sans doute de diminuer la pression de compétition, quel que soit le milieu, car il est le seul petit mammifère à occuper véritablement cette niche pour se reproduire. Mais c'est dans les milieux soumis aux crues qu'il est le moins exposé à la compétition d'autres espèces, et notamment du Mulot sylvestre. La niche écologique du Mulot sylvestre recouvre en partie celle du Rat des moissons et c'est son principal compétiteur pour la nourriture, puisqu'ils recherchent tous les deux les graines et les arthropodes dans la partie supérieure de la végétation. En cas de syntopie, le mulot repousse toujours le *Micromys* (Churchfield *et al.* 1997). Cependant, celui-ci exploite une ressource qui est absolument limitante pour lui et qui n'intéresse pas le mulot, à savoir les longues feuilles fines indispensables à la fabrication des nids. Comme le mulot fuit les inondations, il est fort probable que le Rat des moissons ait plus facilement accès à cette ressource dans les milieux inondés, ce qui augmenterait son succès reproductif. On peut faire l'hypothèse que le surcroît de mortalité induit par les inondations, dû à l'épuisement des individus, aux noyades et à la prédation accrue, n'entame pas suffisamment les bénéfices fournis par l'évitement de la compétition pour empêcher le Rat des moissons de privilégier les habitats inondés. Par conséquent, à l'échelle des populations et en tenant compte des relations interspécifiques, l'adaptation du Rat des moissons aux milieux inondés peut sans doute être vue comme un processus évolutif qui lui offre un meilleur succès reproductif. Au niveau individuel, il n'est pas évident que les Rats des moissons s'adaptent aux inondations, ou plutôt s'en accommodent, en modifiant leur comportement. Sur le plan de la reproduction, un certain nombre d'individus ont survécu aux inondations hivernales sans pour autant adapter la hauteur des nids qu'ils construisent au cours de la saison suivante. Dès le mois de mai, les roseaux mesurent près de deux mètres et leurs feuilles sont suffisamment souples pour que les Rats des moissons s'en servent pour fabriquer leurs nids ; or je n'ai jamais observé de nid à plus d'un mètre de hauteur dans cette roselière. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées : 1) les animaux n'ont pas mémorisé les inondations, 2) la prédation par les rapaces est trop forte quand les nids sont hauts, 3) les feuilles de plantes plus basses (laïches, graminées...) sont plus attractives que celles des roseaux pour fabriquer les nids. Par ailleurs, j'ai pu observer en août 2014 la répartition de plusieurs nids au bord du Rhône, après un épisode de crue sévère où l'eau est montée à 1,30 m dans une roselière ; alors qu'un certain nombre de nids bas étaient noyés, quelques nids frais venaient d'être construits au-dessus du niveau des hautes eaux, à une hauteur où n'existait pas de nids plus anciens. Dans ce cas, je ne pense pas que les Rats des moissons aient adapté la hauteur de leurs nids en fonction de la crue qu'ils ont connue pour éviter d'être immergés à nouveau ; ils étaient plutôt forcés de fabriquer leurs nids à cette hauteur parce que les feuilles ayant été submergées se trouvaient recouvertes de limons et donc impropres à la fabrication des nids. L'accommodation des Rats des moissons aux inondations existe peut-être, mais elle nécessiterait des études plus précises.

- **Une espèce porte-drapeau pour la conservation des zones humides !**

Compte-tenu de tous ces éléments, il me semble possible d'affirmer que le Rat des moissons est adapté aux zones humides, et en particulier aux zones humides inondables, sans pour autant être une espèce strictement dépendante de ces milieux : il y trouve simplement des conditions de vie optimales. Par ailleurs, c'est un petit mammifère qui attire la sympathie du public grâce à son apparence et aux très beaux nids qu'il construit. En Angleterre, par exemple, les gens l'élevaient en terrarium comme un nouvel animal de compagnie et des programmes de conservation de zones humides et de développement d'une agriculture biologique l'utilisent comme mascotte. En France, compte-tenu de la dégradation continue des zones humides, le Rat des moissons pourrait constituer une espèce porte-drapeau de grande importance pour leur préservation, selon la définition de Simberloff (1998) : « *une espèce porte-drapeau (flagship en anglais) est une espèce qui peut être utilisée pour ancrer un programme de conservation parce qu'elle suscite l'intérêt et la sympathie du public, sans pour autant être nécessairement une espèce indicatrice, une espèce clé de voûte ou une espèce parapluie* ». A cet égard, le Rat des moissons n'est indicateur d'aucune caractéristique écologique du milieu, si ce n'est la présence d'une végétation herbacée dense et haute, que l'on peut facilement constater par ailleurs. Il n'est pas une espèce clé de voûte qui influence un grand nombre d'autres espèces, à la manière d'un castor qui modifie l'hydrologie d'un écosystème grâce à ses barrages. En revanche, le Rat des moissons pourrait être une espèce parapluie, dans la mesure où sa protection bénéficierait aux autres espèces vivant dans les zones humides. Il appartient maintenant aux associations de protection de la nature et aux gestionnaires d'espaces naturels de faire la promotion du Rat des moissons auprès du grand public, y compris à travers les médias. L'administration doit transcrire sa conservation dans les textes officiels, par exemple en l'inscrivant dans les listes d'espèces déterminantes pour l'identification des Zones Naturelles d'Intérêt Floristiques et Faunistiques (ZNIEFF) ou en lui donnant un véritable statut de protection.

Cette thèse permettra, je l'espère, d'améliorer les connaissances sur le Rat des moissons et d'impulser de nouvelles études en faveur de sa conservation. Beaucoup reste à découvrir sur la biologie de ce petit mammifère qui se révèle un modèle d'étude passionnant.

E. CONCLUSION GÉNÉRALE

Le but de cette thèse était d'étudier l'effet d'inondations annuelles sur la structure génétique d'une population de Rat des moissons, en tenant compte du phénomène de dispersion qui joue un rôle important dans cette structuration. L'espèce étant relativement méconnue, j'ai d'abord présenté les grands traits de sa morphologie, de sa biologie et de sa répartition. Compte-tenu de sa petitesse et de son aptitude à se déplacer en hauteur dans la végétation, j'ai ensuite testé différentes techniques pour l'étude du Rat des moissons dans une roselière dense soumise à des inondations, qui est l'habitat principalement étudié dans cette thèse. L'étude de la structure génétique des populations s'est faite avec des microsatellites à large échelle, à travers plusieurs pays d'Europe occidentale, puis à l'échelle du paysage, dans les marais de Lavours et de Chautagne qui sont traversés par le Rhône. Les capacités de déplacements individuels et de dispersion ont nécessité la combinaison de méthodes directes (CMR et radiopistage) et d'inférences génétiques, ce qui fait l'originalité de l'approche expérimentale. L'effet des inondations a été étudié dans le marais de Lavours uniquement, au cours de six années d'expérimentation et avec plusieurs techniques complémentaires, déployées selon les différentes phases hydrauliques des inondations.

Comme attendu, les populations de Rat des moissons présentent une forte structuration génétique du Nord de l'Europe à la Méditerranée. En revanche, à l'échelle du paysage, la population ne semble pas présenter de sous-structure génétique et ce serait une unique population qui s'étendrait sur plus de 25 km², marquée par un léger isolement par la distance. Au vu de la faible différenciation génétique des populations des marais de Lavours et de Chautagne et après avoir réalisé des simulations génotypiques, j'ai montré que le Rhône actuel forme probablement une barrière aux flux de gènes entre les deux marais ; cela n'a sans doute pas toujours été ainsi, car le fleuve sauvage d'avant les endiguements présentait certainement une végétation rivulaire et une morphologie favorables à la dispersion des Rats des moissons. Comparativement à sa taille, ses capacités de dispersion sont assez élevées, ce qui concorde avec l'existence d'une population unique à l'échelle d'un paysage : selon la méthode de calcul retenue, la distance de dispersion moyenne varie de 93 m à 138 m pour des animaux adultes pesant en moyenne 7,4 g. L'approche par optimisation des surfaces de résistance montre que les inondations hivernales semblent avoir un effet sur la dispersion des Rats des moissons : les flux de gènes seraient faibles dans les zones les plus inondées qui correspondent aux grandes roselières, et plus élevés dans d'autres habitats favorables comme les prairies hygrophiles. Cela concorde avec les résultats obtenus concernant les déplacements des individus pendant les inondations. En effet, il semble que de nombreux Rats des moissons restent dans la roselière pendant l'inondation en utilisant la partie émergée des roseaux, sans que des mouvements de fuite vers des refuges périphériques n'aient été détectés : dans ce cas, la dispersion serait limitée. Inversement, dans les prairies complètement submergées, les individus sont probablement obligés de fuir l'inondation, ce qui pourrait favoriser la dispersion ; toutefois, ces prairies n'ont pas été étudiées en détail dans le cadre de cette thèse et cette hypothèse mériterait d'être confirmée.

Tous ces résultats sont nouveaux pour le Rat des moissons qui est une espèce encore peu étudiée dans son milieu naturel, et ils ne peuvent être comparés à aucun autre résultat antérieur. En particulier, les distances de dispersion restent à étudier dans d'autres types d'écosystèmes, inondés ou non, et notamment en contexte agricole qui revêt un grand intérêt pour la conservation de l'espèce. L'effet de perturbations telles que des inondations sur la dispersion des petits mammifères offre également un champ d'étude encore vierge et les résultats acquis dans cette thèse mériteront d'être confrontés à ceux d'études à venir. Enfin, l'effet barrière du Rhône endigué sur les flux de gènes du Rat des moissons, qui est une hypothèse qui a émergé au cours de cette thèse, devrait être étudié plus en détail avec d'autres espèces et d'autres fleuves : cet effet barrière pourrait avoir de grandes conséquences sur la conservation des populations de petits mammifères en général, étant donné que tous les fleuves d'Europe sont endigués sur des milliers de kilomètres cumulés.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aars J. et Ims R.A. 2000. Population dynamic and genetic consequences of spatial density-dependent dispersal in patchy populations. *Am. Nat.* 155 : 252-265.
- Aars J., Dallas J.F., Pieltney S.B., Marshall F., Gow J.L., Telfer S. et Lambin X. 2006. Widespread gene flow and high genetic variability in populations of water voles *Arvicola terrestris* in patchy habitats. *Mol. Ecol.* 15 : 1455-1466.
- Abramov A.V., Meschersky I.G. et Rozhnov V.V. 2009. On the taxonomic status of the harvest mouse *Micromys minutus* (Rodentia: Muridae) from Vietnam. *Zootaxa* 2199 : 58-68.
- Achaz G. 2016. Introduction à la coalescence. <http://www.wabi.snv.jussieu.fr/achaz/coalescence.pdf> : 30 p.
- Aguilar J.P., Crochet J.Y., Hebrard O., Le Strat P., Michaux J., Pedra S. et Sigé B. 2002. Les micromammifères de Mas Rambaut 2, gisement karstique du Pliocène supérieur du Sud de la France. *Géologie de la France* 4 : 17-37.
- Aïn G. et Pautou G. 1969. Carte écologique du Marais de Lavours (Ain). Univ. Grenoble I, Documents pour la Carte de la Végétation des Alpes VII : 25-64.
- Alpaslan F.S., Ünay E. et Ay F. 2010. The rodentia and lagomorpha (Mammalia) from the early Pliocene from İğdeli (Gemerek, Sivas) : biochronological and paleogeographical implications. *Fen. Bilimleri* 31 (1) : 1-29.
- Amori G., Contoli L. et Nappi A. 2008. Fauna d'Italia. Mammalia II. Ed. Calderini 736 p.
- Andersen D.C., Wilson K.R., Miller M.S. et Falck M. 2000. Movement patterns of riparian small mammals during predictable floodplain inundation. *J. Mammalogy* 81 (4)v: 1087-1099.
- Anderson P.K. 1989. Dispersal in rodents: a resident fitness hypothesis. *American Society of Mammalogists' Special Publication* 9 : 1-141.
- Andrzejewski R. 2002. The home-range concept in rodents revised. *Acta Theriologica* 47, Suppl. 1 : 81-101.
- B**aguette M., Blanchet S., Legrand D., Stevens V.M. et Turlure C. 2012. Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews* 88 (2) : 310-326.
- Balčiauskas L., Balčiauskiene L. et Janonyte A. 2012. The influence of spring floods on small mammal communities in the Nemunas River Delta, Lithuania. *Biologia* 67 : 1220-1229.
- Barbault R. 1992. Ecologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution. Ed. Masson : 273 p.
- Batzli G.O. 1977. Population dynamics of the White-footed mouse in floodplain and upland forests. *The American Midland Naturalist* 97 (1) : 18-32.
- Belkhir K., Borsa P., Chikhi L., Raufaste N. et Bonhomme F. 1996-2004. GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France).
- Benhamou S. et Bovet P. 1989. How animals use their environment: a new look at kinesis. *Anim. Behav.* 38 : 375-383.
- Benhamou S. 2011. Dynamic approach to space and habitat use based on biased random bridges. *PLoS ONE* 6: e14592.
- Benhamou S., et Cornélis D. 2010. Incorporating movement behavior and barriers to improve kernel home range space use estimates. *Journal of Wildlife Management* 74 : 1353-1360.
- Bensettiti F., Rameau J.-C. et Chevallier H. (coord.) 2001. « Cahiers d'habitats » Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 1 - Habitats forestiers. MATE/MAP/MNHN. Éd. La Documentation française, Paris, 2 volumes : 339 p. et 423 p.
- Bensettiti F. et Puissauve R. 2015. Résultats de l'évaluation de l'état de conservation des habitats et des espèces dans le cadre de la directive Habitats-Faune-Flore en France. Rapportage « article 17 ». Période 2007-2012. MNHN-SPN, MEDDE, Paris, 204 p.

- Berckmoes V., Scheirs J., Jordaens K., Blust R., Backeljau T. et Verhagen R. 2005. Effects of environmental pollution on microsatellite DNA diversity in Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) populations. *Environmental Toxicology and Chemistry* 24 (11) : 2898-2907.
- Billaud O. 2018. Influence du paysage sur les flux de gènes de deux espèces vivant en sympatrie dans les Alpes françaises : le lièvre d'Europe (*Lepus europaeus*) et le lièvre variable (*Lepus timidus*). Mémoire de Master 2 Expertise Ecologique et Gestion de la Biodiversité, Univ. Aix-Marseille : 44 p.
- Blomqvist D., Pauliny A., Larsson M. et Flodin L.-A. 2010. Trapped in the extinction vortex? Strong genetic effects in a declining vertebrate population. *BMC Evolutionary Biology* 10:33. <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/10/33>
- Blondel J. 1995. Biogéographie, approche écologique et évolutive. Masson, 297 p.
- Bodmer W.F. et Cavalli-Sforza L.L. 1968. A migration matrix model for the study of random genetic drift. *Genetics* 59 : 565-592.
- Böhme W. 1978. *Micromys minutus* (Pallas, 1778) – Zwergmaus. In: Niethammer et Krapp (eds), Handbuch der Säugetiere Europas, Bd 1, Nagetiere I, akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden : 290-304.
- Bonin A., Nicole F., Pompanon F., Miaud C. et Taberlet P. 2007. Population adaptive index: a new method to help measure intraspecific genetic diversity and prioritize populations for conservation. *Conservation Biology* 21 (3) : 697-708.
- Boostra R., Krebs C.J., Boutin S. et Eadie J.M. 1994. Finding mammals using far infrared thermal imaging. *Journal of Mammalogy* 75 (4) : 1063-1068.
- Booth W., Montgomery W.I. et Prodöhl P.A. 2005. Spatial genetic structuring in a vagile species, the European Wood mouse. *Journal of Zoology* 279 : 219-228.
- Bowler D.E. et Benton T.G. 2005. Causes et conséquences of animal dispersal strategies: relating individual behavior to spatial dynamics. *Biological Reviews* 80 : 205-225.
- Bowman J., Jaeger J.A.G. et Fahrig L. 2002. Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. *Ecology* 83 (7) : 2049-2055.
- Börger L., Franconi N., de Michele G., Gantz A., Meschi F., Manica A., Lovari S. et Coulson T. 2006. Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology* 75 : 1393-1405.
- Borowski W. 2003. Habitat selection and home range size of field voles *Microtus agrestis* in Słowiński National Park, Poland. *Acta Theriologica* 48 (3) : 325-333.
- Brandt R. et Macdonald D.W. 2011. To know him is to love him? Familiarity and female preference in the Harvest mouse, *Micromys minutus*. *Animal Behaviour* 82 : 353-358.
- Bryja J., Nesvadbová J., Heroldová M., Jánová E., Losík J. et Tkadlec E. 2005. Common vole (*Microtus arvalis*) population sex ratio: biases and process variation. *Can. J. Zool.* 83 (11) : 1391-1399.
- Burel F. et Baudry J. 1999. Ecologie du paysage - Concepts, méthodes et applications. Tec & Doc Paris, 360 p.
- Burt W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24 (3) : 346-352.
- Buss J. Kirby J. et Smith E. 2009. The impact of radio-transmitters on the Harvest mouse, *Micromys minutus*. Report for Peoples Trust for Endangered Species, 87 p.
- Butet A. 1994. Nutritional conditions and annual fluctuations in *Apodemus sylvaticus* populations. *Russian Journal of Ecology* 25 (2) : 111-119.
- Butet A. et Paillat G. 1998. Insectivores et rongeurs de France : le Rat des moissons – *Micromys minutus* (Pallas, 1771). *Arvicola* 10 (2) : 29-41.
- Butet A. et Spitz F. 2001. Cyclic fluctuations of microtine populations: half a century of research. *La Terre et la Vie* 56 : 353-372.
- C**alenge C. 2015. Home range estimation in R : the adehabitatHR package. <https://cran.r-project.org/web/packages/adehabitatHR>
- Canova L., Maistrello L. et Emiliani D. 1993. Comparative ecology of the Wood mouse *Apodemus sylvaticus* in two differing habitats. *Z. Säugetierkunde* 59 : 193-198.

