



HAL
open science

Améliorer le succès des programmes de renforcement des populations pour une espèce en danger critique d'extinction : le Hamster commun (*Cricetus cricetus*)

Julie Fleitz

► **To cite this version:**

Julie Fleitz. Améliorer le succès des programmes de renforcement des populations pour une espèce en danger critique d'extinction : le Hamster commun (*Cricetus cricetus*). Ecologie, Environnement. Université de Strasbourg, 2023. Français. NNT : 2023STRAJ132 . tel-04556675

HAL Id: tel-04556675

<https://theses.hal.science/tel-04556675v1>

Submitted on 23 Apr 2024

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.

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTÉ

CNRS-IPHC, UMR 7178

Département d'Écologie, Physiologie et Ethologie

THÈSE présentée par :
Julie FLEITZ

Soutenue le : 08 décembre 2023

Pour obtenir le grade de : **Docteur de l'Université de Strasbourg**

Discipline/ Spécialité : Sciences de la vie et de la santé

**Améliorer le succès des programmes de renforcement
des populations pour une espèce en danger critique
d'extinction : le Hamster commun (*Cricetus cricetus*)**



THÈSE DIRIGÉE par : DR. Yves HANDRICH	Chargé de Recherche, IPHC/CNRS, Université de Strasbourg, UMR 7178
CO-ENCADRÉE par : DR. Mathilde L. Tissier	Chargée de Recherche, IPHC/CNRS, Université de Strasbourg, UMR 7178
RAPPORTEUR Externe : Pr. Denis RÉALE	Professeur, Université du Québec à Montréal (UQAM)
RAPPORTEUR Externe : Mc. Alexandre ROBERT	Maitre de Conférence, Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN)
EXAMINATRICE Interne : Pr. Sylvie MASSEMIN	Professeure, IPHC/CNRS, Université de Strasbourg, UMR 7178
MEMBRE INVITÉ : Arnaud GUILLEMIN	Responsable Environnement, Vinci autoroutes

Photo de couverture : « Illustration de Hamster commun (*Cricetus cricetus*) » par Paul Barruel© (1970)

Remerciements

Il y a de nombreuses personnes qui ont participé de près ou de loin à l'aboutissement de ce projet et que je souhaite remercier.

Tout d'abord, j'adresse mes remerciements aux membres du jury, Denis Réale, Alexandre Robert et Sylvie Massemin-Challet, merci à vous trois d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Je tiens également à remercier Sandrine Courtin, pour son accueil à l'IPHC ainsi que Caroline Habold, responsable de département, pour son accueil au DEPE.

J'adresse mes remerciements à Josefa Bleu et Aurélien Besnard qui ont accepté de faire partie de mon Comité de Suivi de Thèse et qui ont pu me conseiller à plusieurs reprises sur ce projet.

Il est vrai que j'ai éprouvé quelques réticences à me lancer. Cette thèse, comme tant d'autres, a été marquée par de nombreux challenges, à commencer par une pandémie. Grâce à l'implication et à l'aide de mon directeur de thèse Yves Handrich et de ma co-encadrante Mathilde Tissier, et malgré les difficultés rencontrées au cours de ces derniers trois ans et huit mois, je n'hésiterais pas à me relancer dans cette aventure. Yves, merci de m'avoir fait confiance, d'avoir été présent quand il le fallait et de m'avoir laissé suffisamment d'autonomie pour que je puisse m'approprier ce projet. Merci de proposer des idées nouvelles auxquelles personne d'autre n'aurait pensé et de t'être autant investi pour une espèce pourtant si loin de l'Antarctique. Cette thèse n'aurait sans doute pas été la même sans Mathilde que je tiens à remercier chaleureusement. Merci pour ton soutien et ta confiance, merci d'avoir toujours répondu présente, que ce soit pour discuter de science ou de diplomatie. Je suis ravie que tu aies décidé d'embarquer avec Yves et moi sur ce projet. J'admire la rapidité et la justesse de tes raisonnements, travailler avec toi est une grande source d'inspiration.

Je remercie également mes encadrants en entreprise, Régis Branchu et Arnaud Guillemain. Arnaud, merci d'avoir pris le temps de répondre à mes interrogations, notamment celles liées au monde de l'entreprise que je connais si mal. Merci de m'avoir permis de réaliser cette thèse de la façon la plus sereine possible, d'avoir servi d'intermédiaire entre Strasbourg et Paris et d'avoir toujours fait ton maximum pour me faciliter la vie au cours de ces presque quatre années.

Ce travail n'est pas le fruit d'une seule personne. J'ai eu la grande chance d'être accompagnée par quatre assistant(e)s ingénieur(e)s qui se sont succédé(e)s tout au long de ce projet. J'adresse un très grand merci à Lorène Garnier, Arthur Hebrard, Jehan Cribellier et Nathan Dehaut. Merci pour votre aide précieuse, votre investissement et votre motivation sans faille ; ce projet vous doit beaucoup ! Lorène, je savais déjà que nous formions une belle équipe ; les deux premières années de thèse me l'ont confirmé. Merci pour ta volonté, ton enthousiasme à toute épreuve, ton écoute, ton soutien et ta disponibilité durant une période particulièrement compliquée où il a fallu tout réadapter, les protocoles et nos modes de fonctionnement. Arthur, parfois, de bonnes décisions sont prises. Choisir de travailler avec toi lors de ton M2 aura été l'une d'elles. Je ne sais pas si j'ai pu t'apprendre beaucoup de choses lors de ton stage mais à moi, tu m'as appris beaucoup au cours de ma thèse. J'espère un jour réussir à avoir ta rigueur et ton sens de l'organisation. Travailler avec vous deux aura été un vrai plaisir et je serais heureuse de collaborer de nouveau avec vous ! Nathan, j'ai apprécié ton bref passage dans l'équipe, ton engagement et ton amitié, merci pour toutes ces discussions passionnantes au sujet des espèces, éteintes et actuelles, que tu affectionnes tant.

Je remercie également mes collaborateur(ice)s de l'OFB et notamment Charlotte Kourkgy, Julien Eidenschenck et Guillaume Souchay. Merci également à ceux qui ont participé à ce projet et voguent maintenant vers de nouveaux horizons, Eloïse Pariot et Vincent Rocheteau.

Merci à l'ensemble des collaborateur(ice)s du PNA hamster avec des remerciements particuliers à Marie-Cécile Virion, Marie Froliger, Célia Schappler, Benoit De Freitas et Anthony Chuet pour leur intérêt constant et leur aide à différents moments de cette thèse.

Merci à l'Eurométropole de Strasbourg et à la Collectivité Européenne d'Alsace et particulièrement à Frédéric Voegel et Jonathan Jumeau pour leur aide sur les premières expérimentations de ce projet.

Merci à Tobias Reiners pour son aide et sa collaboration sur les analyses génétiques.

Je tiens à remercier l'ensemble des CR, AI, IE et IR du DEPE et en particulier Manfred Enstipp, pour nos longues discussions sur tous les sujets et ton aide patiente sur la rédaction du premier article. Jean-Patrice Robin, pour ta bonne humeur et ton étonnante capacité à répondre aux demandes les plus insolites. Merci à Elisabeth Parentin, pour nous aider quotidiennement avec ce casse-tête

qu'est l'administration. Et bien sûr sans oublier François Criscuolo, Claire Saraux, Vincent Viblanc, Céline Le Bohec, Thierry Raclot, Audrey Bergouignan, Astolfo Mata Betancourt, Jean-Yves Georges, Caroline Hibold, Pierre Uhrich, Josefa Bleu et Sylvie Massemin-Challet ; vous avez, chacun à votre façon, contribué à enrichir cette aventure, merci à tous !

Je remercie l'équipe CERF : David Bock, Hélène Gachot-Neveu, Aurélie Hranitzky, Nicolas Spanier, Fabrice Augé et Hugo Salis, merci de nous avoir aidé dans la mise en place des différentes manip' et d'avoir fait en sorte que tout se déroule pour le mieux.

Un très grand merci à tous les stagiaires qui ont fait partie de l'équipe, que ce soit pour quelques semaines ou plusieurs mois, merci à Anouk Aubry, Manon Mounier, Mathieu Béraud, Pauline Rohmer, Anaïs Guédon, Liam Malfoy, Emma Bernard, Camille Toufaili, Johanna Braun et Dorine Bajard. Sans vous, peu de choses auraient été accomplies. Je remercie particulièrement Anaïs, Liam et Camille avec qui j'ai passé le plus de temps notamment lors de longues sessions de terrain, de jour comme de nuit.

J'adresse mes remerciements à tous mes collègues doctorant(e)s, la génération précédente d'abord : Martin Quque, Isaac Debache, Lorène Jeantet, Florian Kletty, Théo Constant, Flora Siegwalt, Lison Martinet, Agnès Saulnier, Elisa Le Roux, Pierre Bourdier, et Antonin Conan. Vous côtoyer fut très enrichissant et vous avez très certainement contribué à ma décision de poursuivre mon séjour au DEPE. Ce sera toujours un plaisir de vous recroiser.

Merci aussi aux « nouveaux » doctorants dont certains ont déjà terminé et d'autres commencent à peine : Anouch Tamian, Adrien Levillain, Clément Parnet, Timothée Gérard, Maëlle Oberlin, Nicolas Joly, Benjamin Beltzung, Laura Charlanne, Teo Barracho, Lylia Guillet, Camille Lemonnier, Komlan Toudji, Reinier Van Den Berg, Adrian Moreno Borrallo, Jingyu Qiu, Cyrielle Duval et Maïly Kervella.

Partager un bureau avec quelqu'un, ça crée forcément des liens. J'adresse un remerciement à toutes les personnes passées par le 1010 depuis 2018 et en particulier Benoit Letang, Anna Flamand, Meven Le Brishoual et Charlotte-Anaïs Olivier. Merci pour nos (très) longues conversations à propos de tout, pour votre écoute et pour votre aide. Ce fut un plaisir de cohabiter, professionnellement parlant, et de vous côtoyer au quotidien.

Je souhaite adresser des remerciements particuliers à des amies proches. Charlotte Canteloup, merci pour ton écoute à toute épreuve et tes conseils avisés, la vie strasbourgeoise aurait décidément été bien fade sans toi. Lena Dyndas, merci pour ta bienveillance (un truc d'éco-conseiller ça) et ton humour, même si trop rarement, c'est toujours un plaisir de te revoir. Un grand merci également à mes amies de toujours, Coralie Delattre et Clémentine Delsaux, malgré la distance, vous revoir est toujours une bouffée d'oxygène.

Un très grand merci à Adrien Staquet, Claire Lemaitre, Claire Humel, Aurélie Dambrine et Eglantine Dehant. La découverte du monde scientifique a commencé avec vous, depuis les bancs du SN1. Mon parcours aurait sans doute été différent sans votre présence à mes côtés au cours de ces trois premières années universitaires. Merci de continuer à m'encourager, à me conseiller dans mes choix et à être toujours présents après toutes ces années.

Merci à Lorène Garnier, Meven Le Brishoual, Antonin Conan, Laura Addis et Hugo Chignec, j'ai eu la chance de vous rencontrer au fur et à mesure depuis mon arrivée à Strasbourg et nous formons à présent une belle équipe. Vous êtes un soutien sans failles. Antonin, on ne pouvait que bien s'entendre entre nordistes exilés. Merci pour ton aide au cours de ces dernières années et pour tous les bons moments partagés, au labo, au bar ou sur les pistes de ski. Laura, merci pour ta gentillesse et ton écoute, merci aussi de me motiver à faire du sport et de recadrer Antonin quand il le faut. Merci au Breton, Meven, pour être un ami exemplaire et pour ce séjour inoubliable sur l'île de Houat. Hugo, merci pour ta bonne humeur quotidienne au labo et pour tous les bons moments partagés, j'ai déjà hâte que nous retournions voir Seb et Titouan. Lorène, j'attends avec impatience ton retour pour que tu nous racontes tes aventures à l'autre bout du monde et que nous en vivions de nouvelles, ensemble. J'espère que l'aventure du Club des 6 continuera encore longtemps.

Je tiens à remercier ma famille, et plus particulièrement mes parents, Monique et Thierry Fleitz, pour leur soutien constant, leur aide et leur écoute patiente au cours de ces dernières années. Je souhaite également adresser mes remerciements à Laure Fleitz, qui m'a permis de m'évader un peu du monde scientifique et d'explorer de nouveaux horizons. Un grand merci également à Antoine Fleitz et Aurore Dachon pour votre intérêt, votre soutien, et pour avoir contribué à l'expansion des connaissances sur les hamsters de l'autre côté de l'Atlantique.

Finally, a special thanks go to Ivan Puga Gonzalez. You were the only one able to convince me that I could do it. You may have been right! Your unwavering dedication to science has consistently been a wellspring of inspiration, and your continuous support over these nearly four years (and before) has been indispensable for me.

Table des matières

Remerciements	1
Table des matières	6
Liste des publications et communications.....	9
Avant-propos	11
Introduction Générale.....	13
I. La biodiversité face aux défis du XXIème siècle	15
1. Vivre à l'âge de l'anthropocène	15
2. Pourquoi préserver la « Nature » ?	19
3. Les actions de conservation	20
II. La translocation d'espèces.....	23
1. Les différents programmes et leurs objectifs	24
2. Critères de réussite et limites	24
3. Améliorations	27
III. Cas d'étude : Le Hamster commun	28
1. Menaces et conservation.....	28
2. Le programme de translocation	31
IV. Contexte de l'étude	32
V. Objectifs de la thèse.....	34
Méthode Générale	35
I. Biologie et écologie de l'espèce.....	38
II. Les lâchers	41
Chapitre 1 : Captivité, semi-liberté & comportement.....	43
Résumé du chapitre 1	44
BOX 1 : Influence of breeding conditions on the behaviour of Common hamsters facing predation risk.....	46
Introduction	47
Materials and Methods	48
Results.....	53
Discussion	56
Conclusion.....	58
ARTICLE 1: Improving the success of reinforcement programs: effects of a two-week confinement in a field enclosure on the anti-predator behaviour of captive-bred European hamsters	61
Introduction	63
Materials and Methods	66
Experimental protocol.....	69
Results	72

Discussion	74
Supplementary Results.....	89
Chapitre 2 :Ontogénie, comportement & reproduction.....	91
Résumé du chapitre 2	97
BOX 2: Exploring subadult responses to predation risk: A comparative study	99
Introduction.....	100
Material and Methods.....	101
Results	103
Discussion	107
ARTICLE 2 : Can subadult captive-bred Common hamsters (<i>Cricetus cricetus</i>) reproduce in the wild ? New perspectives for restocking programs.....	111
Abstract	112
Introduction.....	113
Materials and methods.....	116
Results	120
Discussion	123
Chapitre 3 : Fitness <i>in natura</i>	129
Résumé du chapitre 3	135
Article 3 : Effects of soft-release and age on the fitness of Common hamsters.....	137
Introduction.....	138
Material and methods	141
Results	148
Discussion	157
Discussion générale.....	161
I. Synthèse, limites et perspectives du projet	167
II. Recommandations	177
III. Conclusions.....	181
Bibliographie Générale.....	187
Annexe 1 : Enclos de la Voie Rapide du Piémont des Vosges (VRPV) utilisé lors des expérimentations présentées dans l'Article 1 et les Box 1 et 2.....	209
Annexe 2 : Sites de lâcher pour les suivi in natura réalisé en 2021, 2022 et 2023 et présenté dans l'Article 3	213
Annexe 3 Etude issue du Stage de Master 2 - Ecologie de la conservation (Université Paris-Saclay) - de Arthur Hebrard	217
Annexe 4: Effects of climatic conditions on released hamster survival.....	227
Annexe 5 : Les axes et les actions du Plan National d'Actions en faveur du Hamster commun (<i>Cricetus cricetus</i>) et de la biodiversité de la plaine n'Alsace (2019-2028).....	227
Annexe 6 : Prédateurs terrestres et aériens vus sur pièges photos et jeunes hamsters à l'émergence.....	229

Liste des publications et communications

Publications présentées dans ce manuscrit

Fleitz J, Enstipp MR, Parent E, Jumeau J, Handrich Y, Tissier ML. 2023. Improving the success of reinforcement programs : effects of a two-week confinement in a field enclosure on the anti-predator behaviour of captive-bred European hamsters. PeerJ. DOI 10.7717/peerj.15812

Fleitz J, Hebrard A, Reiners TE, Garnier L, Kourkgy C, Tissier ML, Handrich Y. Can subadult captive-bred Common hamsters (*Cricetus cricetus*) reproduce in the wild? New perspectives for restocking programs. (En revision dans Mammalian Biology)

Fleitz J*, Hebrard A*, Reiners TE, Garnier L, Kourkgy C, Souchay G, Tissier ML, Handrich Y. Effects of *soft-release* and age on the fitness of Common hamster. (En préparation)

*co first-author

Autres publications

Conan A, Le Brishoual M, Garnier L, **Fleitz J**, Dehaut N, Enstipp MR, Jumeau J, Handrich Y. 2023. "Efficacy of permanent wildlife fences as barriers to amphibian movement ". *Frontiers in Ecology and Evolution* vol. 11, <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1074072>

Conan A*, **Fleitz* J**, Garnier L, Le Brishoual M, Handrich Y, Jumeau J. 2022. "Efficiency of wire netting fence for small mammals and amphibians". *Nature Conservation*, 47:271-281. DOI 10.3897/natureconservation.47.71472

*co first-author

Tissier ML, Bousquet CAH, **Fleitz J**, Habold C, Petit O, Handrich Y. 2019. "Captive-reared European hamsters follow an offensive strategy during risk-assessment". *PLoS ONE* 14(1), e0210158. DOI 10.1371/journal.pone.0210158

Tissier ML, Bousquet CAH, **Fleitz J**, Chatelain N, Habold C, Handrich Y. 2018. "An anti-predation device to facilitate and secure the crossing of small mammals in motorway wildlife underpasses. (II) Validation with the European hamster under semi-natural conditions". *Ecological Engineering*, Vol.125, 106-110, DOI 10.1016/j.ecoleng.2018.10.013

Communications

Fleitz J, Hebrard A, Kourkgy C, Reiners TE, Tissier ML, Handrich Y. September 2023. Can captive-bred hamsters reproduce in the wild in their first year". 30th International hamster workgroup, Vienna (Austria). Poster presentation

Fleitz J, Garnier L, Hebrard A, Cribellier J, Kourkgy C, Tissier ML, Handrich Y. October 2022. "Improving the success of restocking programs: the case of the critically endangered common hamster (*Cricetus cricetus*)". 29th International hamster workgroup, Brussels (Belgium). Oral presentation

Fleitz J, Garnier L, Hebrard A, Kourkgy C, Tissier ML, Handrich Y. March 2022. "Improving the success of restocking programs: the case of the critically endangered common hamster (*Cricetus cricetus*)". 15th Ecology and Behaviour. Strasbourg (France). Oral presentation

Fleitz J, Garnier L, Juneau J, Tissier ML, Handrich Y. October 2020. "Effects of a pre-release training period on the anti-predator behaviour of adult and juvenile common hamsters". 27th International Hamster workgroup. Jaworzna (Poland). Oral presentation (Online).

Garnier L, **Fleitz J**, Handrich Y. October 2020. "An effectiveness test of different barrier types for the European hamster". 27th International Hamster workgroup. Jaworzna (Poland). Oral presentation (Online).

Avant-propos

Au cours de la dernière décennie en Alsace, trois nouvelles infrastructures de transport ont été mises en place : la LGV (ligne à grande vitesse, inaugurée en décembre 2016), ainsi que deux nouvelles voies rapides, à savoir la Rcade-sud (4 km) et le Contournement Ouest de Strasbourg (COS - 24 km). Ces infrastructures ont accru la fragmentation des habitats, y compris ceux des populations de Hamsters communs, dans une région déjà fortement affectée par l'agriculture intensive et la densité du réseau routier.

En France, pour tenter de gérer l'arbitrage complexe qui existe entre le développement du réseau routier et la préservation des écosystèmes, l'approche Éviter-Réduire-Compenser (ERC) a été instaurée et rendue obligatoire par la loi de 1976 relative à la protection de la nature (Müller et al., 2017). Cette approche est d'autant plus importante si des espèces sensibles sont présentes le long des itinéraires des nouveaux projets de construction. La séquence ERC peut, dans certains cas, faire l'objet de mesures d'accompagnement dans le cadre de projets d'aménagement ou de construction. Ces mesures sont généralement destinées à soutenir, renforcer ou atténuer les impacts du projet sur l'environnement et peuvent notamment intégrer des études scientifiques. Ces mesures d'accompagnement se distinguent des mesures ERC en ce sens qu'elles ont une portée plus transversale. Leur objectif englobe divers aspects, tels que l'amélioration de la connaissance des habitats et des espèces, ainsi que le soutien financier à des initiatives préalablement identifiées dans le cadre de plans ou de programmes spécifiques (par exemple, les Plans Nationaux d'Action : PNA) en faveur de la biodiversité.

C'est dans le cadre de ces mesures d'accompagnement que la présente thèse a été réalisée, l'objectif étant de mener différentes études afin d'identifier des pistes d'amélioration au programme de renforcement des populations de Hamster commun. Cet axe de recherche s'intègre également dans l'axe 4 du PNA en faveur du Hamster commun et de la biodiversité de la plaine d'Alsace actuellement en cours (2019-2028) : « Préserver et renforcer les populations fragiles ».

Cette thèse CIFRE, débutée en février 2020, a été réalisée grâce au co-financement de l'Association Nationale pour la Recherche et la Technologie (ANRT) et de l'entreprise Cofiroute (société concessionnaire mandatée par l'État pour financer, concevoir, construire, exploiter et entretenir le COS jusqu'en 2070). Cette thèse a été menée sous la direction scientifique de Yves Handrich, et a été co-encadrée par Mathilde Tissier, tous deux chercheurs CNRS de l'Institut Pluridisciplinaire

Hubert-Curien (IPHC, laboratoire CNRS de Strasbourg). Elle a été co-pilotée par Arnaud Guillemin, Chargé de mission Aménagements chez VINCI autoroutes.

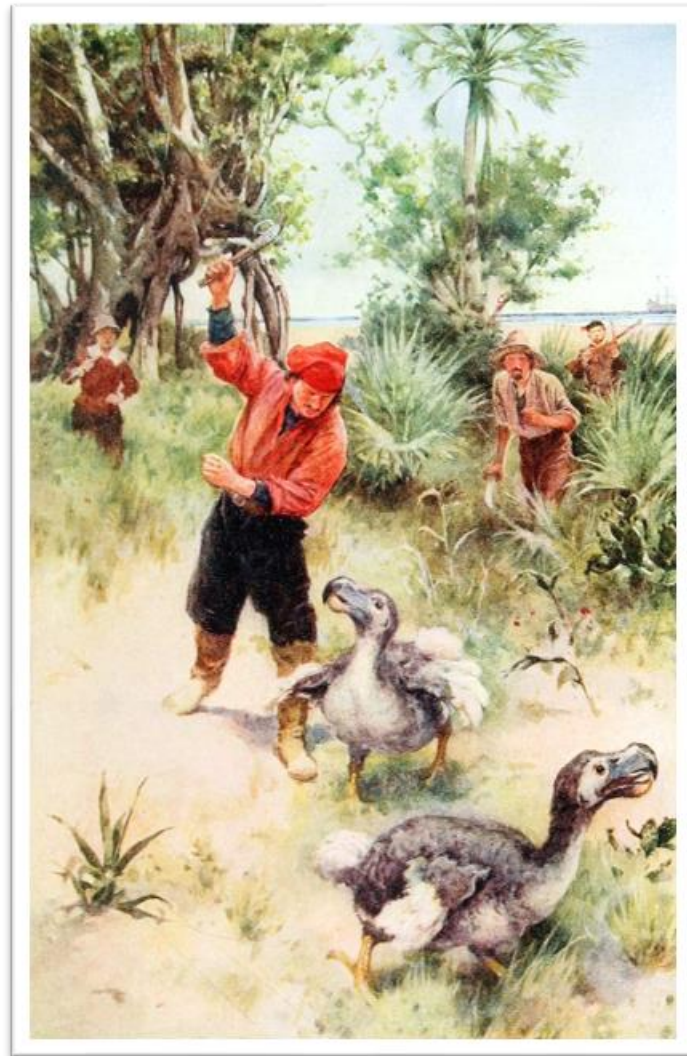
La pandémie de Covid-19 a très rapidement modifié le calendrier prévisionnel, une partie des expérimentations, initialement planifiées pour le printemps/été 2020, a dû être reportée. Pour cette raison, le projet a pu bénéficier de 8 mois de prolongation, me permettant de collecter les données nécessaires à ces études

Toutes les données présentées dans ce travail ont été recueillies pendant la thèse, à l'exception de celles de l'article 1 et de la box 2, qui ont été obtenues lors de mon contrat en tant qu'Assistante Ingénieure au DEPE, réalisé au cours de l'année 2018/2019.

Introduction Générale

*« L'Homme est l'espèce la plus insensée,
il vénère un dieu invisible et massacre une nature visible »*

Hubert Reeves



« *Dutch sailors pursuing dodos* » (Walter Paget, 1914)

I. La biodiversité face aux défis du XXIème siècle

La biodiversité est un terme générique qui définit la variété du vivant sous toutes ses formes (plantes, animaux, champignons, bactéries et autres microorganismes) et à tous ses niveaux d'organisation (le gène, l'espèce et l'écosystème - McNeely, 1990). Elle intègre des composantes structurales et des composantes fonctionnelles qui sont les processus écologiques et évolutifs à travers lesquels les gènes, les espèces et les écosystèmes interagissent les uns avec les autres dans l'environnement. Si cette notion de biodiversité peut à la fois être appréhendée au travers d'un prisme historique, écologique, politique ou global, un consensus se dégage : elle est menacée par les actions anthropiques. Ces menaces, aux répercussions directes et indirectes sur les écosystèmes et les populations, conduisent, dans certains contextes, à la mise en place de mesures de protection (Wood et al., 2000 ;Ceballos et al., 2018).

1. Vivre à l'âge de l'anthropocène

En 1856, Eunice Foote a été la première à établir un lien entre l'augmentation des concentrations atmosphériques de CO₂ et une possible élévation de la température à la surface du globe (Foote, 1856). Rapidement suivie par John Tyndall en 1861 (Tyndall, 1861), la communauté scientifique s'est progressivement intéressée à cette question. Ce n'est que 40 ans après les découvertes de E. Foote qu'un premier modèle de changement climatique fût proposé (Arrhenius, 1895). Si les prédictions d'alors, une augmentation de 50% du CO₂ atmosphérique en 3000 ans, se sont révélées bien en deçà de la réalité que nous connaissons aujourd'hui (une augmentation de 30% en un siècle), elles n'étaient alors que théoriques et ne supposaient aucun lien avec les activités anthropiques. Arrhenius avançait, en 1908 : « *On entend souvent des lamentations selon lesquelles le charbon stocké dans la terre est gaspillé par la génération actuelle sans aucune pensée pour l'avenir [...]. Nous pouvons trouver une sorte de consolation dans la considération qu'ici, comme dans tous les autres cas, il y a du bien mélangé au mal. Par l'influence de la proportion croissante [de CO₂] dans l'atmosphère, nous pouvons espérer connaître des époques avec des climats plus équitables et meilleurs, [...] des époques où la terre produira des récoltes beaucoup plus abondantes que maintenant, au bénéfice de l'humanité* ». Il aura fallu attendre les années 1930 pour que les dérèglements climatiques et leurs conséquences soient documentés, d'abord au niveau des pôles puis à l'échelle planétaire. Ça ne sera que 40 ans plus tard, vers 1970, qu'ils seront définitivement attribués aux activités humaines (Benton, 1970).

En 2000, Paul Crutzen, prix Nobel de chimie, et Eugene Stoermer, biologiste, conceptualisent le passage à une nouvelle ère géologique, l'Anthropocène. Ils la décrivent comme l'idée selon laquelle

les humains ont modifié la géologie de la terre de manière suffisante pour marquer le début d'une nouvelle époque de l'histoire planétaire (Crutzen & Stoermer, 2000). Le dernier rapport du GIEC (Lee & Romero, 2023) ne laisse aucun doute quant aux impacts et à la responsabilité des activités humaines sur les écosystèmes, notamment par le biais des émissions de gaz à effet de serre, de la perte d'habitat et de l'épuisement des ressources qui en découlent. Aujourd'hui, vivre à l'âge de l'anthropocène signifie vivre dans un monde où la hausse de la température globale s'accroît d'année en année et où un réchauffement de 1,5°C par rapport à l'ère préindustrielle est attendu pour 2030 et ce, même en supposant un arrêt complet de toute émission de CO₂ à l'échelle mondiale (IPCC, 2023). Ces dérèglements climatiques seraient à la fois la cause et la conséquence des changements globaux qui s'observent à l'échelle des écosystèmes et des populations. En passant officieusement de l'Holocène à l'ère de l'Anthropocène, la planète entrait dans ce que Elizabeth Kolbert décrit comme « *le sixième grand épisode d'extinction massive de la biodiversité depuis l'apparition de la vie sur Terre ; le premier événement de ce genre entièrement causé par les humains* » (Kolbert, 2014). Au cours des 500 derniers millions d'années, la vie a dû se rétablir après cinq extinctions distinctes dites « naturelles », au cours desquelles plus de 75 % des espèces ont disparu (Chettri et al., 2019). Vivre à l'ère de l'Anthropocène signifie à la fois assister et participer à cette 6^{ème} extinction aujourd'hui largement reconnue par la communauté scientifique (Diamond, 1987 ; Wake and Vredenburg, 2008 ; Ceballos and Ehrlich, 2018). Propulsée par une croissance démographique mondiale galopante¹, l'Anthropocène est non seulement caractérisée par l'extinction de plantes et d'animaux mais également par une dégradation plus globale des écosystèmes, accentuée par le dérèglement climatique. Le Rapport mondial 2019 de la Plateforme Intergouvernementale Scientifique et Politique sur la Biodiversité et les Services Écosystémiques (IPBES) indique qu'environ un million d'espèces animales et végétales sont menacées d'extinction en raison de l'interférence humaine. Selon l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), la période actuelle d'extinction de masse est sans précédent depuis la disparition des dinosaures il y a plus de 66 millions d'années (IUCN/SSC, 2013). Aujourd'hui, plus de 99% des extinctions d'espèces récentes ou actuelles sont attribuables à l'activité humaine et le risque d'extinction touche environ 41 % de toutes les espèces d'amphibiens, 13% des oiseaux et 25 % des mammifères (Figure 1 - Primack et al., 2012). L'UICN a prédit que 99,9 % des espèces en danger critique et 67 % des espèces en danger auront disparues d'ici les 100 prochaines années (IUCN/SSC, 2013). Plusieurs espèces de mammifères encore relativement stables et abondantes il y a peu, sont

¹ Population mondiale de 8 milliards en 2022 avec un pic estimé à 10,4 milliards d'ici la fin du XXI^{ème} siècle (World Population Prospects: Summary of results, 2022).

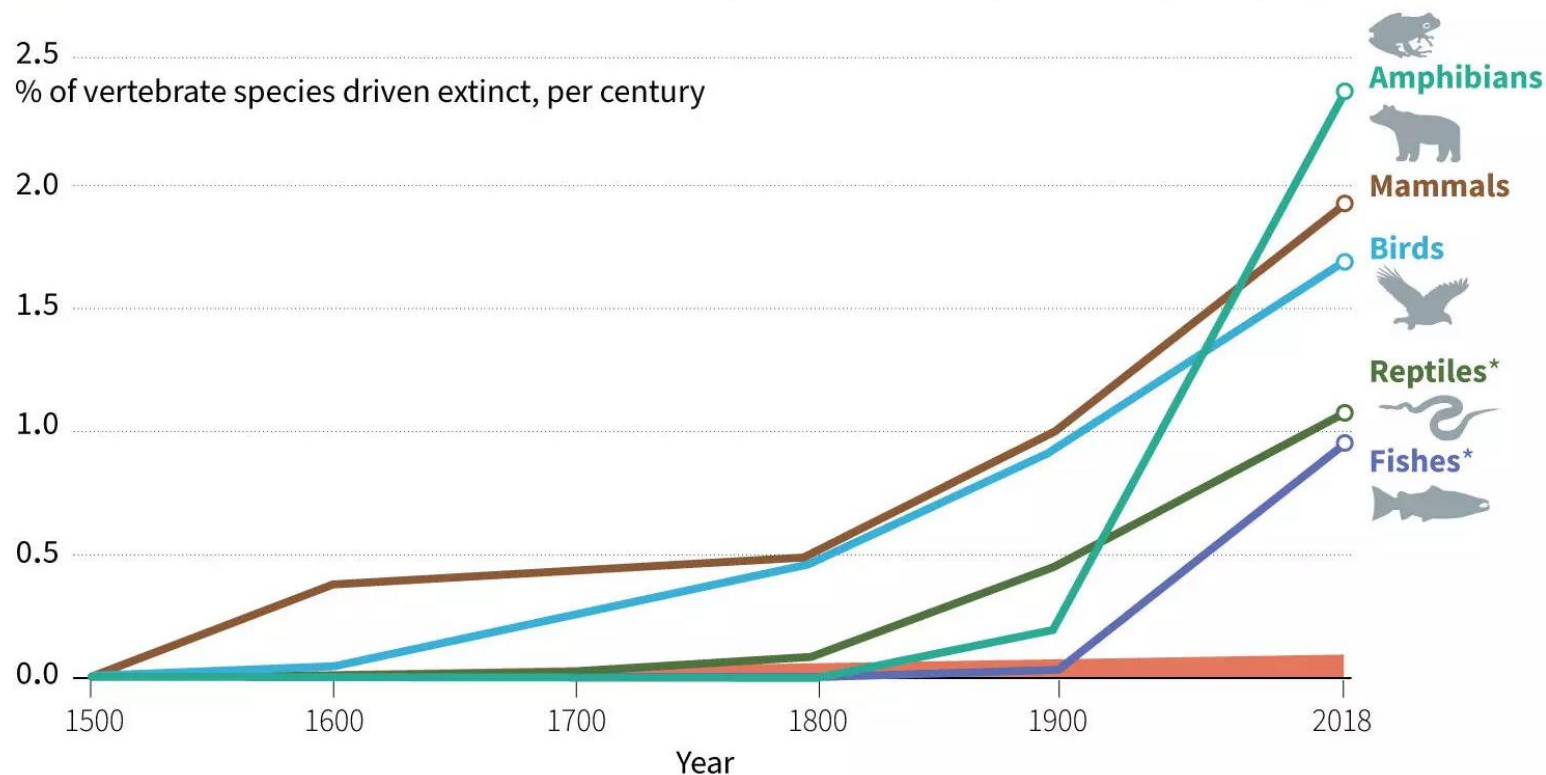
aujourd'hui en danger. Par exemple, les populations générales de guépards (*Acinonyx jubatus*) sont passées de 100 000 individus au début du XX^{ème} siècle à 7 000 aujourd'hui (Durant et al., 2017) et les populations de pangolins (*Manis spp.*) ont été décimées avec un déclin estimé à plus d'un million d'individus entre 2000 et 2019 (Hu et al., 2020). Près de 200 espèces de vertébrés ont disparu au cours des 100 dernières années, ce qui représente une perte d'environ deux espèces par an. Si l'on tient compte du taux d'extinction naturel estimé pour les deux derniers millions d'années, il aurait fallu non pas un siècle, mais jusqu'à 10 000 ans pour que ces 200 espèces de vertébrés disparaissent. En fonction du taxon étudié (Ceballos et al., 2015), le taux d'extinction mondial actuel est estimé 1000 fois plus élevé que le taux d'extinction naturel, sans interventions humaines (De Vos et al., 2015).

Cette érosion de la biodiversité se caractérise par cinq principales causes en lien avec les changements globaux, représentant des menaces à la fois directes et indirectes pour les écosystèmes : (1) la perte d'habitats (incluant la fragmentation et la disparition des habitats naturels notamment liées à l'agriculture, l'exploitation forestière et l'urbanisation), (2) la surexploitation des ressources, (3) l'introduction d'espèces exotiques envahissantes, (4) la pollution (de l'air, de l'eau et des sols) et (5) le changement climatique (IUCN/SSC, 2013). Ces menaces sont complexes et agissent souvent de manière synergique; de plus, elles n'interviennent pas toutes à la même échelle spatiale et temporelle. Par exemple, la destruction des habitats et la surexploitation des ressources apparaissent comme les menaces les plus directes et les plus urgentes pour la biodiversité (Caro et al., 2022) Ces phénomènes ont des effets délétères immédiatement perceptibles à l'échelle des populations avec notamment la raréfaction des zones refuge, une diminution de l'accès à la nourriture entraînant une surmortalité ne permettant pas le renouvellement des populations. (IUCN/SSC, 2013).

The 6th mass extinction?

Current rates of extinction are 100 to 1,000 times higher than the background rate

■ Estimate of extinction that would occur naturally, 0.1-2 extinctions per million species per year



*Values for reptiles and fishes likely to be underestimates as not all species have been assessed. Fishes includes bony fishes, cartilaginous fishes and lampreys

Figure 1 : Pourcentages cumulés des espèces de vertébrés qui se sont éteintes sur les 500 dernières années. Depuis 1900, les pourcentages d'extinctions sont marqués par une nette augmentation (Adapté par Erin Conroy de l'IPBES/IUCN 2022).

2. Pourquoi préserver la « Nature » ?

Quelle(s) valeur(s) attribuer à la biodiversité et de ce fait, quel(s) intérêt(s) avons-nous à tenter de la préserver ? Ces considérations peuvent être abordées sous différents angles et touchent des thématiques plus vastes que celles des sciences naturelles seules. Les deux arguments principaux se basent sur les concepts de valeur intrinsèque (ou biocentrique/écocentrique) et de valeur utilitaire (ou anthropocentrique) de la biodiversité.

La valeur intrinsèque sous-entend l'idée que la nature est précieuse en elle-même et pour elle-même (Batavia & Nelson, 2017). Dans la dernière partie du XX^{ème} siècle, de nombreux défenseurs de la biodiversité et spécialistes de la conservation ont basé leur mission sur cette valeur subjective de la biodiversité (Soulé, 1985; Noss, 1991). Si cette notion s'inscrit dans un courant tant biologique que philosophique et éthique, elle continue de fonder les travaux de nombreux scientifiques (Fisher & Brown, 2015). Elle constitue par exemple la pierre angulaire de la première valeur organisationnelle de la « Society for Conservation Biology » : « *Il y a une valeur intrinsèque dans la diversité naturelle des organismes, la complexité des systèmes écologiques et la résilience créée par les processus évolutifs* ». Au cours des deux dernières décennies, l'argument selon lequel la nature devrait être protégée en raison de sa valeur intrinsèque a été réévalué en faveur d'une approche mettant l'accent sur la valeur utilitaire ou instrumentale de la nature (Maguire & Justus, 2008). Cette valeur utilitaire fait référence à une production ou à des fonctions fournies par la biodiversité à l'espèce humaine. Ainsi, les menaces qui pèsent sur la biodiversité deviennent des menaces qui pèsent sur l'Homme. Cette valeur utilitaire se traduit en termes de santé (la biodiversité fournit le matériel de base à la majeure partie des produits pharmaceutiques), de nutrition² ou de régulation du climat (les forêts et les océans sont des pièges à carbone) (Primack et al., 2012). L'intérêt principal de cette vision anthropocentrique est qu'elle sous-entend la notion de services écosystémiques qui donnent une valeur financière aux avantages que les écosystèmes et la biodiversité apportent aux sociétés humaines. Pendant longtemps, la valeur de ces services a été sous-estimée, aujourd'hui, ils ont été chiffrés à 125 000 milliards d'USD (OECD, 2019), offrant un levier puissant pour permettre à la biodiversité de peser dans la balance des décisions économiques et politiques.

Attribuer des valeurs à la biodiversité, qu'elles soient anthropocentriques ou intrinsèques, permet d'appréhender l'impact économique, culturel ou éthique de son déclin. En effet, la préservation

² La majorité des espèces végétales cultivées dépendent des animaux sauvages pour leur pollinisation et les populations rurales mondiales dépendent de la chasse et de la pêche pour leur alimentation et notamment leur source de protéines.

des populations et des espèces est une notion importante à la fois pour leur valeur intrinsèque mais aussi parce qu'elle permet de maintenir la diversité écologique et les processus évolutifs dont dépendent tous les êtres-vivants, l'espèce humaine incluse (Batavia and Nelson, 2017).

3. Les actions de conservation

Prise de conscience

D'un point de vue historique, les premières religions monothéistes et approches philosophiques occidentales contiennent souvent des notions de conservation mais celles-ci placent largement l'Homme au-dessus des autres espèces vivantes (Pulin, 2002). Identifier les origines des actions de conservation est complexe, celles-ci étant principalement mises en place pour protéger des ressources nécessaires plus que pour préserver la biodiversité. Par exemple, la mise en place de réserves privées au Moyen Âge par les familles royales et nobles d'Europe était motivée par un usage récréatif (notamment pour la chasse des cerfs et sangliers) d'une minorité privilégiée et elle n'intégrait pas de notions directes de conservation des espèces et des habitats. Face aux constats de plus en plus évidents et documentés de l'extinction d'espèces en raison des activités anthropiques (i.g. l'Auroch (*Bos primigenius*) en Europe en 1627 et le dodo (*Raphus cucullatus*) à Maurice dans les années 1680), la notion d'éthique dans l'exploitation des ressources est progressivement arrivée dans la conscience collective (Primack et al., 2012). Au XIX^{ème} siècle, les premières réserves naturelles et premiers parcs nationaux ont vu le jour presque simultanément en Europe et en Amérique du Nord. Progressivement, des actions de plus en plus concrètes sont apparues. Ces actions de conservation ont pu être mises en place grâce à des outils politiques au travers (1) d'actions gouvernementales nationales ou internationales, (2) économiques, avec la prise en compte des services écosystémiques et (3) scientifiques avec notamment le développement dans les années 80 de la « Biologie de la Conservation ». Face aux constats alarmants quant à la disparition des espèces et des écosystèmes et aux conséquences négatives directes des activités humaines sur la biodiversité, des actions de conservation, préservation et de développement durable ont été mises en place à différentes échelles. L'objectif premier est la protection et la restauration de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes (Rawat & Agarwal, 2015 ; Sarrazin & Lecomte, 2016).

Mesures mises en place

Au cours des dernières décennies, des actions gouvernementales se sont ainsi multipliées, tant au niveau national qu'international : elles visent à intégrer les préoccupations de conservation dans

les décisions de politique publique. Des initiatives, telles que la Convention sur la Diversité Biologique (CDB)³ ou l'IPBES créé par les Nations Unies en 2012, ont été mises en place pour rassembler les connaissances scientifiques et faciliter la prise de décisions politiques éclairées en matière de conservation (Brondízio et al., 2019). De plus, des organisations comme la « Society for Conservation Biology », fondée en 1985, jouent un rôle central en favorisant la collaboration entre scientifiques, responsables politiques et acteurs de la société civile, contribuant ainsi à aligner les politiques publiques sur les enjeux de conservation contemporains.

La mise en œuvre de ces mesures peut varier d'un pays à l'autre et dépend des politiques nationales et des réglementations locales. Toutefois, l'accent mis sur la conservation de la biodiversité dans certains secteurs, comme celui de la construction, est en constante progression à l'échelle mondiale, à mesure que la sensibilisation aux enjeux environnementaux s'accroît. L'élaboration de législations spécifiques, accompagnées de mesures appropriées, est cruciale pour réglementer les activités humaines nuisibles à la faune et à la flore. Par exemple, de nombreux pays exigent que les projets de construction réalisent des Etudes d'Impact sur l'Environnement (EIE) avant de commencer des travaux. Les résultats de ces évaluations peuvent conduire à des modifications du projet pour minimiser les impacts négatifs ou plus rarement à leur annulation. En France, ces évaluations sont souvent suivies de la séquence ERC (Eviter, Réduire, Compenser)⁴.

Cette séquence est constituée de 3 étapes qui visent à guider les actions humaines pour minimiser les impacts négatifs sur l'environnement. La première étape implique la prévention des dommages environnementaux par une planification minutieuse des projets et des activités. Si l'évitement complet n'est pas possible, la deuxième étape consiste à réduire au maximum les impacts prévus en adoptant des pratiques respectueuses de l'environnement et en minimisant la consommation de ressources naturelles. Enfin, la troisième étape concerne la compensation des dommages inévitables par des mesures de conservation ou de restauration de l'environnement. Il est important de noter que la séquence ERC est souvent considérée comme un outil utile lorsque mise en œuvre de manière responsable, mais elle doit être utilisée de manière complémentaire à d'autres mesures de conservation et de réduction des impacts environnementaux. Plusieurs préoccupations et critiques remettent en cause la séquence ERC et notamment le fait que les entreprises ou les projets peuvent prétendre être respectueux de l'environnement en se contentant de compenser les dommages plutôt que de réellement réduire leurs impacts. De plus,

³ Traité international juridiquement contraignant fondé en 1992 lors du « sommet de la Terre » de Rio.

⁴ Règlementée par la loi Biodiversité 2016 et l'article L. 122-1 du Code de l'environnement.

l'ERC peut conduire à un simple déplacement des problèmes environnementaux. La séquence ERC n'indique pas non plus quand il est acceptable de passer à l'étape de la compensation. Enfin, malgré les mesures de compensation, la séquence ERC peut encore entraîner une perte nette de biodiversité, car il est souvent impossible de reproduire pleinement des écosystèmes détruits.

La biologie de la conservation

La biologie de la conservation, aussi appelée Sciences de la conservation, en raison de sa pluridisciplinarité, a émergé de l'écologie de manière quasi imperceptible et s'est développée pour répondre aux enjeux de préservation des espèces et des écosystèmes (Robinson, 2006). Elle recouvre un large éventail de concepts, principes et pratiques œuvrant pour la conservation, la préservation et la gestion des composantes et des processus de la biodiversité. Elle est une synthèse de plusieurs disciplines en sciences fondamentales (écologie, climatologie, sociologie, etc.) et appliquées (agriculture, foresterie, gestion des populations sauvages et de la faune captive etc.) ayant pour objectifs (1) de décrire la biodiversité, (2) d'identifier les menaces auxquelles cette biodiversité fait face de par les activités humaines et (3) de développer des méthodes pour protéger et restaurer la biodiversité. De nombreuses mesures de conservation s'appuient sur les recherches en biologie de la conservation et fournissent des concepts et des outils basés sur la connaissance de l'évolution. Ces connaissances permettent la planification et la gestion des mesures de conservation (Robert et al., 2017) et ses applications concrètes se traduisent par exemple par la mise en place de mesures '*in-*' ou '*ex-situ*'.

La conservation in-situ

Les mesures de conservation *in-situ* font référence à la conservation des écosystèmes et des habitats incluant la maintenance et le rétablissement de populations viables *in natura*. La mise en place de ces mesures nécessite une estimation précise du niveau de menace qui pèse sur une espèce et sur sa probabilité d'extinction à une échelle de temps donnée. Cette méthode est celle employée par l'IUCN pour la mise en place de sa liste rouge (Balmford et al., 2013) La stabilité d'une espèce dans son environnement dépend de son adaptation à cet environnement ainsi que de sa plasticité phénotypique⁵ lui permettant de s'adapter aux changements biotiques et abiotiques. Les espèces vivant sur des aires géographiques très restreintes ainsi que les petites populations sont soumises à un risque d'extinction plus rapide en raison de l'effet de (1) la perte de diversité génétique, la dépression de consanguinité et la dérive génétique, (2) la stochasticité

⁵ Capacité d'un génotype particulier à générer des phénotypes variés en fonction de conditions environnementales spécifiques.

démographique et (3) la stochasticité environnementale incluant les catastrophes naturelles. Ces effets se combinent pour former ce que les biologistes de la conservation nomment un « vortex d'extinction » (Gilpin and Soulé, 1986). Enrayer ce vortex implique de travailler en amont sur la gestion des habitats et les processus populationnels (Primack et al., 2012). Ces travaux peuvent inclure la création d'aires protégées ainsi que l'amélioration de la connectivité avec la mise en place de corridors écologiques afin de favoriser les déplacements et éviter un isolement à la fois populationnel et génétique. Des mesures de conservation *in-situ* peuvent souvent être couplées à des mesures *ex-situ*.

La conservation ex-situ

Les mesures de conservation *ex-situ* font référence à la conservation de la biodiversité en dehors des habitats naturels. Ces mesures peuvent être mises en place lorsqu'une espèce n'est plus représentée que par un très faible nombre d'individus ou si son habitat est en danger critique. Dans ce cas, la décision peut être prise de prélever tout ou partie des individus sauvages de cette population et de les garder en captivité, avec l'objectif de les faire se reproduire pour préserver un stock génétique viable. Par exemple, les zoos, musées, banques de gènes ou jardins botaniques ont déjà permis d'éviter la disparition définitive de certaines espèces (Keulartz, 2015; Olive & Jansen, 2017).

Une des limites majeures d'un élevage en captivité est que l'objectif de conservation est futile s'il n'y a pas un objectif plus global de réintroduction de l'espèce dans son milieu naturel. En mettant en œuvre des mesures spécifiques, telles que la translocation à des fins de conservation, le statut de certaines espèces s'est amélioré. Parmi les exemples, on peut citer au moins 148 espèces d'ongulés qui, sans ces actions, auraient probablement vu leur classification dans la liste rouge de l'UICN se détériorer (entre 1996 et 2008), ce qui inclut six espèces qui seraient probablement éteintes aujourd'hui dans leur habitat naturel si ces mesures n'avaient pas été mises en place (Hoffmann et al., 2015).

II. La translocation d'espèces

La translocation d'espèces sauvages dans leur milieu d'origine est aujourd'hui une mesure couramment employée (Berger-Tal et al., 2020). L'UICN définit la translocation comme « *le mouvement, facilité par l'Homme, d'organismes vivants, d'une zone à une autre* » (UICN/SSC, 2013 ; Zlatanova, 2016). Ces translocations peuvent être motivées par diverses raisons et avoir des effets bénéfiques ou délétères pour l'espèce et les écosystèmes concernés.

1. Les différents programmes et leurs objectifs

La translocation peut être une action volontaire ou accidentelle, avec par exemple l'introduction involontaire d'une espèce exotique dans un écosystème. Les raisons qui motivent ces programmes peuvent être politiques, commerciales, récréatives (translocation d'oiseaux pour la chasse par exemple) ou avoir des objectifs de conservation, dans le cas d'une espèce menacée. Dans ce dernier cas, on parle de **translocations de conservation**, caractérisées par le mouvement intentionnel et le lâcher d'individus dans un but premier de conservation. Les individus utilisés dans le cadre de ces programmes de translocation peuvent être d'origine sauvage ou captive. Ce type de translocation est en général mis en place pour améliorer le statut de conservation d'une espèce cible, localement ou à une échelle plus globale et/ou restaurer les fonctions et processus naturels d'un écosystème. Elle doit permettre de générer un bénéfice mesurable pour la conservation au niveau d'une population, d'une espèce ou d'un écosystème, et ne doit pas seulement se limiter à procurer un avantage aux individus transloqués. Les translocations de conservation comprennent (1) la restauration ou la reconnexion de populations isolées en réalisant des **renforcements** et **réintroductions** dans la zone indigène d'une espèce et (2) les introductions à des fins de conservation, comprenant la colonisation assistée et le remplacement écologique, en dehors de la zone indigène (IUCN/SSC, 2013). Les objectifs de ces translocations sont nombreux : elles visent à la fois à augmenter les effectifs des populations menacées, à accroître la diversité génétique et ainsi renforcer la résilience de ces populations ou encore corriger un sex-ratio déséquilibré.

La translocation est un outil de conservation qui a aujourd'hui montré son efficacité pour de nombreuses espèces menacées, animales ou végétales (Panfylova et al., 2019). Son utilisation a particulièrement augmenté ces dernières décennies et cette tendance va probablement perdurer parallèlement aux pressions toujours croissantes qui s'exercent sur la biodiversité (Swan et al., 2018). Que ce soit seule ou en association avec d'autres mesures de conservation, la translocation d'individus nécessite cependant une mise en place rigoureuse et la prise en compte d'un équilibre entre les avantages, les coûts et les risques à la fois de la translocation elle-même et des actions de conservation alternatives (IUCN/SSC, 2013).

2. Critères de réussite et limites

Le succès d'une translocation de conservation est généralement évalué par l'établissement d'une population viable à long terme (Griffith et al., 1989); IUCN/SSC, 2013). Des études suggèrent de se baser sur le calcul d'un critère de viabilité (soit une potentialité plutôt qu'un état actuel) pour définir le succès de ces programmes (Mace et al., 2008; Robert et al., 2015). Des critères de réussite plus

précis ont été proposés notamment pour assurer la survie des animaux relâchés, favoriser leur reproduction ainsi que celle de leur descendance, et garantir la persistance de la population sur une période définie (Seddon, 1999). La dynamique d'une translocation réussie passe par des phases d'établissement, de croissance et de régulation. Cette dernière phase permet d'apporter des conclusions quant au succès à long terme du programme de translocation (Sarrazin, 2007 ; Armstrong & Reynolds, 2012). Il existe de multiples exemples de translocations de conservation réussies. Par exemple, la restauration de l'habitat de la Rousserolle des Seychelles (*Acrocephalus sechellensis*) avait permis de faire passer la population de 26 à 300 individus. Cependant, cette population insulaire restant isolée et très vulnérable à une catastrophe locale, la décision a été prise de déplacer certains individus sur des îles voisines afin de réduire le risque d'extinction, conduisant ainsi au développement de nouvelles populations stables au-delà de l'aire de répartition initiale de l'espèce (Komdeur, 1994). D'autres exemples notables de translocations réussies incluent la réintroduction du renard véloce (*Vulpes velox*) au Canada, dont les populations sauvages avaient disparu dans les années 30, mais ont été rétablies grâce à des individus en provenance des États-Unis (Ausband & Foresman, 2007). Un autre exemple est celui du cheval de Przewalski (*Equus ferus przewalskii*), éteint à l'état sauvage en 1960, dont la survie a été préservée grâce à un programme d'élevage en captivité et à des lâchers en dehors de son aire de répartition historique (Turghan et al., 2022).

Malgré ces succès apparents, de nombreuses problématiques entravent fréquemment le succès des translocations. Elles ne sont en effet pas sans conséquences pour l'espèce relâchée, pour les autres espèces vivant dans l'aire de lâcher et pour le fonctionnement global de l'écosystème concerné. Il existe un risque de favoriser la transmission de parasites et de pathogènes d'une population à une autre ou d'introduire des gènes délétères ou non adaptatifs dans une population (Pullin, 2002 ; Gross et al., 2023). La translocation de prédateurs ou de compétiteurs peut également avoir des impacts négatifs sur les autres espèces conduisant à une perte plus globale de biodiversité (Champagnon et al., 2012). En plus des risques que représentent les individus relâchés pour l'espèce cible ou les espèces partageant le même écosystème, de nombreuses limites ont été mises en évidence quant aux capacités de survie et d'adaptation des individus nouvellement lâchés.

Malgré le fait que les translocations soient devenues des outils populaires pour la conservation et qu'elles aient permis d'influencer favorablement le statut de conservation de nombreuses espèces (Seddon et al., 2014 ; Hoffmann et al., 2015), elles nécessitent des efforts coûteux et de nombreux cas se sont soldés par un échec. Une étude comparative, réalisée par Berger-Tal et al. (2020) a mis

en évidence de nombreuses problématiques liées notamment aux difficultés de suivi des individus relâchés, au manque de moyens financiers, à la qualité des habitats de lâcher ou au manque de connaissances sur l'espèce. L'un des problèmes les plus couramment rapportés lors de la translocation d'espèces est lié au comportement des animaux lâchés dans un nouvel environnement et à leur intégration dans l'écosystème. Cet aspect est d'autant plus vrai pour les animaux nés et élevés en captivité.

Pour certaines espèces, l'élevage en captivité à des fins de conservation a permis d'éviter leur extinction imminente (e.g., le Condor de Californie (*Gymnogyps californianus*), le Crécerelle de Maurice (*Falco punctatus*) ou le Putois à pieds noirs (*Mustela nigripes*) - Snyder et al., 1996). Cependant, la captivité a des répercussions sur les individus, car ils y sont soumis à une pression de sélection réduite et différente de celle présente dans leur habitat naturel. Cette modification de la pression de sélection favorise l'émergence de génotypes et de phénotypes particuliers (Price, 1998 ; McPhee and Carlstead, 2010). Au fil des générations, cette pression de sélection spécifique peut influencer la distribution et l'expression de certains traits, entraînant une augmentation significative de la variabilité comportementale interindividuelle et une modification des fonctions immunitaires ou digestives (Cabezas et al., 2011; Crates et al., 2023). Cette augmentation de la variabilité comportementale a été observée chez de nombreuses espèces élevées en captivité (McDougall et al., 2005 ; DeGregorio et al., 2017; Swaisgood et al., 2018 ; Crates et al., 2023). Elle se manifeste également lorsque la force de sélection est réduite ou absente dans un environnement donné, comme c'est le cas dans les milieux insulaires, dépourvus de pression de prédation (Blumstein et al., 2002; Bremner-Harrison et al., 2004; Jolly et al., 2018). Par conséquent, les problèmes liés au comportement des animaux relâchés sont souvent attribuables au fait que, dans un environnement inconnu, ces animaux peuvent avoir du mal à s'adapter, car ils ne possèdent pas les compétences comportementales essentielles pour leur survie dans la nature. Cela inclut la recherche de nourriture, d'un abri, de partenaires (M. E. McPhee, 2003; Swaisgood, 2010), et/ou la capacité à identifier et à répondre de façon appropriée aux risques de prédation (De Azevedo & Young, 2006; de Faria et al., 2020). Il a été observé que les échecs de translocations étaient fréquemment associés à une surmortalité des animaux, principalement due à une forte prédation dans les jours et les semaines suivant leur libération (Moseby et al., 2011 ; La Haye et al., 2020).

3. Améliorations

De nombreuses études ont mis en évidence l'impact de la captivité sur le comportement des animaux ainsi que ses effets délétères sur le succès des translocations de conservation (McPhee, 2003 ; Courtney et al., 2017 ; Grueber et al., 2017 ; Crates et al., 2023). Pour tenter de limiter ces effets et maximiser la fitness des individus lâchés, plusieurs approches ont été testées, avec des succès variables. Parmi elles, on peut citer le « *soft-release* », l'entraînement des animaux captifs à reconnaître leurs prédateurs naturels, l'enrichissement du milieu de vie pré-lâcher, ou, dans une moindre mesure le lâcher d'individus à différents stades de développement (Shier & Owings, 2006 ; Reading et al., 2013 ; Batson et al., 2015 ; Lloyd et al., 2019 ; Tetzlaff et al., 2019 ; Resende et al., 2020). Le *soft-release* comprend l'ensemble des mesures permettant aux animaux une transition facilitée ou progressive vers la vie sauvage comme un pré-lâcher dans un milieu semi-naturel exposant les animaux à divers stimuli qu'ils rencontreront après les lâchers définitifs (Mitchell et al., 2011 ; De Milliano et al., 2016). Il a fait ses preuves (Mitchell et al., 2011 ; Resende et al., 2021), bien que sa réussite soit variable en fonction des espèces (Milliano et al., 2016). L'entraînement des animaux captifs à reconnaître leurs prédateurs a également été mis en place pour de nombreuses espèces. L'exposition des animaux élevés en captivité à une variété de stimuli reproduisant ceux produits lors d'une attaque peut permettre d'améliorer la reconnaissance et l'évitement des prédateurs et ainsi augmenter la survie post-lâcher (Vilhunen, 2006 ; Tetzlaff et al., 2019). Cependant, cette méthode présente également le risque que les animaux entraînés développent une forme d'habituation et, de ce fait, réagissent moins à la perception du danger réel après relâcher (Rowell et al., 2020). Le lâcher d'individus à différents stades de développement (i.e. adultes vs. Juvéniles ou subadultes) a également été étudié (Sarrazin et al., 2000, Robert et al., 2004, Pritchard et al., 2021) avec l'idée selon laquelle les jeunes présenteraient une plus grande plasticité comportementale et auraient passé moins de temps en captivité ce qui pourrait augmenter leurs chances de s'adapter rapidement après le lâcher dans un nouvel environnement.

Les espèces menacées étant généralement caractérisées par des populations de taille réduite, cela limite la possibilité de tester de nouvelles mesures de conservation, compliquant ainsi la détermination des actions de gestion les plus efficaces (Tulloch et al., 2015). Cette petite taille de population renforce également la crainte de l'échec, ce qui peut entraver la prise de décision en matière de conservation (Meek et al., 2015; Tulloch et al., 2015). Néanmoins, agir face à cette incertitude est souvent nécessaire pour les gestionnaires, ce qui signifie que des décisions doivent

être prises avec des informations partielles, souvent dans des délais courts et avec des ressources limitées (Canessa et al., 2019; Pritchard et al., 2021).

En dehors des défis associés aux populations de petite taille, d'autres contraintes peuvent surgir lorsque l'espèce en question est catégorisée comme étant "nuisible" pour les activités humaines, notamment dans le domaine de l'agriculture. Dans de tels cas, la protection de cette espèce, en raison de sa valeur « intrinsèque », peut entrer en conflit avec sa valeur « utilitaire » immédiate, car elle peut causer des préjudices économiques aux populations humaines concernées à court terme.

III. Cas d'étude : Le Hamster commun

Les risques liés aux translocations de conservation impliquant des animaux nés et élevés en captivité sont particulièrement préoccupants pour les espèces à courte durée de vie, souvent classifiées comme espèces proies (Nechay et al., 1977). Le cas du Hamster d'Europe (*Cricetus cricetus*) est un exemple illustrant à la fois les difficultés susmentionnées et les défis actuels en matière de conciliation entre activités/développement humain(es) et préservation de la biodiversité au sein d'un même territoire. Cette espèce, aussi appelée Hamster commun, était autrefois abondante dans les steppes, les terres fertiles, les prairies et les champs de céréales sur une vaste aire de répartition s'étendant sur plus de 5500km, du nord-ouest de l'Europe à l'est de la Chine (voir partie Méthode Générale, Figure 2A, Kryštufek et al., 2020). Aujourd'hui, cette espèce est l'un des mammifères les plus menacés d'Eurasie avec un déclin de 75% de son aire de répartition en Europe Centrale et de l'Est en moins de 50 ans (voir partie Méthode Générale, Figure 2B).

