



HAL
open science

Influence de la fermeture du milieu sur les populations et les traits d'histoire de vie de deux espèces de serpents : la couleuvre verte et jaune et la couleuvre d'Esculape

Gopal Billy

► To cite this version:

Gopal Billy. Influence de la fermeture du milieu sur les populations et les traits d'histoire de vie de deux espèces de serpents : la couleuvre verte et jaune et la couleuvre d'Esculape. Biologie animale. Université de La Rochelle, 2023. Français. NNT : 2023LAROS043 . tel-04770239

HAL Id: tel-04770239

<https://theses.hal.science/tel-04770239v1>

Submitted on 6 Nov 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.



LA ROCHELLE UNIVERSITE

ÉCOLE DOCTORALE

-

618

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR-7372

THÈSE

présentée par :

Gopal Billy

soutenue le 20 décembre 2023

pour l'obtention du grade de Docteur de La Rochelle Université

Discipline : Biologie de la Conservation

**Influence de la fermeture du milieu sur les populations et les traits
d'histoire de vie de deux espèces de serpents : la couleuvre verte et
jaune et la couleuvre d'Esculape**

JURY :

Marie NEVOUX

Chargée de recherche, INRAE, UMR DECOD, Examinatrice

Sophie BELTRAN-BECH

Maîtresse de conférences, HDR, Université de Poitiers, EBI UMR
CNRS 7267, Rapportrice

Jean-François LE GALLIARD

Directeur de recherche, Sorbonne Université, CNRS - UMR 7618 iEES,
Rapporteur & Président du jury

Christophe BARBRAUD

Directeur de recherche, CEBC, CNRS-UMR7372, Directeur de thèse

Xavier BONNET

Directeur de recherche, CEBC, CNRS-UMR7372, Directeur de thèse

“Humans are a part of, and not apart from, the trajectory and stability domain of the system and will, to a large extent, determine their own paths through management of the ecosystem.” Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management (Folke et al., 2004).



Male adulte de couleuvre verte et jaune (*Hierophis viridiflavus*)

Remerciements



Cette thèse n'aurait été possible sans le financement de la Région Nouvelle Aquitaine, et du Conseil Départemental des Deux Sèvres. Je suis donc très reconnaissant envers ces deux assemblées.

J'adresse mes remerciements les plus sincères aux membres du Jury de thèse sans qui la soutenance n'aurait pu avoir lieu, et à leur intérêt porté à ce travail et d'avoir accepté de l'évaluer ; merci à Mme Sophie Beltran-Bech, Mme Marie Nevoux, et M. Jean-François Le Galliard.

Je remercie également Mme Isabelle Hirsch, Mme Jennifer De La Corte Gomez, et M. Paco Bustamante pour leur aide en fin de thèse.

Anthony Herrel et Pierre-Yves Henry m'ont apporté de précieux conseils lors du comité de thèse. Je les en remercie. De plus c'est un régal de discuter avec Anthony, de moloch notamment.

Un grand merci à tous les services du CEBC. Merci à l'ONF sans qui le suivi n'aurait pu avoir lieu dans la RBI. Daniel Barré a été d'une grande aide et son expertise de la forêt fut précieuse.

J'ai bénéficié d'un incroyable soutien de la part de M. Charles André BOST au cours de la thèse et particulièrement à la fin. Merci à Charly pour son soutien.

Je remercie tous les membres du laboratoire. David Pinaud fut d'une aide précieuse. Grâce à lui, nous avons bénéficié de la voiture de terrain sans modération.

Je suis très reconnaissant envers Anaïs Dasnon qui m'a familiarisé avec le logiciel E-SURGE. De même l'aide de Léa Lorrain-Soligon et de Thomas Schneider-Bruchon fut astronomique. Je remercie Guillaume Fosseries qui m'a accompagné sur le terrain. Nous avons pu partager l'expérience intéressante des démangeaisons d'aoûtats.

Merci à Pauline Bellot pour son dynamisme et son rire mémorable, de quoi requinquer tout le CEBC.

En fin de thèse, j'ai bénéficié d'un puissant soutien de la part des étudiants. Je remercie donc chaleureusement Clément Castel et les collègues qui se sont joints à moi et Guillaume pour la capture des serpents en forêt.

Magali Dahirel a fourni un beau travail de cartographie qui m'a été indispensable. Je lui suis donc extrêmement reconnaissant.

Nombreux sont les étudiants à être venus en forêt, attirés par les mystères des plaques et de leurs hôtes. Mathias Laizé, Lou Charpentier, Fintan Millet-Le Tarnec, Tom Fox, Thomas Nicot, Léo Lebaudy, Louis Dekerle, Aloys Crouzet, Louison Vogler, Alexandra Scheubel ; autant de naturalistes dans l'âme avec qui ce fut un plaisir d'aller à la pêche aux serpents.

Bien sûr, une attention chaleureuse pour Quentin Martinez et Rémi Allio qui m'ont encouragé dans la recherche d'une thèse et avec qui nous avons partagé d'excellents moments sur le terrain. Au cours de ces trois ans, les retours dans mon cher Vercors furent agrémentés de bivouacs inoubliables en compagnie de Manuel Catala et Vincent Guilhot.

Je remercie tendrement ma famille, et tout particulièrement ma mère Nadine, et mes sœurs Jade et Indira. Je remercie mes chers voisins, Josette et André pour leur affection.

Je remercie de tout cœur mes deux encadrants de thèse, Xavier Bonnet et Christophe Barbraud.

J'exprime toute ma gratitude et mon amitié pour Xavier, Chercheur passionné qui m'a embarqué dans le monde des serpents, de la CMR et de la biologie de la conservation. Je lui dois tout.



Xavier Bonnet et Dave Pearson m'ont accueilli en novembre 2010 à Carnac Island, un îlot paradisiaque où déambulent de majestueux Serpent-Tigres. Lors de cette mission, Xavier m'a fait découvrir la CMR sur les serpents, que je n'ai cessé de pratiquer depuis.

Cette semaine a marqué le début d'une amitié avec Xavier, qui m'a partagé son expérience hors norme sur les serpents.

Je n'aurais jamais imaginé être en thèse à ses côtés, à apprendre l'analyse des données de CMR. C'est un immense privilège.

Résumé

Ce travail de thèse s'appuie sur des suivis à long terme de populations de serpents par capture-marquage-recapture pour traiter des questions d'écologie et de biologie de la conservation. La création de réserves intégrales, où l'exploitation et la gestion des milieux et des espèces sont proscrites, vise à enrayer l'effondrement de la biodiversité. Toutefois, les bénéfices attendus sur la faune sont rarement évalués ; notamment sur le plan des paramètres démographiques et de dynamique des populations. En France les forêts classées en RBI (Réserve Biologique Intégrale) sont supposées devenir des sanctuaires de biodiversité. Néanmoins ces forêts sont soumises à une fermeture rapide de l'habitat tandis que le contexte environnant n'est pas toujours pris en compte. En conséquence, les milieux buissonnants semi-ouverts qui sont essentiels pour de nombreux organismes thermophiles peuvent être pris en étau entre l'agriculture industrielle, l'urbanisation et les zones forestières fermées. Le suivi à long terme des populations de serpents en forêt de Chizé (~27 ans ; 3447 individus marqués) associé au suivi de la fermeture de la canopée dans cette forêt de 2579 ha au milieu d'un paysage dévasté par l'agriculture intensive illustre cette menace. Avant le classement en RBI, l'exploitation forestière en parcelles maintenait une mosaïque d'habitats favorables aux serpents et aux cortèges d'espèces dont ils dépendent (e.g. leurs proies). L'exploitation en parcelles a offert un cadre semi-expérimental qui facilite les comparaisons entre les types d'habitats. Depuis le classement en RBI, la fermeture rapide des habitats ouverts et semi-ouverts a provoqué un fort déclin de l'abondance des serpents (60%). Les analyses démographiques éclairent les mécanismes impliqués. Par exemple, dans les habitats fermés une survie très faible des nouveau-nés entraîne une absence de recrutement, surtout chez l'espèce la plus thermophile. Cette étude fournit des éléments solides qui montrent que l'homogénéisation des habitats associée à l'absence de gestion forestière peut entraîner une diminution drastique de l'abondance des serpents. Or ces organismes sont en déclin généralisé en Europe comme dans le monde. Les conséquences ne sont pas seulement d'ordre démographique. Depuis la mise en RBI, la taille des serpents a nettement diminué, tandis que la condition corporelle a légèrement augmenté. Ces changements phénotypiques sont plus marqués dans les

parcelles où la canopée a le plus changé. De façon non intentionnée, le statut de conservation le plus protecteur appliqué aux forêts tempérées pourrait s'avérer moins utile en termes de conservation qu'un statut autorisant des actions limitées de coupe d'arbres. Ce travail apporte une contribution pour guider la gestion des habitats forestiers et montre qu'il est indispensable de prendre en compte des suivis longitudinaux capables d'élucider une partie des mécanismes sous-jacents aux changements désormais de plus en plus rapides qui affectent les écosystèmes.

Abstract

This thesis is based on long-term monitoring of snake populations by capture-mark-recapture to address issues of conservation ecology and ecology. The creation of strict nature reserves, where the exploitation and management of environments and species are banned, is intended to halt the collapse of biodiversity. However, the expected benefits for wildlife are rarely assessed, particularly in terms of demographic parameters and population dynamics. In France, forests classified as RBI (Réserve Biologique Intégrale) are supposed to become biodiversity sanctuaries. However, these forests are subject to rapid habitat closure, while the surrounding environmental context is not always taken into account. As a result, semi-open woodlands, which are essential for many thermophilic organisms, can be squeezed between industrial agriculture, urbanisation and closed forest areas. The long-term monitoring of snake populations in the Chizé forest (~27 years; 3,447 marked individuals) combined with the monitoring of canopy closure in this forest of 2,579 ha in the middle of a landscape devastated by intensive agriculture illustrates this threat. Before the forest was classified as an RBI, logging in patches maintained a mosaic of habitats favourable to snakes and the species on which they depend (e.g. their prey). Plot-based logging provided a semi-experimental setting that facilitated comparisons between habitat types. Since classification as a RBI, the rapid closure of open and semi-open habitats has led to a sharp decline in snake abundance (>60%). Demographic analyses shed light on the mechanisms involved. For example, in closed habitats, the very low survival of neonate snakes leads to a lack of recruitment, especially in the most thermophilic species. This study provides solid evidence that the homogenisation of

habitats associated with the absence of forest management can lead to a drastic reduction in the abundance of snakes. These organisms are in widespread decline in Europe and around the world. The consequences are not just demographic. Since RBI classification, mean snake body size decreased strongly, while mean body condition has increased slightly. These phenotypic changes were more marked in plots where the canopy has changed the most. Unintentionally, the most protective conservation status applied to temperate forests could prove less useful in terms of conservation than a status authorising limited tree-cutting actions. This work makes a contribution to guiding the management of forest habitats and shows that it is essential to take into account longitudinal monitoring capable of elucidating some of the mechanisms underlying the now increasingly rapid changes affecting ecosystems.

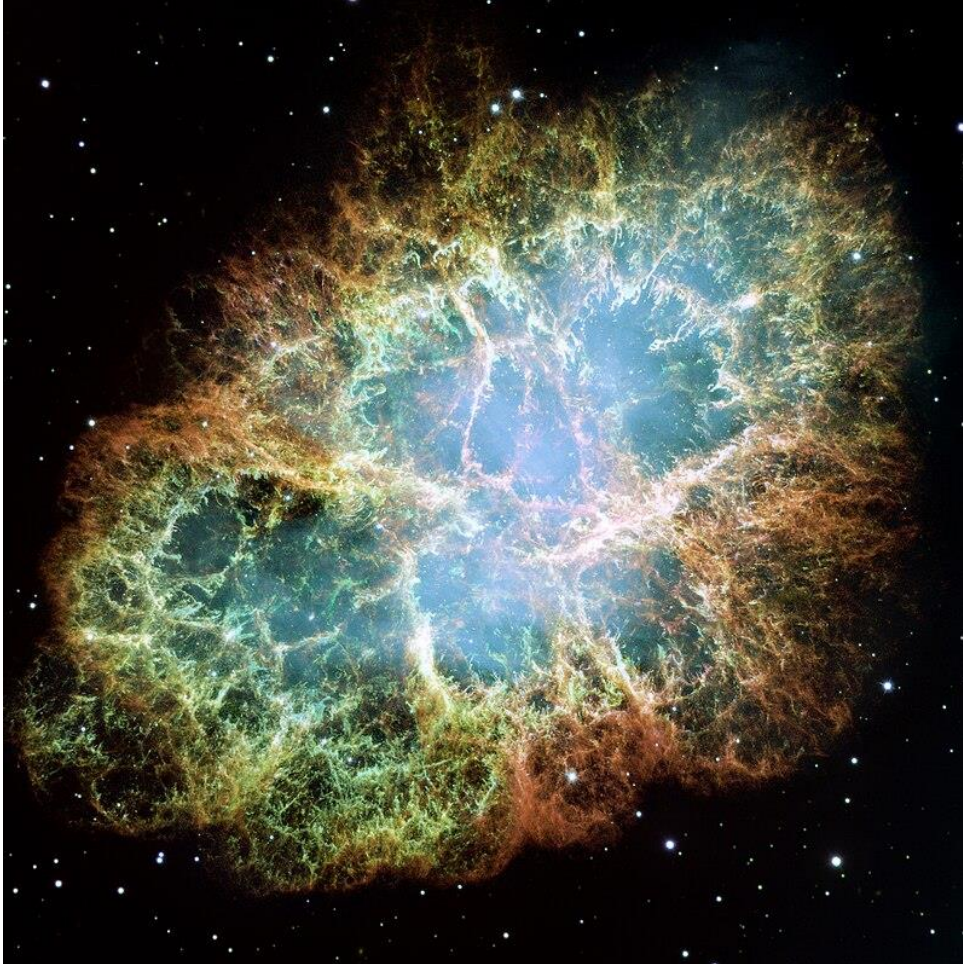
Table des matières

Introduction	13
Les changements sont omniprésents	13
L'Anthropocène.....	17
Les aires protégées continentales	20
Les forêts, principales aires protégées continentales	24
Importances des milieux forestiers pour les reptiles	28
Questions étudiées.....	33
Méthodes.....	34
Espèces étudiées.....	34
La couleuvre verte et jaune, <i>Hierophis viridiflavus</i> (Lacepède, 1789).....	36
La couleuvre d'Esculape, <i>Zamenis longissimus</i> (Laurenti, 1768).....	39
Les suivis par capture-marquage-recapture (CMR).....	44
Utilisation de réseaux de plaques	51
Chapitre 1 Impact des modifications de l'habitat sur les populations : fermeture de la canopée et abondance des serpents.....	55
Introduction du chapitre 1 : contexte local de l'étude.....	56
Does strict protection status harm snake populations in a temperate forest?.....	69
Chapitre 2 Paramètres démographiques sous-jacents à l'abondance : liens entre écologie et fonctionnement des populations.....	112
Introduction du chapitre 2 : importance des suivis CMR pour comprendre les tendances démographiques	113

Demographic parameters underlying two snake population declines caused by increasing forest canopy cover	117
Chapitre 3 Conséquences sur les traits phénotypiques.....	153
Introduction du chapitre 3 : relations entre la fermeture de la canopée et changements phénotypiques ?.....	154
Body size and body condition respond to canopy closing in complex ways in two snake species	159
Discussion générale	196
Un bref rappel.....	196
1) Quel est l'influence de la fermeture de l'habitat sur les effectifs de serpents en zone protégée ?	197
Principaux résultats.....	197
Limites rencontrées.....	199
De futures pistes	201
2) Quels sont les mécanismes démographiques qui sous-tendent le sort des populations affectées par des modifications naturelles de l'habitat ?.....	206
Principaux résultats.....	206
Limites rencontrées.....	208
De futures pistes	209
3) Les traits phénotypiques ont-ils été influencés par les modifications de l'habitat ?.....	212
Principaux résultats.....	212
Limites rencontrées.....	216

De futures pistes	217
Liens entre les trois questions	218
La RBI est-elle au service de la biodiversité ?	223
Retour sur les objectifs du décret officiel de la RBI de la Sylve d'Argenson	223
La RBI est une forêt isolée dans un paysage très dégradé.....	227
Conclusions	229
BIBLIOGRAPHIE.....	230
Annexes.....	288
Annexes du Chapitre 1	288
Annexes du Chapitre 2	290
Annexe de la discussion générale.....	292
Publications parallèles à la thèse.....	293

Introduction



Explosion de la supernovae SN 1054. (NASA, ESA, J. Hester and A. Loll (Arizona State University), HubbleSite: gallery, release, Domaine public, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=516106>

Introduction

Les changements sont omniprésents

L'univers est le théâtre de bouleversements titanesques tels que les explosions de supernovæ, la formation de planètes ou des collisions entre des astres. Ces processus sont à l'origine de la formation et de l'histoire du globe terrestre. Les roches en témoignent et c'est logiquement en géologie que les exemples les plus frappants viennent à l'esprit. L'impact de comètes pourrait être à l'origine des océans. Celui à l'origine de la Lune, en modifiant la composition de la croûte terrestre, a peut-être déclenché la tectonique des plaques ? Cette dernière est associée à de nombreux phénomènes géologiques : volcanismes, séismes, orogénèse, formation de fosses océaniques. Ainsi, les interactions entre des agents externes et internes créent des conditions singulières, changeantes. Des forces externes (astronomiques) et internes (géologiques) ont façonné la surface de la terre où la vie évolue depuis environ 3.8 milliards d'années. Elles ont impacté les facteurs abiotiques et biotiques et par conséquent les communautés d'organismes. Par exemple, la théorie astronomique des paléoclimats explique en grande partie les fluctuations climatiques au cours des temps géologiques. Cette théorie s'appuie sur les cycles de Milankovitch, c'est à dire les variations périodiques de l'orbite et de l'axe de rotation de la Terre (excentricité, obliquité et précession des équinoxes). Ces exemples illustrent combien des effets en cascade forment des contextes d'une grande diversité et qui se déroulent sur des échelles temporelles et spatiales étendues.

Les changements brutaux ou progressifs des écosystèmes fossiles terrestres et marins enregistrés dans les roches sédimentaires définissent des périodes, des séries

ou des étages stratigraphiques. Si l'on se concentre sur le Phanérozoïque, soit les 541 derniers millions d'années, nous constatons que les couches géologiques et leur registre fossile portent les stigmates de multiples crises de la biodiversité (Erwin, 2001). Certaines ont été relativement longues (quelques millions d'années). D'autres furent plus courtes (quelques dizaines de milliers d'années). Certaines crises ont eu une portée globale, causant l'extinction de plus des trois quarts des espèces alors présentes, d'autres ont été locales, de portée beaucoup plus restreinte, ne touchant que des groupes taxonomiques bien particuliers. Depuis le Cambrien, cinq extinctions de masse de la biodiversité ont été décrites ; mais de nombreuses autres crises biologiques de plus faible ampleur ont laissé des marques. Ces crises ont profondément modifié les trajectoires évolutives de nombreux groupes d'organismes (Knoll & Carroll, 1999). Elles sont séparées par de longues périodes de calme géologique relatif, ce qui ne signifie pas que les processus évolutifs ralentissent pour autant (Valverde & Solé 2015). La plus grande crise de la biodiversité Phanérozoïque marqua la transition Permien-Trias, provoquant l'extinction de plus de la moitié des familles et plus de 80% des genres, ce qui entraîna des changements majeurs durant la période de récupération (Benton & Twitchett, 2003; Chen & Benton, 2012; Jin et al., 2000). En milieu marin, plus de 50% des familles ont péri. Entre 90 et 96% des organismes marins à squelette externe ont connu ce sort. Toutefois, considérer une échelle temporelle et spatiale aussi grande ne permet qu'une analyse assez grossière des processus à l'œuvre au moment des crises d'extinction. Des pans entiers de groupes taxonomiques n'ont probablement laissé aucune trace dans les archives minérales. Si une grande diversité de bouleversements a marqué le cours du

Phanérozoïque, le temps dégrade les traces, les indices deviennent fragmentaires et les causes sont sujettes à des interprétations parfois divergentes (Bond & Grasby 2017). Mieux connaître les processus actuels pourrait aider à résoudre certaines controverses.