- Cant E.T., Smith A.D., Reynold D.R. et Osborne J.L. 2005. Tracing butterfly flight paths across the landscape with harmonic radar. *Proc. Royal Soc. B: Biolog. Sci.* 272 (1565) : 785-790.
- Carpenter R.J. 1962. An ecological glossary. Hafner Publishing Company, 306 p.
- Chamberlain M.J. et Leopold B.D. 2003. Effects of a flood on relative abundance and diversity of small mammals in a regenerating bottomland hardwood forest. *The Southwestern Naturalist* 48 (2) : 306-309.
- Chang-Zhu J., Yoshinai K. et Hiroyuki T. 1999. Pliocene and early Pleistocene insectivore and rodent faunas from Dajushan, Qipanshan and Haimao in North China and the reconstruction of the faunal succession from the late Miocene to middle Pleistocene. *J. of Geosciences* 42 (1) : 1-19.
- Cheptou P.-O., Hargreaves A.L., Bonte D. et Jacquemyn H. 2017. Adaptation to fragmentation: evolutionary dynamics driven by human influences. *Phil. Trans. R. Soc. B* 372 : DOI: 10.1098/rstb.2016.0037
- Churchfield S., Hollier J. et Brown V.K. 1997. Community structure and habitat use of small mammals in grasslands of different successional age. *Journal of Zoology*, London 242 : 519-530.
- Cilulko J., Janiszewski P., Bogdaszewski M. et Szczygielska E. 2013. Infrared thermal imaging in studies of wild animals. *Eur. J. Wildl. Res.* 59 : 17-23.
- Clarke M. 1973. Harvest mice in Herfordshire. *Grebe* 1 : 77-80.
- Clobert J., Bagnette M., Benton T.G. et Bullock J.M. 2012. Dispersal ecology and evolution. Oxford University Press, 462 p.
- Corbet G.B. et Harris S. 1991. The handbook of British mammals-Third edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK for The Mammal Society 602 p.
- Coste S., Comolet-Tirman J., Grech G., Poncet L. et Siblet J-Ph. 2010. Stratégie Nationale de Création d'Aires Protégées : Première phase d'étude – Volet Biodiversité. Rapport SPN 2010 / 7 MNHN (SPN) – MEEDDM, Paris : 84 p.
- Coulon A., Cosson J.-F., Angibault J.M., Cargnelutti B., Galan M., Morellet N., Petit E., Aulagnier S. et Hewison A.J. 2004. Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology* 13 : 2841-2850.
- Crawford T. J. 1982. What is a population. In *Evolutionary Ecology*, ed. B. Shorrocks : 135-173.
- Czabán D., Zsebök S., Cserkés T. et Farkas J. 2015. Impact of changing water level on shrew populations in the kis-balaton wetlands, Western Hungary. *Applied Ecology and Environmental Research* 13 (2) : 349-360.
- D**anchin E., Giraldeau L. A. et Cézilly F. 2005. Ecologie comportementale. Ed. Dunod, 637 p.
- Dajoz R. 1975. Précis d'écologie. Ecologie fondamentale et appliquée (3e éd.). Paris, Gauthier-Villars : 1-549.
- Darinot F., Dorez F. et Lerouge A. 2004. Contribution à l'inventaire des micromammifères du Marais de Lavours (Ain). *Le Bièvre* 19 : 3-9.
- Darinot F. et Favier C. 2012. Inondation hivernale et mouvements migratoires au sein d'une population de rat des moissons, *Micromys minutus* (Pallas, 1771). *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon* 83 (9-10) : 235-244.
- Darinot F. 2016. The Harvest mouse (*Micromys minutus* Pallas, 1771) as prey: a literature review. *Folia Zool.* 65 (2) : 117-134.
- Darinot F. 2018. Le Rat des moissons (*Micromys minutus* Pallas 1771) en France – Histoire, écologie, bilan de l'enquête 2013-2017. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Bourges, 167 p. <https://www.sfepm.org/publications.htm>
- Darwin Ch. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray Ed. London, 502 p.
- Davies C.E., Moss D. et Hill M. O. 2004. EUNIS Habitat Classification Revised 2004. European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity, Paris 307 p.
- Den Boer P.J. 1981. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologica* 50 : 39-53.
- De Meeûs T. 2012. Initiation à la génétique des populations naturelles - Application aux parasites et a leurs vecteurs. IRD Ed. 335 p.

- Do C., Waples R.S., Peel D., Macbeth G.M., Tillett B.J. et Ovenden J.R. 2014. NeEstimator V2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data. *Molecular Ecology Resources* 14 (1) : 209-214.
- Drake J.W., Charlesworth B., Charlesworth D. et Crow J.F. 1998. Rates of spontaneous mutations. *Genetics* 148 : 1667-1686.
- Driscoll C.A. et al. 2002. Genomic microsatellites as evolutionary chronometers: a test in Wild cats. *Genome Research* 12 : 414-423.
- Durrer H., Eckl S. et Amrhein V. 2006. Die Zwergmaus (*Micromys minutus*) in der Petite Camargue Alsacienne (Saint-Louis, Haut-Rhin, Frankreich): Inventar und Raumverhalten – mit Kleinsäugeraufnahme. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaften beider Basel* 9 : 123-131.
- E**llegren H. 2004. Microsatellites: simple sequences with complex evolution. *Nature Reviews Genetics* 5 : 435-445.
- Ellis L.M., Molles M.C. et Crawford C.S. 1997. Short-term effects of annual flooding on a population of *Peromyscus leucopus* in a Rio Grande riparian forest of central New Mexico. *American Midland Naturalist* 138 : 260-267.
- Elton C.S. 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *British Journal of Experimental Biology* 2 : 119-163.
- Emmons L.H. et Gentry A.H. 1983. Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile-tailed vertebrates. *The American Naturalist* 121 : 513-524.
- Engelstoft C., Ovasaka K. et Honkanen N. 1999. The harmonic direction finder: a new method for tracking movements of small snakes. *Herpetological Review* 30 (2) : 84-87.
- Epps C.W. et Keyghobadi N. 2015. Landscape genetics in a changing world: disentangling historical and contemporary influences and inferring change. *Molecular Ecology* 24 : 6021-6040.
- Estrada A., Morales-Castilla I., Caplat P. et Early R. 2016. Usefulness of species traits in predicting range shifts. *Trends in Ecology et Evolution* 31 (3) : 190-203.
- F**abre P.H., Pagès M., Musser G.G., Fitriana Y.S., Fjeldsa J., Jennings A. et al., 2013. A new genus of rodent from Wallacea (Rodentia: Muridae: Murinae: Rattini) and its implication for biogeography and indo-pacific rattini systematics. *Zoological Journal of the Linnean Society* 169 : 408-447.
- Fagan W.F. et Holmes E.E. 2006. Quantifying the extinction vortex. *Ecol. Lett.* 9 : 51-60.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34 : 487-515.
- Flowerdew J.R., Hall S.J.G. et Brown J.C. 1977. Small rodents, their habitats, and the effects of flooding at Wicken Fen, Cambridgeshire. *Journal of Zoology, London* 182 : 323-342.
- Forman R.T.T. et Godron M. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley and Sons Ltd., New York. 619 p.
- Frank F. 1957. Zucht und Gefangenschafts – Biologie der Zwergmaus (*Micromys minutus subobscurus* Fritsche). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 22 (1-2) : 44 p.
- Frankham R., Ballou J.D. et Briscoe D.A. 2002. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press 618 p.
- Fretwell S.D. et Lucas H.L. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19 (1) : 16-36.
- Furano A.V., Hayward B.E., Chevret P., Catzeflis F., Usdin K., 1994. Amplification of the ancient murine Lx family of long interspersed repeated DNA occurred during the murine radiation. *J. Mol. Evol.* 38 : 18–27.
- G**aines M.S. et McClenaghan L.R. 1980. Dispersal in small mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11 : 163-96.
- Giannoni S.M., Borghi C.E. et Martínez-Rica J.P. 1994. Swimming ability of the Mediterranean pine vole *Microtus (Terricola) duodecimcostatus*. *Acta theriol.* 39 : 257-265.
- Gilpin M.E. et Soulé M.E. 1986. Minimum viable populations: processes of extinction. In: *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, ed. Soulé, Sinauer Associates, Sunderland : 19-34.

- Golet G.H., Hunt J.W. et Koenig G. 2013. Decline and recovery of small mammals after flooding: Implications for pest management and floodplain community dynamics. *River Research and Applications* 29 (2) : 183-194.
- Goudet J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices Version 2.9.3. <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>
- Graves T.A., Beier P. et Royle A. 2013. Low mutation rate in current approaches using genetic distances produce poor estimates of landscape resistance to interindividual dispersal. *Molecular Ecology* 22 : 3888-3903.
- Griffiths H.I., Kryštufek B. et Reed J.M. 2004. Balkan biodiversity. Pattern and process in the European hotspot. Springer Science Ed. 356 p.
- Greenwood P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28 : 1140-1162.
- Guillot G., Leblois R., Coulon A. et Frantz A.C. 2009. Statistical methods in spatial genetics. *Molecular Ecology* 18 : 4734-4756.
- Gundersen G., Andreassen H.P. et Ims R.A. 2002. Individual and population level determinants of immigration success on local habitat patches: an experimental approach. *Ecol. Lett.* 5 : 294-301.

- H**aberl W. et Kryštufek B. 2003. Spatial distribution and population density of the Harvest mouse *Micromys minutus* in a habitat mosaic at Lake Neusiedl, Austria. *Mammalia* 67 (1) : 355-365.
- Hadow H.H. 1972. Freeze-branding: A permanent marking technique for pigmented mammals. *J. Wildl. Management* 36 : 645-649.
- Haffner M. 1996. A tendon-locking mechanism in two climbing rodents, *Muscardinus avellanarius* and *Micromys minutus* (Mammalia, Rodentia). *Journal of Morphology* 229 : 219-227.
- Hanski I. et Gilpin M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42 : 3-16.
- Hanski I. et Simberloff D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In *Metapopulation Biology. Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press, San Diego : 5-26.
- Hanski I. 2001. Spatially realistic theory of metapopulation ecology. *Naturwissenschaften* 88 : 372-381.
- Hansson L. 1991. Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biol. J. Linn. Soc.* 42 : 89-103.
- Hardersen S. 2007. Telemetry of Anisoptera after emergence, first results (Odonata). *International Journal of Odonatology* 10 : 189-202.
- Harris S. 1979a. The secret life of Harvest mouse. Hamlyn Ed. London 77 p.
- Harris S. 1979b. History, distribution, status and habitat requirements of the Harvest mouse (*Micromys minutus*) in Britain. *Mammal Rev.* 9 (4) : 159-171.
- Heckel G., Burri R., Fink S., Desmet J.-F. et Excoffier L. 2005. Genetic structure and colonization processes in European populations of the Common vole, *Microtus arvalis*. *Evolution* 59 (10) : 2231-2242.
- Hedrick P.W. 2000. *Genetics of Populations*, 2nd ed. Jones and Bartlett, Sudbury, Massachusetts.
- Henderson I.F. et al. 1963. *A dictionary of biological terms*. D. Van Nostrand Company, New York, 640 p.
- Henderson M.T., Merriam G. et Wegner J. 1985. Patchy environments and species survival: chipmunks in an agricultural mosaic. *Biol. Conserv.* 31: 95-105.
- Hickman G.C. 1988. The swimming ability of *Ctenomys fulvus* (Ctenomyidae) and *Spalacopus cyanus* (Octodontidae), with reference to swimming in the other subterranean mammals. *Z. Säugetierk.* 53 : 11-21.
- Hickman G.C. et Machiné C. 1986. Swimming behaviour in six species of African rodents. *Acta Theriol.* 31 : 449-466.
- Hobbs M.T. et Brehme C.S. 2017. An improved camera trap for amphibians, reptiles, small mammals, and large invertebrates. *PLoS ONE* 12(10): e0185026.
- Horáček I. et al., 2013. Late Cenozoic history of the genus *Micromys* (Mammalia, Rodentia) in Central Europe. *PLoS ONE* 8(5): e62498. doi:10.1371/journal.pone.0062498
- Horáček I., Ložek V., Knitlova M. et Juříčková L. 2015. Darkness under candlestick: glacial refugia on mountain

- glaciers. In: Sandra Sazelova, Martin Novak and Alena Mizerova (eds.). *Forgotten times and spaces: New perspectives in paleoanthropological, paleoetnological and archeological studies*. 1st Edition. Brno: Institute of Archeology of the Czech Academy of Sciences; Masaryk University : 363-377.
- Huck M., Davison J. et Roper T. 2008. Comparison of two sampling protocols and four home-range estimators using data from urban badgers *Meles meles*. *Nordic Board for Wildlife Research* : 467-477.
- Ishiwaka R. et Mōri T. 1999. Early development of climbing skills in Harvest mice. *Animal Behaviour* 58 : 203-209.
- Jacob J. 2003. The response of small mammal populations to flooding. *Mammalian Biology* 68 : 102-111.
- Jannett F.J. 1978. The density-dependent formation of extended maternal-families of the Montane vole *Microtus montanus nanus*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 3 : 245-263.
- Jenkins D.G., Brescacin C.R., Duxbury C.V., Elliott J.A., Evans J.A., Grablow K.R., Hillegass M., Lyon B.N. et al. 2007. Does size matter for dispersal distance? *Global Ecology and Biogeography* 16 : 415-425.
- Jiang S.-Y. et Lin Y.K. 2009. Polymorphic microsatellite markers for the Harvest mouse (*Micromys minutus*) in Taiwan. *Taiwania*, 54 (2) : 118-121.
- Jing J., Song X., Yan C., Lu T., Zhang X. et Yue B. 2015. Phylogenetic analyses of the Harvest mouse, *Micromys minutus* (Rodentia: Muridae) based on the complete mitogenome sequences. *Biochemical Systematics and Ecology* 62 : 121-127.
- Jüdes U. 1981. G- and C-band karyotypes of the Harvest mouse, *Micromys minutus*. *Genetica* 54 : 237-239.
- Jung T.S., O'Donovan K.S. et Powell T. 2005. Long-distance movement of a dispersing deer mouse, *Peromyscus maniculatus*, in the Boreal Forest. *Canadian Field-Naturalist* 119 (3) : 451-452.
- Kalinowski S.T. 2004. Counting alleles with rarefaction: Private alleles and hierarchical sampling designs. *Conservation Genetics* 5 : 539-543.
- Keyghobadi N. 2007. The genetic implications of habitat fragmentation for animals. *Can. J. Zool.* 85 : 1049-1064.
- Kimura M. et Weiss G. H. 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics* 49 : 561-576.
- Klinger R. 2006. The interaction of disturbances and small mammal community dynamics in a lowland forest in Belize. *Journal of Animal Ecology* 75 : 1227-1238.
- Koufos G. D. 2006. The Neogene mammal localities of Greece : faunas, chronology and biostratigraphy. *Hellenic Journal of Geosciences* 41 : 183-214.
- Koskela P. et Viro P. 1976. The abundance, autumn migration, population structure and body dimensions of the Harvest mouse in Northern Finland. *Acta Theriol.* 221 : 375-387.
- Krebs C.J. 1994. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper Collins, New York.
- Kubik J. 1952. Die Zwergmaus, *Micromys minutus* Pall., im Naturschutzpark von Bialowieza. *Annales Universitatatis Mariae Curie-Sklodowska, 7c, 7* : 449-495 (en Polonais, résumé en Allemand).
- Laike et al. 2010. Neglect of genetic diversity in implementation of the Convention on Biological Diversity. *Conservation Biology* 24 : 86-88.
- Lambin X., Bretagnolle V. et Yoccoz N. G. 2006. Vole population cycles in northern and southern Europe: is there a need for different explanations for single pattern? *Journal of Animal Ecology* 75 : 340-349.
- Lande R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241 : 1455-1460.
- Lande R. et Barrowclough G. F. 1996. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In *Viable populations for conservation*. Ed. Cambridge University Press 158 p.
- Landguth E.L., Cushman S.A., Schwartz M.K., McKelvey K.S., Murphy M. et Luikart G. 2010. Quantifying the lag time to detect barriers in landscape genetics. *Molecular Ecology* 19 : 4179-4191.