1. Menaces et conservation

Le déclin des espèces inféodées au milieu agricole a été constaté depuis le début du XXème siècle, lorsque l'agriculture industrielle a connu une croissance rapide dans de nombreuses régions du monde (Lanz et al., 2018 ; Naqibzadeh et al., 2021). Par le passé, les études qui se sont intéressées à ce déclin se sont majoritairement concentrées sur les espèces d'oiseaux et d'invertébrés (Doxa et al., 2010). Plus récemment, il a été démontré que plusieurs espèces de mammifères, autrefois abondantes, tels que le lièvre d'Europe (*Lepus europaeus*), le rat taupier (*Arvicola terrestris*) ou le rat des moissons (*Micromys minutus*) sont également menacées (O'Brien, 2015 ; Tissier, Habold, et al., 2019). Ainsi, le Hamster commun partage son milieu de vie avec de nombreuses autres espèces, toutes soumises aux mêmes pressions anthropiques. Pour cette raison, le hamster est caractérisé

comme une espèce « parapluie » et les mesures de conservation de cette espèce sont bénéfiques pour tout un cortège d'autres espèces inféodées aux plaines agricoles.

Autrefois caractérisé comme peste pour l'agriculture, le hamster était abondant dans une large partie de l'Eurasie, avec des effectifs de plus de 2000 individus par hectare comptabilisés en Slovaquie dans les années 70 lors d'événements de pullulation (Nechay, 2000). D'abord chassées pour sa fourrure ou pour limiter les dégâts faits aux cultures, les populations de hamsters ont progressivement disparu à des échelles locales et régionales dans de nombreux pays notamment la Belgique, les Pays-Bas, la France, l'Autriche, l'Allemagne, la Pologne, la République-tchèque, la Hongrie, la Slovaquie, l'Ukraine, la Biélorussie et la Russie (Banaszek et al., 2020). Aujourd'hui, l'espèce a totalement disparu de Suisse (Nechay, 1977, aucune observation récente) et, lorsque les populations sauvages sont encore présentes, on ne dénombre dans certains pays parfois plus que 1 à 2 individus par hectare (Kayser et al., 2003). Cette densité ne permet pas aux individus de trouver un partenaire pour la reproduction (Ulbrich & Kayser, 2004).

Le déclin d'une espèce « commune »

Plusieurs facteurs combinés peuvent expliquer ce déclin des populations à travers l'Europe. Dans un premier temps, la modification des pratiques agricoles depuis les années 60 a largement fragilisé l'espèce. La généralisation, d'abord en Europe de l'Ouest, des monocultures (notamment celle du maïs ou du blé d'hiver), de l'utilisation croissante d'intrants chimiques et de pesticides et de l'avancée des dates de moisson ont réduit l'accès à une alimentation riche et diversifiée pour le hamster tout en le privant d'un couvert végétal indispensable pour se cacher des prédateurs, surtout lors de sa sortie d'hibernation (Kayser et al., 2003; Surov et al., 2016; Tissier, Handrich, et al., 2016). De plus, dans un écosystème de plus en plus dégradé, les animaux ont tendance à disperser davantage pour compenser l'indisponibilité de certaines ressources, voire à émigrer vers des milieux plus propices à leurs besoins écologiques et physiologiques (Tissier, Handrich, et al., 2016). L'augmentation croissante de l'urbanisation et de la fragmentation des paysages limitent cette dispersion, accroissent les contraintes qui pèsent sur les espèces et participent de concert à morceler et isoler les populations déjà fragilisées, accélérant ainsi leur disparition.

Aujourd'hui, *Cricetus cricetus* est protégé par la Convention de Berne de 1979 (annexe II) relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe, et par les directives Faune-Flore-Habitats de 1992 (annexe IV). Suite aux travaux menés sur l'espèce par de nombreux scientifiques dans plus de 5 pays différents, le constat manifeste du déclin de l'espèce sur l'ensemble de son aire de répartition a conduit l'UICN à revoir son statut de conservation (Figure 2B). En 2020, l'espèce

est ainsi passée du statut de « Préoccupation Mineure » à celui de « En Danger Critique d'Extinction », en faisant un cas extrêmement rare de changement de statut (Banaszek et al., 2020).

Le cas français : une espèce Alsacienne

En France, l'espèce occupe l'Alsace depuis le Pléistocène (-2,6 millions d'années à -11 700 ans - Baumgarth, 1996). Il y a encore une cinquantaine d'années, l'espèce était présente dans 329 communes d'Alsace, elle ne se retrouve plus aujourd'hui que dans une vingtaine de communes. On estime que le hamster a disparu de 94% de son aire de répartition française en moins de 50 ans (Chaigne et al., 2015). La France a progressivement légiféré sur le statut de conservation du hamster et deux premiers Plans Nationaux d'Action (PNA) ont été mis en place de 2000 à 2011. Cependant, les mesures prises pour la protection de l'espèce ont été jugées insuffisantes par la Cour Européenne de justice qui, en 2011, a condamné l'État français pour le non-respect de la directive Habitats et manquement à l'obligation de protéger une espèce en danger. Sous la menace d'une amende de plusieurs millions d'euros, des programmes de conservation ont ainsi vu le jour, à commencer par la mise en place de 2 nouveaux PNA dont un établi sur 10 ans (2012-2016, 2019-2028). En parallèle, des programmes européens comme le Life+ Alister (2014-2018) ou le programme INTERREG - CRICETUS⁶ (2021-2023) ont permis des collaborations internationales et entre différentes parties prenantes se retrouvant autour des mêmes problématiques pour la conservation de l'espèce. Ces différents programmes ont rassemblé des partenaires du monde agricole, scientifique, associatif, industriel privé et public et institutionnel afin d'élaborer des solutions cohérentes et concrètes pour l'espèce et les différents acteurs du territoire.

Les programmes de conservation nationaux ou internationaux présentent souvent des axes de travail similaires. Ils incluent notamment, sans se limiter à, la protection de l'habitat de l'espèce, la reconnexion des populations et la translocation d'individus du milieu captif au milieu sauvage. Des projets de recherche, fondamentaux ou appliqués, viennent compléter les mesures mises en place et tester de nouvelles stratégies pour proposer des pistes d'amélioration.

La stratégie Française privilégie avant tout la restauration des conditions agro-environnementales propices au hamster, en se concentrant sur trois Zones de Protection Statique (ZPS) préalablement définies en fonction de critères écologiques et de la présence de l'espèce. Cependant, étant donné les effectifs locaux très limités observés et le risque d'extinction de l'espèce, ces mesures ont été

⁶ CRICETUS - Protection du Hamster commun et de la biodiversité des paysages agricoles du Rhin Supérieur

complétées par des actions visant à renforcer les populations sauvages dans des secteurs écologiquement favorables.

2. Le programme de translocation

Depuis le début des années 2000, de nombreuses mesures ont été mises en place pour tenter d'endiguer l'érosion rapide des populations de hamster. Une des actions les plus concrètes menées dans le cadre des PNA successifs est le renforcement des populations sauvages de hamster.

Objectifs et application

En 2023, cinq pays européens sont impliqués dans l'élevage et le lâcher de hamsters dans un but de conservation (l'Allemagne, l'Ukraine, la Pologne, les Pays-Bas et la France). Pour tenter d'endiguer le phénomène du « vortex d'extinction » (Frankham et al., 2002) qui s'exerce sur les petites populations isolées, une taille de Population Minimum Viable (PMV) a été calculée pour les hamsters en Alsace. Elle est estimée à environ 1500 individus adultes au printemps sur un habitat connecté de 600 hectares (Kayser, 2004). Pour atteindre cet objectif, un programme de renforcement des populations sauvages, par des lâchers annuels d'individus adultes (âgés d'un ou deux ans), nés en captivité, a été mis en place depuis 2003 (premier PNA 2000-2004). Les sites de réintroduction sont sélectionnés dans des zones où les populations de hamsters ont récemment décliné, voire disparu, de préférence à proximité de noyaux de populations relictuelles. L'objectif essentiel est de rétablir un réseau de sous-populations connectées, créant ainsi une métapopulation fonctionnelle au sein de chaque ZPS. Le choix des parcelles de réintroduction est effectué en collaboration avec les agriculteurs locaux et les autorités municipales concernées. En règle générale, un site de réintroduction couvre une superficie de 3 à 5 hectares et accueille entre 60 et 100 hamsters d'élevage âgés de 1 à 2 ans.

Évaluation et difficultés

L'évaluation du succès des renforcements est effectuée une fois en septembre, lorsque les individus se préparent à entrer en hibernation. L'intégralité des terriers occupés est dénombrée de manière exhaustive avant l'hibernation (fin septembre) dans les parcelles de lâcher. À cette période, les individus occupent le terrier au sein duquel ils hiberneront. Un terrier est considéré comme occupé si des fèces fraîches ou des traces d'alimentation récentes et/ou du déblai récent (sol frais, non tassé) aux abords de l'entrée du terrier sont observés (M. Virion, 2018).

Les études conduites en 2010 et en 2011 indiquent qu'une protection par des clôtures électriques permet de limiter l'intrusion des renards sur les parcelles de lâcher, favorisant ainsi la survie des hamsters (Villemey et al., 2013). Depuis 2012, les sites de lâcher sont systématiquement clôturés. Si cette stratégie semble avoir montré son efficacité les premières années (une multiplication par 10 ou 15 de la survie et une reproduction d'au moins 40 à 50% des femelles lâchées), une diminution progressive du succès des renforcements est venue remettre en question l'utilité de ces dispositifs.

Des recherches ont révélé que les prédateurs sont capables d'établir un lien entre la présence de clôtures et l'abondance soudaine de proies, et qu'ils peuvent apprendre à les franchir (Moseby et Read, 2006). De plus, ces clôtures nécessitent un entretien régulier pour être efficaces et elles ne ciblent qu'un nombre limité de prédateurs. Une autre hypothèse avancée serait que la « qualité » des hamsters en élevage aurait diminué et, après de nombreuses générations en captivité, les animaux seraient moins aptes à s'adapter à un nouvel environnement (Wagner et al., 2017). Ainsi, le succès des renforcements ne dépendrait pas uniquement des facteurs abiotiques mais pourrait également être lié à des paramètres propres aux individus lâchés.

IV. Contexte de l'étude

Les questionnements abordés dans cette thèse ont émergé suite à des observations occasionnelles effectuées durant un stage mené au Département d'Écologie, de Physiologie et d'Éthologie (DEPE, IPHC, CNRS) à Strasbourg, dans le contexte de la thèse de Mathilde Tissier. A cette époque, notre objectif était d'évaluer l'efficacité d'un système de tubes anti-prédation visant à améliorer l'utilisation des passages à faune pour les micromammifères dont le Hamster commun. Ce dispositif a dans un premier temps été testé en milieu contrôlé. Nous utilisons pour cela un furet vivant, séparé des hamsters par un grillage, afin de reproduire un risque de prédation et évaluer si les hamsters utilisaient ce tube-anti prédation, placé au centre d'une arène de test, pour se soustraire au prédateur (Tissier et al., 2016 ; Tissier et al., 2018a). Les hamsters adultes, nés et élevés en captivité et testés dans ce dispositif, présentaient des comportements inattendus pour une espèce proie (curiosité envers le prédateur, tentatives d'attaques, etc. – Tissier, Bousquet, et al., 2019). En revanche, des hamsters qui, pour une autre expérimentation, avaient passé plusieurs mois dans un grand enclos extérieur, avaient utilisé le tube immédiatement et étaient restés cachés à l'intérieur toute la durée de la confrontation. Ces observations, bien que n'ayant été faites que sur 3 individus, ont remis en question l'impact de la captivité sur les comportements des hamsters et leur adaptabilité au milieu naturel.

Avant ces observations, aucune étude n'avait été réalisée sur le comportement anti-prédation du Hamster commun élevé en captivité sur plusieurs générations. Bien que l'impact de la captivité sur les comportements des animaux soit largement documenté, il était communément admis que, n'interagissant pas avec l'Homme au sein de l'élevage et n'ayant pas été « domestiqués », les hamsters gardaient leurs capacités et comportements naturels. Mises en parallèle avec les faibles résultats des comptages annuels quantifiant le succès des renforcements de population, ces observations ont été à l'origine des premières pistes de réflexion quant à la « qualité » des animaux lâchés. En complément, les tests de confrontation réalisés avec le furet ont mis en évidence les limites de l'utilisation d'un animal vivant pour quantifier les réponses anti-prédation, notamment en termes de répétabilité et de standardisation des attaques. C'est suite à l'ensemble de ces constats que les premiers tests présentés dans ce travail de thèse ont vu le jour.

L'observation des jeunes hamsters au laboratoire et les discussions avec le personnel animalier m'ont également conduit à m'interroger sur l'ontogénie des comportements chez cette espèce et l'impact de la captivité sur leurs capacités d'adaptation au milieu naturel. Les questionnements présentés dans le second chapitre de cette thèse ont découlé de ces observations.

Ce travail s'inscrit dans un projet de thèse CIFRE (Conventions industrielles de formation par la recherche) qui fait partie des mesures d'accompagnement aux mesures compensatoires mises en place suite à la construction du Contournement Ouest de Strasbourg (COS – voir la partie « avant-propos »). Elle fait aussi partie intégrante de l'axe 4.3 et 4.4 du PNA Hamster 2018-2029 (annexe 5).

Une partie de ce projet (l'article 2 et le chapitre 3) est issue d'une collaboration avec l'Office Français de la Biodiversité (OFB).

V. Objectifs de la thèse

Compte tenu de la mortalité élevée observée après les lâchers ainsi que des observations réalisées en conditions contrôlées, cette thèse adresse la question principale suivante :

Comment améliorer la fitness des hamsters élevés en captivité et lâchés dans le cadre des renforcements de population ?

Ce travail s'articule autour de trois chapitres, abordant trois questions principales.

Chapitre 1 : Quel est l'impact de la captivité et d'un pré-lâcher sur le comportement anti-prédation des hamsters ?

Ce chapitre est composé de deux études. Je me suis dans un premier temps intéressée au comportement anti-prédation de hamsters âgés d'un an et confrontés à un risque de prédation (**Box 1**). Dans un second temps, j'ai cherché à identifier si un court séjour dans un milieu semi-naturel, figurant un *soft-release*, pouvait impacter les réactions des hamsters confrontés à ce même risque de prédation (**Article 1**).

Chapitre 2 : Quelles sont les capacités comportementales et reproductives de hamsters avant leur première année ?

Ce deuxième chapitre, également composé de deux études distinctes, m'a conduit à explorer deux aspects différents. Tout d'abord, j'ai investigué si de jeunes individus, nés en captivité, réagissaient de la même manière que des hamsters âgés d'un an lorsqu'ils étaient exposés à un risque de prédation (**Box 2**). Ensuite, j'ai entrepris de déterminer dans quelle mesure des hamsters relâchés avant leur première année pouvaient se reproduire dans leur environnement naturel, et en quelles proportions (**Article 2**).

Chapitre 3 : Quelle est l'influence de paramètres intra et extrinsèques sur la fitness des hamsters lâchés dans le milieu naturel ?

Dans ce chapitre final, mon objectif était de tester *in natura* les conclusions tirées des deux chapitres précédents (**Article 3**). Menée sur trois années consécutives, cette étude visait à comparer les aptitudes de survie et de reproduction entre les hamsters ayant été soumis à un *soft-release* et ceux relâchés sans cette expérience. De plus, j'ai également pu effectuer des comparaisons similaires en examinant ces mêmes paramètres entre les hamsters relâchés avant leur première année et ceux lâchés à l'âge d'un an.

METHODE GENERALE

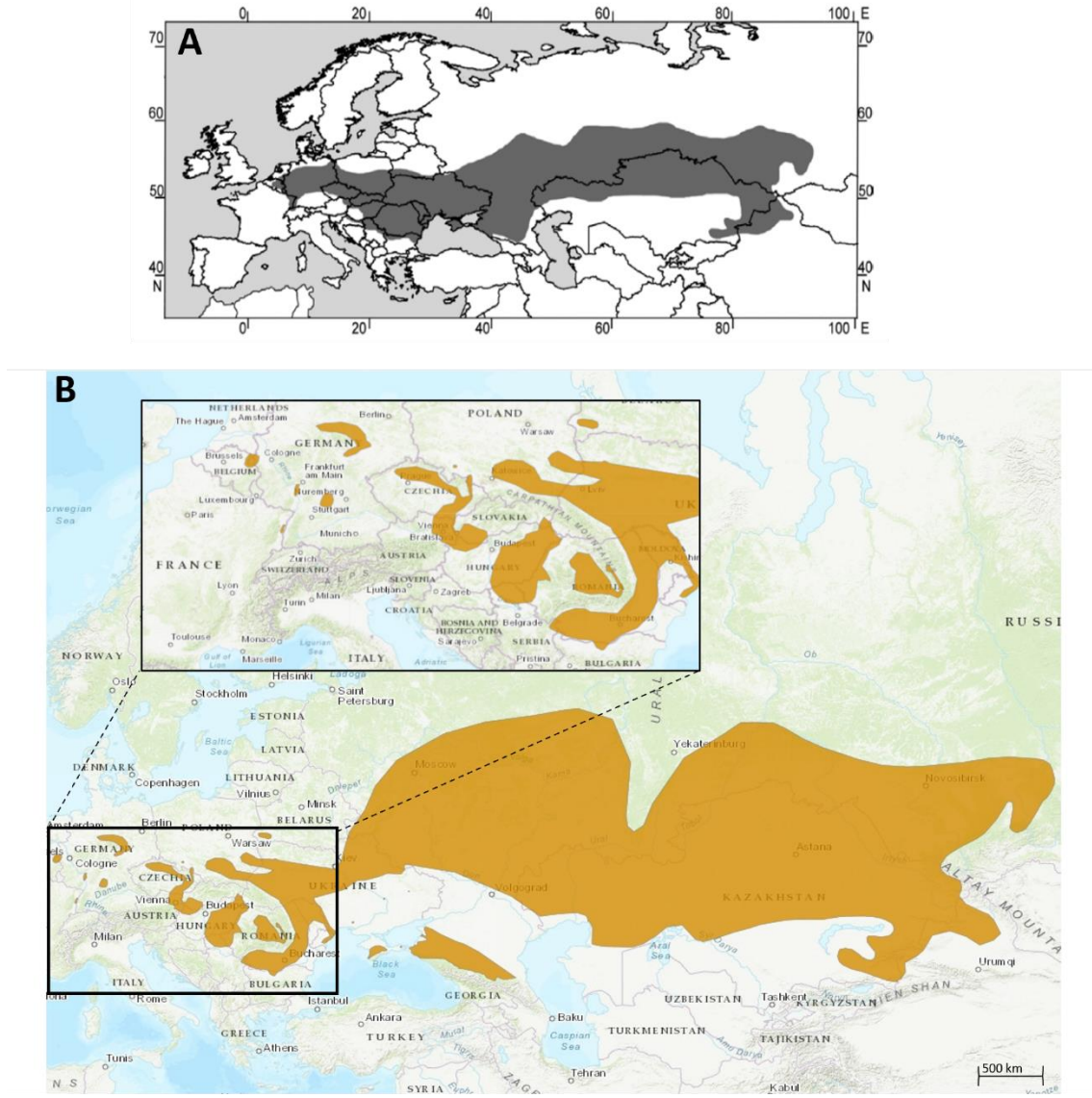


I. Biologie et écologie de l'espèce

Le Hamster commun, ou Hamster d'Europe, est un mammifère de l'ordre des *Rodentia* (rongeurs). Il est le plus grand représentant de la sous-famille des *Cricetinae* (hamsters) ; le seul représentant contemporain du genre *Cricetus* et le seul hamster sauvage d'Europe occidentale (Kryštufek et al., 2020).

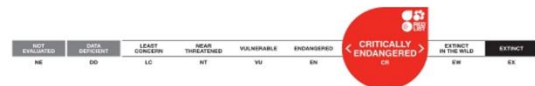
Caractéristiques

Les hamsters se caractérisent par un pelage tricolore (blanc, roux et noir). Il existe un dimorphisme sexuel avec les mâles mesurant entre 27 et 32 cm pour un poids moyen de 350 g, tandis que les femelles ont une taille comprise entre 22 à 25 cm et un poids d'environ 260 g (Nechay et al., 1977). Cette espèce hiberne environ six mois par an, d'octobre à mars/avril en fonction des régions. Les mâles âgés d'au moins un an sont les premiers à entrer en hibernation, suivis par les femelles. Les jeunes de l'année sont les derniers à débiter leur hibernation (Ulbrich & Kayser, 2004). Durant l'été, les hamsters accumulent des réserves de graines qu'ils consommeront progressivement, entre deux phases de torpeur, au cours de l'hibernation. Durant l'hiver, les hamsters alternent des phases d'euthermie, caractérisées par une température corporelle autour de $36.9 \pm 0.7^\circ\text{C}$ (Wollnik and Schmidt 1995) et des phases de torpeur caractérisées par une chute de la température corporelle ($7.3 \pm 0.4^\circ\text{C}$, minimum mesuré dans le milieu naturel - Siutz et al., 2018)). Les torpeurs durent en moyenne 3.6 jours mais varient beaucoup en fonction de la condition corporelle et des réserves stockées par chaque individu (Ruf & Geiser, 2015). Le cycle saisonnier et la masse des individus dépendent notamment de leur horloge circadienne endogène (Masson-Pévet et al., 1994).



Legend
 EXTANT (RESIDENT)

Compiled by:
 IUCN SSC Small Mammal Specialist Group 2020



The boundaries and names shown and the designations used on this map do not imply any official endorsement, acceptance or opinion by IUCN.

Figure 2 : Aire de distribution passée et actuelle de *Cricetus cricetus*. (A) Aire historique maximale au 20^{ème} siècle (Kryštufek et al., 2020), (B) Carte de distribution avec en orange, les zones de présence actuelle de l'espèce (Banaszek et al., 2020) ainsi que le statut de conservation actuel attribué par l'IUCN (IUCN, 2022).

Comportements

Peu d'études ont été menées jusqu'à aujourd'hui sur le comportement du Hamster commun. L'espèce est caractérisée comme solitaire, territoriale, majoritairement crépusculaire et nocturne bien que selon les localités, une activité diurne soit parfois observée (Kaim et al., 2014). L'activité hors du terrier semble dépendre de la saison mais également de la localité avec notamment des pics d'activité plus tardifs et plus courts dans les zones urbanisées (Kryštufek et al., 2020). Souvent décrite comme une espèce agressive, les comportements agonistiques sont généralement observés entre mâles en compétition lors de la saison de reproduction (Franceschini-Zink & Millesi, 2008). Les femelles peuvent se reproduire avec plusieurs mâles et des cas de multi-paternité ont été démontrés avec jusqu'à trois mâles différents partageant la paternité d'une même portée (Surov et al., 2019).

Écologie

Les hamsters sont omnivores avec un régime constitué d'environ 82% de végétaux (grains et parties vertes de plantes cultivées et d'adventices (Tissier, Hibold, et al., 2019) et 18% de produits d'origine animale (vers de terre, limaces, insectes, grenouilles, lézards ou d'autres micromammifères tels les mulots et les campagnols - (Górecki & Grygielska, 1975)). Dans le milieu naturel, les hamsters s'hydratent grâce aux fruits et végétaux frais (Vohralík, 1974). Des cas de cannibalisme peuvent se produire lors des pics de densité (Nechay et al., 1977) ou lors de carences avec par exemple des infanticides maternels observés en captivité et dans le milieu naturel en raison d'une surconsommation de maïs entraînant une carence en tryptophane et en vitamine B3 (Tissier et al., 2017).

Sur l'ensemble de son aire de répartition, *Cricetus cricetus* est la proie de 24 espèces de rapaces et 12 espèces de carnivores terrestres incluant les buses (*Buteo buteo*), les renards (*Vulpes vulpes*), les martres (*Martes martes*) ainsi que les chats (*Felis catus*) et chiens domestiques (*Canis lupus familiaris* - Kryštufek et al., 2020). Les hamsters vivent dans des sols stables principalement composés de loess (sol très dense et fertile issu de dépôts sédimentaires) leur permettant de creuser des terriers complexes avec plusieurs chambres, galeries et entrées. Les structures varient au cours des saisons et la profondeur des terriers fluctue de 0,8m en été à 2m en hiver (Figure 3). Les territoires des femelles couvrent généralement environ 0,2 hectare, tandis que ceux des mâles s'étendent sur environ 1,8 hectare, chevauchant souvent les territoires de plusieurs femelles (Ulbrich and Kayser, 2004).

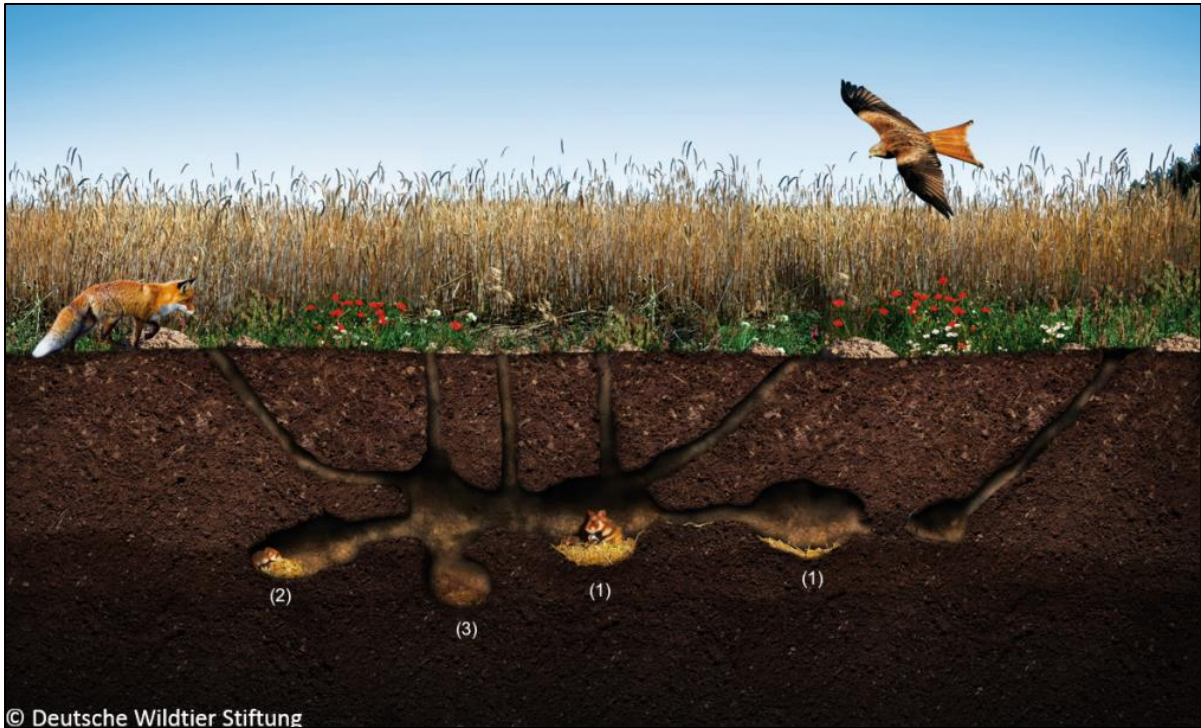


Figure 3 : Représentation de l'organisation d'un terrier de hamster avec une ou plusieurs zones de repos (1), un garde-manger (2) et une zone pour les fèces (3).

Traits d'histoire de vie

Cette espèce est caractérisée par une durée de vie courte et un taux de reproduction élevé. Dans le milieu naturel, son espérance de vie est estimée à environ 1 an pour les mâles et 1,25 an pour les femelles avec un maximum de 3,5 à 5 ans pour les individus élevés en captivité (Franceschini-Zink & Millesi, 2008). Une étude, basée sur des recaptures en milieu péri-urbain, a montré que moins de 20% des jeunes de l'année semblent survivre jusqu'au printemps suivant (Franceschini-Zink and Millesi, 2008a). Les femelles sont capables de produire jusqu'à 3 ou 4 portées par an (Franceschini-Zink and Millesi, 2008b). Afin de maximiser les chances de reproduction, les femelles présentent un œstrus postpartum i.e. elles sont capables de se reproduire à nouveau rapidement après la mise-bas (Vohralik, 1974). Cette stratégie de combiner gestation et lactation se rencontre chez d'autres espèces de petits mammifères (Norris & Adams, 1981 ; Fortun-Lamothe et al., 1999), elle permet la production rapide de plusieurs portées par saison et induit une forte pression sur la condition corporelle des mères (Martinez-Gomez et al., 2004). La gestation dure entre 17 et 21 jours et les portées sont constituées de 3 à 15 petits dans le milieu naturel et de 4 à 11 en captivité (Vohralik, 1974). Des données plus récentes, en Europe de l'Ouest notamment, ont fait état d'une diminution du succès reproducteur des hamsters sauvages ces dernières décennies avec un nombre moyen de petits par femelle estimé à 5,6 dans les années 2000, contre 10,2 entre 1914 et

1935 (Surov et al., 2016). Cependant, il peut être difficile de comparer les données car les méthodologies employées pour estimer le nombre de jeunes par femelles n'étaient pas les mêmes (par exemple via comptage des cicatrices utérines qui indiquent l'implantation antérieure d'un embryon ou le comptage du nombre moyen d'embryons, très différente du comptage des jeunes à l'émergence).

Les jeunes naissent nus et aveugles et pèsent environ 5g (Vohralík, 1975). Au 6ème jour après la naissance, ils commencent à manger des végétaux et entament leurs premiers déplacements vers 8 jours mais ils ne commencent à s'éloigner de leur mère que vers 13-15 jours, quand leurs yeux s'ouvrent (Vohralík, 1975). Les jeunes émergent des terriers entre 18 et 25 jours après la naissance et sont sevrés approximativement au même moment, ils pèsent alors entre 70 et 110g (Pluch et al., 2014). La littérature est contradictoire quant à l'âge de la maturité sexuelle estimée entre deux mois et un an (Nechay, 2000 ; Franceschini-Zink & Millesj, 2008; La Haye & Müskens, 2004; Monecke & Wollnik, 2008).

II. Les lâchers

Les animaux lâchés proviennent des élevages de l'IPHC (CNRS, DEPE, Strasbourg), du parc animalier du NaturOparC (Hunawihl) et de l'association Sauvegarde Faune Sauvage (SFS, Jungholtz). Les lâchers sont réalisés sur des parcelles de céréales à paille d'hiver (non fauchées en juillet et laissées sur pied jusqu'au 15 octobre) ou de luzerne (fréquence réduite de la coupe). Les hamsters sont relâchés dans des terriers artificiels et disposés tous les 20m minimum le long de transects parallèles. Ces pré-terriers sont constitués par deux galeries se rejoignant à leur extrémité, l'une verticale allant jusqu'à 70-100 cm, l'autre oblique distante de 50 cm de la première (annexe 2 - Villemey et al., 2013). L'intégralité des animaux relâchés est identifiée individuellement grâce à une puce RFID implantée en sous-cutané (YES MINI, 1,4*8,5mm, SAPV, L'Haÿ-les-Roses, France). Les lâchers ont lieu entre le 1er avril et le 30 juillet.

Un seul hamster est lâché par terrier avec un apport alimentaire complémentaire (mix de graines et de végétaux). De plus, sur chaque site de réintroduction, la parcelle est replantée en céréales à paille d'hiver au cours de la saison culturale suivante (N+1, c'est-à-dire l'année après la réintroduction). Cette pratique s'avère cruciale, car les périodes de moisson sont étroitement liées à la mortalité des hamsters (La Haye et al., 2014). Maintenir un couvert végétal permanent sur ces parcelles offre une protection et une source de nourriture locale pour les hamsters réintroduits ainsi que pour leurs descendants nés dans leur milieu naturel, jusqu'à leur entrée en hibernation.

Pour promouvoir la diversité alimentaire disponible pour les hamsters réintroduits, une ou deux bandes de couvert diversifié, d'une largeur de 4 mètres chacune (en fonction de la largeur de la parcelle), sont semées. Ces bandes comprennent des cultures telles que le tournesol, le radis chinois et la vesce commune, soigneusement sélectionnées pour augmenter la variété des sources de nourriture à disposition des hamsters (Kletty, 2020 ; Tissier et al., 2021).

Chapitre 1

Captivité, Semi-liberté & Comportement

« Il est plus facile de sortir de la captivité que d'entrer dans la liberté »

Arthur Schopenhauer

Résumé du chapitre 1

Les études présentées dans ce chapitre ont abordé deux problématiques principales. La première se focalise sur l'impact des conditions de captivité sur le comportement anti-prédation des hamsters. Étant donné qu'en France, les populations de hamsters sont renforcées à partir d'individus provenant de trois élevages distincts, il était pertinent d'explorer si les conditions d'élevage en elles-mêmes influençaient les réactions des hamsters lorsqu'ils étaient confrontés à un risque de prédation. Les résultats n'ont pas permis de mettre en évidence de différences nettes de comportement entre les hamsters issus d'élevages différents. Cette étude est présentée dans la Box 1, non soumise à publication.

La seconde partie de ce chapitre se penche sur l'effet d'un séjour de deux semaines dans un environnement semi-naturel sur les comportements des hamsters soumis au test de confrontation à la prédation présenté dans la box 1. Pour cette étude, des hamsters femelles d'un an ont été lâchées dans un grand enclos extérieur pluri-individuel protégé des prédateurs. Après ces deux semaines en semi-liberté, les femelles ont de nouveau été soumises au test de prédation. Les résultats de cette étude ont démontré que cette brève exposition à un environnement semi-naturel, que la littérature qualifie de première étape d'un "soft-release", a modifié les réponses comportementales des femelles. Ces dernières se sont mises à l'abri plus rapidement et ont significativement prolongé la durée pendant laquelle elles se sont abritées, par rapport aux femelles témoins, testées dans des conditions identiques, mais n'ayant jamais quitté leurs cages d'élevage. Les résultats détaillés de cette étude sont présentés dans l'Article 1 de ce chapitre et ont été publiés en septembre 2023 dans la revue PeerJ.

L'analyse globale de ces résultats nous a permis de constater une diminution des comportements adaptatifs en réponse à un risque de prédation chez les hamsters élevés en captivité sur plusieurs générations. De plus, il est ressorti de nos observations que cette perte comportementale ne semblait pas être irréversible. Ces conclusions ont ouvert la voie à des réflexions sur les premières approches possibles pour améliorer les stratégies de renforcement des populations de Hamsters communs.

BOX 1

Influence of breeding conditions on the behaviour of Common hamsters facing predation risk

Comparing anti-predator behaviours of hamsters from two different breeding units under controlled conditions

Julie Fleitz, Lorène Garnier, Manon Mounier, Mathilde L. Tissier, Yves Handrich

Unpublished work

Introduction

With the increasing threats to plant and animal species worldwide, it is predicted that thousands of species will need to be partially bred and reared in captivity to prevent mass extinctions (Soulé, 1985 ; Butchart, 2010; Ceballos et al., 2015). However, captivity has been associated with the relaxation of selection pressure (McPhee & MCPhee, 2012), leading to the selection of extreme behaviours (McPhee & Silverman, 2004) or, conversely, the homogenization of behavioural variation within these captive populations (Shier, 2016). Ultimately, this can decrease the long-term viability of the species (Smith & Blumstein, 2008) by selecting animals unable to survive in a complex, unpredictable ecosystem. Indeed, the predictable and controlled nature of captive environments can result in the selection of individuals incapable of coping with natural environment after release (Shier, 2016). For example, a study showed that captivity negatively affected post-release survival of translocated ratsnakes (*Pantherophis obsoletus*) and that their survival probability declined the longer the snake spent in captivity (DeGregorio et al., 2017). In 2018, Swaisgood et al. (2018) also showed that wild-born giant pandas (*Ailuropoda melanleuca*) focus their behavioural feeding effort on more nutritious bamboo than captive-born individuals. These behavioural differences could have a deleterious impact on the fitness of individuals translocated for conservation purposes.

In the case of the European hamster (*Cricetus cricetus*), conservation programs initiated in the 90s were associated with the establishment of captive breeding in several Western European countries such as Germany, Belgium, The Netherlands, and France. Very little information is available to date on the behaviour of hamsters reared in captivity for conservation purposes, and in particular their reaction to predation risks. In France, the first hamsters bred in captivity to reinforce wild populations came from wild hamsters captured in the region and from a local laboratory breeding unit where hamsters had been used as lab animals over 30 years. Captive-born hamsters were released for the first time in 2003.

Nowadays, in Alsace (France), three units are breeding hamsters for conservation translocation programs. While the participation of various, independent breeding units in the reinforcement program can be a great advantage to keep a high genetic diversity among the captive population (Robert, 2009), significant variations in breeding conditions exist among these units. More precisely, hamsters come from two breeding centres with similar breeding conditions: Sauvegarde Faune Sauvage (SFS, Jungholtz, France), and NaturOparc (NOP, Hunawihr, France). These centres specifically breed hamsters for release when the individuals are one or two years old. The third

centre involved in the reinforcement program is a laboratory of the National Centre for Scientific Research (CNRS, Strasbourg, France), the Institut Pluridisciplinaire Hubert-Curien (IPHC). The IPhC breeds hamsters for both conservation and research purposes to respond to fundamental and applied questions related to the species. Due to these dual objectives, hamsters bred at the IPhC are not reared under the same conditions as those from the two others breeding centres. Different studies have highlighted the fact that breeding conditions can have negative effects on behaviours and be linked with a decrease or a maladaptive response to a predation risk⁷ (Courtney et al., 2017; Swaisgood et al., 2018; Tissier, Bousquet, et al., 2019; Rowell et al., 2020;). Individuals raised in cramped conditions lack essential stimuli for the cognitive development of key adaptive traits (Wells, 2009). Factors such as cage size, access to an artificial burrow/to a shelter, or the frequency of interactions with animal keepers may influence the behaviours of captive-bred individuals (Wells, 2004; Lutz and Novak, 2005), potentially impacting their survival after release (Wells, 2009; Tetzlaff et al., 2019).

In this study, we assessed whether behavioural differences existed between hamsters reared in different conditions when exposed to a predation risk. We exposed hamsters from two breeding units to a predator model and recorded their behaviours during the experiment. We predicted that hamsters raised in a breeding unit providing an enriched environment with limited human contact would exhibit more adaptive responses during a simulated predator confrontation (e.g., seeking shelter quickly and remaining hidden for extended periods) than hamsters bred in standardized cages with very limited access to space and enrichments.

Materials and Methods

Animals and breeding units

In this experiment, we used a total of 23 one-year-old female European hamsters from two of the main French breeding centres: 12 hamsters came from the IPhC breeding unit and 11 from the NOP breeding unit. Hamsters from the SFS breeding unit were not tested in this study, as they are raised in conditions very similar to those at NOP. All hamsters included in this study were born within their respective breeding unit and were descendants of wild individuals captured in the region and bred in captivity for over 20 generations (Losinger et al., 2004). The breeding units in this study exhibited

⁷ Predation risk is not solely determined by the predator's presence; it is influenced by a combination of biological and environmental factors that are unique to the prey, the predator, and the surrounding ecosystem (Moll et al., 2017)

differences across various factors (Figure 1 and Table 1). First, the NOP unit used cages that were three times larger than those in the IPHC unit. In addition, the NOP cages only had one side with a metal grid and three opaque walls, where the IPHC cages were made of a transparent plexiglass box. These boxes are used to allow a visual control of the animals. The enrichment available for the hamsters differed in the two breeding units. The IPHC unit provided small PVC tubes installed vertically (with a lateral opening) or horizontally so hamsters could access a small shelter mimicking a burrow. The NOP unit provided hamsters with larger concrete shelters, pushed at the end of the cages to offer a darker, protected spaces as an artificial burrow and oriented to limit visual contact with the caretakers. The cleaning procedures for the cages were distinct as well. In the IPHC, as the hamster are also used for research purposed, cleaning was more frequent and hamsters were removed from their cages at each cleaning event (with a plastic, transparent box) before being replaced in a new, clean one. In the NOP unit, the larger cages allowed for less frequent cleaning and no need to move the animals as the bedding material lays on a drawer that could be easily removed below the cage (Table 1). In the two breeding units, food (dry food “Top Rongeur Guyolap”, Evalis, Saint-Denis, France) and a mix of diverse cereals seeds as corn, wheat, sunflower etc.) and water were provided *ad libitum*.

Table 1: Comparison of the rearing conditions of the two breeding units. The stars represent the periods: * active season (from March to November) and ** hibernation (November to March).

Parameters	IPHC	NaturOparc
No. of hamsters	11	12
Age	Between 12- and 14-month-old	Between 10- and 12-month-old
Parents origine	IPHC	NaturOparc for all the mothers, IPHC for 7/12 of the fathers
Breeding cages and dimensions	Transparent Plexiglas cage with metal grid top cover 42x26x18 with part of the lid raised 5 cm above the upper limit of the bin	Opaque metal cage with front-opening metal grid 60x60x40
Bedding material	100% corn cobs	2/3 corn cobs and 1/3 flax litter
Enrichments	Small vertically or horizontally positioned PVC tubes + sheets of paper towel + nest made of compacted poplar fibres + small beech wood logs	Clay wine rack simulating an artificial burrow + sheets of paper towel
Cleaning frequency	Active season*: Once every two to four weeks. Hibernating season**: every three weeks if the hamster is still active, no changes if it is hibernating. For each change, hamsters are taken out of their cages in a small transport box and placed in a clean cage	Active season*: Once per month. Hibernating season**: no total change, some bedding material is added or removed if needed, hamsters are not removed from their cages
Temperature	Active season*: 20±3°C. Hibernating season**: 12±3°C.	Active season*: 20±3°C. Hibernating season**: 10±3°C.
Light	Artificial, following natural photoperiod	Natural and artificial, following natural photoperiod
Humidity	65%	NA



Figure 1: Picture of a breeding room (A) and of an individual breeding-cage in the IPHC unit (B). Picture of 8 cages (C), the front part (D) and the inside (E) of a single cage in the NOP breeding unit.

Experimental design

To investigate the instinctive anti-predator responses of captive-bred hamsters of two different breeding units, we developed a standardized confrontation test with a predator model, a taxidermically-mounted red fox in an attack posture to which fresh fox scent was associated (see Fleitz et al, 2023 for details). The experimental set-up could be dismantled, allowing tests to be carried out in rooms adjacent to the two breeding units. Hamsters are considered as crepuscular and nocturnal animals but is also characterized as diurnal in part of its range (Kaim et al., 2014). Additionally, they are also observed active during the day (when there is the most ambient activity and noise) and due to staff constraints and access to premises, tests were performed during daylight hours (9h-17h) in both breeding unit. Before the confrontation tests, hamsters were allowed to familiarize themselves with the experimental arena during a 5 min habituation session. 24h after this session, all hamsters participated in one standardized confrontation test with the predator model, tests were filmed with a digital video camera.

The arena, predator model and confrontation test

For this study, the same arena and predator model than the ones described in Fleitz et al. (2023) were used. The arena consisted of a rectangular PVC arena of 300x100x40 cm in the middle of which a PVC tube, perforated at 50cm intervals, was placed. The tube mimicked the shape of a tunnel, providing shelter, and was accessible to hamsters throughout the trials. The efficacy of such PVC tunnel to act as an 'anti-predation tube' (APT) had been confirmed previously during confrontation trials between hamsters and a mobile predator (the European ferret (*Mustela putorius*); (Tissier et al., 2018; Tissier, Jumeau, et al., 2016). In the two breeding units, experimental conditions were made as similar as possible (experimenters hiding behind the same opaque curtain, noise and light conditions controlled to be as similar as possible between the two sites). One parameter that could not be controlled was the odours during the tests, as hamsters may have perceived some that the experimenters could not detect. Each test lasted 14 min and was divided in 3 phases. The first phase was a pre-confrontation phase (Phase 1) during which the hamster was placed in the arena and allowed to explore it freely. The predator model was introduced inside the arena at the beginning of the second phase (Phase 2) which lasted 4 min. The movements of the predator model were controlled by the experimenter hidden behind the opaque curtain and followed a predefined decision tree (Fleitz et al., 2023 for details). At the end of this confrontation phase, the model was removed, and hamsters were alone again during a post-confrontation phase (Phase 3) that lasted another 5 min before being caught and placed back in their breeding cages.

Behavioural recordings and statistical analysis

All confrontation tests were filmed, and video analysis was conducted using the *Behavioral Observation Research Interactive Software* (Boris, v.6.3.3-2018; Friard & Gamba, 2016). The identity of a hamster (i.e. whether it originated from NOP or IPHC breeding centres) during the confrontation tests and subsequent video analyses was unknown to the experimenter. At the start of the video analysis, an ethogram containing various behavioural variables was established (See Tab. S1 in Fleitz et al., 2023). During the analysis, the start and end times of the behaviours included in this ethogram were marked and durations summed to establish a time budget for the different behavioural variables. As the PVC arena represents an open space and the PVC tube in its middle is the only place where hamsters can hide, this test allowed us to evaluate exploratory behaviour, global mobility and anti-predation behaviours. During the phases 1 and 3 of the test, we evaluated (i) the time (fraction) hamsters spent walking slow (associated to an explorative walk) or fast in the arena, (ii) the time (fraction) spent immobile and (iii) the time (fraction) spent in the tube. For the phase 1 only, we also looked at (iv) the latency before each hamster exits the transport box and start exploring the arena. For the confrontation phase (phase 2 only), we analysed (v) the time between introduction of the fox model into the arena and entrance of the hamster into the tube (latency) and (vi) the number of attacks on the fox model.

Preliminary examination of the behavioural dataset revealed heteroscedasticity and skewed distributions. Significance of differences between groups was assessed with Kruskal-Wallis test, values presented are the chi-square approximations (H) and the associated probabilities (p).

All analyses and figures were made with R (v3.5.1; R Core Team, 2021) and the RStudio interface (RStudio, Inc., v1.3.959). The significance threshold was set at $p < 0.05$.

Results

We conducted a total of 23 confrontation tests (IPHC group: 11 tests; NOP group: 12 tests). During these tests, two hamsters of the NOP breeding centre escaped the arena during the confrontation with the predator model (phase 2), they were therefore removed of the analysis for the phase 2 and 3. Our results revealed significant differences between the two groups (Fig. 2). During the first phase of the test (phase 1), hamsters of the NOP took more time to get out of the transport box used to place the hamster inside the arena than hamsters of the IPHC group ($X^2=4.38$, d.f=1, $p=0.04$). They also walked faster in the arena ($X^2=8.16$, d.f=1, $p=0.004$) and spent a greater proportion of time immobile ($X^2=5.13$, d.f=1, $p=0.02$) than the IPHC group. During phase 2

(confrontation with the predator model), hamsters of the NOP spent less time hiding inside the tube ($\chi^2=5.77$, d.f=1, $p=0.02$). No significant differences in the six tested behavioural variables could be observed during the post-confrontation phase (phase 3).

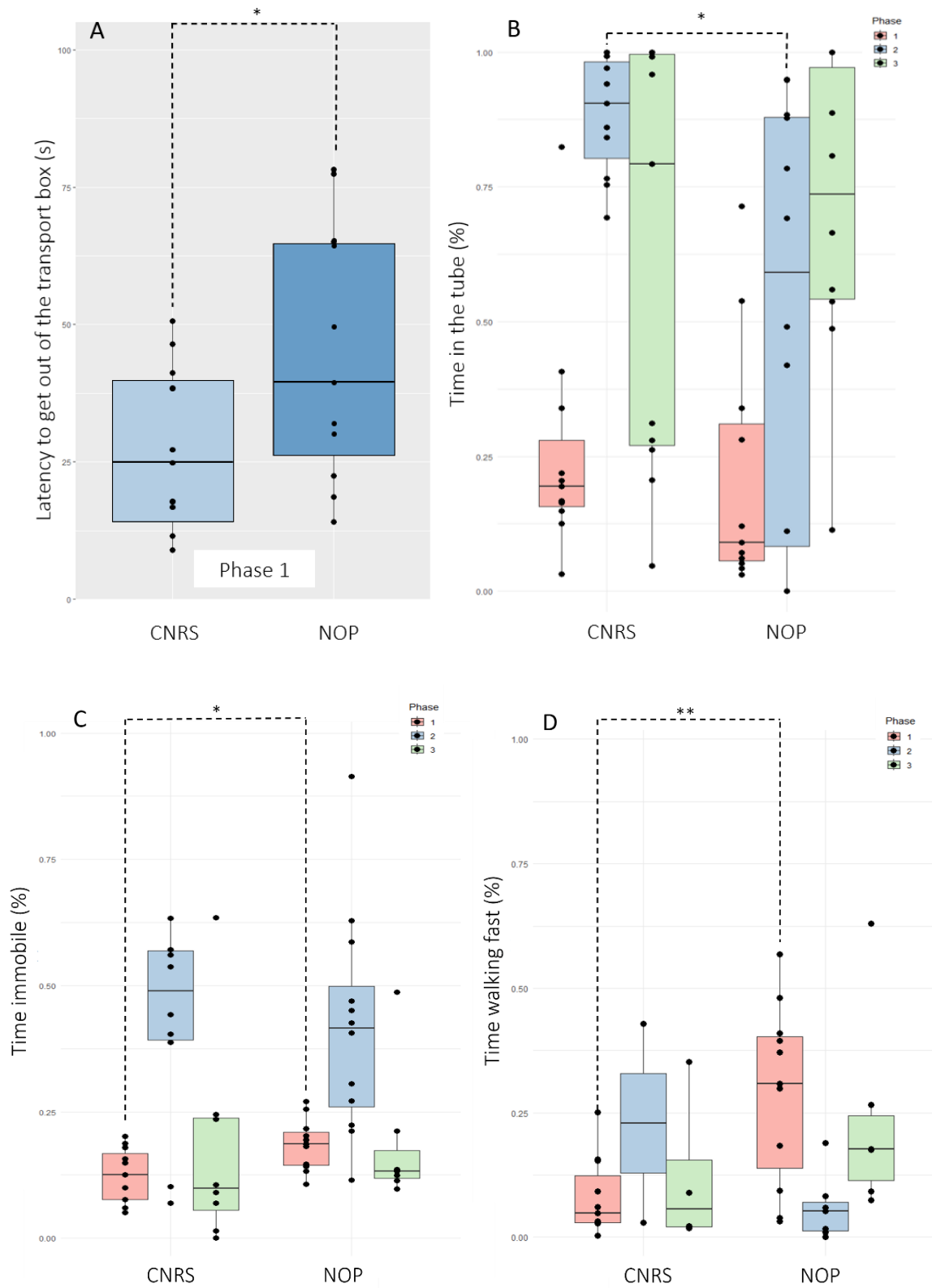


Figure 2: Latency for the hamsters to get out of the transport box (A) and the proportion of time spent hiding inside the PVC tube (B), immobile (C) and walking fast (D). Values for individuals are presented (black circles) for each group (IPHC/NOP) and each phase (1: Pre-confrontation, 2: confrontation and 3: post-confrontation). Stars indicate significant differences between the groups (* ≤ 0.05 and ** ≤ 0.01).

Discussion

We found that hamsters from the two different breeding units display different behavioural responses during the confrontation test with the predator model. Contrary to our hypothesis however, hamsters raised in a breeding unit with an enriched environment and with limited human contact (NOP) did not exhibit more “adapted” behavioural responses (e.g., responses that guarantee better chances of survival in the wild after release in a context of predation risk as seeking shelter quickly and remaining hidden for extended periods) during risk assessment than hamsters from the IPHC unit.

Firstly, when the NOP hamsters were placed in the arena (pre-confrontation), it took them more time to get out of the transport box, they also walked faster and spent more time immobile but did not spend more time hiding inside the tube. As the PVC arena can be compared to an open field (a large, unfamiliar, open and lighted space), it represents a conflict test for rodents reflecting their contradictory tendencies to explore novel environments while also being apprehensive and avoiding bright and exposed areas (Sturman et al., 2018). Therefore, the behavioural responses of NOP hamsters may be interpreted in term of more cautious behaviours, as a high latency before exploring an area or decreased locomotion are associated with anxiety and fear-related behaviours (Riebe & Wotjak, 2012). These differences with IPHC hamster behaviours may reflect the fact that NOP hamsters are not accustomed to being moved from their rearing cages, nor to be exposed to noise or interactions with animal caretakers. This behaviour could therefore demonstrate a greater stress response or anxiety when moved and exposed to an unfamiliar environment. It is important to note that a stress response when animals are moved to a new environment can be advantageous, as these individuals can be more attentive to their surroundings and react more quickly in the event of danger. On the contrary, an inadequate response can have negative consequences, as hamsters will not be able to correctly assess a potential danger and will only show a poorly adapted response (McCleery et al., 2014). Although acute stress may also be linked to other problems such as reduced foraging and weakened immune systems (Cabezas et al., 2011), these may have an impact on the fitness of newly released individuals in a translocation conservation context. Furthermore, although NOP hamsters showed more signs of stress, they did not make greater use of the PVC tube for hiding during this first phase.

During the confrontation phase (phase 2), hamsters of the two groups reacted to the predator exposure, showing that they perceived the fox model as a potential threat (i.e increased use of the PVC tube, decreased exploration). However, hamsters of the IPHC used the tube as a shelter

significantly more than hamsters of the NOP. Hamster of the IPHC had free access to PVC tubes in their breeding cage: they may have been used to using them to hide in case of a stressful situation. Additionally, two hamsters from the NOP managed to escape during the confrontation phase by jumping above the 30cm high PVC wall. This behaviour has never been observed for hamsters of the IPHC (N=70 identical confrontation tests performed in the IPHC on adult hamsters and N=37 on three-month-old individuals). One explanation could be the higher level of fear response and a different reaction to a predation risk, leading to a preference for escaping at a distance rather than hiding close to the source of danger. As fleeing may be an efficient strategy to escape predation, it also involves a fitness cost (i.e., ceasing feeding or finding mates), has a higher energetic cost than hiding, can make preys more visible and attract predator attention (Camp et al., 2012). Therefore, the choice of the strategy used by animals facing a potential threat is crucial and can be driven by multiple factors such as the perception of the danger itself, distance from shelter, the personality and/or previous experience (Camp et al., 2012). Phenotypical differences observed between captive and wild populations have been associated with environmental enrichment and habitat complexity (Shier and Owings, 2006). In their breeding units, hamster from the IPHC can only hide in a PVC tube in case of a stressful situation when the hamsters of the NOP have bigger, darker cages that allow them to run in the back to hide if necessary. These differences in the captive-breeding environment may play a role in the strategy used by these individuals in the case of a predation risk.

Behavioural differences were observed before and during the confrontation phases but not in the post-confrontation test (phase 3). It thus seems that hamsters' behavioural responses were homogenised after a stressful stimulus (exposure to the predator). Hamsters of the two groups generally went out of the tube rapidly after the confrontation. If the exposure to the predator model was perceived as an aversive stimulus, it was not enough to elicit a long-lasting fear response.

Additionally, great variability in the behaviours displayed by individuals can be observed in both breeding centers. This diversity may reflect a relaxed selective pressure that occurs in captivity (Bryant & Reed, 1999; Mathews et al., 2005) and is suspected to decrease reintroduction success in real and simulated populations (Mcphee & Mcphee, 2012; Robert, 2009). This released selective pressure shapes phenotypes and genotypes adapted to the captive environment and may explain the high short-term mortality of released animals, as they may exhibit behaviours that are not adaptive in a wild environment. In this case, it does not seem to be linked to specific captive

conditions, since a high degree of behavioural diversity is observed for the hamsters of both breeding units.

Sample sizes for the NOP and IPHC groups were low (N = 12 and 11, respectively) and statistical results have to be interpreted cautiously, testing additional individuals could also clarify these results.

Conclusion

Different rearing conditions may play a role in how hamsters react to predation risk, but the enriched environment of the NOP, when compared with the IPHC, does not seem to be sufficient to influence hamster's behavioural difference to an extent that will increase their chance of survival after release. Indeed, the reactions of hamsters from the "enriched" captive environment (NOP) were broadly the same than those of hamsters from the IPHC, except for a stress level that seems higher for the latter individuals. This higher stress level could be a benefit or a drawback for post-release survival, and further studies *in natura* would be needed to provide more definitive answers. Furthermore, comparing captive-bred and wild individuals could provide insights into the influence of captivity on hamsters' behaviours. The effectiveness of strategies aimed at enhancing the post-release survival of newly released individuals, such as a soft-releases (i.e., pre-release of individuals in a semi-natural environment before the definite release) has been tested on other species with mixed results (Resende et al., 2021). Evaluating the potential benefits of such protocols on European hamster would be of great interest.

Acknowledgments:

The authors would like to thank the NaturOparc, and in particular Marie Froliger and Anthony Chuet, for welcoming us and allowing some of the tests to be carried out on their premises with hamsters from their breeding unit.

ARTICLE 1

Improving the success of reinforcement programs: effects of a two-week confinement in a field enclosure on the anti-predator behaviour of captive-bred European hamsters

Julie Fleitz, Manfred R. Enstipp, Emilie Parent, Jonathan Jumeau, Yves Handrich and Mathilde L.Tissier

*Published*⁸

⁸ Fleitz J, Enstipp MR, Parent E, Jumeau J, Handrich Y, Tissier ML. 2023. Improving the success of reinforcement programs: effects of a two-week confinement in a field enclosure on the anti-predator behaviour of captive-bred European hamsters. PeerJ 11:e15812 DOI 10.7717/peerj.15812

Improving the success of reinforcement programs: effects of a two-week confinement in a field enclosure on the anti-predator behaviour of captive-bred European hamsters

Julie Fleitz^{1,2}, Manfred R. Enstipp¹, Emilie Parent¹, Jonathan Jumeau³, Yves Handrich¹ and Mathilde L. Tissier⁴

¹ Department of Ecology, Physiology and Ethology, Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, Strasbourg, France

² Société Cofiroute, Strasbourg, France

³ Collectivité Européenne d'Alsace, CERISE, Strasbourg, France

⁴ Department of Biological Sciences, Bishop's University, Sherbrooke, Quebec, Canada

ABSTRACT

Captive breeding programs are an important pillar in biodiversity conservation, aiming to prevent the extinction of threatened species. However, the establishment of self-sustaining populations in the wild through the release of captive-bred animals is often hampered by a high mortality upon release. In this study, we investigated how a 2-week confinement period within a large field enclosure affected the anti-predator behaviour of 'naive' captive-bred hamsters and how potential modifications persisted over time. During three consecutive tests, hamsters were confronted with a moving predator model (a red fox mount, *Vulpes vulpes*) and their behaviour was filmed. After the initial round of confrontation with the predator model, one group of hamsters (field group) was released into a field enclosure protected from predators, while the other group (control) remained in their individual laboratory cages. After 2 weeks, hamsters from the field group were recaptured and individuals of both groups underwent a second confrontation test. A total of 1 month after their return from the field enclosure, field hamsters were subjected to a last confrontation test. Video analysis, investigating four behavioural variables, revealed that field hamsters significantly modified their behavioural response following the 2 weeks confinement in the enclosure, while this was not the case for control hamsters. In addition, most behavioural modifications in field hamsters persisted over 1 month, while others started to revert. We suggest that an appropriate pre-release period inside a field enclosure will enable naive (captive-bred) hamsters to develop an adequate anti-predator behaviour that will increase their immediate survival probability upon release into the wild. We believe that such measure will be of great importance for hamster conservation programs.

Subjects Animal Behavior, Biodiversity, Conservation Biology, Ecology, Zoology

Keywords Common hamster, Conservation, Predation, Restocking programs, Captive breeding, Reintroduction, Soft-release

Submitted 10 April 2023

Accepted 7 July 2023

Published 1 September 2023

Corresponding author

Julie Fleitz, julie.fleitz@gmail.com

Academic editor

Ann Hedrick

Additional Information and
Declarations can be found on
page 17

DOI [10.7717/peerj.15812](https://doi.org/10.7717/peerj.15812)

© Copyright

2023 Fleitz et al.

Distributed under

Creative Commons CC-BY 4.0

OPEN ACCESS

How to cite this article Fleitz J, Enstipp MR, Parent E, Jumeau J, Handrich Y, Tissier ML. 2023. Improving the success of reinforcement programs: effects of a two-week confinement in a field enclosure on the anti-predator behaviour of captive-bred European hamsters. *PeerJ* 11:e15812 DOI [10.7717/peerj.15812](https://doi.org/10.7717/peerj.15812)

Introduction

Reinforcement or ‘restocking’ programs are widely used in biodiversity conservation to sustain or restore declining or threatened populations (Fischer & Lindenmayer, 2000; Guy, Curnoe & Banks, 2013; Bubac et al., 2019). Reinforcement is defined as the intentional addition of captive-bred individuals or individuals from a stable wild population to an existing group of conspecifics, to recover endangered populations (Zlatanova, 2016). This strategy is largely used to increase population density, to compensate for low dispersion rates, to correct skewed sex-ratios or to improve the genetic status of small populations (Weeks et al., 2015).

Reinforcement programs have been implemented worldwide on a variety of taxa, ranging from invertebrates to mammals (Soorae, 2018). Unfortunately, their success is often limited (Beck et al., 1994; Black et al., 1997; Fischer & Lindenmayer, 2000; Short, 2009). This is mainly due to the high short-term mortality of animals released during restocking programs (Griffin, Blumstein & Evans, 2000; McPhee & Silverman, 2004; Shier & Owings, 2007; Bricchieri-Colombi & Moehrenschrager, 2016; Berger-Tal, Blumstein & Swaisgood, 2020). Four main reasons have been proposed to explain such high post-release mortality: (1) the unfamiliarity of released animals with local conditions (Calvete & Estrada, 2004); (2) the high risk of starvation due to the inability of captive-bred animals to forage efficiently (Jule, Leaver & Lea, 2008); (3) immune deficiencies (Abolins et al., 2017), and (4) an alteration of the instinctive anti-predator behaviour when reared in captivity over many generations (Miller et al., 1990; Fischer & Lindenmayer, 2000; Griffin, Blumstein & Evans, 2000).