Les changements plus subtils sont forcément ceux qui résistent le moins bien au cours du temps. Quelques milliers d'années peuvent effacer leurs marques tandis que l'empreinte d'évènements majeurs restera dans les archives géologiques pendant des centaines de millions d'années. C'est pourquoi nous observons une certaine graduation dans la précision des informations relatives aux changements examinés. Globalement, plus nous approchons de la période actuelle, et plus nous avons accès aux mécanismes sous-jacents, les causes des changements deviennent tangibles et on comprend mieux comment ils s'ajoutent aux bouleversements les plus violents et essentiellement anciens. Il est donc nécessaire de prendre en compte ces échelles pour comprendre les changements biologiques dans leur ensemble. Malgré les difficultés pour comparer des fossiles et des espèces vivantes, les processus actuels éclairent effectivement ceux du passé (Jablonski, 2008; Jackson & Blois, 2015). Réciproquement, les évènements du passé lointain peuvent éclairer les phénomènes biologiques qui se déroulent actuellement (Jackson & Erwin, 2006). En effet, contrairement à ce qui a longtemps été admis, les processus évolutifs peuvent se produire à une échelle temporelle relativement courte (un faible nombre de générations), devenant alors indissociables des processus écologiques (Carroll et al., 2007; Lavergne et al., 2010).

En limitant les investigations à quelques dizaines de milliers d'années, il est des changements que l'on peut étudier de façon assez précise. Parfois, des restes d'ADN de fossiles deviennent exploitables et les comparaisons avec le présent permettent des

inférences robustes sur les processus écologiques et évolutifs ayant opéré (Hofreiter et al. 2000, Barnett et al. 2006, 2009, Debruyne et al. 2008, Hofreiter & Stewart 2009). Les mécanismes sous-jacents et les conséquences sur la biodiversité deviennent accessibles. Le dernier cycle interglaciaire/glaciaire du Pléistocène fournit un bon exemple (Hofreiter & Stewart 2009, Fortin et al. 2021). Il a pu être étudié avec une grande finesse grâce à des éléments géologiques et paléontologiques abondants et bien préservés (Elias, 1996; Fletcher et al., 2010; Matthews, 1968; Walker, 2014). L'écologie a joué un rôle clef pour définir les paléoclimats du dernier cycle glaciaire, entre autres grâce à la comparaison des niches écologiques des coléoptères actuels et fossiles. L'étude d'un épisode du Pléistocène devient instructive à différents égards (Hofreiter & Stewart 2009, Fortin et al. 2021). Une analyse fine des épisodes climatiques remarquables a permis de déceler des sous-épisodes de courte durée. Les liens entre paléoclimat et paléoenvironnements expliquent alors la phylogéographie. Les résultats qui en sont issus ont permis de proposer des modèles pour les changements climatiques actuels. Même en considérant les périodes récentes, par exemple depuis les deux derniers siècles jusqu'à aujourd'hui, il est essentiel de prendre en compte des échelles spatiales et temporelles bien différentes.

Certains phénomènes peuvent être étudiés à un niveau continental ou planétaire, d'autres à un niveau local, éventuellement pour en tirer des patrons globaux. Les conséquences, sur les populations et les espèces, d'évènements tels que l'assèchement de la mer d'Aral, les incendies gigantesques en Australie fin 2019, les effets de la surpêche mondiale ou ceux de la perte globale des habitats naturels sont souvent analysés en considérant des espaces géographiques immenses, donc en regroupant

des quantités considérables de processus complexes qui se déroulent à petite échelle spatiale. Inversement, l'étude d'une population donnée ignore largement ce qui se passe à l'autre bout de la planète. Toutefois, ces approches sont complémentaires en contribuant à une meilleure compréhension de la façon dont les êtres vivants répondent aux contraintes environnementales (Sax & Gaines 2003, Vellend et al. 2017). En somme, il existe par exemple des liens entre les processus de macroévolution, microévolution et les suivis de populations.

L'Anthropocène

Depuis deux siècles, *Homo sapiens* exploite l'environnement en créant d'intenses modifications (Jaureguiberry et al., 2022). Sur le plan géologique et climatique, depuis la fin de la dernière période glaciaire nous étions dans une période relativement calme, qui a peut-être favorisé l'expansion et l'augmentation des populations humaines (Goñi, 2020; Roberts et al., 2018). Mais en moins d'un millénaire, l'impact de l'espèce humaine sur l'environnement est désormais tellement fort que non seulement le rythme et l'intensité des variations naturelles sont bouleversés, mais en outre de nouveaux types de perturbations majeures sont apparus. Celles-ci sont nées de la mécanisation, de l'industrialisation et de l'urbanisation qui ont transformé les paysages, les écosystèmes, les sols, l'atmosphère et l'hydrosphère à large échelle spatiale et sur un pas de temps très court. Les pollutions chimiques (e.g. plusieurs millions de nouvelles molécules de synthèse relâchées dans la nature, des centaines de milliards de tonnes de déchets), lumineuses et sonores représentent des événements nouveaux pour la planète. Les paysages diversifiés laissent place à d'immenses espaces monotones, artificialisés et dédiés à l'agriculture intensive (Fig. 1

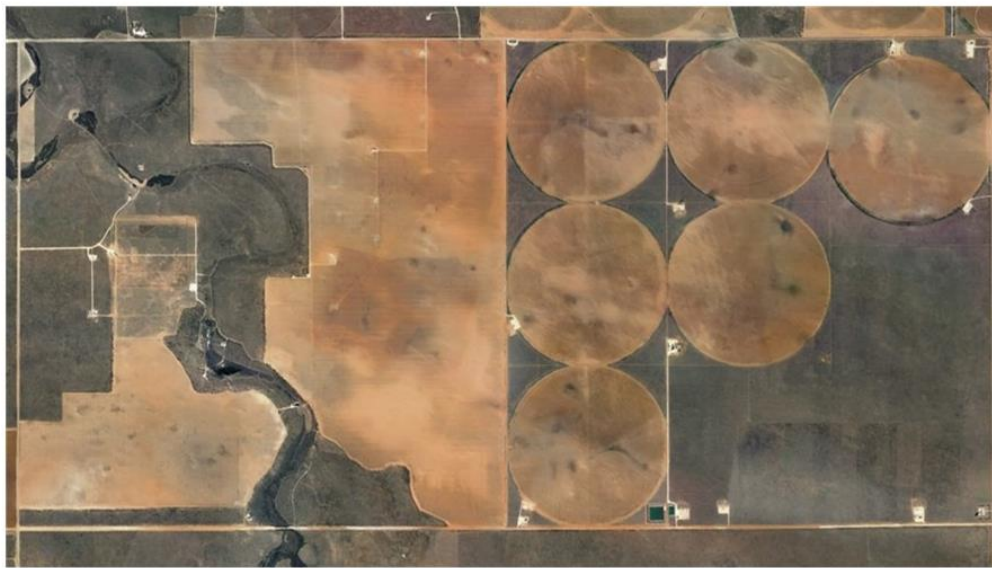
page 19). L'urbanisation, les infrastructures et les réseaux de transport accaparent des surfaces considérables (e.g. 1,7 millions d'hectares de route et parkings en France, « Artificialisation », 2023). Presque partout désormais, les habitats naturels sont relictuels, isolés et fragmentés (Laurance, 2010; Pardini et al., 2018; Watson et al., 2016). Les conséquences de l'artificialisation et de la destruction des habitats sont colossales : jamais un niveau de fragmentation aussi rapide et brutal des écosystèmes n'avait eu lieu. Cette période, qualifiée d'Anthropocène et qui succède à l'Holocène matérialise notre influence considérable sur la Terre ; les nombreuses études montrent clairement les conséquences de l'anthropisation sur le climat (réchauffement climatique) et les écosystèmes (Dirzo et al., 2014; Jaureguiberry et al., 2022; Malhi et al., 2020; Sekercioglu et al., 2008). Nous sommes ainsi à l'aube de la sixième extinction de masse (Barnosky et al., 2011). Les sédiments stratifiés et pollués du lac Crawford au Canada, sont les candidats privilégiés pour désigner le début de l'Anthropocène, la commission internationale de stratigraphie (ICS) tranchera dans les mois ou années à venir. Les connaissances paléontologiques, évolutives et écologiques des crises précédentes et des processus actuels pourraient s'avérer utiles pour comprendre les bouleversements présents, ainsi que pour tenter de prévoir et essayer de limiter les conséquences.

"A fashion is merely a form of ugliness so absolutely unbearable that we have to alter it every six months!" (Oscar Wilde)

La culture industrielle du coton aux USA et en Australie illustre l'impact de l'industrie de la mode qui est basée sur le renouvellement extrêmement rapide de vêtements souvent de mauvaise qualité (Niinimäki et al. 2020).



Images du haut degré d'industrialisation de la Culture du coton en Australie sur des parcelles de plus de 500 hectares avec des machines à plus de 500.000€ pièce. Le bush a disparu.



L'image couvre à peu près 2000 hectares de champs cultivés et irrigués dans les anciens écosystèmes steppiques du Texas, chaque cercle est d'environ 160 hectares. Dans cet état le coton représente plus de 50% des cultures et s'étale sur 2.300.000 hectares. Une industrie essentiellement tournée vers l'exportation et qui génère plus de 20 milliards de dollars par an aux USA.

La surface cultivée mondiale couvre ~5.000.000.000 d'hectares sur les 13.000.000.000 ha de terres émergées (~38%).

Niinimäki, K., Peters, G., Dahlbo, H., Perry, P., Rissanen, T., & Gwilt, A. (2020). The environmental price of fast fashion. *Nature Reviews Earth & Environment*, 1, 189-200.

Figure 1. Exemple de paysage artificialisé et dédié à l'agriculture intensive.

L'Anthropocène est associée à une très forte défaunation (Dirzo et al., 2014; Poulsen et al., 2023; Young et al., 2016). Les causes sont multiples, mais en milieu continental la première est la destruction massive des habitats (Cox et al., 2022; Dirzo et al., 2014; Jaureguiberry et al., 2022). Les autres causes sont nombreuses, la pollution, l'introduction d'espèces invasives, le réchauffement climatique, les maladies émergentes ou la surexploitation de ressources et elles aggravent considérablement la situation (Cox et al., 2022; Jaureguiberry et al., 2022). On estime qu'environ 1 million d'espèces est menacée d'extinction, c'est-à-dire une part importante du nombre total d'espèces présentes sur Terre estimé à environ 8 millions (ce qui est une sous-estimation qui ne tient pas compte des mondes microbiens) (Díaz & Malhi 2022). Si l'on se concentre sur les vertébrés, des évaluations récentes montrent que 41% des amphibiens, 21% des reptiles, 25% des mammifères et 14% des oiseaux sont menacés d'extinction à court terme (Cox et al., 2022). Puisque la perte des habitats favorables à la biodiversité est la première cause de la défaunation (Hoffmann et al., 2010), il est logique de s'y intéresser pour mieux comprendre les mécanismes sous-jacents.

Les aires protégées continentales

Les régions fortement urbanisées, les espaces bétonnés ou les immenses plaines utilisées en agriculture intensive n'abritent plus beaucoup d'espèces de vertébrés sauvages et la plupart du temps en faible densité. L'Homme, le bétail et quelques espèces commensales représentent désormais l'essentiel de la biomasse des vertébrés terrestres (Greenspoon et al., 2023). En revanche, certaines zones plus ou moins naturelles ont été relativement épargnées. Elles n'ont pas été surexploitées ou

dévastées pour diverses raisons, souvent grâce à leur faible intérêt agricole ou pour des causes historiques (e.g. réserves de chasse, zones de conflits). Par exemple la création des premiers parcs comme celui du Yellowstone en 1872 était motivée par des raisons écologiques et patrimoniales ; actuellement la sauvegarde de services écosystémiques (principalement agricoles ou pour la santé humaine) devient prépondérante (Hummel et al., 2019; Srivathsa et al., 2023). Les réserves naturelles et les parcs naturels sont indispensables pour lutter contre l'érosion de la biodiversité. Ils jouent le rôle de sanctuaires de la biodiversité et une pierre angulaire de la biologie de la conservation (Chape et al., 2005; Fuller et al., 2010). Une partie de ces zones bénéficie de mesures de protection, et lorsque c'est le cas le niveau de protection est très variable. Comme l'indique le guide *Lignes directrices pour l'application des catégories de gestion aux aires protégées* de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) « La raison d'être primordiale d'un système d'aires protégées est d'augmenter l'efficacité de la conservation in-situ de la biodiversité » (Dudley, 2008b). Le mot important de cette déclaration est « augmenter » ; pour des raisons de pragmatisme il indique une direction et non pas un niveau à atteindre. L'UICN décrit d'ailleurs une aire protégée comme « un espace géographique clairement défini, reconnu, consacré et géré, par tout moyen efficace, juridique ou autre, afin d'assurer à long terme la conservation de la nature ainsi que les services écosystémiques et les valeurs culturelles qui lui sont associés ».

Il existe un large éventail d'aires protégées qui s'échelonnent selon un gradient de protection. La position des aires protégées sur ce gradient est largement contrainte par des conflits d'usages. Fondamentalement, les aires protégées ne peuvent pas être

établies indépendamment des populations humaines (Niemelä et al., 2005). Des compromis entre les pressions sociétales et les menaces qui pèsent sur les espèces, les écosystèmes et les services écosystémiques expliquent la diversité des statuts de protection. Ils sont détaillés par l'UICN qui définit six grandes catégories dont l'ordre correspond au niveau de protection (Dudley, 2008b). La catégorie la plus forte, ou la plus stricte est la catégorie Ia, nommée Réserve Naturelle Intégrale (Strict Nature Reserve). Dans les zones soumises à cette catégorie de protection les actions de gestion sont proscrites (sauf urgence) et aucune exploitation des ressources n'est possible. La catégorie Ib, nommée Zone de nature sauvage est légèrement moins stricte, elle autorise des actions de gestion voire d'exploitation limitée des ressources. Les autres catégories (i.e., de II à VI) portent les noms suivants : Parc national (catégorie II), Monument ou élément naturel (catégorie III), Aire de gestion des habitats ou des espèces (catégorie IV), Paysage terrestre ou marin protégé (catégorie V), Aire protégée avec utilisation durable des ressources naturelles (catégorie VI, la moins stricte de toutes). Un point mérite d'être relevé au sujet de la catégorisation de ces aires protégées, clairement énoncé dans le guide de l'UICN : « La définition et les catégories d'aires protégées de l'UICN ne sont pas une camisole de force mais un cadre pour orienter une meilleure application des catégories » (Dudley, 2008b).

La mise en place d'aires protégées est le résultat d'initiatives internationales, nationales et régionales. Selon les pays, les définitions varient. Cela a généré une confusion dans les termes et les statuts attribués à ces aires protégées : « Alors que des aires protégées, dans le sens moderne du terme, étaient créées dans un pays après l'autre tout au long du 20ème siècle (parfois avant), chaque nation a développé son

approche pour les gérer, et il n'existait au départ ni normes, ni terminologies communes. Il en résulte que de nombreux termes différents sont utilisés au niveau national pour décrire les aires protégées et qu'il y a aussi toute une variété de systèmes internationaux d'aires protégées qui ont été créés dans le cadre de conventions mondiales (e.g. les Sites du patrimoine mondial) et d'accords régionaux (e.g. les sites Natura 2000 en Europe) » (Dudley, 2008b). L'UICN a donc proposé une synthèse et une clarification et dans ce travail nous utilisons les définitions de l'UICN.

De nombreux états déclarent essayer de se conformer aux préconisations de l'UICN. Les aires protégées doivent être établies de façon cohérente, pertinente, et encourager les territoires adjacents à intégrer des mesures de conservations. La notion d'aire protégée peut facilement signifier zone défendue, circonscrite, un espace patrouillé et surveillé par des gardes. Est-il approprié d'établir une aire protégée qui serait isolée dans un espace surexploité ou fortement dégradé ? *A priori* cela semble en contradiction avec les conditions exposées par l'UICN. En effet cet organisme insiste sur le fait que les aires protégées ne doivent pas être considérées comme des entités séparées mais comme faisant partie de paysages de conservation plus vastes, qui comprennent des systèmes d'aires protégées intégrés dans des écosystèmes plus larges, aussi bien dans des paysages terrestres que marins. Dans les zones terrestres (qui incluent cours d'eau, marais, lacs, etc.), les aires protégées et les parcs sont souvent des reliques isolées, encloses dans des régions fortement anthropisées, parfois entourées de clôtures. Les quelques initiatives pour répondre à l'objectif de décroissement restent modestes, tels que les passages à faune sur et sous les routes ou les trames vertes ou bleues et ne peuvent pas compenser l'extension de zones

agricoles intensives ni l'expansion galopante des zones périurbaines recouvertes de béton et de goudron. Ces zones fortement artificialisées sont des barrières bien plus infranchissables pour les individus et les populations que des clôtures. Mais surtout les zones fortement artificialisées ont remplacé des écosystèmes à grande échelle. Par exemple la vallée du Rhône est fortement minéralisée et artificialisée, les ripisylves sont réduites à quelques lambeaux sur des centaines de kilomètres. Quoi qu'il en soit, les aires protégées englobent les principaux écosystèmes hôtes de la plus grande partie de la biodiversité de la planète. Les forêts occupent une place prépondérante dans ce contexte.

Les forêts, principales aires protégées continentales

Couvrant 4,06 milliards d'hectares en 2020, soit 31% de la superficie totale des terres (*Global Forest Resources Assessment 2020*, 2020), les forêts abritent l'essentiel de la biodiversité terrestre (Brockerhoff et al., 2017; Gibson et al., 2011; Pillay et al., 2021; Xofis et al., 2023), stockent plus de carbone que ce que l'atmosphère en contient, jouent un rôle majeur dans la régulation du climat et offrent des services considérables aux populations humaines (Pan et al., 2013). Les forêts appartiennent à plusieurs biomes : forêts boréales, tempérées, tropicales sèches, tropicales humides (cette diversité ne sera pas abordée dans ce travail).

En 2020, 18% de la surface forestière mondiale se trouvaient dans des aires protégées, soit 726 millions d'hectares (*Global Forest Resources Assessment 2020*). Seulement 10% des forêts du monde sont dédiés (souvent partiellement) à la conservation de la biodiversité, soit environ 424 millions d'hectares (*Global Forest*

Resources Assessment 2020, 2020). Depuis une dizaine d'années, le taux d'apport de nouvelles surfaces de forêts protégées diminue (*Global Forest Resources Assessment 2020*).