- Lecompte E., Aplin K., Denys C., Catzeflis F., Chades M. et Chevret P. 2008. Phylogeny and biogeography of African Murinae based on mitochondrial and nuclear gene sequences, with a new tribal classification of the subfamily. *BMC Evolutionary Biology, BioMedCentral* 8 : 199.
- Le Galliard J.-F., Rémy A., Ims R.A. et Lambin X. 2012. Patterns and processes of dispersal behavior in arvicoline rodents. *Molecular Ecology* 21 : 505-523.
- Legay J.M. et Debouzie D. 1985. Introduction à une biologie des populations. Paris, Masson Ed. 149 p.
- Le Petitcorps Q. 2016. Impact des inondations sur la structure génétique du Rat des moissons - Définition de locus microsatellites et analyse des populations du marais du Lavours (Ain, France). Rapport de Master 2, Université d'Angers, 38 p.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15 (3) : 237-240.
- Li Y.-C., Korol A.B., Fahima T., Beiles A. et Nevo E. 2002. Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review. *Molecular Ecology* 11 : 2453-2465.
- Lidicker W.Z. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. In *Small Mammals: their productivity and population dynamics* (eds Golley, Petruszewicz et Ryszkowski), Cambridge University Press, London : 103-28.
- Lincoln R.J., Boxshall G.A. et Clark P.F. 1982. A dictionary of ecology, evolution and systematics. Cambridge University Press, 298 p.
- Lövei G.L., Stringer I., Devine C.D. et Cartellieri M. 1997. Harmonic radar – A method using inexpensive tags to study invertebrate movement on land. *New Zealand Journal of Ecology* 21 (2) : 187-193.
- Lin L.K., Ma G.-C., Chen T.H., Lin W.-H., Lee D.-J., Wen P.-Y., Wu S.-H. et Chen M.-C. 2013. Genomic analyses of the Formosan Harvest mouse (*Micromys minutus*) and comparisons to the brown Norway rat (*Rattus norvegicus*) and the house mouse (*Mus musculus*). *Zoology* 116 : 307-315.
- Lindstedt S.L., Miller B.J. et Buskirk S.W. 1986. Home range, time, and body size in mammals. *Ecology* 67 : 413-418.
- M**ac Carley H. 1959. The effect of flooding on a marked population of *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy* 40 : 57-63.
- Mac Cleery R.A., Zweig C.L., Desa M.A., Hunt R., Kitchens W.M. et Percival H.F. 2014. A novel method for camera-trapping small mammals. *Wildlife Society Bulletin*; DOI: 10.1002/wsb.447
- Macdonald D.W. et Tattersall F.T. 2001. *Britain's mammals - the challenge for conservation*. The Wildlife Conservation research Unit, Oxford University.
- Mackenzie C.T. et Iberall T. 1994. *The grasping hand: advances in psychology* (Vol. 104). North-Holland, Amsterdam.
- Maier T.J. 2002. Long-distance movements by female White-footed Mice, *Peromyscus leucopus*, in extensive mixed-wood forest. *Canadian Field-Naturalist* 116 (1) : 108-111.
- Malecot G. 1950. Some probability schemes for the variability of natural populations (french). *Annales de l'Université de Lyon, Sciences, Section A* 13 : 37-60.
- Manel S., Schwartz M.K., Luikart G. et Taberlet P. 2003. Landscape genetics : Combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 18 : 189-197.
- Michaux J.R., Pagès M., Chaval Y. et al., 2010. Revisiting the taxonomy of the Rattini tribe: a phylogeny-based delimitation of species boundaries. *BMC Evolutionary Biology* 10, 184 p.
- Minwer-Barakat R., García-Alix A., Martín-Suárez E. et Frensdenthal M. 2008. *Micromys caesaris*, a new murid (Rodentia, Mammalia) from the late Pliocene of the Guadix basin, southeastern Spain. *J. Paleontol.* 82 (2) : 436-441.
- Montgelard C., Zenboudji S., Ferchaud A.-L., Arnal V. et van Vuuren B. J. 2014. Landscape genetics in mammal. *Mammalia* 78 (2) : 139-157.
- Mohr C.O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist* 37 : 223-249.
- Moritz C. 1994. Defining evolutionary significant units for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 9 : 373-375.

- Munshi-South J. 2012. Urban landscape genetics: canopy cover predicts gene flow between white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) populations in New York City. *Mol. Ecol.* 21 : 1360-1378.
- Musser G., et Carleton M., 2005. Superfamily Muroidea. In mammal species of the world ataxonomic and geographic reference volume 2. 3rd edition. Edited by: Wilson et Reeder, Baltimore, Johns Hopkins university. 894-1531.
- N**athan R., Perry G., Cronin J.T., Strand A.E. et Cain M.L. 2003. Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos* 103 : 261-273.
- Neel M.C., McKelvey K., Ryman N., Lloyd M.W., Short Bull R., Allendorf F.W., Schwartz M.K. et Waples R.S. 2013. Estimation of effective population size in continuously distributed populations: there goes the neighborhood. *Heredity* 111 : 189-199.
- Nicolas V. et Colyn M. 2006. Swimming ability of 5 species of African rainforest Murid rodents in relation to their habitat preferences. *Zoological Studies* 45 (2) : 264-268.
- Noble G.K. 1939. The role of dominance in the social life of birds. *Auk* 56 : 263-273.
- Nordvig K., Reddersen J. et Jensen T.S. 2001. Small mammal exploitation of upper vegetation strata in non-forest mixed farmland habitats. *Mammalian biology* 66 : 129-134.
- O'**Neal M.E., Landis D.A., Rothwell E., Kempel L. et Reinhard D. 2004. Tracking insects with harmonic radar: a case study. *American Entomologist* : 212-218.
- Ostfeld R.S. 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *The American Naturalist* 126 (1) : 1-15.
- Ostfeld R.S. 1990. The ecology of territoriality in small mammals. *Tree* 5 (12) : 411-415.
- P**acifici M., Santini L., Di Marco M., Baisero D., Francucci L., Grottole Marasini G., Visconti P. et Rondinini C. 2013. Generation length for mammals. *Nature Conservation* 5 : 87-94. Doi: 10.3897/natureconservation.5.5734
- Pachinger K. et Haferkorn J. 1998. Comparison of the small mammal communities in floodplain forests of the Danube and Elbe Rivers. *Ekológia* 17 : 11-19.
- Padilla A.V.S. 1999. Untersuchungen zur Öko-Ethologie der Zwergmaus *Micromys minutus* (Pallas 1778). Diss. thesis, Technischen Universität Carolo-Wilhelmina, Braunschweig.
- Pagès M., Chaval Y., Herbreteau V., Waengsothorn S., Cosson J.F., Hugot J.P. et al., 2010. Revisiting the taxonomy of the Rattini tribe: A phylogeny-based delimitation of species boundaries. *BMC Evolutionary Biology* 10, 184 p.
- Pagès M., Fabre P.-H., Chaval Y., Mortelliti A., Nicolas V., Wells K., Michaux J., Lazzari V. 2016. Molecular phylogeny of Southeast Asian arboreal murine rodents. *Zoologica Scripta* 45 (4) : 349-364.
- Peacock M.M. 1997. Determining natal dispersal patterns in a population of North American pikas (*Ochotona princeps*) using direct mark-resight and indirect genetic methods. *Behavioral Ecology* 8 : 340-350.
- Pellet J., Rechsteiner L., Skrivervik A.K., Zürcher J.-F. et Perrin N. 2006. Use of the harmonic direction finder to study the terrestrial habitats of the European tree frog (*Hyla arborea*). *Amphibia-Reptilia* 27 : 138-142.
- Perrow M.R. et Jordan M.J.R. 1992. The influence of agricultural land use upon populations of Harvest mouse (*Micromys minutus* Pallas). Report to TERF, Hoechst UK, East Winch, Norfolk.
- Peterman W.E. 2018. ResistanceGA : An R package for the optimization of resistance surfaces using genetic algorithms. *Methods in Ecology and Evolution* : 1-10.
- Peterman W.E., Connette G.M., Semlitsch R.D. et Eggert L.S. 2014. Ecological resistance surfaces predict fine-scale genetic differentiation in a terrestrial woodland salamander. *Molecular Ecology*, 23 (10) : 2402-2413.
- Petit R.J., El Mousadik A. et Pons O. 2008. Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology* 12 (4) : 844-855.
- Piechocki R. 1958. Die Zwergmaus, *Micromys minutus* Pallas. Neue Brehm-Bücherei, Heft 22, A. Ziemsen Verlag Wittenberg, Lutherstadt.

- Pimm S.L. et Lawton J.H. 1998. Planning for biodiversity. *Science* 279 : 2068-2069.
- Plesner Jensen S. 1996. Juvenile dispersal in relation to adult densities in Wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Acta Theriologica* 41 : 177-186.
- Polunin N. 1967 in Daget P. et Godron M. 1974. Vocabulaire d'écologie. Hachette, 273 p.
- Powell R. A. 2012. Diverse perspectives on mammal home ranges or a home range is more than location densities. *Journal of Mammalogy* 93 (4) : 887-889.
- Powell R.A., et Mitchell M.S. 2012. What is a home range? *Journal of Mammalogy* 93 (4) : 948-958.
- Prunier J.G., Kaufmann B., Léna J.-P., Fenet S., Pompanon F. et Joly P. 2014. A 40-year-old divided highway does not prevent gene flow in the alpine newt *Ichthyosaura alpestris*. *Conserv Genet* 15 : 453-468.
- Q**iang L., Xiao-Ming W. et Zhu-Ding Q. 2003. Pliocene mammalian fauna of Gaotege in Nei Mongol, China. *Vertebra Palasiatica* 41 (2) : 104-114.
- Qiu Z.X. et Qiu Z. D. 1995. Chronological sequence and subdivision of chinese Neogene mammalian faunas. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.* 116 : 41-70.
- Quéré J.-P. et Le Louarn H. 2011. Les Rongeurs de France, faunistique et biologie. Ed. Quae 311 p.
- R**ehmeier R.L., Kaufman G.A. et Kaufman D.W. 2004. Long-distance movements of the Deer mouse in tallgrass prairie. *Journal of Mammalogy* 85 (3) : 562-568.
- Riley J.R. et al. 1996. Tracking bee with harmonic radar. *Nature* 379 : 29-30.
- Riordan P., Lloyd A. et Macdonald D.W. 2009. Do Harvest mouse nest survey results predict population size? Report to People's Trust for Endangered Species, 10 p.
- Ronce O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38 : 231-253.
- Rousset F. 1997. Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. *Genetics* 145 : 1219-1228.
- Rousset F. 2000. Genetic differentiation between individuals. *J. Evol. Biol.* 13 : 58-62.
- Rozier Y. 1999. Contribution à l'étude de la biologie de la conservation de *Maculinea sp.* (*Lepidoptera*, *Lycaenidae*) dans les zones humides de la vallée du Haut-Rhône. Univ. Claude Bernard Lyon I, Thèse Doct., 231 p.
- Rowe F.P. 1958. Some observations on Harvest mice from the corn ricks of a Hampshire farm. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 131 : 320-323.
- Rowe F.P. et Taylor E.J. 1964. The number of Harvest mice (*Micromys minutus*) in corn-ricks. *Proceedings of the Zoological Society of London* 142 : 181-185.
- Ruffer D.G. 1961. Effetc of flooding on a population of mice. *Journal of Mammalogy* 42 (4) : 494-502.
- S**aint-Girons M.-C. 1973. Les mammifères de France et du Bénélux (faune marine exceptée). Doin, Paris 481 p.
- Saint-Girons M.-C. 1981. Notes sur les mammifères de France. XVI. Le Rat des moissons, *Micromys minutus*, et le développement des cultures de maïs. *Mammalia* 45 (4) : 493-496.
- Santini L., Di Marco M., Visconti P., Baisero D., Boitani L. et Rondinini C. 2013. Ecological correlates of dispersal distance in terrestrial mammals. *Hystrix, It. J. Mamm.* 24 (2) : 181-186.
- Santori R.T., Vieira M.V., Rocha-Barbosa O., Magnan-Neto J.A. et Gobbi N. 2008. Water absorption of the fur and swimming behavior of semiaquatic and terrestrial Oryzomine rodents. *Journal of Mammalogy* 89 (5) : 1152-1161.
- Schenk J.J., Rowe K.C. et Steppan S. 2013. Ecological opportunity and incumbency in the diversification of repeated continental colonizations by muroid rodents. *Systematic biology* 62, 837-864.
- Schug M.D., Mackay T.F.C. et Aquadro F.C. 1997. Low mutation rates of microsatellite loci in *Drosophila melanogaster*. *Nature Genetics* 15 : 99-102.

- Schuster A.C., Zimmermann U., Hauer C. et Foerster K. 2017. A behavioural syndrome, but less evidence for a relationship with cognitive traits in a spatial orientation context. *Frontiers in Zoology* 14:19. DOI 10.1186/s12983-017-0204-2
- Seaman D.E., Millsbaugh J.J., Kernohan B.J., Brundige G.C., Raedeke K.J. et Gitzen R.A. 1999. Effects of sample size on kernel home range estimates. *Journal of Wildlife Management* 63 (2) : 739-747.
- Selys-Longchamps E. de, 1839. Etudes de micromammalogie. Paris, 165 p.
- Serrano Padilla A.V. 1998. Untersuchungen zur öko-ethologie der Zwergmaus *Micromys minutus*. Dissertation Dr. rer. Nat., Fakultät der Technischen Universität Carolo-Wilhelmina zu Braunschweig, 114 p.
- Seyfert A.L., Cristescu M.A., Frisse L., Schaack S., Thomas W.K. et Lynch M. 2008. The rate and spectrum of microsatellite mutation in *Caenorhabditis elegans* and *Daphnia pulex*. *Genetics* 178 : 2113-2121.
- Sheppe W. 1965. Dispersal by Swimming in *Peromyscus leucopus*. *Journal of Mammalogy* 46 (2) : 336-337.
- Sheppe W. et Osborne T. 1971. Patterns of use of a floodplain by Zambian mammals. *Ecological Monographs* 41 (3) : 179-205.
- Sheppe W. et Haas P. 1981. The annual cycle of small mammal populations along the Chobe River, Botswana. *Mammalia* 45 : 157-176.
- Signer J., Balkenhol N., Ditmer M. et Fieberg J. 2015. Does estimator choice influence our ability to detect changes in home-range size? *Animal Biotelemetry* 3 : 16.
- Simberloff D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological conservation* 83(3): 247-257.
- Simionescu V. 1971. Studii privind sistemica si variabilitatea geografică a genului *Micromys* Dehne, 1841 (Ord. Rodentia). *Stud. comun. Muz. st. nat. Baciu* : 365-392.
- Slatkin M. 1985. Gene flow in natural populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16 : 393-430.
- Slatkin M. et Barton N.H. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* 43 (7) : 1349-1368.
- Sleptsov M.M. 1947. The biology of *Micromys minutus ussuricus* B.-Ham. (In *Fauna i ekologiya gryzunov 2. Materialy k poznaniyu fauny i flory SSSR, 8''*). Moscow.
- Sordello R., Gaudillat V., Sibley J. P. et Touroult J. 2011. Trame verte et bleue – Critères nationaux de cohérence – Contribution à la définition du critère sur les habitats. Rapport MNHN-SPN. 29 p.
- Spencer W.D. 2012. Home ranges and the value of spatial information. *Journal of Mammalogy* 93: 929-947.
- Spitzenberger F. 1999. *Micromys minutus* (Pallas, 1771). In The atlas of European mammals. Ed. Mitchell-Jones et al., Academic Press, London : 264-265.
- Steen H. 1995. Untangling the causes of disappearance from a local population of root voles, *Microtus oeconomus* - a test of the regional synchrony hypothesis. *Oikos* 73 : 65-72.
- Stenseth N.C. 1983. Causes and consequences of dispersal in small mammals. The Ecology of Animal Movements : 63-101. Oxford: Clarendon Press.
- Stenseth N.C., Bjornstad O.N. et Falck W. 1996. Is spacing behavior coupled with predation causing the microtine density cycle? A synthesis of current process-oriented and pattern-oriented studies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 263 : 1423-1435.
- Steppan S. J., Adkins R. M., Spinks P. Q. et Hale C. 2005. Multigene phylogeny of the old world mice, murinae, reveals distinct geographic lineages and the declining utility of mitochondrial genes compared to nuclear genes. *Mol Phylogenet Evol.* 37 : 370-388.
- Stickel L.F. 1948. Observations of the effect of flood on animals. *Ecology* 29 : 505-507.
- Stock A.D. 1972. Swimming ability in kangaroo rats. *Southwest. Nat.* 17 : 98-99.
- Storch G. 1987. The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia. *Senckenbergiana lethraea* 67 (5/6) : 401-431.
- Strasser E., Fleagle J., Rosenberger A. et Mc Henry H. 1998. Primates locomotion. Recent advances. Springer Science New York 481 p.
- Sulimski A. 1964. Pliocene lagomorpha and rodentia from Weje (Poland). *Acta Paleontologica Polonica* 9 : 149-261.
- Sutherland G.D., Harestad A.S., Price K. et Lertzman K.P. 2000. Scaling of natal dispersal distances in terrestrial