A number of studies have investigated possible alterations of the instinctive anti-predator behaviour in prey species as a consequence of captive breeding (Shier & Owings, 2006; Carrete & Tella, 2015; Jolly, Webb & Phillips, 2018). Some of these studies suggest that the effectiveness of the anti-predator behaviour of fish, birds and mammals can be improved through a pre-release treatment (Griffin, Blumstein & Evans, 2000; Guy, Curnoe & Banks, 2013; Edwards et al., 2021). Treatments can consist of animals experiencing environmental enrichment, a soft release or antipredator training (*i.e.*, conditioning desired behaviour) before release into the wild. The latter is characterized by a training period during which an animal is exposed to a predator model coupled with aversive stimuli, such as alarm signals (*i.e.*, conditioning; Kleiman, 1989; McLean, Lundie-Jenkins & Jarman, 1996; Griffin,

Blumstein & Evans, 2000; Shier & Owings, 2007). During soft releases, individuals experience a pre-release period inside a field enclosure that mimics the environment of their future release site as closely as possible but shelters them from predation. Presumably, the latter treatment improves the ability of captive-bred individuals to recognize and avoid predators after being released and allows them to familiarize themselves with new threats (*Reading, Miller & Shepherdson, 2013; Resende et al., 2021*). However, the success of pre-release treatments differs between species and their efficacy has rarely been tested for solitary-living prey species, which lack the horizontal transmission of survival behaviour from conspecifics (*Tetzlaff, Sperry & DeGregorio, 2019*).

One such species is the European hamster (*Cricetus cricetus*), which, until the 1970s, was abundant across Europe and Asia (*Weinhold, 2009; Surov et al., 2016*). However, due to habitat fragmentation, agriculture intensification, and climate change, it is now one of the most threatened mammal species in Western Europe (*Weinhold, 2009; Tissier et al., 2016*) and has recently been classified as “Critically Endangered” by the IUCN (International Union for Conservation of Nature; *Banaszek et al., 2020*). In a recent study, European hamsters that were bred in captivity over 15 generations in France showed a marked aggressive response when confronted with a mobile predator (European ferret, *Mustela putorius furo*), rather than fleeing and hiding in an available shelter (*Tissier et al., 2019*). Such behavioural response is not consistent with the common assumption that prey species only display aggressive behaviour towards a predator when freezing or fleeing are not viable options (*Eilam, 2005*). Attacking an unknown predator is likely to be fatal for hamsters in the wild, questioning the appropriateness of such a response (*Tissier et al., 2019*). Non-appropriate behavioural responses to predation risk can be a major problem for reinforcement programs, especially when animals face a high predation pressure upon their release into the wild (*Moseby et al., 2011; La Haye et al., 2020*).

In addition to conservation measures focusing on habitat restoration (*La Haye, 2013; Tissier et al., 2018, 2021*), reinforcement programs have been implemented in most western-European countries, in an effort to sustain and restore the most fragile hamster populations across Europe (the Netherlands: *La Haye et al., 2010*; Belgium: *Verbist, 2008*; and Germany: *Sander & Weinhold, 2008*). In France, a reinforcement program has been in place since 2002 but its success has varied considerably (*Villemey et al., 2013; Chaigne et al., 2015*). As part of this program, captive-bred hamsters have been released at unharvested agricultural sites every spring for the past 20 years. To prevent attacks from terrestrial predators, these sites are protected by electric fences throughout

the hamster breeding season (*Villemey et al., 2013*). While such measures have generally improved the post-release survival of hamsters, their mortality following release remained high in some years (*i.e.*, up to 91% during the first 4 months; calculated from *Virion (2017)*). This was mainly due to (1) avian predation (2) terrestrial predators overcoming fences or (3) the dispersal of released hamsters to areas with little or no vegetation cover, resulting in predation. Hence, while the reinforcement program has allowed to maintain the relict hamster population in France, it has so far failed to restore a viable, self-sustaining population (*Tissier et al., 2019*). Given the high mortality rates following release, it would seem obvious that efforts should focus on increasing the post-release survival of captive-bred hamsters to improve the effectiveness of this conservation measure.

In an effort to reduce post-release mortality of captive-bred hamsters, we investigated whether a pre-release confinement inside a semi-natural environment might elicit a more appropriate anti-predation response. To evaluate the efficacy of such confinement, hamsters were confronted with a predator model before and after a 2-week period inside a large field enclosure (field group) and their behaviour was recorded during these tests. To study whether potential behavioural differences after such confinement persisted over time, hamsters were confronted again with the same predator model 1 month after their return to the captive indoor facility. The objective of the confrontation with the predator model was not to condition hamsters to react more appropriately to the risk of predation (*i.e.*, not to conduct an antipredator training), but to assess how a short period in a semi-natural environment might modify their anti-predator behaviour and elicit a more appropriate response (*Tissier et al., 2019*). In parallel, we investigated whether the repeated confrontation with a predator model alone could alter the behavioural responses in a group of hamsters that remained inside the captive facility throughout experimentation (control group). This experimental design allowed to address the following questions:

(1) Does a 2-week confinement within a large field enclosure affect the anti-predation responses of 'naive' hamsters (confrontation test #1 vs #2)? (2) If anti-predation responses differ after the confinement, do these modifications persist over time (confrontation test #3)? And (3) Does repeated exposure to a predator model alone (without confinement period inside the field enclosure) alter the anti-predator behaviour of hamsters (Control group, confrontation test #1 vs #2)?

We expected that (1) a 2-week confinement in a large field enclosure will lead to a shift in the anti-

predator behaviour of hamsters between confrontation trials, leading to a more appropriate response (*i.e.*, flee and hide rather than mounting an aggressive defense; hypothesis 1); that (2) any potential differences in anti-predator behaviour in the field group will diminish over time (hypothesis 2); finally, we expected that (3) hamsters without such confinement will not show a shift in their behavioural response between confrontation tests (hypothesis 3).

Materials and methods

Ethical note

This study followed the EU Directive 2010/63/EU guidelines for experiments, care and use of laboratory animals. The experimental protocol was approved by an Institutional Review Board (Ethical Committee: CREMEAS) under agreement number 02015033110486252 (APAFIS#397)02. At the end of the study, hamsters were not euthanized as they were only subjected to behavioural tests without invasive treatments. Individuals were released in to the wild the same year or the following year as part of the annual reinforcement program.

Animals and housing conditions

We used 27 1-year-old female European hamsters that were born and raised in our captive breeding unit (CNRS, IPHC-DEPE, Strasbourg, France). Only females were included in the study to (1) minimize competition and potential conflicts within the enclosure (since females have smaller territories and are less competitive than males) and (2) avoid reproduction within the enclosure (the behaviour of pregnant females likely differs from that of non-pregnant females, potentially adding confounding factors). Hamsters in this unit are the descendants of wild hamsters that were caught in the region (near Blaesheim, Alsace, France) between 1996 and 2002 ([Reiners et al., 2014](#)). After weaning, all hamsters were equipped with RFID tags (Radio-Frequency Identification 1.4 ω 8.5 mm transponder), injected under the skin (Yes Mini, SAPV 32500; Groupe SNVEL, Paris, France), for permanent identification. Animals were housed individually in transparent Plexiglas cages with wire lids (420 ω 265 ω 180 mm, L ω W ω H) that contained bedding material and enrichments (wood and shredded paper). Water and food pellets (105 pellets, SAFE, Augy, France) were provided *ad libitum*. During experimentation room temperature was maintained at 20–23 °C and light conditions followed the summer photoperiod (16L:8D).

Hamsters were randomly assigned to two groups (control vs field group) before experimentation.

Experimental design

To study the instinctive anti-predator responses of captive-bred hamsters and to investigate whether a confinement in the enclosure might suffice to change their anti-predator behaviour, we developed a standardized confrontation test with a predator model (Fig. 1). All experimental trials were conducted on the CNRS Campus (Strasbourg, France) during daylight hours (9 am–5 pm) and were filmed with a digital video camera. While hamsters are typically most active during dusk and dawn, we took advantage of the observation that hamsters in our breeding unit are also active during the day, when animal care staff cleans cages and provides food and water. All hamsters (N = 27) were raised under similar conditions prior to treatment. Before the confrontation tests, hamsters were allowed to familiarize themselves with the experimental arena during two habituation sessions (~12 min each), which were separated by 1 week. Following these sessions, all hamsters participated in two standardized confrontation tests with a predator model, which were separated by 2 weeks (Table 1). During these 2 weeks, hamsters underwent two different treatments; hamsters of one group were placed inside a large field enclosure (field group; N = 15), while hamsters of the other group (control group; N = 12) remained in their individual cages at the breeding facility. Sample size was greater in the field group to balance the potential loss of individuals during the period in the field enclosure (*i.e.*, escape/mortality from natural causes). A total of 2 weeks after the release of the field group into the enclosure, hamsters were recaptured by trap (MCL Leclercq, Wavrin, France) and underwent a second confrontation test 24 h after their return to the breeding unit.

Similarly, control hamsters underwent their second test 2 weeks after their first, albeit without a confinement period in the field enclosure between tests (Table 1). To ensure a similar treatment between groups, hamsters of the control group were placed in individual wooden boxes and taken on a 25 km drive for 30 min the day before their second confrontation test. Hence, both groups experienced a disturbance related to transportation just before their second test round. Finally, 1 month after the second confrontation test, hamsters from the field group underwent a third test. The control group could not undergo a third test because these animals had already been released as part of the annual reinforcement program. However, given that the control group did not exhibit behavioural modifications between test 1 and test 2, we considered a third test, investigating the persistence of behavioural modifications, as unnecessary.

Table 1 Outline of experimental trials.

	Before treatment (test #1)	Treatment	24 h after treatment (test #2)	1 month after treatment (test #3)
Control group (N = 12)	First confrontation test	2 weeks in the laboratory	Second confrontation test	NA
Field group (N = 10)	First confrontation test	Confinement period (2 weeks in the field enclosure)	Second confrontation test	Third confrontation test (N = 9)

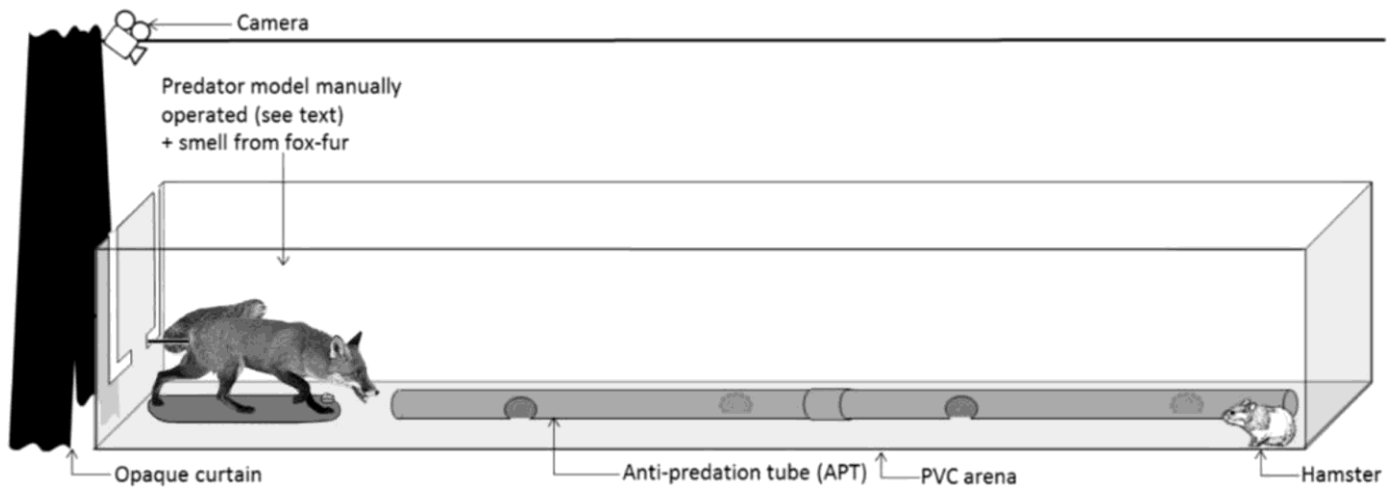


Figure 1 Standardized test setup. Representation of the PVC arena and the predator model. During the tests, a hamster was confronted with the predator model for 4 min. An experimenter controlled the movements of the fox model from behind the opaque curtain in response to hamster behaviour (see Fig. S1). Full-size DOI: [10.7717/peerj.15812/fig-1](https://doi.org/10.7717/peerj.15812/fig-1)

Field enclosure, release and recapture protocol

The semi-natural environment, into which we released 15 hamsters of the field group, consisted of a 2,000 m² field enclosure, located near Blaesheim (Alsace, France, 48°30' 14.044"N 7°36'28.414"E; elevation: 154 m above mean sea level). The vegetation inside the enclosure consisted of a diverse mix of plants including, but not limited to, alfalfa (*Medicago sativa*), clover (*Trifolium pratense*), goldenrod (*Solidago virgaurea*), and peas (*Pisum sativum*). To prevent the intrusion of terrestrial predators, the entire area was surrounded by a chain-link fence (19 mm mesh size; vertical: 1 m above ground to 0.8 m below ground), reinforced with a 6 mm wire mesh. The latter was extended horizontally along the ground (1 m) towards the inside of the enclosure, to prevent hamsters from digging close to the fence to escape. To further prevent hamsters from escaping by climbing the fence, a galvanized metal sheet (20 cm high) was fixed to the inside of the fence. The top of the enclosure was covered by a net (mesh size: 50 mm) to exclude avian predators. As an additional measure against terrestrial predators, such as foxes, a single wire electrical fence was attached to the outside of the fence. Artificial burrows, consisting of a vertical and a sloping tunnel that met at ~1 m underground (Müsken, Van Kats & Kuiters, 2008), were created before hamster release. Within 24 h of the first confrontation tests, hamsters of the field

group were released inside the field enclosure around sunset. Upon release, each hamster was placed into an artificial burrow. For 2 weeks, hamsters were free to explore the enclosure, to forage, to dig their own burrows and to interact with congeners and/or other small fauna. Food pellets were placed inside these burrows and vegetation was used to partially block the exits to reduce potential stress and to motivate hamsters to explore their burrow. Camera-Traps (Hyperfire HC600; Reconyx, Holmen, WI, USA), placed inside the enclosure, showed the presence of field mice (*Apodemus Sylvaticus*), shrews (*Crocidura leucodon*), rats (*Rattus rattus*), and field voles (*Microtus arvalis*). We found no evidence for the presence of potential predators inside the enclosure during the 2 weeks of treatment. However, foxes (*Vulpes vulpes*), buzzards (*Buteo sp.*), and ferrets (*Mustela putorius*) were observed in the vicinity of the enclosure. Naturally available food was supplemented daily with apples, onions, watermelon, and water. Food supplements were placed inside inactivated traps, to familiarize hamsters with these traps and, hence, improve the chances for a rapid recapture at the end of the 2-week period. During recapture, traps were activated at sunset and hamsters that were caught during the night were returned to the laboratory at sunrise. After the 2-week period, we recaptured 10 of the original 15 hamsters within one night. Another hamster was recaptured later (4 weeks after release) and was excluded from the study. Four hamsters were not recaptured and had likely escaped, despite our efforts to prevent this. This explanation is supported by multiple holes we found adjacent to the outside of the fence, which were likely part of tunnels passing underneath the fence. While it is also possible that agonistic interactions between hamsters occurred, potentially leading to the death of some individuals, we found no evidence of this (*i.e.*, no injured or dead hamsters were recorded and no agonistic interactions were visible in the pictures taken by camera-traps).

Experimental protocol

The arena and the predator model

All confrontation tests were conducted within a rectangular arena, constructed from PVC boards (3 m × 0.4 m, L × W × H; Fig. 1). A PVC tube (2 m long, 10 cm in diameter), perforated at 50 cm intervals, was placed in the middle of the arena. It mimicked the shape of a tunnel, providing shelter, and was accessible to hamsters throughout a trial.

The efficacy of such a PVC tunnel to act as an 'anti-predation tube' (APT) had been confirmed previously during confrontation trials between hamsters and a mobile predator (the European ferret; Tissier *et al.*, 2016, 2018, 2019). Foxes are one of the main predators of hamsters in the wild (La Haye *et*

al., 2020). Hence, we used a taxidermically-mounted red fox as a predator model in confrontation trials. The fox was mounted in an attack posture (open mouth showing teeth, a curved back, and the tail pointing upwards, [Fig. 1](#)).

To increase the realistic depiction of the model, we also presented fresh fox scent at the beginning of each test. The source of this scent was hair collected from eight non-sterilized adult foxes (four males and four females) at the Nancy Laboratory for Rabies and Wildlife (ANSES, Malzéville, France). To ensure a similar olfactory stimulation during trials and to prevent the accumulation of scent on the fur of the mounted fox, the collected hair was contained in a small plastic container, positioned between the two front legs of the fox model. At the end of each trial, the hair sample was removed, and the container thoroughly cleaned (70% ethanol) to remove all scent. In addition, the PVC arena was cleaned with ethanol (70%) and the room was aired out for 10 min between trials.

Confrontation tests

The confrontation test was a standardized behavioural test to assess the behaviour of hamsters before and after the treatment. These tests were not a training measure to condition the anti-predator behaviour of hamsters. Each test lasted 14 min and was divided into three phases. During an initial 5-min period, a hamster could move freely inside the PVC arena without external perturbation (phase 1). Thereafter, the fox model and associated scent were presented to the hamster for 4 min (phase 2; [Fig. 1](#)). Finally, the fox model and associated scent were removed from the arena and the hamster was left undisturbed again for 5 min (phase 3). During the confrontation with the fox model (phase 2), an experimenter was hidden behind an opaque curtain and controlled the movements of the fox model *via* a metal rod fixed below the tail of the fox ([Fig. 1](#)), mimicking predator attacks. The experimenter followed a strict protocol, adapted to the behaviour of the hamster ([Fig. S1](#)).

Behavioural recordings and statistical analysis

All confrontation tests were filmed, and video analysis was conducted using the *Behavioral Observation Research Interactive Software* (Boris, v.6.3.3-2018; [Friard & Gamba, 2016](#)). The identity of a hamster (*i.e.*, whether it belonged to the field or control group) during the confrontation tests and subsequent video analyses, was unknown to the experimenter.

At the start of the video analysis an ethogram, containing various behavioural variables, was established (Table S1). The start and end times of different behaviours included in the ethogram were marked and durations summed to establish a time budget for the different behavioural variables. We focused our analysis on the following four behavioural variables (see Table S1): (i) the time (% of phase duration) the hamster spent inside the shelter (APT); (ii) the time (fraction) the hamster spent exploring the arena when outside the APT; (iii) the time between introduction of the fox model into the arena and entrance of the hamster into the APT (latency); (iv) the number of hamster attacks on the fox model. The first two variables were investigated separately for each trial phase, while the last two variables only concerned phase 2.

To test (1) whether a 2-week confinement into a large field enclosure was sufficient to shift the anti-predator behaviour of hamsters (field group) between tests, leading to a more appropriate response (hypothesis 1) and to also test (2) whether such a shift was absent in hamsters without such confinement (control group; hypothesis 3), we ran Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) for each of the four behavioural response variables, comparing tests #1 with tests #2 (before/after treatment) of control and field hamsters (Table S2). Group and test number were included as fixed effects, while Hamster ID was included as a random effect to account for repeated measures. Interactions between group and test number were also included (*e.g.*: Behavioural variable = group + test# + group^ω test# + hamster ID (random)). We used an ANOVA based GLMM with Tukey-HSD for *post-hoc* analyses.

Similarly, to test if potential differences in anti-predator behaviour in the field group diminished over time (hypothesis 2), we ran GLMMs for each of the four behavioural response variables and tested for differences across their test numbers (#1 to #3). We used an ANOVA based GLMM with Tukey-HSD for *post-hoc* analyses to compare field group tests numbers. The same procedure was also used to test for potential differences between groups during the first test round.

All analyses were conducted in R (v3.5.1; *R Core Team, 2022*) with the RStudio interface (RStudio version 1.3.959; *RStudio Team, 2020*), using the following packages: “tidyverse”, “lme4”, “MASS”, “multcomp”, “car”, “ggpubr” and “nlme”. Figures were plotted using GraphPad prism software (v9.0.1; GraphPad Software, San Diego, CA, USA).

The significance threshold was set at $p < 0.05$. All values presented are grand means \pm i.e., established from individual hamster means, unless specified differently.

Results

We conducted a total of 58 confrontation tests (control group: 24 tests; field group: 34 tests). While the latter group originally consisted of 15 individuals, only 10 individuals were recaptured from the enclosure at the end of the confinement period. In addition, one hamster of the field group died for unknown reasons 2 weeks after recapture and, hence, could not be tested during the last round. Accordingly, all data concerning the missing five individuals of the field group were removed from the analysis, leaving a final sample size of $n = 29$ tests for field hamsters ($n = 10$ for both test #1 and #2, and $n = 9$ for test #3).

Behavioural differences between trials

Comparing the behavioural variables displayed during tests #1 and #2 showed overall no significant differences between groups or tests (Table S3). However, the interaction term between groups and test number was significant, indicating that the test comparison differed between groups (Table S3). *Post-hoc* analysis, comparing tests for each group separately, showed that most of the behavioural variables differed significantly between test #1 and test #2 in the field group, but not in the control group (Table 2 and Figs. 2–4). For example, hamsters of the field group spent a significantly greater proportion of time hiding inside the PVC tube during and after predator confrontation following the confinement period (+34% and +51% during phase 2 and 3, respectively) than during these phases in test #1 (Table 2 and Fig. 2). Similarly, hamsters of the field group spent a significantly smaller fraction of time exploring the arena before and after predator confrontation following the confinement period (–20% and –16% during phase 1 and phase 3, respectively; Table 2 and Fig. 3). The latency period before field hamsters entered the APT was, on average, greatly reduced following the confinement period (87.5 ± 95.6 vs 3.6 ± 4.6 s before/after confinement period, respectively), albeit, due to individual variation, this difference was not significant ($p = 0.09$; Table 2 and Fig. 4A). Finally, the number of attacks by hamsters on the fox-model decreased significantly after the confinement period in the field group (on average 9.6 and 3.9 attacks before/after confinement period, respectively, –60%; Table 2 and Fig. 4B).

To ensure that behavioural differences did not exist between groups before the confinement period, we compared the behaviour of both groups during their first confrontation test. Our analysis did not find significant differences between groups during test #1 for the behavioural variables

studied, with one exception: during the confrontation phase, hamsters of the field group spent less time hiding inside the tube than control hamsters ($p = 0.003$; Table S5)

Table 2 Model results (*post-hoc* tests) comparing hamster behaviour of the control and field group during tests 1 and 2 (before/aftertreatment) according to test phase.

	Variable	Phase	Estimate \pm SE	Z	Df	p	Behavioural differences between test 1 and test 2
Control group	Time (%) spent inside APT	1	0.91 \pm 0.36	2.55	1	0.052	↘
		2	1.04 \pm 0.53	1.97	1	0.187	–
		3	0.82 \pm 0.47	1.74	1	0.3	↘
	Exploration (%) when outside APT	1	0.09 \pm 0.22	0.41	1	0.976	–
		2	NA	NA	NA	NA	NA
		3	0.01 \pm 0.39	0.02	1	1	–
Latency before first entry into APT	2	0.18 \pm 0.08	2.21	1	0.095	↗	
Attacks on fox model	2	–0.83 \pm 0.54	–1.52	1	0.377	–	
Field group	Time (%) spent in the APT	1	–0.82 \pm 0.36	–2.31	1	0.093	↗
		2	–2.43 \pm 0.57	–4.30	1	<0.001	↗↗↗
		3	2.33 \pm 0.59	–3.94	1	<0.001	↗↗↗
	Exploration (%) when outside APT	1	0.85 \pm 0.24	3.47	1	0.003	↘↘
		2	NA	NA	NA	NA	NA
		3	1.62 \pm 0.57	2.82	1	0.023	↘
	Latency before first entry into APT	2	–0.27 \pm 0.12	–2.24	1	0.087	↘
	Attacks on fox model	2	0.90 \pm 0.23	3.95	1	<0.001	↘↘↘

Note : Bold arrows indicate the direction of a significant difference (increase/decrease), while plain arrows indicate only a (non-significant) trend and hyphens indicate no change between tests. The number of arrows indicates if the difference is less than or equal to 0.05 (one arrow), 0.01 (two arrows) or 0.001 (three arrows). When underattack (phase 2), hamsters never explored the arena, as indicated by NA.

Persistence of behavioural changes over time

For field group hamsters, the behavioural variables during test #2 (after confinement period) did not differ from those of test #3 (1 month after the return to the laboratory; Table 3), indicating that behavioural modifications following the 2 weeks inside the enclosure persisted for at least 1 month. However, if we also include test #1 in such investigation, we find that some behavioural modifications started to revert between test #2 and #3, so that they did not differ significantly from test #1. This concerned for example the time spent inside the APT during phase 3 (Fig. 5) or the time spent exploring during phase 3 (Fig. S2). However, most behavioural modifications persisted over time (Table S4 and Fig. S3).

Discussion

We found that a 2-week confinement inside a large enclosure was sufficient to elicit significant changes in the behavioural responses of captive-bred European hamsters when confronted with a predator model. Following their period in the enclosure, these hamsters showed a response to a predator model that is likely more appropriate when encountering a predator (*i.e.*, hiding/fleeing rather than attacking). After the confinement, hamsters of the field group spent more time within the APT providing shelter from the predator model, spent less time exploring the arena before and after predator confrontation, and attacked the predator model less frequently (Table 2 and Figs. 2–4).

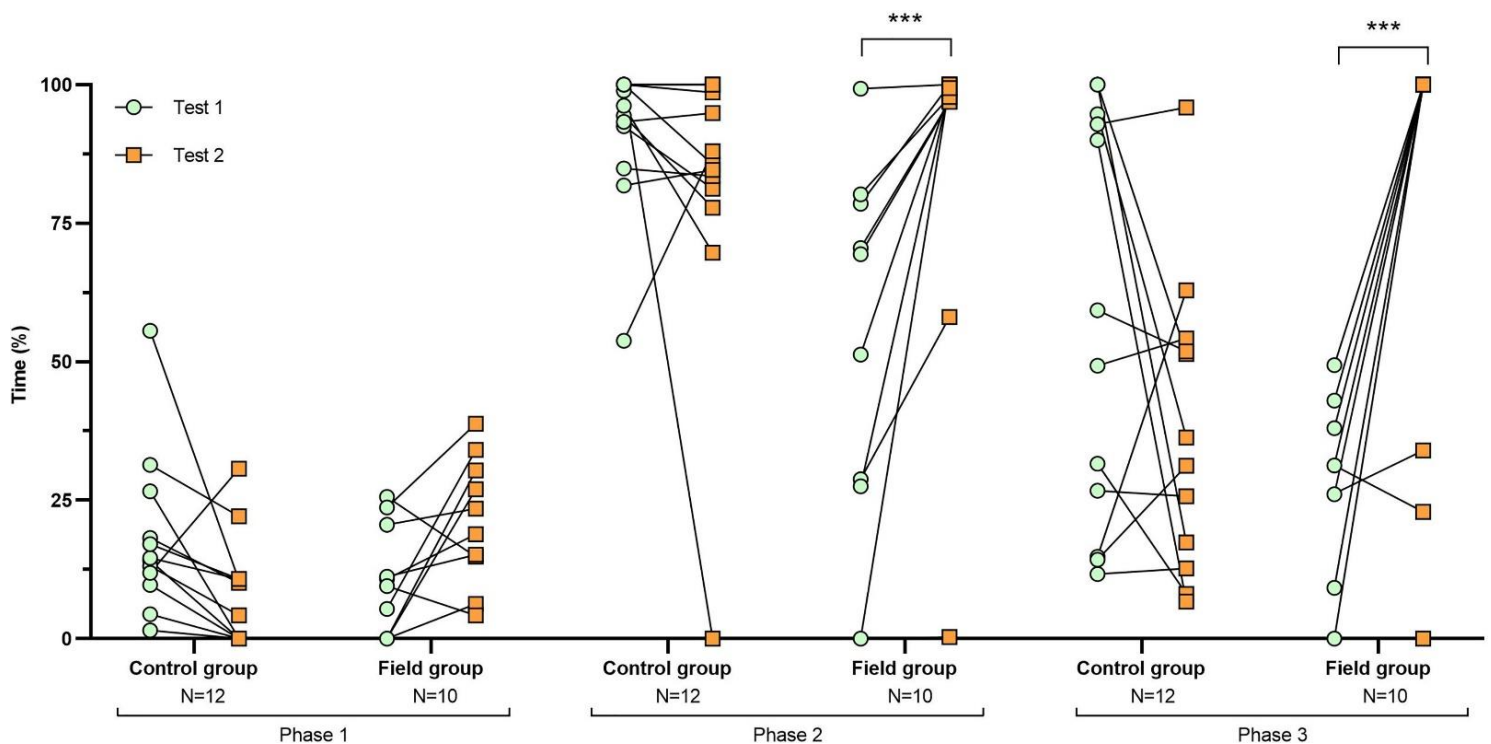


Figure 2 Time spent inside the APT during tests before and after treatment. Values for individuals are presented (circles/squares) according to group (control/field), test number (test #1: before treatment; test #2: after treatment), and phase during a trial (phase 1-3, before, during, and after predator confrontation, respectively). Asterisks indicate significant differences between test numbers (***) ≤ 0.001 .

Full-size DOI: [10.7717/peerj.15812/fig-2](https://doi.org/10.7717/peerj.15812/fig-2)

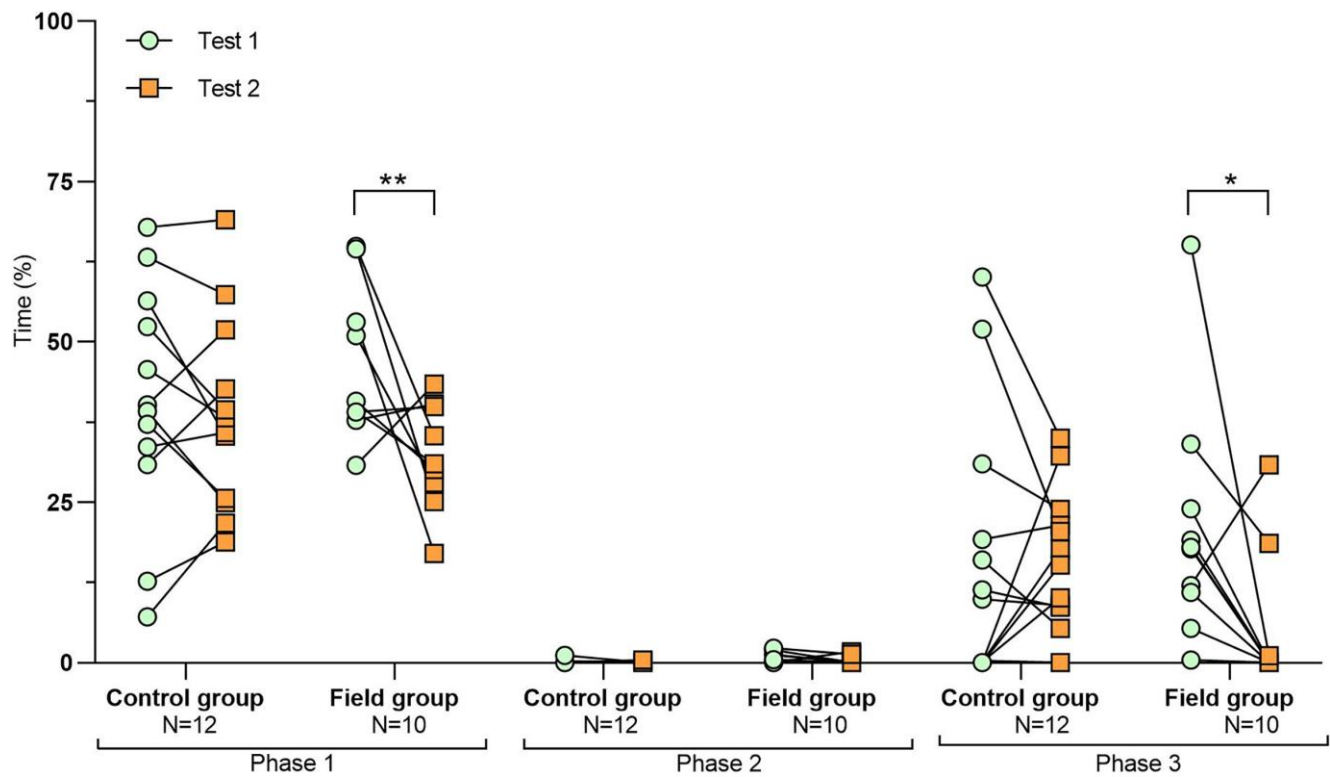


Figure 3 Time spent exploring the arena during tests before and after treatment. Values for individuals are presented (circles/squares) according to group (control/field), test number (test#1: before treatment; test#2: after treatment), and phase during a trial (phase 1-3, before, during, and after predatorconfrontation, respectively). Asterisks indicate significant differences between test numbers (* ≤ 0.05 and ** ≤ 0.01).

Full-size DOI: [10.7717/peerj.15812/fig-3](https://doi.org/10.7717/peerj.15812/fig-3)

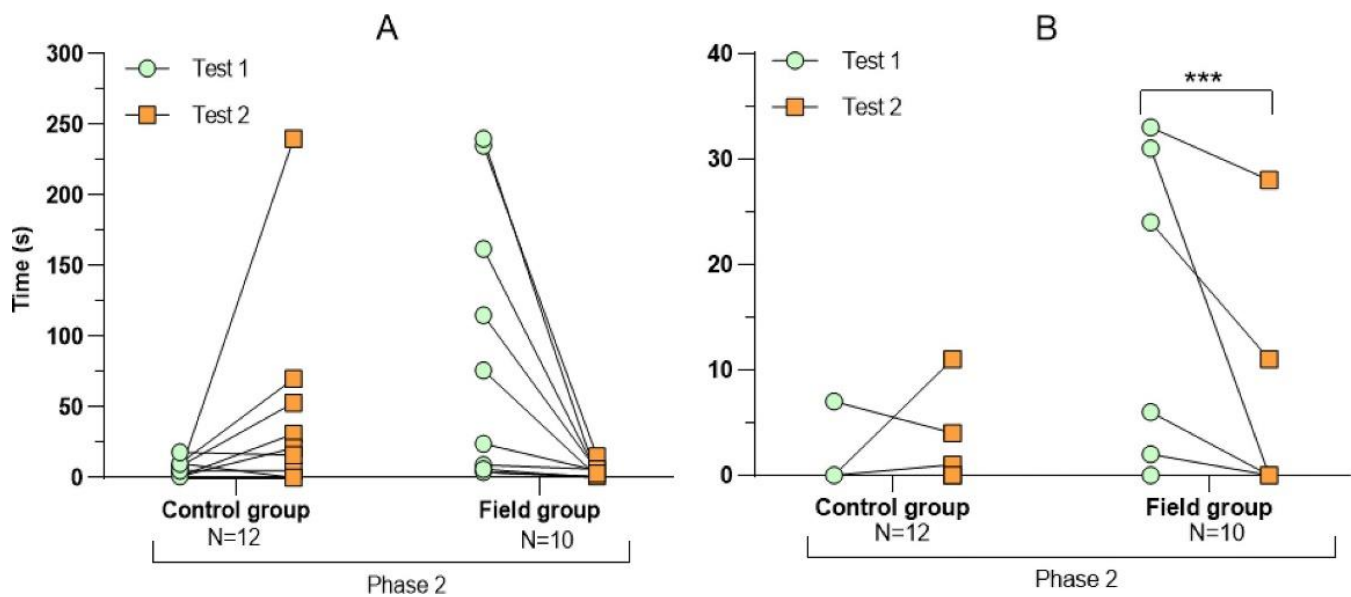


Figure 4 Latency period (A) and number of attacks on the predator (B) during tests before and after treatment. Values for individuals are presented (circles/squares) according to group (control/field) and test number (test #1: before treatment; test #2: after treatment). Asterisks indicate significant differences between tests (***) ≤ 0.001 . Full-size DOI: [10.7717/peerj.15812/fig-4](https://doi.org/10.7717/peerj.15812/fig-4)

Table 3 Model results (*post-hoc* tests) for behavioural variables of field group hamsters during test 2 (immediately following treatment) and 3 (1 month after treatment).

	Variables	Phase	Estimate \pm SE	Z	Df	p
Test 2 vs Test 3	Time (%) spent inside APT	1	-0.22 ± 0.45	-0.48	2	0.88
		2	-0.28 ± 0.62	-0.44	2	0.90
		3	-0.91 ± 0.68	-1.34	2	0.37
	Exploration (%) when outside APT	1	-2.25 ± 0.36	-0.70	2	0.76
		2	NA	NA	NA	NA
		3	0.82 ± 0.66	1.23	2	0.43
	Latency before first entry into APT	2	-0.23 ± 0.12	-1.92	2	0.11
	Attacks on fox model	2	-0.77 ± 0.76	-1.02	2	0.56

Note: When under attack (phase 2), hamsters never explored the arena, as indicated by NA.

By contrast, repeated exposure to the predator model alone, without a confinement period inside the enclosure (control group), was not sufficient to elicit significant changes in hamster behaviour during trials (Table 2 and Figs. 2–4). The behavioural modifications following treatment in the field group persisted over time (at least 1 month; Table 3) but a partial reversal was noticeable for some behavioural variables (Figs. 5 and S2).

Behavioural modifications following confinement in the field enclosure

Following the period spent inside the field enclosure, field hamsters showed significant changes in their anti-predator behaviour during confrontation trials. In addition, since in our experimental design individuals served as their own control, we could evaluate the effects of the confinement period on the behaviour of individuals (*i.e.*, field vs control group).

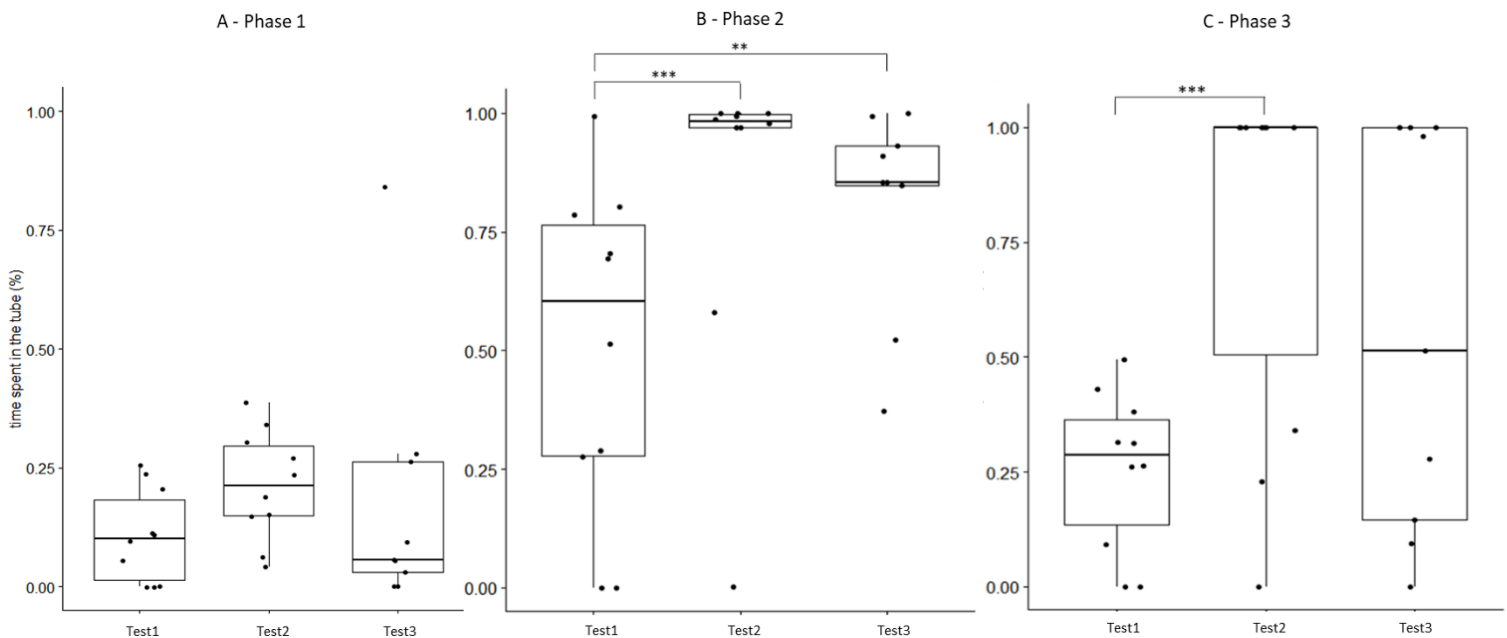


Figure 5 Time that field hamsters spent inside the APT during three confrontation tests according to phase. Test#1 (pre-confinement), test#2 (post-confinement), and test#3 (1-month after confinement) according to test phase (before, during, and after predator model exposure). Individuals are indicated by black dots and significant differences between tests are indicated by asterisks (** ≤ 0.01 and *** ≤ 0.001).

Full-size DOI: [10.7717/peerj.15812/fig-5](https://doi.org/10.7717/peerj.15812/fig-5)

During the first test-round, hamsters of the field group spent significantly less time hiding inside the APT during and after predator exposure and also mounted a greater number of attacks on the fox model than control hamsters (Figs. 2 and 4). Hence, field hamsters originally displayed an anti-predator response that could be characterized as more risk-prone than that of control hamsters. Hence, despite randomizing the individual assignment to groups, it is likely that a greater number of bold hamsters (maintaining a high activity level during predator presence; *Watters & Meehan, 2007*) were assigned to the field group (Fig. 4). However, after the confinement, the behavioural response of hamsters from the field group changed significantly (Table 2 and Figs. 2–4). After the confinement, these hamsters spent significantly more time inside the shelter and reduced the latency period before entering the shelter during predator model confrontation. They also significantly decreased the time exploring the arena before and after predator confrontation and reduced the number of attacks on the fox model. This suggests that their “risk-prone” behavioural response during the first test shifted to a ‘risk-averse’ response following treatment.

The confinement in the field enclosure was intended to provide hamsters with the possibility to learn from a protected semi-natural environment, rather than to expose them to a real predator-

prey confrontation. To the best of our knowledge, measures to avoid predation worked effectively. All hamsters in our study had been housed in individual cages since weaning, and they never encountered conspecifics within their 'habitat'. During the confinement, hamsters of the field group were exposed to a multitude of new stimuli. For the first time, they experienced natural climatic conditions, a natural soundscape, other animals, as well as intraspecific competition. They were able to express behaviours they could not engage in while inside the laboratory housing (*e.g.*, digging a burrow, foraging, exploring a large area, *etc.*). Hence, beyond the possibility to learn from the protected exposure to predation risk, field hamster experienced a variety of stimuli (*e.g.*, tactile, olfactory, sound) that differed greatly from those in the laboratory. This should have enabled hamsters to develop their cognitive and behavioural capacities and to adapt their digestive and immune systems to a more natural environment (*Shepherdson, 1994; Salvanes et al., 2013*). The development of such capacities is strongly dependent on rearing conditions and the immediate experience before the release (*Reading, Miller & Shepherdson, 2013; Tetzlaff, Sperry & DeGregorio, 2019*). The behavioural modifications following the confinement suggest that hamsters learned to associate certain stimuli (*e.g.*, unknown smells or sounds) with a potential risk, triggering an appropriate reaction (*e.g.*, seeking shelter, being more vigilant in open spaces).

One might argue that the potential stress associated with a relatively high density of animals in the enclosure and/or the recapture and return to the captive facility just before the second test are responsible for the observed behavioural modifications of field hamsters. However, it is important to distinguish between 'chronic distress' and 'natural stress' (*Reading, Miller & Shepherdson, 2013*). The first may impact captive-bred animals and may lead to the development of abnormal behaviour (*e.g.*, pacing in a cage, pulling out fur) because animals lack the adaptive behavioural outlet to control their situation.

By contrast, 'natural stress' may occur sporadically/periodically and is necessary for the development of adaptive psychological and behavioural skills (*Moodie & Chamove, 1990; Meehan & Mench, 2007; Reading, Miller & Shepherdson, 2013*). In this context, the limited exposure to stressful stimuli inside the field enclosure might have been advantageous.

Nevertheless, hamster density within the enclosure was ~10 times greater than what is typically found in the wild (apart from very high densities that occur during population outbreaks). While this may have potentially added some stress to the hamsters in the enclosure, a high density might be particularly challenging when resources, such as food or access to partners, are limited, which was not the case in our situation. If such potential additional stress would have altered the behavioural

responses of hamsters during the test that followed treatment, one would expect consistent changes throughout the different test periods (*e.g.*, hiding inside the APT throughout a test). However, this was not the case (*e.g.*, hamsters were hiding inside the APT during and following predator exposure but not before). Hence, there is little evidence that a potentially increased stress level during treatment in the field hamsters may have been responsible for the behavioural modifications observed during tests #2 and #3.

Captive-bred animals, especially in a research laboratory, lack sufficient stimulation from external factors (*e.g.*, predators, congeners, natural soundscape, weather) that would enable them to develop behavioural responses more appropriate for a natural environment (*Mathews et al., 2005; Wells, 2009; Salvanes et al., 2013*). In addition, the cramped conditions of the standard breeding cages for rodents likely contribute heavily to the inferior physical, neuro-motor, psychological, and sensory conditions of captive rodents (*Young, 2003*). Cognitive processes are essential for mounting the appropriate behavioural response in a given situation (*Curio, 1993; Griffin, Blumstein & Evans, 2000*). The switch from a fight to a flight response that we observed during confrontation tests with field hamsters following their return from the enclosure, suggests that their confinement period improved cognitive processes, triggering more appropriate behavioural responses to predation risk. Hence, we suggest that a pre-release preparation period inside a field enclosure, where hamsters are exposed to a variety of novel stimuli, will likely lead to an improvement of their overall condition and will be an important measure to reduce mortality of hamsters.

Does repeated predator model confrontation alone elicit behavioural changes?

Hamsters of the control group, which remained within their standardized cages between the two tests, did not display significant changes in their behavioural responses between test #1 and test #2 (*Table 2* and *Figs. 2–4*). Hence, repeated confrontation with the predator model and its scent alone, was insufficient to elicit a more appropriate anti-predation response (*e.g.*, avoidance, shelter seeking). Even the multiple direct attacks by the predator model during trials, that involved physical contact and that, under natural conditions, would have resulted in death by predation, did not suffice to provoke changes in anti-predatory responses.

For survival, prey species must first detect a potential predator and then react appropriately (*Lönnstedt et al., 2012; Blumstein, Letnic & Moseby, 2019*). For this, however, they first have to be able to recognize a predator as potential danger (*McLean, Lundie-Jenkins & Jarman, 1996*). All hamsters tested in this experiment reacted to the exposure and attacks of the fox model in all tests (*i.e.*,

suppression of exploration, increased use of the shelter, attacks on the fox) and, hence, likely perceived the fox model as potential danger (Table 3 and Fig. 4). However, while field hamsters also modified their behaviour during phase 1 and 3 (before/after confrontation) following treatment (e.g., increased use of shelter, reduced exploration) this was not the case for control hamsters (Figs. 2–3).

Training/conditioning captive-breed animals to recognise their natural predators has been attempted with many species, albeit with varying success (Vilhunen, 2006; Lönnstedt et al., 2012; Lopes et al., 2017; reviewed in Rowell, Magrath & Magrath, 2020). For some species, simple exposure to predator odours was sufficient to increase their survival during a following predator confrontation (Vilhunen, 2006). By contrast, multiple confrontations with a predator model in association with aversive stimuli were insufficient to improve the post-release survival of parrots (Lopes et al., 2017). In addition, such a method, where captive animals are repeatedly exposed to an (artificial) predator model or to a risk of predation under controlled conditions might be counterproductive, as it could lead to habituation (Rowell, Magrath & Magrath, 2020). For example, anti-predator behavioural responses might diminish over time, due to habituation to the threat and/or due to learning of inappropriate responses to a predation threat (Rowell, Magrath & Magrath, 2020; Edwards et al., 2021). Furthermore, even if a live predator is used, it might be difficult to reproduce the exact stimuli that animals experience during a predator encounter in the wild (Griffin, Blumstein & Evans, 2000). In our experiment, the number of confrontation trials and exposure duration to the predator model that we used were likely insufficient to elicit any habituation. In this context, it would be interesting to investigate if and how a longer exposure to a predator model and/or a greater number of trials, without a confinement in a field enclosure, affects the anti-predator responses of naïve hamsters.

Persistence of behavioural changes over time

The behaviour of field hamsters displayed during tests #2 and #3 did not differ significantly (Table 3), suggesting that the behavioural modifications after the confinement persisted over time and were still present 1 month after their return to the captive facility.

For example, during confrontation, field hamsters spent significantly more time inside the APT following the confinement and also 1 month thereafter (test #2 and #3, respectively), when compared with test #1 (Fig. 5). Similarly, the number of attacks on the predator model by field hamsters was reduced following the confinement and remained at such level during test #3. However, when including test #1 in our analyses, we found that some behavioural modifications of field hamsters

started to revert between test #2 and #3 and did not differ significantly anymore from test #1. This was the case, for example, for the timespent inside the APT during phase 3 (Fig. 5) or the time spent exploring during phase 3(Fig. S2). However, most behavioural modifications persisted across tests. Nevertheless, since the intensity of the behavioural modifications had started to fade 1 month after the confinement period, further reinforcements might be required for behavioural modifications to persist. The ability of animals to retain behaviours acquired during predator-awareness training (*i.e.*, *via* conditioning) have been studied in a variety of animals (McLean, Lundie-Jenkins & Jarman, 1996; Griffin, Blumstein & Evans, 2000; Rowell, Magrath & Magrath, 2020). Depending on the training regime and the species in question, anti-predator behaviours acquired during such training/conditioning have been shown to persist for up to several months, even in the absence of subsequent reinforcements (Chivers & Smith, 1994; De Azevedo & Young, 2006).

Hence, our results suggest that hamsters have the capacity to retain some modifications of their behavioural response for at least 1 month, even in the absence of reinforcements (*i.e.*, a further pre-release confinement in the field enclosure), while others might be more susceptible to reversal.

Conclusions and perspectives for hamster conservation

Our study shows that a simple pre-release confinement in a field enclosure was sufficient to elicit a shift in the behaviour of hamsters towards a more adapted anti-predation response, when confronted with a predator model. In addition, most of the observed behavioural changes were retained for at least 1 month. Hence, the confinement period that hamsters spent inside the field enclosure was critical to achieve behavioural modifications that will likely improve their survival when facing the risk of predation upon their release into the wild. The repeated exposure to a predator model alone was insufficient to provoke behavioural modifications (control group). Our findings have important implications for hamster reinforcement programs. We suggest that a confinement period inside a field enclosure (*i.e.*, a 'soft-release'), as implemented here, should be applied before any release into the wild. However, the greater variation we observed during the last test round suggests that behavioural changes fade over time in the absence of reinforcements (Figs. 5 and S2). Consequently, a release into the wild should be implemented as soon as possible after the confinement inside the field enclosure. A 1-month persistence of behavioural modifications, as found here, might be sufficient to increase hamster survival chances during the most critical period following release.

Our experimental approach, testing the effectiveness of a confinement period spent inside a field enclosure to elicit a more adept anti-predator response of captive bred hamsters is only a first step. We now need to evaluate if the short-term survival of these hamsters after their release is indeed increased, when compared with hamsters that did not undergo a pre-release preparation program (e.g., see [Shier & Owings, 2006](#); [Greggor, Price & Shier, 2019](#)). In addition, to ensure the success of restocking programs, released hamsters do not only have to survive, they also have to reproduce and successfully wean offspring ([Soorae, 2018](#)). The latter is of particular importance for hamsters, given their short lifespan. Hence, survival and successful reproduction of captive-bred hamsters in the wild are key demographic factors to consider for meaningful conservation measures. In this context, additional studies investigating how the treatment of hamsters prior to their release into the wild affects their reproductive rate are of great importance. Restocking programs are an important instrument in biodiversity conservation and should, therefore, also consider the well-being of animals before, during, and after release ([Swaisgood, 2010](#)).

Acknowledgements

We thank Frederic Voegel for his help and support. Solène Liegeois and Nicolas Durr helped with different aspects of the study. We also thank the ANSES laboratory ('Laboratoire de la rage et de la faune sauvage de Nancy') for providing the fox hair samples.

Funding

This work was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique et la Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Grand-Est. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Grant Disclosures

The following grant information was disclosed by the authors: Centre National de la Recherche Scientifique et la Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Grand-Est.

Competing Interests

Jonathan Jumeau is an employee of Collectivité européenne d'Alsace.

Author Contributions

Julie Fleitz conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the article, and approved the final draft.

Manfred R. Enstipp conceived and designed the experiments, authored or reviewed drafts of the article, and approved the final draft.

Emilie Parent conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, prepared figures and/or tables, and approved the final draft.

Jonathan Jumeau analyzed the data, authored or reviewed drafts of the article, and approved the final draft.

Yves Handrich conceived and designed the experiments, authored or reviewed drafts of the article, and approved the final draft.

Mathilde L. Tissier conceived and designed the experiments, analyzed the data, authored or reviewed drafts of the article, and approved the final draft.

Animal Ethics

The following information was supplied relating to ethical approvals (*i.e.*, approving body and any reference numbers):

The study followed the EU Directive 2010/63/EU guidelines for experiments, care, and use of laboratory animals. The experimental protocol was approved by the Ethical Committee (CREMEAS) under agreement number 02015033110486252 (APAFIS#397)02.

Data Availability

The following information was supplied regarding data availability:

The raw data is available at OSF: Fleitz, Julie. 2023. "Soft-Release and Anti-Predator Behaviour." OSF. June 1. DOI [10.17605/OSF.IO/HFX8T](https://doi.org/10.17605/OSF.IO/HFX8T).

Supplemental Information

Supplemental information for this article can be found online at <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.15812#supplemental-information>.

References

- Abolins S, King EC, Lazarou L, Weldon L, Hughes L, Drescher P, Raynes JG, Hafalla JCR, Viney ME, Riley EM. 2017. The comparative immunology of wild and laboratory mice, *Mus musculus domesticus*. *Nature Communications* 8(1):1–13 DOI [10.1038/ncomms14811](https://doi.org/10.1038/ncomms14811).
- Banaszek A, Bogomolov P, Feoktistova N, La Haye M, Monecke S, Reiners TE, Rusin M, Surov A, Weinhold U, Ziomek J. 2020. *Cricetus cricetus*. *IUCN Red List Threat Species* 235:Annex IV DOI [10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T5529A111875852.en](https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T5529A111875852.en).
- Beck B, Rapaport L, Stanley Price M, Wilson A. 1994. Reintroduction of captive-born animals. In: *Creative Conservation: Interactive Management of Wild and Captive Animals*. Dordrecht: Springer, 265–286.
- Berger-Tal O, Blumstein DT, Swaisgood RR. 2020. Conservation translocations: a review of common difficulties and promising directions. *Animal Conservation* 23(2):121–131 DOI [10.1111/acv.12534](https://doi.org/10.1111/acv.12534).
- Black JM, Marshall AP, Gilburn A, Santos N, Hoshida H, Medeiros J, Mello J, Navitidad Hodges C, Katahira L. 1997. Survival, movements, and breeding of released Hawaiian Geese: an assessment of the reintroduction program. *The Journal of Wildlife Management* 61(4):1161–1173 DOI [10.2307/3802114](https://doi.org/10.2307/3802114).
- Blumstein DT, Letnic M, Moseby KE. 2019. In situ predator conditioning of naive prey prior to reintroduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 374(1781):20180058 DOI [10.1098/rstb.2018.0058](https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0058).
- Brichieri-Colombi TA, Moehrenschrager A. 2016. Alignment of threat, effort, and perceived success in North American conservation translocations. *Conservation Biology* 30(6):1159–1172 DOI [10.1111/cobi.12743](https://doi.org/10.1111/cobi.12743).
- Bubac CM, Johnson AC, Fox JA, Cullingham CI. 2019. Conservation translocations and post-release monitoring: identifying trends in failures, biases, and challenges from around the world. *Biological Conservation* 238:108239 DOI [10.1016/j.biocon.2019.108239](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108239).
- Calvete C, Estrada R. 2004. Short-term survival and dispersal of translocated European wild rabbits. Improving the release protocol. *Biological Conservation* 120:507–516. DOI [10.1016/j.biocon.2004.03.023](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.03.023).
- Carrete M, Tella JL. 2015. Rapid loss of antipredatory behaviour in captive-bred birds is linked to current avian invasions. *Scientific Reports* 5(1):1–8 DOI [10.1038/srep18274](https://doi.org/10.1038/srep18274).
- Chaigne A, Tissier M, Habold C, Eidschenck J, Ulrich B. 2015. Le Grand hamster (*Cricetus cricetus*) en Alsace, quel devenir? *Bourgogne Nat—Les Mammifères Sauvages Recolonisation Réémergence*. 312–322.
- Chivers DP, Smith RJF. 1994. Fathead minnows, *Pimephales promelas*, acquire predator recognition when alarm substance is associated with the sight of unfamiliar fish. *Animal Behaviour* 48(3):597–605 DOI [10.1006/anbe.1994.1279](https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1279).
- Curio E. 1993. Proximate and developmental aspects of antipredator behavior. *Advances in the Study of Behavior* 22:135–238 DOI [10.1016/S0065-3454\(08\)60407-6](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60407-6).
- De Azevedo CS, Young RJ. 2006. Do captive-born greater rheas *Rhea Americana* Linnaeus (Rheiformes, Rheidae) remember antipredator training? *Revista Brasileira De Zoologia* 23(1):194–201 DOI [10.1590/S0101-81752006000100011](https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000100011).
- Edwards MC, Ford C, Hoy JM, FitzGibbon S, Murray PJ. 2021. How to train your wildlife: a review of predator avoidance training. *Applied Animal Behaviour Science* 234:1–32 DOI [10.1016/j.applanim.2020.105170](https://doi.org/10.1016/j.applanim.2020.105170).
- Eilam D. 2005. Die hard: a blend of freezing and fleeing as a dynamic defense—implications for the control of defensive behavior. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 29(8):1181–1191. DOI [10.1016/j.neubiorev.2005.03.027](https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2005.03.027).
- Fischer J, Lindenmayer DB. 2000. An assessment of the published results of animal relocations. *Biological Conservation* 96(1):1–11 DOI [10.1016/S0006-3207\(00\)00048-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00048-3).

- Friard O, Gamba M. 2016. BORIS, a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods Ecological Evolution* 7:1325–1330 DOI [10.1111/2041-210X.12584](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584).
- Greggor AL, Price CJ, Shier DM. 2019. Examining the efficacy of anti-predator training for increasing survival in conservation translocations: a systematic review protocol. *Environmental Evidence* 8:11 DOI [10.1186/s13750-019-0154-6](https://doi.org/10.1186/s13750-019-0154-6).
- Griffin AS, Blumstein DT, Evans CS. 2000. Training captive-bred or translocated animals to avoid predators. *Conservation Biology* 14(5):1317–1326 DOI [10.1046/j.1523-1739.2000.99326.x](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99326.x).
- Guy AJ, Curnoe D, Banks PB. 2013. A survey of current mammal rehabilitation and release practices. *Biodiversity and Conservation* 22(4):825–837 DOI [10.1007/s10531-013-0452-1](https://doi.org/10.1007/s10531-013-0452-1).
- Jolly CJ, Webb JK, Phillips BL. 2018. The perils of paradise: an endangered species conserved on an island loses antipredator behaviours within 13 generations. *Biology Letters* 14(6):1–4. DOI [10.1098/rsbl.2018.0222](https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0222).
- Jule KR, Leaver LA, Lea SEG. 2008. The effects of captive experience on reintroduction survival in carnivores: a review and analysis. *Biological Conservation* 112(2):355–363. DOI [10.1016/j.biocon.2007.11.007](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.11.007).
- Kleiman D. 1989. Reintroduction of captive mammals for conservation: guidelines for reintroducing endangered species into the wild. *Bioscience* 39(3):152–160. DOI [10.2307/1311025](https://doi.org/10.2307/1311025).
- La Haye M. 2013. Is there a future for the Common hamster (*Cricetus cricetus*) in Western Europe? In: *Internationales Ehrensymposium Im Gedenken an Rolf Gattermann*.
- La Haye MJJ, Müskens GJDM, Van Kats RJM, Kuiters AT, Siepel H. 2010. Agri-environmental schemes for the Common hamster (*Cricetus cricetus*). Why is the Dutch project successful? *Aspects of Applied Biology* 100:1–8 DOI [10.1007/s42991-020-00063-5](https://doi.org/10.1007/s42991-020-00063-5).
- La Haye MJJ, van Kats RJM, Müskens GJDM, Hallmann CA, Jongejans E. 2020. Predation and survival in reintroduced populations of the Common hamster *Cricetus cricetus* in the Netherlands. *Mammalian Biology* 100(6):569–579 DOI [10.1007/s42991-020-00063-5](https://doi.org/10.1007/s42991-020-00063-5).
- Lönnstedt OM, McCormick MI, Meekan MG, Ferrari MCO, Chivers DP. 2012. Learn and live: predator experience and feeding history determines prey behaviour. *Proceedings of the Royal Society* 279:2091–2098 DOI [10.1098/rspb.2011.2516](https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2516).
- Lopes ARS, Rocha MS, Junior MGJ, Mesquita WU, Silva GGGR, Vilela DAR, Azevedo CS. 2017. The influence of anti-predator training, personality and sex in the behavior, dispersion and survival rates of translocated captive-raised parrots. *Global Ecology and Conservation* 11(3):146–157 DOI [10.1016/j.gecco.2017.05.001](https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.05.001).
- Mathews F, Orros M, McLaren G, Gelling M, Foster R. 2005. Keeping fit on the ark: assessing the suitability of captive-bred animals for release. *Biological Conservation* 121(4):569–577. DOI [10.1016/j.biocon.2004.06.007](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.06.007).
- McLean IG, Lundie-Jenkins G, Jarman PJ. 1996. Teaching an endangered mammal to recognise predators. *Biological Conservation* 75(1):51–62 DOI [10.1016/0006-3207\(95\)00038-0](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00038-0).
- McPhee EM, Silverman ED. 2004. Increased behavioral variation and the calculation of release numbers for reintroduction programs. *Conservation Biology* 18(3):705–715. DOI [10.1111/j.1523-1739.2004.00478.x](https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00478.x).
- Meehan CL, Mench JA. 2007. The challenge of challenge: can problem solving opportunities enhance animal welfare? *Applied Animal Behaviour Science* 102(3–4):246–261. DOI [10.1016/j.applanim.2006.05.031](https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.05.031).
- Miller B, Biggins D, Wemmer C, Powell R, Hanebury L, Horn D, Vargas A. 1990. Development of survival skills in captive-raised Siberian polecats (*Mustela eversmanni*) I: locating prey. *Journal of Ethology* 8(2):89–94 DOI [10.1007/BF02350279](https://doi.org/10.1007/BF02350279).
- Moodie EM, Chamove AS. 1990. Brief threatening events beneficial for captive tamarins? *Zoo Biology* 9:275–286 DOI [10.1002/\(ISSN\)1098-2361](https://doi.org/10.1002/(ISSN)1098-2361).
- Moseby KE, Read JL, Paton DC, Copley P, Hill BM, Crisp HA. 2011. Predation determines the outcome of 10 reintroduction attempts in arid South Australia. *Biological Conservation* 144(12):2863–2872 DOI [10.1016/j.biocon.2011.08.003](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.08.003).