Comme les autres aires protégées, les réserves intégrales forestières (nommées réserves biologiques intégrales en France), sont principalement dédiées au rôle de sanctuaire de la biodiversité. Elles sont des refuges laissés en libre évolution ; elles permettent aux processus naturels de s'exprimer en dehors de l'intervention humaine. Il est possible d'y étudier des changements naturels des habitats à fine échelle spatiale et temporelle. Les réserves intégrales forestières devraient permettre une exploration précise des liens entre des facteurs écologiques majeurs et les réponses des populations. Elles offrent une option pour mesurer la vitesse des modifications du paysage et de ses conséquences sur la dynamique des populations qu'elles abritent (la distinction faite ici entre forêt et espèces hébergées est évidemment arbitraire). Compte tenu des incertitudes grandissantes au sujet de l'impact des changements climatiques sur les écosystèmes (Littell et al., 2011; Stein et al., 2013), les réserves intégrales forestières offrent des conditions précieuses pour mesurer et comprendre les capacités de résistance et d'adaptation des écosystèmes terrestres. Ces espaces protégés sont des laboratoires à ciel ouvert pour tester de nombreux sujets d'écophysiologie, d'écologie des populations et de biologie évolutive puisque, comme cela a été suggéré plus haut, tous ces sujets sont intimement liés. Dans ce cadre, des questions importantes peuvent être identifiées. Est-ce que l'habitat évolue rapidement dans les réserves intégrales forestières ? Cela dépend probablement de l'état des peuplements forestiers au moment de la mise en réserve. Les niches écologiques

évoluent-t-elles suite aux modifications de l'habitat (Sexton et al., 2017) ? Si oui à quel rythme ? La diversité des espèces change-t-elle en conséquence ? La dynamique des populations change-t-elle en fonction de l'écologie des espèces ? Quels sont les paramètres démographiques les plus sensibles aux fluctuations de l'habitat ? Observe-t-on une adaptation locale avec des changements de phénotypes, à quel rythme ? L'environnement induit-il de la plasticité phénotypique (variations phénotypiques indépendantes des variations du génome) ? Si oui comment s'exprime-t-elle ? Ces questions doivent être examinées pour mieux répondre à des enjeux de conservation. En effet les forêts sont menacées à l'échelle mondiale, non seulement par la pression exercée par l'urbanisation et les infrastructures de transport et l'agriculture intensive, la surexploitation des ressources forestières, mais aussi par les changements climatiques (Fearnside, 1996; Wade et al., 2003; Zhang et al., 2001).

La paléopalynologie a révélé que la déforestation a commencé dès le Néolithique, pour aménager des zones de pâturage et de cultures céréalières (Argant et al., 2006). Depuis assez longtemps, l'Homme exerce une influence sur les communautés d'espèces et sur la dynamique des populations qui dépendent des habitats forestiers. Mais depuis 200 ans, les forêts subissent de plein fouet les conséquences de la mécanisation (McGrath et al., 2015; Paletto et al., 2008). Les forêts naturelles sont détruites, morcelées, déconnectées, fragmentées (Wade et al., 2003). Les forêts tempérées d'Europe ont été considérablement transformées à partir du XIXe siècle (Buckley, 2020; McGrath et al., 2015). L'exploitation traditionnelle de la forêt est maintenant dominée par l'exploitation industrielle du bois, menaçant des pans entiers de la biodiversité. La forêt des Landes pourrait être prise naïvement comme un

exemple de succès de protection de la nature (i.e. la plus grande forêt française), mais elle est en réalité constituée d'immenses parcelles de monoculture de pins maritimes (près d'un million d'hectares) gérées de façon intensive. L'attention portée à la biodiversité est symbolique, les risques écologiques et climatiques (e.g. incendies, tempêtes, maladies, incapacité d'adaptation aux changements climatiques) ne changent pas de façon fondamentale les pratiques qui consistent à augmenter le plus possible les rendements. C'est pourquoi il est irritant d'entendre des annonces dans les principaux médias en France qui mettent en avant l'expansion des forêts comme un signe de bonne santé écologique. L'importance des habitats forestiers faisant effectivement l'objet de mesures de conservation est donc accrue et la création de véritables réserves forestières est urgente.

Mener à bien des actions de conservation pour contrer les actions de destruction est loin d'être simple. Pour maximiser l'efficacité des mesures tout en minimisant les coûts, la biologie des espèces à protéger doit être bien connue. Une solide compréhension des liens entre facteurs écologiques et dynamique des populations est donc capitale. Autrement les mesures de conservation peuvent s'avérer infructueuses, voire faire perdre un temps précieux (E. White, 2019). Le cas du Kakapo (*Strigops habroptilus*) un perroquet terrestre habitant les forêts Néozélandaises est éloquent (Fortin et al., 2021). Cette espèce au bord de l'extinction il y a quelques décades a été sauvée grâce aux travaux qui ont permis de mieux comprendre son écologie. Outre des naissances extrêmement rares, le sexe ratio était biaisé vers les mâles dans les premiers programmes de conservation menés *in situ*. C'est en ayant compris comment l'habitat forestier fournit des ressources à cet oiseau puisque la production d'œufs et

le soin des jeunes semblent assurés par la fructification du pin rimu (*Dacrydium cupressinum*) que les actions de terrain ont commencé à être efficaces (des travaux en centre d'élevage, notamment pour lutter contre des maladies ont aussi été essentiels). Cet exemple souligne le fait que des études précises et à long terme peuvent être cruciales pour répondre à des enjeux de conservation.

Importances des milieux forestiers pour les reptiles

Les forêts présentent un large éventail de formes, depuis les très grands massifs jusqu'aux formations linéaires typiques des régions bocagères. Elles peuvent être naturelles (forêts primaires) ou complètement artérielles. Les forêts appartiennent à plusieurs biomes : forêts boréales, tempérées, tropicales sèches, tropicales humides. Les très grandes forêts équatoriales ou tropicales (e.g. Brésil, Gabon, Indonésie, Papouasie Nouvelle Guinée) hébergent l'essentiel de la biodiversité terrestre mondiale des vertébrés, y compris le plus grand nombre d'espèces de reptiles (Pillay et al., 2021). Ce constat s'applique globalement si on tient compte des tétrapodes terrestres en général. Mais lorsque les grands groupes taxinomiques de reptiles sont pris en compte, une image plus nuancée se dégage. Par exemple la répartition mondiale des points chauds de la diversité des tortues ne se superpose pas très bien à celle des principales forêts primaires ; pour les lézards (hormis les serpents) c'est encore plus net puisque l'Australie aride, dépourvue de forêt, est la zone la plus riche (Roll et al., 2017). Quant aux serpents (qui sont un groupe particulier de lézards ; Caldwell, 2019), le Brésil et les zones adjacentes des pays voisins contiennent l'essentiel des espèces. Ces répartitions différentielles à grande échelle s'expliquent

par différents facteurs écologiques, qui n'ont pas encore été suffisamment pris en compte par les politiques de conservation. En effet, les zones prioritaires visées par les organisations de protection de la biodiversité et de la nature correspondent bien aux points chauds de la biodiversité aviaire et mammalienne, mais assez mal à la distribution des points chauds de la biodiversité des différents groupes de reptiles (Roll et al., 2017). Ce décalage est probablement lié à une combinaison de facteurs culturels et de l'état des connaissances ; il est donc important d'étudier en détail les relations entre les milieux forestiers, l'écologie et la dynamique des populations de reptiles. Malheureusement peu de programmes de recherche y sont consacrés.

Les lacunes relatives à la biologie des reptiles sont en partie dues à un chauvinisme taxonomique (Bonnet et al., 2002; Fortin et al., 2021; Troudet et al., 2017). Biais qui impacte aussi les études en biologie de la conservation (Clark & May 2002). En conséquence, favoriser l'étude et la protection d'espèces emblématiques afin qu'elles servent de parapluie pour les écosystèmes qui les abritent, n'offre pas de garantie que les objectifs de protection globale de la biodiversité puissent être atteints. Or, les serpents, sujets d'étude de ce travail, sont loin d'être des espèces emblématiques (Shine & Bonnet 2000, Troudet et al. 2017, Rozzi 2019, Guedes et al. 2023). Les mesures de conservation soutenues par d'importants moyens humains et financiers ciblent principalement les mammifères et les oiseaux. Les efforts de conservation *in situ* consacrés au Kakapo seraient impensables pour des espèces d'eumycètes, d'arachnides, de crustacés, de serpents, ou pour d'autres taxons négligés. Les serpents, prédateurs de niveaux trophiques élevés (e.g. une vipère qui consomme des musaraignes) participent pourtant au fonctionnements des écosystèmes (Folke et al.,

2004). En outre, beaucoup d'espèces sont de fins baromètres de la qualité des écosystèmes, en particulier sous l'influence des changements climatiques (Walther et al. 2002, Beaupre & Douglas 2009, Lewandowski et al. 2010).

Les serpents sont en fort déclin dû à la perte des habitats, à la surexploitation mais aussi pour des causes mal cernées (Chen et al., 2019; Cox et al., 2022; Gibbon et al., 2000; Jolly et al., 2021; Lukoschek et al., 2013; Rao et al., 2021; Reading et al., 2010). Les serpents sont des espèces clefs dans les écosystèmes et dans les réseaux trophiques ; mais il est tout aussi important de conserver leurs populations en bon état pour des raisons patrimoniales (Beaupre & Douglas, 2009). Avec plus de 4000 espèces référencées en 2023 (Uetz et al., 2023) et plus de 100 millions d'années d'histoire évolutive, les serpents offrent un large panel de morphologies, d'écologies, de rôles fonctionnels et de voies évolutives ; ce que ne laisse pas immédiatement soupçonner leur forme corporelle externe simplifiée (Hsiang et al., 2015; Shine, 2005).

Les forêts abritent de nombreuses espèces de serpents. Mais il existe peu d'études sur leur écologie et leur démographie dans ces milieux, probablement du fait que leur discrétion extrême y est encore plus marquée que dans d'autres habitats (Durner & Gates 1993, Fitzgerald et al. 2003, Carfagno & Weatherhead 2006, Sutton et al. 2017). A notre connaissance les études liant de façon univoque les variations de l'habitat forestier à un ou des paramètre(s) démographiques estimés de façon précise sur de longues périodes chez ces reptiles sont très rares (Burger et al. 2018).

Les serpents nous intéressent particulièrement pour l'étude des mécanismes en cours dans un habitat en libre évolution qui caractérise une réserve forestière intégrale. Leurs caractéristiques écophysiologicals apportent des possibilités pour

établir les liens entre milieu de vie et évolution des populations dans un habitat donné.

Ci-dessous sont listées les principales caractéristiques à l'appui de cette assertion.

- Relativement sédentaires et philopatrics, les serpents ne peuvent pas facilement traverser des zones étendues et parcourir de grandes distances (e.g. quelques km) pour changer d'habitat. Ils dépendent donc étroitement des caractéristiques de leur environnement immédiat. Ils fournissent ainsi des informations directes sur les changements qui ont lieu dans les microhabitats où ils sont observés (Beaupre & Douglas 2009). A titre de comparaison, chez des espèces très mobiles (oiseaux, mammifères qui peuvent se nourrir dans une zone et se reposer dans une autre éloignée) il est plus délicat de relier les caractéristiques des différents microhabitats utilisés aux paramètres démographiques.
- Les serpents sont des prédateurs et des proies, ils participent au fonctionnement des écosystèmes forestiers (Brown et al., 2013).
- Les serpents sont des espèces longévives (environ 15 à 20 ans chez les colubridés, généralement 40 ans chez les pythons). Cette longévité permet de distinguer l'influence des changements de l'habitat sur les différentes classes d'âge car les populations contiennent des individus appartenant à des classes d'âges bien différenciées. L'abondance, la structure de population et les paramètres démographiques devraient être influencés par des processus relativement lents (ce qui n'empêche pas des effets sévères ponctuels, climatiques par exemple) possiblement liés à la modification des habitats. Chez des espèces à faible longévité et à démographie cyclique ou extrêmement

fluctuante il risque d'être plus difficile de détecter des événements graduels et relativement lents, comme ceux occasionnés par la croissance progressive de la canopée, et il sera probablement plus délicat d'identifier quels sont les paramètres démographiques affectés.

- Les serpents ont une forme corporelle relativement simple. Il est alors assez facile de mesurer la taille, la condition corporelle, d'estimer la fécondité ou le statut alimentaire par palpation. Les données résultantes sont utiles pour établir des liens entre l'habitat et la démographie.
- Les rôles parentaux sont bien séparés entre les sexes, ce qui s'accompagne d'écologies assez divergentes et offre une option d'étudier les questions liant changements d'habitats et paramètres démographiques (e.g. survie annuelle en fonction du sexe) dans des groupes distincts.
- Depuis la naissance jusqu'au stade adulte les serpents grandissent beaucoup, changent parfois de niche écologique et d'alimentation. Il faut souligner que les nouveau-nés sont indépendants à la naissance. Ainsi l'étude des différentes classes d'âge peut se faire en écartant des facteurs de confusion qui se manifestent chez des espèces avec des soins parentaux postnataux importants ou chez des espèces vivant en groupe (e.g. la survie des jeunes dépend à la fois de leurs caractéristiques et des performances de leurs parents). Chez les serpents, chaque classe d'âge et chaque sexe est une catégorie qui peut être considérée comme largement indépendante des autres.

Questions étudiées

En s'appuyant sur ces caractéristiques, nous avons étudié l'abondance de populations de serpents dans une forêt laissée en évolution libre.

Les suivis de population par capture-marquage-recapture ont permis d'estimer les paramètres démographiques. Au cours de ce travail, nous avons exploré trois questions, qui structurent le manuscrit en trois chapitres principaux.

- 1) Quel est l'impact des modifications de l'habitat sur les effectifs de serpents en zone protégée ?

- 2) Quels sont les mécanismes démographiques qui sous-tendent la dynamique des populations affectées par des modifications naturelles de l'habitat ?

- 3) Les traits phénotypiques ont-ils été influencés par les modifications de l'habitat ?

Méthodes

Ce travail s'intéresse à l'influence des changements d'habitats forestiers sur des populations de serpents dans le centre ouest de la France métropolitaine. Toutefois, la focale principale porte sur les serpents plus que sur la végétation, ils sont le principal sujet d'étude. Les habitats forestiers sont décrits et sont utilisés pour comprendre ce qui se passe au niveau des populations de serpents, mais les causes et les mécanismes impliqués dans les changements forestiers ne sont pas abordés en détail. En pratique, le régime d'exploitation forestière sera la principale variable retenue pour comprendre les changements d'habitats. C'est pourquoi les éléments méthodologiques présentés ci-dessous concernent les serpents. Les méthodes utilisées pour étudier les habitats forestiers sont exposées dans le chapitre 1 (introduction du chapitre et article).

Espèces étudiées

Plus de onze mille trois cents espèces de squamates ont été recensées sur le plan mondial, dont plus d'un tiers de serpents (Uetz et al., 2023, <http://reptile-database.org>). L'herpétofaune de l'Europe n'est pas très riche, elle abrite 41 espèces d'ophidiens (Speybroeck et al., 2016) : 1 espèce de Typhlopidae, 1 espèce d'Erycidae, 22 espèces de Colubridae, 4 espèce de Natridae, 2 espèces de Psammophiidae, et 11 espèces de Viperidae. La France comprend 14 espèces d'ophidiens (Speybroeck et al., 2016) : 5 espèces de Colubridae, 4 espèce de Natridae, 1 espèces de Psammophiidae, et 4 espèces de Viperidae. Deux espèces, *Vipera aspis* et *Natrix natrix* ont connu des remaniements taxonomiques, ce qui entraîne parfois des désaccords mineurs sur le nombre d'espèces présentes en France (Kindler et al., 2017; Monney et al., 2008).

Cette étude se focalise sur deux espèces européennes non venimeuses appartenant aux Colubridae ; la couleuvre d'Esculape (*Zamenis longissimus*) et la couleuvre verte et jaune (*Hierophis viridiflavus*), (Fig. 2 page 36). Ce sont les deux espèces bien représentées au sein des communautés de serpents d'Europe occidentale (Filippi & Luiselli 2006, Lelièvre et al. 2010b). C'est le cas du centre-ouest de la France (Vacher & Geniez 2010).

Ces deux espèces sont sympatriques et se rencontre souvent en syntopie (Lelièvre, Le Hénanff, et al., 2010). Les longueurs corporelles moyennes et totales sont assez similaires entre les deux espèces (environ 100 cm pour la longueur museau-cloaque et environ 130 cm pour la longueur totale, certains individus dépassent 150 cm) (Lelièvre et al., 2013). Le taux de croissance diminue avec l'âge chez les deux espèces (Lelièvre et al., 2013). Toutes deux sont ovipares, leur cycle de reproduction sont assez semblables et dépendent fortement des conditions climatiques (Lelièvre, Le Hénanff, et al., 2010). Elles présentent un dimorphisme sexuel de taille orienté vers les mâles (Bonnet et al. 1998). Leurs niches écologiques se recouvrent largement mais diffèrent à certains égards. Les différences sont notamment liées aux températures corporelles préférentielles ainsi qu'à des particularités des nouveau-nés. *H. viridiflavus* est une espèce très thermophile qui dépend de possibilités d'exposition régulière au soleil, tandis que *Z. longissimus* est relativement thermoconforme, elle affectionne les milieux ombragés. Les portraits de ces serpents sont sommaires et orientés de façon comparative. Par exemple, le terme « relativement » utilisé sans précision indique « une espèce par rapport à l'autre » et non pas une perspective qui comprendrait les serpents en général.

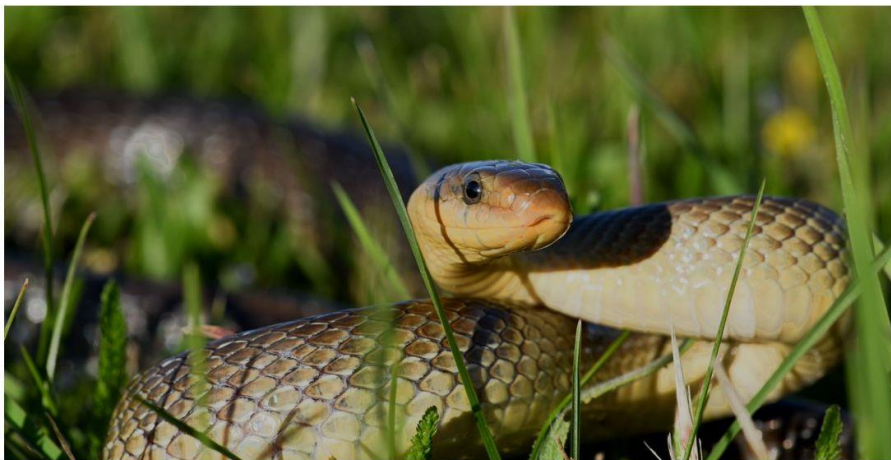


Figure 2. Mâles adultes de couleuvre verte et jaune, *Hierophis viridiflavus* (haut) et de couleuvre d'Esculape, *Zamenis longissimus* (bas).

La couleuvre verte et jaune, Hierophis viridiflavus (Lacepède, 1789)

Distribution : *H. viridiflavus* (autrefois nommée *Coluber viridiflavus*) est présente en Europe occidentale, principalement en France, Suisse et Italie. Elle occupe une grande partie de la France métropolitaine, elle est absente du pourtour méditerranéen et du tiers nord, hormis quelques observations ponctuelles.

Habitat : C'est une espèce qui affectionne les milieux ouverts bien ensoleillés tels que les friches et les terrains broussailleux. Elle évite les forêts à canopée bien développée (Capula et al., 1997; Lelièvre et al., 2011).

Biométrie succincte : Dans notre zone d'étude, en moyenne, la longueur museau-cloaque est de 84 ± 10 cm pour les femelles et de 93 ± 9 cm pour les mâles (Bonnet, Naulleau, & Shine, 1999). Le dimorphisme sexuel de taille en faveur des mâles est bien marqué (Bonnet et al. 1998).

Biologie de la reproduction : Dans le centre ouest de la France, les accouplements se déroulent globalement de mi-mai à mi-juin (Bonnet & Naulleau 1996). Il s'agit d'une espèce ovipare. Les pontes (de 4 à 8 œufs en général mais souvent au-delà de 10, exceptionnellement plus de 15) ont lieu de fin juin à début juillet et les naissances s'étalent de fin août à septembre (Bonnet et al. 2021a). Les jeunes sont relativement nombreux par rapport à la taille de la femelle et sont très allongés. Leurs réserves corporelles sont relativement faibles (XB com. Pers.).