- birds and mammals. *Conservation Ecology*, 4. <http://www.consecol.org/vol4/iss1/art16>
- Swann D.E., Hass C.C., Dalton D.C. et Wolf S.A. 2004. Infrared-triggered cameras for detecting wildlife: an evaluation and review. *Wildlife Society Bulletin* 32 (2) : 357-365.
- T**aylor C.M. et Hall R.J. 2012. Metapopulation models for seasonally migratory animals. *Biol. Lett.* 8 (3) : 477-480.
- Taylor P., Fahrig L. et With K.A. 2006. Landscape connectivity: back to the basics. In *Connectivity Conservation* Cambridge University Press, Cambridge (eds K. Crooks and M. A. Sanjayan) : 29-43.
- Teagle W.G. 1964. The Harvest mouse in the London area. *London Natur.* 43 : 136-149.
- Teerink B.J. 2003. Hair of West European mammals. Cambridge University Press, 233 p.
- Tegowska E. 1991. Stabilization of the brain temperature in mammals of different body size under various ambient temperatures. *Acta theriol.* 36 : 179-186.
- Telfer S., Piertney S., Dallas J. et al. 2003. Parentage assignment detects frequent and large-scale dispersal in water voles. *Molecular Ecology* 12 : 1939-1949.
- Tew T.E. 1979. The ecology of Wood mice (*Apodemus sylvaticus*) on arable farmland. *Journal of Zoology* 188 (3) : 357-377.
- Thibault K.M. et Brown J.H. 2008. Impact of an extreme climatic event on community assembly. *PNAS* 105 (9) : 3410-3415.
- Trout R.C. 1976. An ecological study of populations of wild Harvest mice (*Micromys minutus soricinus* Hermann). Unpubl. Ph.D. Thesis, Univ. London. 468 p.
- Trout R.C. 1978a. A review of studies on population of wild Harvest mice (*Micromys minutus* Pallas). *Mammal Rev.* 8 (4) : 143-158.
- Trout R.C. 1978b. A review of studies on captive Harvest mice (*Micromys minutus* Pallas). *Mammal Rev.* 8 (4) : 159-175.
- Turner M.G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20 : 171-197.
- U**ICN. 2012. Catégories et Critères de la Liste rouge de l'UICN : Version 3.1. Deuxième édition. Gland, Suisse et Cambridge, Royaume-Uni : 32 p.
- V**asileiadou K., Konidaris G. et Koufos G.D. 2012. New data on the micromammalian locality of Kessani (Thrace, Greece) at the Mio-Pliocene boundary. *Paleobiodiversity and Paleoenvironments* 92 (2) : 211-237.
- W**arner L.J. et Batt G.T. 1976. Some simple methods for recording wild Harvest mouse (*Micromys minutus*) distribution and activity. *Journal of Zoology* 179 : 226-229.
- Waples R.S. et Gaggiotti O. 2006. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology* 15 : 1419-1439.
- Waser P.M., Nichols K.M. et Hadfield J.D. 2013. Fitness consequences of dispersal: Is leaving home the best of a bad lot? *Ecology* 94 (6) : 1287-1295.
- Wegner J.F. et Merriam G. 1979. Movements by birds and small mammals between a wood and adjoining farmland habitats. *Journal of Applied Ecology* 16(2) : 349-357.
- Wessels W. 2009. Miocene rodent evolution and migration Muroidea from Pakistan, Turkey and Northern Africa. *Geologica Ultraiectina* 307 : 1-290.
- West M.J. 1990. Stereological studies of the hippocampus : a comparison of the hippocampal subdivisions of diverse species including hedgehogs, laboratory rodents, wild mice and men. *Prog Brain Res.* 83 : 13-36.
- Williams D.J. 2015. Surrey Harvest mouse project report for People's Trust for Endangered Species. Surrey Wildlife Trust, 16 p.
- Wilson Don E., Lacher T.E., Mittermeier R.A. 2016. Handbook of the Mammals of the world - Volume 6 Lagomorphs and Rodents I. Lynx Edicions, Barcelona : 987 p.

- Wijnhoven S., van der Velde G., Leuven R.S.E.W. et Smits A.J.M. 2006. Modelling recolonisation of heterogenous river floodplain by small mammals. *Hydrobiologia* 565 : 135-152.
- White G.G. et Garrott R.A. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, New York 382 p.
- Wilcox B.A. et Murphy D.D. 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *American Naturalist* 125 : 879-887.
- Williams A.K., Ratnaswamy M.J. et Renken R.B. 2001. Impacts of a flood on small mammal populations of lower Missouri River floodplain forests. *American Midland Naturalist* 146 : 217-221.
- Wilson E.O. (dir.) et Peter F.M. 1988. Biodiversity. National Academy Press, Washington, 521 p.
- Wilson G.A. et Rannala B. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* 163 : 1177-1191.
- Wolff J.O. 1993. Why are female small mammals territorial? *Oikos* 68 (2) : 364-370.
- Worton B.J. 1987. A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling* 38 : 277-298.
- Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16 : 97-159.
- Wright S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28 : 114.
- Wright S. 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics* 31 : 39-59.
- Wright S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugenics* 15 : 323-354.
- Wright S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to system of mating. *Evolution* 19 : 395-420.
- X**iao-Ming W., Zhu-Ding Q., Qiang L., Tomida Y., Kimura Y., Tseng Z.J. et Hong-Jiang W. 2009. A new early to late fossiliferous region in central Nei Mongol. *Vertebrata Palasiatica* 47 (2) : 111-134.
- Y**lönen H., Pech R. et Davis S. 2003. Heterogeneous landscapes and the role of refuge on the population dynamics of a specialist predator and its prey. *Evolutionary Ecology* 17 (4) : 349-369.
- Yasuda S.P., Vogel P., Tsuchiya K., Han S.-H., Lin L.-K. et Suzuki H. 2005. Phylogeographic patterning of mtDNA in the widely distributed Harvest mouse (*Micromys minutus*) suggests dramatic cycles of range contraction and expansion during the mid- to late Pleistocene. *Can. J. Zool.* 83 : 1411-1420.
- Z**hang M., Wang K., Wang Y., Guo C., Li B. et Huang H. 2007. Recovery of a rodent community in a agro-ecosystem after flooding. *Journal of Zoology* 272 : 138-147.
- Zhaoqun Z. et Liping L. 2005. The Late Neogene mammal biochronology in the Loess Plateau, China. *Annales de Paléontologie* 91 (3) : 257-266.
- Zima J. 1983. Chromosomes of the Harvest mouse, *Micromys minutus*, from the Danube Delta (Muridae, Rodentia). *Folia Zoologica* 32 (1) : 19-22.

ANNEXES

Chapitre C. II. 2. Effet des inondations sur les déplacements individuels

a) Tableau général des captures de *Micromys minutus* de 2012 à 2018

Il faut ajouter 0,146 m à toutes les valeurs du niveau de la nappe issues du piézomètre automatique, pour obtenir le niveau de l'eau moyen dans la grille de pièges mise en place pour les sessions de CMR.

Date	Niveau de la nappe (m)	n captures de <i>M. minutus</i>	n pièges	n capt/pièges	Habitat
15/05/2012	-0,15	0	26	0,00	prés + roselière
16/05/2012	-0,16	9	35	0,26	prés + roselière
17/05/2012	-0,18	2	35	0,06	prés + roselière
18/05/2012	-0,15	4	35	0,11	prés + roselière
19/05/2012	-0,18	4	35	0,11	prés + roselière
20/05/2012	-0,19	4	35	0,11	prés + roselière
21/05/2012	-0,03	2	72	0,03	prés + roselière
22/05/2012	-0,03	3	72	0,04	prés + roselière
23/05/2012	-0,03	0	72	0,00	prés + roselière
24/05/2012	-0,04	4	72	0,06	prés + roselière
25/05/2012	-0,06	2	72	0,03	prés + roselière
26/05/2012	-0,10	1	72	0,01	prés + roselière
27/05/2012	-0,08	1	72	0,01	prés + roselière
28/05/2012	-0,13	1	72	0,01	prés + roselière
29/05/2012	-0,18	2	72	0,03	prés + roselière
30/05/2012	-0,23	2	72	0,03	prés + roselière
31/05/2012	-0,25	0	72	0,00	prés + roselière
01/06/2012	-0,29	1	72	0,01	prés + roselière
02/06/2012	-0,34	0	72	0,00	prés + roselière
03/06/2012	-0,06	0	72	0,00	prés + roselière
04/06/2012	-0,05	0	72	0,00	prés + roselière
05/06/2012	-0,08	1	68	0,01	prés + roselière
06/06/2012	-0,06	1	68	0,01	prés + roselière
07/06/2012	-0,10	1	68	0,01	prés + roselière
08/06/2012	-0,03	5	68	0,07	prés + roselière
09/06/2012	-0,05	0	68	0,00	prés + roselière
10/06/2012	-0,06	1	68	0,01	prés + roselière
11/06/2012	-0,03	10	68	0,15	prés + roselière
12/06/2012	0,04	7	68	0,10	prés + roselière
13/06/2012	0,15	2	68	0,03	prés + roselière
25/06/2012	-0,20	1	68	0,01	roselière
26/06/2012	-0,23	1	68	0,01	roselière
27/06/2012	-0,27	9	68	0,13	roselière
28/06/2012	-0,33	4	68	0,06	roselière
29/06/2012	-0,39	5	68	0,07	roselière
30/06/2012	-0,45	2	68	0,03	roselière

Date	Niveau de la nappe (m)	n captures de <i>M. minutus</i>	n pièges	n capt/pièges	Habitat
10/07/2012	-0,14	1	68	0,01	roselière
11/07/2012	-0,20	2	68	0,03	roselière
12/07/2012	-0,26	3	68	0,04	roselière
13/07/2012	-0,30	6	68	0,09	roselière
14/07/2012	-0,16	6	68	0,09	roselière
23/07/2012	-0,64	4	68	0,06	roselière
24/07/2012	-0,67	6	68	0,09	roselière
25/07/2012	-0,69	6	68	0,09	roselière
26/07/2012	-0,72	10	68	0,15	roselière
27/07/2012	-0,75	14	68	0,21	roselière
28/07/2012	-0,77	14	68	0,21	roselière
15/10/2012	-0,03	0	40	0,00	pré
16/10/2012	-0,04	5	40	0,13	pré
17/10/2012	-0,05	7	40	0,18	pré
18/10/2012	-0,05	4	40	0,10	pré
19/10/2012	-0,06	4	40	0,10	pré
14/05/2013	-0,09	0	80	0,00	roselière
15/05/2013	-0,05	0	80	0,00	roselière
16/05/2013	-0,02	0	80	0,00	roselière
17/05/2013	-0,03	0	80	0,00	roselière
18/05/2013	-0,03	0	80	0,00	roselière
19/05/2013	-0,03	0	80	0,00	roselière
20/05/2013	-0,04	0	80	0,00	roselière
11/06/2013	-0,07	1	160	0,01	roselière
12/06/2013	-0,11	5	160	0,03	roselière
13/06/2013	-0,17	5	160	0,03	roselière
14/06/2013	-0,14	3	160	0,02	roselière
15/06/2013	-0,20	7	160	0,04	roselière
16/06/2013	-0,24	5	160	0,03	roselière
17/06/2013	-0,29	1	160	0,01	roselière
18/06/2013	-0,35	5	160	0,03	roselière
19/06/2013	-0,38	0	160	0,00	roselière
20/06/2013	-0,10	1	160	0,01	roselière
21/06/2013	-0,16	4	160	0,03	roselière
22/06/2013	-0,24	3	160	0,02	roselière
23/06/2013	-0,28				
24/06/2013	-0,30	1	160	0,01	roselière
25/06/2013	-0,34	15	160	0,09	roselière
26/06/2013	-0,42	17	160	0,11	roselière
27/06/2013	-0,46	12	160	0,08	roselière
28/06/2013	-0,48	17	160	0,11	roselière
29/06/2013	-0,25	7	160	0,04	roselière
30/06/2013	-0,29	10	160	0,06	roselière

Date	Niveau de la nappe (m)	n captures de <i>M. minutus</i>	n pièges	n capt/pièges	Habitat
01/07/2013	-0,39	12	160	0,08	roselière
02/07/2013	-0,49	7	160	0,04	roselière
03/07/2013	-0,41	6	160	0,04	roselière
04/07/2013	-0,43	5	160	0,03	roselière
05/07/2013	-0,53	4	160	0,03	roselière
23/07/2013	-0,94	8	160	0,05	roselière
24/07/2013	-0,80	11	160	0,07	roselière
25/07/2013	-0,80	11	160	0,07	roselière
26/07/2013	-0,82	13	160	0,08	roselière
27/07/2013	-0,85	21	160	0,13	roselière
28/07/2013	-0,90	16	160	0,10	roselière
29/07/2013	-0,05	13	160	0,08	roselière
30/07/2013	-0,05	14	160	0,09	roselière
31/07/2013	-0,08	15	160	0,09	roselière
01/08/2013	-0,13	16	160	0,10	roselière
02/08/2013	-0,18	17	160	0,11	roselière
20/08/2013	-0,70	21	160	0,13	roselière
21/08/2013	-0,74	19	160	0,12	roselière
22/08/2013	-0,76	33	160	0,21	roselière
23/08/2013	-0,79	31	160	0,19	roselière
24/08/2013	-0,79	39	160	0,24	roselière
25/08/2013	-0,78	32	160	0,20	roselière
26/08/2013	-0,79	33	160	0,21	roselière
27/08/2013	-0,80	28	160	0,18	roselière
28/08/2013	-0,82	30	160	0,19	roselière
29/08/2013	-0,84	36	160	0,23	roselière
30/08/2013	-0,85	19	160	0,12	roselière
23/09/2013	-0,36	53	160	0,33	roselière
24/09/2013	-0,39	30	160	0,19	roselière
25/09/2013	-0,43	50	160	0,31	roselière
26/09/2013	-0,46	44	160	0,28	roselière
27/09/2013	-0,49	29	160	0,18	roselière
29/10/2013	0,02	15	40	0,38	lisière roselière
30/10/2013	0,02	5	40	0,13	lisière roselière
31/10/2013	0,01	10	80	0,13	lisière roselière + pré
01/11/2013	0,00	9	80	0,11	lisière roselière + pré
02/11/2013	0,02	20	80	0,25	lisière roselière + pré
03/11/2013	0,05	3	40	0,08	pré
04/11/2013	0,25	0	40	0,00	pré
16/11/2013	0,05	0	20	0,00	pré
17/11/2013	0,02	1	20	0,05	pré
18/11/2013	0,02	0	20	0,00	pré
19/11/2013	0,02	1	20	0,05	pré

Date	Niveau de la nappe (m)	n captures de <i>M. minutus</i>	n pièges	n capt/pièges	Habitat
20/11/2013	0,04	4	20	0,20	pré
21/11/2013	0,04	0	20	0,00	pré
22/11/2013	0,04	0	20	0,00	pré
23/11/2013	0,04	0	20	0,00	pré
24/11/2013	0,03	3	20	0,15	pré
29/03/2014	-0,06	0	50	0,00	pré + roselière
30/03/2014	-0,07	1	50	0,02	pré + roselière
31/03/2014	-0,08	1	50	0,02	pré + roselière
01/04/2014	-0,09	6	128	0,05	pré + roselière
02/04/2014	-0,10	10	128	0,08	pré + roselière
03/04/2014	-0,10	9	128	0,07	pré + roselière
23/04/2014	-0,23	7	128	0,05	pré + roselière
24/04/2014	-0,26	16	128	0,13	pré + roselière
25/04/2014	-0,27	20	128	0,16	pré + roselière
01/07/2014	-0,57	40	340	0,12	roselière
02/07/2014	-0,58	33	340	0,10	roselière
03/07/2014	-0,56	34	340	0,10	roselière
04/07/2014	-0,58	40	340	0,12	roselière
05/07/2014	-0,45	28	340	0,08	roselière
06/07/2014	-0,48	25	340	0,07	roselière
07/07/2014	-0,41	26	340	0,08	roselière
08/07/2014	-0,20	26	340	0,08	roselière
09/07/2014	-0,11	21	340	0,06	roselière
24/07/2014	0,11	28	340	0,08	roselière
25/07/2014	0,03	37	340	0,11	roselière
26/07/2014	-0,03	41	340	0,12	roselière
27/07/2014	-0,05	44	340	0,13	roselière
28/07/2014	-0,05	38	340	0,11	roselière
29/07/2014	-0,02	10	340	0,03	roselière
30/07/2014	-0,02				
31/07/2014	-0,03	61	340	0,18	roselière
01/08/2014	-0,06	71	340	0,21	roselière
02/08/2014	-0,06	47	340	0,14	roselière
19/08/2014	-0,08	40	340	0,12	roselière
20/08/2014	-0,11	57	340	0,17	roselière
21/08/2014	-0,14	57	340	0,17	roselière
22/08/2014	-0,18	55	340	0,16	roselière
23/08/2014	-0,20	64	340	0,19	roselière
24/08/2014	-0,23	57	340	0,17	roselière
25/08/2014	-0,25	37	340	0,11	roselière
26/08/2014	-0,03	46	340	0,14	roselière
27/08/2014	-0,06	37	340	0,11	roselière