- Müskens GJDM, Van Kats RJM, Kuiters AT. 2008. Reintroduction of the common hamsters, *Cricetus cricetus*, in the Netherland. Preliminary results. In: *The Common Hamster in Europe; Ecology, Management, Genetics, Conservation, Reintroduction. Proceeding of the 11th International HamsterWorkgroup 2003*. Budapest, Hungary, 33–40.
- R Core Team. 2022. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: RFoundation for Statistical Computing. Available at <https://www.R-project.org>.
- Reading RP, Miller B, Shepherdson D. 2013. The value of enrichment to reintroduction success. *Zoo Biology* 32(3):332–341 DOI 10.1002/zoo.21054.
- Reiners TE, Eidenschenk J, Neumann K, Nowak C. 2014. Preservation of genetic diversity in a wild and captive population of a rapidly declining mammal, the Common hamster of the FrenchAlsace region. *Mammalian Biology* 79(4):240–246 DOI 10.1016/j.mambio.2013.10.004.
- Resende PS, Viana-Junior AB, Young RJ, Azevedo CS. 2021. What is better for animal conservation translocation programmes: soft- or hard-release? A phylogenetic meta-analytical approach. *Journal of Applied Ecology* 58(6):1122–1132 DOI 10.1111/1365-2664.13873.
- Rowell TAAD, Magrath MJL, Magrath RD. 2020. Predator-awareness training in terrestrialvertebrates: progress, problems and possibilities. *Biological Conservation* 252:108740. DOI 10.1016/j.biocon.2020.108740.
- RStudio Team. 2020. *RStudio: integrated development for R*. Version 1.3.959. Boston: RStudio, Inc. Available at <http://www.rstudio.com/>.
- Salvanes AGV, Moberg O, Ebbesson LOE, Nilsen TO, Jensen KH, Braithwaite VA. 2013. Environmental enrichment promotes neural plasticity and cognitive ability in fish. *Proceedingsof the Royal Society B: Biological Sciences* 280(1767):1–7 DOI 10.1098/rspb.2013.1331.
- Sander M, Weinhold U. 2008. The reintroduction project of *Cricetus cricetus* near the city of Mannheim, Baden-Württemberg, Germany—first results and experiences. In: *Proceedings of the11th, 14th, 15th Meeting of the International Hamster Workgroup*.
- Shepherdson D. 1994. The role of environmental enrichment in the captive breeding and reintroduction of endangered species. In: *Creative Conservation*. Dordrecht: Springer, 167–177.
- Shier DM, Owings DH. 2006. Effects of predator training on behavior and post-release survival ofcaptive prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) 2. *Biological Conservation* 132(1):126–135. DOI 10.1016/j.biocon.2006.03.020.
- Shier DM, Owings DH. 2007. Effects of social learning on predator training and postreleasesurvival in juvenile black-tailed prairie dogs, *Cynomys ludovicianus*. *Animal Behaviour* 73(4):567–577 DOI 10.1016/j.anbehav.2006.09.0.
- Short J. 2009. *The characteristics and success of vertebrate translocations within Australia*. Canberra, Australia: Australian Government Department of Agriculture, Fisheries and Forestry.
- Soorae PS. 2018. Global reintroduction perspectives: 2018. In: *Case Studies from Around the Globe*. 6th Edition. Abu Dhabi, UAE: IUCN/SSC Reintroduction Specialist Group, gland, Switzerland and & Environment Agency.
- Surov A, Banaszek A, Bogomolov P, Feoktistova N, Monecke S. 2016. Dramatic global decreasein the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus*. *Endangered Species Research* 31:119–145 DOI 10.3354/esr00749.
- Swaigood RR. 2010. The conservation-welfare nexus in reintroduction programmes: a role forsensory ecology. *Animal Welfare* 19(2):125–137 DOI 10.1017/S096272860000138X.
- Tetzlaff SJ, Sperry JH, DeGregorio BA. 2019. Effects of antipredator training, environmental enrichment, and soft release on wildlife translocations: a review and meta-analysis. *Biological Conservation* 236(1):324–331 DOI 10.1016/j.biocon.2019.05.054.
- Tissier ML, Bousquet CAH, Fleitz J, Chatelain N, Habold C, Handrich Y. 2018. An anti-predation device to facilitate and secure the crossing of small mammals in motorway wildlife underpasses. (II) Validation with the European hamster under semi-natural conditions. *Ecological Engineering* 125(3):106–110 DOI 10.1016/j.ecoleng.2018.10.013.

- Tissier ML, Jumeau J, Croguennec C, Petit O, Habold C, Handrich Y. 2016. An anti-predation device to facilitate and secure the crossing of small mammals in motorway wildlife underpasses. (I) Lab tests of basic design features. *Ecological Engineering* 95:738–742 DOI [10.1016/j.ecoleng.2016.07.012](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.07.012).
- Tissier ML, Kletty F, Robin J, Habold C. 2021. Sustainable agriculture: nutritional benefits of wheat–soybean and maize–sunflower associations for hibernation and reproduction of endangered Common hamsters. *Sustainability* 13:1–18 DOI [10.3390/su132413521](https://doi.org/10.3390/su132413521).
- Tissier ML, Bousquet CAH, Fleitz J, Habold C, Petit O, Handrich Y. 2019. Captive-reared European hamsters follow an offensive strategy during risk-assessment. *PLOS ONE* 14:1–19 DOI [10.1371/journal.pone.0210158](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210158).
- Verbist V. 2008. Restocking and protection of the European hamster in Flanders, preliminary results. In: *Proceedings of the 11th, 14th, 15th Meeting of the International Hamster Workgroup*.
- Vilhunen S. 2006. Repeated antipredator conditioning: a pathway to habituation or to better avoidance? *Journal of Fish Biology* 68:25–43 DOI [10.1111/j.0022-1112.2006.00873.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00873.x).
- Villemey A, Besnard A, Grandadam J, Eidenschenck J. 2013. Testing restocking methods for an endangered species: effects of predator exclusion and vegetation cover on Common hamster (*Cricetus cricetus*) survival and reproduction. *Biological Conservation* 158:147–154. DOI [10.1016/j.biocon.2012.08.007](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.007).
- Virion MC. 2017. Évaluation du plan national d'action en faveur du Hamster Commun (*Cricetus cricetus*) 2012–2016. Strasbourg: Regional Directorate for the Environment, Planning and Housing of the Grand East Region. Available at <https://www.grand-est.developpement-durable.gouv.fr/plan-national-d-actions-pna-2012-2016-en-faveur-du-a75.html>.
- Watters JV, Meehan CL. 2007. Different strokes: can managing behavioral types increase post-release success? *Applied Animal Behaviour Science* 102(3–4):364–379. DOI [10.1016/j.applanim.2006.05.036](https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.05.036).
- Weeks A, Moro D, Thavornkanlapachai R, Taylor HR, White NE, Weiser EL, Heinze D. 2015. Conserving and enhancing genetic diversity in translocation programs. In: *Advances in Reintroduction Biology of Australian and New Zealand Fauna*. Clayton: Csiro Publishing, 127–140.
- Weinhold U. 2009. European action plan for the conservation of the Common hamster (*Cricetus cricetus*, L. 1758). In: *Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats, 28th Meeting of the Standing Committee*. 39.
- Wells DL. 2009. Sensory stimulation as environmental enrichment for captive animals: a review. *Applied Animal Behaviour Science* 118(1–2):1–11 DOI [10.1016/j.applanim.2009.01.002](https://doi.org/10.1016/j.applanim.2009.01.002).
- Young RJ. 2003. Environmental enrichment for captive animals. In: *Universities Federation for Animal Welfare (UFAW)*. Hoboken: Wiley DOI [10.1002/9780470751046](https://doi.org/10.1002/9780470751046).
- Zlatanova D. 2016. IUCN Guidelines for reintroductions and conservation translocations of species—problems and solutions. In: *First National Conference of Reintroduction of Conservation-Reliant Species*. Sofia: University Press, 18–29.

Supplementary Results

Table S1: Ethogram used to characterize hamsters' behaviour during video analyses

Observed behaviour	Definition	Variables included in data analysis
Attack_Bite	bites the fox	Number of attacks on fox model
Attack_Jump	jumps in front of or onto fox	
Latency before hiding	time elapsed before entry into APT at start of phase 2	Latency before first entry into APT
Enter.tube	all four limbs inside APT	Time (%) inside APT
Exit.tube	all four limbs outside APT	
Inspect	smelling arena and/or tube	Time (%) exploring arena when outside APT
Walk_slow/exploration	moves around slowly, smelling while walking	

Table S2: Model distribution and R package used for each response variable

Response variable	Model distribution used	Model package (R)	Post-hoc
(i) time (%) inside APT	Quasi-binomial (overdispersion)	MASS (glmmPQL)	Tuckey
(ii) time (%) exploring the arena when outside APT			
(iii) latency between fox model presentation and shelter (APT) seeking	Gamma		
(iv) number of hamster attacks on fox model	Quasi-poisson (count data and overdispersion)		

Table S3: GLMM results comparing differences for behavioural variables between groups and tests (before/after treatment) according to test phase

	Source	Phase 1 (before confrontation)				Phase 2 (during confrontation)				Phase 3 (after confrontation)			
		Estimate ± SE	t-value	Df	P-value	Estimate ± SE	t-value	Df	P-value	Estimate ± SE	t-value	Df	P-value
Time (%) spent inside APT	(Intercept)	-2.44 ± 0.33	-7.33	20	<0.001***	1.59 ± 0.53	3.01	20	<0.01**	-0.52 ± 0.42	-1.24	20	0.23
	Group	1.12 ± 0.43	2.63	20	0.46	0.74 ± 0.84	0.87	20	0.12	1.71 ± 0.66	2.61	20	0.84
	Test	0.91 ± 0.36	2.49	20	0.88	1.04 ± 0.55	1.88	20	0.14	0.82 ± 0.50	1.66	20	0.27
	Group*Test	-1.74 ± 0.53	-3.28	20	<0.01**	-3.47 ± 0.81	-4.28	20	<0.001***	-3.15 ± 0.79	-3.97	20	<0.001***
Time (%) exploring when outside APT	(Intercept)	-0.48 ± 0,20	-2.40	20	0.03	X				-1.68 ± 0.35	-4.84	20	0.0001***
	Group	-0.28 ± 0,30	-0.92	20	0.62					-1.32 ± 0.69	-1.98	20	0.61
	Test	0.09 ± 0,23	0.39	20	<0.01**					0.006 ± 0.4	0.01	20	0.11
	Group*Test	0.75 ± 0,34	2.19	20	<0.05*					1.61 ± 0.72	2.22	20	<0.05*
Latency before first entry into APT	(Intercept)	X				<0.001 ± 0.001	0.72	20	0.48	X			
	Group					0.08 ± 0.04	1.75	20	0.59				
	Test					0.04 ± 0.03	1.64	20	0.61				
	Group*Test					-0.45 ± 0.15	-2.96	20	<0.01*				
Nr. of hamster attacks	(Intercept)	X				-1.01 ± 0.84	-1.20	20	0.25	X			
	Group					0.86 ± 1.14	0.76	20	0.46				
	Test					-0.83 ± 0.57	-1.45	20	0.16				
	Group*Test					1.73 ± 0.61	2.79	20	<0.05*				

Table S4: GLMM results comparing differences for behavioural parameters between the three tests conducted with the field group, according to test phase

		Phase 1 (before confrontation)				Phase 2 (during confrontation)				Phase 3 (after confrontation)			
		Estimate ± SE	t-value	Df	P-value	Estimate ± SE	t-value	Df	P-value	Estimate ± SE	t-value	Df	P-value
Time (%) spent inside APT	(Intercept)	-2.15 ± 0.44	-4.89	17	<0.001***	-0.03 ± 0.52	-0.06	17	0.95	-1.11 ± 0.56	-1.98	17	0.064
	Test2	0.83 ± 0.52	1.59	17	0.13	2.09 ± 0.59	3.53	17	<0.01**	2.27 ± 0.74	3.07	17	<0.01**
	Test 3	0.61 ± 0.55	1.12	17	0.28	1.82 ± 0.59	3.10	17	<0.01**	1.37 ± 0.71	1.93	17	0.07
Time (%) exploring when outside APT	(Intercept)	-5.25 ± 0.13	-40.68	17	<0.001***	X				-6.19 ± 0.28	-21.74	17	<0.001***
	Test2	-0.49 ± 0.21	-2.35	17	<0.05*					-1.41 ± 0.59	-2.39	17	<0.05*
	Test 3	-0.67 ± 0.23	-2.92	17	<0.01**					-0.65 ± 0.46	-1.41	17	0.18
Latency before first entry into APT	(Intercept)	X				0.01 ± 0.01	2.25	17	<0.05*	X			
	Test2					0.27 ± 0.12	2.15	17	<0.05*				
	Test 3					0.04 ± 0.02	1.59	17	0.13				
Nr. of hamster attacks	(Intercept)	X				-0.78 ± 0.29	-2.71	17	<0.01**	X			
	Test2					2.17 ± 0.09	22.82	17	<0.001***				
	Test 3					1.97 ± 0.19	10.57	17	<0.01**				

Table S5: Model results (post-hoc tests) for behavioural variables of control and field group hamsters during test 1 (immediately following treatment)

		Variables	Phase	Estimate± SE	Z	Df	p
Test #1: Control group vs. Field group	Time spent in the APT		1	-0.61±0.40	-1.53	20	0.41
			2	-2.74±0.79	-3.47	20	0.003*
			3	-1.44±0.61	-2.34	20	0.09
	Exploration		1	0.48±0.28	1.70	20	0.32
			2	NA	NA	NA	NA
			3	0.29±0.48	0.60	20	0.93
	Latency before first enter the APT		2	-0.20±0.08	-2.42	20	0.06
Attack on the fox model		2	1.73±0.62	2.79	20	0.08	

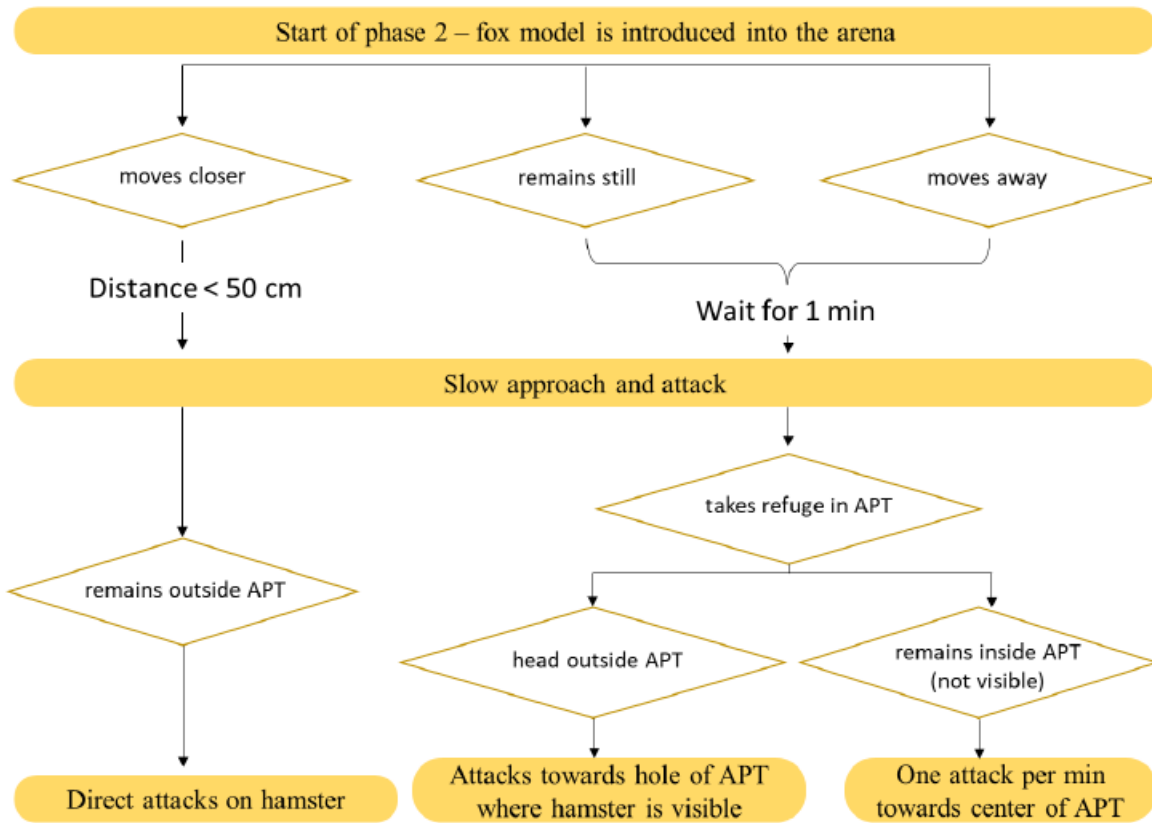


Figure S1: Flow chart (top to bottom) indicating decision tree followed by the experimenter during phase 2 of confrontation tests

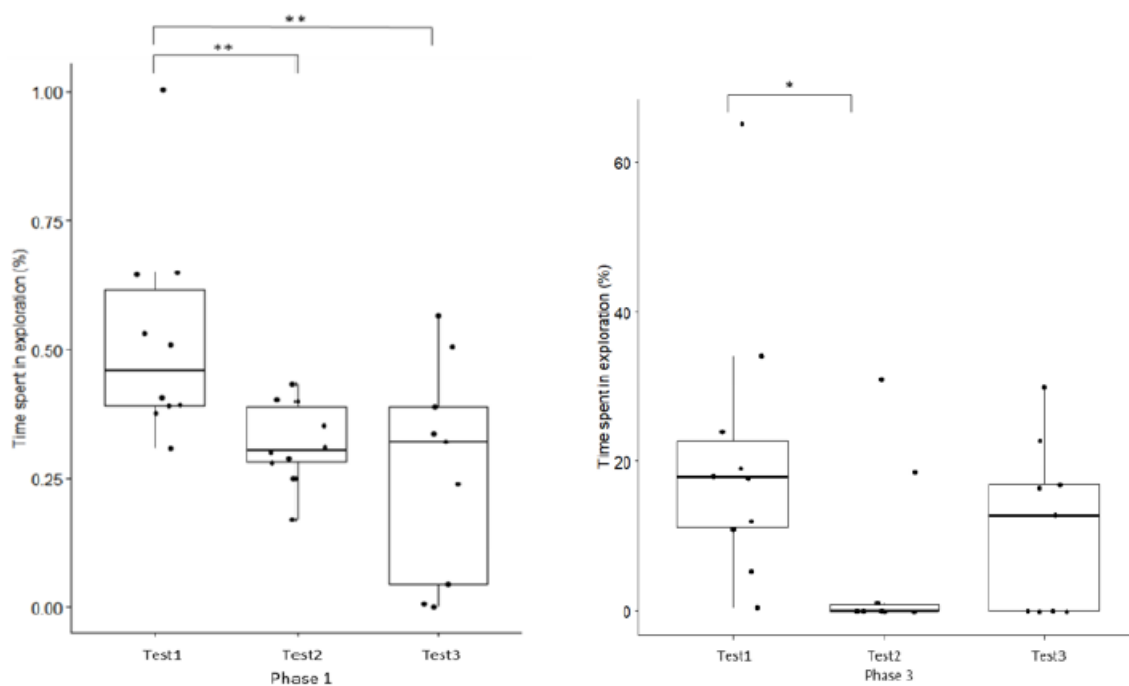


Figure S2: Proportion of time that hamsters of the field group spent exploring the arena during phase 1 and 3 (before and after predator appearance, respectively) of the 3 confrontation tests.

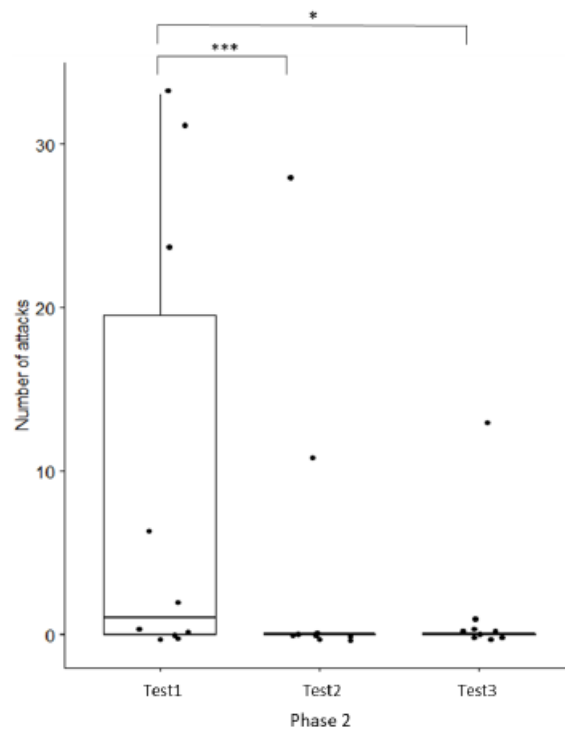
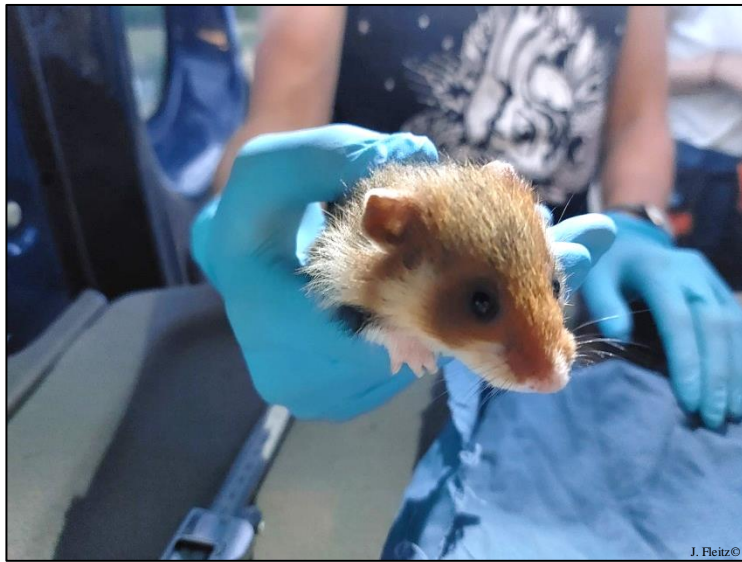


Figure S3: Number of attacks on the fox model by hamsters of the field group (phase 2) during the 3 confrontation tests. Individuals are indicated by black dots and significant differences between tests are indicated by asterisks.

Chapitre 2

Ontogénie, Comportement & Reproduction

*« La jeunesse est la seule génération raisonnable »
Françoise Sagan*



Résumé du chapitre 2

Dans ce second chapitre, je me suis intéressée à l'influence de l'âge sur les réactions des hamsters nés en captivité et confrontés à un risque de prédation. Partant de l'hypothèse que les jeunes individus sont moins affectés par la captivité et présentent une plus grande plasticité comportementale que les adultes, notre question de recherche visait à déterminer si un âge précoce pouvait constituer une catégorie pertinente pour faciliter l'adaptation des hamsters lâchés dans leur environnement naturel. Nous avons soumis des hamsters âgés de trois mois au test de confrontation présenté dans le chapitre précédent. De plus, nous avons évalué l'impact d'un séjour en milieu semi-naturel sur le comportement de ces jeunes individus. Les résultats ont révélé que, lors de leur première confrontation avec le risque de prédation, les hamsters âgés de trois mois réagissaient en se mettant à l'abri du prédateur plus rapidement que les adultes, ils restaient également plus longtemps à l'abri. Contrairement à ce que nous avons trouvé dans le chapitre 1 pour les adultes, un séjour en milieu semi-naturel n'a pas eu d'effet significatif sur le comportement de ces jeunes hamsters. Lorsqu'ils sont revenus de l'enclos, ils ont manifesté des réactions tout aussi marquées lors de ce second test de confrontation que lors du premier. Ces observations nous ont amenés à conclure que les jeunes hamsters, bien que nés en captivité, semblaient présenter des comportements plus adaptés face à un risque de prédation que des adultes ayant passé un an en captivité. Ces résultats sont détaillés dans la Box 2, non soumise à publication.

Dans un second temps, nous avons cherché à savoir si des femelles dans leur première année de vie étaient capable de se reproduire après avoir été lâchées en milieu naturel. Nous avons ainsi suivi la reproduction *in-situ* des groupes de femelles âgées de 1,5 et 3 mois. Nos résultats nous ont permis de prouver que les femelles de 3 mois étaient en mesure de produire jusqu'à deux portées après les lâchers et que les femelles de 1,5 mois ont été en mesure d'en produire une. Cette étude est présentée dans l'Article 2 soumis à publication dans la revue « *Mammalian Biology* ».

L'ensemble de ces résultats a permis d'enrichir notre compréhension du comportement et des capacités reproductives des hamsters à différents stades de développement, ces observations ont ouvert de nouvelles perspectives pour l'amélioration des programmes de renforcement des

populations en suggérant de relâcher également des hamsters ayant passé moins d'un an en captivité.

Box 2

Exploring subadult responses to predation risk:

A comparative study

Anti-predator behaviour of captive-bred adult and subadult Common hamsters

Julie Fleitz, Lorène Garnier, Arthur Hebrard, Mathieu Béraud, Mathilde L. Tissier, Yves Handrich

Unpublished work

Introduction

In Chapter 1, we highlighted that captive-bred Common hamsters (*Cricetus cricetus*) at risk of predation expressed changes in their behaviour after a short period of confinement in an outdoor enclosure. Previous studies showed that captivity can impair the expression of various behavioural traits (DeGregorio et al., 2017; Swaisgood et al., 2018) and decreases survivorship after reintroduction (McPhee et al., 2004, Berger-Tal et al., 2020). In chapter 1, we only tested one year-old hamsters raised in captivity. Since behavioural differences are influenced by early life experiences (Patoka et al., 2019), it is important to consider that subadult (hamsters in their first year) individuals born in captivity might display fewer maladaptive behaviours linked to captivity due to their shorter exposure to confined settings (Resende et al., 2021). Moreover, subadults, in general, tend to exhibit greater behavioural adaptability and plasticity than adults (Tetzlaff et al., 2019), making them potentially more suitable candidates for reintroductions.

To evaluate if behavioural differences can be quantified between subadult (three-month-old) and adult (one-year-old) captive-bred common hamsters, we compared their behavioural response during a first confrontation to predation risk. Secondly, iterating the design used in the first study on adults (chapter 1), we explored whether a period of confinement in a semi-natural environment could also induce behavioural modifications in subadult hamsters. Finally, we tested how a year spent in captivity altered the anti-predator behaviours of subadults. Hamsters' behavioural response under predation risk was assessed using the same mounted fox as done in chapter 1, and compared to our data on adults from 2018 to 2021.

In this study, we tested the main hypothesis that the time spent in captivity has a greater influence on hamsters' behaviour than the simple fact of being born in captivity. We expected that (1) subadult hamsters, which spent three months in captivity, would exhibit more cautious behaviours than one-year-old hamsters when faced with a predator model (i.e., they will hide quickly inside the tube and stay hidden for a longer period of time - prediction 1); (2) subadult hamsters which had experienced a confinement period in a semi-natural environment would display even more cautious behaviours than subadults raised in captivity and remaining in the laboratory (Control vs. Enclosure subadult groups - prediction 2). Finally, we hypothesized that the differences recorded between subadults and adults are not solely attributable to individual variations but are linked to the ontogeny of behaviour. Consequently, we predicted that after being held captive for one year, we would not observe any behavioural differences between subadult that grew up and adult hamsters (Prediction 3).

Material and methods

1. Animals and breeding conditions

Animals were bred and reared in the same conditions than the ones detailed in Chapter 1 - Fleitz et al. (2023). Adult hamster females used in the study were born in the IPHC breeding unit (CNRS, IPHC-DEPE, Strasbourg, France) during the spring, spent their first hibernation during their first winter in captivity, and were approximately 12 months (± 2 months) prior to the first test. Subadult females were born in this same breeding unit and around the same date than the adult but were three months old (± 7 days) during their first test. These subadults remained with their respective mothers and littermates in larger breeding cages (WxHxD, 380x257x590mm) until they reached four weeks old, upon which they were moved to standard individual cages (WxHxD, 265x237x420). Hamsters always had access to *ad libitum* water, food and enrichments such as PVC tubes, pieces of wood, and shredded paper.

2. Experimental design

In this study, four groups were compared, two one-year-old groups (**1YO**—adult females tested in **2018** and **2021**) and two three-month-old groups (**3MO**—subadult females tested in **2019** and **2021** (Table 1)). Each group was exposed to an initial confrontation test (**Test 1**), during which they were exposed to the predator model for the first time. The **3MO-2019** group subsequently underwent a second test (**Test 2**) two weeks after **Test 1**. Between these two weeks, 10 females of this group stayed in the breeding unit (control group) and 11 were released in a pluri-individual outside enclosure (see Fleitz et al. 2023 for detailed information). Additionally, the 21 females of this **3MO-2019** group underwent a third test (**Test 3**) after a year had passed since **Test 2**. By the time of **Test 3**, these hamsters from the **3MO-2019** group had matured into adults and were consequently classified as the **3MO-2019+1Year** group. The behaviour of all hamsters, from 2018 to 2021, was tested during springtime, between May and June.

The 1YO-2018 group was constituted of 22 females, the 1YO-2021 group had 32 females. The 3MO groups were constituted of 21 females in 2019 (10 in the control group, 11 in the enclosure group) and 16 females in 2021. Because four individuals were not caught back from the enclosure, only 17 females of the 3MO-2019 group could be retested during Test 2. For Test 3, 10/17 females of this same group were still present in the IPHC breeding-unit (7 females were released in the wild) and could therefore be tested a third time (3MO-2019 + 1Year -Table 1).

3. Behavioural recordings and statistical analysis.

All confrontation tests were recorded. Video footage was analyzed using the Behavioral Observation Research Interactive Software (Boris, v.6.3.3-2018; Friard & Gamba, 2016). The experimenters were double-blind (i.e. unaware of the identity of each hamster or their group). We used an ethogram made at the beginning of the experiments in 2018 (see supplementary material Fleitz et al., 2023). The time budget for each behaviour was calculated. This study relying on data collected across four years, a training was given to each of the 6 people analyzing to ensure uniform analyses. However, to reduce the risks of an observer bias, we chose to concentrate on three behavioural variables less sensitive to such bias. These included the latency before entering the shelter (PVC tube) when the fox model was introduced in the arena, the time spent inside the shelter, and the number of attacks on the fox model. These variables were chosen due to their ease of measurement by different analysts and their relevance in representing the hamsters' responses to a potential risk of predation. Any other additional behavioural variable that was measured was not considered in this study since their interpretation might involve greater subjectivity between different observers.

For the first prediction, our objective was to assess whether there were any behavioural distinctions between the adult and subadult hamsters during their initial encounter with a predation risk (prediction 1). To achieve these goals, we employed Generalised Linear Models (GLMs) using: a Gamma distribution (for the latency before the hamster started to hide for the first time in the tube when the fox model was introduced in the arena at the beginning of phase 2); a Quasibinomial distribution (for the percentage of time that each hamster spent inside the tube); and a Quasipoisson distribution (for the overdispersal number of attacks the hamsters performed on the fox model). The group was included as fixed effect and Tukey test was used for post-hoc analyses.

For the second prediction, we sought to identify whether behavioural differences emerged once the subadult enclosure group came back to the laboratory. We conducted GLMMs with the same distributions as those used for prediction 1 (Gamma, Quasibinomial, and Quasipoisson). Groups (Control vs. Enclosure) and test numbers (Test 1 and Test 2) were included as fixed effects, while hamster ID was included as a random effect to account for repeated measures on the same individuals. We used an ANOVA based GLMM with Tukey-HSD for post-hoc analyses.

For the third and last prediction, our objective was to contrast the behavioural responses observed in subadult hamsters following a year of captivity with their response when they were 3-months-old. We conducted the same analyses as developed for prediction 2.

Results

Prediction 1

Our analysis revealed significant differences between the two age groups regarding the time spent inside the tube when first exposed to the mounted fox: hamsters from the 3MO group spent more time hiding in the tube for the three tested phases compared with 1YO hamsters (Table 2 and Figure 1). In contrast, no statistically significant differences were identified regarding the latency before going inside the tube or the number of attacks on the fox model (Figures 2 and 3).

Prediction 2

Within the 3MO-2019 hamster group (control vs. enclosure group), data analysis both prior to and following the two-week period within the breeding centre or the outdoor enclosure revealed no statistically significant differences across the three assessed variables.

Prediction 3

Individuals who spent a year in captivity exhibited a reduction in the amount of time spent inside the tube compared to what was recorded during the initial phase of testing when they were 3MO (P1: Estimate±SE=0.91±0.27, $z=3.38$, $p=0.0063$ **, 3MO-2019 + 1Year Figure 1). Moreover, they no longer displayed behavioural differences for the three variables of interest when compared to the 1YO hamsters assessed in 2018 and 2021 (Figure 1). It is noticeable that 1YO hamsters showed a slightly higher latency before entering the tube when the fox model was introduced in the arena and tended to attack the fox more, compared to 3MO hamsters, but these differences were not significant (Figure 2).

Table 1: Summary of the different groups and the number of individuals for each of the three tests.

Groups	Age	Test 1	Test 2	N-Test 3
1YO-2018	Adult	22	NA	NA
1YO-2021	Adult	32	NA	NA
3MO-2019	Subadult	21	17	10 (3MO-2019+1Year)
3MO-2021	Subadult	16	NA	NA

Table 2: Model results (*post-hoc tests*) comparing for each phase the percentage of time spent inside the tube for the groups during their first confrontation test (Test 1) with the predator model. Asterisks indicate significant differences between groups (*<0.05, **<0.01 and ***<0.001).

		Comparison	Estimate±SE	Z	p
Time spent in the tube	Phase 1	1YO-2021 - 1YO-2018	0.0001±0.3006	0.000	1.000
		3MO-2019 - 1YO-2018	1.3333±0.2863	4.657	1.03e-05 ***
		3MO-2021 - 1YO-2018	1.3968±0.3010	4.640	1.31e-05 ***
		3MO-2019 - 1YO-2021	1.3332±0.2581	5.165	< 1e-05 ***
		3MO-2021 - 1YO-2021	1.3967±0.2743	5.090	< 1e-05 ***
		3MO-2021 - 3MO-2019	0.0634±0.2586	0.245	0.995
		1YO-2021 - 3MO-2019+1Year	-0.4879±0.3606	-1.353	0.6535
		3MO-2019+1Year - 1YO-2018	0.4880±0.3826	1.276	0.7021
		3MO-2019 - 3MO-2019+1Year	0.8453±0.3482	2.428	0.1055
		3MO-2021 - 3MO-2019+1Year	0.9087±0.3611	2.517	0.0849
	Phase 2	1YO-2021 - 1YO-2018	-0.4231±0.3643	-1.161	0.63704
		3MO-2019 - 1YO-2018	0.9461±0.4872	1.942	0.19842
		3MO-2021 - 1YO-2018	1.9385±0.7393	2.622	0.03991 *
		3MO-2019 - 1YO-2021	1.3692±0.4527	3.024	0.01227 *
		3MO-2021 - 1YO-2021	2.3616±0.7171	3.293	0.00477 **
		3MO-2021 - 3MO-2019	0.9924±0.7867	1.262	0.57213
		1YO-2021 - 3MO-2019+1Year	-0.37486±0.5005	-0.749	0.9409
		3MO-2019+1Year - 1YO-2018	-0.04826±0.5348	-0.090	1.0000
		3MO-2019 - 3MO-2019+1Year	0.9943±0.6045	1.645	0.4511
		3MO-2021 - 3MO-2019+1Year	1.98674±0.8397	2.366	0.1163
	Phase 3	1YO-2021 - 1YO-2018	-0.3947±0.3757	-1.050	0.71733
		3MO-2019 - 1YO-2018	1.5365±0.4431	3.468	0.00287 **
		3MO-2021 - 1YO-2018	1.3729±0.4694	2.925	0.01768 *
		3MO-2019 - 1YO-2021	1.9312±0.4229	4.566	< 0.001 ***
		3MO-2021 - 1YO-2021	1.7675±0.4504	3.924	< 0.001 ***
		3MO-2021 - 3MO-2019	-0.1636±0.5079	-0.322	0.98831
		1YO-2021 - 3MO-2019+1Year	-0.5673±0.4966	-1.142	0.78041
		3MO-2019+1Year - 1YO-2018	0.1726±0.5148	0.335	0.99722
		3MO-2019 - 3MO-2019+1Year	1.3639±0.5522	2.470	0.09537
		3MO-2021 - 3MO-2019+1Year	1.2002±0.5746	2.089	0.22105

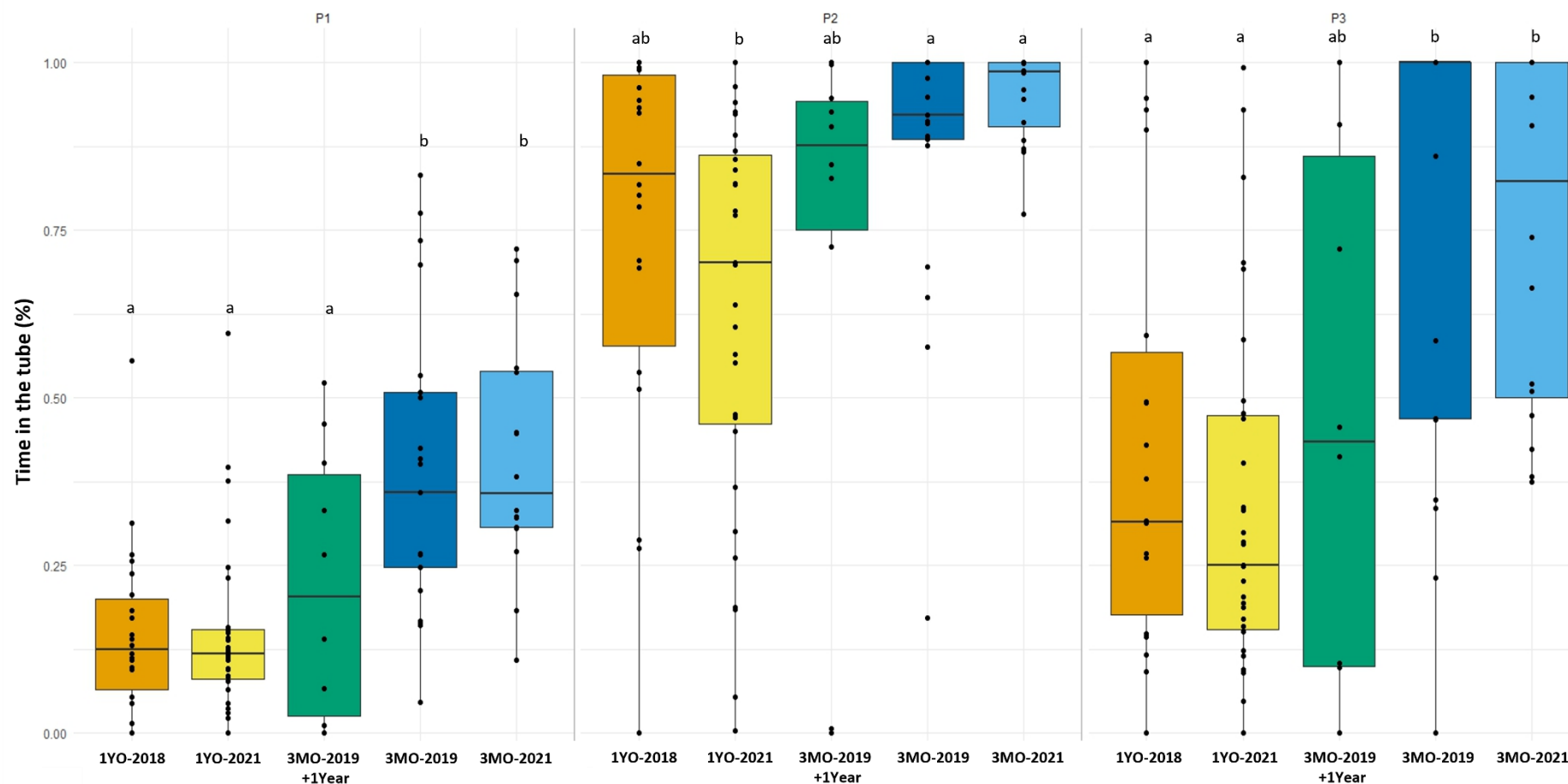


Figure 1: Time spent inside the tube during the first test (Test 1) for each of the three phases (P1, P2, and P3). To facilitate a comprehensive comparison of behaviours, the “3MO2019+1Year” group was included in this figure, for this group only, the data on the graph are the ones of **Test 3** (conducted one year after **Test 2**). Individual values for each boxplot are represented with a black circle. Different letters indicate significant differences between groups.

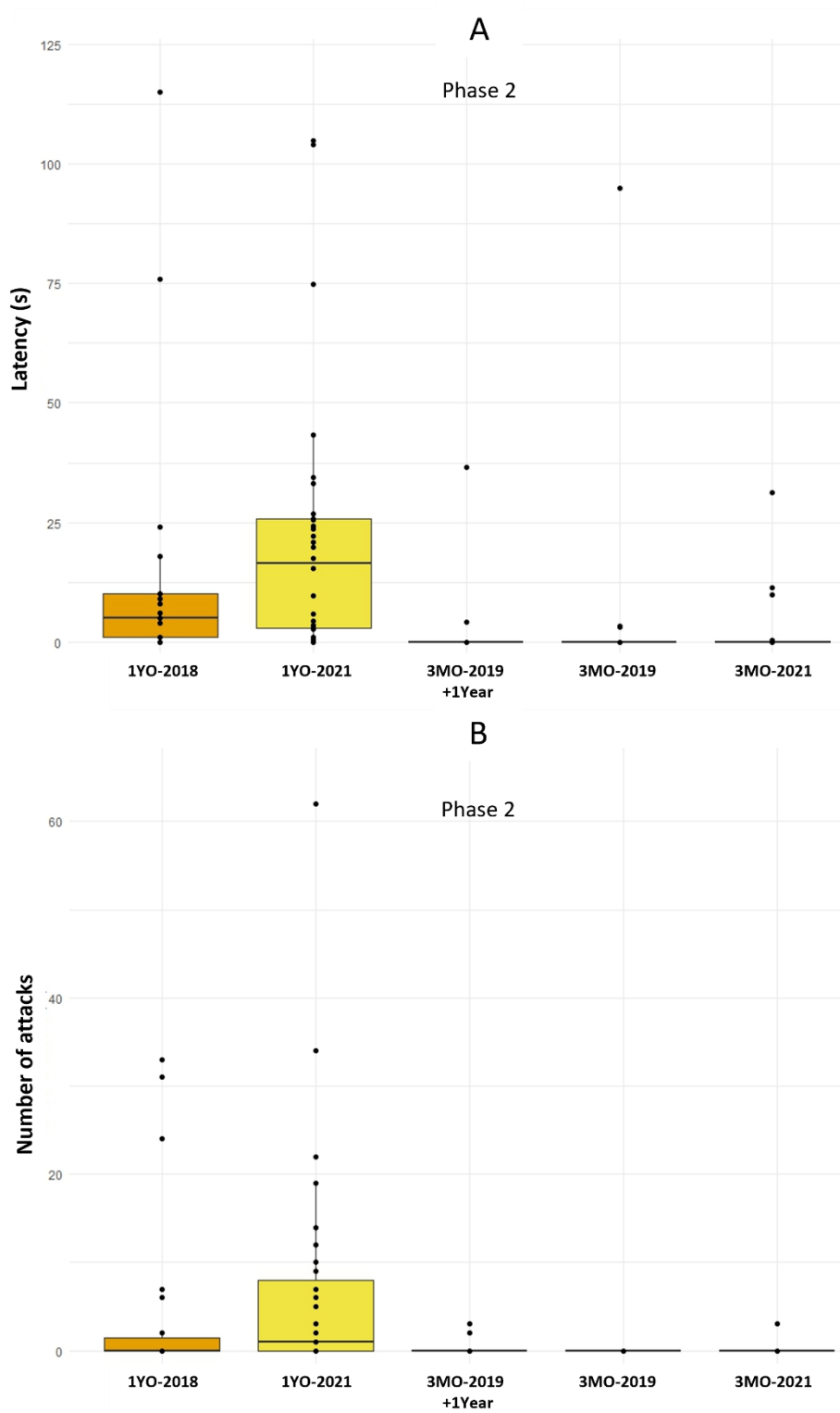


Figure 2: Hamsters anti-predatory behaviours during Test 1 (and Test 3 only for the 3MO-2019+1Year group). Comparison of **(A)** the latency before the first entrance into the tube when the fox is introduced in the arena at the beginning of the confrontation phase (phase 2) and **(B)** the number of attacks from the hamster to the fox model. Individual values for each boxplot are represented with a black circle.

Discussion

Our results partially confirm prediction 1, that during a first test with a predator model, three-month-old captive-born hamsters exhibited a greater propensity to seek refuge and remained sheltered for longer periods compared to one-year-old hamsters, which were also born and bred in captivity. We did not observe significant differences for the number of attacks or the latency before entering the tube between the subadults and the adults. Additionally, we found that a two-week exposure to a semi-natural environment did not induce any modifications in the behavioural response of hamsters when confronted with a predation risk, thus contradicting our second prediction. Finally, contrary to our last prediction, hamsters that had previously encountered the same test at a subadult age modified only partially their behavioural responses (for the number of attack and the latency before the first entrance into the tube only) after a year spent in captivity. These same individuals exhibited behavioural patterns akin to but not like those of adults raised under identical conditions who had never been subjected to the confrontation test.

It is noteworthy that the habituation period and the experimenter handling the fox model differed between 2018 and the other three years. However, no significant behavioural differences among the three groups of tested adults were observed. This suggests that these variations in the experimental setup did not affect the behavioural responses of hamsters in these tests.

In various mammal species, rodents included, shifts in behaviour become noticeable upon reaching sexual maturity (Delville et al., 2003). The literature is not consistent in determining the time at which Common hamsters become sexually mature (La Haye and Müskens, 2004; Franceschini-Zink and Millesi, 2008). Some studies suggest that females can begin reproducing just two months after birth (Monecke and Wollnik, 2008; La Haye et al., 2014; see paper 2 of chapter 2). Hence, the behavioural disparities observed in the current study cannot solely be attributed to this factor. The behavioural distinctions between 3MO, and 1YO individuals highlight a lack of differentiation in terms of latency before hiding inside the PVC tube and in the frequency of attacks on the predator model. This implies that both adult and subadult hamsters display a similar strategy of evading and seeking refuge in the face of potential threats. On the contrary, the time spent sheltering within the tube was significantly shorter for adults compared to subadults (Figure 1). The underlying reasons for these differences could be explained by a series of factors. Subadult individuals might be more cautious compared to adults due to their inherent vulnerability to predation and their susceptibility to higher mortality rates (Harpenslager et al., 2011). Additionally, subadult and adults are raised in identical conditions since weaning but subadult hamsters have not yet accumulated the same duration in captive conditions. The shorter captivity duration could make subadult hamsters more cautious than adults. For instance, we could hypothesize that the act of transitioning subadult

hamsters from their breeding cages to the test arena could have triggered considerable stress and induced cautious behavioural responses. In comparison, adults, accustomed to being moved between cages or rooms in the breeding unit (due to regular cage maintenance or health checks), may have displayed less pronounced stress-induced cautious behaviours. Additionally, subadult individuals may react differently than adults due to ongoing and then different neurodevelopmental processes making them more sensitive to detecting and reacting to various stimulations (Delville et al., 2003).

Young wild mammals typically face a greater risk of mortality, primarily due to their small size, more potential predators, and their inability to defend themselves effectively (Nechay et al., 1977). Consequently, they may have a stronger tendency to seek refuge when they perceive unfamiliar, stressful stimuli. In both natural and captive environments, subadult hamsters are exposed to similar stimuli until they are weaned, primarily through interactions, in the burrow or the cage, with their mother and siblings. To our knowledge, the mother does not seem to instruct her pups on reacting appropriately to predators as a first interaction with one may be the last. Therefore, subadult hamsters rely on their innate cautious behaviours and learn from their own experiences. This might explain why subadults raised in captivity demonstrate responses maybe closer to those of wild subadult hamsters. Peckarsky and Penton (1988) proposed the “ghosts of predators past” hypothesis, suggesting that species that have a long coevolution period with a predator may possess and keep the abilities to recognize and respond to this predator and display innate antipredator behaviours. Therefore, all hamsters might inherently possess a natural fear of a fox scent and shape, but this fear may become conditioned and adapted through experiences — experiences that are limited within the captive environment. Older hamsters, having spent a year in captivity within an environment with few (but recurrent) stimuli such as ambient noises, may have attenuated their innate responses of seeking shelter in case of a predation risk. This hypothesis seems to be supported by the behavioural changes recorded in the 3MO2019+1Year group between their first test at 3MO and at 1 YO. After a year in captivity, these hamsters no longer exhibited prolonged use of the PVC tube and their behaviours no longer differed from that of the adult groups. However, their behaviours were not totally different from that of the subadult groups either: they appear to lie between those of the adult and subadult groups (Figures 1 and 2). Because the 3MO2019+1Year hamsters were subjected to the predator model twice when they were three months old, they may have retained some test memories. This might account for their more appropriate response upon being exposed once again, a year later.

The period of confinement within a large, multi-individual enclosure did not influence the behaviours of subadults for any of the three tested variables in the three tested phases. In contrast to what we recorded in adults (Fleitz et al. 2023), subadult hamsters initially exhibited behaviours that were close to those of adults returning from the enclosure. These behaviours included spending extended periods sheltered inside the tube during and after confrontations with the mounted fox, promptly seeking refuge, and displaying minimal to no attacks on the predator model. A release period in an outdoor enclosure appears

effective in heightening the vigilance and cautious tendencies of long-term captive-bred adult hamsters (Fleitz et al., 2023). However, the impact of this strategy on the behaviour of subadults appears to be negligible. Nevertheless, for a comprehensive understanding of the effects of a confinement period on these subadult individuals, a broader array of behavioural parameters should be assessed. It is noteworthy that only 7 out of the 11 hamsters released into the enclosure were successfully recaptured for subsequent testing. While we cannot exclude that some subadults might have escaped the enclosure, it is possible that some of them have died within the enclosure due to inter- or intra-species competitions.

Our results highlighted a more extensive array of behavioural variations among adult hamsters compared to the subadult ones. This variability could be attributed to the influence of ontogeny on animal personality (Cabrera et al., 2021). Recent studies have emphasized that personality differences may not always manifest during the early stages of life but might arise later in development. Remarkably, these differences can emerge even in the absence of external factors that typically trigger behavioural distinctions, such as stressful situations (Polverino et al., 2016 ; Adaniya et al., 2021). It would be of great interest to assess the behaviours of both adult and subadult wild hamsters and compare their responses with our results. Furthermore, given that subadult hamsters demonstrate more adaptive responses in the presence of predation risks, coupled with their behavioural plasticity driven by yet-to-be-established personality traits, these findings hold significant implications for improving the survival rates of captive-bred hamsters within the framework of reinforcement or reintroduction programs.

ARTICLE 2

Can subadult captive-bred Common hamsters (*Cricetus cricetus*) reproduce in the wild?

New perspectives for restocking programs.

Julie Fleitz^{1,2*}, Arthur Hebrard¹, Charlotte Kourkgy³, Tobias E. Reiners⁴, Lorène Garnier¹, Mathilde L. Tissier¹ & Yves Handrich¹

1 Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France

2 Société Cofiroute, 34, rue Ampère, 67120 Duttlenheim, France

3 Office Français de la Biodiversité, 8, chemin de la sablière – ZA Sud, 67560 Rosheim, France

4 Conservation Genetics Group, Senckenberg Research Institute and Natural History Museum Frankfurt, Clamecystrasse 12, 63571 Gelnhausen, Germany

*Corresponding author: julie.fleitz@gmail.com

Submitted to: "Mammalian Biology"

Abstract

Individual recruitment is a critical component of conservation biology. While most restocking programs seek to increase population growth, they often lack scientific guidance to select individuals to be released, namely because of the challenges associated with conducting tests on vulnerable species. Regarding the Critically Endangered Common hamster (*Cricetus cricetus*), restocking programs generally rely on the release of one-year-old captive-bred individuals. However, these hamsters face high mortality rates in the weeks following their release. Because young individuals display higher behavioural plasticity, they might adapt faster and thus be optimal candidates for restocking programs. However, the release of animals which are too young to reproduce may jeopardize the success of restocking programs. We investigated the reproductive success of 1.5- and 3-month-old (MO) female captive-bred Common hamsters after release. Genetic analysis and field data (camera traps and trapping sessions) enabled us to determine parentage of pups born in the wild. Our experiment showed that 3MO and 1.5MO females reproduced successfully after the release at the same time than one-year-old hamsters. Both groups produced their first litter approximately 30 days post-release given an estimated mating date of 10 days post-release. These findings indicate that released captive-bred hamsters reach sexual maturity around 47 days after birth. The release of young individuals could provide advantages to improve the success of restocking programs. However, more studies are needed to compare the survival and reproduction rates of months-old hamsters and older individuals to assess their overall role in population recruitment in comparison to older individuals usually released.

Introduction

Individual recruitment is a fundamental process in population dynamics that must be accounted for in conservation programs. It encompasses both birth and immigration dynamics within a population, which are shaped by an array of biotic and abiotic factors.

These include reproductive strategies, intra- and interspecific competition or predation, as well as abiotic influences such as climatic variations, habitat availability or pollution (Gaillard *et al.* 2008).

Alongside estimating survival rates, identifying categories of individuals that are central to the recruitment process can play a key role in optimising the effectiveness of restocking programs. For instance, population modelling, or *in-situ* research have highlighted the benefits of releasing adults or juveniles (Sarrazin and Legendre 2000; Robert *et al.* 2004; Pritchard *et al.* 2021). At the same time, these studies have exposed a broad range of challenges encountered in restocking programs, which encompass demographic, genetic, and financial dimensions (Pritchard *et al.* 2021). These challenges commonly arise due to a combination of parameters that include a trade-off between the urgency of intervening for vulnerable populations, the inherent uncertainties surrounding conservation choices and the constraint linked with the small populations of threatened species, which diminishes the feasibility of experimenting with innovative conservation techniques (Meek *et al.* 2015; Canessa *et al.* 2019).

Currently, the selection of captive-bred individuals to be released within restocking programs is often based on arbitrary or cost-effective decisions, since little is known about the characteristics that make an individual suitable for release or about which combination of traits will make an individual's release beneficial for the threatened populations (Sarrazin and Legendre 2000; Berger-Tal *et al.* 2016). Enhancing our comprehension of factors that affect post-release reproductive success at the individual level is thus key to improving the success of restocking programs. This understanding is expected to benefit the choices of appropriate candidates for release, leading to cost reduction, amplified population growth, and the preservation of genetic or behavioural diversity (Haig *et al.*, 1990; Milinkovitch *et al.*, 2004; Cerini *et al.*, 2023).

Demographic theories estimate that more than survival, reproductive parameters, such as age at maturity and fertility, should have a greater influence on population growth rates in animal populations characterized by an early maturity and high reproductive rates (Oli and Dobson 2003). This is especially true for short-lived species that exhibit a higher sensitivity to

environmental stochasticity and are therefore highly dependent on high recruitment rates (Liu and Deng, 2022). Furthermore, changes in recruitment patterns can be an underlying cause of fluctuations within populations of rodents, including those categorized as endangered (Reed and Slade 2008; Schorr 2012). When considering captive-bred animals selected for restocking programs, which are constrained by a limited timeframe for acclimatization and post-release reproduction, the importance of an efficient recruitment process is crucial.

The Common hamster (*Cricetus cricetus*) is one such short-lived endangered rodent species, which hibernates for six months per year and survives only for one to two years in the wild (Franceschini-Zink and Millesi 2008; Monecke *et al.* 2011). Given the dramatic decline in its populations, it has recently been globally reclassified as “*Critically Endangered*” by the IUCN (International Union for Conservation of Nature). It is now one of the most vulnerable mammals in Europe (Banaszek *et al.* 2020). Research and conservation programs seeking to identify and address (i) the causes of the observed decline (La Haye *et al.* 2014; Surov *et al.* 2016; Tissier *et al.* 2017), and (ii) the solutions that can be implemented to stop it and restore the populations (Kletty *et al.* 2019; La Haye *et al.* 2020; Tissier *et al.* 2021), have increased this past decade. One strategy developed since 2000 in several western European countries (Belgium, the Netherlands, France and Germany) is the release of captive-bred individuals in areas where hamsters have disappeared (reintroductions) or within declining wild populations (reinforcements) (Villemey *et al.* 2013; La Haye *et al.* 2020). Hamsters are commonly released when they are adults, i.e., at one or two years old. For such a short-lived species, ensuring an efficient reproduction quickly after release is crucial to ensure the success of restocking programs. However, studies revealed high mortality rates in the weeks following the release (Kayser *et al.* 2003; Villemey *et al.* 2013; La Haye *et al.* 2020). The peak of mortality even occurs before the weaning of the first litter (i.e., before 30 days post-release) (La Haye *et al.* 2020). The decision to release only adult hamsters was based on the assumption that they could not reproduce during their first year of life (Szamos 1972; De Vries 2003; Schmelzer and Millesi 2005). This assumption has been challenged and more recent studies indicated that hamsters born early (i.e., in ascending photoperiod), likely from the first litter, could reproduce as early as five weeks after birth (La Haye and Müskens 2004; Franceschini-Zink and Millesi 2008; Monecke and Wollnik 2008; La Haye *et al.* 2014). However, there is ongoing debate regarding when female hamsters actually reach sexual maturity, and it appears that only a small number of them were able to reproduce in their first year, with low reproductive success (the probability of maturing within the first year was estimated at 0.128 ± 0.061 ; Losík *et al.* 2007;

Franceschini-Zink and Millesi 2008). Moreover, these assertions regarding the ability of young female hamsters to reproduce are often based on laboratory work or anecdotic observations and remain to be tested in the wild and on newly released captive-bred hamsters.

In this study, we investigated whether months-old captive-bred female hamsters (hereafter “subadults”) were able to reproduce shortly after their release in the wild, comparing the age-specific reproductive capacities of two different groups. One group was composed of females aged one-and-a-half-month-old (born in captivity in May) while the other was composed of three-month-old females (born in captivity in March). After releasing these females into the wild in June, we radio-tracked them individually to monitor their movements and burrow use. We collected hair samples on each potential offspring once they emerged from the maternal burrow. Then, through a combination of genetic analysis and cross-referencing with field data, we assigned each pup to a mother. With this experimental design, we addressed the following questions (1) Are female hamsters aged 3-month-old able to reproduce once released into the wild? (2) Are female hamsters aged 1.5-month-old able to reproduce once released into the wild? (3) If reproduction occurs, how many offspring and what minimum litter size these hamsters can successfully wean, and (4) within what timeframe following their release?

We expected that three-month-old female hamsters who survived for at least 40 days after being released into the wild would successfully have one litter (hypothesis 1). Secondly, we hypothesized that one-and-a-half-month-old females would eventually raise a litter, though only a few would achieve reproduction, and this would happen later in the season compared to the three-month-old group (hypothesis 2).

Materials and methods

1. Ethical note

Our experimental protocol adhered to the guidelines of EU Directive 2010/63/EU for the care, use, and experiments involving laboratory animals. The surgeries were approved by the Ethical Committee (CREMEAS) under agreement number 02015033110486252 (APAFIS#397)02. The release of captive-bred hamsters and their subsequent capture, handling, and tagging were approved by French ministerial orders issued on 11/05/2017 (article 4) and 02/06/2020 (articles 3 and 5). All the animals used in this study were released into the wild as part of the annual restocking program. They were not captured back at the end of the study and participated to the conservation efforts implemented in France.

2. Animals and husbandry conditions

To study the reproductive capability of Common hamsters at different age after release, we formed two groups: a group aged 3-month-old \pm 10 days at release (3MO, N=16) studied in 2021, and a group aged 1.5-month-old \pm three days at release (1.5MO, N=10) studied in 2022.