Ecophysiologie thermique : Cette espèce est très thermophile. La tranche de température corporelle préférentielle est relativement élevée ($27.5-31.0$ °C ; Lelièvre et al., 2010a, b) et correspond à son optimum de performance physiologique (Lelièvre, Le Hénanff, et al., 2010; Lelièvre et al., 2012). *H. viridiflavus* fonctionne à plus haut régime métabolique que *Z. longissimus* ; à température préférentielle, elle dépense relativement deux fois plus d'énergie (Lelièvre, Le Hénanff, et al., 2010). Elle

thermorégule activement et finement pour pouvoir maintenir un métabolisme élevé et être le plus souvent possible active dans son habitat, y compris lorsque les températures ambiantes sont largement inférieures à sa température corporelle préférentielle d'activité. Cela oblige cette espèce à effectuer des navettes fréquentes entre zones exposées et des zones de refuges (Lelièvre et al., 2011). Dans les milieux ombragés, la couleuvre verte et jaune a donc plus de difficultés que la couleuvre d'Esculape à atteindre sa température préférentielle d'activité. Le comportement actif de thermorégulation en zone exposée la rend plus vulnérable à la prédation, par exemple par les rapaces diurnes. Son excellente vue et ses hautes performances locomotrices compensent ces risques accrus en lui permettant une bonne détection des prédateurs et une fuite rapide (Lelièvre et al., 2011). Ce serpent terrestre diurne est capable de déplacements foudroyants en cas de fuite.

Chez cette espèce, une hausse de la température corporelle augmente fortement les performances de digestion, tandis que l'impact est moins marqué chez *Z. longissimus* (Lelièvre et al., 2011). Les hautes performances physiologiques d'*H. viridiflavus* permettent un taux de croissance élevé si les conditions environnementales sont favorables, en particulier chez les juvéniles (communication personnelle, XB). Les taux de croissance de *Hierophis viridiflavus* sont supérieurs à ceux de *Zamenis longissimus*. Notamment chez les juvéniles et dans les milieux les plus ouverts comme les prairies (Lelièvre et al., 2013).

Régime alimentaire : Largement composé de micromammifères, le régime alimentaire est toutefois éclectique. Le spectre des proies principales recouvre largement celui de

Z. longissimus (Lelièvre et al., 2012). Mais il comporte moins souvent des oiseaux, en particulier des nichées car les nids situés en hauteur dans les arbres sont moins accessibles pour cette espèce. En revanche il inclut beaucoup plus de squamates. La couleuvre verte et jaune est régulièrement ophiophage, voire cannibale. Mais le point le plus saillant est le changement ontogénique du régime alimentaire. Les nouveau-nés et dans une moindre mesure les juvéniles se nourrissent très largement de petit lézards (e.g. *Podarcis muralis*, *Lacerta bilineata*, Fig. 3 page 39), (Lelièvre et al., 2012). En Italie centrale méditerranéenne, un régime exclusif de lézards chez les juvéniles contrastant au régime des adultes basé sur les rongeurs a été décrit (Capula et al., 1997).



Figure 3. Un lézard vert occidental (*Lacerta bilineata*, sur une plaque en fibrociment utilisée pour faciliter les captures) et un lézard des murailles (*Podarcis muralis*). Les nouveau-nés sont des proies importantes pour les jeunes couleuvres verte et jaune.

La couleuvre d'Esculape, *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768)

Distribution : l'aire de distribution de cette espèce est vaste. *Z. longissimus* (autrefois nommée *Elaphe longissima*) occupe une grande partie de l'Europe mais a tendance à

éviter les régions les plus nordiques, la péninsule ibérique et le sud de l'Italie. Elle est présente sur une grande partie de la France métropolitaine, elle est absente dans le nord-ouest.

Habitat : C'est une espèce semi arboricole, un serpent typique des habitats riches en végétation arbustive et boisée. Elle exploite une grande diversité de milieux, des paysages bocagers, forêts clairsemées, terrains broussailleux, remblais autoroutiers, zones pierreuses bien pourvues en ligneux (Speybroeck et al., 2016).

Biométrie : En moyenne, la longueur museau-cloaque est de 83 ± 7 cm pour les femelles et de 92 ± 15 cm pour les mâles qui sont nettement plus grands (Bonnet et al. 1998)

Biologie de la reproduction : comme la couleuvre verte et jaune, cette espèce est ovipare (Naulleau & Bonnet 1995). La taille de ponte moyenne est généralement comprise entre 5 et 7 œufs, elle atteint exceptionnellement 10 œufs dans la région étudiée. Les jeunes sont relativement peu nombreux et avec des proportions corporelles (masse/taille) proches de celles des adultes. Les nouveau-nés ont des réserves corporelles qui leur permettent de continuer à grandir après la naissance (XB com. pers.). Dans le centre ouest de la France, les accouplements se déroulent globalement de mi-mai à mi-juin (Bonnet et al. 1999a).

Écophysiologie thermique : Ses besoins thermiques sont moindres par rapport à ceux de la couleuvre verte et jaune. Sa température préférentielle est relativement basse (21.5–25.5 °C ; Lelièvre et al., 2010b) par rapport aux autres espèces du sud de l'Europe, et correspond à celle où les performances physiologiques sont maximales (Lelièvre, Le Hénanff, et al., 2010). Les performances locomotrices absolues (e.g. vitesse de reptation ou de nage) de *Z. longissimus* sont nettement inférieures à celles de *H. viridiflavus*. Sans surprise, *Z. longissimus* ne mise pas sur la rapidité pour la chasse ou la fuite. Son extrême discrétion réduit les risques d'expositions aux prédateurs et rend très difficile sa détection à vue.

Elle tolère relativement bien les milieux fermés (forêts à canopée bien développée). Ces milieux sont thermiquement compatibles avec l'écophysiologie de *Z. longissimus*, sans nécessité de thermorégulation active. C'est là un point qui contraste nettement avec la couleuvre verte et jaune (Lelièvre et al., 2011). A température préférentielle *Z. longissimus* a un métabolisme plus économique que *H. viridiflavus* (Lelièvre, Le Hénanff, et al., 2010).

Régime alimentaire : Quel que soit l'âge, la consommation de micromammifères prédomine et représente 90% des proies chez les adultes. Les principales espèces sont les campagnols, mulots et musaraignes (Lelièvre et al., 2012). Notamment *Microtus arvalis*, *Clethrionomys glareolus* et *Apodemus sylvaticus*, ainsi que *Microtus agrestis*, *Mus musculus*, *Microtus sp.*, *Crocidura russula*, *Sorex coronatus*. D'autres proies, comme la taupe *Talpa europea* sont exceptionnelles. Les nouveau-nés consomment des nouveau-nés de micromammifères, très rarement d'autres proies. Les lézards sont

exceptionnellement consommés par les nouveau-nés et les juvéniles mais sont totalement délaissés des adultes. Ces derniers consomment régulièrement des oiseaux et des œufs (mésanges et autres petits passereaux), parfois la couvée et les parents ; ces proies sont hors de portée des nouveau-nés.

En somme, les descriptions rapides ci-dessus montrent que les deux espèces étudiées présentent de nombreuses similitudes morphologiques et écologiques. Sur le terrain il est très fréquent de les rencontrer ensemble. Elles exploitent des niches écologiques qui se superposent largement. Toutefois, leurs différences écophysiologiques sont marquées sur deux aspects cruciaux. 1) Au sujet des relations entre habitats, température corporelle et performances physiologiques : une espèce (*H. viridiflavus*) très thermophile dépend fortement des possibilités d'exposition au soleil ou tout au moins des zones chauffées par le rayonnement solaire tandis que l'autre (*Z. longissimus*) davantage thermoconforme sélectionne des microhabitats thermiques plus frais. 2) Chez une espèce (*H. viridiflavus*) un changement ontogénique de régime alimentaire impose que deux grands types de proies, lézards puis micromammifères soient présents dans le milieu tandis que chez l'autre espèce (*Z. longissimus*) toutes les classes d'âge se nourrissent principalement de micromammifères et le spectre des proies ne varie pas drastiquement avec la croissance. Or, dans la région étudiée, les lézards sont des espèces thermophiles qui dépendent de milieux ouverts, par exemple pour trouver leurs propres proies (e.g. orthoptères chez les jeunes lézards) et atteindre des températures corporelles compatibles avec des performances locomotrices élevées. Ainsi, les deux aspects

cruciaux mentionnés ci-dessus convergent vers une seule variable environnementale : le degré d'ouverture des habitats et donc des microhabitats associés. La combinaison de similitudes et de ce contraste est particulièrement intéressante pour étudier les questions posées dans cette thèse. Les différences écophysiologiques des deux espèces de serpents étudiées permettent de proposer des hypothèses simples pour comprendre les mécanismes impliqués entre la fermeture de l'habitat forestier et les perturbations démographiques des populations. Une prédiction forte découlant de ces hypothèses est que l'espèce la plus thermophile et pour laquelle les proies thermophiles sont importantes devrait être davantage impactée par la fermeture de la canopée que l'espèce relativement thermoconforme.

Toutefois, pour vérifier cette prédiction simple il est nécessaire d'avoir accès aux paramètres démographiques précis grâce à des suivis à long terme, et si possible dans des habitats dont les trajectoires de fermeture de la canopée sont contrastées. Le nombre de paramètres à estimer et à confronter aux différences écologiques entre les deux espèces de serpents se multiplie rapidement, notamment compte tenu des différences potentielles entre sexes et classes d'âge. C'est pourquoi il est nécessaire de collecter des informations sur des individus par la méthode de capture-marquage-recapture. Des informations générales sur les suivis démographiques sont données ci-dessous (c'est-à-dire pour des suivis réalisés sur différentes espèces et différentes régions). Des informations plus précises, centrées sur la zone d'étude sont apportées dans le chapitre 1.

Les suivis par capture-marquage-recapture (CMR)

La méthode de Capture-Marquage-Recapture est un outil puissant permettant d'estimer plusieurs paramètres démographiques dans des contextes où la détection des individus est imparfaite. Pour estimer la structure d'une population (classes d'âges, sexe ratio) et ses paramètres démographiques (abondance, survie, recrutement, émigration, immigration) il est indispensable d'obtenir des données individuelles. Bien souvent, la seule façon de distinguer les individus entre eux implique le marquage. Un numéro est ainsi attribué à chaque individu détecté et capturé. Les techniques de marquage dépendent souvent de la morphologie et des taxons. Même dans le cas où les individus d'une espèce se distingueraient facilement entre eux grâce à des marques naturelles comme les tâches (ce qui est rarement le cas), il est toujours difficile de répertorier et suivre des centaines d'individus sans l'aide d'un numérotage (l'évolution technologique basée sur la reconnaissance individuelle d'images apportera probablement des progrès sur ce plan).

Les captures des individus ont lieu pendant la saison active des serpents, en dehors de l'hibernation (en France, de mi-mars à mi-octobre, les périodes fluctuant fortement selon les conditions météorologiques) et/ou de l'estivation dans les zones arides et chaudes. Selon le type d'habitat, des prospections routinières sont faites par chasse à vue, parfois à l'aide de pièges (e.g. récipients affleurant à la surface du sol). Les serpents sont capturés à la main, si possible délicatement. Ils sont aussitôt mis en sécurité dans un sac numéroté en coton et sec. Cela limite les conséquences du stress provoqué par la capture (Lakušić et al. 2020). Les sacs sont placés dans une caisse en

bois transportable qui évite les risques de surchauffe et les chocs lors des prospections et du transport. Suite à la session de captures, les mesures biométriques peuvent être faites sur place, ou bien dans un local (ou lieu abrité) dédié à la CMR à proximité du site d'étude.

Les serpents sont examinés, mesurés, sexés, et marqués lorsqu'ils sont capturés pour la première fois. Le marquage permet une identification nominative et fiable des individus. Le marquage des individus recapturés est vérifié en utilisant la base de données pour être sûr de l'identité de l'animal. Cette vérification est faite en comparant le sexe, la biométrie, les cicatrices et anomalies éventuelles et le lieu de recapture avec les précédents lieux de capture ou recapture. En outre, la face ventrale des serpents est scannée, ou l'animal est photographié, ce qui permet de vérifier l'écaillure lors des contrôles de l'identité. L'écaillure, différente entre les individus, ne change pas au cours de l'ontogénèse. Ces vérifications croisées permettent de solutionner presque tous les cas de doute (difficulté à lire un numéro qui peut s'estomper au fil des ans, sexage erroné d'un nouveau-né).

Il existe différents types de marquage. Les plus utilisés pour les serpents sont la pose de marques RFID ou puces de Radio Frequency Identification et le « tatouage » selon un code individuel. Nous avons utilisé les RFID pendant les premières années de suivi puis nous avons adopté le tatouage. En effet les puces RFID sont parfois expulsées, comme l'a montré le double marquage (XB. com pers.) et elles posent des problèmes chez les nouveau-nés qui pèsent parfois moins de 2 grammes (chez les couleuvres du genre *Natrix*). Le marquage par tatouage est fait avec prudence, il est

arrêté courant octobre afin d'assurer une cicatrisation avant l'hibernation. Il n'est pas considéré comme invasif et est en dehors du champ de la Formation spécifique à l'Utilisation de Faune Sauvage Non-Hébergée (FSNH) à des Fins Scientifiques. Il s'agit d'une brûlure superficielle au niveau d'écailles ventrales et latérales qui induit un changement de couleur (Fig. 4 page 46). Les traces sont permanentes ou durent plusieurs années lorsqu'elles sont légères. Lorsque le marquage s'estompe avec le temps, il est possible de repérer les individus marqués et de lire leur numéro en s'appliquant. Si on estime que le marquage est trop faible, on peut le rafraîchir. La figure 4 illustre un marquage réalisé un an avant la photographie ; les écailles marquées ont conservé leur forme originale mais sont éclaircies.



Figure 4. Les flèches indiquent les écailles marquées selon un code individuel sur cette couleuvre verte et jaune adulte.

Les marques sont faites avec un stylo à cautériser à piles (dispositif médical) et une paire de loupes chez les petits serpents. Les adultes sont marqués à l'aide d'un petit fer à souder à gaz. Pour les individus d'âge et de taille intermédiaires l'un ou l'autre des appareils peut être utilisé.

Bien que le nombre exact d'individus dont les traces se sont complètement effacées et qui ont été comptés par erreur comme nouveaux marqués ne soit pas connu, nous estimons qu'il est négligeable. En effet, comme le montre la figure 4 ci-dessus, nous marquons des rangées entières d'écaillés et la probabilité que toutes les marques s'estompent est faible. Par ailleurs, le nombre de marquages non résolus à la recapture est faible, cependant au fil des années parmi des centaines de recaptures il arrive que nous ne soyons pas capables d'identifier un individu. Au total, nous estimons que les « pertes » de marques restent inférieures à 0.5% dans les recaptures. Ce niveau faible d'erreurs est obtenu grâce aux recoupements basés sur des photos et des informations complémentaires de lieu de capture, de cicatrices, de croissance, etc. C'est d'ailleurs grâce à elles que nous avons la certitude d'avoir marqués des individus peu après la naissance et de les avoir recapturés 4 à 5 ans plus tard une fois adultes. Il s'agit de données rares mais très utiles chez les serpents, surtout en milieu forestier.

Chaque serpent est sexé. Le sexage est facile chez les adultes mais plusieurs personnes expérimentées vérifient le sexe chez les nouveau-nés de certaines espèces où le sexage est délicat. Dans ce cas l'éversion des hémipénis est préférée : bien maîtrisée elle est très rapide et apparemment très bien tolérée.

Les mesures biométriques incluent la masse corporelle, la longueur de l'animal et les dimensions de la tête (non utilisées dans ce travail). La masse corporelle est prise à l'aide de balances électroniques et reprise si nécessaire, par exemple si des fèces sont expulsées durant les manipulations. Les longueurs museau-cloaque et celle de la queue sont mesurées en allongeant le serpent le long d'un réglet ou d'un mètre à ruban. Prendre correctement ces mesures nécessite de l'entraînement. La partie

ventrale de l'animal est palpée pour détecter la présence de proies ou d'œufs. La palpation qui doit rester douce et rapide nécessite aussi de l'entraînement. (e.g. ne pas confondre un reste de proie avec un petit follicule en développement). Ces investigations sont réalisées à chaque contrôle sauf, en cas de recapture très récente (e.g. moins de trois semaines) où la longueur n'est pas toujours contrôlée pour limiter les manipulations. En pratique, les serpents sont des animaux discrets, les individus ne sont pas recapturés, donc dérangés, trop souvent.

A chaque recapture, les individus sont palpés pour détecter la présence de proie ou l'état de développement éventuel des œufs (nombre, taille à 1 cm près). Les fèces sont récoltées, examinées puis stockées dans l'alcool à 90°. Lorsque certains individus régurgitent leur contenu stomacal à cause du stress de capture, les échantillons sont examinés et conservés. La valeur de ces récoltes est souvent sous-estimée dans les suivis de terrain. Pourtant, chez des espèces aussi discrètes que les serpents, il est très difficile d'avoir des observations sur le comportement et le régime alimentaires. La palpation abdominale, l'examen des aliments régurgités et des fèces lors des recaptures se révèlent efficaces. Le nombre de proies, les espèces proies, leur taille et classe d'âge, sont des données précieuses. Pour certaines espèces, cela donne même accès aux proies secondaires. C'est le cas des espèces prédatrices d'amphibiens, qui eux-mêmes consomment des insectes dont la chitine n'est pas digérée (Ineich et al., 2006). Les micromammifères consommés pourront être identifiés avec précision lorsque des dents sont retrouvées. Parfois il est possible de retrouver de l'herbe broutée par ces micromammifères, ce qui aide à l'identification lorsque l'écologie

alimentaire diffère entre les espèces de micromammifères. L'examen des poils est aussi important pour déterminer les proies et leur taille (Lelièvre et al., 2012).

Enfin la détection de proie (par palpation ou via les fèces) renseigne sur le statut alimentaire qui est très probablement liée à la disponibilité alimentaire.

Le statut reproducteur est déterminé avec des approches complémentaires. Comme indiqué ci-dessus la palpation chez les femelles permet de détecter celles qui sont non-reproductrices, celles qui sont en vitellogenèse, gravides ou en gestation pour les espèces vivipares. Selon le stade au cours du cycle reproducteur, le nombre de follicules, d'œufs ou d'embryons est déterminé, la plupart du temps précisément comme le montre la comparaison palpation *versus* ponte ou mise bas (XB com. pers.). La présence de plis de peau très marqués dans le tiers postérieur du corps, parfois associés à la distension des écailles sus-cloacales est le signe d'une ponte ou mise bas récente. Un massage abdominal des mâles et des femelles, au niveau de la région cloacale permet de détecter des spermatozoïdes. On récupère le liquide cloacal sur une lame de verre. Un examen au microscope permet de chercher la présence et la densité en spermatozoïdes et leur état, immobiles ou mobiles. L'estimation de la concentration en spermatozoïdes est faite de façon qualitative, allant de l'absence totale à la profusion. Cela permet entre autres de détecter des variations saisonnières (e.g. présence d'un pic de la concentration en période d'accouplement). La présence de spermatozoïdes indique la maturité sexuelle chez les mâles et un accouplement récent chez les femelles et donc leur maturité (Vacher-Vallas et al., 1999). Cette méthode est efficace sur les individus trouvés morts sur la route. En ce qui concerne les deux espèces de couleuvres étudiées, cette technique a permis de modifier de façon nette la

taille (et donc l'âge) à maturité, aussi bien chez les mâles que chez les femelles (environ 15 cm de moins par rapport aux données de la littérature). Les conséquences pour les modélisations démographiques sont importantes ; les classes d'âge sont désormais beaucoup mieux définies.

Une fois les mesures terminées, les serpents sont relâchés au plus vite à l'endroit exact de leur capture. Toutefois, lorsqu'un serpent non marqué est à un stade avancé du processus de mue, il est maintenu en captivité. Il est placé dans un rack individuel pourvu de cachettes, d'eau et d'un gradient thermique. Ce n'est qu'après la mue que les mesures (sauf la masse corporelle prise dès la capture) et le marquage seront faits, ceci afin de ne pas léser la peau à un stade sensible. La masse corporelle est prise régulièrement au cours du cycle de la mue, avec une attention particulière juste avant et juste après la mue pour quantifier la perte hydrique générée par la mue.