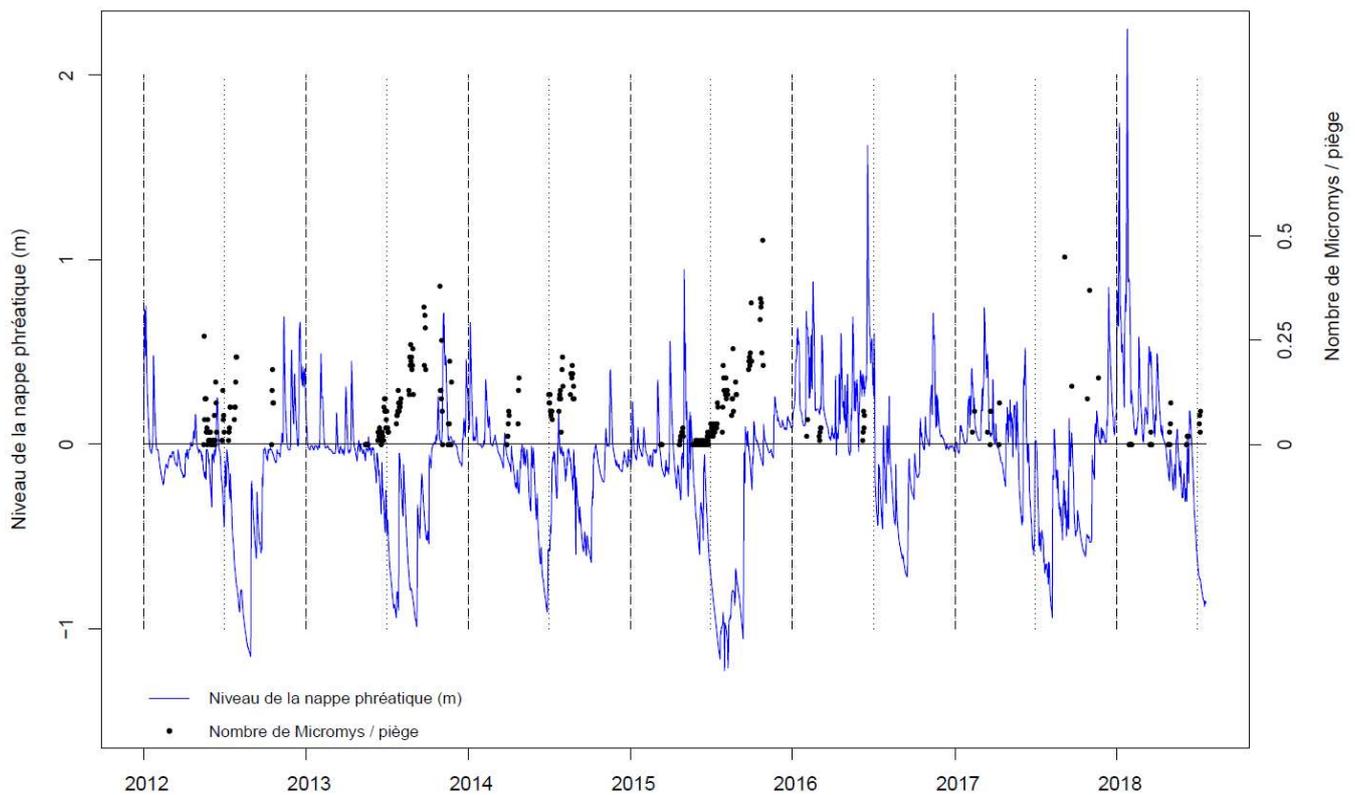
Date	Niveau de la nappe (m)	n captures de <i>M. minutus</i>	n pièges	n capt/pièges	Habitat
10/03/2015	-0,06	0	60	0,00	roselière
11/03/2015	-0,08	0	60	0,00	roselière
12/03/2015	-0,11	0	60	0,00	roselière
13/03/2015	-0,13	0	60	0,00	roselière
21/04/2015	-0,20	0	100	0,00	prés + roselière
22/04/2015	-0,23	0	100	0,00	prés + roselière
23/04/2015	-0,27	1	100	0,01	prés + roselière
24/04/2015	-0,30	2	100	0,02	prés + roselière
27/04/2015	-0,07	3	100	0,03	prés + roselière
28/04/2015	-0,05	3	100	0,03	prés + roselière
29/04/2015	-0,08	4	100	0,04	prés + roselière
30/04/2015	-0,13	2	100	0,02	prés + roselière
21/05/2015	-0,03	0	90	0,00	roselière
22/05/2015	-0,10	0	90	0,00	roselière
23/05/2015	-0,17	0	90	0,00	roselière
24/05/2015	-0,23	0	90	0,00	roselière
25/05/2015	-0,23	0	90	0,00	roselière
26/05/2015	-0,27	0	90	0,00	roselière
27/05/2015	-0,33	0	90	0,00	roselière
28/05/2015	-0,37	1	90	0,01	roselière
29/05/2015	-0,41	0	90	0,00	roselière
30/05/2015	-0,40	1	90	0,01	roselière
31/05/2015	-0,45	0	90	0,00	roselière
01/06/2015	-0,47	0	90	0,00	roselière
02/06/2015	-0,49	0	110	0,00	prés + roselière
03/06/2015	-0,52	0	110	0,00	prés + roselière
04/06/2015	-0,55	1	110	0,01	prés + roselière
05/06/2015	-0,57	0	110	0,00	prés + roselière
10/06/2015	-0,34	1	110	0,01	prés + roselière
11/06/2015	-0,37	0	110	0,00	prés + roselière
12/06/2015	-0,40	0	110	0,00	prés + roselière
13/06/2015	-0,41	1	110	0,01	prés + roselière
14/06/2015	-0,52	0	110	0,00	prés + roselière
18/06/2015	-0,13	1	110	0,01	prés + roselière
19/06/2015	-0,20	0	110	0,00	prés + roselière
20/06/2015	-0,26	0	110	0,00	prés + roselière
23/06/2015	-0,42	2	110	0,02	prés + roselière
24/06/2015	-0,48	3	110	0,03	prés + roselière
25/06/2015	-0,52	1	110	0,01	prés + roselière
26/06/2015	-0,57	0	110	0,00	prés + roselière
27/06/2015	-0,61	2	110	0,02	prés + roselière
28/06/2015	-0,64	3	110	0,03	prés + roselière

Date	Niveau de la nappe (m)	n captures de <i>M. minutus</i>	n pièges	n capt/pièges	Habitat
29/06/2015	-0,66	2	110	0,02	prés + roselière
30/06/2015	-0,69	3	110	0,03	prés + roselière
01/07/2015	-0,71	6	110	0,05	prés + roselière
02/07/2015	-0,74	3	110	0,03	prés + roselière
03/07/2015	-0,76	4	110	0,04	prés + roselière
06/07/2015	-0,83	5	218	0,02	prés + roselière
07/07/2015	-0,85	8	218	0,04	prés + roselière
08/07/2015	-0,88	10	218	0,05	prés + roselière
09/07/2015	-0,90	9	218	0,04	prés + roselière
10/07/2015	-0,92	7	218	0,03	prés + roselière
13/07/2015	-0,98	8	218	0,04	prés + roselière
14/07/2015	-1,01	9	218	0,04	prés + roselière
15/07/2015	-1,03	10	218	0,05	prés + roselière
16/07/2015	-1,05	21	218	0,10	prés + roselière
17/07/2015	-1,07	20	218	0,09	prés + roselière
27/07/2015	-0,98	6	218	0,03	prés + roselière
28/07/2015	-0,98	20	218	0,09	prés + roselière
29/07/2015	-0,91	41	218	0,19	prés + roselière
30/07/2015	-0,97	35	218	0,16	prés + roselière
31/07/2015	-0,97	29	218	0,13	prés + roselière
03/08/2015	-0,98	26	218	0,12	prés + roselière
04/08/2015	-0,99	34	218	0,16	prés + roselière
05/08/2015	-1,00	23	218	0,11	prés + roselière
06/08/2015	-1,02	28	218	0,13	prés + roselière
07/08/2015	-1,05	29	218	0,13	prés + roselière
08/08/2015	-1,09	27	218	0,12	prés + roselière
17/08/2015	-0,82	16	218	0,07	prés + roselière
18/08/2015	-0,80	24	218	0,11	prés + roselière
19/08/2015	-0,79	23	218	0,11	prés + roselière
20/08/2015	-0,80	50	218	0,23	prés + roselière
21/08/2015	-0,80	18	218	0,08	prés + roselière
26/08/2015	-0,67	32	218	0,15	prés + roselière
27/08/2015	-0,69	27	218	0,12	prés + roselière
28/08/2015	-0,72	26	218	0,12	prés + roselière
24/09/2015	0,00	36	200	0,18	prés + roselière
25/09/2015	-0,03	39	200	0,20	prés + roselière
26/09/2015	-0,05	41	200	0,21	prés + roselière
27/09/2015	-0,08	37	200	0,19	prés + roselière
28/09/2015	-0,11	44	200	0,22	prés + roselière
29/09/2015	-0,15	39	200	0,20	prés + roselière
30/09/2015	-0,19	67	200	0,34	prés + roselière

Date	Niveau de la nappe (m)	n captures de <i>M. minutus</i>	n pièges	n capt/pièges	Habitat
01/10/2015	-0,23	39	200	0,20	prés + roselière
20/10/2015	-0,05	59	200	0,30	prés + roselière
21/10/2015	-0,06	69	200	0,35	prés + roselière
22/10/2015	-0,07	66	200	0,33	prés + roselière
23/10/2015	-0,08	68	200	0,34	prés + roselière
24/10/2015	-0,09	44	200	0,22	prés + roselière
26/10/2015	-0,11	98	200	0,49	prés + roselière
27/10/2015	-0,12	37	200	0,19	prés + roselière
02/02/2016	0,64	2	100	0,02	roselière
04/02/2016	0,63	6	100	0,06	roselière
01/03/2016	0,17	2	120	0,02	prés + roselière
02/03/2016	0,16	1	120	0,01	prés + roselière
03/03/2016	0,19	3	120	0,03	prés + roselière
04/03/2016	0,21	5	120	0,04	prés + roselière
05/03/2016	0,19	5	120	0,04	prés + roselière
07/06/2016	0,38	1	120	0,01	roselière
08/06/2016	0,30	3	120	0,03	roselière
09/06/2016	0,37	9	120	0,08	roselière
10/06/2016	0,33	5	120	0,04	roselière
11/06/2016	0,26	8	120	0,07	roselière
09/02/2017	0,34	1	40	0,03	roselière
14/02/2017	0,17	3	40	0,08	roselière
15/02/2017	0,11				
15/03/2017	0,49	1	40	0,03	roselière
21/03/2017	0,05	0	40	0,00	roselière
22/03/2017	0,04	3	40	0,08	roselière
23/03/2017	0,06	3	40	0,08	roselière
10/04/2017	-0,03	0	40	0,00	roselière
11/04/2017	-0,05	4	40	0,10	roselière
05/09/2017	-0,25	18	40	0,45	roselière
21/09/2017	0,06	5	37	0,14	roselière
26/10/2017	-0,49	4	38	0,11	roselière
31/10/2017	-0,53	14	38	0,37	roselière

Date	Niveau de la nappe (m)	n captures de <i>M. minutus</i>	n pièges	n capt/pièges	Habitat
20/11/2017	0,05	6	38	0,16	roselière
28/01/2018	0,89	0	40	0,00	roselière
29/01/2018	0,88	0	40	0,00	roselière
30/01/2018	0,72	0	40	0,00	roselière
31/01/2018	0,58	0	40	0,00	roselière
01/02/2018	0,22	0	40	0,00	roselière
02/02/2018	0,29	0	40	0,00	roselière
03/02/2018	0,27	0	40	0,00	roselière
16/03/2018	0,43	0	40	0,00	roselière
17/03/2018	0,50	0	40	0,00	roselière
18/03/2018	0,50	1	40	0,03	roselière
19/03/2018	0,45	0	40	0,00	roselière
20/03/2018	0,37	0	40	0,00	roselière
26/04/2018	-0,14	0	40	0,00	roselière
27/04/2018	-0,17	0	40	0,00	roselière
28/04/2018	-0,19	0	40	0,00	roselière
29/04/2018	-0,20	1	40	0,03	roselière
30/04/2018	-0,03	0	40	0,00	roselière
01/05/2018	-0,03	2	40	0,05	roselière
02/05/2018	-0,06	4	40	0,10	roselière
06/06/2018	-0,30	0	60	0,00	prés + roselière
07/06/2018	-0,31	0	60	0,00	prés + roselière
08/06/2018	0,05	1	60	0,02	prés + roselière
09/06/2018	-0,06	1	60	0,02	prés + roselière
10/06/2018	-0,14	1	60	0,02	prés + roselière
11/06/2018	-0,21	1	60	0,02	prés + roselière
05/07/2018	-0,72	3	60	0,05	prés + roselière
06/07/2018	-0,73	4	60	0,07	prés + roselière
07/07/2018	-0,73	2	60	0,03	prés + roselière
08/07/2018	-0,74	5	60	0,08	prés + roselière

b) Evolution du nombre de captures en fonction des inondations



Evolution du taux de capture des Rats des moissons, de 2012 à 2018, en fonction du niveau de la nappe phréatique dans la station n°1 du marais de Lavours.

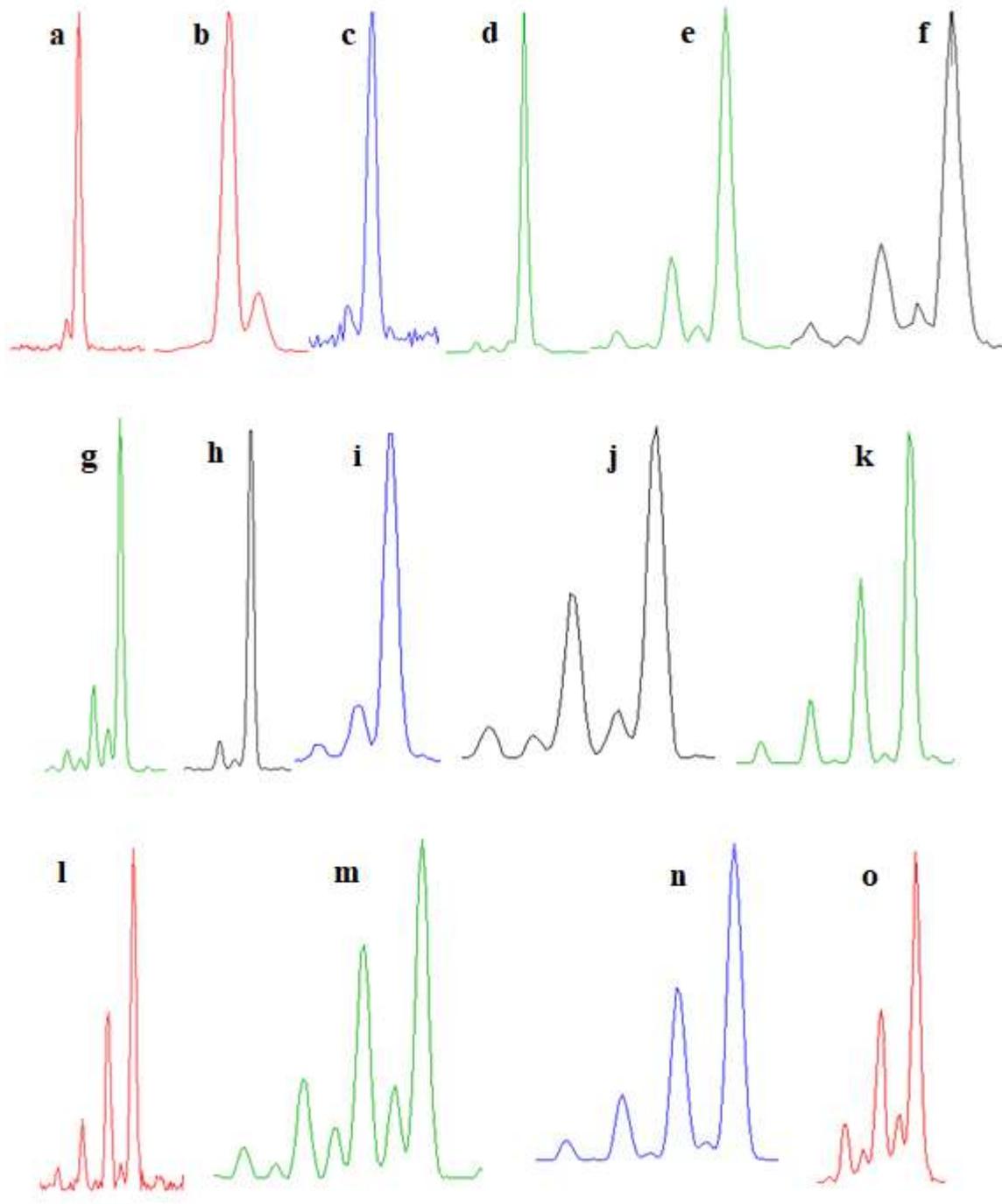
Chapitre C. III. Structure génétique d'une population de Rat des moissons

a) Caractéristiques des 15 loci microsatellites

Caractéristiques des 15 locus microsatellites polymorphes pour *Micromys minutus* incluant les multiplexes PCR et les multiplexes post-PCR (Le Petitcorps 2016).