Hamsters of the 3MO group were all born and raised at the IPHC captive breeding unit before release (Centre National de la Recherche Scientifique, IPHC-DEPE, Strasbourg, France). After weaning, they were housed individually in transparent Plexiglas cages with wire lids (420*265*180 mm, L*W*H) and provided with bedding material and enrichments (wood and shredded paper) until their release. Water and food pellets (105 pellets, SAFE, 89290 Augy, France) were provided *ad libitum*. Different varieties of seeds were provided once every two weeks [wheat (*Triticum aestivum*), sunflower (*Helianthus annuus*), rapeseed (*Brassica napus*)]. In order to release 3MO hamsters mid-June, we bred adult hamsters early (i.e., in March) in the season in our captive breeding unit (Monecke and Wollnick, 2008). Adult hamsters (10 females and 10 males) were exposed to the end of hibernation-like photoperiod and temperature conditions (14D:10N and a temperature of 20°C) one month ahead of the regular schedule observed in the western range of their natural habitat to trigger reproduction. Couples were formed at the beginning of March (03/03/21) and pups were born between the 21st and the 31st of March 2021. At birth, photoperiod and temperature were settled back to natural local spring conditions (20°C and 14L:10D). Pups were separated from their mother four weeks after birth and were released two months later.

Hamsters of 1.5MO group came from the SFS (Sauvegarde Faune Sauvage, Jungholtz, France) captive breeding unit where they were housed in large cages (600*400*400mm L*W*H). In these cages, hamsters had access to a 300*170*170mm shelter. Individuals of this group were born between the 9th and the 12th of May 2022 from parents exposed to natural local photoperiod and temperature conditions, they were separated from their mother five weeks after birth and were released one week after. Hamsters of this group stayed one week longer with their mother to ensure they gained sufficient weight so they could be equipped with radio-tracking loggers (see details below section 3. "Radio-tracking monitoring").

3. Release protocol

Each hamster was weighed before release and they were all released the same day, along with other one- or two-year-old adult male and female hamsters (sex ratio 1:1) as part of the annual restocking program implemented in France since 2003 (Losinger *et al.* 2004). In 2021, the 16 females of the 3MO group were evenly distributed between a 2.7ha site (Geispolsheim, France, LONG: 48.517073, LAT:7.625767) and a 2.8ha site (Rosheim, France, LONG: 48.496125, LAT:7.507940) on June 16th and 17th. In 2022, the 10 females of the 1.5MO group were evenly distributed between a 2.7ha site (Blaesheim, France LONG:48.521528, LAT:7.617419) and a 4.3ha site (Griesheim-prés-Molsheim, France, LONG: 48.499495, LAT:7.516193) on June 23rd and 24th. Releasing sites consisted of cultivated fields with unharvested wheat cover until the start of hibernation (October). One or two 4m strips with a diversity of plants [including sunflower, White radish (*Raphanus sativus var. longipinnatus*) and Common vetch (*Vicia sativa*)] were implemented in the fields in order to ensure the availability of moisture-rich food and a diversity of resources during the summer season. Each field was surrounded by electrical fences to limit terrestrial predation (Villemey *et al.* 2013). These fences did not prevent hamsters from going out of the releasing site, nor unknown wild hamsters from the surroundings coming in. Hamsters were released between 09:00 and 11:00 in individual artificial burrows (1m vertical gallery connected to an oblique one).

4. Radio-tracking monitoring

Females of the two groups were equipped with an intra-abdominal implant radio transmitter (R1100 Reptile implant, ATS, 5g, 24*14*7mm) for precise tracking after release. The implantation surgery (transmitter's weight < 4% of hamster's body weight) was performed at least one-week

prior release following a well-established procedure for this species (Capber, 2011). The transmitters emitted at a 30Mhz range signal, which enabled us to detect underground individuals at a distance of approximately 90m. Transmitters were thermo-sensitive and variations in the detected pulse frequency were used, according to the season, to distinguish between living, dead or hibernating hamsters. Twice a week, we conducted radio tracking sessions to ascertain the status (alive/dead) of each individual and assess the location of their burrow. Since hamsters are crepuscular species (Kayser *et al.* 2003), the sessions were conducted during daylight hours to minimize stress and accurately locate each individual in its actual burrow.

5. Pups' emergence and assignment method

Pictures of camera trap

To track the reproduction of every female in the two groups, camera traps (Moultrie M-880, Alabaster, AL, USA) were set in front of each female's burrow. They were deployed five weeks after release, considering that pregnancy is estimated to be between 18 and 21 days for one-year-old hamsters (Nechay, 2000) and that pups start emerging from the maternal burrow approximately three weeks after birth (Pluch *et al.* 2014). Pictures were analysed weekly to identify pups' emergence, allowing us to estimate the date of each litter's emergence and the number of litters per female. Additionally, we relied on visual cues such as the overall size of the pup, the shape of its head, the position and shape of its ears, and the extent of eye opening to estimate the age of each pup (± 5 days). These estimations were based on comparisons with pictures and morphometric data (including weight and size) that had been collected in both laboratories and previous field sessions. Using pictures at emergence, we estimated the age of the first pup emerging and, with an average gestation of 19 days, we calculated litter's birth date (La Haye *et al.*, 2014). We initiated capture sessions as soon as the first pup was observed on the pictures.

Captures

Capture sessions were conducted one night per site every week until hibernation (from the end of July to mid-October). We maintained a similar level of capture efforts for all females at their burrow and did so for two weeks following each death. Specific hamster traps (MCL Leclercq, Wavrin, France) were placed in front of the burrow of each radio-tracked female (2 to 4 traps

were activated at each burrow, according to the pup activity detected with the camera-traps) and activated at dawn with melon and apple baits. Whenever pups or unknown adult hamsters were captured, they were microchipped with individual under-skin RFID tags (specifically YES MINI, measuring 1.4*8.5mm from SAPV, L'Haÿ-les-Roses, France). Additionally, hair samples were collected for subsequent genetic analysis (as detailed in section 5.3 below). Each hamster was released on the same night, one hour maximum after it was manipulated, at the exact burrow location where it had been caught.

Genetic analysis and parentage analysis

We conducted DNA extraction from hair samples using a commercial kit (QIAGEN® Investigator Kit) and PCR as detailed in Reiners *et al.* (2014). Consensus Genotypes of individuals were grouped in potential parent and potential offspring. Parentage estimation was conducted with COLONY 2.0 (Wang 2004; Jones and Wang 2010). Polygamy was assumed as a mating system and polyandrous litters were not excluded (Surov *et al.* 2019). Error rates for each locus and allelic frequencies were included in analysis (for error calculation see Reiners *et al.* 2014). For each year and at each site, probability of a parent to not be sampled differed (Table 1). The hairs of all males released at the experimental sites, as well as the hairs of females from different monitored groups were systematically collected prior to release. Additionally, as hamsters released nearby in previous or current years could also come to the experimental sites to reproduce, hairs of all unknown hamsters captured on the studied site were systematically collected. The number of released individuals or burrows found the previous spring in winter cereals and alfalfa in a radius of 300m around the experimental plots were considered in order to determine the total percentage of sampled individuals (Table 1).

A total of 580 hamsters were hair-sampled during the two summers. We excluded hair samples of females that died before being able to produce a litter, resulting in a total of 426 samples analysed.

Table 1: Estimated percentages of hair samples collected including the males and study females released on each site. A lower percentage indicates a higher likelihood of the presence of potential unknown hamsters. These may include individuals released nearby in previous or current years or burrows found in winter cereals and alfalfa within a 300m radius of the experimental sites during the previous spring.

	Females	Males
Geispolsheim 2021	69%	86%
Rosheim 2021	83%	98%
Geispolsheim 2022	60%	84%
Rosheim 2022	50%	99%

Data analyses

The differences of birth dates, emergence dates and the proportion of females that produced a first and a second litter of the two groups were compared using a Kruskal-Wallis test. The influence of the mother's weight at release on the estimated birth and emergence date of the first litter, according to the group, was tested using linear models. Statistical analyses were conducted in R (v3.5.1; R Core Team, 2021) with the RStudio interface (RStudio, Inc., v1.3.959).

Results

Female hamsters that were released at 3- or 1.5-month-old were able to reproduce. All the females of the 3MO group that survived for at least 40 days post-release produced a first litter (n=12/16, representing 75% of the entire 3MO group initially released). Within this group, an average of 1.75±0.73 litters were successfully reared per female still alive 40 days post-release (Table 2). Regarding the 1.5MO group, 83% of females that survived up to 40 days (n=6/10) successfully produced a first litter, which represented 50% of the pool released. This group raised an average of 0.5±0.52 litter during the studied period (Table 2).

On average, the first litter of the 3MO group emerged at 50.4±9.7 days post-release. Age at emergence was estimated at 19 days (based on the age attributed to each juvenile saw for the first time on camera-trap pictures) and therefore the average birth date was calculated at 31.41±5.98 days post-release (Fig.1). The first litter of the 1.5MO group emerged at 49.6±5.8 days post-release. Age at emergence was estimated at 18 days and we estimated the birthdate at 30.2±4.08 days post-release. The birth and emergence dates did not significantly differ between the two groups (Birth date: $X^2=0.10$, $P=0.75$; Emergence date: $X^2=0.28$, $P=0.60$; Fig.1 and Table 2). Considering that Common hamsters have a gestation period of 18 to 21 days (Nechay, 2000; La

Haye *et al.* 2010), we can infer that females from both groups reproduced on average between 9- to 12-days post-release. One individual of 3MO had its first litter approximately 23 days post-release, suggesting that fecundation occurred during the first 5 days following its release. Furthermore, three individuals of the 1.5MO group had their pups around day 28 post-release, indicating a reproduction within the week following their release.

For the second litter, 56% of the released females (n=9/16) of the 3MO group had another successful reproduction event. The emergence date of second litter was recorded at 75.88 (± 6.64) days post-release. At emergence, age of the pups for this litter was estimated at 19.6 day-old and birth date was estimated at 56.22 ± 4.38 which is approximately 6 days after the emergence of the first litter. None of the females of the 1.5 MO group were able to produce a second litter (Table 2 – Fig.1).

Table 2: Summary of reproductive values for each of the two groups.

Groups	Litter	No. offspring	Mean no. pups per released female	Mean no. pups per female alive	Estimated birth (days post-release)	Emergence (days post-release)	No. litter per released female	No. litter per female that survived 40 days
3MO	1 st (n=12/16)	33	2.1 \pm 1.8	2.75 \pm 2.0	31.4 \pm 6	50.4 \pm 9.7	1.31 \pm 0.87	1.75 \pm 0.73
3MO	2 nd (n=9/16)	21	1.3 \pm 1.5	2.3 \pm 1.5	56.2 \pm 4.5	75.9 \pm 6.6		
1.5MO	1 st (n=5/10)	16	1.6 \pm 1.7	3.2 \pm 1.7	30.2 \pm 4.1	49.6 \pm 6.8	0.5 \pm 0.52	0.5 \pm 0.52

Based on the pups caught in the field, camera-traps data and genetic analysis, 33 pups were attributed to the first litter of the 3MO group and 21 to the second litter, while 16 offspring could be attributed to the first litter of the 1.5 MO released females. These represent for the 3MO group an average of 3.06 offspring per female released (n=16) and of 2.8 offspring in the first litter per female still alive 40 days post-release (n=12) and 2.3 offspring in the second litter per female still alive 90 days post-release (n=9). The 1.5MO group reared on average 1.6 pups per female released (n=10), it represents 3.2 pups in the first litter for the females still alive 40 days post-release (n=5 – Fig.2).

The weight of each released female had no influence on the estimated date of birth or emergence of offspring from the first litter in either group.

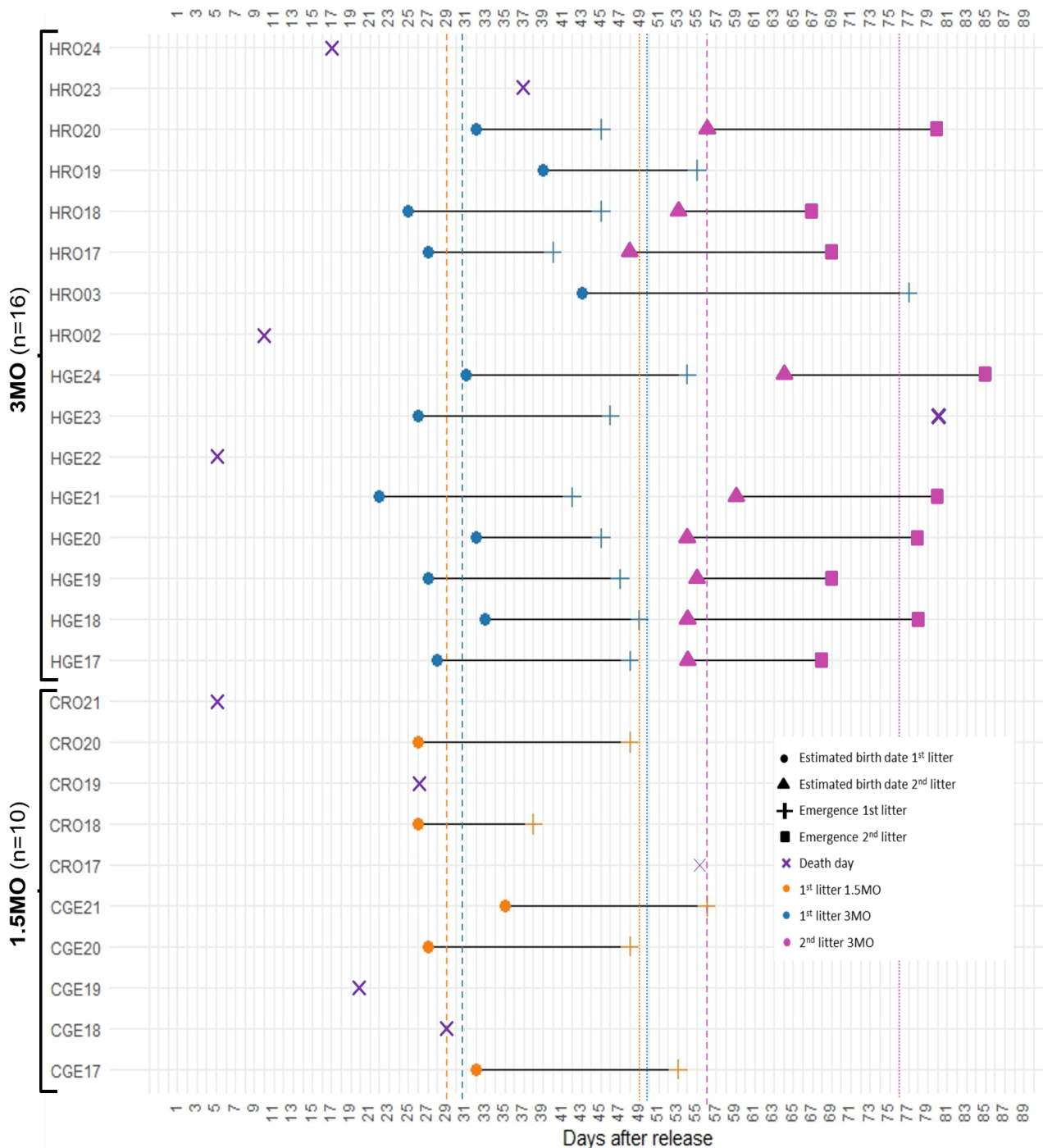


Figure 1 : Estimated birth and emergence date of first and second litters according to each individual in the two studied groups. Dashed lines indicate mean birth dates, and dotted lines indicate mean emergence dates.

Discussion

Our findings revealed that subadult females born in captivity could reproduce and rear a litter within weeks after being released in the field, independently of their age. Importantly, 100% of the 3MO females that survived more than 40 days (n=12/16) successfully reproduced in the field. For the 1.5MO group, five females (out of six still alive 40 post-release) raised a first litter. Contrary to what we predicted, these females produced their first litter at the same time as the 3MO females. However, 1.5MO females were only able to rear one litter after the release. By the end of the reproductive season (October), all the 3MO females still alive 90 days post-release (n=9/16) successfully reared a second litter.

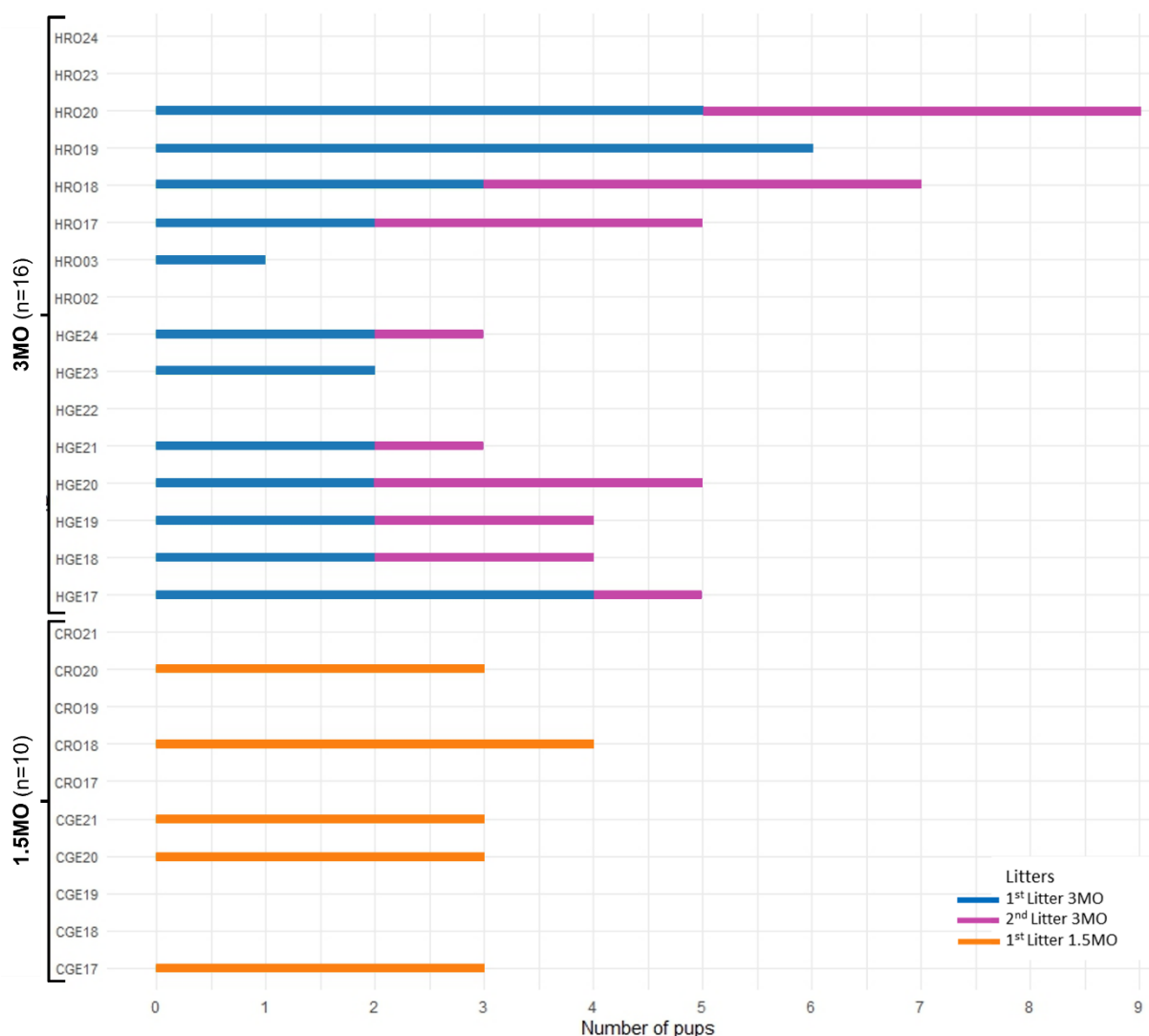


Figure 2 : Number of offspring in each litter for the two studied groups.

1. Reproductive capacities/sexual maturity

The two groups mated around 10 days post-release and the birth date of their first litter was estimated at 30 days post-release. Since females from the 1.5 MO group were 42 days old upon release, our results demonstrate that captive-bred hamsters can reach sexual maturity as early as 48 days after birth once released in the wild. These results contradict previous assertions that common hamsters could not reproduce in their birth year (Szamos 1972; De Vries 2002, Schmelzer 2005). They also support findings from indicating that female hamsters born early in the season (during ascending photoperiod) exhibit the capacity to reproduce as soon as 42 days after birth (La Haye et al. 2014), and in some cases, as early as 34 days old Monecke and Wollnick 2008). Studies suggest that the body weight of the mother is a determinant factor for a successful reproduction and that a minimum weight of 200g is necessary for successful mating and reproduction (Nechay *et al.* 1977 as cited in Ulbrich and Kayser 2004). However, we did not detect any influence of the mother's body weight at release on the estimated or emergence dates of the first litter. Females of 1.5-month-old weighed 135 ± 9.2 g on average, two days upon release. Although these females could have rapidly gained weight after their release, potentially reaching the 200g threshold early, it is also worth considering that some females might have initiated reproduction while still below this 200g threshold. Furthermore, it's worth mentioning that only 1.5 MO females weighing more than 125 g were selected to ensure that radio transmitters did not make up for more than 4% of their weight. It is thus possible that lighter females of the same age would have sexual maturity later.

2. Reproductive success

Only females of the 3MO group could produce a second litter, leading to an average of 1.31 ± 0.87 litters per released female ($n=12/16$) compared to 0.5 ± 0.52 litters per released female for females of the 1.5MO group ($n=5/16$). The number of litters per female of the 3MO group was higher or close to the one reported in previous studies on one-year-old released females (0.86 ± 0.25 , $n=14$ released; Villemey et al. 2013; 1.57 ± 1.1 , $n=104$ released; Harpenslager *et al.* 2011). Additionally, the emergence date of the first litter was calculated at 50.4 ± 8.18 for the 3MO group and 44 ± 7.07 for the 1.5MO group. These results showed an earlier emergence date compared to the 66.3 ± 2.6 days reported in Villemey et al. 2013 study on one-year-old female hamsters released under similar conditions (plots with permanent wheat cover and surrounded by electrical fences). However, it's important to note that the protocol used to determine the emergence date was not

exactly the same between these two studies. In our study, camera traps were set in front of the burrows 35 days post-release for all the females, whereas in Villemey et al.'s study, this was done at 40 days post-release and only for females that remained in the same burrow for more than four weeks. These methodological differences may explain part of the variations in our results. Another crucial factor to consider is the year effect. The two groups studied were not released in the same year, making it challenging to directly compare them, as reproductive success and rodent population dynamics are often strongly influenced by annual variations (La Haye et al., 2014). Although the number of litters per female for the two studied group was higher than for one-year-old individuals in previous studies, it still appears to be lower than recorded in wild hamsters (1.64 ± 0.1 litter per female, $n=6$, Surov *et al.* 2016; 1.9 litter per female, $n=49$, Harpenslager 2011, La Haye *et al.* 2009). Additional studies and a common protocol are needed to compare these results with the reproduction of one-year-old released females the same year and on the same site since abiotic factors such as annual climate variations or vegetation cover and composition could have influenced hamsters' reproductive success between 2021 (3MO group) and 2022 (1.5MO group).

Harpenslager et al. (2011) showed that only 37% of one-year-old captive-bred hamsters produced more than one litter, 29% produced only one litter and 34% could not produce any litter at all (among these 34%, 25% died before reaching 40 days post-release and 9% lived until then but did not succeed in producing a litter, $n = 104$). In our study, hamsters were released during the 3rd and 4th weeks of June, which is quite late in the season (since in the wild, they can start reproduction shortly after the end of hibernation in April) but results revealed a high reproductive success for the 3MO group (75% of released females raised 1 litter and 56% raised a second one). Hamsters in this study were released in areas surrounded by electrical fences and on unharvested wheat plots enriched with vegetation stripes. Such release conditions may explain the observed differences in reproductive success as they may have improved both the mother and the offspring's survival and growth conditions.

Female hamsters are the most sensitive part of the population, which means that their involvement in population recruitment is key to its survival (Ulbrich and Kayser 2004). Subadult female hamsters, due to their early reproductive capabilities, can significantly enhance the effectiveness of restocking programs. These young individuals can contribute to recruitment earlier and for more extended periods compared to hamsters that are already aged one-year-old

at release time. Therefore, releasing hamsters immediately when they reach sexual maturity appears to be a promising approach to enhance the overall effectiveness of restocking programs. However, it is crucial to recognize that relying solely on these individuals for release may not be suitable. Given the current need for such programs, at least some individuals need to reproduce in the breeding unit in order to maintain a captive population until wild populations have stabilized, at the risk of losing the species.

Our results thus highlighted the potential of young hamsters as reproductive individuals to be released as part of restocking programs. However, we focused mostly on the reproductive abilities of released female hamsters before their first winter in this study. Young hamsters may face a higher mortality rate than adult ones as they are inexperienced and are potential prey to a larger variety of predators. This stresses out the importance of considering the survival and reproductive rate of released hamsters both within their year of release and after their first winter and to compare it to adult hamsters in the future. Finally, monitoring the offspring of each age group and their post-hibernation fitness could help to assess the contribution of released young hamsters to local population dynamic and restocking programs.

Authors contribution

Conceptualization: Julie Fleitz, Charlotte Kourkgy, Lorène Garnier, Mathilde L. Tissier and Yves Handrich; Methodology: Julie Fleitz, Arthur Hebrard, Charlotte Kourkgy, Lorène Garnier, Mathilde L. Tissier and Yves Handrich; Formal analysis and investigation: Julie Fleitz, Arthur Hebrard, Charlotte Kourkgy, Tobias E. Reiners, Lorène Garnier, Mathilde L. Tissier and Yves Handrich; Writing - original draft preparation: Julie Fleitz and Arthur Hebard; Writing - review and editing: Julie Fleitz, Arthur Hebrard, Charlotte Kourkgy, Tobias E. Reiners, Mathilde L. Tissier and Yves Handrich; Funding acquisition: Yves Handrich.

Competing Interests and Funding

All authors certify that they have no affiliations with or involvement in any organization or entity with any financial interest or non-financial interest in the subject matter or materials discussed in this manuscript.

Acknowledgements

The authors would like to thank Anaïs Guedon, Liam Malfoy, Emma Bernard, Jehan Cribellier, Pauline Rohmer, Eloïse Pariot, Julien Eidenschenck and Vincent Rocheteau for their contributions to data acquisition in the field and data sorting. A big thank you also goes to all the volunteers who graciously offered their assistance during the night-time captures. Special appreciation is owed to SFS, with particular mention to Célia Schappler, not only for allowing us to collect hair samples in their breeding-unit but also for providing us with 10 hamsters essential for this experimentation. Additionally, we extend our thanks to NaturOparc and especially to Marie Froliger for permitting us to gather hair samples within their breeding unit and for their facilitation of the experimentation during the releases. Finally, the authors would like to thank the Collectif Européenne d'Alsace (CeA), the company Cofiroute and the Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL) for their financial contribution to this study.

References

- Banaszek A, Bogomolov P, Feoktistova N, La Haye M, Monecke S, Reiners TE, Rusin M, Surov A, Weinhold U, Ziomek J (2020) *Cricetus cricetus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020. *IUCN Red List Threat Species* 235: Annex IV.
- Berger-Tal O, Blumstein DT, Carroll S, Fisher RN, Mesnick SL, Owen MA, Saltz D, St Claire CC, Swaisgood RR (2016) A systematic survey of the integration of animal behavior into conservation. *Conserv Biol* 30: 744–753.
- Canessa S, Taylor G, Clarke RH, Ingwersen D, Vandersteen J, Ewen JG (2019) Risk aversion and uncertainty create a conundrum for planning recovery of a critically endangered species. *Conserv Sci Pract* 2: 1–10.
- Capber F (2011) Intra-peritoneal radio-transmitters implants in European hamsters (*Cricetus cricetus*). In *Proceedings of the 18th meeting of the international hamster workgroup, Strasbourg* (pp. 29–32).
- Cerini F, Childs DZ, Clements CF (2023) A predictive timeline of wildlife population collapse. *Nat Ecol Evol* 7: 320–331.
- De Vries S. 2003. Breeding and reintroduction of the Common Hamster in the Netherlands. Proceedings of the 10th Meeting of the International Hamster work group, October 2002. Tongeren, Belgium.
- Franceschini-Zink C, Millesi E (2008) Reproductive performance in female common hamsters. *Zoology* 111: 76–83.
- Gaillard JM, Coulson T, Festa-Bianchet M (2008) Population Dynamics: Recruitment. *Encycl Ecol* 5: 2982–2986.
- Haig SM, Ballou JD, Derrickson SR (1990) Management options for preserving genetic diversity: Reintroduction of Guam rails to the wild. *Conserv Biol* 4: 290–300.
- Harpenslager SF, La Haye MJJ, Van Kats RJM, Müskens GJDM (2011) Reproduction of the female Common hamster (*Cricetus cricetus*) in Limburg, the Netherlands. *Saugetierkundliche Informationen* 131–138.
- Jones OR, Wang J (2010) COLONY: A program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Mol Ecol Resour* 10: 551–555.
- Kayser A, Weinhold U, Stubbe M (2003) Mortality factors of the common hamster *Cricetus cricetus* at two sites in Germany. *Acta Theriol (Warsz)* 48: 47–57.
- Kletty F, Pelé M, Capber F, Hibold C (2019) Are all conservation measures for endangered species

legitimate ? Lines of thinking with the European hamster. *Frontiers (Boulder)*.

- La Haye MJJ, Müskens GJDM (2004) New information about the reproduction of hamsters and its consequences for model- studies New information about the reproduction of hamsters and its consequences for model-studies. *Poster 12th Int Hamster Congr Strasbourg, Fr.* doi:10.13140/RG.2.1.3814.3602
- La Haye MJJ, Müskens GJDM, van Kats RJM, Kuiters AT (2009) European-wide conservation of the common hamster: what do we need to know? In: 16th and 17th Meeting of the International Hamster Workgroup , 2009, Ranis, Germany, 461 2010, Göddollo, Hungary. *Säugetierkundliche Informationen Band 8, Heft 42.* pp 131–138.
- La Haye MJJ, Müskens GJDM, Van Kats RJM, Kuiters AT, Siepel H (2010) Agri-environmental schemes for the Common hamster (*Cricetus cricetus*). Why is the Dutch project successful? *Asp Appl Biol* 100: 1–8.
- La Haye MJJ, Swinnen KRR, Kuiters AT, Leirs H, Siepel H (2014) Modelling population dynamics of the Common hamster (*Cricetus cricetus*): Timing of harvest as a critical aspect in the conservation of a highly endangered rodent. *Biol Conserv* 180: 53–61.
- La Haye MJJ, van Kats RJM, Müskens GJDM, Hallmann CA, Jongejans E (2020) Predation and survival in reintroduced populations of the Common hamster *Cricetus cricetus* in the Netherlands. *Mamm Biol* 100: 569–579.
- Liu W, Deng K (2022) Population Dynamics of Wild Mongolian Gerbils: Quadratic Temperature Effects on Survival and Density-Dependent Effects on Recruitment. *Diversity* 14: 1–14.
- Losík J, Lisická L, Íbková JHŘ, Tkadlec E (2007) Demographic structure and processes in a natural population of the Common Hamster (*Cricetus cricetus*) in the Olomouc region (Czech Republic). *Lynx* 38: 21–29.
- Losinger I, Catusse M, Wencel M-C, Migot P (2004) Bilan du premier plan de conservation du grand hamster établi pour la période 2000-2004. *ONCFS Rapp Sci - Dyn Gest des Popul* 50–53.
- Meek MH, Wells C, Tomalty KM, Ashander J, Cole EM, Gille DA, Putman BJ, Rose JP, Savoca MS, Yamane L, *et al.* (2015) Fear of failure in conservation: The problem and potential solutions to aid conservation of extremely small populations. *Biol Conserv* 184: 209–217.
- Milinkovitch MC, Monteyne D, Gibbs JP, Fritts TH, Tapia W, Snell HL, Tiedemann R, Caccone A, Powell JR (2004) Genetic analysis of a successful repatriation programme: Giant Galápagos tortoises. *Proc R Soc B Biol Sci* 271: 341–345.
- Monecke S, Bonn D, Reibel-Foisset S, Pévet P (2011) Breeding Success in aged female European

- hamsters (*Cricetus cricetus*). *Säugetierkundliche Informationen* 121–129.
- Monecke S, Wollnik F (2008) How to increase the reproductive success in European hamsters - shiftwork in the breeding colony.
- Nechay G (2000) *Status of hamsters Cricetus cricetus, Cricetus migratorius, Mesocricetus newtoni, and other hamster species in Europe* (Vol. 106). Council of Europe.
- Nechay G, Hamar M, Grulich I (1977) The Common Hamster (*Cricetus cricetus* [L.]); a Review. *EPPO Bull* 7: 255–276.
- Oli MK, Dobson FS (2003) The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals: Cole's prediction revisited. *Am Nat* 161: 422–440.
- Pluch M, Siutz C, Millesi E (2014) Developmental patterns and body fat content of juvenile common hamsters (*Cricetus cricetus* L.). *Zool Pol* 58: 71–85.
- Pritchard RA, Kelly EL, Biggs JR, Everaardt AN, Loyn R, Magrath MJL, Menkhorst P, Hogg CJ, Geary WL (2021) Identifying cost-effective recovery actions for a critically endangered species. *Conserv Sci Pract* 4: 1–10.
- Reed AW, Slade NA (2008) Density-dependent recruitment in grassland small mammals. *J Anim Ecol* 77: 57–65.
- Reiners TE, Eidschenk J, Neumann K, Nowak C (2014) Preservation of genetic diversity in a wild and captive population of a rapidly declining mammal, the Common hamster of the French Alsace region. *Mamm Biol* 79: 240–246.
- Robert A, Sarrazin F, Couvet D, Legendre S (2004) Releasing adults versus young in reintroductions: Interactions between demography and genetics. *Conserv Biol* 18: 1078–1087.
- Sarrazin F, Legendre S (2000) Demographic Approach to Releasing Adults versus Young in Reintroductions. *Conserv Biol* 14: 488–500.
- Schmelzer E, Millesi E (2005). Surface activity patterns and behavioural observations in a population of European hamsters (*Cricetus cricetus*). *The Common hamster (Cricetus cricetus, L. 1758): hamster biology and ecology, policy and management of hamsters and their biotop. ONCFS, Paris*, 70-74.
- Schorr RA (2012) Using a temporal symmetry model to assess population change and recruitment in the Preble's meadow jumping mouse (*Zapus hudsonius preblei*). *J Mammal* 93: 1273–1282.
- Surov A, Banaszek A, Bogomolov P, Feoktistova N, Monecke S (2016) Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus*. *Endanger Species Res* 31: 119–145.

- Surov A V, Zaytseva EA, Kuptsov A V, Katzman EA, Bogomolov PL, Sayan AS, Potashnikova E V., Tovpinetz NN, Kuznetsova E V., Tsellarius AY, *et al.* (2019) Circle of life: the common hamster (*Cricetus cricetus*) adaptations to the urban environment. *Integr Zool* 14: 383–395.
- Szamos, V (1972). Rost i razvitie homjaka obiknoennogo (*Cricetus cricetus* L.). Vest. Zool. 4: 86-89.
- Tissier ML, Handrich Y, Dallongeville O, Robin JP, Hahold C (2017) Diets derived from maize monoculture cause maternal infanticides in the endangered european hamster due to a vitamin b3 deficiency. *Proc R Soc B Biol Sci* 284. doi:10.1098/rspb.2016.2168
- Tissier ML, Kletty F, Robin J, Hahold C (2021) Sustainable Agriculture : Nutritional Benefits of Wheat – Soybean and Maize – Sunflower Associations for Hibernation and Reproduction of Endangered Common Hamsters. *Sustainability* 13: 1–18.
- Ulbrich K, Kayser A (2004) A risk analysis for the common hamster (*Cricetus cricetus*). *Biol Conserv* 117: 263–270.
- Villemey A, Besnard A, Grandadam J, Eidenschenck J (2013) Testing restocking methods for an endangered species : Effects of predator exclusion and vegetation cover on common hamster (*Cricetus cricetus*) survival and reproduction. *Biol Conserv* 158: 147–154.
- Wang J (2004) Sibship Reconstruction from Genetic Data with Typing Errors. *Genetics* 166: 1963–1979.

Chapitre 3

Fitness in natura

« *Les plus forts d'entre nous sont ceux qui s'adaptent le mieux au changement.* »

Charles Darwin



Résumé du chapitre 3

Ce troisième et dernier chapitre a cherché à évaluer, *in natura*, l'efficacité des stratégies identifiées dans les deux chapitres précédents. Dans cette étude, notre objectif était de caractériser l'impact du *soft-release* sur la fitness des hamsters relâchés dans leur environnement naturel selon les protocoles classiques utilisés à l'échelle Européenne, c'est-à-dire avec des hamsters âgés d'un an. J'ai cherché à vérifier aussi le potentiel que pourrait représenter des lâchers de juvéniles, en mesurant leur taux de survie et de reproduction *in natura*.

Pour répondre à ces questions, un suivi télémétrique de la survie a été réalisé sur des groupes de hamsters différents et réitéré trois années consécutives afin d'obtenir des jeux de données avec suffisamment d'individus pour permettre des analyses statistiques robustes. Ce suivi s'est déroulé entre juin et octobre, de 2021 à 2023. L'utilisation de pièges photographiques, associée à des captures, des collectes de poils et des analyses génétiques, nous a permis d'examiner en plus de la survie, le timing et le succès reproducteur des groupes de femelles relâchées.

Les résultats ont montré que le séjour de deux semaines dans des enclos individuels améliorait la survie des femelles adultes jusqu'à environ un mois après leurs lâchés. Cependant, au-delà de cette période, les différences de survie entre les femelles adultes de ce groupe Enclos et les femelles naïves (groupe Contrôle) n'étaient plus perceptibles. De plus, nous avons constaté que les femelles âgées de 1,5 et 3 mois présentaient des taux de survie intermédiaires avec les groupes Contrôle et Enclos. Enfin, il convient de noter que le succès reproducteur était globalement similaire entre les groupes étudiés. Il faut souligner aussi que les données relatives à la reproduction pour l'année 2023 ainsi que les données climatiques sont toujours en cours d'analyse et n'ont donc pas été incluses dans ce chapitre (annexe 4).

L'ensemble de ces résultats me permet d'élaborer des recommandations concrètes pour améliorer les renforcements. Il apparaît que le *soft-release* représente une stratégie bénéfique pour augmenter la survie des hamsters adultes, bien que son impact sur l'amélioration globale de la fitness des femelles relâchées semble être limité. Par ailleurs, le lâcher de femelles hamsters quelques mois après leur naissance en captivité se révèle également une piste intéressante mais des études à plus long terme seraient nécessaires pour évaluer leur véritable contribution sur le taux de recrutement et la dynamique de la population.

ARTICLE 3

Effects of soft-release and age on the fitness of Common hamsters

Julie Fleitz^{1,2•*}, Arthur Hebrard^{1,3•}, Lorene Garnier^{1,3}, Charlotte Kourkgy⁴, Guillaume Souchay⁵, Mathilde Tissier^{1#} & Yves Handrich^{1#}

¹ Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France

² Société Cofiroute, 34 rue Ampère, 67120 Duttlenheim, France

³ Collectivité européenne d'Alsace, CERISE, Place du Quartier Blanc, 67964 Strasbourg, Cedex 9, France

⁴ French Biodiversity Agency, 8, chemin de la sablière – ZA Sud, 67560 Rosheim, France

⁵ DRAS OFB, French Biodiversity Agency, 8 Bd Albert Einstein, F-44300 Nantes, France

•Co-first authors

These authors contributed equally to this work.

*Corresponding author: julie.fleitz@iphc.cnrs.fr

Unpublished work

Introduction

Reinforcement programs are a common and important conservation tool to enhance the viability of existing but shrinking populations (Berger-Tal et al., 2020; Hoffmann et al., 2015; Soorae, 2021). These programs involve the translocation of animals either from stable populations or from captivity to a small and/or isolated threatened population (IUCN/SSC, 2013). Promoting the conservation of endangered species is the main objective of such programs and this includes increasing genetic diversity (Resende et al., 2021), improving the representation of specific groups or life stages (as sexes or genetic lineages), reintroducing extinct populations (Turghan et al., 2022), supporting metapopulations, and establishing new populations (Ausband & Foresman, 2007; Berger-Tal et al., 2020). To ensure the success of reinforcement programs, released animals must adapt quickly to their new environment to survive, reproduce and successfully wean offspring (Armstrong & Seddon, 2008; IUCN/SSC, 2013; Soorae, 2018).

However, these programs face several major challenges, amongst which the most frequently cited issues are the complexities in monitoring the fate of released animals (Bubac et al., 2019), the lack of post-release information (Swaisgood, 2010) and difficulties linked to the behaviour of released individuals (Berger-Tal et al., 2020). Challenges in the latter aspect often stem from factors such as long-distance dispersal from the release site (Armstrong & Seddon, 2008) or the inability of individuals to acclimatise swiftly to novel environments, resulting in struggles to identify predators or locate food resources. For instance, captive-bred fishers (*Martes pennanti*) suffered from post-release starvation because, even though they were able to capture live prey, they struggled to find them in the wild (Kelly, 1977). The existence of difficulties for the animals to acclimatise to their post-release environment vary depending on age, sex, behaviour and source population. Notably, these issues are particularly true for captive-bred animals used for reinforcement programs given their naivety (they have never experienced any other environment than captivity and are thus naive to any nature-related stimuli), making them more vulnerable after release than their wild-born counterparts (Armstrong et al., 2017). As an example, wild-born Vancouver Island marmots (*Marmota vancouverensis*) exhibit optimal post-release survival rates, whereas captive-bred marmots require up to two years to overcome captive-breeding effects and reach annual survival probabilities akin to their wild-born peers (Lloyd et al., 2019).

Numerous strategies have been explored to enhance the efficacy of reinforcement programs (Reading et al., 2013). These include the implementation of soft release (i.e., a pre-release confinement period in a semi-natural environment mimicking the environment of release - Lloyd et al., 2019; Tetzlaff et al., 2019; Resende et al., 2021), training animals either *ex situ* or *in situ* to recognize predators (Curio, 1993; Griffin et al., 2000; Blumstein et al., 2019;), and the release of animals at various ontogenic stages (Pritchard et al., 2021; Robert et al., 2004; Sarrazin & Legendre, 2000). While these strategies have demonstrated effectiveness, their outcomes frequently exhibit species-specific variations (Berger-Tal et al., 2020; Jolly et al., 2020; Moseby et al., 2014)

Across Europe, conservation programs are of most importance for terrestrial mammals as more than 11% are currently threatened with extinction (IUCN, 2022). The Common hamster (*Cricetus cricetus*) is one such species, and has recently been classified as “Critically Endangered” (Banaszek et al., 2020). In France, where the distribution area of this species has reduced by a staggering 94% in half a century (Chaigne et al., 2015), a series of conservation strategies has been implemented. These encompass habitat restoration and the translocation of captive-bred individuals into their natural habitat: plain agricultural landscape. Given hamsters’ short average lifespan of one-year and a half in the wild, coupled to a long hibernation period of six months (La Haye et al., 2014), both the survival and reproduction of released individuals are crucial to maximize the chances for population stabilization. In both wild-born and captive-bred hamsters, the most commonly accepted reason for mortality is predation, accounting for over 70% of hamster deaths, primarily caused by the red fox (*Vulpes vulpes*), medium mustelids (*Mustelidae spec.*), or diurnal birds of prey (*Buteo buteo* and *Falco tinnunculus*) (La Haye et al., 2020). The level of predation risk to which they are exposed is closely related to crop management practices, where the suppression of a natural cover used by hamsters to hide from predators is a critical component for survival. Since 2012, strategies seeking to increase the success of the releases have been implemented in Alsace (East France), including the deployment of electrical fences and unharvested crops on release sites from release to hibernation (Villemey et al., 2011). Nevertheless, the survival rates four months post-release can still be as low as 20% (Verbist, 2008; Villemey et al. 2013). Despite these ongoing efforts and the yearly release of over 400 individuals for the past decades, the French hamster population has not shown signs of recovery, requiring persistent annual releases. In the Netherlands, a study monitoring survival rates of one-year-old captive-bred hamsters revealed that females require approximately 19 days and males around 28 days post-release

to exhibit survival rates equivalent to wild-born individuals (La Haye et al., 2020). Recent research has brought to light that captive-bred hamsters are not responding appropriately when faced with a real or an artificial predator (Tissier et al., 2019; Fleitz et al., 2023). The loss of attenuation of adaptive behaviours such as anti-predatory behaviour in captivity could partially explain the reported high short-term mortality rates following release.

With the aim of mitigating the influence of captivity on hamster behaviour, conservation scientists seek to identify solutions that can enhance the short-term survival and subsequent fitness of released captive-bred individuals. Currently, two distinct approaches have been investigated. The first one, inspired by the successful application of soft-release strategies in several mammal species (De Milliano et al., 2016; Tetzlaff et al., 2019; Resende et al., 2020), has demonstrated that a brief period of confinement within a large outdoor and multi-individual enclosure can effectively modify the behaviour of captive-bred one-year-old hamsters when confronted to a predation risk (i.e., seeking shelter faster and staying hidden for an extended period of time - Fleitz et al., 2023). While these findings hold promise for enhancing the short-term survival rates of released hamsters, this approach has not yet been tested under wild conditions. The second approach focused on the behaviour and reproductive capacities of hamsters during their first year of life. Tests conducted under controlled conditions revealed that three-month-old hamsters, born in captivity, displayed a greater degree of caution and less behavioural variability than their one-year-old counterparts did (Box 2). Considering that the emergence of distinct personality traits appears to coincide with the decline of behavioural plasticity over an individual's ontogeny, releasing young hamsters holds potential advantages for them to better acclimatize to new environments. This strategy relies on the high behavioural plasticity of young individuals (Stoinski and Beck, 2004, Reading et al., 2013) and the lack of firmly anchored personality traits (Adaniya et al., 2021), potentially facilitating their development in a way better suited to natural environment rather than captive ones (Polverino et al., 2016; Cabrera et al., 2021; Adaniya et al., 2021). Taken together with the fact that female hamsters reach sexual maturity around 40 days old (captive studies: Monecke and Wollnik, 2008; La Haye et al., 2014), it seems then possible that the reproductive fitness of hamsters (Stoinski & Beck, 2004; Reading et al., 2013) released before reaching one year of age could potentially surpass that of older individuals. However, since young individuals are also subject to higher mortality risks than adults due to their inexperience and weaker body condition (Nechay et al., 1977), these conjectures require empirical evaluation *in natura*.

Our study explored ways to improve the post-release fitness of captive-bred individuals. We investigated the influence of two key factors: (1) an extrinsic factor, the pre-release environment, and (2) an intrinsic factor, the age at release. Our investigation primarily focused on how these factors influence post-release fitness, encompassing both survival and reproductive outcomes.

First, we expected that a soft-release approach (a pre-release in an outside individual enclosure) would enhance the post-release survival rates of one-year-old captive-bred hamsters (prediction 1). Secondly, that hamsters within their first year (subadults) would have a better survival rate than adults hamsters (prediction 2). Furthermore, we suggested that hamsters exposed to a soft-release would exhibit increased reproductive success, manifested by earlier first litters and a higher number of litters and offspring, in comparison to Control hamsters that remained in laboratory conditions until release (prediction 3). Finally, we predicted that the reproductive success of subadults would be low compared to adults from both the soft-released and control groups (prediction 4).

During three consecutive years, from 2021 to 2023, we monitored captive-bred female hamsters after release in the fields. Each of the 122 female hamsters monitored, was individually radio-tracked from release to immurgence (June to October). Throughout this period, burrow locations were recorded along with individual post-release survival, causes of mortality, and reproductive success.

Material and methods

1. Ethical note

This experimental protocol followed the EU Directive 2010/63/EU guidelines for experiments, care and use of laboratory animals. The surgeries were approved by the Ethical Committee (CREMEAS) under agreement number 02015033110486252 (APAFIS#397)02. The release of captive-bred hamsters and the captures, handling and tag implementation was approved by ministerial order of the 11/05/2017 (article 4) and 02/06/2020 (articles 3 and 5). In this experiment, we followed the principles of the 3Rs, particularly when determining the sample size of each group, seeking to reduce to a minimum the number of individuals. All hamsters involved in the study were released into the wild as part of the annual reinforcement program implemented in France, and remained in the wild at the end of the study.

2. Groups

To study the effect of intrinsic and extrinsic factors on the fitness of released hamsters, we released and compared four groups, two groups of adult female hamsters (Control and Enclosure) and two groups of subadult female ones (one and a half month-old (1.5MO) and three-month-old (3MO)). Hamsters from the Control, Enclosure and 3MO groups were born and raised in the IPHC captive breeding unit (Institut Pluridisciplinaire Hubert-Curien, CNRS-DEPE, Strasbourg, France). The 1.5MO group was composed of hamsters born and raised in the SFS (Sauvegarde Faune Sauvage) captive breeding unit (for details on the breeding-conditions in different units, see Fleitz et al. 2023 & Article 2 - Chapter 2). Each year, three groups were simultaneously released and monitored in the field (adult control and enclosure females were released every year, while the 3MO and 1.5 were released only in one of the three years, respectively; Table 1)

Table 1 : Group information

Group	Control	Enclosure	3MO	1.5MO
Origin (Breeding unit)	IPHC	IPHC	IPHC	SFS
Age at release	1 year old	1 year old	3 months old	1.5 months old
Soft-release	No	Yes	No	No
Studied year	2021 (N=16) 2022 (N=16) 2023 (N=16)	2021 (N=16) 2022 (N=16) 2023 (N=16)	2021 (N=16)	2022 (N=10)

Hamsters of the Control group were one-year-old individuals and represented hamsters classically released into the wild in Alsace every year since 2003 (Villemey et al., 2013). Before release, hamsters were housed individually in transparent Plexiglas cages with wire lids (42*26,5*18 cm, L*W*H) that contained bedding material and enrichments (wood and shredded paper). Water and food pellets (105 pellets, SAFE, 89290 Augy, France) were provided *ad libitum*. Various seeds were provided occasionally and included wheat (*Triticum aestivum*), sunflower (*Helianthus annuus*), rapeseed (*Brassica napus*). Room temperature was maintained at 20-23°C and light conditions followed the natural photoperiod cycles.

The Enclosure group was composed of one-year-old female hamsters born and raised in the same conditions than hamsters of the Control group. At dawn, two weeks before their release into the wild, hamster females from the enclosure group were placed in individual enclosure made of mesh and netting (150*100*100cm, L*W*H with an additional underground part of 50*40*150cm, D*W*L, for details see appendix 1 and 3). In these enclosures, each females had access to a wider variety of fresh food, including clover (*Trifolium pratense*) alfalfa

(*Medicago sativa*), corn (*Zea mays*), wheat, sunflower, peas (*Pisum sativum*) and species of invertebrates as earthworms or carabid beetles (naturally present in the soil) that they could capture on the ground. The enclosures were placed outside on a grassy area. Hamsters were thus exposed to natural climatic conditions (sun, wind, rainfall, etc.) and had access to an underground section allowing them to dig a small burrow (50cm deep). The first five days after placing the 16 female hamsters in the individuals enclosures, food pellets were still provided and gradually reduced. Water was only provided by watering the vegetation within the enclosures, as needed.

Hamsters of the 3MO group were born between 21st and 31st of March 2021, and were thus around three months old upon release (16th and 17th of June 2021). The photoperiod had to be adjusted to produce this group to ensure that their parents' reproduction occurred one month earlier than what is usually scheduled in the laboratory (for details, see Article 2 - Chapter 2).

Hamsters of the 1.5MO group were born between the 9th and the 12th of May 2022 from parents exposed to natural local photoperiod and temperature conditions. In the SFS breeding-centre, cages were bigger (60*40*40cm, L*W*H) than in the IPHC breeding-centre and hamsters had access to a 30*17*17cm shelter (for details, see Box 2 - Chapter 2). The 1.5MO group was weaned at five weeks old and released at six weeks old (23rd and 24th of June 2022). Hamsters within this group remained with their mother for an extra week to ensure they attained sufficient weight to safely be equipped with the radio-logger.

Table 2: Number of hamsters released per site and per group each year. Only females of the Control, Enclosure, 3MO and 1.5MO groups were equipped with telemetry loggers; more individuals (males and females) were released at the same time and on the same sites but were not part of the study.

	2021					2022					2023			
	♂	Control ♀	Enclosure ♀	3MO ♀	Non-monitored ♀	♂	Control ♀	Enclosure ♀	1.5MO ♀	Non-monitored females	♂	Control ♀	Enclosure ♀	Non-monitored ♀
Geispolsheim	32	8	8	8	8	28	8	8	5	7	NA	NA	NA	NA
Griesheim	29	8	8	8	5	42	8	8	5	22	NA	NA	NA	NA
Altorf 1	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	12	6	6	0
Altorf 2	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	23	10	10	3

3. Study area

The 122 female hamsters in our experiment were released on June 16th and 17th in 2021, June 23rd and 24th in 2022 and June 9th in 2023 as part of the annual French reinforcement program. We selected three pairs of agricultural sites, 2 per municipality inside the Bas-Rhin, France (for details, see Appendix 2), in the municipality of Geispolsheim, Griesheim-près-Molsheim, and Altorf. Hamsters were released in fields covered with wheat unharvested until mid-October and one or two 4m large stripes of a diversity of plants [including sunflower, White radish (*Raphanus sativus var. longipinnatus*), and Common vetch (*Vicia sativa*)] was implemented in the fields in order to ensure the availability of moisture-rich food and a diverse range of food resources during the summer season. Each plot was surrounded by an electrical fence in order to limit its access by terrestrial predators such as red foxes (*Vulpes vulpes*) (Villemey et al., 2013).

Hamsters were released between 09:00 and 11:00 in individual artificial burrows (1m vertical gallery connected to an oblique one) with some seeds and vegetables (carrots (*Daucus carota*), apples (*Malus domestica*), turnips (*Brassica rapa*)). In 2023, the dry soil prevented the creation of artificial burrows. Hamsters were released into wooden boxes buried at a depth of 30 cm. These boxes were bottomless, allowing the animals to dig deeper and providing them with shelter on the day of release (see appendix 2).

4. Experimental design

Survival data (telemetry)

All female hamsters included in the study were equipped with an intra-abdominal implant transmitter (R1100 Reptile implant, ATS, 4g, 24*14*7mm) for precise radio-tracking after release. The implantation surgery was performed according to an established protocol (Capber, 2011), at least one-week before release, ensuring that the weight of the transmitter was less than 4% of the total body weight of each individual. Transmitters emitted a 30Mhz signal allowing to individually identify each hamster at a maximum distance of 90m, including inside their burrow. As Common hamsters are crepuscular in this area of their range (Kaim et al., 2014), radiotracking sessions were conducted during daylight hours (i.e. when they are inactive) to accurately locate each individual in its burrow. Transmitters were thermo-sensitive and variations in the detected pulse frequency (e.g., 30±3 beeps per minute at 20°C and 38±4 at 38°C) were used to distinguish between living or dead/in torpor hamsters. The first session (S1), corresponding to the day of release, was considered as day 1 of the study. For each

individual, tracking sessions were conducted twice a week to determine their survival status, while their burrow location was searched once a week.

Reproduction (Capture and handling)

Reproduction was monitored using a combination of camera traps and captures. Four weeks after release, camera traps (Hyperfire HC600; Reconyx, Holmen, WI, USA) were set in front of each study female's burrow. Pictures were analysed weekly to identify the first day of pups' emergence from the maternal burrow. Due to camera-trap failures, the exact emergence date of each litter could not always be detected and juveniles seen at a female burrow for the first time did not always have the same age. For this reason, we attributed an age to each pup observed for the first time based on visual morphological features such as the body size, the shape of the head and ears, the position of the ears or the level of eye openness. These data were compared to previous pictures collected on the field or in captivity (1 300 000 pictures were analysed in total). Using this information, we were able to estimate a birth date for each litter.

From the first-time juveniles were seen in pictures, capture sessions were conducted one night per week on each site, every week until hibernation (from the end of July to mid-October). The traps (MCL Leclercq, Wavrin, France: wire mesh trap with a toggle door, 13*41*11 L*W*H cm), were activated at dawn with melon and apple baits. When pups or unknown adults were trapped, they were transferred into a contention sock and equipped with a permanent individual identifier (under skin RFID tag 1.4*8.5mm transponder – Yes Mini, SAPV 32500; Group SVEL, Paris, France), the sex of each individual was determined, weight and shin size were registered. Hair samples were collected for future genetic analysis (see below). We released each hamster the same night at the burrow where it was trapped. If a pup was recaptured during the season, we took morphometric measurements once more to track its growth. Afterward, the pup was released back into its initial burrow of capture.

5. Genetic analysis

Hair samples collected during capture sessions were immediately placed individually in a filter paper, folded, and sealed in a small plastic Ziploc bag with silica gel to prevent moisture absorption and inhibit bacterial and fungal growth. The bags were then stored until the genetic analysis was performed at the Centre for Wildlife Genetics (Frankfurt, Germany). For additional information on the genetic analysis, see Chapter 2 - Article 2.

6. Statistical analysis

Survival

We estimated bi-weekly survival rates for female hamsters for 120 days which correspond to the period from the day of the release (June) until the approximate beginning of hibernation (mid-October). Survival data were collected throughout 36 distinct sessions, each spanning 3.5 days. Within each session, the vital status of each hamster was checked, and it was therefore possible to know the fate of each individual twice a week. If an individual remained undetected during a session, exhaustive efforts were undertaken until its vitality status was ascertained, whether alive or dead. To analyse the survival dynamic per group and per year at constant time intervals and with a detection probability equal to 1, we used the known-fate model, implemented through the Program MARK (White & Burnham, 1999) and the package RMark of the R software (Laake & Rexstad, 2015). Due to the early end of life of the battery of some transmitters, a signal loss or an early drop in temperature at the burrow was considered as “censored individuals” at the end of the tracking (n=15 in total, over three years). Survival rates were studied over four distinct phases that reflected different post-release periods of key importance : (1) the 7 first sessions (19 days post-release), is considered as a critical period during which released female hamsters show higher mortality rates than wild ones (La Haye et al., 2020) and also corresponds to the average gestation period usually observed under controlled conditions (Nechay, 2000); (2) 9 sessions (26 days post-release) corresponding to the median of the birth dates of the first litter observed in the field during the two first studied years; (3) 15 sessions (46 days post-release) corresponding to the median of the emergence dates of the first litter observed in the field for 2021 and 2022 (for the year 2023, data have not yet been analysed); (4) 36 sessions (120 days post-release) that correspond to the beginning of hibernation and end of bi-weekly telemetry monitoring. For these four periods, a global model has been created taking into account group, year, time (number of days since release), mother weight, the interactions between the group and the year, the group and the site, the group and the time, and the time and the year. The best model has been selected using the step-down approach based on Akaike’s Information Criterion corrected for small samples (AICc). We compared models with a ΔAICc of within 2 as competitive with the top model (Burnham et al., 2011).

Finally, because survival patterns in 2021 and 2022 exhibited high differences, we also examined how precipitation and temperature might have influenced the survival rates. Details of these results are presented in appendix 4.

Reproductive success

Female's reproductive success was assessed through an estimation of the minimum number of offspring and litters per female. This determination relied on a combination of camera-trap, captures-mark-recaptures, and genetic data. We investigated the impact of the group on four variables characterising the reproductive success: (1) the estimated birth dates of the first litters, (2) the total number of offspring per group, (3) the number of litters per group, and (4) the offspring body mass and body size. In all these analyses, we considered the potential effect of the mother's body mass on either the phenology of the first litter or the number of offspring and litter. The mother's body mass was the one recorded at surgery as some data on the day of release were missing. No differences between the one-year-old groups were observed at the time of the surgery, neither at the time of the release. Weight data were centered-reduced for all the analyses. Over the course of the three years, 60 capture sessions were performed and a total of 1629 hamsters were captured. Among these, 505 individuals were tagged and 225 hamsters were captured and measured more than once. At the time of writing, data for 2023 are not yet fully available and will therefore not be included.

The effects of the *soft release* and the age on (1) the birth date of the first litter (calculated as a number of days post-release) was analysed using a GLM with a Poisson distribution. The group, year, site, the mother's body mass, and the two-way interactions between these variables were included as fixed effects. For (2) the total number of offspring and (3) the number of litters produced per female, we used GLMs with a negative binomial distribution to deal with data overdispersion. The group, year, site, mother's body weight, and the two-way interactions were included as fixed effects.

Finally, we investigated the effect of the group on the offspring's body mass and body size (using the size of the tibia as a proxy) using Linear Mixed Models (LMMs); both of these response variables were log-transformed. We tested the relationship between the offspring's body mass and the group, the year, the site, the litter number (first or second litter), the date (expressed in Julian days), the mother's body weight, and the interaction of these parameters as fixed effects. The offspring's ID was included as a random effect to account for repeated

measures on individuals captured more than once during the season. The same model was applied for the tibia size.

We conducted a selection of the best models based on the lowest Akaike Information Criterion value (AICc), models with a $\Delta\text{AICc} > 2$ compared to the model with the lowest AICc were systematically excluded.

All the analyses were conducted with R software (v3.5.1; R Core Team, 2022) with the RStudio interface (RStudio version 1.3.959; RStudio Team, 2020).