Les suivis de populations effectués sur des serpents montrent que les procédures exposées ci-dessus, malgré le fort stress induit par la capture n'ont pas d'impact mesurable sur les individus ou les populations (Fauvel et al. 2012). D'ailleurs, alors que presque partout ailleurs les populations de serpents déclinent, la mise en place d'un suivi de serpents par CMR avec la méthode ci-dessus s'est accompagnée d'une augmentation de la taille de populations de serpents, augmentation liée à une gestion de l'environnement qui leur était favorable (Bonnet et al., 2016).

Hormis des cas exceptionnels (e.g. suivis des albatros à Crozet ; Weimerskirch et al., 2018) la probabilité de détection et de capture des animaux sauvages est bien souvent très inférieure à un. Les individus restent cachés ou s'enfuient rapidement à l'approche de l'Homme. Bien souvent cette probabilité est faible et fluctue fortement

en fonction de nombreux paramètres géographique, climatique, écologique et liés aux observateurs. Les serpents sont particulièrement difficiles à détecter (Durso & Seigel, 2015; Steen, 2010). Même dans les zones où ils sont très abondants, les probabilités de retrouver les individus marqués restent modestes. Une faible probabilité de détection pose des complications pour estimer les paramètres démographiques de manière fiable.

Ces problèmes fondamentaux peuvent être pris en charge grâce aux modèles de CMR dans lesquels la probabilité de détection (ou de recapture) peut être estimée et prise en compte, ainsi que les facteurs pouvant la faire varier tels que le sexe, l'âge, l'année ou l'habitat (White 2001, Seber & Schwarz 2002, Williams et al. 2002, Caswell 2006, Mazerolle et al. 2007). Les chapitres 1 et 2 présentent justement comment les histoires individuelles de CMR permettent d'obtenir des estimations des paramètres démographiques. Même si les modèles de CMR permettent de telles estimations lorsque la probabilité de recapture des individus est inférieure à 1, il est tout aussi fondamental de maximiser les probabilités de détection des individus afin d'obtenir des estimations les plus robustes possibles (e.g. Abadi et al., 2013). Pour les reptiles, notamment les serpents, l'utilisation de plaques-refuges artificielles est une méthode qui peut être très efficace.

Utilisation de réseaux de plaques

Dans la plupart des sites d'étude des serpents, notamment en milieu forestier, la probabilité de détection des individus est très faible (Mazerolle et al. 2007, Steen 2010, Durso & Seigel 2015). Les serpents sont d'une telle discrétion qu'il n'est pas rare de

devoir fournir d'importants efforts de prospection pour ne récolter que de maigres résultats. La probabilité de détection varie considérablement selon la zone géographique, la période de l'année, les conditions climatiques. En cas d'épisode de canicule et de sécheresse, la détection chute drastiquement. Une connaissance précise de la biologie des espèces ciblées permet d'augmenter les chances de détection en visant les meilleures conditions par exemple.

Une grande partie de la discrétion des serpents tient à leurs capacités à rester cachés, à utiliser des refuges. Justement, ces refuges peuvent être artificiels (Lelièvre, Blouin-Demers, et al., 2010). Les plaques ondulées en fibrociments (ou d'autres modèles de refuges artificiels) offrent aux serpents la possibilité de thermoréguler comme s'ils étaient au soleil tout en restant cachés et à l'abri du vent (Fig. 5 page 54). Le déploiement d'un réseau de plaques peut augmenter de façon considérable les probabilités de capture, en particulier avec des espèces très discrètes comme la couleuvre d'Esculape et dans les zones tempérées déficitaires en températures ambiantes favorables pour les reptiles. Par exemple, dans des sites d'études forestiers bien suivis, le nombre d'observations passe de quelques serpents détectés à découvert par an à plusieurs centaines débusqués sous les plaques. Dans les régions méditerranéennes, les plaques sont encore efficaces mais de façon moins nette. Enfin, dans les zones de garigues rocailleuses, les abris naturels rendent les plaques moins attractives. Il existe aussi des différences entre les espèces et les habitats, les serpents qui fréquentent les haies bocagères comme les vipères sont plus faciles à détecter par exemple.

Une fois les plaques positionnées sur le terrain, les serpents les trouvent d'abord par hasard puis les utilisent de façon régulière. L'efficacité des plaques augmente en quelques années. Parmi les autres avantages majeurs des captures sous plaques il faut souligner le fait que les nouveau-nés et les juvéniles sont accessibles alors qu'ils échappent presque totalement aux observations autrement. La majorité des études sur les reptiles et les serpents sont amputées par ce biais de détection (Pike et al., 2008). Les individus sont surpris quand les plaques sont soulevées, il est alors aisé de les capturer sans risque de les blesser, risque réel si l'animal a le temps de commencer à fuir dans les broussailles. Les probabilités de capture sous plaque ne sont pas influencées par le microhabitat environnant, en effet sous la plaque il n'y a pas de couvert végétal dissimulant plus ou moins le serpent de la vue du chasseur. La probabilité de capture sous les plaques est ainsi plutôt liée à celle de la présence de l'animal dans la zone et à sa propension à se cacher, par exemple pour thermoréguler à l'abri des prédateurs ou pour se reposer (ce qui favorise les captures nocturnes). La probabilité de capture ou de recapture d'un serpent sous une plaque peut donc être exprimé comme le produit de la probabilité de présence de l'individu sous la plaque et de la probabilité de détection de l'individu sous la plaque étant donnée sa présence. Cette dernière peut généralement être assimilée voisine de 1 car les plaques utilisées sont de taille relativement petite. Enfin, les plaques peuvent être positionnées de façon à échantillonner des milieux en sélectionnant leur emplacement, ce qui donne accès aux analyses d'occupation de sites. Il est par exemple possible de répartir des réseaux de plaques dans différents types de zones pour créer des répliques (selon l'habitat, le niveau de pollution, etc.) ce qui permet de comparer l'effet de facteurs précis avec des

probabilités d'occupation de site ou des estimations démographiques (Bonnet et al., 2016).

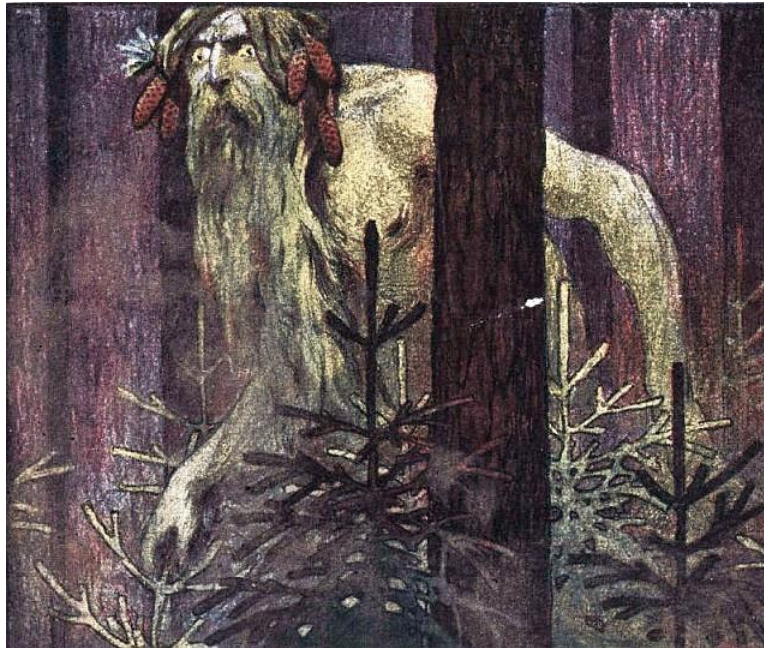
Ce travail de thèse s'appuie sur un déploiement de réseaux de plaques en milieu forestier. Il a permis de récolter des données abondantes et de limiter les biais classique d'échantillonnage vers les adultes. Ces conditions sont essentielles pour traiter les questions qui structurent la problématique liant changements de l'habitat forestier et conséquences démographiques chez les serpents.



Figure 5. Exemple de plaque utilisée pour la capture, ici d'une vipère aspic

Chapitre 1

Impact des modifications de l'habitat sur les populations :
fermeture de la canopée et abondance des serpents



Leshy, esprit de la forêt (couverture d'un magazine russe, 1906)

[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Leshy_\(1906\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Leshy_(1906).jpg)

Introduction du chapitre 1 : contexte local de l'étude

Cette étude est basée sur un exemple classique de modification profonde des milieux sous l'action de l'Homme. Le contexte est celui de la perte d'habitats complexes qui sont remplacés par des zones de cultures intensives et monotones. Depuis le milieu du siècle dernier la mécanisation agricole a rapidement et radicalement transformé les paysages. En France, c'est à partir des années 1960 que le remembrement agricole s'est étendu intensément et à grande échelle : plus d'un million de km linéaires de haies ont été arrachés (probablement plus de 2 millions en fait), transformant de nombreux écosystèmes bocagers en paysages homogènes et très appauvris en biodiversité (Batáry et al., 2010; Baudry et al., 2000; Lecq et al., 2017).

Dans le centre ouest de la France métropolitaine, l'histoire de la forêt de Chizé illustre à l'échelle régionale ce phénomène global. Cette forêt est assez petite, elle couvre environ 5000 hectares. Autrefois elle faisait partie d'une très grande chênaie qui s'étendait sur plus de 100 km : la Sylve d'Argenson (Fig. 6 page 57). Au cours du premier siècle, des routes romaines commencent à diviser cette immense forêt. La fragmentation et le déboisement s'accélérent au moyen âge, la forêt de Chizé devient progressivement un massif dans un paysage agricole et rural. Un système de bocages, c'est-à-dire de forêts linéaires représentées par un réseau dense de haies maintenait une forte connectivité entre les massifs forestiers de l'ancienne Sylve d'Argenson, désormais séparés les uns des autres. L'ensemble constituait une vaste mosaïque d'habitats complexes et très hétérogènes, ouverts (prairies, vergers, champs de céréales...), semi-ouverts et forestiers ; c'est-à-dire d'écosystèmes favorables à de

nombreux pans de la biodiversité (les grands carnivores, principalement les loups, ayant toutefois été extirpés au cours des siècles).

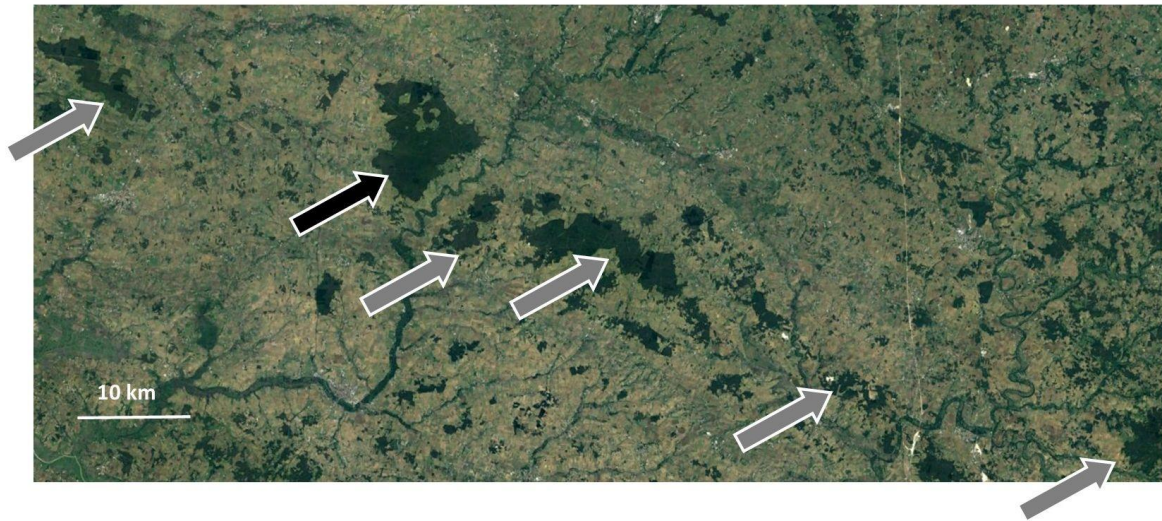


Figure 6. Lambeaux de l'ancienne Sylve d'Argenson. La flèche noire indique la forêt de Chizé, les flèches grises des massifs désormais séparés.

Lors du remembrement violent qui s'est produit à partir du milieu du XX^e siècle et qui se poursuit actuellement de façon atténuée, le bocage autour de la forêt de Chizé a été dévasté entraînant le naufrage de la biodiversité régionale (Lecq et al., 2017). L'agriculture intensive (associée à la politique de remembrement rural) a uniformisé l'essentiel du sud des Deux Sèvres et des départements voisins (Fig. 7 page 58). Il ne reste à présent que des reliques bocagères et quelques lambeaux forestiers isolés dans une matrice d'agriculture intensive. Les infrastructures routières et l'urbanisation (zones commerciales, parkings, minéralisation des jardins et cours d'écoles avec des revêtements artificiels, etc.) aggravent la situation écologique. La forêt de Chizé joue alors le rôle de sanctuaire pour la biodiversité ; elle a été classée en réserve biologique intégrale (RBI) en 2006. Elle est le site d'étude sur lequel se base ce travail de thèse.



Figure 7. Homogénéisation de l'habitat dans le paysage autour de la forêt de Chizé entre les années 1950 (photographie du haut, date exacte inconnue) et 2021 (photographie du bas, Google Earth). Les images aériennes comprennent une petite zone de la partie ouest de la forêt (coin inférieur droit dans les deux images) et le paysage agricole environnant, ainsi que plusieurs routes et bâtiments. Le réseau dense de haies (plusieurs sont indiquées par des flèches blanches) et de petits champs initialement présents ont été éliminés et remplacés par de grandes cultures industrielles homogènes.

Depuis un peu plus de 50 ans, cette forêt domaniale, donc gérée par l'Office National des Forêts, a connu une histoire particulière qu'il est important de présenter brièvement car elle explique pourquoi les suivis de serpents à long terme y sont intéressants. Après une occupation par l'armée états-unienne qui en avait fait un dépôt de munitions de 1952 à 1967, la forêt est restituée à la France. Un peu plus de 2600 ha sont classés en réserve de chasse placée sous la gestion de l'Office National des Forêts (ONF). En outre, 6 ha sont concédés au Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) qui y établira le Centre d'Etudes Biologiques des Animaux Sauvages (CEBAS) en profitant du camp et des bâtiments militaires. Les recherches du CEBAS sont orientées sur des problématiques d'écophysiologie (d'où l'expertise endocrinologique de ce laboratoire). Plus tard, dans les années 1990 le CEBAS a pris une orientation davantage écologique et évolutive, il est alors rebaptisé le CEBC (Centre d'Etudes Biologiques de Chizé), puis il reçoit comme seconde tutelle l'Université de la Rochelle en 2014 (création de l'UMR 7273). Les recherches conduites sur les ongulés forestiers, chevreuils et sangliers, incitent à classer la réserve de chasse en Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS de Chizé) en 1993. Les 2614 ha sous ce régime font l'objet de plans de gestion et d'expérimentation pour agir sur les populations d'ongulés et très accessoirement pour préserver la biodiversité. De 1967 à 2006, l'exploitation du bois et la sylviculture ont lieu sur l'ensemble de la forêt domaniale de Chizé, la réserve et la partie non classée. Le sol étant de piètre qualité (ce qui explique la présence de la forêt, les bonnes terres étant cultivées), la croissance des arbres est plutôt lente. Les taillis sous futaie bien représentés sont accompagnés de parcelles gérées en taillis ou en futaie ; les milieux forestiers sont diversifiés.

Le régime d'exploitation était asynchrone et variable entre parcelles pour une année donnée, et entre les années (e.g. travaux d'éclaircie, d'amélioration, taillis sous futaie, coupe claire, ensemencement, régénération, régénération secondaire, régénération, etc.). Outre ce système de rotation parcellaire, quelques zones ont été maintenues ouvertes, principalement l'enclave du CEBC, la plaine de Paitout exploitée par un agriculteur, une petite zone autour de la maison forestière des Ouillères et une dizaine de petites prairies disséminées dans le massif, gérées comme des zones de gagnage pour les ongulés (l'objectif de la réserve de chasse était de fournir du gibier aux chasseurs). En effet, la gestion de la réserve a été principalement conduite pour obtenir des densités très élevées d'ongulés ; d'une part pour satisfaire les objectifs cynégétiques et d'autre part pour observer des phénomènes de densité dépendance sur les populations de chevreuils (ce qui a considérablement enrichi les connaissances scientifiques sur ce sujet ; Gaillard et al., 2013; Pettorelli et al., 2002).

Ce système d'exploitation et de gestion parcellaire a formé une mosaïque d'habitats contrastés, depuis des prairies ouvertes, des clairières temporaires jusqu'à des futaies fermées avec des zones intermédiaires peuplées de formations buissonnantes.

En 1999, deux tempêtes ont fortement impacté la forêt de Chizé (Rivière et al., 2010). La première du 08 au 09 août frappa surtout le nord de la forêt de Chizé (la future RBI ne fut que peu touchée). Les 27 et 28 décembre 1999, la tempête Martin, très violente, balaya la forêt de Chizé. Les dégâts furent considérables : environ 184 000 m³ de bois furent couchés. Les peuplements de feuillus furent les plus sévèrement touchés, les arbres tombant comme des dominos. Outre les couloirs de vents les plus forts et les plus impactant, les conséquences furent moindres sur les taillis sous futaie, les jeunes

peuplements et sur des peuplements âgés pourvus de nombreux chênes particulièrement robustes. La tempête a généré un apport soudain et massif d'arbres à vendre, cette offre de bois disproportionnée a perturbé la gestion sylvicole ; il devenait non rentable d'abattre des arbres, sauf pour dégager l'accès aux parcelles ou aux routes par exemple. La tempête Martin a fortement rajeuni la forêt. Ces phénomènes ont entraîné un ralentissement brutal et durable de l'activité d'abatage commercial dans la forêt de Chizé (les autres travaux sylvicoles ont continué).

Aucun évènement brutal n'aura lieu par la suite (les sécheresses de 2022 et 2023 pourraient toutefois laisser des traces sur le long terme). L'ouverture du milieu était donc maximale après le passage de la tempête Martin. La limite entre la fin de l'année 1999 et le début de 2000 marque ainsi un jalon crucial quant à la fermeture du milieu, nous l'avons utilisé pour nos analyses.

En 2006, la RNCFS devient une Réserve Biologique Intégrale (RBI) de 2579 hectares, soit plus de la moitié de la forêt de Chizé. Ce statut interdit la gestion forestière, les peuplements étant laissés en évolution libre, ce qui favorise automatiquement la croissance des arbres au détriment des habitats buissonnants et des strates herbacées. Les axes de circulation sont dégagés et quelques arbres coupés pour des questions de sécurités. Quelques layons de chasse sont entretenus pour permettre la régulation des ongulés puisqu'il n'y a pas de grands prédateurs. Deux petites enclaves non classées en RBI persistent. L'une est classée en Réserve Biologique Dirigée (RBD de 15ha, plaine de Paitout), elle est cœur de la RBI de Chizé ; la gestion permet de préserver son caractère ouvert (friche, pelouse avec des espèces végétales sensibles à la

fermeture du milieu). La seconde est le site du CEBC en bordure nord de la RBI, environ 6 hectares en partie urbanisés.

Ainsi, au fil du temps, l'évolution de la gestion de la forêt de Chizé et des événements climatiques violents ont mis en place, de façon fortuite, un plan quasi expérimental pour étudier l'impact de la fermeture différentielle de la canopée dans l'espace et dans le temps sur les populations de serpents. En effet, la gestion forestière puis les tempêtes de 1999 ont créé des zones contrastées, hormis de rares enclaves qui servent de zones témoins ouvertes tandis que les parcelles de haute futaie qui sont restées fermées durant plus de 50 ans sont les zones témoins fermées. A partir de l'année 2000 les zones ouvertes, semi ouvertes et les jeunes parcelles largement mais non totalement fermées se modifient de façon naturelle et assez rapide. D'un point de vue réglementaire, ce schéma prend place en 2006, grosso modo 10 ans après le début du suivi des serpents, avec plus de 15 ans de suivi après 2006.