	Locus	Motif	Séquences des amorces PCR (5'-3')	T _a (°C)	Colorant	Taille des allèles (bp)
Multiplexe post PCR-1	Multiplexe PCR-1	Mm21	(AC) ₁₆ F: ATGGGACCAATCTCATGGAA R: TCCTACTAACATTTGTCTGTCATT	50	NED	190-202
		Mm4	(TGTT) ₅ F: TTAGCCTCAGCTGGCACTTT R: TGCAAATGCTTGCTTGTAG	50	PET	94-106
	Monoplexe	Mm20	(CA) ₁₇ F: TGAGGAGCACTGGAGTTGAT R: TGCTCAAGCTTTAATTCATGC	50	VIC	169-175
	Monoplexe	Mm38	(CT) ₇ F: AGTGCACAATTTGAAACGGA R: CCCAGTGGCCAATAGACTGT	48	FAM	109-113
Multiplexe post PCR-2	Multiplexe PCR-2	Mm3	(GGAG) ₅ F: CAAAACCCATTACCGACCAG R: GACAGCAATGCATAGAGCCA	52	PET	119-239
		Mm23	(TG) ₁₅ F: AACCACTGACAGCAGCGAG R: AAAACGTAGTCTCAAAGTTACAAACA	52	VIC	83-97
	Multiplexe PCR-3	MM-B03	(TG) ₅ GTA(TG) ₁₁ F: TCCCTTCTGCTTTCACATCA R: CCACAGAGTGTCTCTATTGCAG	61	NED	158-170
		MM-C02	(TG) ₁₇ GTA(TG) ₅ F: GCCTCCCATTTTTACAGTC R: AGGCTTCTCGTTCAAGACA	61	VIC	210-230
		MM-E04	(GT) ₇ F: CGGGGATCTTCTTCTTTACG R: AGTTCCACATGCTTCAGCTACG	61	PET	316-340
Monoplexe	Mm10	(CTT) ₆ F: TGA CTCTCCCAACACCTC R: CGAAGAAAAAGAAGAAAGAAAA	52	FAM	196-279	
Multiplexe post PCR-3	Multiplexe PCR-4	MM-F03	(TG) ₃ C(TG) ₁₆ F: GCCAGTCTGAGACCCTTGG R: TCTTTGCCATCAATGTAGAGCTTGCAGC	57	FAM	119-145
		MM-H04	(TG) ₂₃ F: AGTCTTCATAATCAACCTCATGGT R: AATCCTCAGTTATTAGTGCATGTGC	57	PET	102-122
		Mm28	(TG) ₉ F: CTCGCCGTACTTTGAAGAGG R: CGTGGCTTAGCCTTAGAGCA	57	NED	183-187
	Monoplexe	MM-E05	(GT) ₂₁ F: CACTGTTAAGTTCATCTGTGGTTG R: TCTTTGCTGAGGAATGAGACTGGTCT	57	VIC	222-254
	Monoplexe	Mm12	(TGC) ₆ F: TCAGGGTGCCTGTTCCATA R: GAGGAGGAAGAGAAAGGGGA	58	VIC	93-97

Electrophérogrammes des 15 loci microsatellites utilisés pour les analyses génétiques des 309 Rats des moissons de cette étude (Le Petitcorps 2016) : (a) Mm3, (b) Mm4, (c) Mm10, (d) Mm12, (e) Mm20, (f) Mm21, (g) Mm23, (h) Mm28, (i) Mm38, (j) MM-B03, (k) MM-C02, (l) MM-E04, (m) MM-E05, (n) MM-F03 et (o) MM-H04.



b) Détail des simulations de génotypes avec Fastsimcoal

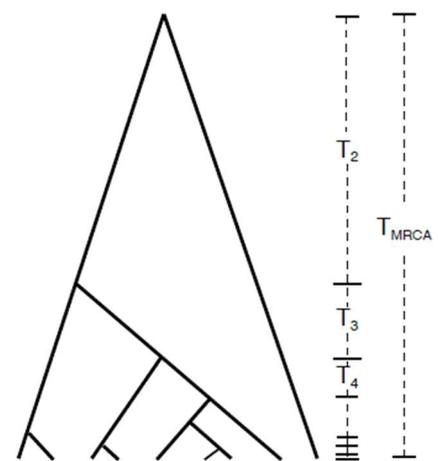
1. Objectif des simulations

L'objectif des simulations est de mettre en évidence un possible effet barrière des aménagements du Rhône sur la différenciation génétique (F_{ST}) entre les populations de Lavours et de Chautagne.

- **Méthode**

Je simule des génotypes par coalescence selon le modèle de deux populations historiques qui échangeaient des gènes avec un certain taux de migration et qui se séparent en deux populations complètement isolées à la suite de la mise en place d'une barrière. On calcule le F_{ST} entre ces deux populations à différents pas de temps correspondant à des âges de barrière variables et on recherche la barrière qui génère un F_{ST} identique à celui observé aujourd'hui.

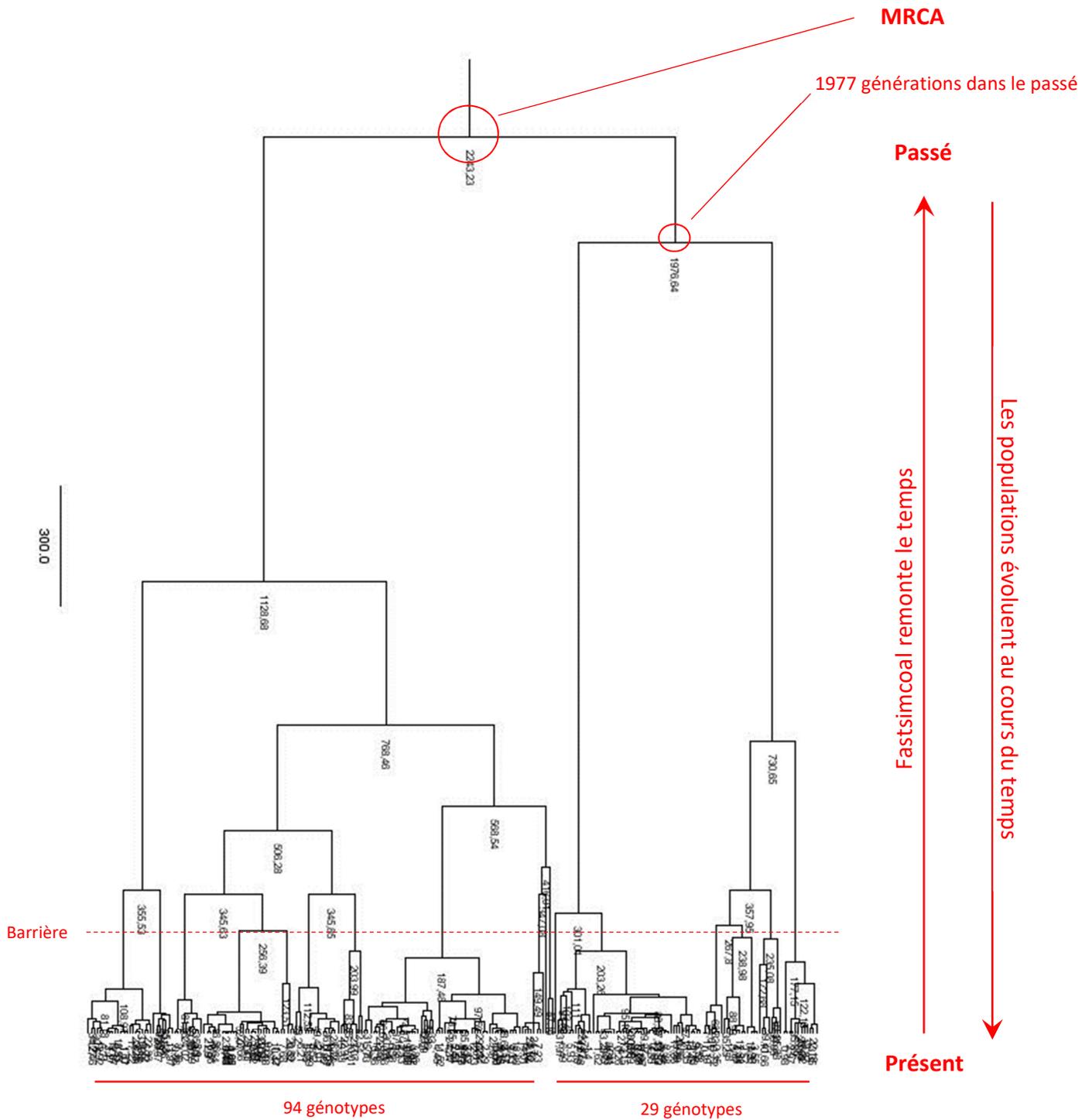
D'un point de vue théorique, le terme de coalescence fait référence à des lignées de gènes échantillonnées qui fusionnent dans le passé : une coalescence de deux lignées résulte de l'existence d'un ancêtre commun à ces deux séquences. Au sein de l'arbre de coalescence, il existe un ancêtre commun à toutes les lignées, le MRCA (Most Recent Common Ancestor), qui correspond à l'âge du dernier (puisqu'on remonte le temps) nœud de l'arbre (T_{MRCA}) (Achaz 2016). On cherche donc à estimer le nombre de générations dans le passé nécessaires à un événement de coalescence.



Arbre de coalescence avec différents temps de coalescence (Achaz 2016)

Dans cette étude, j'ai utilisé le programme Fastsimcoal26 (Excoffier et Foll 2011, Excoffier *et al.* 2013) qui génère des résultats aléatoires de diversité moléculaire sous un scénario d'évolution défini au préalable, contenu dans un fichier *.par. Je fais l'hypothèse que les deux populations ancestrales occupaient des habitats identiques de chaque côté du Rhône et qu'elles présentaient chacune les mêmes paramètres génétiques que l'actuelle population du marais de Lavours où il n'y a pas de barrière. Actuellement, les populations du marais de Lavours et de Chautagne possèdent un taux d'hétérozygotie moyen $H_e = 0.376$ et un indice $F_{ST} = 0.0254$ entre elles. Par ailleurs, j'ai utilisé plusieurs scénarios en faisant varier la date d'apparition de la barrière (en nombre de générations), pour différentes valeurs de taille efficace (N_e) de population et de taux de mutation des microsatellites. Le détail du calcul des paramètres est donné ci-après.

Avec chaque scénario contenu dans un fichier *.par différent, je génère ensuite le même nombre de génotypes que ceux qui ont été échantillonnés sur le terrain, soit 94 génotypes dans la population 1 et 29 dans la population 2 (fichiers *.arp). Je répète la simulation 5000 fois et je calcule les F_{ST} entre les deux populations grâce à un programme sous R qui permet de collecter les données contenues dans les 5000 fichiers *.arp. Les F_{ST} sont calculés pour les génotypes qui correspondent à des populations ayant un taux d'hétérozygotie H_e proche de celui observé sur le terrain, c'est-à-dire $0.322 < H_e < 0.431$.



Arbre de coalescence généré par Fastsimcoal26, visualisé avec FigTree v.1.4.3., pour 2 populations de 532 individus diploïdes qui sont séparées par une barrière apparaissant 250 générations avant le présent, avec 15 loci microsatellites. Des échantillons de 94 et 29 génotypes sont simulés dans chaque population.

Fichier *.par qui a généré l'arbre de coalescence précédent :

```
Nombre de populations à simuler → //Number of population samples (demes)
2

Taille des populations (2N) → //Population effective sizes (number of genes)
1064
1064

Nombre de génotypes (2N)
échantillonnés dans chaque
population → //Samples sizes
188
58

Taux de croissance de chaque
population → //Growth rates : negative growth implies population expansion
0
0

Matrice de taux de migration 0 :
flux de gènes 0.039 avant barrière → //Number of migration matrices : 0 implies no migration between demes
2
//migration matrix 0
0.000 0.039
0.039 0.000

Matrice de taux de migration 1 :
flux de gènes nul après barrière → //migration matrix 1
0.000 0.000
0.000 0.000

Événement : 1 event à 750
générations qui fait passer de
matrix 0 à matrix 1 → //historical event: time, source, sink, migrants, new size, new growth rate, migr. matrix
1 historical event
250 0 0 0 1 0 1

Nombre de loci à simuler : 15
loci, chacun sur un chromosome
différent (soit 15 chromosomes) → //Number of independent loci [chromosome]
15 0

Nombre de blocs de loci à simuler
par chromosome → //Per chromosome: Number of linkage blocks (a block is a set of contiguous loci)
1

Type de données à simuler :
microsatellites, 1 locus par chromosome,
taux de recombinaison (0), taux de
mutation (1,5.10-4), paramètres
optionnels → //per Block: data type, num loci, rec. rate and mut rate + optional parameters
MICROSAT 1 0.0000 0.00015 0 0
```

Calcul des paramètres des scénarios pour Fastsimcoal

- Taille efficace N_e

Dans le modèle de population continue, comme dans le marais de Lavours, les individus sont répartis plus ou moins de façon continue à travers le paysage et les accouplements se font le plus souvent entre des individus proches spatialement (Neel *et al.* 2013). Ce type de démographie produit un patron d'isolement par la distance (isolation-by-distance Wright 1943), où la différenciation génétique augmente avec la distance, sans qu'il y ait de fracture ou de sous-groupe dans la population. Pour quantifier la taille efficace N_e d'une population continue, Wright (1946) introduit le concept d'un « voisinage génétique » (genetic neighborhood) qui correspond à l'aire locale où se réalise l'essentiel de la reproduction. Dans un paysage à deux dimensions, N_e est égale à la taille du voisinage NS (Neighborhood Size) donné par :

$$NS = 4\pi\sigma^2D \quad (1)$$

où

D est la densité (nombre d'individus par unité de surface)

σ est une mesure de la dispersion (racine carrée de la distance entre le lieu de naissance des parents et de leur enfants)

NS correspond au nombre d'individus reproducteurs dans un cercle de rayon 2σ . Si l'on considère que la dispersion suit une distribution gaussienne, un cercle de cette dimension doit inclure environ 87 % des parents potentiels des individus en son centre (Wright 1946).

Pour les 11 stations du marais de Lavours, on aurait donc :

$$Ne = NS = 4\pi \times 110^2 \times 0,0035 \quad (\text{pour le calcul de D et } \sigma, \text{ voir C. II.})$$

Ne = 532 individus

Par comparaison, une estimation de Ne a été calculée avec le logiciel NeEstimator (Do *et al.* 2014) pour les mêmes 11 stations, avec 15 loci microsatellites, en utilisant la méthode « Linkage Disequilibrium » du logiciel. Avec 95 % d'intervalle de confiance, on obtient $265 < Ne < 546$, ce qui est tout à fait compatible avec la valeur de Ne calculée avec la relation (1). Cependant, NeEstimator fonctionne avec des populations subdivisées en dèmes et non en population continue.

Pour les simulations, j'utilise la valeur inférieure de Ne fournie par NeEstimator (Ne = 265) et la valeur de Ne calculée avec la relation (1) (Ne = 532) qui est proche de la borne supérieure fournie par NeEstimator.

- Taux de migration m

Le calcul d'un taux de migration m n'est pas aisé dans une population continue. En approximation, m est calculé ici comme pour une population subdivisée en dèmes, où :

$$F_{ST} \approx \frac{1}{4Nm + 1} \quad (2)$$

d'où $Nm = 1/4 (1/F_{ST} - 1)$

on a $Nm = 1/4 (1/0,012 - 1)$
 $Nm = 20,58$

m = 0,039	pour N = 532
-----------	--------------

m = 0,078	pour N = 265
-----------	--------------

Par comparaison, une estimation de Nm a été calculée avec le logiciel Genetix (Belkhir *et al.* 2004) avec les mêmes 11 stations et les 15 loci microsatellites. On obtient une valeur moyenne de Nm égale à 30,69, assez proche de Nm calculé avec la relation (2). Une autre estimation de m a été calculée avec le logiciel BayesAss (Wilson et Rannala 2003), qui fournit une valeur de $m = 0,0240 \pm 0,0106$, proche de la valeur de m calculée avec la relation (2) pour N = 532.

- Taux de mutation

Les simulations dépendent fortement du taux de mutation des microsatellites. Le problème est qu'il n'y a pas de taux de mutation uniforme, ceux-ci différant selon les loci, les allèles et les espèces (Ellegren 2004). Le taux de 5.10^{-4} est utilisé pour les mammifères par la majorité des auteurs (Gauffre *et al.* 2008 ; Heckel *et al.* 2005). Pour Graves *et al.* (2013), 5.10^{-4} serait proche de la limite inférieure dans la gamme des taux de mutation des microsatellites chez les mammifères (Drake *et al.* 1998 ; Li *et al.* 2002 ; Seyfert *et al.* 2008), alors que Driscoll *et al.* (2002) donnent une limite inférieure dix fois plus basse, avec des valeurs comprises entre 6.10^{-5} et $2,1.10^{-3}$. Plus spécifiquement, pour le rat (*Rattus rattus*) et la souris (*Mus domesticus*), on trouve des valeurs plus détaillées chez Schug *et al.* (1997) qui ne sont pas souvent cités :

- chez la souris : $4,5.10^{-5}$ (pour 117 loci) et 2.10^{-3} à $1,2.10^{-4}$ (pour 2 loci) ;
- chez le rat : $1,5.10^{-4}$ (pour 134 loci).