Results

Survival

For the first period (19 days post-release; 7 sessions), the survival of adult females was best modelled by the effect of the Group with the additive effect of the Time (model A1-Table 3). Survival of the four groups was positively associated with the time ($\beta_{\text{Time}}=0.34$, $\text{SE}=0.16$, 95% CI= 0.03 to 0.65). Overall, females of the Enclosure group had higher survival rates than females of the Control group ($\beta_{\text{Enclosure}}=1.84$, $\text{SE}=0.78$, 95% CI= 0.32 to 3.36; Figure 1). No differences were observed between the other groups ($\beta_{3\text{MO}}=0.26$, $\text{SE}=0.67$, 95% CI= -1.05 to 1.57 – $\beta_{1.5\text{MO}}=0.19$, $\text{SE}=0.79$, 95% CI= -1.36 to 1.73). Survival rates at 19 days post-release were estimated at 0.993 ($\text{SE}=0.005$, 95% CI= 0.972 to 0.998) for the enclosure group, 0.955 ($\text{SE}=0.013$, 95% CI= 0.921 to 0.975) for the Control group, 0.966 ($\text{SE}=0.020$, 95% CI= 0.898 to 0.989) for the 3MO group, and 0.964 ($\text{SE}=0.025$, 95% CI= 0.087 to 0.991) for the 1.5MO group (Table 4).

For the second period (26 days post-release; 9 sessions), female survival was once again best modelled by the effect of the Group (model B1 – Table 3) and the Group with the additive effect of the Time (model B2 -Table 3). However, survival of the four groups was not significantly correlated with the time ($\beta_{\text{Time}}=0.19$, $\text{SE}=0.10$, 95% CI= -0.01 to 0.38). For this period again, the Enclosure group displayed significantly higher survival rates than hamsters of the Control group ($\beta_{\text{Enclosure}}=2.14$, $\text{SE}=0.76$, 95% CI= 0.65 to 3.63; Figure 1). Survival rates per session for the Enclosure, Control, 3MO, and 1.5MO were 0.995 ($\text{SE}=0.004$, 95% CI= 0.979 to 0.999), 0.956 ($\text{SE}=0.012$, 95% CI= 0.927 to 0.974), 0.973 ($\text{SE}=0.015$, 95% CI= 0.921 to 0.991), and 0.958 ($\text{SE}=0.024$, 95% CI= 0.877 to 0.986) respectively (Table 4).

For the third period (46 days post-release; 14 sessions), survival rates were best modelled by the Year * Time interaction (model C1 - Table 3) with a lower global survival rate in 2022 than in 2021 and 2023 ($\beta_{2022}=-0.91$, $\text{SE}=0.37$, 95% CI= -1.64 to -0.18). For all the released hamsters,

survival rates at 46 days post-release were estimated at 0.980 (SE=0.006, 95% CI= 0.964 to 0.989) in 2021, 0.952 (SE=0.010, 95% CI= 0.929 to 0.968) in 2022 and 0.979 (SE=0.007, 95% CI= 0.960 to 0.990) in 2023 (Table 4).

Finally, for the total duration of the monitoring (fourth period – 120 days post-release; 36 sessions), the best models are the models including the Year and the null model (models D1 and D2, respectively, Table 3). However, as for the third period, we found a lower global survival rate in 2022 compared to 2021 and 2023 ($\beta_{2022}=-0.67$, SE=0.28, 95% CI= -1.22 to -0.11). Over the entire monitoring period and for all females, the survival rates were 0.980 (SE=0.004, 95% CI= 0.970 to 0.987) in 2021, 0.962 (SE=0.007, 95% CI= 0.947 to 0.974) in 2022 and 0.973 (SE=0.006, 95% CI= 0.959 to 0.983) in 2023 (Table 4).

The survival rate of the Control and Enclosure group obtained with the Cox regression are shown below to provide a clear visual representation of our results (Figure 1), considering that the outputs of the Cox regression were similar to the ones of the know-fate-model.

Table 3: Effects of the group on the survival of released hamsters at 19, 26, 46 and 120 days. The effects of the Time, the Group (Control, Enclosure, 3MO, 1.5MO), the Year (2021, 2022, 2023), the Site (Rosheim, Geispolsheim, Altorf) and the mothers' body mass are represented. Only the models with a greater or equal AICc than the null model are presented. The "npar" refers to the number of parameters in each model.

	ID models	models	npar	AICc	Δ AICc	weight	Deviance
19 days post-release	A1	$S(\text{Group}+\text{Time})$	5	161.78	0.00	0.44	148.92
	A2	$S(\text{Time})$	2	164.05	2.27	0.14	157.26
	A3	$S(\text{Group})$	4	164.94	3.16	0.09	154.11
	A4	$S(\text{Group}+\text{Time}+\text{Group}*\text{Time})$	8	165.59	3.81	0.07	146.60
	A5	$S(\text{Group}+\text{Group}*\text{Time})$	8	165.59	3.81	0.07	146.60
	A6	$S(\text{Time}+\text{Group}*\text{Time})$	8	165.59	3.81	0.07	146.60
	A7	$S(\text{Group}*\text{Time})$	8	165.59	3.81	0.07	146.60
	A8	$S(.)$	1	167.56	5.78	0.02	162.78
26 days post-release	B1	$S(\text{Group})$	4	200.29	0.00	0.52	189.48
	B2	$S(\text{Group}*\text{Time})$	8	200.88	0.58	0.39	181.94
	B3	$S(\text{Time})$	2	205.67	5.38	0.04	198.88
	B4	$S(\text{Group}*\text{Year})$	9	206.70	6.40	0.02	185.71
	B5	$S(.)$	1	207.40	7.11	0.01	202.63
46 days post-release	C1	$S(\text{Year}*\text{Time})$	6	360.57	0.00	1.00	342.97
	C2	$S(\text{Year})$	3	376.60	16.03	0.00	365.04
	C3	$S(\text{Group}*\text{Year})$	9	378.52	17.94	0.00	354.84
	C4	$S(.)$	1	380.61	20.04	0.00	373.06
120 days post-release	D1	$S(\text{Year})$	3	662.62	0.00	0.49	638.93
	D2	$S(.)$	1	664.17	1.56	0.22	644.49
	D3	$S(\text{Time})$	2	666.00	3.38	0.09	644.31

Table 4: Survival rates of adult females from the four groups (three years and four studied periods). Data for the 3MO and the 1.5MO are presented for 2021 and 2022, respectively, since they were not released every year.

Group	Session	Period (days post-release)	2021	2022	2023	Total
Control	7	19	0.931	0.989	0.94	0.953
	9	26	0.935	0.975	0.952	0.954
	15	46	0.961	0.958	0.965	0.961
	36	120	0.974	0.961	0.97	0.968
Enclosure	7	19	0.989	0.989	1	0.993
	9	26	0.992	0.992	1	0.995
	15	46	0.995	0.94	0.991	0.975
	36	120	0.983	0.953	0.976	0.971
3MO	7	19	0.966	NA	NA	0.966
	9	26	0.973	NA	NA	0.973
	15	46	0.979	NA	NA	0.979
	36	120	0.982	NA	NA	0.982
1.5MO	7	19	NA	0.964	NA	0.964
	9	26	NA	0.958	NA	0.958
	15	46	NA	0.963	NA	0.963
	36	120	NA	0.977	NA	0.977

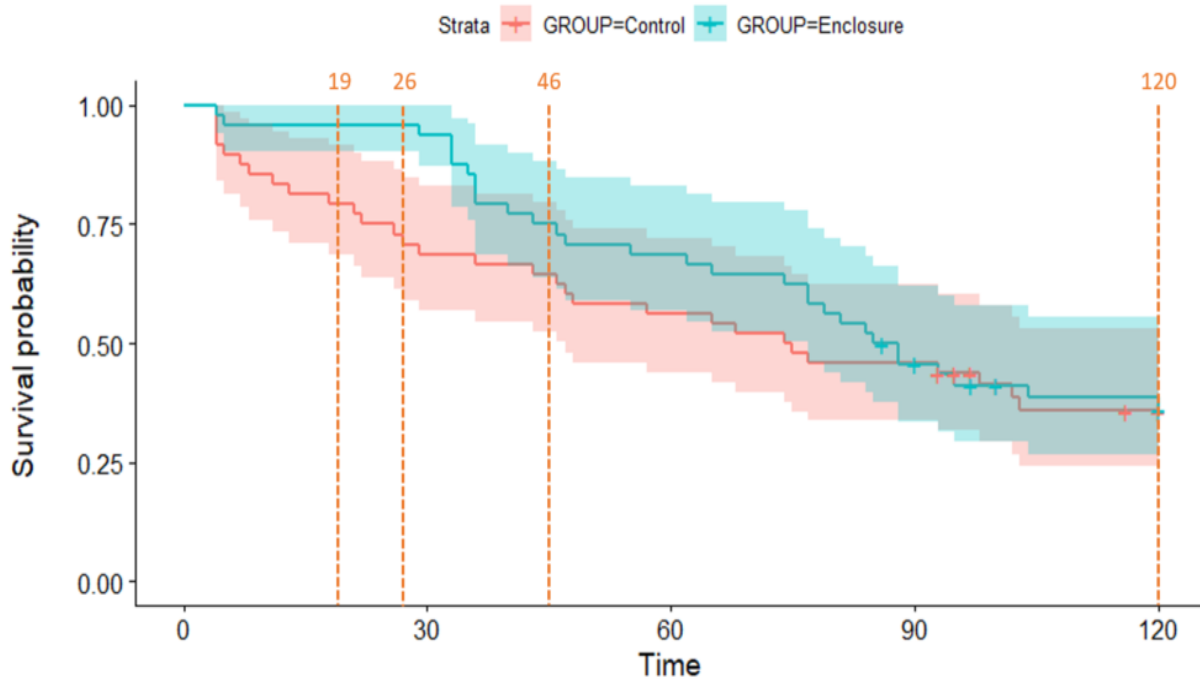
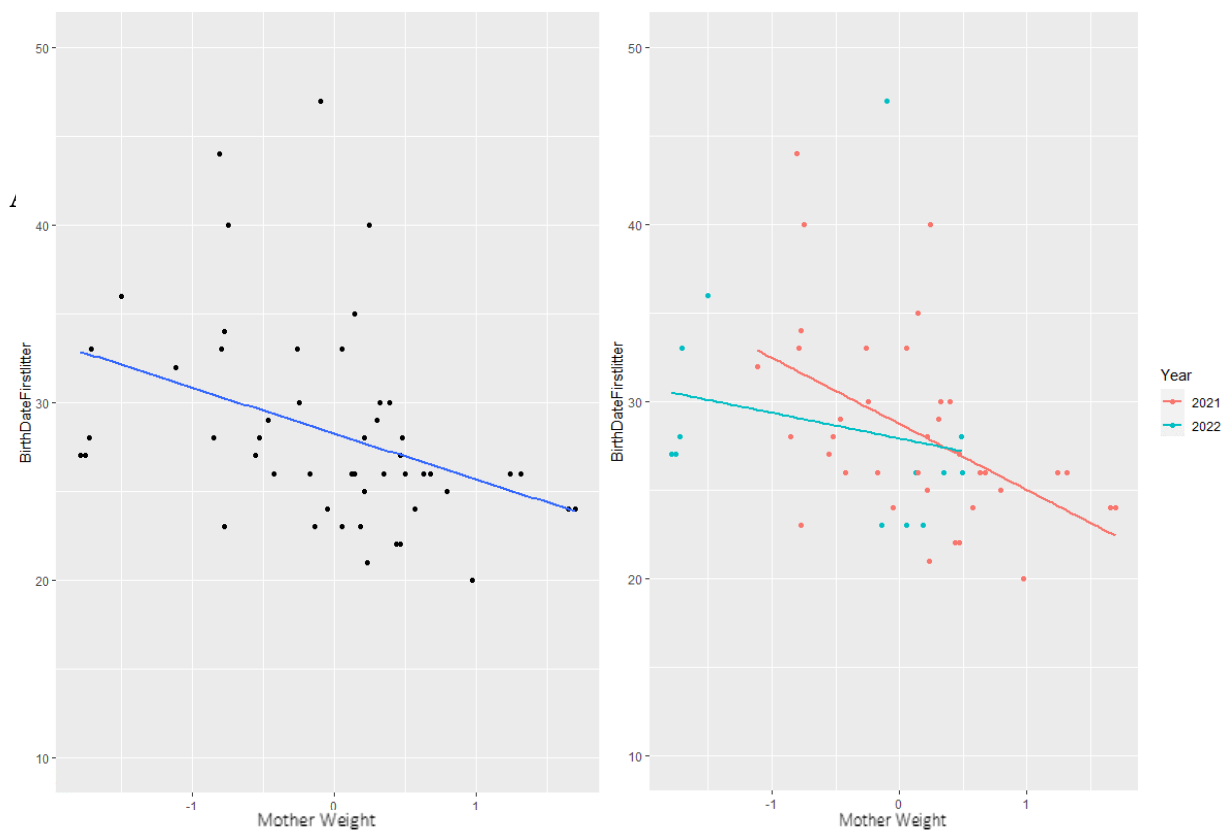


Figure 1: Survival probability with the 95% confidence intervals for the Control and Enclosure groups according to time (number of days since release). The orange dashed lines represent the four periods of interest: 19-, 26-, 46- and 120-days post-release.

Reproduction

Model selection on 2021 and 2022 data highlighted that three models similarly explained the estimated birth date of the first litter (Figure 3): model F1 with the mother's body weight as sole fixed effect, model F2 with the interaction between mother's body mass and Year, and model F3 with the group alone (Table 5). Model F1 showed that the estimated birth date of each pup was negatively correlated to the body mass of the mother, while model F2 highlighted that this effect was particularly strong in 2021 (Estimate: -0.1 ± 0.03 , $z\text{-value} = -2.88$, $\Pr(>|z|) = 0.004$, Figure 2). Since two out of four groups were composed of younger individuals, the groups and the mothers' body mass were auto-correlated, which could explain why a model with the group performed similarly than a model with the mother's body weight as



fixed effect.

Figure 2: Birth date of the first litter (expressed in number of days post-release) according to the mother's body weight (MWReleaseCR). (A) Data of the two years and four groups combined. (B) Detail of the year effect.

Looking at the group effect alone (model F3), a tendency, but not significant, emerged with an earlier first litter for females of the 2021 Enclosure group compared to 1.5MO (mean birth date for the offspring of the 2021 Enclosure group = 25.3 ± 3.7 days post-release and = 30.2 ± 4.1 for the 1.5MO group, Table 5, Figure 3).

Table 5: Effects of the mother's body weight, the year and the group the birth date of the first litter, the number of litter and the total number of offspring per female. Only the models with a greater or equal AICc<2 are presented.

		Id models	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL
Birth date first litter	MotherBodyMass	F1	2	374.42	0.00	0.38	0.38	-185.11
	MotherBodyMass*Year	F2	3	375.16	0.74	0.26	0.65	-184.37
	Group	F3	3	376.04	1.62	0.17	0.82	-184.81
No. Litter	(.1)	G1	2	204.08	0.00	0.43	0.43	-99.94
	Year	G2	3	205.15	1.07	0.25	0.68	-99.37
Total no. Pups	(.1)	H1	2	321.34	0.00	0.38	0.38	-158.57
	Year	H2	3	323.38	2.04	0.14	0.52	-158.48

Although there was an overall lower reproductive success in 2022 than in 2021 (Table 5), our models did not find any significant effect of the group, the year, the site or the mother's body weight on the number of offspring or the number of litters, since the best model was the null model (G1 and H1, Table 5).

Within each year and each litter, the weight and the size of the offspring between groups were similar. Offspring from the younger groups (3MO and 1.5MO) grew at a similar rate and to a similar size as the offspring from the older groups. However, significant differences emerged in the weight and tibia sizes of offspring between the two study years and between litters (Figure 4). On average, the pups weighed 188 ± 64.9 g in 2021, whereas in 2022, they weighed 142 ± 52.6 g (Estimate= -0.28 ± 0.1 . t-value= -2.38 . $\text{Pr}(>|t|) < 0.01$). Tibia size was also different between years with on average 37.2 ± 10 mm in 2021, and 31.3 ± 12.7 mm in 2022 (Estimate= -3.5 ± 0.5 . t-value= -7.1 . $\text{Pr}(>|t|) < 0.001$). In 2021, the weight and size of the second litter were significantly lower than those of the first litter [weight: estimate= -37.5 ± 10.7 . t-value= -3.5 $\text{Pr}(>|t|) < 0.001$]; tibia size: estimate= -2.7 ± 0.7 . t-value= -3.7 $\text{Pr}(>|t|) < 0.001$].

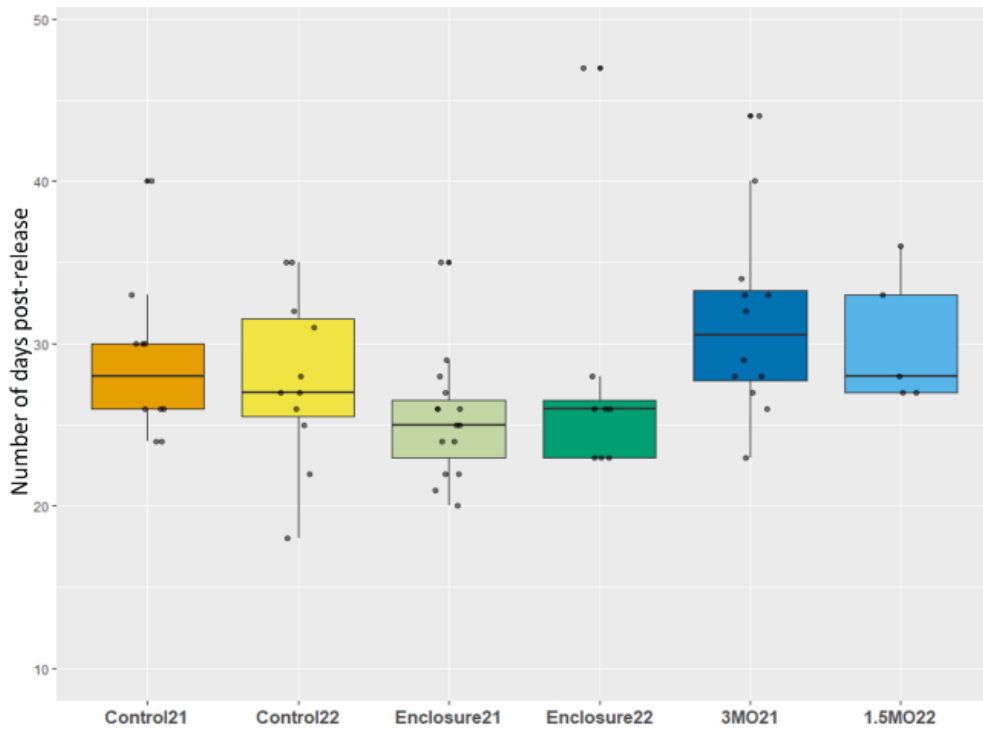


Figure 3: Birth date of the first litter (expressed in number of days post-release) for each of the four groups. Grey dots represent the value for each released female. Statistical analysis did not find any significant differences between groups but a tendency emerged between Enclosure21 and 1.5MO22

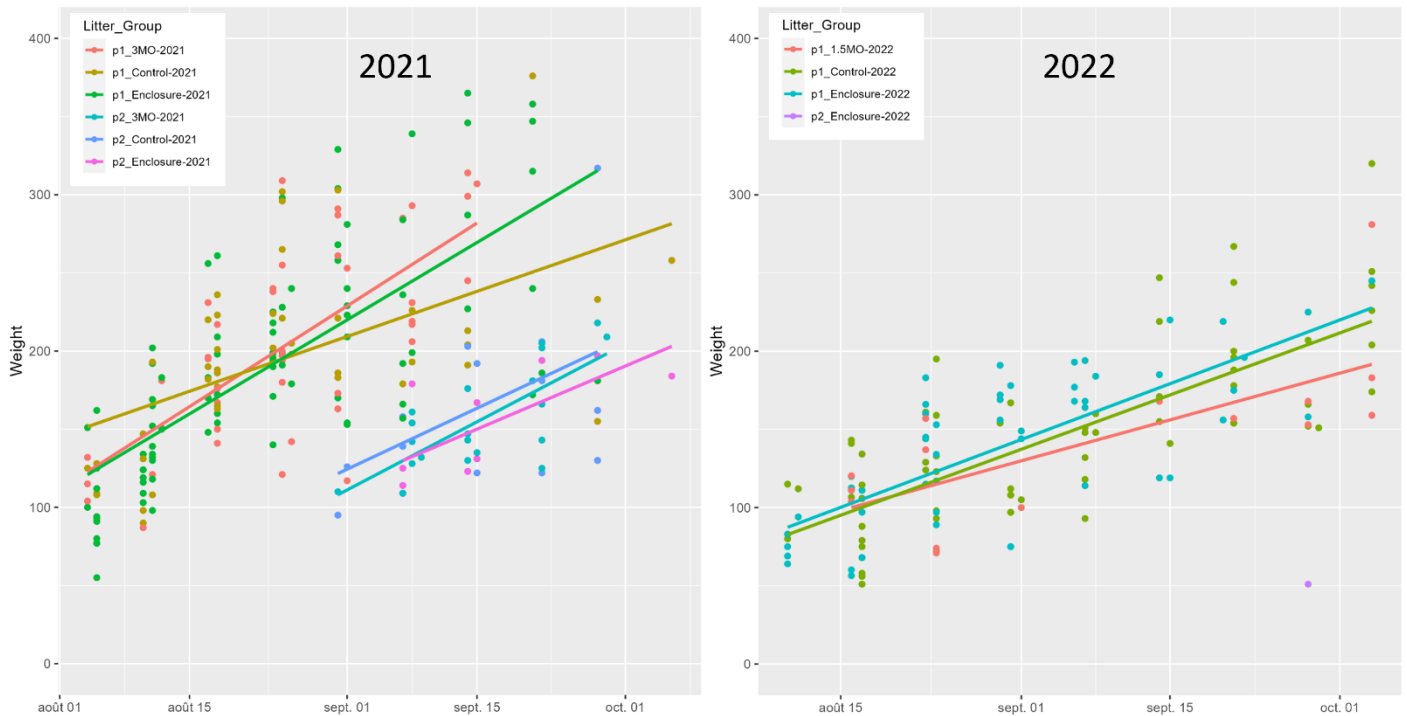


Figure 4: Body mass of each pup according to the date of capture. Capture sessions occurred from August to October (each pup was captured between one and 4 times during the season). Dots represent individual values and each colour represents a group. P1 represents the data associated to the first litter and P2 the ones associated to the second litter.

Table 6: Reproductive values per litter for the females of the three groups in 2021 and 2022

		2021			2022		
Groups		Control	Enclosure	3MO	Control	Enclosure	1.5MO
First litter	Females alive 40 days post-release	10	15	12	11	8	6
	No. females who reproduced	10	15	12	12	10	5
	No. offspring	38	57	33	47	38	16
	Mean no. pups per released females	2.4±2.7	3.6±1	2.1±1.8	2.9±2.3	2.4±2.3	1.6±1.7
	Mean no. pups per females alive (40 days)	3.8±2.7	3.8±1.9	2.8±2.0	3.9±2.3	3.8±2.1	3.2±1.7
	Estimated birth (days post-release)	28.9±4.9	25.3±3.7	31.4±6	28.2±5.2	27±7.3	30.2±4.1
	Emergence (days post-release)	46.7±5.6	44.8±4.4	50.4±9.7	48±5.6	44.4±7.1	49.6±6.8
Second litter	Females alive 80 days post-release	9	11	12	5	6	5
	No. females who reproduced	5	10	9	2	3	0
	No. offspring	13	12	21	4	5	NA
	Mean no. pups per released females	0.8±1.4	0.75±1	1.3±1.5	0.3±0.8	0.3±0.7	NA
	Mean no. pups per females alive (80 days)	1.4±1.5	1.1±1	1.75±1.5	0.8±1.3	0.8±0.1	NA
	Estimated birth (days post-release)	57.2±8.9	57.4±6.6	56.2±4.5	65.5±19	64±8.6	NA
	Emergence (days post-release)	74.4±10.1	78.8±4.3	75.9±6.6	84.5±21.92	86.3±4	NA
Total	No. offspring	51	69	54	51	43	16
	Mean no. of litters per released female	0.9±0.9	1.4±0.6	1.3±0.9	0.9±0.9	0.8±0.8	0.5±0.5
	Mean no. of pups per released females	3.1±3.4	4.3±2.4	3.4±2.8	3.2±2.7	2.6±2.6	1.6±1.7
	Mean no. of Litters per female alive	1.1	1.3	1.3	0.9	1.1	0.5
	Mean no. of pups per females alive	2.7	2.7	2.3	3.2	3.1	1.5

Discussion

Our findings revealed that a two-week confinement in an individual outdoor enclosure was sufficient to increase survival rates of captive-bred adult female hamsters shortly after release (Prediction 1). However, this soft-release approach did not improve their survival rates up to the start of hibernation in mid-October. Additionally, the number of litter or offspring and the timing of the first litter were not significantly different between the Control and the Enclosure groups. Nevertheless, we noticed a trend indicating that the Enclosure group in 2021 and 2022 might have had their first litter slightly earlier than the Control group (Prediction 2). The survival rates of the subadults (3MO and 1.5MO) did not differ from adults (Prediction 3). In terms of reproductive success, no significant differences were observed between groups within the same year. However, the 1.5MO group showed the lowest number of litters and offspring per female (Prediction 4). Overall, we found that survival was higher in 2021 than in 2022, in line with the climatic differences observed in these two years.

1. Effects of a soft-release on the post-release fitness of one-year-old captive-bred female hamsters

Effects on the survival rate

Females that experienced a soft-release in outside individual enclosures before being released in the field displayed a mortality rate of 2% up to 26 days post-release, compared to a mortality rate of 27% for the Control group. This low mortality rate of the Enclosure group in the first weeks following the release was observed in the three years (Table 3). This outcome highlights the survival advantages provided by a soft-release, supporting previous research that showed that exposing animals to an enriched environment, enabling them to adapt to new stimuli, acquire new skills, and access fresh food resources in a predator-protected setting, promotes rapid adaptation to a new environment (Mitchell et al., 2011; De Milliano et al., 2016; Tetzlaff et al., 2019; Resende et al., 2020, 2021). This result aligns with findings reported in Fleitz et al. (2023), which demonstrated that even a brief two-week soft-release period was effective in modifying hamster behaviours in response to a predator model. In captivity, hamsters that had experienced a natural environment exhibited quicker and more prolonged hiding behaviours when confronted with unfamiliar stimuli than hamsters that remained inside their cages.

Many captive-bred species experience a period of "acclimatisation", defined as a critical period with over-mortality observed shortly after release (Moseby et al., 2011. La Haye et al., 2020). La Haye et al. (2020) estimated this adaptation period to occur at 19 days post-release for captive-bred female hamsters. Exposing hamsters to a soft release could be a solution to avoid this critical period and increase the number of hamsters able to participate to the first reproduction. However, at 46 days post-release, models attributed the differences in the survival rate to a year effect more than a group effect suggesting that survival of the Control and Enclosure group do not differ anymore within the same year. At 46 days, we observed a 37.5% mortality rate for the Control group for each year. In contrary, mortality rate of the Enclosure group was 6.3% in 2021, 12.5% in 2023 but went up to 62.5% in 2022. During this year, eight females of the Enclosure group died between 30- and 40-days post-release while only one of the Control group died during this same period. This period coincides with timing of the first offspring birth and the emergence of the pups (Table 6). It also corresponds to a week of heatwave and drought (Appendix 4). In mammals, the energetic investment of reproduction is particularly important for females during gestation and lactation. The *soft-release* appears to have a beneficial effect on behaviour (Fleitz et al., 2023) and survival shortly after releases. However, its impact on survival may be attenuated during extreme weather conditions (e.g., drought episodes). The underlying reason for these hypotheses remains unclear.

Global survival rates at the end of the reproductive season were equivalent between groups but different according to the years (for both groups, around 47% of mortality at 120 days post-release in 2021, 75% in 2022, and 62.5% in 2023). Mortality risk faced by wild animals depends on intrinsic (e.g., age, body condition, quality of immune system - Chantepie et al., 2016) and extrinsic conditions (e.g., predation, climatic conditions, disease – Coulson et al., 2001). After three months in the wild, these intrinsic and extrinsic conditions experienced by hamsters of the Control and the Enclosure group became similar (same time spent in the wild, on the same site, in the same climatic conditions). The two-week soft-release period appears to have influenced hamster survival shortly after their release, but it does not have a lasting impact. After 46 days in the wild, hamsters in the Control group exhibit survival rates identical to those in the Enclosure group. However, this initial difference in survival rates between the Enclosure and Control groups may prove sufficient to enable female hamsters to avoid the critical 19-day sensitive period identified by La Haye et al. (2022). Avoiding this period could lead to an increase in the number of

hamsters that successfully undergo their first reproduction in the wild, potentially enhancing population recruitment.

Effect on the reproduction rate

Statistical analyses did not reveal any differences in the reproductive success between the Control and the Enclosure group. More females of the Enclosure group were alive in 2021 to ensure a first reproduction and therefore produced more litter and offspring than the Control group (in total, the Enclosure group produced 69 pups representing 4.3 ± 2.4 pups per female released and 1.4 ± 0.6 litters). Reported to the number of females alive, reproduction rates are identical (approximately 3.8 offspring and 1.2 litters for the Control and Enclosure groups in 2021 and 2022). These results are lower than historical data with mean litter numbers estimated at 2.5 ± 0.3 in France (Surov et al., 2016) but they are close to recent studies estimating 1.64 ± 0.1 (n=6) litters per females (Surov et al., 2016) and higher than other studies in France (0.86 ± 0.25 (n=14), Villemeay et al., 2013) and in the Netherlands (0.9 (n=104, Harpenslager et al., 2011). This may be explained by the installation of electrical fences around the released field, the low dispersal rate observed for the released females, in particular the adult ones, and the permanent wheat cover that free the hamsters from the pressure and timing of harvests that have been linked with high mortality for Common hamsters and other species associated with agricultural farmlands (La Haye et al., 2014).

Timing of reproduction was similar between groups but in the two studied years, a trend emerged with litters being produced slightly earlier for females of the Enclosure group. This may be explained by the fact that they were able to adapt faster after the release and show less stress linked to this adaptation than females of the Control group, therefore, they may have been able to reproduce earlier. Litters produced earlier have a higher chance of gaining weight and preparing reserves before hibernation (Le Cœur et al., 2016). Additionally, females producing their first litter early will have more time to produce a second one.

Other variables

Global survival analysis highlighted significant differences between the three years with a survival and reproduction rate lower in 2022 than during the two other years. These differences may be

explained by the extremes climatic conditions encounter these years with a cool and humid summer 2021 opposite the warm and dry summer 2022 (Appendix 4). As already evoked in previous studies, environmental conditions in some years are sometimes more optimal for hamsters than other years (Hufnagl et al., 2011; La Haye et al., 2022). In the present study, it seems that a temperature that is too high for several consecutive days (around 7) has a direct and/or indirect influence on the survival of hamsters. Post-release mortality costs in translocated species may be mediated by meteorological factors (Hardouin et al., 2014). Weather conditions have been observed to impact the reproduction and survival of various small mammal species by influencing the temporal variations in the availability of food and shelter (Merritt et al., 2001; Aars & Ims, 2002; Heisler et al., 2014), both of which are recognized as critical factors affecting the abundance of rodents. Reproduction in small mammals is associated to costs in terms of energy expenditure, nutrient demands and oxidative damage (Speakman, 2008; Bergeron et al., 2011). Consequently, losing opportunities to be active during this critical reproductive period due to rising temperatures may reduce the reproductive success of females if they are unable to meet these reproduction-associated costs. Additionally, reduced activity levels may also jeopardize the survival of juveniles as animals might struggle to offset the energetic and survival expenses linked to juvenile growth when they are less active (Careau et al., 2013).

2. Age and fitness

Effect of age on survival

Contrary to our initial expectations (Prediction 3), 3-month-old and 1.5-month-old hamsters exhibited similar survival rates than hamsters of the Control group. No significant differences in survival were observed with the Enclosure group either. This suggests that during the 19- and 26-days following release, subadult groups display intermediate survival rates compare to Enclosure and Control groups (Table 3). This observation supports the assumption that young individuals may be less affected by captivity and exhibit greater behavioural plasticity which enables them to better adjust to a new environment. Furthermore, young captive-born individuals might retain a natural instinct to recognize predators, especially solitary prey species since they cannot learn from conspecifics and trial-and-error learning carries a significant risk of death (Griesser & Suzuki, 2017). Distinguishing between behaviours that are innate and those that are acquired is

challenging, as certain processes may influence them even before they are initially exhibited. Other research indicates that behaviours, such as predator recognition, don't solely arise from innate or acquired factors but rather develop epigenetically through the interactions between an organism and its environment over its life span (Polsky, 1975). Consequently, the behaviours of young individuals represent ontogenetic adaptations that function within their current stage of development (Alberts & Harshaw, 2014). For species that live underground, newly emerged juveniles are at a high risk of predation (Sherman & Morton, 1984). As a result, they require highly adaptive responses to a wide range of potential threats. Young hamsters might naturally possess the ability to recognize and respond effectively when encountering a predator. Without sufficient stimulation, these skills could diminish over time.

Conversely, the survival rates of subadults did not seem to be greater than those of the other groups. The possibly increased adaptability of the young groups following their release may be counterbalanced by their vulnerability to a broader array of predators. Moreover, we observed that the 1.5-month-old group initially had a higher mortality rate shortly after release (40% mortality 26 days post-release) but this rate stabilized later and both younger groups exhibited lower mortality rates compared to the Control group, during both years, before hibernation. Females released at one-year-old reach the average lifespan of wild hamsters, which is estimated to be 1.5 years, by October. Hamsters released at younger ages may have a better chance of surviving until hibernation and producing litters the following year. As a result, they contribute not only to the recruitment process in the year of their release but also in the subsequent year.

Effect of the age on reproduction

We showed that these two subadult groups were able to reproduce at the same time than adults. Reproduction rates were equivalent between the 3MO and the adult groups but lower for the 1.5MO group compared to adults released the same year. The age-related variation in survival and reproduction recorded in most species (Jones et al., 2008) typically follows a non-linear pattern with both survival and reproductive capabilities progressively improving due to the selective elimination of individuals with less adaptive traits and the age-related enhancement of competence regarding the reproductive effort (Forslund & Pärt, 1995). Conversely, as

individuals enter later stages of adulthood, a gradual decline in age-specific fitness components is expected due to senescence (Flatt, 2012).

In their investigation of the reproductive success of Common hamsters, Monecke et al. (2011) noticed that two-year-old captive individuals were able to produce more litters than one-year-old individuals. Although conducted in captivity, this study would suggest that even though releasing subadults could have advantages, their possibly low contribution to overall population growth might counterbalance these benefits and undermine the overall effectiveness of conservation programs. Our study thus pinpoints the need to consider the global benefits of subadults to population growth in the future.

Most females released in 2022 were not able to produce a second litter. This could be attributed to a late release (end of June in 2022), which did not live enough time before hibernation to produce a second litter. Furthermore, late-season births may not provide enough time for mothers to accumulate sufficient reserves for winter, and young hamsters may not have adequate time to grow and prepare their reserves before hibernation (Le Coeur et al., 2016). In such context, mother's energy allocation may have been directed to survival and to building energy reserves rather than to producing a second litter.

3. Conservations perspectives

Reproductive success is critical for population growth following release. Consequently, it is imperative to assess the optimal stage at which the likelihood of survival and successful reproduction are highest for captive-bred hamsters after their release.

Our study demonstrates that a temporary release can enhance short-term hamster survival and therefore, increase the number of females able to produce a first litter after the release, resulting in a higher participation to recruitment. These effects rapidly fade over time and future studies should consider longer Furthermore, releasing hamsters in enclosure on the release site may be even further reduce transport-related stress and be more successful. Finally, releasing subadults should have cost associated benefits by reducing the expenses related to captive breeding

Acknowledgement:

The authors would like to thank Eloïse Pariot and Vincent Rocheteau for their assistance in the fieldwork and data analysis. A heartfelt thank you is extended to Julien Eidschenck, Jehan

Cribellier and the interns who were part of this project: Pauline Rohmer, Anaïs Guédon, Liam Malfoy, Emma Bernard, Camille Toufaily, Johanna Braun, and Dorine Bajard. Furthermore, we would like to thank Sauvegarde Faune Sauvage, especially to Célia Schappler, for providing us with the 1.5MO group. We would also like to thank NaturoParc, particularly Marie Froliger and Benoit De Fretas for organizing the release programs and for their assistance throughout the experiments.

Discussion Générale

« La nature est un miroir où l'homme peut contempler son âme »

- Paul Valéry



Cette thèse a contribué à améliorer notre compréhension des moyens d'optimiser le succès des renforcements de population de Hamster commun. Mes travaux se sont focalisés sur l'exploration de paramètres intra- et extrinsèques susceptibles d'influencer la fitness des animaux élevés en captivité et lâchés dans le but de renforcer les populations sauvages.

I. Synthèse, limites et perspectives du projet

Menée sur la base d'observations réalisées depuis 2016 sur les comportements des hamsters en captivité et leurs liens avec la prédation, cette thèse s'est structurée autour de 3 chapitres principaux, chacun abordant leurs questionnements propres et complémentaires. Ces chapitres ont permis d'apporter de nouvelles connaissances quant à l'écologie comportementale et la conservation de l'espèce, et ont également mis en lumière les limites du projet ainsi que les perspectives à entrevoir afin de poursuivre les questionnements abordés au cours de ces 3 ans et huit mois d'expérimentations et de réflexions.

Faire face à ses démons

Dans le **premier chapitre**, j'ai étudié l'impact de la captivité sur le comportement de hamsters âgés d'un an et confrontés à un risque de prédation. J'ai également testé s'il était possible de modifier les réponses comportementales observées via un lâcher temporaire dans un milieu semi-naturel. Les études du Chapitre 1 avaient pour objectif d'évaluer si l'exposition, même brève, d'animaux captifs à un milieu de vie enrichi, similaire à leur milieu naturel mais protégé de la prédation, pouvait leur permettre de présenter des comportements plus adaptatifs une fois lâchés définitivement *in natura*. Cette première partie de thèse m'a permis de constater que des hamsters adultes élevés en captivité présentaient (1) une grande variabilité comportementale, (2) des réactions faibles voire des comportements agonistiques face à un stimulus aversif (risque de prédation) et (3) une modification de leur réponse comportementale face à ce même stimulus à la suite d'une courte période de vie dans un enclos extérieur pluri-individuel (**article 1**). Les points (1) et (2) ont également été mesurés chez des animaux élevés dans des conditions de captivité variables (**box 1**). Ces observations m'ont mené à la conclusion que les femelles, âgées d'un an et élevées sur plusieurs générations dans les conditions de captivité des élevages français,

présentaient des comportements qui ne semblent pas optimaux lors d'une confrontation à un prédateur fictif, ce qui peut supposément être lié à de forts taux de prédation *in natura*.

Comme souligné dans l'article 1 (Fleitz et al., 2023), les tests de confrontation avec un prédateur fictif avaient pour objectif premier d'étudier les comportements des hamsters de différents groupes lorsqu'ils étaient exposés à un risque de prédation. La capacité d'un animal à éviter la prédation dépend de sa capacité à détecter, et à répondre (p. ex. se dissimuler et/ou chercher un refuge ou une protection) face à ses prédateurs potentiels. La détection est une première étape particulièrement importante car elle joue un rôle majeur sur la fitness des individus (Camp et al., 2012 ; Javůrková et al., 2012). Une mauvaise capacité de détection peut sous-évaluer le risque de mortalité (et être ainsi fatale) ou surévaluer ce risque et diminuer alors, par exemple, le temps alloué à la recherche de nourriture ou de partenaires.

Des études ont cherché à identifier les mécanismes impliqués dans la détection des prédateurs par les proies et ont essayé de déterminer dans quelle mesure ces mécanismes sont de l'ordre de l'inné ou de l'acquis (Apfelbach et al., 2005 ; Kindermann et al., 2009). Ainsi, la reconnaissance des prédateurs semble liée à la fois à des aspects génétiques et environnementaux (Griesser and Suzuki, 2017) et basée sur des critères très diversifiés allant de caractéristiques morphologiques (Karplus and Algom, 1981) ou comportementales (Mezrai et al., 2020) à des stimuli visuels, sonores (Kindermann et al., 2009 ; Javůrková et al., 2012), ou olfactifs, ces derniers étant particulièrement importants chez les rongeurs (Blanchard et al., 2003; Apfelbach et al., 2005). De plus, l'apprentissage par le biais des soins parentaux, des interactions au sein de la portée ou du groupe social, ainsi que l'expérience individuelle jouent un rôle essentiel tant dans la reconnaissance que dans les comportements adoptés par les proies en situation de danger. L'exposition à des stimuli spécifiques se déroule dans des contextes variables et est donc fortement influencée par l'espèce en question (Carthey & Blumstein, 2018). En ce qui concerne les Hamsters communs, les facteurs qui sous-tendent leurs capacités de détection des prédateurs et leurs réponses comportementales en présence de ces derniers ne sont pas encore bien comprises, en particulier pour les animaux élevés en captivité sur plusieurs générations.

Dans le cas de notre étude, l'objectif était d'induire une réaction des hamsters face à un stimulus aversif se rapprochant le plus possible de l'attaque d'un prédateur commun au hamster. Le choix s'est porté sur l'utilisation d'un renard roux naturalisé, monté dans une posture d'attaque, la

gueule ouverte et les crocs apparents. Etant donné que le hamster est une espèce vivant la majeure partie de sa vie sous terre, la vue n'est probablement pas son sens le plus développé. Pour cette raison et sur la base de la littérature (Blanchard et al., 2003a ; Apfelbach et al., 2005), nous avons ajouté des poils frais de renard lors des confrontations pour que l'odeur de la fourrure soit également présente. Enfin, le prédateur fictif pouvait être poussé d'avant en arrière par l'expérimentateur afin de simuler une attaque. Nous avons décidé de réaliser nos tests avec un prédateur naturalisé plus qu'un prédateur vivant principalement pour standardiser au maximum les interactions (étant donné les difficultés d'anticiper le comportement d'un prédateur réel et de reproduire les tests de façon identique). Ainsi, notre modèle de prédateur présentait à la fois une posture, une couleur et une odeur proches de ce que les hamsters peuvent rencontrer lors d'une confrontation dans la nature. Cependant, il n'est pas possible d'exclure que d'autres facteurs puissent être également essentiels, comme des odeurs différentes (p. ex. celles des fèces ou glandes anales, Apfelbach et al., 2005), ou la présence de stimuli sonores spécifiques dans ce contexte particulier. Il est possible que les hamsters n'aient pas été en mesure d'associer ce que nous considérons comme des attaques, à un risque réel de prédation. Bien que ces individus aient en effet d'avantage réagis lors des interactions avec le faux prédateur au retour de leur séjour en enclos, l'étude et la comparaison des comportements de hamsters sauvages, confrontés à un réel prédateur ou à notre modèle de prédateur aurait permis d'étoffer nos conclusions.

Les pré-lâchers, via l'expérience individuelle acquise, influencent les réponses comportementales et physiologiques des animaux face à des stimuli variés et peuvent de ce fait faciliter l'expression de comportements spécifiques. Etant donné le lien qui semble exister entre personnalité et fitness (Réale et al., 2007), étudier davantage le comportement des hamsters sauvages et captifs à l'échelle de la population pourrait permettre de mieux comprendre l'implication de ces paramètres dans la fitness des animaux lâchés (de Azevedo et Young, 2006a ; Reading et al., 2013 ; Lopes et al., 2017). Des tests similaires à ceux conduits dans le Chapitre 1 sur des hamsters sauvages auraient permis de savoir si les comportements observés chez les adultes lors de leur première confrontation avec le renard font partie ou non des comportements naturellement présents chez les hamsters sauvages. En effet, dans la littérature, le Hamster commun est régulièrement décrit comme une espèce agressive (Nechay et al., 1977). Chez les petites espèces proies, la stratégie classiquement attendue lors d'un risque de prédation est la fuite (« flight »)

mais il est également envisageable que les hamsters présentent spontanément une stratégie défensive (« fight »). Toutefois, il semble que cette stratégie défensive face à un risque de prédation puisse être inversée, puisque les femelles hamsters adultes ont exprimé une modification de leur réponse comportementale, notamment en termes de réactivité et d'utilisation de l'espace, à la suite d'un séjour de deux semaines dans un milieu semi naturel.

Ces éléments nous amènent à considérer un autre aspect généralement admis du lien entre différences individuelles et différences en termes de fitness (Réale et al., 2010 ; Dammhahn et al., 2018). Dans le Chapitre 1, nous avons suggéré que des comportements caractérisés comme agressifs (attaques envers le renard) et audacieux/explorateurs (utilisation modérée du tube en l'absence du renard) étaient des prédicteurs d'une faible survie post-lâchés. Cette hypothèse est soutenue par plusieurs études suggérant l'existence de corrélations significatives entre le comportement et la survie (Griffin et al., 2000 ; Azevedo and Young, 2006 ; Blumstein et al., 2019). Les individus moins audacieux ou agressifs, moins stressés, qui explorent leur nouvel environnement avec plus de prudence, ont souvent une meilleure probabilité de survie après avoir été relâchés dans la nature. En revanche, les animaux plus audacieux et plus agressifs semblent mieux se reproduire et peuvent donc davantage participer au recrutement de la population (De Azevedo and Young, 2021). A l'inverse, une méta-analyse réalisée par Moiron et al., (2019) sur une large gamme de taxons (mammifères, poissons, insectes, reptiles, mollusques et oiseaux), en conditions naturelles ou en captivité, n'a pas pu mettre en évidence l'existence d'une relation négative entre des comportements risqués et une survie plus faible par rapport à des individus plus timides. De plus, ces auteurs suggèrent que les individus qui prennent le plus de risques en milieu naturel (plus actifs, explorateurs, agressifs et audacieux) sont également ceux qui survivent le plus longtemps, en comparaison aux animaux prenant moins de risques (Moiron et al., 2019). Au cours de ma thèse, nous avons exploré brièvement le lien entre comportement lors du test de confrontation et survie *in natura* (annexe 3). Nos résultats n'ont pas permis de lier l'utilisation d'un abri ou le nombre d'attaques sur le renard avec la survie post-lâcher. Cependant nos tests ont été réalisés sur un échantillonnage faible (n=31) et sur un nombre limité de variables comportementales, sans répétitions suffisantes par individu permettant de réellement mesurer la stabilité de traits comportementaux dans le temps. Une étude complémentaire analysant spécifiquement la personnalité des individus et permettant de tester, par exemple, si des

corrélations existent entre audace et survie post-lâcher, pourrait apporter davantage de réponses.

Lors du premier test de confrontation chez les femelles adultes (Chapitre 1 ; Fleitz et al., 2023), nous avons observé une variance comportementale inter-individuelle élevée. Plusieurs études ont établi un lien entre une augmentation de la variabilité du comportement anti-prédation et le nombre successif de générations élevées en captivité (McPhee, 2003 ; Carrete & Tella, 2015). Avec l'augmentation de ce nombre de générations, la reconnaissance et l'aversion pour les prédateurs naturels diminuent, ainsi que la capacité à se mettre à l'abri en cas de perception d'un danger (McPhee, 2003, Grueber et al., 2017; Jolly et al., 2018). Cette modification de la variance comportementale peut être associée à un relâchement de la sélection naturelle qui s'observe en captivité (McPhee, 2003). Les animaux présentant des traits comportementaux extrêmes, qui ne survivraient pas dans le milieu naturel, sont capables de se reproduire et de se maintenir dans une population captive (Champagnon et al., 2012). Les hamsters de notre unité d'élevage sont les descendants d'individus capturés dans la nature à la fin des années 90 et au début des années 2000 et, à ce jour, plus de 20 générations ont été élevées en captivité. Afin de limiter les effets délétères de la consanguinité, quelques hamsters issus du milieu naturel et d'autres centres d'élevage ont été intégrés dans le cheptel reproducteur captif. Cependant, un programme d'élevage en captivité à long terme, au moins dans les conditions actuelles (hébergement en laboratoire dans des cages de petit format, absence de la plupart des stimulations sensorielles naturelles et généralisation de stimuli artificiels), contribue sans doute à limiter le potentiel des programmes de renforcement pour la conservation du Hamster commun (Bowkett, 2009 ; Snyder et al., 1996).

Des études ont cherché à déterminer si la sélection avant lâcher d'individus présentant des traits comportementaux particuliers améliorerait le succès des renforcements de populations (Watters watters & Meehan, 2007; Reading et al., 2013 ; Berger-Tal et al., 2016; Martínez-Abraín et al., 2022). Cette stratégie est à envisager avec précaution car la sélection artificielle de certains traits peut avoir des conséquences à long terme et induire entre autres une réduction de la variance comportementale globale, cruciale pour répondre aux changements environnementaux (McDougall et al., 2005). De plus, la sélection artificielle de comportements spécifiques avant les lâchers peut être fortement dépendante du contexte et influencer de façon positive ou négative

le succès des renforcements (Martinez-Abrain et al., 2022). Par exemple, les populations relictuelles d'Ours brun (*Ursus arctos*) pyrénéens sont composées principalement d'individus « timides » en raison d'une forte pression de sélection exercée par l'Homme depuis des siècles, notamment sur les individus audacieux. Par conséquent, l'idée de renforcer ces populations avec des ours « audacieux » provenant de Slovénie semblait prometteuse car ces animaux ont tendance à explorer davantage leur environnement, pouvant notamment favoriser leur dispersion. Cependant, des animaux audacieux sont également ceux qui sont les plus susceptibles de s'approcher des troupeaux et des fermes, aggravant ainsi les conflits avec l'Homme (Bombieri et al., 2021). En 2018, Monti et collaborateur ont également suggéré de renforcer les populations sauvages de Balbuzards pêcheurs (*Pandion haliaetus*), dont le succès reproducteur en Corse était très bas dans les zones touristiques, par la translocation d'individus plus audacieux provenant d'Europe du nord, moins sensibles au dérangement (Monti et al., 2018b). Cependant, il n'y a pas encore de preuves que le comportement « audacieux » soit héritable chez cette espèce. De plus, il existe des différences génétiques entre les populations méditerranéennes et celles d'Europe du nord, qui risqueraient d'être perdues en cas d'hybridation (Olivier et al., 2022). En revanche, la sélection d'individus présentant des comportements diversifiés dans le cadre de translocations de conservation peut permettre de partitionner l'utilisation de leur niche écologique au sein de la population. Cela pourrait ainsi réduire la compétition interindividuelle (Bolnick et al., 2003), tout en limitant les risques liés à l'extinction si une partie de cette niche n'est plus disponible (Watters & Meehan, 2007). Ces capacités d'adaptations sont d'autant plus importantes dans un contexte de changements globaux. La gestion des translocations de conservation basée sur le comportement pourrait contribuer à maintenir un niveau de diversité comportementale au sein d'une population en élevant les animaux dans un environnement plus riche et plus stimulant ; et donc favoriser la résilience de cette population (Reading et al., 2013 ; Bell, 2016 ; Berger-Tal et Saltz, 2016).

La distribution des prédateurs et des proies n'est pas stable dans le temps ou l'espace, notamment dans le contexte actuel d'extinctions et d'introductions volontaires ou non d'espèces dans les écosystèmes (les espèces proies étant susceptibles de perdre certains de leurs prédateurs historiquement importants, ou à en gagner des nouveaux). De ce fait, les réflexions abordées dans ce premier chapitre et dans le suivant, autour de la reconnaissance du prédateur, ou de

modifications du comportement face à la prédation des espèces proies, peuvent être étendues à un contexte plus global de conservation. La compréhension de ces mécanismes, et plus largement des interactions proies-prédateurs, peut notamment permettre de mieux anticiper le succès des programmes de translocation d'espèces. Cela s'applique entre autres aux prédateurs disparus depuis longtemps d'un milieu ou aux espèces proies ayant été isolées de leurs prédateurs naturels depuis des générations (Carthey and Blumstein, 2018).

Le talent n'attend pas le nombre des années

Dans le **Chapitre 2**, j'ai abordé le lien entre l'âge, les comportements anti-prédation et la reproduction de hamsters femelles. L'objectif était d'évaluer s'il existait, chez les individus élevés en captivité et âgés de trois mois ou d'un an, des différences comportementales lors d'un test de confrontation à un risque de prédation (**box 2**). Nous avons pu constater que, à l'inverse des adultes, les jeunes femelles naïves (n'ayant connu que leur cage d'élevage) utilisaient presque toutes un abri rapidement et pour une durée prolongée lors du test de confrontation. Chez ces individus, le fait de passer du temps dans un environnement semi-naturel n'a pas eu d'effet sur leur manière de réagir au risque de prédation.

Au vu de ces comportements possiblement innés et plus adaptés lors d'une confrontation avec un prédateur fictif, nous avons élaboré l'hypothèse que les jeunes individus, ayant passé peu de temps en captivité et présentant une plus forte plasticité comportementale, seraient plus à même de survivre après un lâcher dans le milieu naturel. Cependant, lâcher de jeunes individus pouvait ne représenter aucun avantage démographique dans le cas où ils ne seraient pas en mesure de se reproduire l'année de leur lâcher. Afin d'aborder cette problématique, nous avons étudié le succès reproducteur de femelles âgées de 1,5 mois (juste après sevrage) et de 3 mois après leur lâchés *in natura* (**article 2**). Nous avons pu montrer que les femelles de ces deux groupes étaient capables de se reproduire et de sevrer au moins une portée après leur lâcher, sans différence phénologique significative par rapport aux femelles adultes.

Sur la base des premières références sur l'écologie de cette espèce, il a longtemps été communément admis que les hamsters n'étaient pas capables de se reproduire l'année de leur naissance (Mohr, 1954 ; Nechay et al., 1977). Des études plus récentes ont avancé qu'en milieu naturel, la reproduction avant la première hibernation était possible mais relativement rare

(Monecke and Wollnik, 2008 ; Franceschini and Millesi, 2008 ; Surov et al., 2019). Notre étude prouve définitivement que les femelles de moins d'un an sont effectivement capables de se reproduire après le lâcher *in natura* et que cette reproduction est possible chez presque 100% des femelles vivantes âgées de 1,5 ou 3 mois, au moment des renforcements en juin. De plus, les petits nés *in natura*, issus de ces femelles, avaient une masse et une taille similaires aux jeunes des femelles âgées d'un an. Cependant, le groupe de femelles lâchées à 1,5 mois n'a eu en moyenne que 1.6 petits au cours de la saison de reproduction (contre environ 3 petits pour les autres groupes). Bien que l'année 2022 ait été une année plus difficile en termes de survie et de reproduction que l'année 2021 (comme abordé plus en détails dans le **Chapitre 3**), ce chiffre reste le plus faible relevé parmi les quatre groupes sur les 3 années de suivi. Il est possible que ces femelles de 1,5 mois, lâchées rapidement après le sevrage, n'aient été en mesure d'élever qu'un nombre limité de petits comparé à des individus plus âgés. En effet, les jeunes individus présentent des conditions corporelles moins favorables, étant notamment plus maigre et plus sensibles aux maladies et aux parasites (Nechay et al., 1977). De plus, les femelles de ce groupe ont été opérées et équipées des émetteurs de télémétrie dès que possible par rapport à la date requise des lâchers, soit seulement une semaine avant leur lâcher (contre 3 semaines pour les femelles des autres groupes). Ces femelles ont été sélectionnées afin que leur masse soit suffisante lors de l'implantation, cependant, bien que respectant le seuil minimal requis⁹, la taille des émetteurs et l'impact de la chirurgie ne sont pas négligeables (Capber, 2011 ; Kletty et al., 2019). Ces derniers éléments ne semblent impacter ni la survie, ni la reproduction des rongeurs (Koehler et al., 1987) mais il n'est pas exclu que l'implantation en elle-même et/ou le logger aient pu avoir un effet négatif sur la résilience des femelles de 1,5 mois. Nous n'avons pas observé une survie plus faible chez ce groupe mais il est possible que l'émetteur ait eu un impact négatif en diminuant par exemple le succès reproducteur de ces individus.

Dans une étude portant sur la reproduction des Hamsters communs, Monecke et al. (2011) ont souligné que les individus captifs âgés de deux ans étaient en mesure de produire plus de portées que les femelles âgées d'un an. Tout bien considéré, l'avantage de lâcher des jeunes individus, potentiellement moins affectés par la captivité, peut être compensé par leur contribution limitée au recrutement de la population. Cet aspect, à son tour, peut nuire à l'efficacité globale des

⁹ Masse de l'émetteur \leq 4% de la masse corporelle de l'animal

programmes de renforcement. L'efficacité du succès reproducteur est un facteur particulièrement important qui doit permettre de maximiser le recrutement l'année du lâcher. Considérer la dynamique de population sur le site de lâcher à l'année n+1 pourrait apporter des réponses quant au succès reproducteur des femelles ayant réalisé leur première hibernation dans le milieu naturel.

(Re)trouver son indépendance

Dans ce troisième et dernier chapitre, j'ai cherché à transposer et valider les observations issues des études précédentes en milieu contrôlé au milieu naturel auquel les hamsters sont confrontés post-lâchés (**chapitre 3**). J'ai ainsi pu mettre en évidence que, en plus de modifier certains comportements lors d'un test de confrontation, le *soft-release* permettait d'améliorer la survie des hamsters adultes jusqu'à environ un mois après les lâchers. Passé ce délai, les différences en termes de survie n'étaient plus perceptibles entre les groupes Contrôle et Enclos. Ces différences ont été particulièrement marquées en 2021 et 2023. En 2022, les hamsters du groupe Contrôle ont exceptionnellement bien survécu jusqu'à 26 jours, gommant ainsi les écarts observés au cours des deux autres années. Nous pouvons souligner que les hamsters du groupe Enclos n'ont été relâchés que deux semaines dans de grandes cages extérieures individuelles. Considérant que cette exposition à un milieu semi-naturel ait permis d'améliorer leur survie à court terme après les lâchers, nous pouvons faire l'hypothèse qu'un pré-lâcher sur une plus longue période et dans un milieu plus proche de leur milieu naturel - avec par exemple des interactions possibles entre congénères - augmenterait d'autant plus les différences de survie entre les groupes et/ou induirait des différences sur une plus longue période. Il faut toutefois considérer la possibilité que des hamsters restant trop longtemps dans un milieu protégé de la prédation montrent une diminution de leur vigilance, produisant ainsi l'inverse de l'effet recherché (une diminution de la survie après les lâchers).

La comparaison des taux de survie entre hamsters à différents stades de développement a mis en évidence que des individus lâchés à 1,5 et 3 mois survivaient aussi bien, jusqu'à l'entrée en hibernation, que des femelles âgées d'un an. En 2021 et 2022, la survie des deux groupes les plus jeunes paraissait être intermédiaire entre celle du groupe Contrôle et celle du groupe Enclos. Ces observations semblent confirmer nos premières hypothèses : les jeunes animaux montreraient une plasticité comportementale plus élevée que les adultes, ce qui leur conférerait de meilleures

capacités d'adaptation et d'apprentissage (Reading et al., 2013). Cependant, cet avantage adaptatif pourrait être contrebalancé par une survie plus faible liée à des conditions physiologiques et morphologiques moins favorables que celle des adultes. Pour des raisons indépendantes de notre volonté, chacun des deux groupes de juvéniles n'a pu être testé qu'une année et sur de faibles effectifs et aucun n'a été relâché la troisième année de l'étude. Considérant l'importance de l'effet année sur la survie des hamsters, d'avantages de données sur la fitness des individus lâchés avant leur première hibernation sont nécessaires pour consolider nos conclusions. Enfin, bien que capables de s'adapter et de produire au moins une portée dans le milieu naturel, l'avantage de lâcher des jeunes dépend principalement de leurs capacités à se reproduire l'année $n+1$ et si ces capacités sont effectivement supérieures à celles des femelles lâchées à un an. Des études complémentaires sont donc nécessaires pour apporter des conclusions complémentaires sur ces différents aspects.

Dans ce chapitre, la capture des jeunes nés sur le terrain et l'analyse des données photographiques et génétiques ont permis de comparer les capacités reproductives des femelles des différents groupes. Le *soft-release* ou l'âge des femelles au lâcher ne semble pas avoir un impact majeur sur les capacités reproductives des femelles bien que celles du groupe Enclos semblent avoir été en mesure de produire des jeunes légèrement plus tôt que celles des autres groupes et que plus de femelles ont pu se reproduire car elles ont montré en 2021 une meilleure survie jusqu'à la naissance des jeunes. Presque toutes les femelles lâchées en 2022, dont celles toujours en vie en août, n'ont pas été capables de produire une seconde portée. Cela pourrait s'expliquer par le fait qu'elles aient été relâchées fin juin (comparativement à mi-juin en 2021), ce qui ne leur a potentiellement pas laissé suffisamment de temps avant l'hibernation pour préparer une seconde portée. Sachant que si ces femelles mettent bas trop tardivement, elles auront moins le temps d'accumuler des réserves nécessaires pour l'hiver. De même, les jeunes nés tardivement auront très peu de temps avant l'automne pour se développer et préparer les réserves nécessaires pour leur hibernation (Le Coeur et al., 2016). Tous ces facteurs peuvent avoir un impact significatif à la fois sur la survie des mères et des jeunes jusqu'à l'année suivante. Il serait vraiment important de pouvoir effectuer un suivi précis de la survie et de la reproduction post-hibernation des jeunes individus et de leurs descendants. Ces données pourraient permettre

d'évaluer précisément l'influence de l'âge au lâcher, en comparaison avec des individus lâchés à un an, sur le succès des renforcements de population.

Chez les rongeurs, les mâles présentent un taux de mortalité supérieur à celui des femelles (Liu & Deng, 2022). La Haye et al. (2020) estiment que là où les femelles lâchées ont besoin de 19 jours pour présenter des taux de mortalité équivalents à ceux des individus sauvages, les mâles doivent attendre 28 jours. Ces différences s'expliquent par le fait que les mâles sont plus actifs, dispersent plus à la recherche de femelles et sont plus territoriaux, ce qui les expose plus au risque de prédation (Kraus et al., 2005). La survie à long terme des femelles est cruciale pour assurer au moins la production d'une génération *in natura*, mais il convient de noter que des taux de mortalité élevés chez les mâles peuvent également avoir des conséquences démographiques et génétiques significatives (La Haye et al., 2017). Dans notre étude, les taux de reproduction, en particulier en 2022, ont pu être influencés par la disponibilité des mâles sur le terrain. De plus, en raison de leur taux élevé de mortalité, il est possible que seuls quelques mâles aient eu la possibilité de se reproduire, ce qui pourrait accroître les taux de consanguinité sur les sites de lâcher. Chez plusieurs espèces, la méthode du *soft-release* a montré son efficacité pour réduire à la fois la mortalité et la dispersion des animaux lâchés (Tetzlaff et al., 2019 ; Resende et al., 2021). Un pré-lâcher en enclos pour les mâles pourrait améliorer leur survie et augmenter leurs chances de reproduction.