De façon plus précise, la forêt de Chizé est actuellement un massif forestier de 4775 ha (95% dans le sud du département des Deux-Sèvres, le reste est en Charente-Maritime) enclavé dans un paysage agricole, rural et urbain faiblement boisé. L'essentiel de la partie sud de la forêt est classé en RBI, l'essentiel de la partie nord et de l'est est une forêt domaniale exploitée pour le bois. Un des éléments de cette histoire simplifiée qui mêle exploitation du bois et recherche sur les animaux sauvages est que depuis 2006, la forêt de Chizé est un massif isolé auquel a été assigné un rôle de sanctuaire de la biodiversité. Cela est clairement énoncé dans l'arrêté officiel du classement en RBI. En effet, l'article 2 de l'arrêté du 26 septembre 2006 relatif à la création de réserve biologique intégrale (#DEVN0650590A) stipule que « *L'objectif de*

la réserve biologique intégrale de la Sylve d'Argenson est la libre expression des processus d'évolution naturelle des écosystèmes, à des fins d'accroissement et de préservation de la diversité biologique, ainsi que d'amélioration des connaissances scientifiques. »

Il est important de souligner que deux objectifs sont déclarés simultanément : 1) la libre évolution de la RBI (ce qui entraîne forcément le développement progressif de la canopée) et 2) l'accroissement ou la préservation de la biodiversité. Ainsi, l'arrêté lie de façon automatique ces deux objectifs. Autrement formulé, la libre expression des processus d'évolution naturelle des écosystèmes favoriserait automatiquement l'accroissement et la préservation de la diversité biologique. Tester cette déclaration est au centre de ce travail de thèse.

La place des serpents dans les réseaux trophiques, en tant que prédateurs et proies (notamment de rapaces) souligne l'importance de ces organismes pour le fonctionnement des écosystèmes. Lors de la création en 1968 du CEBAS qui devient ensuite le CEBC, un laboratoire d'herpétologie a été mis en place par Guy Naulleau (chercheur CNRS). Les recherches étaient menées sur des animaux captifs, il a fallu attendre plus de 20 ans avant que des suivis de serpents dans leur milieu naturel par CMR puis par télémétrie ne voient le jour. Au démarrage de ces suivis la zone occupée par le CNRS (~6ha) fut équipée de quelques plaques refuges pour faciliter la détection et la capture des serpents. A partir de 1997, Xavier Bonnet et Guy Naulleau ont étendu le réseau de plaques dans quelques zones de la réserve. Ensuite, de 2002 jusqu'à 2022, Xavier Bonnet a considérablement augmenté la taille du réseau de plaques qui est maintenant déployé sur l'essentiel de la RBI. Le suivi de populations de serpents par CMR est également effectué en dehors de la RBI, dans quelques zones de la forêt

exploitée pour le bois, mais aussi aux abords du village de Chizé, sur un terrain communal adjacent à la forêt et qui a été modelé par la création de talus et près de la rivière La Boutonne. Par ailleurs, les serpents trouvés écrasés sur les routes, volontairement tués, capturés par des prédateurs ou autres sont récupérés d'une part dans la forêt de Chizé et par ailleurs sur un rayon d'environ 30 km autour. Depuis 30 ans, la chute drastique du nombre de serpents écrasés montre que le déclin des serpents est alarmant (diminution d'environ 90%), ce qui accentue l'importance de la RBI pour jouer un rôle de sanctuaire de la biodiversité. Ce déclin exposé il y a plus de 10 ans (C. J. Reading et al., 2010) s'accélère.

Le réseau de plaques qui a permis les suivis des populations de serpents dans la forêt de Chizé s'est développé par paliers (Fig. 8 page 65). Avant 2002, une centaine de plaques étaient utilisées. A partir de 2005 le nombre s'élève à 500 plaques. Puis près de 700 plaques seront déployées en 2013, plus de 800 plaques en 2021 et plus de 1000 aujourd'hui. La majorité des plaques étaient placées uniquement sur le site du CNRS avant 2002, puis dans la plupart des zones de la RBI et différentes zones hors RBI par la suite. Le déploiement progressif du réseau de plaques a nécessité une hausse considérable de l'effort de prospection (Fig. 8 page 65). La recherche des serpents a été couronnée de succès grâce à un très gros effort sur le terrain.

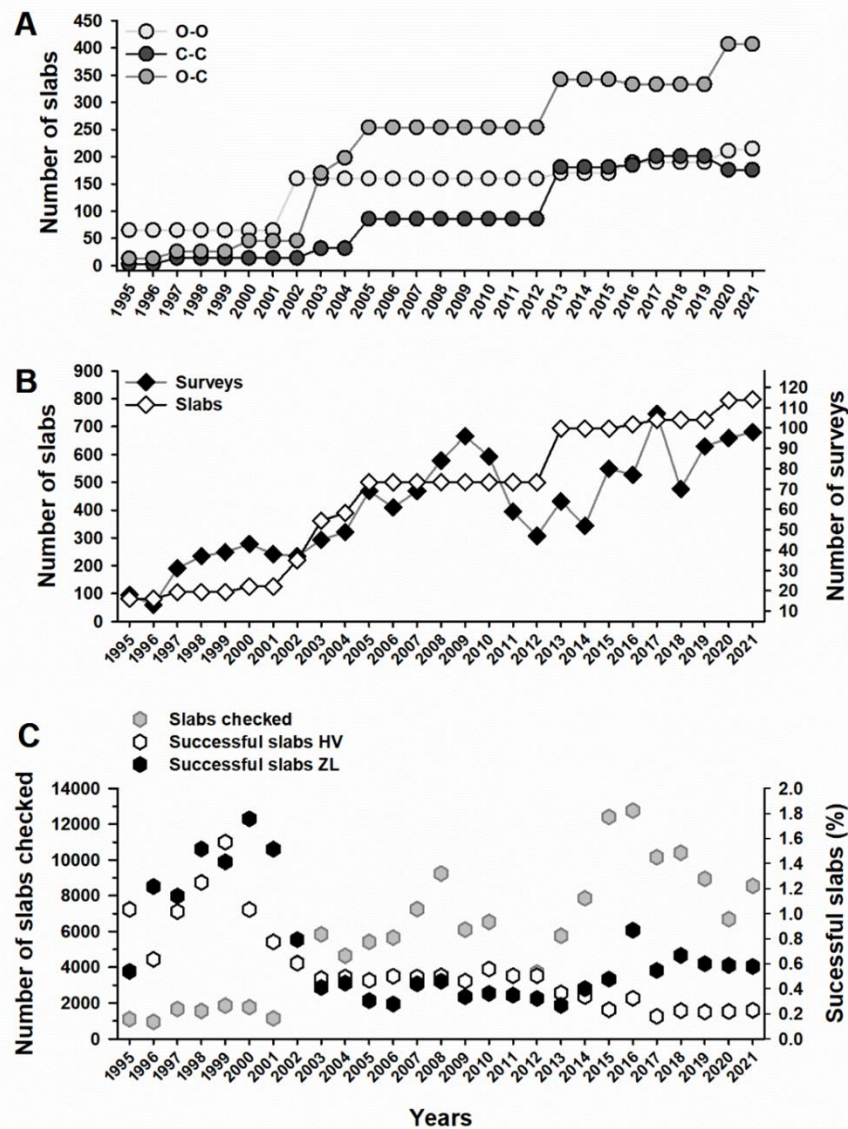


Figure 8. A) Nombre de plaques ondulées utilisées pour le suivi des populations de serpents, et qui ont été déployées dans la forêt au fil du temps dans chaque catégorie de fermeture (ouverte-ouverte [O-O] : gris clair, fermée-fermée [C-C] : gris foncé et ouverte-fermée [O-C] : gris moyen). B) Nombre total de plaques déployées au fil du temps (axe Y gauche, losanges ouverts) et nombre total de relevés effectués au fil du temps (axe Y droit, losanges noirs). C) Effort de recherche (searching effort ou SEF, nombre de plaques contrôlées, axe Y gauche, hexagones gris) de 1995 à 2021 versus taux de succès du SEF (quotient entre le nombre de plaques avec au moins un serpent observé dessous et le nombre total de plaques contrôlées, axe Y droit, HV, *Hierophis viridiflavus* : hexagones ouverts ; ZL, *Zamenis longissimus* : hexagones noirs).

Le suivi des populations de serpents, notamment en RBI, n'a pu être possible que grâce à la contribution de nombreux stagiaires chaque année. Plus d'une centaine d'étudiants ont participé aux prospections, captures, mesures biométriques, etc. Plusieurs thèses ont été réalisées, au moins en partie, sur ce système (X. Bonnet 1996 ; H. Lelièvre 2010 ; JM Ballouard 2010; S. Lecq 2013 ; Guillot 2017), ou sont en cours (E Gautreau ; G. Fosseries). Les suivis offrent également l'opportunité de réaliser des actions pédagogiques depuis des sorties pour les classes de primaire (partenariat entre le CEBC et le parc animalier Zoodyssée), collèges et lycées, différentes universités (stage pour des licences, masters...) jusqu'aux formations professionnelles (ONF, Formation Faune Sauvage Non-Hébergée, FSNH, à des fins scientifiques en partenariat avec le MNHN). Si le nombre de personnes ayant participé aux suivis est considérable, les opérations ont toujours été supervisées par le personnel CNRS du CEBC et les doctorants, condition indispensable pour assurer une standardisation des procédures et des mesures.

Cette thèse se concentre sur la période allant de 1995 à 2021. Avant, les données étaient éparpillées et souvent couplées à des expérimentations en laboratoire, entraînant des biais dans les histoires de capture-recapture. Au cours de cette thèse, les données de 2021 ont pu être intégrées aux analyses. Les données de 2022 et 2023 n'ont pas pu être traitées par manque de temps. Les suivis sont toujours en cours et ils devraient se poursuivre. Les 27 années de données de CMR sélectionnées sont positionnées pour les analyses sur la base du plan quasi-expérimental présenté au-dessus. La problématique de ce chapitre se focalise sur l'influence de la fermeture du milieu sur

les abondances des serpents. Elle correspond à la première question générale rappelée ici :

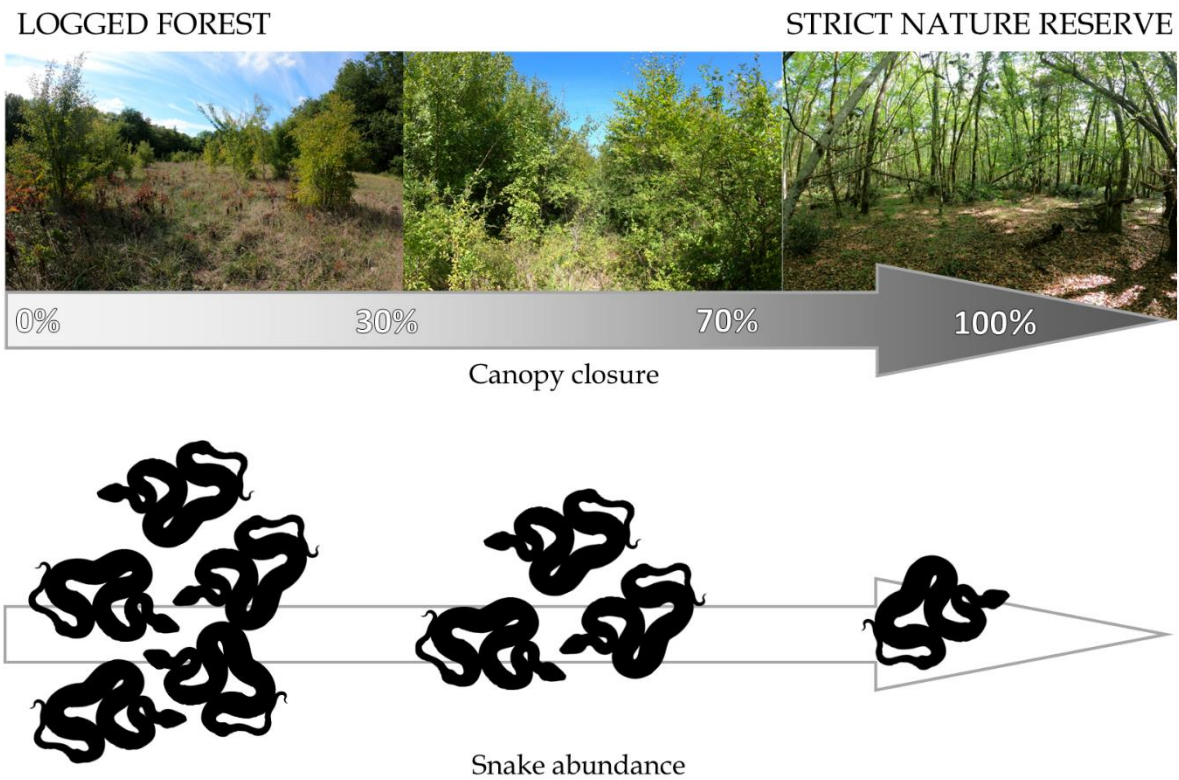
- 1) Quel est l'impact des modifications de l'habitat sur les effectifs de serpents en zone protégée ?

Vu la discrétion des serpents dans la nature, pour y répondre nous avons utilisé des modèles de CMR. Nous avons estimé les probabilités de recapture, l'effort de recherche, les probabilités de survie, les probabilités d'émigration temporaire et les abondances. Nos résultats permettent de tester si l'application du statut de conservation le plus protecteur à un sanctuaire forestier assure effectivement le maintien des populations de serpents, qui s'effondrent presque partout ailleurs.

Les principaux résultats ont permis de rédiger un article présenté ci-dessous. En plus des annexes indissociables de l'article, d'autres annexes méthodologiques sont présentées pages 288-289 (annexes 1a-1c).

Does strict protection status harm snake populations in a temperate forest?

Graphical abstract



Does strict protection status harm snake populations in a temperate forest?

Gopal Billy ^{1,2}, Christophe Barbraud ¹, Magali Dahirel ¹, Xavier Bonnet ¹

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR-7372, CNRS-La Rochelle Université, 79360, Villiers en Bois, France

Abstract

Intensive agriculture causes landscape homogenization and massive defaunation. The creation of Strict Nature Reserves (SNR) where management is proscribed aims to stem this trend; this is the case for SNR forests in Western Europe. Yet, unmanaged forests are subjected to rapid habitat closing; semi-open bushy habitats that are essential to many thermophilic organisms can be squeezed between industrial agriculture and high timber forests. Long-term capture-mark-recapture monitoring of snake populations (~27 years; 3,447 individuals) coupled with canopy closure monitoring conducted in a 2,579 ha forest amid a landscape devastated by intensive agriculture in France provides an illustration of this threat. Prior to SNR classification, logging maintained a mosaic of habitats (e.g., open, semi-open, closed plots) favourable to snakes (*Hierophis viridiflavus*, *Zamenis longissimus*). SNR classification promoted the growth of trees and rapid habitat closing, provoking the disappearance of open woodlands and a strong decline of snake abundance (~60% drop). The impact was rapid in the most thermophilic species (*H. viridiflavus*) and delayed in the less thermophilic species (*Z. longissimus*). This study provides robust and direct evidence that habitat changes can entail a drastic decrease of snake abundance. Unintendedly, applying the most protective conservation status to temperate forests might be less

valuable in terms of snake abundance and diversity than a status where limited conservation management actions are permitted.

Keywords: forest management; habitat closing; snake decline; snake monitoring; Strict Nature Reserve (SNR)

Introduction

Habitat loss is the main cause of defaunation (Cox et al., 2022; Young et al., 2016). On land, this notably involves urbanization, the development of transport infrastructures and landscape simplification (Tilman et al., 1994). Habitat homogenization, likely the main threat for biodiversity, is largely associated with sprawling intensive agriculture and forest destruction (DeFries et al., 2010; Foley et al., 2005; Karp et al., 2012). For example, in Europe several millions of km of agricultural hedgerows have been uprooted and replaced by immense monoculture fields during the past decades, provoking large scale destruction of rich terrestrial ecosystems (Holden et al., 2019; Montgomery et al., 2020). The disappearance of woodlands, especially well-preserved old forests which host large amounts of threatened biodiversity, is a strong conservation concern (Watson et al., 2018).

Protected areas have been created to mitigate the erosion of natural habitats (Watson et al., 2014). They pertain to six main IUCN categories plus several subcategories corresponding to the respective degree of protection they confer against human nuisances (International Union for Conservation of Nature, Dudley 2008). The category 1a or Strict Nature Reserve - SNR hereafter - is the most restrictive; a total

ban of the exploitation of wildlife, minimal public access and minimal intervention are key operational targets. SNR are primarily designed to limit the erosion of endangered biodiversity and are considered as wildlife sanctuaries.

In temperate biomes, the SNR status is critical to protect the few remaining old temperate forests (e.g., that exceed 250 years in age), especially to retain old tree formations along with the wide range of species they host (Watson et al., 2018). However, imposing strict rules and constraining policies generates conflicts against private interests (Shafer, 2020). Consequently, SNR forests cover very small surfaces and most are limited to isolated patches usually own by states (Cantú-Salazar & Gaston, 2010; Ficko et al., 2019; Niemelä et al., 2005). Augmenting the surface and connectivity of strictly protected forests is an objective shared by many countries (Dudley, 2008a).

There is another side to consider however. The complexity of forest habitats, including open and semi-open spaces, correlates with animal diversity (Eggers et al., 2010; Hanberry et al., 2020; Kopecký et al., 2013). The basic needs of heliophilous organisms cannot be met in highly closed forests, canopy opening mediated through the restoration of traditional coppicing bolsters animal biodiversity (Hamřík et al., 2023; Perlík et al., 2023). Thus, a lack of management in forests designated as SNR reserves may lead to habitat homogenization and decreasing local biodiversity (Hanberry et al., 2020; Sebek et al., 2015). In the absence of drastic events such as storms or fires, a lack of intervention favours canopy growth and forest closing at the expense of herbaceous layers, shrubs and bushes (Hanberry et al., 2020). But mosaic landscapes that combine dense old forests, open woodlands, bushy habitats and

meadows are essential to many organisms (Paillet et al., 2010; Pike et al., 2011a). In Europe, although the total surface of forests is currently increasing, biodiversity is still declining at worrying rates (Felton et al., 2010). One possible reason for this discrepancy is that the increase of forested surfaces does not result from conservation management policies; instead, it results from the mere abandonment of traditional agricultural lands (Rey Benayas, 2007). Traditional complex semi-open cultivated areas are now squeezed between growing uniform industrial agriculture, forest closure and urbanization. Review articles and field experiments show that non-intensive farming and sustainable forest exploitation substantially contribute to the maintenance of complex and biologically rich habitats (Paillet et al., 2010; Sebek et al., 2015; Tinya et al., 2021). In this context, assessing the effectiveness of SNR forests to protect vulnerable biodiversity is important, especially when strictly protected forests are surrounded by degraded and homogeneous habitats (e.g. industrialized crops, urbanized areas). Yet, recurrent deficiency of data linking habitat changes and animal diversity in protected areas pose difficulties to propose guidance for the maintenance of local biodiversity (Gaston et al., 2008).

Comparing unexploited *versus* harvested forests provides a straightforward mean to examine the effect of habitat management on the status of animal populations (Paillet et al., 2010). Several conditions may facilitate the investigation of causalities. A) An experimental design with replicates of contrasted habitats, notably open woodlands, closed woodlands, closing and opening spots (i.e. increase/decrease in canopy cover) would provide a robust background. B) Long term monitoring is essential to analyse the influence of habitat changes on animal populations, especially

to filter out short-term (e.g. annual) fluctuations. C) Focusing on sedentary animals limits blurring effects of dispersal of individuals among forest plots. D) Mark recapture design (CMR) offers a mean to implement the complex effects of heterogeneity in sighting probabilities to accurately estimate abundance in different habitats.