Au niveau phylogénétique, le genre *Micromys* est apparu très tôt dans la radiation des Muridés et l'espèce *Micromys minutus* est aussi proche des rats que des souris (Jing *et al.* 2015). Pour les simulations, en l'absence de taux de mutation des microsatellites propre à *M. minutus*, j'utilise celui du rat ($1,5.10^{-4}$) et de la souris ($4,5.10^{-5}$) pour deux séries de calculs.

- Déséquilibre de liaison

Le déséquilibre de liaison a été calculé avec Genetix (Belkhir *et al.* 1996) sur les 154 individus des 11 stations du marais de Lavours et les 15 loci microsatellites. Après correction de Bonferroni, seuls les loci Mm28 et Mm38 sont liés, donc 14 chromosomes portent les 15 loci microsatellites. Pour simplifier le scénario, je considère que chaque locus est porté par un chromosome différent.

Ecriture d'un programme avec R pour calculer les F_{ST} avec les fichiers *.arp générés par Fastsimcoal

```
## Calcul de Fst simulés avec Fatssimcoal2 ##
## Mai 2018 - Fabrice Darinot avec l'aide de Aurélie Coulon, Michael Delorme et Maurits Everts (Stackoverflow) ##

library(PopGenReport)
library(tidyverse) # pour les fonctions %>%, read_csv, bind_rows...
library(ggplot2)

setwd("C:/Users/Fabrice Darinot/Desktop/Analyse_genet_pop_pour_article/Fastsimcoal2/fsc26_win64/Barrier750_Ne265_mig078")

# Création de la fonction qui transforme les fichiers .arp en genind objects et qui calcule les Fst
traitement <- function(f) {

  # Mise en forme des fichiers générés par Fastsimcoal .arp pour une espèce diploïde (2 lignes par locus pour 1 même individu)
  # Saisir le nombre d'individus dans chaque population
  # Première population avec n1 individus diploïdes d'où n1_ind=n1*2
  n1 <- 94
  n1_ind <- n1 * 2
  Vracpop1 <- read.table(f, fill = TRUE, skipNul = TRUE, skip = 51, nrows = n1_ind )
  colnames(Vracpop1) <- c("individuals", "pop", "loc1", "loc2", "loc3", "loc4", "loc5", "loc6", "loc7", "loc8", "loc9", "loc10", "loc11",
"loc12", "loc13", "loc14", "loc15")
  #Supprimer "1_" dans colonne "individuals"
  Vracpop1$individuals <- gsub("1_", "", Vracpop1$individuals)
  # Remplacer les 2 NA de fin de ligne par les 2 premières valeurs
  sel <- rowSums(is.na(Vracpop1[, (ncol(Vracpop1)-1):ncol(Vracpop1)])) == 2;
  Vracpop1[sel, (ncol(Vracpop1)-1):ncol(Vracpop1)] <- Vracpop1[sel, 1:2];
```

```

# pour coller 2 lignes consécutives et les mettre en colonne
pop1 <- as.data.frame(t(sapply(seq(1, nrow(Vracpop1), by = 2), fonction(j)apply(Vracpop1[j:(j+1)], 2, paste, collapse="")))) #
collapse="" permet de ne pas avoir d'espace entre les valeurs collées !
# Renommer les individus et la pop
pop1$individuals <- c(1:n1)
pop1$pop <- 1
# Deuxième population avec n2 individus diploides d'où n2_ind=n2*2
n2 <- 29
n2_ind <- n2 * 2
Vracpop2 <- read.table(f, fill = TRUE, skipNul = TRUE, skip = 56 + n1_ind, nrows = n2_ind)
colnames(Vracpop2) <- c("individuals", "pop", "loc1", "loc2", "loc3", "loc4", "loc5", "loc6", "loc7", "loc8", "loc9", "loc10", "loc11",
"loc12", "loc13", "loc14", "loc15")
#Supprimer "2_" dans colonne "individuals"
Vracpop2$individuals <- gsub("2_", "", Vracpop2$individuals)
# Remplacer les 2 NA de fin de ligne par les 2 premières valeurs
sel <- rowSums(is.na(Vracpop2[, (ncol(Vracpop2)-1):ncol(Vracpop2)])) == 2;
Vracpop2[sel, (ncol(Vracpop2)-1):ncol(Vracpop2)] <- Vracpop2[sel, 1:2];
# pour coller 2 lignes consécutives et les mettre en colonne
pop2 <- as.data.frame(t(sapply(seq(1, nrow(Vracpop2), by = 2), fonction(j)apply(Vracpop2[j:(j+1)], 2, paste, collapse=""))))
# Renommer les individus et la pop
pop2$individuals <- c(1:n2)
pop2$pop <- 2
# Assembler les 2 data frame et renommer les individus (ici n1 échantillons dans pop1 et n2 dans pop2)
ntot <- n1+n2
pop1_2 <- rbind(pop1, pop2)
pop1_2$individuals <- c(1:ntot) # On obtient un data frame formaté comme pour STRUCTURE
# Suppression des 2 premières colonnes pour le Genind object
pop1_2 <- pop1_2[, -1]
pop1_2 <- pop1_2[, -1]
numdespop <- c(rep(c(1,2), c(n1,n2))) # pour donner les valeurs "1" aux n1 premiers individus et "2" aux n2 suivants
pops <- df2genind(pop1_2, sep = NULL, ncode = 6, pop = numdespop, ploidy = 2, type = c("codom"))
# Sélectionner les data sets où He proche des He de Lavours et Chautagne marsh
# On prend +/- 0.05 par rapport aux valeurs extrêmes de He de Lavours et Chautagne
Het <- Hs(pops, pop = NULL) # Het est de classe numérique
HET <- data.frame(Het) # convertit Het en data frame
if ((HET[1,] > 0.322) etet (HET[1,] < 0.431) etet (HET[2,] > 0.322) etet (HET[2,] < 0.431)) {
  Fst <- pairwise.fstb(pops)
  Fst <- Fst[1,2] # pour ne garder qu'une seule valeur de la matrice résultat
}else{
  Fst <- NA
}
Fst
}

# Application de la fonction à tous les fichiers .arp du répertoire
p <- list.files(".", pattern = ".*\\.arp", full.names = TRUE) %>% # p est un data frame
sapply(traitement) %>%
as_data_frame()
# Analyse des Fst simulés
# Courbe de distribution des Fst
P <- na.omit(p) # Pour avoir un data frame sans NA
colnames(P) <- "Fst"
ggplot(P, aes(x=Fst)) +
  geom_density() + geom_vline(aes(xintercept=mean(Fst)),
  color="blue", linetype="dashed", size=1) # Ajouter la ligne de la moyenne
meanFst <- mean(P$Fst)
meanFst
ecarttype <- sd(P$Fst)
ecarttype
write_csv(P, "./Fst_simul.csv") # sans les NA

```

3. Résultats

Taux de mutation	Taille effective (Ne)		Date d'apparition de la barrière (n générations)					
			0	250	500	750	1000	1250
$1,5 \cdot 10^{-4}$	265	Fst	0,001	0,016	0,026	0,032	0,035	0,037
		Ecart-type	0,000	0,006	0,008	0,009	0,009	0,008
	532	Fst	0,001	0,010	0,019	0,026	0,031	0,035
		Ecart-type	0,000	0,004	0,007	0,008	0,008	0,009
$4,5 \cdot 10^{-5}$	265	Fst	0,001	0,008	0,013	0,018	0,022	0,026
		Ecart-type	0,000	0,006	0,009	0,011	0,013	0,014
	532	Fst	0,001	0,009	0,014	0,018	0,021	0,025
		Ecart-type	0,000	0,004	0,005	0,006	0,006	0,008

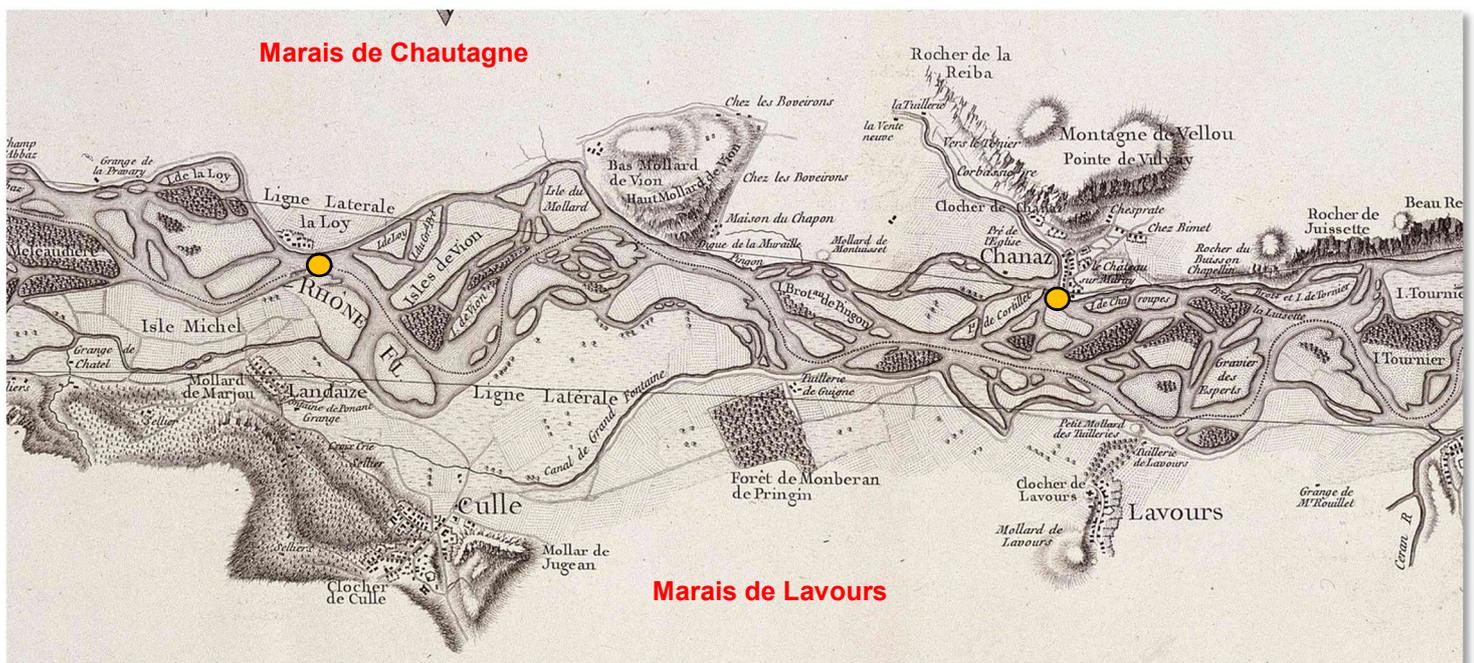
Le taux de mutation des microsatellites et la taille de population efficace influencent beaucoup les résultats de simulation des génotypes. Avec le taux de mutation des rats ($1,5 \cdot 10^{-4}$) et pour une taille efficace comprise entre 265 et 532, on obtient une valeur de F_{ST} égale à la valeur actuelle (0,0254) avec une barrière qui serait apparue entre 341 et 1200 générations dans le passé, en tenant compte de l'écart-type des valeurs de F_{ST} simulées. A raison de 3 générations de *Micromys* par an, cela correspond à 114 et 400 ans dans le passé, soit une date comprise entre 1901 et 1615. Avec le taux de mutation des souris ($4,5 \cdot 10^{-5}$), il faudrait simuler des barrières plus anciennes que 1250 générations pour obtenir l'intervalle complet donnant un F_{ST} de 0,0254.

c) Précisions sur l'évolution des habitats à l'échelle du paysage (Lavours-Chautagne)

• Le Rhône d'avant les endiguements

L'endiguement des plaines de Chautagne et de Lavours s'est déroulé entre 1773 et 1857, dans le respect des lignes latérales au Rhône définies par le Traité de Turin, signé entre le royaume de Sardaigne et le royaume de France (24 mars 1760).

Avant ces endiguements, le Rhône entre les marais de Lavours et de Chautagne présentait de nombreuses îles séparées par des bras secondaires du fleuve, sur une largeur de 800 mètres à 1700 mètres. Bien que régulièrement inondées et remodelées par les crues, ces îles étaient cultivées et mises en pâture pour le bétail ; certaines présentaient de petits taillis et les fourrés de saules et les formations herbacées rivulaires étaient très développées. Par conséquent, il est probable que ces îles présentaient de nombreux habitats favorables au Rat des moissons, dans la continuité des habitats fournis par les deux grands marais riverains.



Le Rhône en 1760, modifié d'après la « Carte géométrique d'une partie du cours du Rhône depuis Genève jusqu'au confluent du Guyer pour servir à la nouvelle délimitation des états de France et de Savoie » (Arch. Dep. Savoie). Les deux points orange servent à comparer avec la carte de 2015.

• Le Rhône après les endiguements

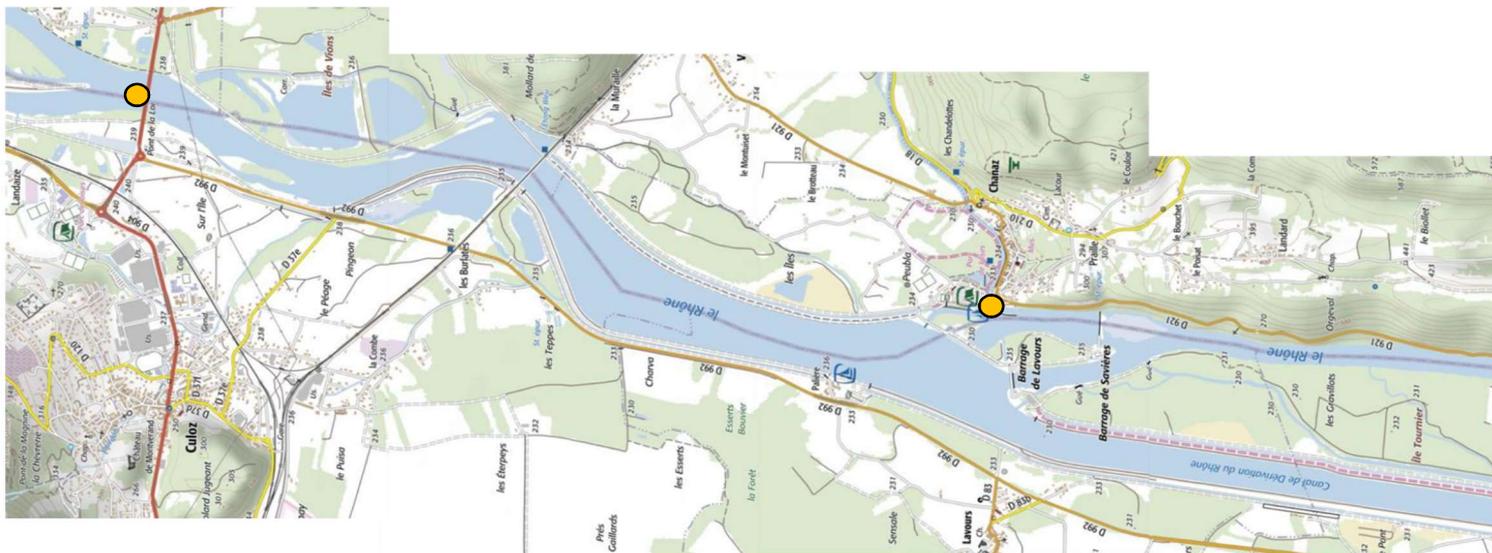
De 1773 à 1857, plusieurs digues insubmersibles en pierre ont été érigées sur les deux rives entre les marais de Lavours et de Chautagne :

- Digue de Picollet construite de 1774 à 1783 et prolongée par les Français en 1792, digue de Palliod prolongée de 1844 à 1848, en rive gauche ;
- Digue supportant la route royale Valence-Genève, construite de 1841 à 1845 entre Rochefort et Culoz.

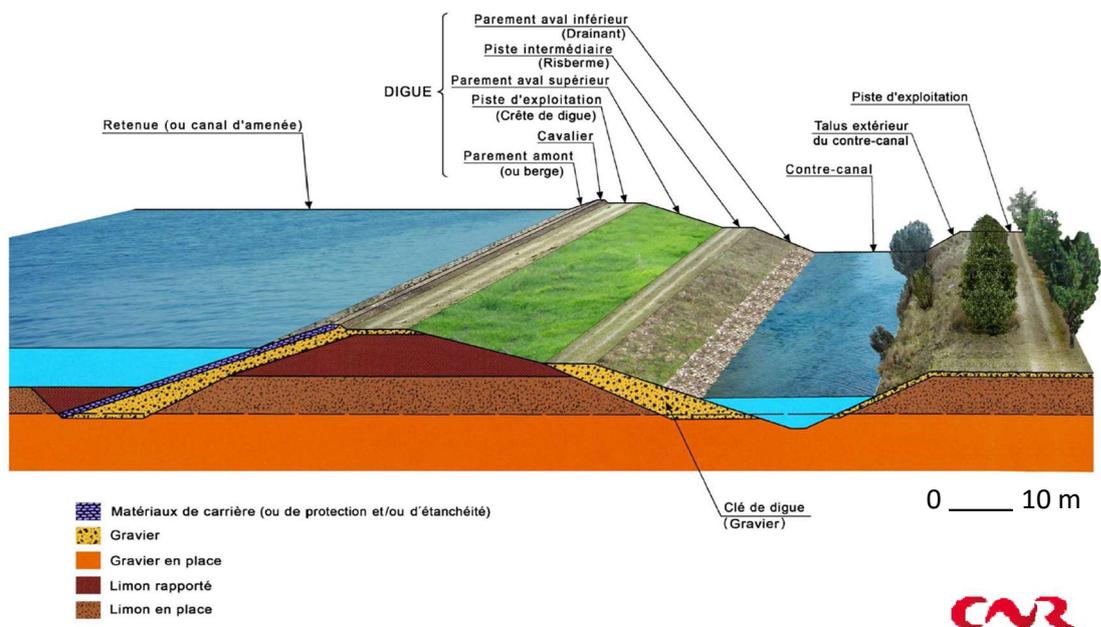
La conséquence de ces endiguements a été la réduction du nombre des îles et des bras secondaires, l'élargissement du chenal principal du fleuve. Les digues elles-mêmes formaient une rupture dans les habitats

rivulaires et créaient des murs verticaux atteignant deux mètres au-dessus du niveau du fleuve. Autant de paramètres qui ne sont pas favorables aux déplacements des Rats des moissons.