II. Recommandations

Les auteurs du bilan du Plan National d'Action 2012-2016 ont suggéré que la qualité intrinsèque des animaux lâchés avait baissé par rapport aux bilans du précédent PNA (Wagner et al., 2017). Cette remarque faisait suite au constat, plusieurs années consécutives, d'une mortalité croissante des individus captifs après les lâchers et ce, malgré l'installation des clôtures électriques qui semblaient avoir fait leurs preuves les années précédentes (Villemey et al., 2013). Les conclusions des trois chapitres présentés dans cette thèse nous ont permis de constater que les capacités d'acclimatation des animaux lâcher dans un nouvel environnement n'était effectivement peut-être pas optimale mais que des solutions semblaient émerger. Les résultats obtenus nous ont permis de proposer certaines recommandations.

1. Le *soft-release*

Au cours de ma thèse, j'ai pu mettre en évidence que la captivité à long terme avait bel et bien un effet sur les comportements des hamsters mais semblait en partie réversible (chapitres 1 et 3). Des lâchers temporaires dans un milieu semi-naturel, avant le lâcher définitif, augmente la survie post-lâcher mais ne procure pas un avantage marqué en termes de succès reproducteur individuel. Les translocations de conservation sont des mesures qui peuvent être difficiles à mettre en place en raison des coûts élevés qu'elles représentent (Bowkett, 2009). Dans une comparaison directe, Balmford et al. (2013) ont constaté que les coûts de conservation des mammifères *ex situ* (avec notamment l'élevage en captivité et la mise en place de renforcements ou réintroductions) dépassaient souvent les coûts *in-situ*. L'organisation, le temps et les fonds nécessaires pour la mise en place à grande échelle d'un *soft-release*, pour les centaines de hamsters âgés d'un an relâchés chaque année en Alsace, ne semble pas réaliste. Deux solutions peuvent toutefois être envisagées.

(i) *Utiliser des enclos disponibles pour appliquer un soft-release à une proportion des hamsters adultes lâchés.* La région Alsace dispose actuellement dans des sites extérieurs de deux enclos pluri-individuels ainsi que des cages individuelles adaptés pour les hamsters (décrites dans le chapitre 3). Il serait envisageable d'utiliser ces installations pour relâcher des groupes d'individus. Même si tous les hamsters destinés aux renforcements ne passent pas nécessairement par une période d'acclimatation dans ces enclos (*soft-release*), l'amélioration de la survie d'une partie d'entre eux pourrait avoir un impact positif sur le succès global des renforcements. Il serait aussi envisageable de relâcher des femelles gestantes ou des hamsters des deux sexes dans ces grands enclos, permettant ainsi la naissance de jeunes en milieu semi-naturel avant de les relâcher en même temps que leurs parents. Cependant, cette approche exigerait un entretien régulier de la végétation à l'intérieur du ou des enclos, ainsi qu'une surveillance constante et la capture des individus, ce qui représente une tâche et des coûts non négligeables. Néanmoins, cette approche pourrait également permettre de relâcher des individus présentant des comportements se rapprochant le plus possible de ceux de leurs congénères sauvages.

L'introduction d'individus dans un environnement semi-naturel, riche en stimuli, peut sembler aller à l'encontre du bien-être animal selon certains critères (p. ex. augmentation du stress, risque de faim, de blessures et de maladies, Teixeira et al., 2007). Cependant, dans la nature, les animaux

font face à ces risques, en plus de situations stressantes telles que le risque de prédation et la compétition interspécifiques pour l'accès à des ressources limitées (Teixeira et al., 2007). En l'absence d'une exposition préalable à ces stress, un lâcher brutal *in natura* peut conduire à de la détresse (Teixeira et al., 2007). Cette réponse prolongée au stress accapare l'énergie des processus biologiques classiques, y compris celle impliquée dans le fonctionnement du système digestif et immunitaire (NseAbasi et al., 2014). La détresse peut ainsi augmenter le risque de mortalité (Teixeira et al., 2007). Par conséquent, le développement d'approches pour préparer les individus à un stress *ex-situ* progressif peut également représenter un aspect éthique en essayant de préserver le bien-être des animaux destinés à la réintroduction, en les exposant à un stress *ex-situ* progressif afin de prévenir la détresse *in-situ* (Roberts, 2023).

2. Naître tôt et avoir la vie (sauvage) devant soi

(ii) *Le lâcher d'animaux à différents stades de développement.* Étudié chez plusieurs espèces dans un contexte de conservation (Sarrazin and Legendre, 2000 ; Robert et al., 2004; Lloyd et al., 2019), le succès des stratégies impliquant le lâcher de jeunes individus semble dépendre fortement des espèces et de l'âge relatif au moment du lâcher (Miller et al., 1990 ; Saunders et al., 2013 ; Jackson et al., 2016 ; Lloyd et al., 2019 ; Pritchard et al., 2021). En effet, comme évoqué précédemment, la survie des jeunes individus est souvent faible, pour se stabiliser à la maturité sexuelle et diminuer avec la sénescence (Promislow & Harvey, 1990 ; Tidière et al., 2016; Chantepie et al., 2016). L'élevage en captivité, favorisant notamment la survie des espèces à cycle de vie rapide (Tidière et al., 2016), peut permettre d'augmenter le taux de recrutement post-lâcher en contournant les étapes à haut risque du début du cycle de vie (Saunders et al., 2013). Lâcher des individus avant leur première année, au moment où ils ont, physiologiquement, les plus grandes chances de survie, pourrait être un avantage direct pour les programmes de renforcement en permettant d'étendre leur participation au recrutement de la population sur une période plus longue.

La littérature rapporte qu'avant 1935, les femelles hamsters pouvaient élever environ 25 petits par an (Surov et al., 2016). Bien que la méthode utilisée pour compter le nombre de petits surestimait probablement le nombre de jeunes produits par rapport aux approches actuelles (nombre moyen d'embryons compté chez des femelles mortes ou par palpation de femelles vivantes, comparativement au nombre de jeunes sevrés), un lien a été établi entre les

modifications du paysage ou le réchauffement climatique et la réduction progressive du nombre de petits, en particulier dans les pays d'Europe de l'Ouest. Plusieurs études de terrain ont montré que les femelles n'élevaient plus que 5 à 6 petits par an (Franceschini-Zink and Millesi, 2008b ; Hufnagl et al., 2011 ; Albert, 2013). Surov et al. (2016) ont calculé qu'avec un succès reproducteur aussi faible, et en prenant en compte la mortalité juvénile, une femelle n'élève effectivement que 0,5 femelle pour la génération suivante. Au vu des résultats présentés dans le chapitre 2 et 3, les jeunes hamsters, et surtout ceux de trois mois, semblent présenter, après les lâchers qui ont eu lieu mi- et fin-juin, des taux de survie et de reproduction globalement similaires aux individus lâchés à un an. Dans leur habitat naturel, la phase d'accouplement commence avec la fin de l'hibernation et l'émergence des femelles en avril. Lorsque les lâchers sont tardifs (courant juin), les hamsters perdent l'opportunité de produire au moins une portée supplémentaire. Néanmoins, il est important de préciser qu'en avril, les champs présentent un couvert végétal minimal, ce qui limite leur accès à la nourriture et à une protection contre les prédateurs (Muskens et al., 2005). Par conséquent, un compromis peut être trouvé afin d'optimiser le potentiel reproductif des individus, tout en leur assurant l'accès à une source d'alimentation adéquate et à des habitats protecteurs. Une solution pour atteindre cet équilibre serait de manipuler la photopériode en captivité (Monecke et al., 2022). En modifiant artificiellement la photopériode, il est possible d'initier la reproduction en captivité plus tôt, ce qui peut permettre de relâcher des hamsters de moins de 3 mois à la fin du mois de mai. Ce moment stratégique pourrait correspondre au début de leur maturité sexuelle et à une période caractérisée par une grande disponibilité de diverses ressources alimentaires et à un couvert végétal adéquat. Il faut toutefois considérer que nous ne connaissons pas l'impact d'une photopériode artificielle sur l'ensemble des autres paramètres du cycle de vie *in natura* (et notamment sur leur phénologie ou sur l'hibernation – Monecke and Wollnik, 2005). Des études complémentaires seraient nécessaires pour évaluer le potentiel de ce protocole.

Finalement, relâcher une partie au moins des individus au cours de leur première année pourrait représenter une opportunité pour réduire les dépenses associées au renforcement des populations. Cela permettrait de minimiser la période pendant laquelle au moins une partie des individus doit être maintenue en captivité, ce qui réduirait les coûts liés à l'élevage et à l'entretien.

En outre, cette approche contribuerait à atténuer l'impact négatif de la captivité sur le comportement des hamsters.

III. Conclusions

Il est complexe d'évaluer avec précision l'efficacité des mesures de conservation mises en place pour le Hamster commun depuis les années 2000. En général, les études visant à mesurer l'impact réel de ces mesures ont tendance à sous-estimer considérablement les résultats, car elles ne prennent pas en considération ce qui se serait produit en leur absence (Hoffmann et al., 2015). Sans les efforts de renforcements mis en place depuis une vingtaine d'années, les populations de Hamsters commun de l'Ouest se seraient-elles éteintes ?

1. Le cas du hamster, révélateur de problématiques plus globales

L'élevage en captivité d'espèces à des fins de conservation, les translocations de conservation et les méthodes qui cherchent à améliorer la fitness post-lâcher ont un impact important sur les actions de conservation (Lloyd et al., 2019 ; Gross et al., 2023). Ces mesures sont maintenant largement répandues (Bowkett, 2009), mais en parallèle, un débat persiste sur les avantages et les inconvénients de l'approche de conservation *ex-situ*, en particulier sur les coûts financiers, les risques de transmission de maladies et l'impact de perte/dérive génétique possible (Fischer & Lindenmayer, 2000 ; Armstrong & Seddon, 2008 ; Gross et al., 2023).

En France et en Europe, la modification des pratiques agricoles, la fragmentation des paysages, et le changement climatique sont les facteurs identifiés comme majoritairement responsables du déclin du Hamster commun et de la biodiversité en général (Surov et al., 2016). Force est de constater que, bien que des efforts soient réalisés, ces menaces continuent de peser sur les espèces et les écosystèmes. A travers le monde, si les différentes stratégies de renforcement employées jouent effectivement un rôle essentiel dans les résultats des programmes de translocation à des fins de conservation (Gross et al., 2023), il faut toutefois considérer que, dans l'ensemble, les facteurs les plus importants contribuant à l'échec de ces translocations sont les causes du déclin initial de l'espèce (Bubac et al., 2019). Aujourd'hui, les résultats des translocations à l'échelle mondiale n'indiquent pas à échelle mondiale que les taux de réussite de

ces mesures aient augmenté au cours de la dernière décennie, et ce, malgré l'accroissement des connaissances et la diversité des techniques employées dans ce domaine (Bubac et al., 2019).

En tant qu'espèce parapluie, le Hamster commun sert de figure de proue pour un cortège d'autres espèces, inféodées aux prairies et aux plaines agricoles, dont le déclin, bien que documenté, ne fait pas encore l'objet de mesures de conservation de cette envergure. Notamment, cette distinction dans le choix des espèces ciblées est symptomatique des programmes de translocation qui sont plus souvent réalisés sur des mammifères terrestres que sur d'autres groupes taxonomiques (IPBES, 2019). Par exemple, en Europe, 68% des efforts de translocation dans un but de conservation se concentrent sur 3 espèces : le castor (*Castor fiber*), le bison (*Bison bonasus*) et le bouquetin (*Capra ibex* - Thévenin et al., 2019). De plus, bien que la plupart des espèces et des environnements menacés se trouvent dans les zones à fort potentiel biologique tels que les zones tropicales, la plupart des études sont menées dans des pays développés, principalement dans les régions tempérées (Resende et al., 2020). Les réintroductions sont fréquemment des démarches isolées qui ne sont pas élaborées de manière collaborative pour résoudre les enjeux mondiaux ou continentaux de la conservation, notamment en ce qui concerne la préservation des divers aspects de la biodiversité (Armstrong & Seddon, 2008 ; Thévenin et al., 2018).

Enfin, les changements climatiques auxquels nous sommes exposés et qui vont s'accroître dans les années à venir peuvent jouer un rôle plus important et additif aux autres facteurs directs et individuels d'origine anthropique. Faire le lien entre ces changements et leur(s) impact(s) sur les systèmes biologiques nécessite des études à long terme. Classiquement, l'agriculture conventionnelle a été visée comme le facteur principal responsable de la disparition du Hamster commun. Cependant, le fait que l'espèce ait décliné sur toute son aire de répartition, avec des paysages, des tailles de parcelles, des cultures principales et des techniques agricoles différentes, indique que d'autres causes de ce déclin ont certainement été sous-évaluées (Surov et al., 2016). Des recherches ont mis en évidence l'impact du déplacement vers l'est du gradient de climat océanique-continentale, entraînant une élévation des températures, notamment hivernales. Par exemple, historiquement, en Allemagne et dans l'est de la France, la neige recouvrait régulièrement le sol en hiver. Aujourd'hui, les sols sont saturés par d'énormes quantités de pluie, ce qui affecte l'isolation thermique des terriers et l'état de bonne conservation des réserves de nourriture qui y sont stockées avant l'hiver (Tissier et al., 2016 ; Surov et al., 2016). En Allemagne,

des hamsters sont de plus en plus signalés par les habitants comme étant actifs en surface en hiver, avec leur fourrure mouillée (Surov et al., 2016). L'impact plus marqué de ces changements climatiques sur les espèces qui hibernent a été documenté dans diverses régions du monde et pour différents taxons (Chmura et al., 2023).

Le changement climatique, conjugué aux activités anthropiques, exacerbe les menaces pesant sur les espèces. Afin que les mesures de préservation aient un impact significatif, il est essentiel qu'elles s'appliquent à différentes échelles et qu'elles établissent des critères de réussite aux échelles locale, régionale et mondiale (Robert et al., 2015). Néanmoins, l'application de critères universels ou des approximations, comme une taille minimale de la population, à des populations confrontées à diverses menaces dans des environnements variés pose un défi majeur en raison de la complexité et des risques associés à l'utilisation de protocoles similaires pour des taxons très différents (Flather et al., 2011).

L'une des limitations de la translocation pour la conservation réside dans la difficulté à définir le succès de ces programmes (Robert et al., 2015). Bien que l'objectif principal soit d'établir des populations viables après l'arrêt des mesures (IUCN/CSE, 2013), il n'existe pas de cadre conceptuel ni de critères universellement acceptés pour évaluer cette viabilité. Pour le Hamster commun en Alsace, une population stable a été estimée à 1500 individus adultes au printemps sur un habitat connecté de 600 hectares (Kaiser, 2005), ce minimum n'incluant pas de valeur temporelle.

Une autre préoccupation concerne la contradiction apparente entre la conservation des espèces et la dynamique évolutive. La conservation est souvent basée sur une perception statique des espèces, alors qu'en réalité, elles sont en constante évolution. Les arguments en faveur de la conservation des espèces en se basant sur l'idée de leur extinction irréversible sont critiqués pour leur approche fixiste, car ils négligent la diversité génétique au sein des espèces et le fait que les modifications de cette diversité soit un élément de l'évolution. Finalement, ces considérations soulignent la nécessité d'adopter une approche plus interdisciplinaire et dépassant les catégories taxonomiques pour définir les futures stratégies de conservation (Robert et al., 2015).

2. La conservation *ex-situ* et les translocations de conservation

Le monde traverse actuellement une crise majeure de la biodiversité et la gestion des espèces et des écosystèmes menacés devient de plus en plus indispensable pour prévenir son érosion (Brondízio et al., 2019). Face à la 6ème extinction que nous connaissons aujourd'hui et à la dégradation des écosystèmes, de plus en plus de mesures de conservation sont contraintes de se faire *ex-situ* (Pritchard et al., 2012). Souvent, les gestionnaires de la conservation des espèces menacées sont confrontés à une incertitude importante concernant leur stratégie de conservation (Canessa et al., 2019). Les espèces les plus menacées ont généralement des populations isolées et de très petites tailles, ce qui réduit la capacité à tester de nouvelles techniques de conservation et rend difficile la détermination des mesures de gestion les plus efficaces (Hernandez, Graham, Master, & Albert, 2006). La petite taille des populations d'espèces menacées renforce également la peur de l'échec, ce qui peut entraver d'avantage la prise de décision en matière de conservation (Meek et al., 2015). Néanmoins, la biologie de la conservation étant souvent décrite comme une science d'urgence, il est souvent nécessaire pour les gestionnaires d'espèces menacées de prendre des mesures face à cette incertitude, ce qui signifie que les décisions doivent être prises avec des informations limitées, dans des délais serrés et avec des ressources restreintes (Buxton et al., 2020 ; Pritchard et al., 2021).

« Le but de la biologie de la conservation n'est pas seulement d'aboutir à de nouvelles connaissances mais d'utiliser ces connaissances pour protéger la biodiversité. Une perspective large, ouverte et réfléchie est nécessaire pour créer et mettre en œuvre des programmes efficaces de conservation » Primack et al., 2012

Ce travail de thèse m'a conduit à m'interroger sur la nécessité de renforcer les populations de hamster dans le milieu si artificialisé qu'est la plaine agricole alsacienne. Cette interrogation est d'ailleurs régulièrement revenue, la question : « pourquoi protéger le hamster ? » sous-entendant souvent une interrogation quant à « l'utilité » de l'espèce, pour l'Homme ou même son écosystème. Nous avons sans doute besoin d'attribuer et de comprendre la 'valeur' des espèces pour décréter lesquelles méritent nos efforts et notre investissement. Si la réponse en ce qui concerne le hamster est relativement directe : « sa protection contribue à préserver l'ensemble de la biodiversité partageant son habitat, en utilisant cette espèce charismatique comme porte-étendard », ces questionnements anthropocentrés reviennent sur les concepts de

valeurs intra- ou extrinsèque attribués à la biodiversité et aux unités qui la compose. La biologie de la conservation est un domaine scientifique pluridisciplinaire qui regroupe des aspects biologiques, écologiques, éthiques, sociaux, culturels, politiques, économiques et philosophiques. Quels que soient les concepts choisis pour motiver les sociétés humaines à mettre en œuvre des actions de conservation, il est essentiel de rappeler notre interconnexion avec l'ensemble de la biodiversité en tant qu'espèce. Les défis qui pèsent sur la biodiversité sont aussi les nôtres, et notre responsabilité envers elle est inextricable de notre propre bien-être et de notre avenir sur cette planète.

BIBLIOGRAPHIE

A

- Apfelbach, R., Blanchard, C. D., Blanchard, R. J., Hayes, R. A., & McGregor, I. S. (2005). The effects of predator odors in mammalian prey species: A review of field and laboratory studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29(8), 1123–1144. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2005.05.005>
- Aars, J., & Ims, R. A. (2002). Intrinsic and Climatic Determinants of Population Demography: The Winter Dynamics of Tundra Voles. *Ecology*, 83(12), 3449. <https://doi.org/10.2307/3072093>
- Adaniya, C. H., Wellman, C. L., Demas, G. E., & Cusick, J. A. (2021). The ontogeny of personality: Repeatability of social and escape behaviors across developmental stages in Siberian hamsters (*Phodopus sungorus*). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 335(6), 0–2. <https://doi.org/10.1002/jez.2499>
- Alberts, J. R., & Harshaw, C. (2014). Behavioral Development and Ontogenetic Adaptation. *Animal Behavior: How and Why Animals Do the Things They Do*, 1(January), 289–324.
- Armstrong, D. P., & Reynolds, M. H. (2012). Modelling Reintroduced Populations: The State of the Art and Future Directions. In *Reintroduction Biology: Integrating Science and Management*. <https://doi.org/10.1002/9781444355833.ch6>
- Armstrong, D. P., & Seddon, P. J. (2008). Directions in reintroduction biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(1), 20–25. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.003>
- Armstrong, D. P., Le Coeur, C., Thorne, J. M., Panfylova, J., Lovegrove, T. G., Frost, P. G. H., & Ewen, J. G. (2017). Using Bayesian mark-recapture modelling to quantify the strength and duration of post-release effects in reintroduced populations. *Biological Conservation*, 215, 39–45. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.08.033>
- Arrhenius, S. (1895). On the Influence of Carbonic Acid in the Air Upon the Temperature of the Ground. Royal Swedish Academy of Sciences. *Philosophical Magazine and Journal of Science*. S5, V1, p237-276.
- Ausband, D. E., & Foresman, K. R. (2007). Swift fox reintroductions on the Blackfeet Indian Reservation, Montana, USA. *Biological Conservation*, 136(3), 423–430. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.12.007>

B

- Balmford, A., Bond, W., Brook, B. W., Sodhi, N. S., Bradshaw, C. J. a, Brooks, T. M., Mittermeier, R. a, da Fonseca, G. a B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J. F., Mittermeier, C. G., Pilgrim, J. D., Rodrigues, A. S. L., Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J. P. W., ... Kuhn, T. S. (2013). Biodiversity indicators based on trends in conservation status: Strengths of the IUCN red list index. *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00410.x>
- Banaszek, A., Bogomolov, P., Feoktistova, N., La Haye, M., Monecke, S., Reiners, T. E., Rusin, M., Surov, A., Weinhold, U., & Ziomek, J. (2020). *Cricetus cricetus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020. The IUCN Red List of Threatened Species, 235, Annex IV. <https://doi.org/https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T5529A111875852.en>
- Batavia, C., & Nelson, M. P. (2017). For goodness sake! What is intrinsic value and why should we care? *Biological Conservation*, 209, 366–376. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.03.003>
- Batson, W. G., Gordon, I. J., Fletcher, D. B., & Manning, A. D. (2015). Translocation tactics: A framework to support the IUCN Guidelines for wildlife translocations and improve the quality of applied methods. *Journal of Applied Ecology*, 52(6), 1598–1607. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12498>
- Baumgart, G. (1996). Le hamster d'Europe (*Cricetus cricetus* L. 1758) en Alsace. Report for Office National de la Chasse, December 1996 (in French).
- Bell, A.M., McGhee, K.E., & Stein, L.R. (2016). Effects of mothers' and fathers' experience with predation risk on the behavioral development of their offspring in threespined sticklebacks. *Current Opinion in Behavioral Sciences* 7:28-32
- Benton, G. S. (1970). Carbon dioxide and its role in climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 67(2), 898–899. <https://doi.org/10.1073/pnas.67.2.898>
- Bergeron, P., Careau, V., Humphries, M. M., Réale, D., Speakman, J. R., & Garant, D. (2011). The energetic and oxidative costs of reproduction in a free-ranging rodent. *Functional Ecology*, 25(5), 1063–1071. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01868.x>
- Berger-Tal, O., Blumstein, D. T., & Swaisgood, R. R. (2020). Conservation translocations: a review of common difficulties and promising directions. *Animal Conservation*, 23(2), 121–131. <https://doi.org/10.1111/acv.12534>
- Berger-Tal, O., Blumstein, D. T., Carroll, S., Fisher, R. N., Mesnick, S. L., Owen, M. A., Saltz, D., St Claire, C. C., & Swaisgood, R. R. (2016). A systematic survey of the integration of animal behavior into conservation. *Conservation Biology*, 30(4), 744–753. <https://doi.org/10.1111/cobi.12654>

- Blanchard, R. J., Wall, P. M., & Blanchard, D. C. (2003). Problems in the study of rodent aggression. *Hormones and Behavior*, 44(3), 161–170. [https://doi.org/10.1016/S0018-506X\(03\)00127-2](https://doi.org/10.1016/S0018-506X(03)00127-2)
- Blumstein, D. T., Letnic, M., & Moseby, K. E. (2019). In situ predator conditioning of naive prey prior to reintroduction. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 374, Issue 1781). Royal Society Publishing. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0058>
- Blumstein, D. T., Mari, M., Daniel, J. C., Ardron, J. G., Griffin, A. S., & Evans, C. S. (2002). Olfactory predator recognition: Wallabies may have to learn to be wary. *Animal Conservation*, 5(2), 87–93. <https://doi.org/10.1017/S1367943002002123>
- Bolnick, D.I., Svanback, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulse, C.D., & Forister, M.L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am. Nat.* 161, 1–28
- Bombieri, G., Penteriani, V., Delgado, M. del M., Groff, C., Pedrotti, L., & Jerina, K. (2021). Towards understanding bold behaviour of large carnivores: the case of brown bears in human-modified landscapes. *Animal Conservation*, 24(5), 783–797. <https://doi.org/10.1111/acv.12680>
- Bowkett, A. E. (2009). Recent Captive-Breeding Proposals and the Return of the Ark Concept to Global Species Conservation. *Conservation Biology*, 23(3), 773–776. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01157.x>
- Bremner-Harrison, S., Prodohl, P. A., & Elwood, R. W. (2004). Behavioural trait assessment as a release criterion: Boldness predicts early death in a reintroduction programme of captive-bred swift fox (*Vulpes velox*). *Animal Conservation*, 7(3), 313–320. <https://doi.org/10.1017/S1367943004001490>
- Brondízio, E. S., Settele, J., Díaz, S., & Ngo, H. T. (2019). IPBES (2019): Global assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. In IPBES secretariat, Bonn, Germany. <https://ipbes.net/global-assessment%0Ahttps://ipbes.net/global-assessment-report-biodiversity-ecosystem-services>
- Bryant, E. H., & Reed, D. H. (1999). Fitness decline under relaxed selection in captive populations. *Conservation Biology*, 13(3), 665–669. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97518.x>
- Bubac, C. M., Johnson, A. C., Fox, J. A., & Cullingham, C. I. (2019). Conservation translocations and post-release monitoring: Identifying trends in failures, biases, and challenges from around the world. *Biological Conservation*, 238(August), 108239. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108239>
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 23–35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>

Butchart, S. H. M. (2010). Global Biodiversity : Indicators of Recent Declines. *Science*, 328(28 May), 1164–1168. <https://doi.org/10.1126/science.1187512>

Buxton, R. T., Avery-Gomm, S., Lin, H.-Y., Smith, P. A., Cooke, S. J., & Bennett, J. R. (2020). Half of resources in threatened species conservation plans are allocated to research and monitoring. *Nature Communications*, 11, 4668.

C

Cabezas, S., Calvete, C., & Moreno, S. (2011). Survival of translocated wild rabbits: Importance of habitat, physiological and immune condition. *Animal Conservation*, 14(6), 665–675. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2011.00472.x>

Cabrera, D., Nilsson, J. R., & Griffen, B. D. (2021). The development of animal personality across ontogeny: a cross-species review. *Animal Behaviour*, 173, 137–144. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.01.003>

Camp, M. J., Rachlow, J. L., Woods, B. A., Johnson, T. R., & Shipley, L. A. (2012). When to Run and When to Hide: The Influence of Concealment, Visibility, and Proximity to Refugia on Perceptions of Risk. *Ethology*, 118(10), 1010–1017. <https://doi.org/10.1111/eth.12000>

Canessa, S., Taylor, G., Clarke, R. H., Ingwersen, D., Vandersteen, J., & Ewen, J. G. (2019). Risk aversion and uncertainty create a conundrum for planning recovery of a critically endangered species. *Conservation Science and Practice*, 2(2), 1–10. <https://doi.org/10.1111/csp2.138>

Capber, F. (2011). Intra-peritoneal radio-transmitters implants in European hamsters (*Cricetus cricetus*). In: Proceedings of the 18th Meeting of the International Hamster Workgroup, Strasbourg, France, pp. 28–32.

Careau, V., Bergeron, P., Garant, D., Réale, D., Speakman, J. R., & Humphries, M. M. (2013). The energetic and survival costs of growth in free-ranging chipmunks. *Oecologia*, 171(1), 11–23. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2385-x>

Caro, T., Rowe, Z., Berger, J., Wholey, P., & Dobson, A. (2022). An inconvenient misconception: Climate change is not the principal driver of biodiversity loss. *Conservation Letters*, 15(3), 1–6. <https://doi.org/10.1111/conl.12868>

Carrete, M., & Tella, J. L. (2015). Rapid loss of antipredatory behaviour in captive-bred birds is linked to current avian invasions. *Scientific Reports*, 5(December), 1–8. <https://doi.org/10.1038/srep18274>

- Carthey, A. J. R., & Blumstein, D. T. (2018). Predicting Predator Recognition in a Changing World. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 33, Issue 2, pp. 106–115). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.10.009>
- Ceballos, G. & Ehrlich, P. R. (2018). The misunderstood sixth mass extinction. *Science* 360(6393), 1080–1081.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R. & Raven, P. H. (2020). Vertebrates on the brink as indicators of biological annihilation and the sixth mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117(24), 13596– 13602.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5), 9–13. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chaigne, A., Tissier, M., Hahold, C., Eidenschenck, J., & Ulrich, B. (2015). Le Grand hamster (*Cricetus cricetus*) en Alsace , quel devenir ? *Bourgogne Nature - Les Mammifères Sauvages, Recolonisation et Réémergence*, 312–322.
- Champagnon, J., Elmberg, J., Guillemain, M., Gauthier-clerc, M., & Lebreton, J. (2012). Conspecifics can be aliens too : A review of effects of restocking practices in vertebrates. *Journal for Nature Conservation*, 20(4), 231–241. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.02.002>
- Chanteapie, S., Teplitsky, C., Pavard, S., Sarrazin, F., Descaves, B., Lecuyer, P., & Robert, A. (2016). Age-related variation and temporal patterns in the survival of a long-lived scavenger. *Oikos*, 125(2), 167–178.
- Chettri, N., Dulloo, E., Hendry, A., Gabrielyan, B., Gutt, J., Jacob, U., Keskin, E., Niamir, A., & Öztürk, B. (2019). Chapter 2.2 Status and Trends – Nature. In : *The global assessment report on biodiversity and ecosystem services*. In Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (Vol. 45, Issue 3). <https://zenodo.org/record/3553579#.YfmYTerMI2w>
- Chmura, H. E., Duncan, C., Burrell, G., Barnes, B. M., Buck, C. L., & Williams, C. T. (2023). Climate change is altering the physiology and phenology of an arctic hibernator. *Science (New York, N.Y.)*, 380(6647), 846–849. <https://doi.org/10.1126/science.adf5341>
- Coulson, T., Catchpole, E. A., Albon, S. D., Morgan, B. J. T., Pemberton, J. M., Clutton-Brock, T. H., Crawley, M. J., & Grenfell, B. T. (2001). Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science*, 292(5521), 1528–1531. <https://doi.org/10.1126/science.292.5521.1528>

- Courtney, S. K., Munn, A. J., & Byrne, P. G. (2017). Effects of captivity on house mice behaviour in a novel environment : Implications for conservation practices. *Applied Animal Behaviour Science*, 189, 98–106. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2017.01.007>
- Crates, R., Stojanovic, D., & Heinsohn, R. (2023). The phenotypic costs of captivity. *Biological Reviews*, 98(2), 434–449. <https://doi.org/10.1111/brv.12913>
- Crutzen, P. J., & Stoermer, E. F. (2000). The 'Anthropocene'. *Global Change NewsLetter*, 41, 17–18. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.10614-1>
- Curio, E. (1993). Proximate and Developmental Aspects of Antipredator Behavior. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 22, Issue C). [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60407-6](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60407-6)

D

- Dammhahn, M., Dingemanse, N.J., Niemelä, P.T. & Réale, D. (2018). Pace-of-life syndromes: a framework for the adaptive integration of behaviour, physiology and life history. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 72, 62.
- De Azevedo, C. S., & Young, R. J. (2006). Do captive-born greater rheas *Rhea americana* Linnaeus (Rheiformes, Rheidae) remember antipredator training? *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(1), 194–201. <https://doi.org/10.1590/s0101-81752006000100011>
- De Faria, C. M., de Souza Sá, F., Lovenstain Costa, D. D., da Silva, M. M., da Silva, B. C., Young, R. J., & de Azevedo, C. S. (2020). Captive-born collared peccaries learning about their predators: Lessons learnt but not remembered. *Behavioural Processes*, 171(December 2019), 104031. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.104031>
- De Milliano, J., Di Stefano, J., Courtney, P., Temple-smith, P., & Coulson, G. (2016). Soft-release versus hard-release for reintroduction of an endangered species : an experimental comparison using eastern barred bandicoots (*Perameles gunnii*). *Wildlife Research*, 43, 1–12.
- De Vos, J. M., Joppa, L. N., Gittleman, J. L., Stephens, P. R., & Pimm, S. L. (2015). Estimating the normal background rate of species extinction. *Conservation Biology*, 29(2), 452–462. <https://doi.org/10.1111/cobi.12380>
- DeGregorio, B. A., Sperry, J. H., Tuberville, T. D., & Weatherhead, P. J. (2017). Translocating ratsnakes – does enrichment offset negative effects of time in captivity? *Wildlife Research*, 44(5), 438–448.
- Delville, Y., David, J. T., Taravosh – Lahn, K., & Womnack, J. C. (2003). Stress and the development of agonistic behavior on golden hamsters. *Hormones and Behavior*, 44, 263–270.
- Diamond, J. M. (1987). Extant unless proven extinct? Or, extinct unless proven extant? *Conservation Biology* 1, 77–79.

- Doxa, A., Bas, Y., Paracchini, M. L., Pointereau, P., Terres, J. M., & Jiguet, F. (2010). Low-intensity agriculture increases farmland bird abundances in France. *Journal of Applied Ecology*, 47(6), 1348–1356. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01869.x>
- Durant, S. M., Mitchell, N., Groom, R., Pettoirelli, N., Ipavec, A., Jacobson, A. P., Woodroffe, R., Böhm, M., Hunter, L. T. B., Becker, M. S., Broekhuis, F., Bashir, S., Andresen, L., Aschenborn, O., Beddiaf, M., Belbachir, F., Belbachir-Bazi, A., Berbash, A., De Matos Machado, I. B., ... Young-Overton, K. (2017). The global decline of cheetah *Acinonyx jubatus* and what it means for conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(3), 528–533. <https://doi.org/10.1073/pnas.1611122114>
- Duriez, O., Sforzi, A., Triay Bagur, R., Robert, A., Sarrazin, F., & Monti, F. (2022). Boldness cannot save osprey in its Mediterranean ecosystem: A reply to Martinez-Abraín et al. *Biological Conservation*, 272(June), 109640. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109640>

F

- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2000). An assessment of the published results of animal relocations. *Biological Conservation*, 96, 1–11.
- Fisher, J. A., & Brown, K. (2015). Reprint of ‘Ecosystem services concepts and approaches in conservation: Just a rhetorical tool?’ *Ecological Economics*, 117, 261–269. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2014.12.009>
- Flather, C.H., Hayward, G.D., Beissinger, S.R. & Stephens, P.A. (2011). Minimum viable populations: is there a ‘magic number’ for conservation practitioners? *Trends Ecol. Evol.* 26, 307–316.
- Flatt, T. (2012). A new definition of aging? *Frontiers in Genetics*, 3(AUG), 1–2. <https://doi.org/10.3389/fgene.2012.00148>
- Foot, E. (1856). Circumstances affecting the heat of the sun’s rays. *American Journal of Science and Arts*, 22(November), 382–383.
- Forslund, P., & Pärt, T. (1995). Age and reproduction in birds - hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(9), 374–378. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89141-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89141-7)
- Fortun-Lamothe, L., Prunier, A., Bolet, G., & Lebas, F. (1999). Physiological mechanisms involved in the effects of concurrent pregnancy and lactation on foetal growth and mortality in the rabbit. *Livestock Production Science*, 60(2–3), 229–241. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(99\)00096-2](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(99)00096-2)
- Franceschini-Zink, C., & Milesi, E. (2008). Reproductive performance in female common hamsters. *Zoology*, 111(1), 76–83. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2007.05.001>

Frankham, R., Ballou, J.D., & Briscoe, D.A. (2002). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Friard, O., & Gamba, M. (2016). BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(11), 1325–1330. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584>

G

Giplin, M. E., & Soulé, M. E. (1986). Minimum viable populations: processes of species extinctions. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 19–34.

Górecki, A., & Grygielska, M. (1975). Consumption and utilization of natural foods by the common hamster. *Acta Theriologica*, 20(18), 237–246. <https://doi.org/10.4098/at.arch.75-20>

Griesser, M., & Suzuki, T. N. (2017). Naive Juveniles Are More Likely to Become Breeders after Witnessing Predator Mobbing. *The American Naturalist*, 189(1), 58–66. <https://doi.org/10.5061/dryad.50m10>

Griffin, A. S., Blumstein, D. T., & Evans, C. S. (2000). Training Captive-Bred or Translocated Animals to Avoid Predators. *Conservation Biology*, 14(5), 1317–1326.

Griffith, B., Scott, J. M., Carpenter, J. W., & Reed, C. (1989). Translocation as a species conservation tool: Status and strategy. *Science*, 245(4917), 477–480. <https://doi.org/10.1126/science.245.4917.477>

Gross, I. P., Wilson, A. E., & Wolak, M. E. (2023). The fitness consequences of wildlife conservation translocations: a meta-analysis. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2023.01.14.524021>

Groeber, C. E., Reid-wainscoat, E. E., Fox, S., Belov, K., Shier, D. M., Hogg, C. J., & Pemberton, D. (2017). Increasing generations in captivity is associated with increased vulnerability of Tasmanian devils to vehicle strike following release to the wild. *Scientific Reports*, April, 1–7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02273-3>

H

Hardouin, L. A., Robert, A., Nevoux, M., Gimenez, O., Lacroix, F., & Hingrat, Y. (2014). Meteorological conditions influence short-term survival and dispersal in a reinforced bird population. *Journal of Applied Ecology*, 51(6), 1494–1503. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12302>

Harpenslager, S. F., La Haye, M. J. J., Van Kats, R. J. M., & Müskens, G. J. D. M. (2011). Reproduction of the female Common hamster (*Cricetus cricetus*) in Limburg, the Netherlands. *Saugetierkundliche Informationen*, June 8, 131–138.

- Heisler, L. M., Somers, C. M., & Poulin, R. G. (2014). Rodent populations on the northern Great Plains respond to weather variation at a landscape scale. *Journal of Mammalogy*, 95(1), 82–90. <https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-115.1>
- Henschel, P., Coad, L., Burton, C., Chataigner, B., Dunn, A., MacDonald, D., Saidu, Y., & Hunter, L. T. B. (2014). The lion in West Africa is critically endangered. *PLoS ONE*, 9(1), 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083500>
- Hernandez, P.A., Graham, C.H., Master, L.L., & Albert, D.L. (2006). The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29.5 : 773-785. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x>
- Hoffmann, M., Duckworth, J. W., Holmes, K., Mallon, D. P., Rodrigues, A. S. L., & Stuart, S. N. (2015). The difference conservation makes to extinction risk of the world’s ungulates. *Conservation Biology*, 29(5), 1303–1313. <https://doi.org/10.1111/cobi.12519>
- Hu, J. Y., Hao, Z. Q., Frantz, L., Wu, S. F., Chen, W., Jiang, Y. F., Wu, H., Kuang, W. M., Li, H., Zhang, Y. P., & Yu, L. (2020). Genomic consequences of population decline in critically endangered pangolins and their demographic histories. *National Science Review*, 7(4), 798–814. <https://doi.org/10.1093/NSR/NWAA031>
- Hufnagl, S., Franceschini-Zink, C., & Millesi, E. (2011). Seasonal constraints and reproductive performance in female Common hamsters (*Cricetus cricetus*). *Mammalian Biology*, 76(2), 124–128. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.07.004>

I

- IUCN. (2023). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. <https://www.iucnredlist.org>.
- IUCN/Species Survival Commission. (2013). Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations. Version 1.0. In Gland, Switzerland: Vol. viii. www.iucnsscrg.org

J

- Jackson, C. L., Schuster, R., & Arcese, P. (2016). Release date influences first-year site fidelity and survival in captive-bred Vancouver Island marmots. *Ecosphere*, 7(5), 1–16. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1314>
- Javůrková, V., Šizling, A. L., Kreisinger, J., & Albrecht, T. (2012). An alternative theoretical approach to escape decision-making: The role of visual cues. *PLoS ONE*, 7(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032522>

- Jolly, C. J., Webb, J. K., & Phillips, B. L. (2018). The perils of paradise: An endangered species conserved on an island loses antipredator behaviours within 13 generations. *Biology Letters*, 14(6), 1–4. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0222>
- Jolly, C. J., Webb, J. K., Gillespie, G. R., & Phillips, B. L. (2020). Training fails to elicit behavioral change in a marsupial suffering evolutionary loss of antipredator behaviors. *Journal of Mammalogy*, 101(4), 1108–1116. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa060>
- Jones, O. R., Gaillard, J. M., Tuljapurkar, S., Alho, J. S., Armitage, K. B., Becker, P. H., Bize, P., Brommer, J., Charmantier, A., Charpentier, M., Clutton-Brock, T., Dobson, F. S., Festa-Bianchet, M., Gustafsson, L., Jensen, H., Jones, C. G., Lillandt, B. G., McCleery, R., Merilä, J., ... Coulson, T. (2008). Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecology Letters*, 11(7), 664–673. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01187.x>

K

- Kaim, I., Hędrzak, M., & Ziewacz, Ł. (2014). Daily activity pattern of the common hamster (*Cricetus cricetus*) at two localities situated in urban and rural areas. *Zoologica Poloniae*, 58(3–4), 59–69. <https://doi.org/10.2478/zoop-2013-0005>
- Karplus, I., & Algom, D. (1981). Visual Cues for Predator Face Recognition by Reef Fishes. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 55(4), 343–364. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1981.tb01277.x>
- Kayser, A., Weinhold, U., & Stubbe, M. (2003). Mortality factors of the common hamster *Cricetus cricetus* at two sites in Germany. *Acta Theriologica*, 48(1), 47–57. <https://doi.org/10.1007/BF03194265>
- Kayser, A. (2004). Contemplation about Minimum Viable Population Size in Common Hamsters. In , 113. Strasbourg: ONCFS
- Kelly, G. M. (1977). Fisher (*Martes pennanti*) biology in the White Mountain National Forest and adjacent areas. Unpubl. Diss. Ph. D. thesis, Univ. Massachusetts, Amherst.
- Keulartz, J. (2015). Captivity for Conservation ? Zoos at a Crossroads. *Agric Environ Ethics*, 28, 335–351. <https://doi.org/10.1007/s10806-015-9537-z>
- Kindermann, T., Siemers, B. M., & Fendt, M. (2009). Innate or learned acoustic recognition of avian predators in rodents? *Journal of Experimental Biology*, 212(4), 506–513. <https://doi.org/10.1242/jeb.024174>
- Kletty, F. (2020). Thèse de doctorat : Alimentation du Grand hamster (*Cricetus cricetus*), effet sur sa biologie et liens avec les pratiques agricoles et la biodiversité. *Zoologie des vertébrés*. Université de Strasbourg, 2020. Français. ffNNT : 2020STRAJ084ff. fftel-03662403f

- Kletty, F., Pelé, M., Capber, F., & Habold, C. (2019). Are all conservation measures for endangered species legitimate ? Lines of thinking with the European hamster. *Frontiers. Front. Ecol. Evol.*, 14 December 2020. Sec. Conservation and Restoration Ecology. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.536937>
- Koehler, D. K., Reynolds, T. D., & Anderson, S. H. (1987). Radio-Transmitter Implants in 4 Species of Small Mammals. *The Journal of Wildlife Management*, 51(1), 105–108.
- Kolbert, E. (2014). *The Sixth Extinction. An Unnatural History*. In Bloomsbury Publishing PLC. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biochi.2015.03.025%0A>
- Komdeur, J. (1994). The effect of kinship on helping in the cooperative breeding Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 256(1345), 47–52. <https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0047>
- Kraus, C., Thomson, D. L., Künkele, J., & Trillmich, F. (2005). Living slow and dying young? Life-history strategy and age-specific survival rates in a precocial small mammal. *Journal of Animal Ecology*, 74(1), 171–180. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00910.x>
- Kryštufek, B., Hoffmann, I. E., Nedyalkov, N., Pozdnyakov, A., & Vohralík, V. (2020). *Cricetus cricetus* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species*, 52(988), 10–26. <https://doi.org/10.1093/mspecies/seaa001>

L

- La Haye, M. J. J., & Müskens, G. J. D. M. (2004). New information about the reproduction of hamsters and its consequences for model- studies New information about the reproduction of hamsters and its consequences for model-studies. Poster at the 12th International Hamster Congress. Strasbourg, France, October. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3814.3602>
- La Haye, M. J. J., Swinnen, K. R. R., Kuiters, A. T., Leirs, H., & Siepel, H. (2014). Modelling population dynamics of the Common hamster (*Cricetus cricetus*): Timing of harvest as a critical aspect in the conservation of a highly endangered rodent. *Biological Conservation*, 180, 53–61. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.09.035>
- La Haye, M. J. J., van Kats, R. J. M., Müskens, G. J. D. M., Hallmann, C. A., & Jongejans, E. (2020). Predation and survival in reintroduced populations of the Common hamster *Cricetus cricetus* in the Netherlands. *Mammalian Biology*, 100(6), 569–579. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00063-5>
- Laake, J., & Rexstad, E. (2015). RMark—an alternative approach to building linear models in MARK. In 'Program MARK: A Gentle Introduction, 14th edn'.(Eds E. Cooch and G. White). Appendix C."

- Lanz, B., Dietz, S., & Swanson, T. (2018). The Expansion of Modern Agriculture and Global Biodiversity Decline: An Integrated Assessment. *Ecological Economics*, 144(17), 260–277. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2017.07.018>
- Le Cœur, C., Chantepie, S., Pisanu, B., Chapuis, J. L., & Robert, A. (2016). Inter-annual and inter-individual variations in survival exhibit strong seasonality in a hibernating rodent. *Oecologia*, 181(3), 795–807. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3597-2>
- Lee, H., & Romero, J. (2023). IPCC, 2023. Climate Change: Synthesis Report Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>
- Liu, W., & Deng, K. (2022). Population Dynamics of Wild Mongolian Gerbils: Quadratic Temperature Effects on Survival and Density-Dependent Effects on Recruitment. *Diversity*, 14(586), 1–14. <https://doi.org/10.3390/d14080586>
- Lloyd, N. A., Hostetter, N. J., Jackson, C. L., Converse, S. J., & Moehrensclager, A. (2019). Future directions to escalate benefits of the stepping-stone approach for conservation translocations. *Animal Conservation*, 22(2), 122–123. <https://doi.org/10.1111/acv.12506>
- Lloyd, N. A., Hostetter, N. J., Jackson, C. L., Converse, S. J., & Moehrensclager, A. (2019). Optimizing release strategies: a stepping-stone approach to reintroduction. *Animal Conservation*, 22(2), 105–115. <https://doi.org/10.1111/acv.12448>
- Lopes, A. R. S., Rocha, M. S., Junior, M. G. J., Mesquita, W. U., Silva, G. G. G. R., Vilela, D. A. R., & Azevedo, C. S. (2017). The influence of anti-predator training, personality and sex in the behavior, dispersion and survival rates of translocated captive-raised parrots. *Global Ecology and Conservation*, 11, 146–157. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.05.001>
- Losinger, I., Catusse, M., Wencel, M.-C., & Migot, P. (2004). Bilan du premier plan de conservation du grand hamster établi pour la période 2000-2004. *ONCFS Rapport Scientifique - Dynamique et Gestion Des Populations*, 50–53.
- Lutz, C.K., Novak, M.A., 2005. Environmental enrichment for nonhuman primates: theory and application. *ILAR News* 46, 178–191.

M

- Mace, G. M., Collar, N. J., Gaston, K. J., Hilton-Taylor, C., Akçakaya, H. R., Leader-Williams, N., Milner-Gulland, E. J., & Stuart, S. N. (2008). Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying

- threatened species. *Conservation Biology*, 22(6), 1424–1442. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01044.x>
- Maguire, L. A., & Justus, J. (2008). Why intrinsic value is a poor basis for conservation decisions. *BioScience*, 58(10), 910–911. <https://doi.org/10.1641/B581002>
- Martínez-Abraín, A., Quevedo, M., & Serrano, D. (2022). Translocation in relict shy-selected animal populations: Program success versus prevention of wildlife-human conflict. *Biological Conservation*, 268(February 2021), 109519. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109519>
- Martínez-Gómez, M., Juárez, M., Distel, H., & Hudson, R. (2004). Overlapping litters and reproductive performance in the domestic rabbit. *Physiol. Behav.* 82, 629–636.
- Masson-Pévet, M., Naimi, F., Canguilhem, B., Saboureau, M., Bonn, D., & Pevet, P. (1994). Are the annual reproductive and body weight rhythms in the male European hamster (*Cricetus cricetus*) dependent upon a photoperiodically entrained circannual clock? *Journal of Pineal Research*, 17(4), 151–163. <https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.1994.tb00127.x>
- Mathews, F., Orros, M., McLaren, G., Gelling, M., & Foster, R. (2005). Keeping fit on the ark: Assessing the suitability of captive-bred animals for release. *Biological Conservation*, 121(4), 569–577. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.06.007>
- McCleery, R., Hostetler, J. A., & Oli, M. K. (2014). Better off in the wild ? Evaluating a captive breeding and release program for the recovery of an endangered rodent. *Biological Conservation*, 169, 198–205. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.026>
- McDougall, P. T., Réale, D., Sol, D., & Reader, S. M. (2005). Wildlife conservation and animal temperament: Causes and consequences of evolutionary change for captive, reintroduced, and wild populations. *Animal Conservation*, 9(1), 39–48. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2005.00004.x>
- McNeely, J. A., Miller, K. R., Reid, W. V., Mittermeier, R. A., & Werner, T. B. (1990). Conserving the world's biological diversity. International Union for conservation of nature and natural resources. Gland, Switzerland : IUCN ; Washington, DC : WRI, Conservation International, WWF-US, World Bank.
- McPhee, M. E., & Silverman, E. D. (2004). Increased Behavioral Variation and the Calculation of Release Numbers for Reintroduction Programs. *Conservation Biology*, 18(3), 705–715.
- McPhee, M. E. (2003). Generations in captivity increases behavioral variance : considerations for captive breeding and reintroduction programs. *Biological Conservation*, 115, 71–77. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00095-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00095-8)

- McPhee, M. E., & McPhee, N. F. (2012). Relaxed selection and environmental change decrease reintroduction success in simulated populations. *Animal Conservation*, 15(3), 274–282. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2011.00512.x>
- McPhee, M. E., & Carlstead, K. (2010). Effects of captivity on the behavior of wild mammals. *Wild mammals in captivity 2* : 303-13.
- Meek, M. H., Wells, C., Tomalty, K. M., Ashander, J., Cole, E. M., Gille, D. A., Putman, B. J., Rose, J. P., Savoca, M. S., Yamane, L., Hull, J. M., Rogers, D. L., Rosenblum, E. B., Shogren, J. F., Swaisgood, R. R., & May, B. (2015). Fear of failure in conservation: The problem and potential solutions to aid conservation of extremely small populations. *Biological Conservation*, 184, 209–217. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.025>
- Merritt, J. F., Lima, M., Merritt, F. B., Lima, J. F., & Bozinovic, M. (2001). Seasonal regulation in fluctuating small mammal populations: feedback structure and climate. *OIKOS*, 94(3), 505–514. www.cru.uea.ac.uk/cru/data/nao.htm
- Method. *Journal of Human, Earth, and Future*, 2(4), 371–381. <https://doi.org/10.28991/HEF-2021-02-04-05>
- Mezrai, N., Arduini, L., Dickel, L., Chiao, C. C., & Darmaillacq, A. S. (2020). Awareness of danger inside the egg: Evidence of innate and learned predator recognition in cuttlefish embryos. *Learning and Behavior*, 48(4), 401–410. <https://doi.org/10.3758/s13420-020-00424-7>
- Miller, B., Biggins, D., Wemmer, C., Powell, R., Hanebury, L., Horn, D., & Vargas, A. (1990). Development of survival skills in captive-raised Siberian polecats (*Mustela eversmanni*) I : Locating prey. *Journal of Ethology*, 8(January), 89–94. <https://doi.org/10.1007/BF02350279>
- Mitchell, A. M., Wellicome, T. I., Brodie, D., & Cheng, K. M. (2011). Captive-reared burrowing owls show higher site-affinity, survival and reproductive performance when reintroduced using a soft-release. *Biological Conservation*, 144, 1382–1391. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.12.019>
- Moiron, M., Laskowski, K. L., & Niemelä, P. T. (2019). Individual differences in behaviour explain variation in survival: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 23(2), 399–408. <https://doi.org/10.1111/ele.13438>
- Monecke, S., & Wollnik, F. (2008). How to increase the reproductive success in European hamsters - shiftwork in the breeding colony. *Biosystematics and Ecology Series No.25*. Austrin Academy of Sciences Press, Vienna, Austria.
- Monecke, S., Bonn, D., Reibel-Foisset, S., & Pévet, P. (2011). Breeding Success in aged female European hamsters (*Cricetus cricetus*). *Säugetierkundliche Informationen*, June 2015, 121–129.

- Monecke, S., Kritschker, J., Müller, N., Stücker, C., Löhrmann, B., Thimm, S., Hirz, A., Chmela, C., & Stevens, M. (2022). Captive breeding of a circannual species – chronobiological chances and pitfalls. 29th International Hamster WorkGroup.
- Monti, F., Duriez, O., Dominici, J.-M., Sforzi, A., Robert, A., Fusani, L., Gremillet, D. (2018). The price of success: integrative long-term study reveals ecotourism impacts on a flagship species at a UNESCO site. *Anim. Conserv.* 21, 448–458. <https://doi.org/10.1111/acv.12407>.
- Moseby, K. E., Hill, B. M., & Lavery, T. H. (2014). Tailoring release protocols to individual species and sites: One size does not fit all. *PLoS ONE*, 9(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099753>
- Moseby, K. E., Read, J. L., Paton, D. C., Copley, P., Hill, B. M., & Crisp, H. A. (2011). Predation determines the outcome of 10 reintroduction attempts in arid South Australia. *Biological Conservation*, 144(12), 2863–2872. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.08.003>
- Müsken, G., La Haye, M., & Van Kats, R. (2005). Reestablishment of a viable network-population of the Common hamster in south-Limburg, The Netherlands: Impact of crop management and survival strips on burrow distribution in the release sites. 59–62.

N

- Naqibzadeh, A., Sarhangzadeh, J., Sotoudeh, A., Mashkour, M., & Thomalsky, J. (2021). Habitat Suitability Modeling for Wildlife Management Objectives by Using Maximum Entropy. *Method. J Human, Earth and Futur*, 2(4), 371-381. <http://dx.doi.org/10.28991/HEF-2021-02-04-05>
- Nechay, G. (2000). Status of Hamsters: *Cricetus cricetus*, *Cricetus migratorius*, *Mesocricetus Newtonianus* and other hamster species in Europe. – Nature and Environment Series, No. 106, Council of Europe publishing
- Norris, M. L., & Adams, C. E. (1981). Mating post partum and length of gestation in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Laboratory Animals*, 15, 189–192.
- Noss, R. F. (1991). Sustainability and wilderness. *Conservation biology*, 5(1), 120-122.
- NseAbasi, N. E., Edem, E. A. O., Eyoh, G. D., & Udo, M. D. (2014). Stress and animal welfare: an uneasy relationship. *European Journal of Research in Medical Sciences*, 2(1), 9–16. <http://www.idpublications.org/wp-content/uploads/2013/09/STRESS-AND-ANIMAL-WELFARE-AN-UNEASY-RELATIONSHIP>

O

- O'Brien, J. (2015). Saving the common hamster (*Cricetus cricetus*) from extinction in Alsace (France): Potential flagship conservation or an exercise in futility? *Hystrix, Ital. J. Mammal.*, 26(December). <https://doi.org/10.4404/hystrix-26.2-11230>
- OECD. (2019). Biodiversity : Finance and the Economic and Business Case for Action Annexes to the Report - Executive Summary and Synthesis (Issue May).
- Olive, A., & Jansen, K. (2017). The contribution of zoos and aquaria to Aichi Biodiversity Target 12: A case study of Canadian zoos. *Global Ecology and Conservation*, 10(2017), 103–113. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.01.009>

P

- Panfylova, J., Ewen, J. G., & Armstrong, D. P. (2019). Making structured decisions for reintroduced populations in the face of uncertainty. *Conservation Science and Practice*, 1(10), 1–9. <https://doi.org/10.1111/csp2.90>
- Patoka, J., Kalous, L., & Bartoš, L. (2019). Early ontogeny social deprivation modifies future agonistic behaviour in crayfish. *Scientific Reports*, 9(1), 1–5. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41333-8>
- Peckarsky, B. L., & Penton, M. A. (1988). Why Do Ephemerella Nymphs Scorpion Posture: A “Ghost of Predation Past”? *Oikos*, 53(2), 185. <https://doi.org/10.2307/3566061>
- Pluch, M., Siutz, C., & Millesi, E. (2014). Developmental patterns and body fat content of juvenile common hamsters (*Cricetus cricetus* L.). *Zoologica Poloniae*, 58(3–4), 71–85. <https://doi.org/10.2478/zoop-2013-0006>
- Polverino, G., Cigliano, C., Nakayama, S., & Mehner, T. (2016). Emergence and development of personality over the ontogeny of fish in absence of environmental stress factors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70, 2027–2037.
- Price, E.O. (1998). Behavioral genetics and the process of animal domestication. *Genetics and the behavior of domestic animals*. 31-66
- Primack, R. B., Sarrazin, F., & Lecomte, J. (2012). *Biologie de la conservation* (Vol. 102). Paris: Dunod.
- Pritchard, R. A., Kelly, E. L., Biggs, J. R., Everaardt, A. N., Loyn, R., Magrath, M. J. L., Menkhorst, P., Hogg, C. J., & Geary, W. L. (2021). Identifying cost-effective recovery actions for a critically endangered species. *Conservation Science and Practice*, 4(1), 1–10. <https://doi.org/10.1111/csp2.546>
- Promislow, D.E.L., & Harvey, P. H. (1990). Living Fast and Dying Young: A Comparative Analysis of Life History Variation among Mammals. *Journal of the Zoological Society of London*, 220, 417–437.
- Pullin, A. S. (2002). *Conservation biology*. Cambridge University Press.

R

- Rawat, U. S., & Agarwal, N. K. (2015). Biodiversity: Concept, threats and conservation. *Environment Conservation Journal*, 16(3), 19–28.
- Reading, R. P., Miller, B., & Shepherdson, D. (2013). The Value of Enrichment to Reintroduction Success. *Zoo Biology*, 32(November 2012), 332–341. <https://doi.org/10.1002/zoo.21054>
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., & Dingemanse, N.J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82: 291-318
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M.M., Bergeron, P., Careau, V. & Montiglio, P.-O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of- life syndrome concept at the population level. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, 365, 4051–4063.
- Resende, P. S., Viana-Junior, A. B., Young, R. J., & de Azevedo, C. S. (2021). What is better for animal conservation translocation programmes: Soft- or hard-release? A phylogenetic meta-analytical approach. *Journal of Applied Ecology*, 58(6), 1122–1132. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13873>
- Resende, P. S., Viana-junior, A. B., Young, R. J., & de Azevedo, C. S. (2020). A global review of animal translocation programs. *Animal Biodiversity and Conservation*, 43(2), 221–232. <https://doi.org/10.32800/abc.2020.43.0221>
- Riebe, C. J., & Wotjak, C. T. (2012). A Practical Guide to Evaluating Anxiety-Related Behavior in Rodents. In *TRP Channels in Drug Discovery - Volume II (Issue 332, pp. 167–194)*.
- Robert, A. (2009). Captive breeding genetics and reintroduction success. *Biological Conservation*, 142(12), 2915–2922. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.07.016>
- Robert, A., Colas, B., Guigon, I., Kerbiriou, C., Mihoub, J. B., Saint-Jalme, M., & Sarrazin, F. (2015). Defining reintroduction success using IUCN criteria for threatened species: A demographic assessment. *Animal Conservation*, 18(5), 397–406. <https://doi.org/10.1111/acv.12188>
- Robert, A., Fontaine, C., Veron, S., Monnet, A., Legrand, M., Clavel, J., Chantepie, S., Couvet, D., & Fontaine, B. (2017). Fixism and conservation science. *Conservation Biology*, 31(4), 781–788. <https://doi.org/10.1111/cobi.12876>
- Robert, A., Sarrazin, F., Couvet, D., & Legendre, S. (2004). Releasing adults versus young in reintroductions: Interactions between demography and genetics. *Conservation Biology*, 18(4), 1078–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00218.x>
- Roberts, J. L. (2023). *The Use of Behavior-based Management in Avian Conservation Translocations* (Doctoral dissertation, George Mason University).