Such conditions were almost entirely fulfilled in the current study which aims to assess the influence of habitat closing (i.e. forest or canopy closing) on snake populations in a temperate SNR forest. The studied forest is amid a deeply degraded landscape (most hedgerows have been destroyed) and it shelters snake populations that have been largely extirpated from the surrounding environment during the last decades (C. J. Reading et al., 2010). More generally, reptiles, including the species under focus, suffer from drastic global decline largely provoked by habitat homogenization (Cox et al., 2022; Doherty et al., 2020; C. J. Reading et al., 2010). This is also valid for a wide array of plants and animal species (many invertebrate taxa) that are affected by the disappearance of semi-open forests and hedgerows in agricultural and urbanized landscapes (Lecq et al., 2017, 2018). The studied SNR forest represents a biodiversity sanctuary in a highly degraded landscape. Before SNR classification, clear-cut geometric parcels were exploited for wood production, creating a quasi-experimental background with contrasted plots (e.g. open vs closed plots). During the last 27 years, populations of two snake species, the western whip snake (*Hierophis viridiflavus*) and the Aesculapian snake (*Zamenis longissimus*) have been continuously monitored using CMR in different habitats spread across the forest; broadly 11 years before and 16 years after SNR classification. Most snakes are

sedentary mesopredators that use complex micro-habitats to find their prey, open spots for sun basking, or thick vegetation as refuges (Beaupre, 1995; Pringle et al., 2003; Row & Blouin-Demers, 2006). Accordingly, it has been suggested that reptiles represent appropriate organisms to assess important segments of local biodiversity (Lewandowski et al., 2010). Overall, the study design permitted to examine with a high spatial resolution a major question: does a lack of management prescribed by the SNR status necessarily favour the maintenance of globally declining mesopredators?

Although *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* are often found in syntopy, they exhibit different ecologies. The former species is a thermophilic racer that regularly consumes terrestrial lizards while the second species is a semi-arboreal and more thermo-conformer snake that regularly feeds on nesting birds (Lelièvre et al., 2011, 2012). We hypothesized that the intensity of habitat closing should provoke a proportional decline of snake abundance, expectedly more pronounced for the most thermophilic species.

Material and methods

Study site

The Chizé forest (4,775 ha, 46.14°N, 0.42°W; Fig. 1) located in a vast agricultural plain in western France is essentially represented by deciduous species (oaks [*Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. ilex*] 38%, beech trees [*Fagus sylvatica*] 35%, other deciduous trees [*Carpinus betulus*, *Sorbus torminalis*, *Fraxinus excelsior*, *Acer monpessulanum*] 17%). A dense network of agricultural hedgerows connected to the forest has been replaced by large intensively managed crops (see online Appendix, Fig. A1). In this state forest,

wood harvesting is under the authority of the Office National des Forêts (ONF). Geometric parcels (typically 5 to 20 ha) are exploited. More than half of the forest (~2,600 ha) was classified in 1973 as a hunting reserve. Wood exploitation continued along with hunting of wild boar (*Sus scrofa*) and roe deer (*Capreolus capreolus*).

In 1999, two exceptionally strong storms hit the forest (Rivière et al., 2010). Over 10,000 trees fell. Habitat openness was maximal in 2000 (Fig. 1b). The excessive stock of timbers induced a strong reduction of logging. Tree growth due to minimal forest management promoted habitat closing (Vild et al., 2013). The year 2000 represents a milestone in the management history of the forest, especially regarding canopy cover level.

In 2006 the status of most of the hunting reserve (2,579 ha; ~99%) was upgraded to the maximal protection level: strict nature reserve (SNR). This status is equivalent to the 1a IUCN category (i.e. Integral Biological Reserve, RBI, for the ONF). The Chizé Forest is the largest continental SNR in metropolitan France and one of the largest in Europe. The official decree (#DEVN0650590A) stipulates that forest management and harvesting are prohibited, except for road maintenance and to control ungulate populations. It also specifies that a key objective of the RBI is to maintain or increase biodiversity. Two enclaves, a meadow of 15.1 ha and a partly urbanized area of 6.4 ha were not classified as SNR (Fig. 1); habitat was maintained open via regular shredding of wild vegetation.

From 2000 to 2021, we monitored canopy growth in different types of parcels (i.e., closed with dense overstorey, open herbaceous with small bushes, semi-open herbaceous bushy; see below). The legacy of timber harvesting by plots offered a

quasi-experimental design to survey the influence of canopy closing on reptile populations. Logging precluded systematic snake population survey in the ~2,200 ha part of the forest that are exploited (North-East of the SNR), thus this study focuses on the SNR (+ two enclaves).

Forest management and habitat closing

We used three complementary sources of information, timber harvesting records provided by the ONF, a time series of aerial views of the forest, and photos taken from the ground.

Timber harvesting records: The ONF provided access to the annual catalogues of wood exploitation from 1968 until harvesting cessation in 2005. Each year, in each exploited parcels, the total timber volume harvested (m^3 and $m^3 \cdot ha^{-1}$) was available.

Aerial views: National Geographic Institute (IGN, geoportail.gouv.fr) offers a public access of aerial images of the vegetation cover. Periods when deciduous plants do not have foliage were excluded (e.g. mid-winter). We used images taken in 1996, 2000, 2007, 2011 and 2020, almost fully covering the period of snake population monitoring (1995-2021). We georeferenced aerial images (QGIS Development Team 2020). In each image, a pixel represented $0.7m^2$. This precision was sufficient to distinguish the canopy from the herbaceous and bushy elements. In 2020, image gravimetry enabled us to estimate vegetation height (Kiani, 2020).

Canopy cover, the surface covered by a vertical projection of the canopy (Jennings et al., 1999), was visually evaluated. We classified each parcel as Open (O), Intermediate (I) or Closed (C) in a given year (Fig. 1b; Appendix, Section A1). We validated this procedure using automatized analyses (Appendix, Section A1).

Habitat closing was a key dynamic variable in this study. Therefore we further classified each parcel, according to its cover change from 2000 (maximal forest openness) to 2020, into three main categories of habitat closing, named “habitat categories” hereafter (Fig. 1a):

- Open-Open: canopy never covered more than 30% of the surface. Only the two managed enclaves belonged to this habitat category.
- Closed-Closed: canopy always covered more than 70% of the surface.
- Open-Closed: canopy cover increased during the study, shifting from habitat (O) to (I), from (I) to (C), or from (O) to (I) then to (C).

Photos taken from the ground: in aerial views, ground vegetation was masked by tall crowned trees hampering the characterization of (un-)favourable microhabitats for reptiles. Similarly, the possibility for sun rays to cross the canopy and to contribute to snake thermoregulation could not be gauged. Therefore, we used wide angle photographs taken from the ground to analyse sky view and ground vegetation cover (Appendix, Section A1).

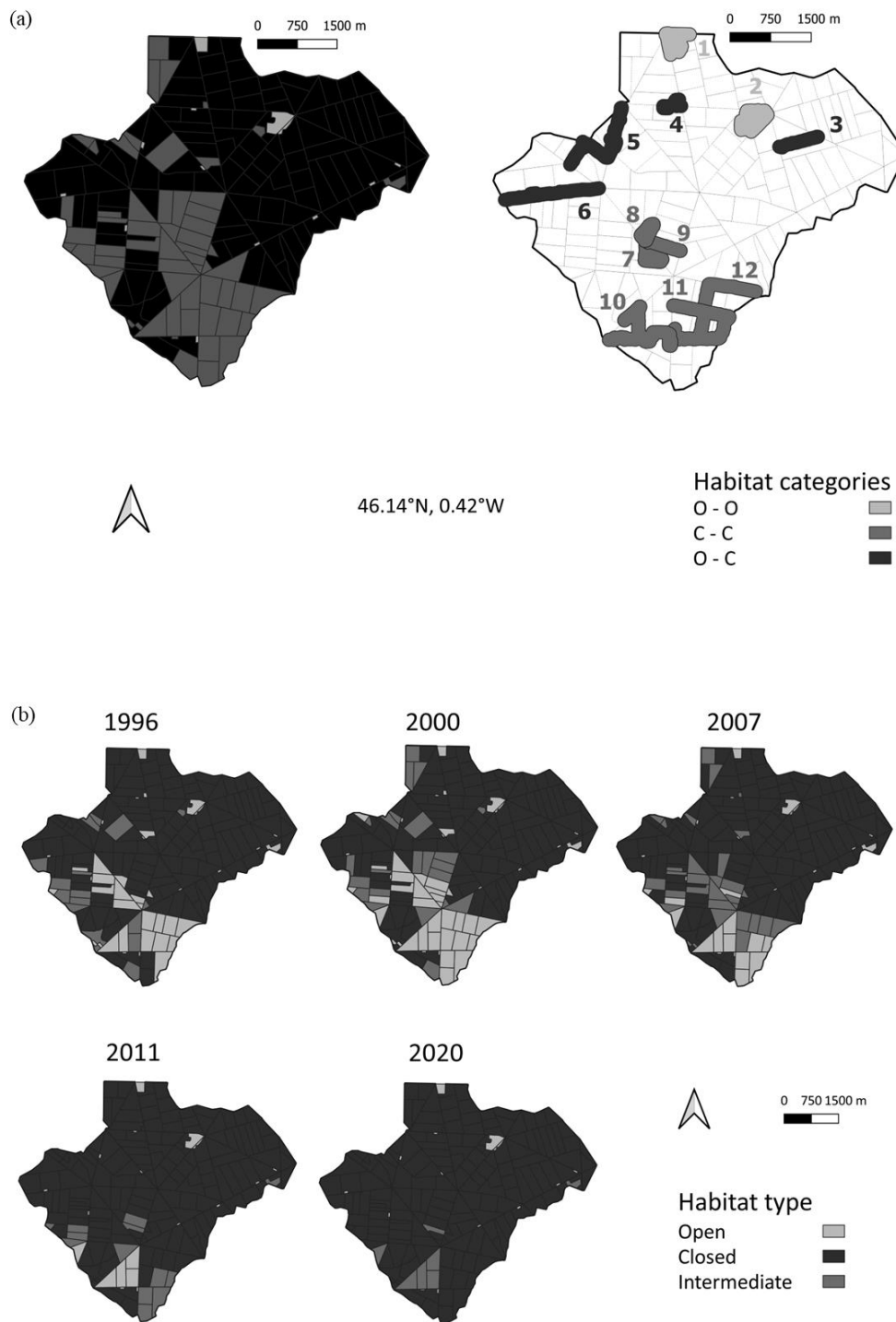


Figure 1. (a) Spatial distribution of the three habitat categories in the Chizé SNR forest (left) and of the twelve sub-networks of slabs used to monitor snakes (right). The three habitat categories were assigned to each geometric parcel retrospectively in 2020

(changes from 2000 to 2020). Open-Open stands for the parcels that remained open (light grey); Closed-Closed for parcels that remained closed (dark grey); Open-Closed for parcels subjected to strong closing (middle-grey). In the sub-networks, a buffer area of 250m along each survey track was applied (the slabs, <math><1\text{m}^2</math>, are not visible, sub-networks are numbered from 1 to 12).

(b). Canopy cover changes over time analyzed using aerial images from 1996 to 2020. Light grey indicates open parcels (O), where canopy covers 0% to 30% of the surface; dark grey closed parcels (C), where canopy covers 71% to 100% of the surface); middle grey indicates semi open or intermediate habitats (I), where canopy covers 31% to 70% of the surface.

Snake survey

Species: the western whip snake (*Hierophis viridiflavus*) and the Aesculapian snake (*Zamenis longissimus*) are medium-sized snake species (adult snout vent length ~0.9 m; (Bonnet, Naulleau, & Shine, 1999). They occur in syntopy, rely on shrubby open microhabitats where they find their main prey (voles, field mice and shrews); *H. viridiflavus* also regularly feeds on reptiles (~20%) and *Z. longissimus* on nestling birds (~10%) (Lelièvre et al., 2012). Radio-tracking revealed substantial differences in habitat use, and strong differences in thermoregulation and associated locomotor performances. *H. viridiflavus* is a terrestrial thermophilic racer that selects high body temperature; *Z. longissimus* is a partly arboreal, relatively slow moving, highly secretive and largely thermo-conformer snake (Lelièvre et al., 2011, 2013). *H.*

viridiflavus was expected to be more dependent on open microhabitats compared with *Z. longissimus* that can exploit arboreal strata.

These two species are the most abundant and widespread snakes in the studied forest, they were suitable to assess the impact of canopy closing. Grass snakes (*Natrix helvetica*) and aspic vipers (*Vipera aspis*) that also occur in the studied forest are more scattered and much less abundant, and the viper belongs to a different lineage making comparison awkward.

Population monitoring: A network of geo-located corrugated concrete slabs (120 x 80 cm) was deployed in the forest to facilitate captures (Bonnet, Naulleau, & Shine, 1999). Snakes were almost impossible to detect without the slab network. This network was divided into 12 sub-networks (=12 searching sites), each one assigned to one of the three habitat categories defined above (Fig. 1a). During surveys, the slabs of a sub-network were successively lifted. Uncovered snakes were captured by hand. Most of the time, the 12 sub-networks could not be checked during a single day; thus, we followed a rotation plan.

The total number of slabs and surveys increased over time, reaching a total of 798 in 2021 (Appendix, Fig. A2). Snakes use slabs occasionally, spending most of their time in other habitats, foraging or sheltered in bushes (Lelièvre, Blouin-Demers, et al., 2010). To better encompass snake's home ranges, we considered a buffer zone of 125 m on both sides of the line joining successive slabs in a given survey (Fig. 1a). Taking into account this buffer zone, in 2020 the density of slabs per ha was respectively 3.2 in the Open-Open category, 1.4 in the Closed-Closed category and 1.9 in the Open-

Closed category. Whatever the category, the total slab surface covered less than 0.03% of the surface of the buffer zone.

Field work was performed during the active season, from April to October. Individuals were sexed, measured (snout to vent length), photographed, permanently marked (scale rows were superficially burned following a code, triggering a stable color change) and released at the exact place of capture (Bonnet et al., 2016).

Snake displacements: Frequent movements of snakes among the three habitat closing categories would complicate analyses and blur interpretations. Many individuals were located more than once (either within or among years). We noted the snakes that moved across sub-networks, possibly shifting among habitat category, and we measured the straight-line distance between the two locations involved. Such occurrences were negligible (see results), and we discarded the rare individuals found in more than one habitat category. Thanks to this exclusion, we assigned all individuals to one of the six main groups: 2 snake species combined with 3 habitat categories.

Snake abundance

Snakes are elusive in forest habitats and raw numbers imperfectly reflect their abundance. Therefore, capture-mark-recapture (CMR) analyses were performed (Mazerolle et al., 2007). Since monitoring scheme was based on slab network monitoring, individuals may temporarily leave searching sites (i.e. sub-networks) and become unavailable for capture. These behaviors result in temporary emigration, i.e.

individuals are alive but not available for capture. Temporary emigration may vary spatially and temporally, and its occurrence violates key assumptions for CMR models, resulting in biased estimates (Kendall, 2023). Furthermore, for individuals available for capture, several factors such as age, reproductive status, habitat characteristics, climatic conditions or time of the day may affect their capture probability (Bonnet & Naulleau, 2011). These factors are known to bias abundance estimates obtained from methods assuming equal catchability. Moreover, through time, inherent characteristics of open populations (i.e. births, deaths, immigration, and emigration provoke flow of individuals) influence population size and thus abundance in complex ways. Providing that a suitable data set is available (i.e. intensive prolonged monitoring of marked individuals), robust design modelling offers a mean to avoid these major difficulties (Kendall, 2023; Kendall & Pollock, 1992). Robust design modelling relies on multiple capture sessions sufficiently close in time so that the population can be considered as closed (e.g. survival rate close to 1 during short time intervals), (Kendall, 2023). In practice, survival, recruitment, immigration or emigration can be explicitly modeled and tested to relax the assumption of equal catchability (details provided in Appendix, Section A2).

As snakes were monitored during the whole activity period, it was possible to divide each yearly session into sub-sessions to estimate abundance using a Huggins robust design model. From early 1995 to late 2021 we obtained 27 primary sampling sessions (i.e., 27 years). Each primary session was set from April 1 to July 30 to limit the influence of annual recruitment (hatching occur in late summer). Each primary session was then divided into secondary sessions of 2 weeks. The number of

secondary sessions varied from 5 to 8 per year due to climatic conditions; for example, snakes remained invisible during cold weather in early April. Details and references regarding robust design modelling, notably to handle capture and recapture probabilities, temporary emigration, transience or apparent survival, are provided in supplementary material (Appendix, Section A2). The annual estimates of snake abundance obtained using Huggins robust design model were named (\hat{N}_t).

Searching effort (SEF) increased over time: we extended the slab network (hence the surface prospected but not the density of slabs in the given place) and augmented the number of surveys (Appendix, Fig. A2). The number of slabs checked during surveys represented an integrative measure of searching effort for each habitat category and for each species. The change of searching effort was known (= number of slabs lifted/habitat category/year) and thus it was easy to factor out. We divided annual estimates of snake abundance (\hat{N}_t) by the number of slabs checked. Resulting values \hat{N}_{SEF} were very low because no snake was captured below most slabs during a given survey. To represent snake abundance more realistically (instead of fractions of individuals), we adjusted \hat{N}_{SEF} (Adjusted \hat{N}_t) using the ratio between mean \hat{N}_t and mean \hat{N}_{SEF} calculated between 1995 and 2021:

$$\text{Adjusted } \hat{N}_t = \hat{N}_{SEF} * (\text{mean } \hat{N}_t / \text{mean } \hat{N}_{SEF})$$

Each \hat{N}_t was randomly sampled from a log normal distribution with 10,000 iterations per year (t) to obtain mean adjusted \hat{N}_t and their 95% confidence intervals extracted from their respective log normal distribution. This adjustment was equally applied to all categories and thus had no impact on the results; instead, it was explicitly designed to facilitate interpretations. We used R 4.0.3 (R core team, 2020)

and Rstudio 2022.12.0.353 to perform iterations. In Closed-Closed and Open-Closed categories, 1995 and 1996 estimates were based on small sample sizes and were imprecise (N = 2) or unavailable (N = 6). Importantly, snake abundance was estimated in function of searching effort and was limited to searching sites which varied over time. Thus, the estimates provide relative values of abundance. Indeed, most of the surface of the forest was not monitored and thus was not taken into account, especially until 2002 before the strong increase of slab network. Estimating snake density (snakes/ha, considering their home ranges) was out of scope of this study. To further assess temporal trends we also estimated population growth rates (λ) over time in each habitat category (Appendix, Section A2).

Ethic statement

Non-invasive capture-recapture surveys were performed in accordance with French regulations (permits and ethical approvals# DREAL/2021D/8647, 09/346/DEROG, DBEC/004/2022, A79-001 and 79-157).

Results

Forest management and habitat closing

Timber harvesting records. Logging was more intensive in Open-Closed parcels compared with Closed-Closed parcels, especially from 1989 to 1992 (Appendix, Fig. A3; ANOVA with the annual volume of wood extracted as the dependent variable and habitat type as the independent variable; $F_{1, 132}=14.827, p < 0.001$). Logging was limited after 2000 and ceased after 2003. In Open-Open parcels, a single record in 1992 ($113 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$) was not considered.

Visual analyses of aerial images. Open habitats expanded from 1996 to 2000 ($\chi^2 = 56.892$, 12 df, $p < 0,001$; Fig. 1b; Appendix, Table A1). This trend reversed from 2000 to 2020 with continuous habitat closing ($\chi^2 = 610.21$, 3 df, $p < 0,001$). Two sub-networks belonged to the Open-Open category, four to the Closed-Closed category, and six to the Open-Closed category (Fig. 1a). The forest was largely open in 2000 and was almost totally closed twenty years later. Two small open enclaves and very few semi-opened parcels persisted in 2020.