L'aménagement du Rhône s'est renforcé avec la construction des usines hydroélectriques de Chautagne et de Belley par la Compagnie Nationale du Rhône, mises en service respectivement en 1979 et 1982, qui ont nécessité d'importants travaux de terrassement et la construction de nouvelles digues insubmersibles. Aujourd'hui, à hauteur des marais de Lavours et de Chautagne, les deux rives du fleuve présentent une emprise de 50 mètres de large comprenant successivement la digue en blocs rocheux, une piste caillouteuse et une pelouse artificielle sur remblais : la perméabilité de cet environnement aux déplacements des Rats des moissons n'est pas assurée.



Le Rhône en 2015 (www.geoportail.gouv.fr). Les deux points orange servent à comparer avec la carte de 1760.



Coupe type d'une digue CNR © CNR 2017

d) Détail de la méthode d'optimisation des surfaces de résistance dans le marais de Lavours (Peterman *et al.* 2014, Peterman 2018)

1. Objectif de la méthode

L'objectif est d'identifier les éléments du paysage qui influencent la dispersion des individus (les flux géniques) et la structuration génétique de la population : il s'agit d'une approche classique en génétique du paysage (Manel *et al.* 2003). En l'absence d'observation directe de la dispersion à travers le paysage, on peut définir une surface de résistance qui est une couche spatiale où une valeur est attribuée à chaque élément du paysage, et qui varie selon que cet élément empêche ou facilite les flux de gènes (Peterman 2018). Au sein de cette surface de résistance, on peut calculer des distances paysagères qui sont le résultat de la combinaison des distances euclidiennes et des valeurs de résistance. En d'autres termes, les valeurs de résistance maximisent la corrélation entre les distances génétiques interindividuelles et les distances paysagères.

Peterman *et al.* (2014) ont conçu un programme sous R, ResistanceGA, qui utilise un algorithme génétique pour optimiser les surfaces de résistance. ResistanceGA permet d'optimiser des surfaces continues ou catégorisées et de faire simultanément l'optimisation de plusieurs surfaces de résistance. Cet algorithme génétique crée une population d'individus virtuels avec des traits (paramètres à optimiser) codés sur des chromosomes virtuels. Les génotypes de chaque individu sont représentés par la combinaison de ces paramètres à optimiser et servent à résoudre la fonction de *fitness* pour la génération suivante. A chaque individu virtuel correspond ainsi une surface de résistance, d'après laquelle sont calculées les distances paysagères entre échantillons (réels). La *fitness* des individus virtuels est déterminée par la qualité relative d'un modèle linéaire à effet mixte qui évalue la corrélation entre les paires de distances génétiques et les paires de distances paysagères (un modèle pour chaque individu virtuel). Les individus virtuels de cette génération avec les meilleurs paramètres (valeurs de résistance) « survivent » pour se « reproduire » à la génération suivante. De plus, à chaque génération l'algorithme génétique évolue en générant de nouvelles valeurs de paramètres résultant de mutations et de crossing-over. La population continue d'évoluer jusqu'à ce qu'un nombre suffisant de générations se soit écoulé sans amélioration de la *fitness*. Testant de multiples transformations et formes de transformation, l'algorithme génétique ne fait aucune hypothèse a priori concernant la direction et l'ampleur de la corrélation entre les paires de distances génétiques et les paires de distances paysagères (Billaud 2018).

2. Méthode

J'utilise ResistanceGA avec R version 3.5.1.

- Distances génétiques et coordonnées des stations

Je prends les F_{ST} calculés pour les 11 stations du marais de Lavours avec 154 individus (détail des stations dans le tableau 13 page 106) : voir ci-après.

StationA	StationB	Fst	station	x	y
1	2	0	1	913699.23	6527038.74
1	3	0.018	2	914221.52	6527125.09
1	4	0.046	3	913042.77	6526497.3
1	5	0.036	4	913614.25	6525985.26
1	6	0.015	5	912760.81	6527874.03
1	7	0.008	6	913300.3	6528105.02
1	8	0.024	7	914613.49	6528573.45
1	9	0.024	8	912282.86	6529828
1	10	0.003	9	913208.37	6530553.96
1	11	0.029	10	914518.78	6530966.85
2	3	0.016	11	912473.29	6532132.17
2	4	0.041			
2	5	0.018			
2	6	0.02			
2	7	0			
2	8	0.017			
2	9	0.038			
2	10	0			
2	11	0.015			
3	4	0.013			
3	5	0.011			
3	6	0.022			
3	7	0.019			
3	8	0.011			
3	9	0.007			
3	10	0			
3	11	0.028			
4	5	0.005			
4	6	0.03			
4	7	0.022			
4	8	0.021			
4	9	0.053			
4	10	0.004			
4	11	0.025			
5	6	0.004			
5	7	0.003			
5	8	0.009			
5	9	0.024			
5	10	0.006			
5	11	0.008			
6	7	0			
6	8	0			
6	9	0.025			
6	10	0			
6	11	0			
7	8	0.005			
7	9	0.027			
7	10	0.002			
7	11	0			
8	9	0.018			
8	10	0			
8	11	0			
9	10	0.008			
9	11	0.019			
10	11	0			

- Variables du paysage

Dans le marais de Lavours où la topographie ne varie pas, ce sont les habitats et l'hydrologie qui sont susceptibles d'avoir le plus d'influence sur les déplacements des Rats des moissons. J'ai créé quatre surfaces à optimiser (quatre rasters) avec QGIS 2.14 :

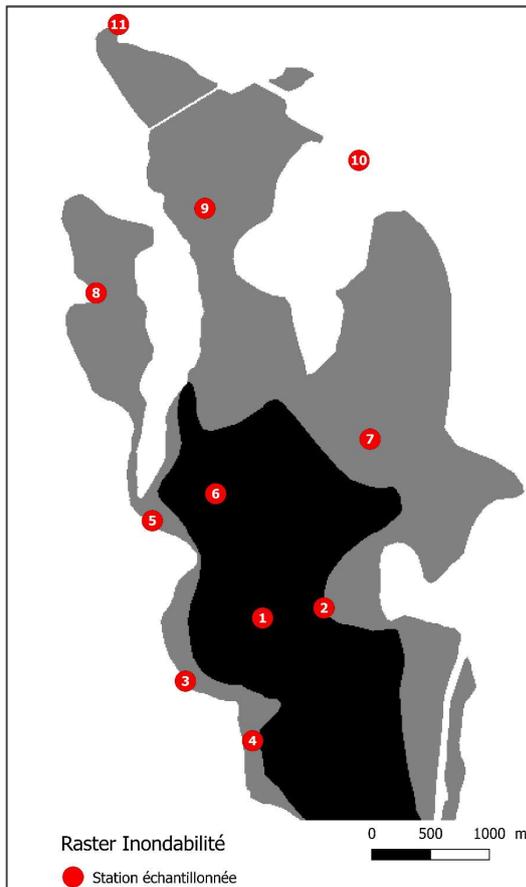
- deux rasters « Habitats », l'un pour les habitats en place en 1966 d'après la carte écologique du Marais de Lavours (Aïn et Pautou 1969), digitalisée par le Conservatoire Botanique National Alpin, l'autre pour les habitats en place en 2012 d'après la carte établie par le Conservatoire Botanique National Alpin. Ces cartes comportaient un grand nombre d'unités phytosociologiques qu'il a fallu réduire et synthétiser en neuf classes d'habitats, en tenant compte des exigences du Rat des moissons ;
- un raster « Inondabilité » d'après les cartes des aléas inondations du Rhône amont sur les communes de Culoz, Béon, Ceyzérieu, Vongnes, Flaxieu, Pollieu, Lavours et Cressin-Rochefort (données DREAL – DDT01 unité prévention des risques) que j'ai digitalisées avec QGIS 2.14 ;
- un raster « Végétation émergente », qui combine la carte des habitats 2012 et la carte Inondation : connaissant la hauteur moyenne de chaque habitat et de l'inondation en chaque point du marais, j'ai construit une carte qui représente la hauteur de la végétation qui émerge de l'eau.

Code	Habitat	1966	2012
1	eau libre	x	x
2	grandes cultures de maïs		x
3	cours d'eau, fossé, berges avec végétation haute	x	x
4	cultures (petites céréales, maraîchage, vignes)	x	x
5	prairie humide (compris pâturages et cladiaie)		x
6	roselière (compris fourrés de saules)	x	x
7	peupleraie		x
8	forêt, haie boisée	x	x
9	sol artificialisé (urbanisation, route, voie SNCF)	x	x

Code	Inondabilité
1	non inondé
2	niveau eau < 1m
3	niveau eau de 1 à 1,5 m
4	niveau eau > 1,5 m

Code	Végétation émergente
1	sol artificialisé ou nu (labours en hiver)
2	végétation ou sol immergé
3	végétation émerge < 1 m
4	végétation émerge de 1 à 1,5 m
5	végétation émerge > 1,5 m

Les quatre rasters ont été générés à une résolution spatiale de 10 m x 10 m, ce qui implique que les linéaires les plus étroits n'ont pas été cartographiés : petits fossés, chemins, ruisseaux, mares.



- Optimisation des surfaces de résistance et sélection du modèle

La méthode d'optimisation utilise la package *ResistanceGA* (Peterman 2018, Peterman et al. 2014) pour R v3.5.1. Pour optimiser les valeurs des surfaces de résistance, l'algorithme considère plusieurs paramètres associés aux surfaces. Dans les quatre surfaces considérées, les variables paysagères sont catégorielles et l'algorithme optimise la valeur de résistance assignée à chaque classe en maintenant une classe constante à 1 durant l'optimisation, puis en ajustant les valeurs de résistance des classes restantes (avec une valeur maximale de résistance fixée). Le calcul des distances paysagères sur chaque surface de résistance a été effectué avec la fonction « commute distance » (R package *gdistance*), très similaire (corrélation > 99%) et plus rapide que CIRCUITSCAPE, et permettant de plus de paralléliser les calculs (Billaud 2018). Cette méthode évalue tous les chemins possibles entre deux individus et permet de mieux représenter les flux de gènes sur plusieurs générations que la méthode des chemins de moindre coût. Pour passer d'une génération à une autre, 5% des individus virtuels présentant la plus forte corrélation entre les distances génétiques et les distances paysagères sont conservés. L'optimisation prend fin lorsque 25 générations consécutives ne présentent plus d'amélioration du critère de qualité relative du modèle. Les relations entre les distances génétiques et paysagères issues de chaque surface de résistance sont analysées par des modèles linéaires à effet mixtes. Ils sont ajustés avec une paramétrisation MLPE (maximum-likelihood population effect). La qualité relative de chaque modèle a été estimée sur le critère de l'AIC durant l'optimisation. L'effet du paysage sur les distances génétiques existe si les modèles générés par *ResistanceGA* sont meilleurs que le modèle comprenant uniquement les distances euclidiennes. La qualité relative de chaque modèle a été estimée par son AIC, le modèle associé au plus petit AIC étant considéré comme le meilleur.

3. Résultats

Surface optimisée	k	AIC	AICc	R ² m	R ² c	LL	Valeurs									
							1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Habitat_1966	9	-334,60	-144,60	0,24	0,43	171,30	903,91	NA	cours d'eau, fossés, grandes cultures	berges avec végétation haute	cultures (petites céréales, maraichage, vignes)	prairie humide	roselière	peupleraie	forêt, haie boisée	sol artificialisé (urbanisation, route, voie SNCF)
	9	-335,24	-145,24	0,28	0,46	171,62	182,71	NA								
	9	-334,38	-144,38	0,24	0,46	171,19	150,84	NA								
	9	-335,01	-145,01	0,23	0,43	171,51	162,06	NA								
	9	-334,79	-144,79	0,25	0,45	171,40	203,02	NA								
Habitat_2012	10	-335,64	Inf	0,28	0,47	171,82	1,00	14,99	332,49	35,10	142,02	287,64	250,14	366,32	5,52	
	10	-335,53	Inf	0,26	0,47	171,77	1,00	15,86	471,26	37,44	218,11	343,94	280,53	441,41	7,69	
	10	-335,11	Inf	0,27	0,47	171,55	1,00	41,21	395,70	36,52	208,11	388,87	322,95	431,70	2,54	
	10	-334,59	Inf	0,26	0,47	171,30	1,00	47,33	337,98	20,90	144,33	396,56	309,64	435,99	18,13	
	10	-335,51	Inf	0,27	0,46	171,76	1,00	22,12	176,97	29,02	90,17	227,00	136,13	459,18	4,76	
Inondation	5	-332,83	-318,83	0,22	0,42	170,41	1,00	106,63	67,43	146,29						
	5	-332,71	-318,71	0,22	0,42	170,35	1,00	159,87	107,76	219,31						
	5	-332,79	-318,79	0,22	0,42	170,40	1,00	111,92	74,43	165,65						
	5	-332,83	-318,83	0,22	0,42	170,41	1,00	106,63	67,43	146,29						
	5	-332,83	-318,83	0,22	0,42	170,41	1,00	106,63	67,43	146,29						
Végétation émergente	6	-335,6	-310,6	0,2	0,4	171,8	1	174,85	185,25	379,01	277,70					
	6	-335,6	-310,6	0,2	0,4	171,8	1	151,81	166,73	336,78	243,45					
	6	-335,6	-310,6	0,2	0,4	171,8	1	192,06	203,84	415,29	305,00					
	6	-335,6	-310,6	0,2	0,4	171,8	1	145,64	150,54	302,22	225,10					
	6	-335,6	-310,6	0,2	0,4	171,8	1	212,88	227,72	451,48	333,89					

Résumé

L'effet des inondations sur la structure génétique des populations de petits mammifères et sur leur dispersion demeure encore peu étudié. Le Rat des moissons (*Micromys minutus*) est un modèle d'étude intéressant parce que plusieurs traits de sa biologie suggèrent qu'il doit être bien adapté à ce type de perturbation.

Cette thèse a pour objectifs d'identifier la structure génétique d'une population de Rats des moissons à l'échelle d'un paysage, de déterminer les capacités de déplacements et de dispersion des animaux, et d'évaluer l'effet des inondations sur leurs déplacements et sur la structure génétique des populations.

L'étude combine des approches directes sur le terrain (CMR, radiopistage, pièges-photos) avec des inférences issues d'analyses génétiques sur un grand nombre d'individus, grâce à neuf nouveaux microsatellites polymorphes décrits pour cette espèce.

Le Rat des moissons forme une population unique à l'échelle du paysage considéré, avec un faible isolement par la distance dû à des flux de gènes importants. Ses capacités de dispersions sont assez élevées. Pendant les inondations, les animaux restent dans la roselière sans mouvement de fuite apparent. L'effet des inondations sur les flux géniques diffère selon les possibilités de refuge fournies par les habitats.

Ces résultats montrent que le Rat des moissons semble être une espèce adaptée aux inondations, qui mérite d'être considérée comme une espèce porte-drapeau des zones humides.

Mots Clés

Inondations, dispersion, populations, microsatellites, Rat des moissons

Abstract

The effect of flooding on the genetic structure of small mammal populations and their dispersal remains unstudied. The Harvest mouse (*Micromys minutus*) is an interesting study model because several traits of its biology suggest that it should be well adapted to this type of disturbance.

The purpose of this thesis is to identify the genetic structure of a population of Harvest mouse on a landscape scale, to determine the ability of animals to move and disperse, and to assess the effect of floods on their movements and on the genetic structure of populations.

The study combines direct field approaches (CMR, radiotracking, camera traps) with inferences from genetic analyses on a large number of individuals, using nine new polymorphic microsatellites described for this species.

The Harvest mouse forms a unique population at the landscape scale, with little isolation by distance due to large gene flows. Its dispersal abilities are rather high. During the floods, the Harvest mouse stays in the reedbed without any apparent leak movement. Floods have an effect on gene flows that is different, depending on the refuge possibilities provided by habitats. These outcomes show that the Harvest mouse seems to be a flood-friendly species. More generally, it should be considered as a wetland flagship species.

Keywords

Floods, dispersal, populations, microsatellites, Harvest mouse