- Robinson, J. G. (2006). Conservation biology and real-world conservation. *Conservation Biology*, 20(3), 658–669. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00469.x>
- Rowell, T. A. A. D., Magrath, M. J. L., & Magrath, R. D. (2020). Predator-awareness training in terrestrial vertebrates: Progress, problems and possibilities. *Biological Conservation*, 252(June), 108740. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108740>
- Ruf, T., & Geiser, F. (2015). Daily torpor and hibernation in birds and mammals. *Biological Reviews*, 90(3), 891–926. <https://doi.org/10.1111/brv.12137>

S

- Sarrazin, F. (2007). Introductory remarks. *Ecoscience*. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2007\)14](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14)
- Sarrazin, F., & Lecomte, J. (2016). Evolution in the Anthropocene. *Science*, 351(6276), 922–923.
- Sarrazin, F., & Legendre, S. (2000). Demographic Approach to Releasing Adults versus Young in Reintroductions. *Conservation Biology*, 14(2), 488–500.
- Saunders, S. P., Ong, T. W. Y., & Cuthbert, F. J. (2013). Auditory and visual threat recognition in captive-reared Great Lakes piping plovers (*Charadrius melodus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 144(3–4), 153–162. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2013.01.009>
- Seddon, P. J. (1999). Persistence without intervention : assessing success in wildlife. *Science*, 14(12), 5347.
- Seddon, P. J., Griffiths, C. J., Soorae, P. S., & Armstrong, D. P. (2014). Reversing defaunation: Restoring species in a changing world. *Science*, 345(6195), 406–412. <https://doi.org/10.1126/science.1251818>
- Sherman, P. W., & Morton, M. L. (1984). Demography of belding's Ground squirrels. *Ecology*, 65(5), 1617–1628. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/1939140>
- Shier, D. M. (2016). Manipulating animal behavior to ensure reintroduction success. *Conservation behavior: applying behavioral ecology to wildlife conservation and management* 21: 275.
- Shier, D. M., & Owings, D. H. (2006). Effects of predator training on behavior and post-release survival of captive prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). 2. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.03.020>
- Shier, D. M., & Owings, D. H. (2007). Effects of social learning on predator training and post-release survival in juvenile black-tailed prairie dogs, *Cynomys ludovicianus*. *Animal Behaviour*, 73, 567–577. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.09.009>
- Sinclair, A. R., Fryxell, J. M., & Caughley, G. (2014). *Wildlife ecology, conservation, and management*. John Wiley & Sons.

- Siutz, C., Valent, M., Ammann, V., Niebauer, A., & Millesi, E. (2018). Sex-specific effects of food supplementation on hibernation performance and reproductive timing in free-ranging common hamsters. *Scientific Reports*, 8(1), 38–42. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-31520-4>
- Smith, B. R., & Blumstein, D. T. (2008). Fitness consequences of personality: A meta-analysis. In *Behavioral Ecology* (Vol. 19, Issue 2, pp. 448–455). <https://doi.org/10.1093/beheco/arm144>
- Snyder, N. F. R., Derrickson, S. R., Beissinger, S. R., Wiley, J. W., Smith, T. B., Toone, W. D., & Miller, B. (1996). Limitations of Captive Breeding in Endangered Species Recovery. *Conservation Biology*, 10(2), 338–348.
- Soorae, P. S. (2021). Global conservation translocation perspectives : 2021. Case studies from around the globe. In IUCN SSC Conservation Translocation Specialist Group.
- Soulé, M. E. (1985). What is conservation biology? *BioScience*, 35(11), 391–404. <https://doi.org/10.11647/obp.0177.01>
- Speakman, J. R. (2008). The physiological costs of reproduction in small mammals. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 363, Issue 1490, pp. 375–398). Royal Society. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2145>
- Stoinski, T. S., & Beck, B. B. (2004). Changes in Locomotor and Foraging skills in Captive- Born, Reintroduced Golden Lion Tamarins (*Leontopithecus rosalia rosalia*). *American Journal of Primatology*, 62(October 2003), 1–13. <https://doi.org/10.1002/ajp.20002>
- Sturman, O., Germain, P. L., & Bohacek, J. (2018). Exploratory rearing: a context- and stress-sensitive behavior recorded in the open-field test. *Stress*, 21(5), 443–452. <https://doi.org/10.1080/10253890.2018.1438405>
- Surov, A. V., Zaytseva, E. A., Kuptsov, A. V., Katzman, E. A., Bogomolov, P. L., Sayan, A. S., Potashnikova, E. V., Tovpinetz, N. N., Kuznetsova, E. V., Tselarius, A. Y., & Feoktistova, N. Y. (2019). Circle of life: the common hamster (*Cricetus cricetus*) adaptations to the urban environment. *Integrative Zoology*, 14(4), 383–395. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12394>
- Surov, A., Banaszek, A., Bogomolov, P., Feoktistova, N., & Monecke, S. (2016). Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus*. *Endangered Species Research*, 31(1), 119–145. <https://doi.org/10.3354/esr00749>
- Swaigood, R. R. (2010). The conservation-welfare nexus in reintroduction programmes : A role for sensory ecology. *Animal Welfare*, 19, 125–137. <https://doi.org/10.1017/S096272860000138X>

- Swaisgood, R. R., Martin-Wintle, M. S., Owen, M. A., Zhou, X., & Zhang, H. (2018). Developmental stability of foraging behavior: evaluating suitability of captive giant pandas for translocation. *Animal Conservation*, 21(6), 474–482. <https://doi.org/10.1111/acv.12418>
- Swan, K. D., Lloyd, N. A., & Moehrensclager, A. (2018). Projecting further increases in conservation translocations: A Canadian case study. *Biological Conservation*, 228(October), 175–182. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.10.026>

T

- Teixeira, C. P., de Azevedo, C. S., Mendl, M., Cipreste, C. F., & Young, R. J. (2007). Revisiting translocation and reintroduction programmes: the importance of considering stress. In *Animal Behaviour* (Vol. 73, Issue 1, pp. 1–13). <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.06.002>
- Tetzlaff, S. J., Sperry, J. H., & DeGregorio, B. A. (2019). Effects of antipredator training, environmental enrichment, and soft release on wildlife translocations: A review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 236(May), 324–331. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.054>
- Thévenin, C., Morin, A., Kerbiriou, C., Sarrazin, F., & Robert, A. (2019). Heterogeneity in the allocation of reintroduction efforts among. *Biological Conservation*, 241((3)), 108346. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108346>
- Thévenin, C., Mouchet, M., Robert, A., Kerbiriou, C., & Sarrazin, F. (2018). Reintroductions of birds and mammals involve evolutionarily distinct species at the regional scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(13), 3404–3409. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714599115>
- Tidière, M., Gaillard, J. M., Berger, V., Müller, D. W. H., Lackey, L. B., Gimenez, O., Clauss, M., & Lemaître, J. F. (2016). Comparative analyses of longevity and senescence reveal variable survival benefits of living in zoos across mammals. *Scientific Reports*, 6(June), 1–7. <https://doi.org/10.1038/srep36361>
- Tissier, M. L., Bousquet, C. A. H., Fleitz, J., Chatelain, N., Hahold, C., & Handrich, Y. (2018). An anti-predation device to facilitate and secure the crossing of small mammals in motorway wildlife underpasses . (II) Validation with the European hamster under semi-natural conditions. *Ecological Engineering*, 125(October), 106–110. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.10.013>
- Tissier, M. L., Bousquet, C. A. H., Fleitz, J., Hahold, C., Petit, O., & Handrich, Y. (2019). Captive-reared European hamsters follow an offensive strategy during risk-assessment. *PLoS ONE*, 14(1), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210158>

- Tissier, M. L., Habold, C., Kletty, F., Eidenschenck, J., Marchandeu, S., Handrich, Y., Osswald, P., Revelmouroz, A., & Kourkgy, C. (2019). Concilier agriculture et préservation de la faune de plaine : le cas du grand hamster en Alsace. *Terre Sauvage*, 322, 31–39.
- Tissier, M. L., Handrich, Y., Dallongeville, O., Robin, J. P., & Habold, C. (2017). Diets derived from maize monoculture cause maternal infanticides in the endangered european hamster due to a vitamin b3 deficiency. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1847). <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2168>
- Tissier, M. L., Handrich, Y., Robin, J. P., Weitten, M., Pevet, P., Kourkgy, C., & Habold, C. (2016). How maize monoculture and increasing winter rainfall have brought the hibernating European hamster to the verge of extinction. *Scientific Reports*, 6(April), 1–9. <https://doi.org/10.1038/srep25531>
- Tissier, M. L., Jumeau, J., Croguennec, C., Petit, O., Habold, C., & Handrich, Y. (2016). An anti-predation device to facilitate and secure the crossing of small mammals in motorway wildlife underpasses . (1) Lab tests of basic design features. *Ecological Engineering*, 95, 738–742. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.07.012>
- Tissier, M. L., Kletty, F., Robin, J., & Habold, C. (2021). Sustainable Agriculture : Nutritional Benefits of Wheat – Soybean and Maize – Sunflower Associations for Hibernation and Reproduction of Endangered Common Hamsters. *Sustainability*, 13, 1–18. <https://doi.org/https://doi.org/10.3390/su132413521>
- Tulloch, A.I.T., Barnes, M.D., Ringma, J., Fuller, R.A., & Watson, J.E.M. (2015). Understanding the importance of small patches of habitat for conservation. *Journal of applied Ecology* 53.2: 418-429.
- Turghan, M. A., Jiang, Z., & Niu, Z. (2022). An Update on Status and Conservation of the Przewalski’s Horse (*Equus ferus przewalskii*): Captive Breeding and Reintroduction Projects. *Animals*, 12(22). <https://doi.org/10.3390/ani12223158>
- Tyndall, J. (1861). The Bakerian Lecture: On the Absorption and Radiation of Heat by Gases and Vapours, and on the Physical Connexion of Radiation, Absorption, and Conduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 151, 1–36.

U

- Ulbrich, K., & Kayser, A. (2004). A risk analysis for the common hamster (*Cricetus cricetus*). *Biological Conservation*, 117, 263–270. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.12.006>

V

- Verbist, V. (2008). Restocking and protection of the European hamster in Flanders, preliminary results. In: *Proceedings of the 11th, 14th, 15th Meeting of the International Hamster Workgroup*.

- Vilhunen, S. (2006). Repeated antipredator conditioning: A pathway to habituation or to better avoidance? *Journal of Fish Biology*, 68(1), 25–43. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00873.x>
- Virion, M. (2018). Plan National d'Actions en faveur du Hamster commun (*Cricetus cricetus*) et de la biodiversité de la plaine d'Alsace. In Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Grand Est (p. 130).
- Vohralík, V. (1974). Biology of the reproduction of the common hamster, *Cricetus cricetus*. *Věstník Československé Zoologické Společnosti* 38:288–340.

W

- Wagner, C., Eidenschenck, J., Revel-mouroz, A., & Marchandeu, S. (2017). Mise en œuvre du Plan national d'actions 2012-2016 en faveur du hamster commun (*Cricetus cricetus*).
- Wake, D. B. & Vredenburg, V. T. (2008). Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(Suppl. 1), 11466– 11473
- Watters, J. V., & Meehan, C. L. (2007). Different strokes: Can managing behavioral types increase post-release success? *Applied Animal Behaviour Science*, 102(3–4), 364–379. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.05.036>
- Wells, D. L. (2009). Sensory stimulation as environmental enrichment for captive animals: A review. *Applied Animal Behaviour Science*, 118(1–2), 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2009.01.002>
- Wells, D.L., (2004). A review of environmental enrichment for kennelled dogs, *Canis familiaris*. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 85, 307–317
- White, G.C., & Burnham, K.P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird study* 46.sup1: S120-S139.
- Wollnik, F., & Schmidt, B. (1995). "Seasonal and daily rhythms of body temperature in the European hamster (*Cricetus cricetus*) under semi-natural conditions." *Journal of comparative Physiology B* 165: 171-182.
- Wood, A., Stedman-Edwards, P., & Mang, J. (2000). The root causes of biodiversity loss.

Z

- Zlatanova, D. (2016). IUCN Guidelines for reintroductions and conservation translocations of species - Problems and solutions. First National Conference of Reintroduction of Conservation-Reliant Species, 18–29.

Annexe 1 :
 Enclos de la Voie Rapide du Piémont des Vosges (VRPV) utilisé lors des
 expérimentations présentées dans l'Article 1 et les Box 1 et 2. Enclos individuels
 extérieurs utilisés dans l'expérimentation de l'Article 3

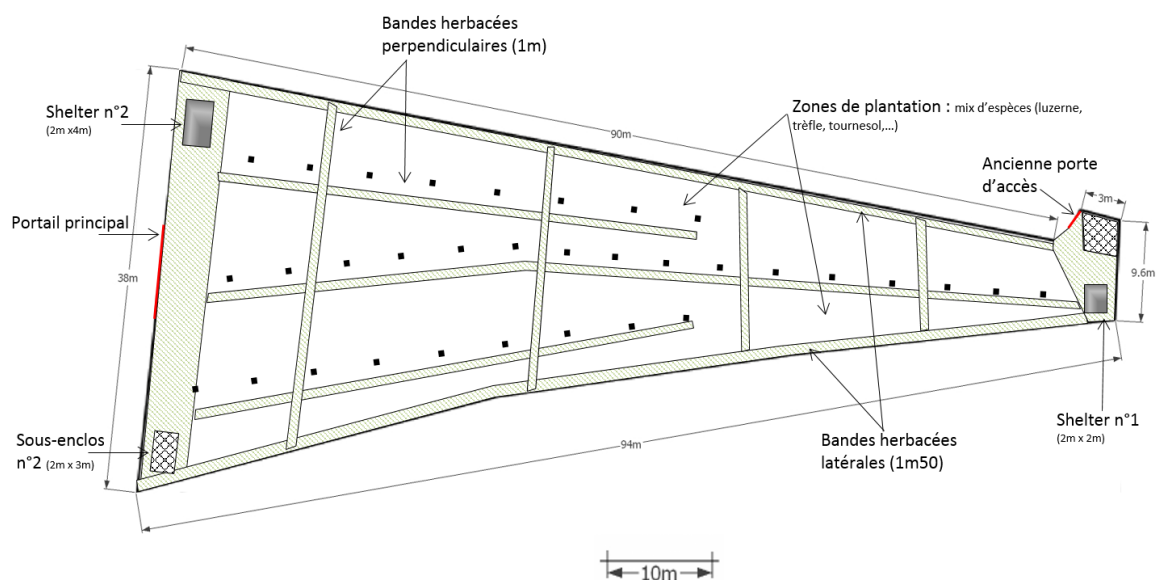


Figure 1 : Schéma de l'enclos pluri-individuel, les petits carrés noirs représentent les poteaux de soutien de la structure. Les shelters abritaient le matériel de terrain et le sous-enclos était une zone de test alternatif (pour l'évaluation de l'efficacité des barrières anti-faunes) (Crédit : J. Fleitz).



Figure 2 : Vue intérieure de l'enclos pluri-individuel utilisé lors des expérimentations présentées dans l'Article 1 et la Box 2 (Crédit : J. Fleitz).



Figure 3 : Enclos détruit en janvier 2021. Le poids de la neige accumulée sur le filet anti-prédateurs aériens a plié les poteaux qui le soutenaient. L'enclos a été reconstruit à l'été 2021 ce qui ne nous a pas permis de l'utiliser à nouveau pour les expérimentations présentées dans l'Article 3 (Crédit : L. Garnier).

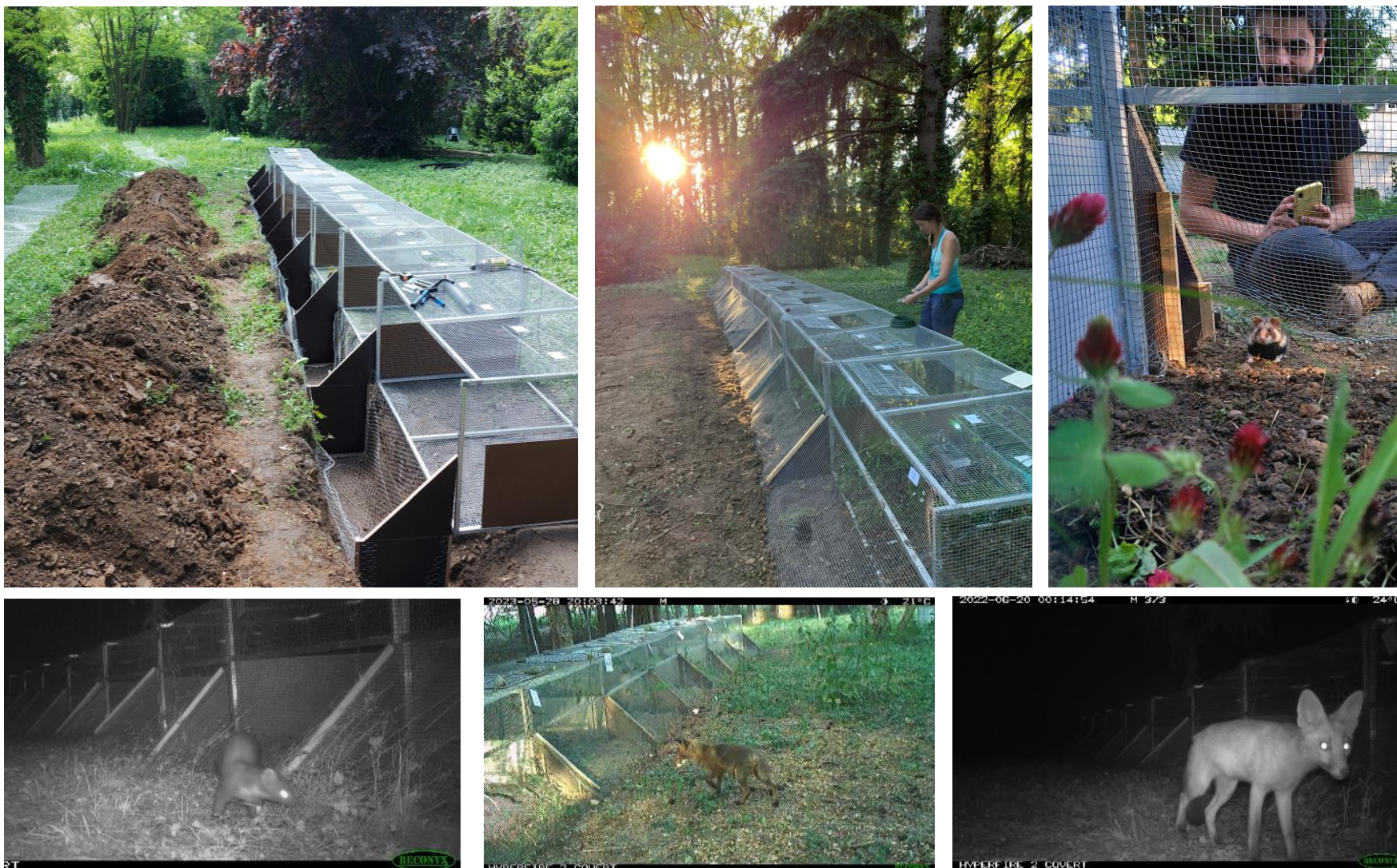


Figure 4 : Photos des enclos individuels extérieurs construits pour l'expérimentation de l'Article 3. Photographies issues des pièges photos installés à proximité des cages lorsque les hamsters y résidaient (Crédit : J. Fleitz).

Annexe 2 :
Sites de lâcher pour les suivi in natura réalisé en 2021, 2022 et 2023 et présenté dans l'Article 3

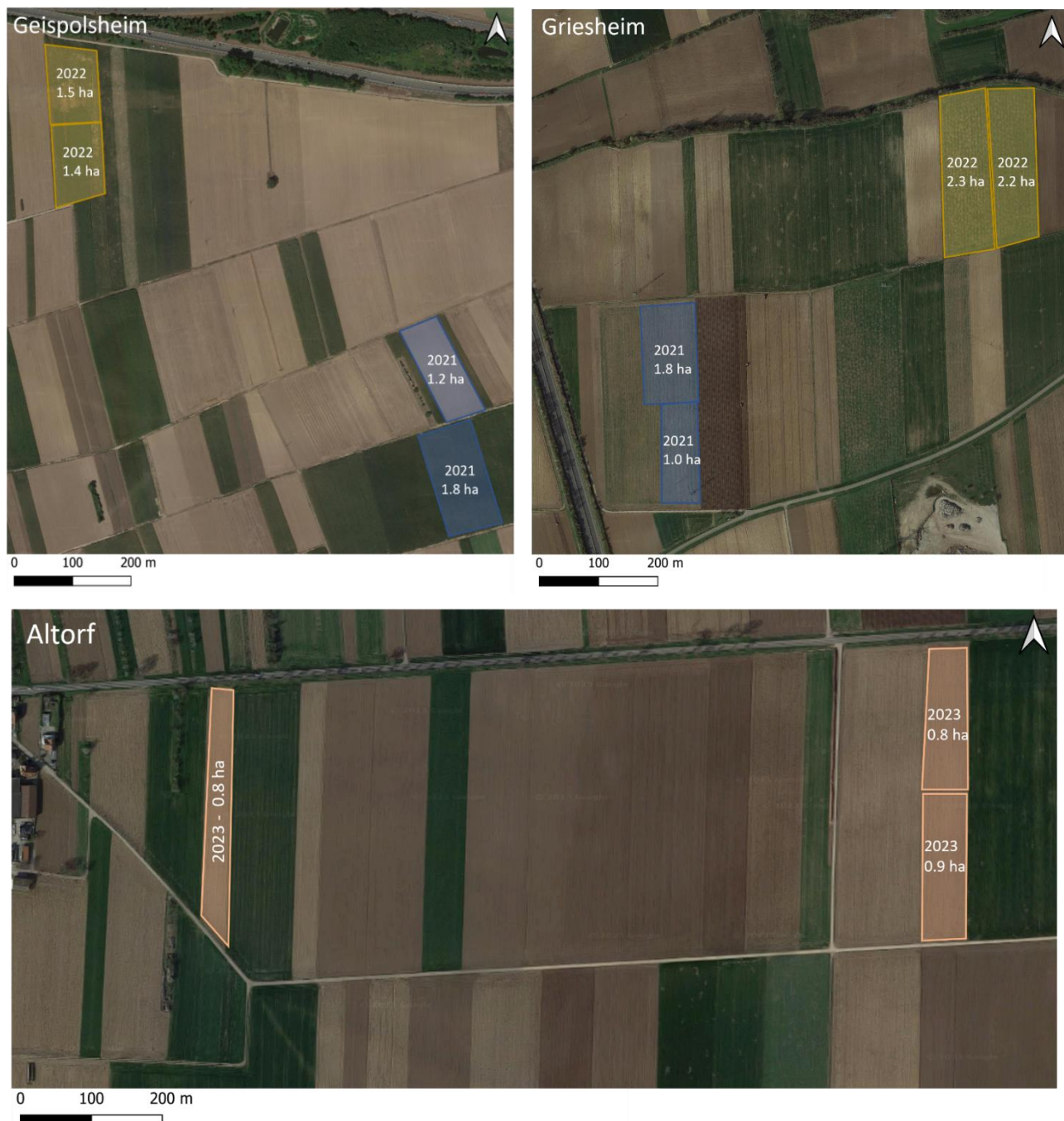


Figure 1 : Sites sélectionnés pour les lâchers expérimentaux. Ils ont eu lieu sur les communes de Geispolsheim (48.51556427837439, 7.645566501121854), Griesheim-prés-Molsheim (48.50174404271677, 7.533058220353642) et Altorf (48.52405348303864, 7.536810674231605), toutes les trois situées dans le Bas-Rhin et la ZPS (Zone de Protection Statique) centre. (Crédit : Google earth)

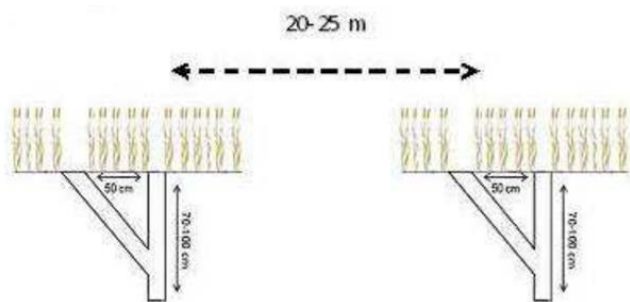


Figure 2 : Schéma d'un terrier artificiel (Crédit : OFB) et photographies des lâchers (Crédit : J. Fleitz, C. Canteloup, L. Garnier)



Figure 3 : Dispositif de boîtes enterrées qui ont été utilisées pour les lâchers sur le site d'Altorf en juin 2023. (A) Enterrées à 30cm de profondeur, les boîtes fournissent un abri temporaire aux hamsters le jour du lâcher (B) Les boîtes font environ 25cm de hauteur et ne sont pas fermées sur les côtés et le fond pour permettre au hamster de creuser en profondeur ou sur les côtés (Crédit : Benoit De Freitas, Naturoparc).

Annexe 3

Etude issue du Stage de Master 2 - Ecologie de la conservation (Université Paris-Saclay) - de Arthur Hebrard

Lien entre comportements anti-prédation et survie *in natura*

Arthur Hebrard, Julie Fleitz, Lorène Garnier, Mathilde Tissier et Yves Handrich

Introduction

Deux études présentées dans cette thèse (chapitre 1 Fleitz et al., 2023 et la Box 2) se sont intéressées à l'impact d'une période d'acclimatation en milieu semi-naturel sur les comportements des hamsters communs lors d'une confrontation à un risque de prédation. Cette période s'est déroulée dans un enclos pluri-individuel présentant l'avantage de plusieurs conditions naturelles et de rencontre intra-spécifiques. Les premiers résultats ont permis de mettre en évidence que ce court passage en milieu semi-naturel rendait les hamsters adultes de plus d'un an plus vigilant et plus apte à utiliser un abri lorsqu'ils étaient confrontés à un risque de prédation en environnement contrôlé. Suite à plusieurs imprévus, un autre cadre d'acclimatation a été mis en place en 2021. Des cages extérieures individuelles ont été construites et leurs impacts sur les comportements anti-prédation des hamsters ont été étudiés ici.

L'objectif premier est de déterminer si une modification de comportements anti-prédation est observable après que des individus élevés en captivité aient passé une courte période d'acclimatation dans un milieu semi-naturel, de grandes cages individuelles extérieures. Notre hypothèse était que ces derniers présenteraient des comportements de vigilance, de fuite et d'évitement plus prononcés après ce temps, à l'instar du passage en enclos pluri-individuel, nuancés par l'absence d'interactions intra-spécifiques. Le second objectif est de savoir s'il est possible de conjecturer sur les chances de survie *in natura* en fonction des comportements anti-prédation observés en environnement contrôlé. Notre hypothèse étant que les individus plus vigilants, plus prudents ou plus fuyants auraient plus de chance de survivre que les autres.

Matériel et méthode

Deux groupes composés chacun de 16 femelles hamsters ont été étudiés ici. Un groupe « contrôle » composé d'individus nés et ayant passé un an de leur vie en captivité. Un groupe « enclos », pour lequel les individus sont nés et ont été élevés dans les mêmes conditions que ceux de l'autre groupe jusqu'à deux semaines avant les lâchers *in natura* où ces individus ont été placés dans des cages individuelles extérieures. L'objectif principal était de proposer aux 16 femelles de ce groupe, une période de deux semaines dans des cages en extérieur, 67 fois plus volumineuses que celles d'animalerie (proche des recommandations du ministère fédéral de l'alimentation et de l'agriculture allemand ; Evrard, 2021) et avec une tranchée leur permettant d'y creuser un terrier (Figure 1). Les hamsters pouvaient se nourrir de végétation fraîche présente dans la cage (trèfles incarnats, pissenlits, pâquerettes vivaces, renoncules rampantes, grands plantains, lierre...) et d'invertébrés présents au niveau des tranchées. En ce qui concerne l'eau, les hamsters subvenaient à ce besoin grâce à la nourriture fraîche, à la rosée ou grâce aux précipitations. En cas de fortes chaleurs, nous pouvions parfois supplémenter en plantes ou fruits frais et en eau. Les 16 cages individuelles étaient juxtaposées mais les individus ne pouvaient se rencontrer ni sur terre ni sous terre. Une différence à souligner avec l'enclos pluri-individuel prévu était donc le manque d'interactions intra-spécifiques. Cependant, d'autres espèces présentes dans le parc pouvaient venir au niveau des cages. Il a été observé au moyen de caméras de vidéo-surveillance des renards, des mustélidés, des écureuils, des corneilles, des merles, des campagnols et autres micromammifères.

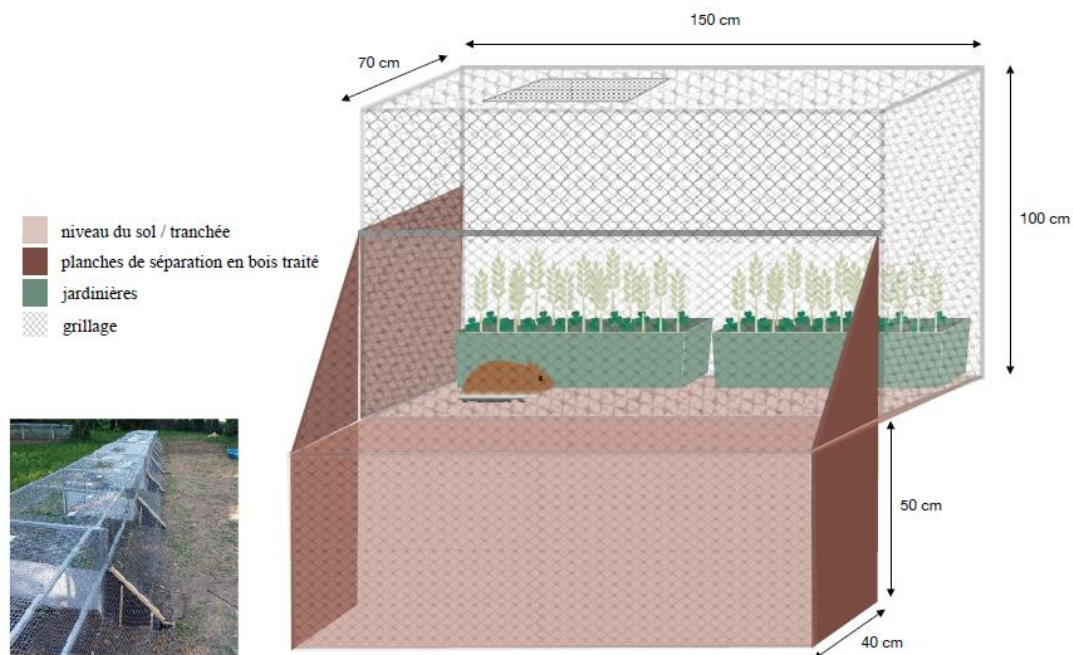


Figure 1 : Schéma et photographie des cages individuelles extérieures du groupe « Enclos »

31 individus des deux groupes (Contrôle : $n=16$; Enclos : $n=15$) ont été confrontés à des tests comportementaux standardisés présentés dans le chapitre 1 (Fleitz et al., 2023). Les tests comportementaux se sont déroulés en 2 sessions, l'une en mai avant les lâchers du groupe enclos dans les cages individuelles, et l'autre en juin, après ce passage en milieu semi-naturel. Ainsi, lors de la première session (S1), les individus contrôles et enclos répartis aléatoirement, ne présentaient aucune différence, ils provenaient directement de l'élevage de l'IPHC. Afin de comparer le comportement des animaux avant, pendant et après une confrontation à un prédateur fictif, chaque session était partagée en 3 phases. Pour la première phase (P1), le hamster était déposé dans le dispositif pour une période de 5min, où il pouvait explorer et inspecter son nouvel environnement. Lors de la deuxième phase (P2) d'une durée de 4 min, le prédateur fictif (le renard naturalisé) était introduit dans le dispositif. Il était maintenu par l'expérimentateur caché derrière des rideaux opaques fermés, grâce à une tige en métal d'environ 3m. Toutes les actions et attaques du renard étaient alors contrôlées par l'expérimentateur selon un protocole standard, sans que ce dernier ne soit visible par l'individu testé. La troisième phase (P3), post-attaques, était une phase de 5 min où le hamster se retrouvait à nouveau seul dans le dispositif.

Une sélection de 5 variables comportementales d'intérêt a été réalisée : (1) le pourcentage de temps passé dans le tube lors des trois phases, (2) le nombre de fois où le hamster a sorti la tête du tube en

phase 2, (3) la latence avant la première entrée dans le tube à partir du moment où le renard entre dans le dispositif, (4) le nombre d'attaques du hamster vers le renard en phase 2 et (5) le nombre de vocalisations agonistiques lors des trois phases. Ces comportements reflètent plusieurs catégories comportementales : la mobilité, l'exploration, la vigilance, les vocalisations et les comportements anti-prédation à proprement parler.

Dans un 1^{er} temps, il a été effectué des tests non-paramétriques de Wilcoxon pour données appariées entre les Session 1 et Session 2 au sein des groupes, puis entre les groupes. Dans un second temps, quatre GLM ont été effectués afin d'observer de possibles liens entre les comportements observés lors des tests renards, et la survie des hamsters relâchés à J+19, J+26, J+46 et J+120. En ce qui concerne les GLM, le lien entre variables de réponse et variables explicatives a été déterminé comme étant une loi binomiale (survie binaire : vivant/mort).

Résultats

1. Comportement (1) : Pourcentage de temps passé dans le tube lors des trois phases

Pour la phase 1, la proportion de temps passé dans le tube pour les 16 individus du groupe contrôle n'est pas significativement différente en session 1 et en session 2 ($\bar{x}_{CS1P1} = 15.57\%$, $S_{CS1P1} = 14.96\%$, $\bar{x}_{CS2P1} = 15.42\%$, $S_{CS2P1} = 13.27\%$, $p = 0.528$, Figure 2a). En revanche, les 15 individus testés du groupe enclos ont passé significativement plus de temps dans le tube en session 2 qu'en session 1 ($\bar{x}_{ES1P1} = 13.93\%$, $S_{ES1P1} = 9.84\%$, $\bar{x}_{ES2P1} = 22.42\%$, $S_{ES2P1} = 16.44\%$, $p = 1.81 \cdot 10^{-2}$, Figure 2b).

Pour la phase 2, la phase d'attaques du renard, le groupe contrôle a passé significativement plus de temps dans le tube en session 2 qu'en session 1 ($\bar{x}_{CS1P2} = 62.70\%$, $S_{CS1P2} = 26.54\%$, $\bar{x}_{CS2P2} = 80.14\%$, $S_{CS2P2} = 22.82\%$, $p = 2.14 \cdot 10^{-2}$, Figure 2c). Pour le groupe enclos également, avec un seuil de significativité plus sûr cependant ($\bar{x}_{ES1P2} = 64.69\%$, $S_{ES1P2} = 32.75\%$, $\bar{x}_{ES2P2} = 87.38\%$, $S_{ES2P2} = 14.28\%$, $p = 8.36 \cdot 10^{-3}$, Figure 2d).

Pour la phase 3, les individus contrôle n'ont pas passé plus de temps dans le tube en session 2 ($\bar{x}_{CS1P3} = 35.12\%$, $S_{CS1P3} = 28.25\%$, $\bar{x}_{CS2P3} = 35.86\%$, $S_{CS2P3} = 34.77\%$, $p = 0.821$, Figure 2e) contrairement aux individus enclos qui ont plus que doublé leur temps à l'intérieur ($\bar{x}_{ES1P3} = 31.67\%$, $S_{ES1P3} = 25.65\%$, $\bar{x}_{ES2P3} = 75.81\%$, $S_{ES2P3} = 34.32\%$, $p = 4.27 \cdot 10^{-4}$, Figure 2e).

En session 2, les individus enclos ont passé significativement plus de temps dans le tube en phase 3 que les contrôles ($p = 1.58 \cdot 10^{-2}$) mais pas en phase 1 ($p = 0.179$) ni en phase 2 ($p = 0.295$).

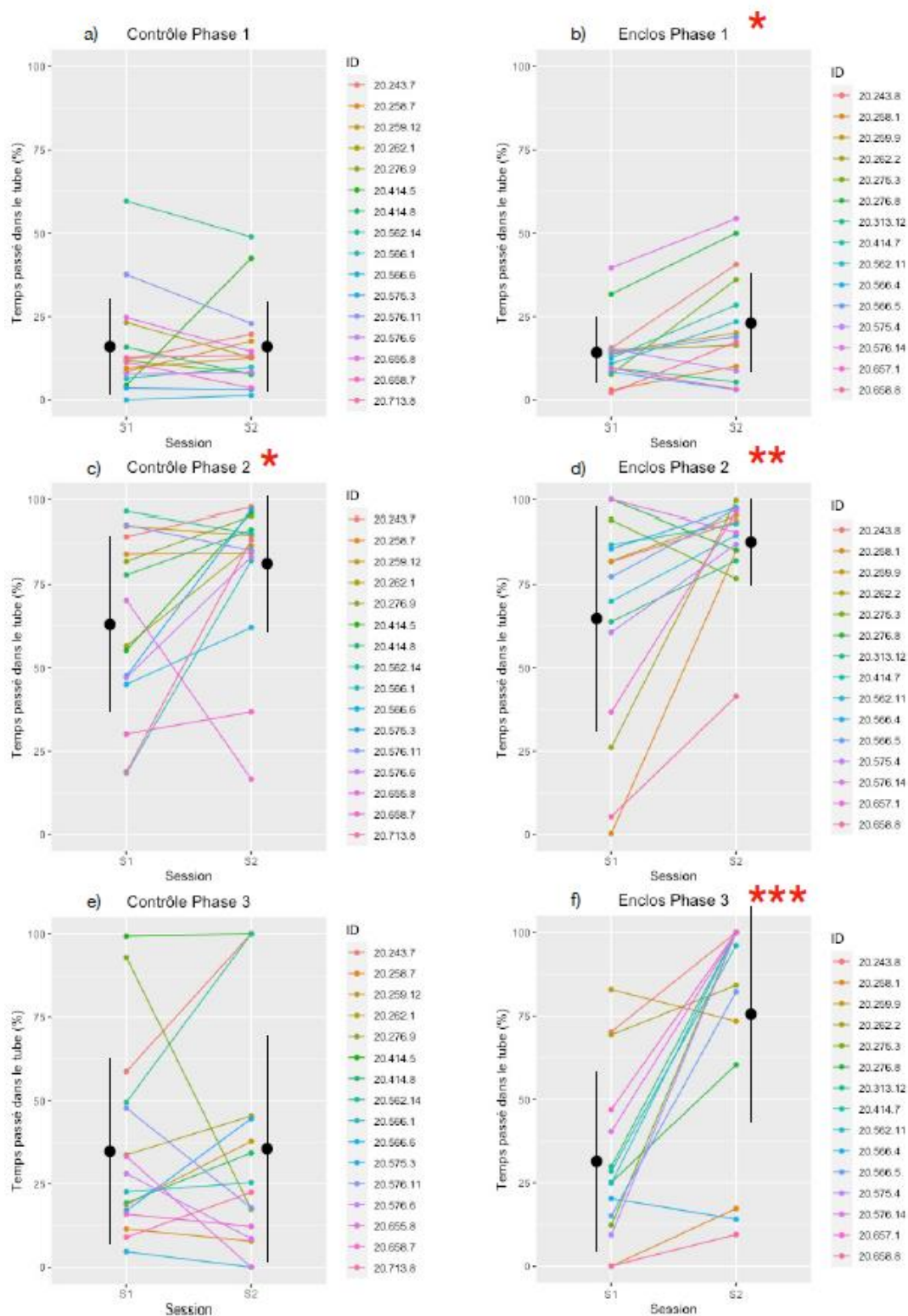


Figure 2 : Line-plots, différences inter-individuelles de proportions de temps passé dans le tube entre la session 1 et la session 2 pour le groupe Contrôle (a, c, e) et pour le groupe Enclos (b, d, f). En noir : les moyennes entourées de leurs écarts-types * : p-value < 0.05 ** : p-value < 0.01 *** : p-value < 0.005

2. (2) : Nombre de fois où le hamster a sorti la tête du tube en phase 2 (phase d'attaque)

En phase 2, seuls les individus du groupe enclos sortent significativement moins de fois la tête du tube en session 2 qu'en session 1 ($\bar{x}_{CS1} = 11.75$, $s_{CS1} = 7.08$, $\bar{x}_{CS2} = 10.88$, $s_{CS2} = 4.56$, $p = 0.698$; $\bar{x}_{ES1} = 15.40$, $s_{ES1} = 10.06$, $\bar{x}_{ES2} = 6.73$, $s_{ES2} = 6.45$, $p = 2.18 \cdot 10^{-2}$). En session 2, le groupe enclos a moins sorti la tête du tube que le groupe contrôle ($p = 3.24 \cdot 10^{-2}$).

Autres comportements : (3) la latence avant la première entrée dans le tube à partir du moment où le renard entre dans le dispositif, (4) le nombre d'attaques du hamster vers le renard en phase 2 et (5) le nombre de vocalisations agonistiques lors des trois phases

Pour le comportement (3), les deux groupes sont rentrés plus rapidement dans le tube après l'arrivée du renard dans le dispositif en session 2 qu'en session 1. En ce qui concerne les attaques physiques du hamster envers le renard, les individus des deux groupes ont connu une diminution significative entre la session 1 et la session 2. Aucune différence significative du nombre de cris et de grognements n'a été détectée entre les sessions au sein d'un groupe, et entre les groupes.

Lien comportements anti-prédation et survie in natura

J'ai ensuite effectué quatre GLM, afin de déterminer si un lien pouvait se faire entre les comportements d'intérêt observés lors des tests en milieu contrôlé et la survie *in natura* à J+19 après les lâchers (Session 7), à J+26 (Session 9), J+46 (Session 15) et J+120 (Session 36).

Pour les GLM à J+19, J+26 et J+46 les premiers modèles sont équivalents au modèle nul. Aucune des variables comportementales choisies ne peut être considérée comme ayant une influence significative sur la survie en S7, en S9 et en S15. A J+120, un trop grand nombre d'individus disparus, engendrant un trop grand nombre de censures ne nous a pas permis d'effectuer une analyses statistique pertinente sur ces données. En revanche, pour chacun des GLM effectués, bien qu'il n'y ait aucun effet significatif, le comportement « Temps passé dans le tube en Phase 3 » est celui qui semble avoir relativement le plus de poids et de pouvoir explicatif.

Discussion

Les résultats de cette étude sont tendancieux, mais il semblerait que cette transition douce entre l'élevage en captivité et la vie *in natura*, le « soft-release », ait un impact positif mais modéré sur certains comportements anti-prédation.

L'objectif premier de ces tests était d'observer de possibles modifications comportementales anti-prédateurs après que des individus élevés en captivité aient passé deux semaines dans un environnement semi-naturel. Un groupe contrôle a été testé, mais chaque individu enclos ayant connu deux sessions, avant et après cette période en cage extérieure pouvait être considéré comme étant son propre contrôle. Considérant la très forte mortalité par prédation sur les hamsters relâchés issus d'élevage (La Haye, 2007), ainsi que les différences de comportements précédemment observées chez les hamsters ayant subi une période d'acclimatation en enclos extérieur semi-naturel pluri-individuel (Fleitz et al., 2023), nous avons supposé que le comportement anti-prédation actuel des individus relâchés n'était pas optimal, et que celui de ceux ayant vécu en cages extérieures individuelles le serait davantage. Hypothèse nuancée dès le départ, sachant que tout individu sortant d'élevage est isolé ontogéniquement mais surtout évolutivement, depuis plus de 20 générations, engendrant davantage de difficultés pour réveiller voire apprendre des comportements anti-prédateur adaptés (Griffin et al., 2000). Une autre nuance par rapport au passage en enclos pluri-individuel est la limitation des interactions intra-spécifiques en cages individuelles extérieures. Notre hypothèse a été partiellement validée. Les individus enclos ont passé davantage de temps à l'abri avant, pendant et après les attaques du prédateur factice. Plus de temps après le passage en cages extérieures qu'avant, mais également plus de temps que les individus contrôles tendanciellement pour les deux premières phases et significativement pour la troisième. Cependant, en ce qui concerne la phase de confrontation avec le renard, les individus contrôles semblent également utiliser d'avantage l'abri en deuxième session. En revanche, ils ne l'utilisent pas davantage ni avant ni après cette phase. *In natura*, un manque de prudence en ressortant quelques secondes après des attaques à répétition, pourrait leur être fatal face à un prédateur. Les individus ayant vécu dans les cages extérieures ont également moins sorti leur tête de l'abri, les rendant moins détectables et donc moins vulnérables face à un prédateur. Le premier comportement est significativement différent entre sessions et entre groupes, laissant supposer que le passage en cages extérieures intensifie le caractère de prudence que cette proie peut avoir face à un risque de prédation. Tous les individus sont également rentrés plus rapidement dans le tube dès lors que le renard était déposé dans le dispositif, laissant apparaître une plus grande sensibilité face à une perturbation dans leur environnement. Ces proies potentielles évaluent leur environnement avant d'adapter leur comportement en fonction du risque de prédation, grâce à des indices qui préjugent indirectement de la présence de prédateurs. En augmentant leur vigilance, en se cachant rapidement et ne ressortant plus sur une longue période d'un abri, ils se comportent comme si ces facteurs environnementaux étaient associés à un risque accru pour eux (Griffin et al.,

2000). Des tests comportementaux précédemment réalisés sur des hamsters d'élevage confrontés à un prédateur vivant (un furet *Mustela putorius furo*) ont montré qu'ils avaient un comportement audacieux, avec deux types de stratégies intra-espèce. Ils peuvent choisir de se réfugier dans un abri, ou adopter une stratégie offensive. Cette stratégie peut être efficace si le prédateur parvient à s'approcher près du hamster et que la fuite est impossible, et elle semble intéressante en cas de confrontation avec de petits prédateurs, voire de jeunes prédateurs (Tissier et al., 2019). Cependant le succès d'une stratégie offensive semble peu probable face à un prédateur comme le renard. De plus, lorsqu'un abri est disponible, la stratégie la plus efficace serait de l'utiliser ; c'est ce qui a été majoritairement observé chez les individus du groupe enclos. Cependant, ces résultats sont à nuancer car il semblerait qu'il y ait une forme d'apprentissage observable en session 2, une forme de modification de comportements anti-prédation grâce à l'expérience vécue en session 1, un mois auparavant. Cette possible habituation, ce possible conditionnement suite à un stimulus négatif, ou ce possible enrichissement (Zocher et al., 2019), passe sous silence certaines évolutions probables de comportements anti-prédation suite à un passage en milieu semi-naturel. En effet, la période de quatre semaines entre les deux sessions était peut-être trop courte pour observer une dégénérescence puis une extinction du comportement pour le groupe contrôle en animalerie, contrairement à la période de huit semaines et demi entre les deux sessions de tests effectuées les années précédentes avec des individus sortant d'un enclos pluri-individuel (Fleitz et al, 2023). Lors de ces tests, l'intérêt était porté sur les comportements des individus étant passés dans cet enclos qui étaient plus vigilants, plus sensibles aux perturbations et utilisaient plus un abri, mais également sur les individus contrôles qui quant à eux présentaient des évolutions opposées. Ils passaient moins de temps dans l'abri en session 2 qu'en session 1 et continuaient à vocaliser et à attaquer le renard par exemple, contrairement aux individus du groupe enclos qui ne présentaient plus ces comportements en session 2. Il est malgré tout intéressant d'observer que les cages individuelles extérieures semblent avoir eu un impact sur la capacité des hamsters à utiliser un abri et à se rendre moins vulnérable pendant et après les attaques d'un prédateur. Ils semblent également plus craintifs, plus sensibles et plus prudents lorsqu'une perturbation a ou a eu lieu dans leur environnement proche. Il serait cependant pertinent d'effectuer à nouveau ces tests comportementaux avec une période plus longue entre les deux sessions, afin d'observer les réelles influences que peut avoir cette période de deux semaines en cages extérieures sur les comportements anti-prédation de ce rongeur. De plus, afin d'obtenir davantage d'informations sur ces comportements, il serait intéressant de tester des individus sauvages dans le dispositif utilisé dans cette étude afin de pouvoir comparer leurs

comportements avec ceux des hamsters nés et élevés en captivité. Les informations dont nous disposons pour cette espèce étant exclusivement qualitatives et anecdotiques pour le moment.

Enfin, le lien entre la survie des individus relâchés et les comportements anti-prédation observés en milieu contrôlé n'a pas été démontré significativement. Cependant, il est possible que leur capacité à utiliser un abri pendant et après les attaques d'un prédateur, améliorée par un passage en cages semi-naturelles, puisse avoir un impact sur leur survie. Les tests statistiques robustes utilisés ne font pas ressortir ces résultats sur des groupes de 16 et 15 individus. Cependant, en s'intéressant aux différences inter-individuelles (Figure 2), des observations peuvent être développées. Par exemple, la femelle enclos décédée le lendemain des lâchers faisait partie des 3 individus sur 15, ayant passé moins de temps dans le tube en Session 2 qu'en Session 1 lors des tests renard. Plus intéressant encore, les 6 individus contrôles décédés avant le jour 46, ont passé moins de temps en moyenne dans un abri lors des tests en phase post-attaques que les individus du même groupe toujours vivants. Il est intéressant de faire un parallèle avec les tests déjà effectués les années précédentes, où les individus contrôles passaient encore moins de temps dans le tube en 2ème session de test notamment (Fleitz et al., 2023). Par ailleurs, une importante variabilité entre les individus du groupe contrôle est observée. À l'état sauvage, les rongeurs font constamment un compromis entre l'acquisition d'énergie et la vigilance envers leurs prédateurs. Des comportements extrêmes entraînent une mortalité accrue soit à cause de la prédation, soit par manque d'apport nutritif. Cette pression de sélection disparaît avec la captivité, il en résulte une plus grande variabilité comportementale inter-individuelle (McPhee, 2004). L'étude de Tissier et al. (2019) a montré qu'il existait une grande variation inter-individuelle, qui n'a été expliquée ni par la masse, ni par le sexe, mais par une différence dans la perception et la réaction face à des signaux de prédation. Non soumis à une pression de sélection naturelle, les animaux d'élevages ont tendance à présenter des comportements extrêmes, non observés chez les individus sauvages, ni chez les hamsters ayant séjourné en cages extérieures. Cette stratégie de pré-lâcher semble permettre aux hamsters de retrouver des comportements plus adaptatifs lors d'une confrontation à un prédateur fictif. Il serait intéressant de répéter ces tests afin d'obtenir un échantillonnage plus important.

Bibliographie

Evrard, N., 2021. Thèse : Les pratiques d'élevage pour la conservation du hamster commun en France dans le cadre du plan national d'action : Étude rétrospective de 2017 à 2020.

- Griffin, A.S., Blumstein, D.T., Evans, C.S., 2000. Training Captive-Bred or Translocated Animals to Avoid Predators. *Conservation Biology* 14, 1317–1326. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99326.x>
- Fleitz, J., Enstipp, M.R., Parent, E., Jumeau, J., Handrich, Y., Tissier, M.L., 2023. Improving the success of reinforcement programs : effects of a two week confinement in a field enclosure on the anti-predator behaviour of captive-bred European hamsters. *PeerJ* 11:e15812. <https://doi.org/10.7717/peerj.15812>
- La Haye, M., 2007. Part III: Proceedings of the *1st Meeting of the International Hamsterworkgroup* 12 - 14 October 2007 , Kerkrade, the Netherlands 32.
- McPhee Elsbeth, M., 2004. Generations in captivity increases behavioral variance: considerations for captive breeding and reintroduction programs. *Biological Conservation*, 115, 71–77.
- Tissier, M.L., Bousquet, C.A.H., Fleitz, J., Habold, C., Petit, O., Handrich, Y., 2019a. Captive-reared European hamsters follow an offensive strategy during risk-assessment. *PLoS ONE* 14, e0210158. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210158>
- Zocher, S., Schilling, S., Grzyb, A.N., Adusumilli, V.S., Lopes, J.B., Günther, S., Overall, R.W., Kempermann, G., 2019. Early-life environmental enrichment generates persistent individualized behavior in mice (preprint). *Neuroscience*. <https://doi.org/10.1101/851907>

Annexe 4: Effects of climatic conditions on released hamster survival

Introduction and method

This study being carried out over three years, allowed us to investigate the climatic variations between 2021, 2022 and 2023. First, we used as descriptive data the Standardized Precipitation Index (SPI) which is a drought index used by National Meteorological and Hydrological Services (Svoboda et al., 2012). Then, as the SPI gives only monthly information, we focussed for the statistical analysis on two other factors selected after multicollinearity analysis, (1) the mean ambient temperature under cover and (2) the sum of precipitation amounts. We explored the influences of these factors on the number of dead monitored female hamsters found per session. To analyse the influence of the weather on this survival parameter, each climatic factor was split into two periods: 7 days before each session and 30 days before each session. We used a Generalized Linear Model (GLM) with a Poisson distribution and the method of Model Averaging Selection. The mean temperatures 7d and 30d before each session, the sum of precipitation amounts 7d and 30d before each session and the interaction of these variables were integrated as fixed factors. Considering that released individuals reach a survival rate similar to wild individuals at the 6th session (19 days; La Haye. 2020). The number of deaths per session was counted between sessions 7 and 36 to avoid the adaptation time bias.

Results and discussion

According to the Standardized Precipitation Index categories, we can see different climatic conditions between the three years of monitoring. For the May, June and July periods for example, the "Extremely wet" and "Moderately wet" categories are present in 2021, while the "Severely dry" category is present in 2022 and the "Moderately dry" category in 2023 (Table 1).

Table 1: Total monthly rainfall between May and October in 2021, 2022 and 2023 at the closest weather station from the release sites (Entzheim. Bas-Rhin) and Standardized Precipitation Index (SPI) calculated from observed monthly precipitation and the average monthly precipitation between 1923 and 2022. According to SPI categories: dark blue = extremely wet. light blue = moderately wet. dark yellow = severely dry and light yellow = moderately dry

Months	2021 (mm)	SPI 2021	2022 (mm)	SPI 2022	2023 (mm)	SPI 2023
MAY	101,7	0,93	15,8	-1,64	36,3	-1,03
JUNE	175,3	2,92	100,7	0,76	26,0	-1,41
JULY	107,4	1,17	14,8	-1,59	74,4	0,19
AUGUST	78,1	0,25	47,1	-0,73	64,4	-0,18
SEPTEMBER	15,4	-1,29	86,6	0,97	20,6	-1,13
OCTOBER	50,2	0,02	76,5	0,90	NA	NA

Following this observation, we explored the effects of these climatic differences on the number of female hamsters found dead at each session, using GLM.

Using the model averaging method, five models were found equivalent ($AICc < 2$; Table 2). According to the weight of the variables in the models, Mean Temperature over the previous 7 days was the strongest, maintained in 100% of the equivalent models ($n=5$) and was positively correlated to the survival parameter selected, the number of deaths found at each session (Estimate: 0.206 ± 0.066 . p -value = $1.89e-03$).

Table 2: Results of the GLM investigating the influence of four climatic variables and their interactions on the number of deaths found during each session. temp7d = mean temperature over the previous 7 days; temp30d = mean temperature over the previous 30 days; prec7d = sum of precipitations over the previous 7 days; prec30d = sum of precipitations over the previous 30 days

ID models	models	df	logLik	AICc	deltaAICc	weight
E1	$S(prec30d + temp30d + temp7d)$	4	-81.72	171.91	0.00	0.25
E2	$S(prec30d + temp7d)$	3	-82.82	171.92	0.01	0.25
E3	$S(prec7d + temp7d)$	3	-82.94	172.16	0.25	0.22
E4	$S(prec7d + temp7d + prec7d*temp7d)$	4	-82.25	172.97	1.06	0.15
E5	$S(temp7d)$	2	-84.44	173.02	1.11	0.14

Thus, differences in terms of survival between years, may be partially explained by the extremes climatic conditions encounter these years with a cool and humid summer 2021 opposite the warm and dry summer 2022 (Table 1). In the present study, it seems that a temperature that is too high for several consecutive days (around 7) has a direct and/or indirect influence on the survival of hamsters. It would be interesting to investigate this explanation further, by integrating other climatic parameters or drought index such as the SWI (Soil Wetness Index), an index of soil moisture rather than atmospheric humidity. It would also be interesting to test the effects of these parameters on another, more complete survival parameter, as was done in the CMR - Known Fate Model analysis, for example.

Annexe 5 :

Les axes et les actions du Plan National d'Actions en faveur du Hamster commun (*Cricetus cricetus*) et de la biodiversité de la plaine n'Alsace (2019-2028)

		PRIORITÉ	PILOTE / PILOTE TEMPORAIRE	
AXE 1	TRANSVERSALITÉ DES CONNAISSANCES ET DES ACTIONS EN FAVEUR DE L'ÉCOSYSTÈME DE PLAINE		CNRS	
Action 1.1	Création et animation de territoires pilotes	Vitale	DREAL	
Action 1.2	Structurer un paysage agricole favorable à la biodiversité de plaine	Globale	CNRS	
Action 1.3	Perméabilité et connectivité longitudinale des grands ouvrages de transport	Globale	CNRS	
Action 1.4	La couronne péri-urbaine, milieu potentiel pour le hamster	Globale	CNRS	
AXE 2	CONNAÎTRE L'ESPÈCE ET SON INTERACTION AVEC SON MILIEU BIOLOGIQUE		CNRS	
Action 2.1	Développement d'outils adaptés au suivi du hamster commun	Vitale	CNRS	
Action 2.2	Suivi des populations de la plaine d'Alsace	Vitale	ONCFS	
Action 2.3	Poursuivre la recherche de pratiques agricoles innovantes pour la biodiversité	Vitale	CAA, CNRS	
Action 2.4	Evaluer l'incidence des produits phytosanitaires	Fondamentale	CNRS	
Action 2.5	Acquisition de connaissances sur les relations proies prédateurs en milieu agricole	Fondamentale	DDT, FDC67	
Action 2.6	Biologie / Ecologie de l'espèce	Fondamentale	CNRS	
Action 2.7	Acquisition de connaissances sur l'utilisation par le hamster de son habitat.	Vitale	ONCFS	
AXE 3	PRÉSERVER ET AMÉLIORER L'HABITAT AGRICOLE		DDT, CAA	
Action 3.1	Animer et développer la MAEC collective	Vitale	DDT, CAA	
Action 3.2	Initier et structurer des filières concernant les cultures favorables au hamster	Vitale	CAA	
Action 3.3	Proposer une séquence Eviter/Réduire/Compenser mieux comprise et cohérente	Fondamentale	DREAL	
Action 3.4	Suivi et évolution réglementaire de l'arrêté de protection de l'habitat du hamster	Fondamentale	DREAL	
AXE 4	PRÉSERVER ET RENFORCER LES POPULATIONS FRAGILES		ONCFS	
Action 4.1	Élever des animaux pour les renforcements selon un cahier des charges standardisé	Vitale	ONCFS	
Action 4.2	Mettre en œuvre le programme de renforcement	Vitale	ONCFS	
Action 4.3	Améliorer les méthodes d'élevage et de renforcement des populations fragiles	Vitale	CNRS, ONCFS	
Action 4.4	Favoriser l'acclimatation à la vie sauvage avant lâcher	Fondamentale	CNRS	
AXE 5	FAIRE CONNAÎTRE L'ESPÈCE ET LES ENJEUX DE SA PROTECTION		GEPMA	
Action 5.1	Valoriser les initiatives des acteurs des territoires	Globale	COMITÉ DE SUIVI	
Action 5.2	Sensibiliser le public	Fondamentale	GEPMA	
Action 5.3	Créer des événements culturels et festifs autour du hamster	Globale	SINE	

Annexe 6 :
Prédateurs terrestres et aériens vus sur pièges photos et jeunes hamsters à l'émergence

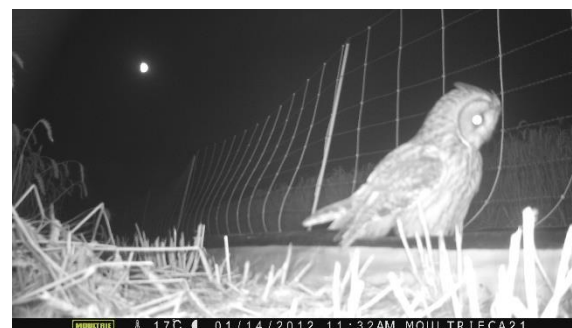




Figure 1 : Prédateurs terrestres et aériens observés par pièges photos sur les trois années de suivi.



Figure 2 : Jeunes hamsters vus sur pièges photos quelques jours après leur émergence

Julie FLEITZ

Améliorer le succès des programmes de renforcement des populations pour une espèce en danger critique d'extinction : le Hamster commun (*Cricetus cricetus*)

Résumé

Le Hamster commun (*Cricetus cricetus*) fait partie des mammifères les plus menacés d'Europe. En Alsace, des populations relictuelles et fragmentées subsistent. Pour tenter de préserver l'espèce, des renforcements de population ont été mis en place au début des années 2000. Ma thèse a cherché à identifier des solutions pour améliorer ces renforcements en étudiant deux facteurs principaux : un facteur extrinsèque (un pré-lâcher temporaire dans un milieu semi-naturel, le soft-release), et un facteur intrinsèque correspondant à l'âge des hamsters au moment des lâchers (adultes et subadultes). Les résultats de ces études ont mis en évidence qu'un soft-release permettait d'augmenter la réactivité des hamsters confrontés à un risque de prédation, se traduisant par une meilleure survie en milieu naturel, comparativement à des individus naïfs du même âge. Cette différence était perceptible jusqu'à un mois post-lâcher. De plus, des femelles lâchées dans la nature 1,5 ou 3 mois après leur naissance en captivité ont eu une survie et une reproduction similaires à celles de femelles adultes âgées d'un an. Ces résultats permettent d'informer les programmes de conservation pour améliorer le succès des renforcements de population.

Mots clés : conservation, prédation, comportement, ontogénie, reproduction, survie, fitness

Abstract

The Common hamster (*Cricetus cricetus*) is one of the most endangered mammal in Europe. In Alsace, relict and fragmented populations persist. Population reinforcements have been implemented since the 2000s as an attempt to preserve the species. My thesis sought to identify solutions to improve these reinforcements by examining two main factors: an extrinsic one (a temporary pre-release in a semi-natural environment, known as soft-release) and an intrinsic one related to the age of hamsters at the time of release (adults and subadults). Main results of my work highlighted that a soft-release increased the reactivity of hamster females when facing predation risk, resulting in better survival after release compared to naïve females of the same age. This difference was noticeable for up to one month after release. Furthermore, female hamsters released into the wild 1.5 or 3 months after their birth in captivity had a similar survival rate and reproduction than one-year-old adult females. These findings can be used to inform conservation actions and improve the success of population reinforcements.

Keywords : conservation, predation, behavior, ontogeny, reproduction, survival, fitness