Photographs taken from the ground. Sky views revealed strong differences among habitats: mean (SD) canopy closure (% of sky obscured) was respectively 4% (7), 87% (3.5) and 39% (21) in the (O), (C) and (I) habitat types (ANOVA with canopy closure as the dependent variable and habitat as a factor, $F_{2, 18}=50.27$, $p < 0.001$). These values matched the criteria used to define habitats: canopy closure remained below 30% in open habitat and above 70% in closed habitat (Appendix, Table A2). Photographs taken toward the ground revealed thick herbaceous layers with abundant shrubs (Appendix, Fig. A5). Closed habitat was essentially characterized by forest litter. Intermediate habitat was characterised by a combination of herbaceous layer, various bushes formations and sparse trees of various size. Horizontally taken photographs showed similar kinds of surrounding vegetation but they included further elements (Appendix, Fig. A5).

Overall, aerial categorization and ground assessment of habitat openness were congruent. Open habitats offered abundant microhabitats, sunny spots and shelters to snakes; closed habitats were essentially inhospitable.

Snake survey

Population monitoring. A total of 1,357 *H. viridiflavus* and 2,090 *Z. longissimus* were marked; 424 *H. viridiflavus* and 588 *Z. longissimus* were recaptured at least once providing a total of 1,258 and 1,598 recaptures respectively. The number of *H. viridiflavus* individuals retained for the robust design matrix is respectively 404, 97 and 627 for Open-Open, Closed-Closed and Open-Closed categories. The number of *Z. longissimus* individuals retained for the robust design matrix is respectively 589, 394 and 798 for Open-Open, Closed-Closed and Open-Closed categories.

Snake displacements. Sixty *H. viridiflavus* (4% of marked individuals) were observed in more than one searching site. Five individuals (0.4%) shifted among habitat categories. The straight-line distance travelled between searching sites ranged from 100 m to 5,500 m (N = 47 individuals). Forty-one *Z. longissimus* (2% of marked individuals) were observed in more than one searching site and none shifted among habitat categories. The straight-line distance travelled between searching sites ranged from 100 m to 2,400 m (N = 30).

Snake abundance

Yearly raw numbers are provided in Appendix, Fig. A6. The annual estimates of snake abundance (\hat{N}_t) were obtained in each habitat category following the proper steps to use Huggins robust design model.

In the three habitat categories and for both snake species, global goodness-of-fit tests were not significant (Appendix, Table A3). Test 3.SR GOF components were significant for *Z. longissimus* and *H. viridiflavus* in Open-Open and Closed-Closed categories indicating transience (*H. viridiflavus*, Open-Open: $z = 2.742$, $p = 0.003$; *H. viridiflavus*, Closed-Closed: $z = 2.903$, $p < 0.002$; *H. viridiflavus*, Open-Closed: $z = 0.613$, $p = 0.270$; *Z. longissimus*, Open-Open: $z = 3.647$, $p < 0.001$; *Z. longissimus*, Closed-Closed: $z = 2.479$, $p < 0.007$; *Z. longissimus*, Open-Closed: $z = 4.936$, $p < 0.0001$; Appendix, Table A3). Outcomes from model selection and demographic parameters are provided in Tables 1 and 2. The best supported models differed among habitat categories and snake species.

Table 1. Best supported Huggins Robust Design model derived from model selection performed in the program MARK. Sp: snake species (*H. viridiflavus*: *Hierophis viridiflavus*; *Z. longissimus*: *Zamenis longissimus*). S, apparent annual survival; γ'' , temporary emigration; γ' , temporary immigration; p, capture probability; c, recapture probability; a1, first year after initial capture; a2, >1 year after initial capture; t, year (primary session) effect; (.), no time effect.

Sp	Habitat category	Best model
<i>H. viridiflavus</i>	Open-Open	$S(a1,a2)\gamma''(.)=\gamma'(.)p(t)c(t)$
	Closed-Closed	$S(a1,a2)\gamma''(.)=\gamma'(.)p(.)c(.)$
	Open-Closed	$S(.)\gamma''(.)\gamma'(.)p(.)c(.)$
<i>Z. longissimus</i>	Open-Open	$S(a1,a2)\gamma''(.)\gamma'(.)p(t)c(t)$
	Closed-Closed	$S(a1,a2)\gamma''(.)=\gamma'(.)p(t)=c(t)$
	Open-Closed	$S(a1,a2)\gamma''(.)\gamma'(.)p(.)c(.)$

Table 2. Estimation of parameters and SE derived from the constant Huggins Robust Design model, $S(\cdot)\gamma''(\cdot)\gamma'(\cdot)p(\cdot)c(\cdot)$ or $S(a1, a2)\gamma''(\cdot)\gamma'(\cdot)p(\cdot)c(\cdot)$. The modelling was performed in the program MARK. Sp: snake species (*H. viridiflavus*: *Hierophis viridiflavus*; *Z. longissimus*: *Zamenis longissimus*). Cat: habitat category. S, apparent annual survival; γ'' , temporary emigration; γ' , temporary immigration; p, capture probability per primary session; c, recapture probability per primary session; a1 first year after initial capture; a2, >1 year after initial capture; (.), no time effect.

Sp	Cat	S (SE)	$\gamma''(\cdot)$ (SE)	$\gamma'(\cdot)$ (SE)	p(.) (SE)	c(.) (SE)
<i>H. viridiflavus</i>	Open-	Sa1 0.485	0.467	0.534	0.705	0.363
	Open	(0.047)	(0.057)	(0.094)	(0.115)	(0.035)
		Sa2 0.689				
		(0.028)				
	Closed-	Sa1 0.240	0.245	0.791	0.548	0.151
	Closed	(0.084)	(0.194)	(0.322)	(0.208)	(0.055)
		Sa2 0.753				
		(0.119)				
	Open-	S(.) 0.648	0.168	0.700	0.425	0.327
	Closed	(0.032)	(0.084)	(0.217)	(0.072)	(0.028)
<i>Z. longissimus</i>	Open-	Sa1 0.439	0.313	0.543	0.581	0.284
	Open	(0.040)	(0.078)	(0.134)	(0.101)	(0.027)
		Sa2 0.671				
		(0.028)				
	Closed-	Sa1 0.472	0.131	0.557	0.262	0.361
	Closed	(0.076)	(0.087)	(0.279)	(0.054)	(0.042)
		Sa2 0.766				
		(0.047)				
	Open-	Sa1 0.501	0.211	0.587	0.435	0.244
	Closed	(0.038)	(0.083)	(0.172)	(0.074)	(0.022)
		Sa2 0.774				
		(0.026)				

In the Open-Open category and in both species, abundance fluctuated over years (i.e. primary sessions) but declined during the study period (*H. viridiflavus* -51% and -32% *Z. longissimus*, Fig. 2). In 2005, a prolonged summer drought hampered recaptures in *Z. longissimus* (the less thermophilic species), generating an imprecise estimate and excessive SD. For *Z. longissimus*, temporary emigration decreased linearly (all subsequent $F_{\text{constant/trend/time}}$ tests from ANODEV: $F = 20.989$, $p < 0.001$, slope (SE) = -0.378 (0.144); Appendix, Table A4). For *H. viridiflavus*, recapture probability and temporary emigration increased over time (respectively, $F = 4.198$, $p = 0.051$, slope (SE) = 0.041 (0.014); $F = 7.717$, $p < 0.011$, slope (SE) = 0.084 (0.039); Appendix, Table A4).

In the Closed-Closed category, *H. viridiflavus* abundance was below 10 on average and lower than 3 after 2012 (Fig. 2); capture probability decreased over time ($F = 8.401$, $p < 0.008$; slope (SE) = -0.122 (0.037); Appendix, Table A4). *Z. longissimus* abundance was higher (68 on average, Fig. 2), capture and recapture probabilities increased over time ($F = 4.952$, $p = 0.035$; slope (SE) = 0.064 (0.019); Appendix, Table A4), and survival rate remained constant in the transient group but increased in the resident group (respectively $F = 5.128$, $p < 0.010$; slope S_{a1} (SE) = -0.126 (0.081); slope S_{a2} (SE) = 0.110 (0.041); Appendix, Table A4).

In the Open-Closed category and in both species, estimated abundances were elevated during the first eight years of the study (>200 on average in both species) and then declined sharply (71 for *Z. longissimus* and 39 for *H. viridiflavus* on average since 2003; Fig. 2). A steep drop in 2003 was partly due to the deployment of new searching networks (snakes need time to familiarize themselves with new slabs). Disregarding this issue and focusing on the last 15 years, a strong and continuous decline with

accurate estimates (low SD) occurred in *H. viridiflavus*. *H. viridiflavus* abundance remained below 25 after 2014 (Fig. 2). Temporary emigration decreased ($F = 21.465$, $p < 0.001$, slope (SE) = -29.842 (13.255); Appendix, Table A4). For *Z. longissimus*, following the 2001-2003 drop, abundance increased slightly and remained above 75 after 2014.

Overall, in both species and in the 3 habitat categories abundance declined over time (Fig. 2). Snakes became more difficult to find, especially *H. viridiflavus* in the Open-Closed category (Fig. 2, Appendix, Fig. A2). Population growth rates (λ) reflect these results: λ fluctuated in Open-Open category and declined in the Closed-Closed and Open-Closed categories, especially for *H. viridiflavus* (Appendix, Fig. A7).

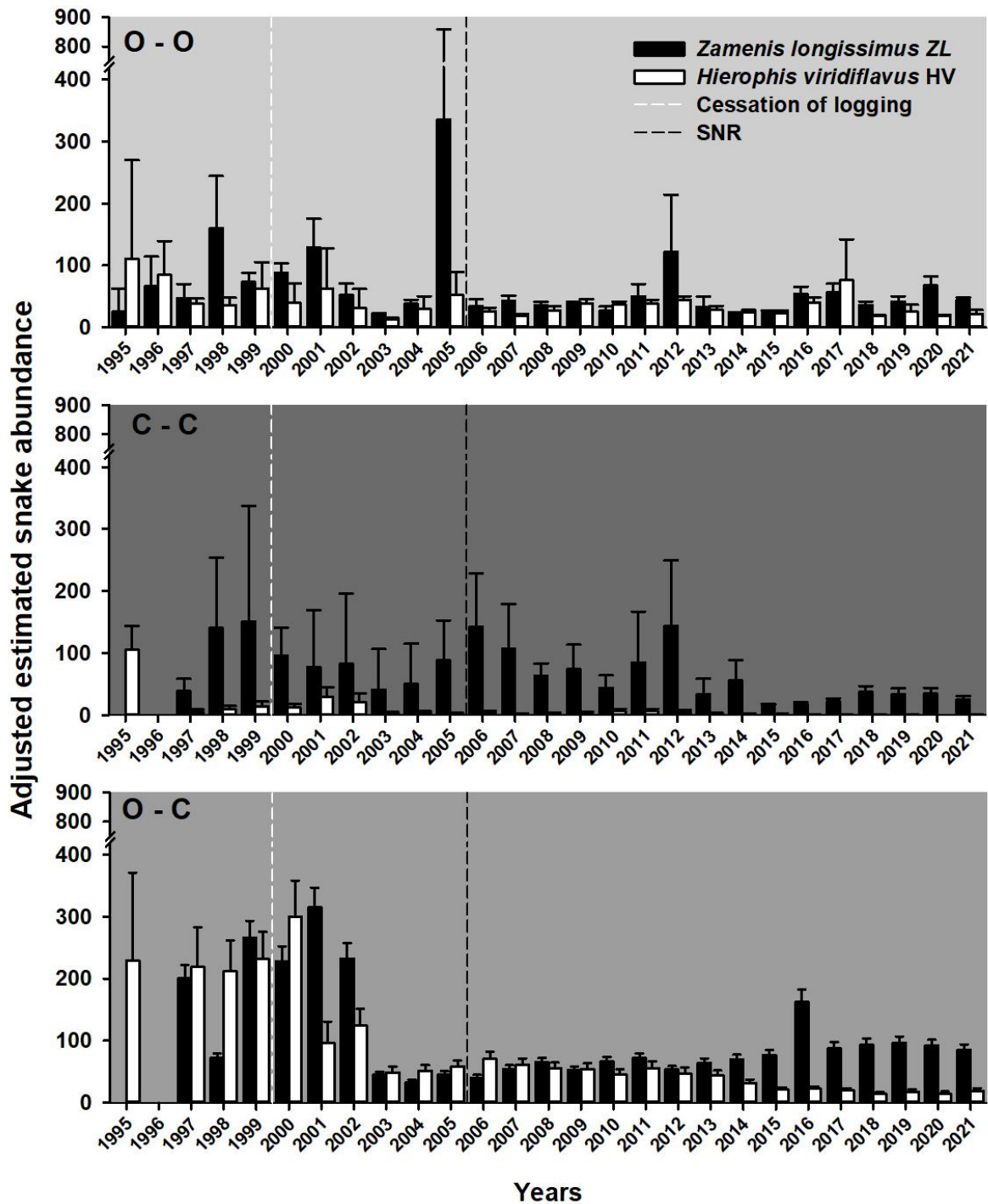


Figure 2. Annual changes of snake abundance (SD) in each habitat category (Open-Open, Closed-Closed and Open-Closed) for each snake species (*H. viridiflavus* and *Z. longissimus* are respectively represented by white and black bars). The white vertical dashed line indicates logging cessation in 2000. The black vertical dashed line indicates the classification of the forest as strictly protected nature reserve (SNR).

Discussion

Increasing the surface and protection status of natural reserves is essential (Rodrigues et al., 2004; Shafer, 2020), for example to safeguard large mammals (Ferreira et al., 2020). However, SNR is not necessarily the best option to stem biodiversity loss. Some practices of habitat management and exploitation of natural resources can be beneficial for many species; it would be judicious to select protection status on a case-by-case and precisely assessed basis (Elleason et al., 2021; Oldekop et al., 2016).

Our results show that a cessation of logging in a SNR temperate forest amid an intensively cultivated landscape entailed the rapid disappearance of open woodlands with negative consequences on snakes. Concurrent long-term monitoring of canopy cover and of snake populations provides precise information to interpret the effect of past managements and to forecast possible consequences of forest closing.

Canopy closing

Aerial and ground images provided convergent results. Thick herbaceous layer and abundant shrubs were dominant in open parcels but were almost totally absent in closed parcels. Intermediate (semi-open) habitats contained a mosaic of microhabitats with dense shrub formations and various trees. Hence, the categorisation based on aerial images provided a suitable proxy of the availability of microhabitats that are essential to snakes in temperate ecosystems (Bruton et al., 2016; Pringle et al., 2003; Blouin-Demers & Weatherhead, 2001).

During the first decade of the study (1995-2006), various habitats ranging from meadows (O) to closed stands (C) were all well represented (Fig. 1b). This situation

resulted from past logging regime, (O) parcels eventually covered 17% of the forest surface in 2000. Small trees (<2m tall) were abundant in all open parcels in 2000. Between 2000 and 2007, due to tree growth 20 parcels shifted from (O) to (I) status and 13 parcels from (I) to (C) status. SNR status triggered the inevitable disappearance of open woodlands. In 2020, two small (O) enclaves (<1% of the surface) plus eight (I) parcels remained while closed habitats (C) covered more than 95% of the forest.

Snake decline and population fragmentation

Despite increasing searching effort, snakes became more difficult to find (raw numbers declined over time, especially for *H. viridiflavus*). Accordingly, snake abundance estimated using robust design modelling adjusted to searching effort dropped drastically. Averaging abundances on three periods to smooth inter-annual fluctuations illustrates the magnitude of the decline: mean abundance shifted from 104 (SD 53) individuals (species and habitats pooled) before logging cessation (1995-1999) to 65 (SD 29) during the following decade (2000-2010) and to 41 (SD 12) during the next decade (2011-2021). This suggests a 60% global decrease. This appraisal is minimal because most open and semi-open parcels (>600 ha in 2000) disappeared but were never sampled: our relative abundance estimates do not account for the massive loss of most of the favourable habitats. Likely, forest closure dragged down most albeit overlooked snake populations.

In Open-Open and Closed-Closed categories habitats were relatively stable, nonetheless snake abundance declined. This may be due to continuous tree growth; in many Closed-Closed parcels canopy cover increased from 70% to 100% (pers. obs.).

In large timber parcels there is a lack of shelters that are essential to snakes (Bonnet et al., 2013). Eventually, Closed-Closed parcels became excessively hostile (Fig. 2) and the two Open-Open enclaves fully isolated (Fig. 1). Even partly arboreal *Z. longissimus* avoid high timber zones in Poland forests (Kurek et al., 2018).

The most relevant pattern was observed in Open-Closed category where canopy closing was rapid and strong (Fig. 1). The decline of *H. viridiflavus* abundance was drastic (-88% using the three periods mentioned above). *Z. longissimus* decline was less marked (-52%) and followed an uneven trajectory with a slight increase since 2012 and an unexplained peak in 2016.

Transience detected in both species in the three habitat categories (except *H. viridiflavus* in Open-Closed) suggests that a substantial proportion of the snakes were not resident, possibly moving away from closing habitats. Continuous canopy growth increased fragmentation, separating favourable albeit shrinking patches and making long displacements risky. The very small proportion of snakes shifting among sub-networks of slabs supports this hypothesis; successful dispersal events might be rare in a rapidly closing forest.

Alternative explanations for snake decline

In temperate forests, wild boar outbreaks can have a dramatic impact on snakes (Graitson et al., 2019), but boar populations were regulated in the SNR forest. We did not observe any sign of illness or epizooty. More convincing, an experiment performed in a zone initially devoid of snakes and adjacent to the south eastern part of the forest showed that the creation of favourable habitats (0.9 hectare fitted with 9 artificial hedgerows in 2011) bolstered *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* snake

numbers: the reptiles dispersed from the forest and rapidly colonized the experimental site (Lecq et al., 2018). Habitat change is therefore the most plausible explanation for the strong snake decline, especially in the forest parcels subjected to intense closing, concomitant to a population rise in a contiguous newly created open bushy zone.

Snake species sensitivity to canopy closure

If habitat closing mainly impacts the most thermophilic species, possible confounding effects are less likely to play a role. *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* occur in syntopy (often captured under the same slabs), they are philopatric, their diet largely overlap, and thus they experience similar environmental conditions. The decline was stronger for the most thermophilic racer (*H. viridiflavus*, 79% global decline) compared with the more thermo-conformer slow moving species (*Z. longissimus*, 36% decline). *H. viridiflavus* select elevated body temperatures (>25°C), their reliance on open habitats is exacerbated compared with *Z. longissimus* (Lelièvre et al., 2011, 2013). As expected, closed habitats were relatively favourable to *Z. longissimus* but not to *H. viridiflavus* (Fig. 2). Yet, habitat closing may reach a deleterious limit for *Z. longissimus* over time. In the two small Open-Open enclaves, decrease in temporary emigration shows that *Z. longissimus* increasingly used the slabs, possibly in response to the strong closing of the surrounding parcels. Several open places within a strongly closing forest matched the low thermal requirements of *Z. longissimus*, but were likely insufficient to meet the strong needs of *H. viridiflavus*. For similar reasons, in Open-Closed parcels, *H.*

viridiflavus increasingly used the slabs to reach high body temperature while less constrained *Z. longissimus* did not increase slab use.

Conclusion and recommendations

Two decades after the cessation of logging almost all open parcels were closed in this temperate SNR forest. A canopy cover 5 m above ground was sufficient to inhibit the development of herbaceous and bushy layers. Habitat closing was fast, occurring long before climax (i.e. parcels with old >15 m timbers) (Dobbertin et al., 2013). Concomitantly, snake abundance declined sharply. Overall, forest closing was detrimental to the populations of two snake species, especially the most thermophilic, and likely to many other organisms that depend on open habitats (Kopecký et al., 2013; Košulič et al., 2016; Sebek et al., 2015)

In non-exploited temperate forests, the scarcity of disturbance factors (e.g., fires, grazing by mega-herbivores) means that natural clearing is generally limited to small surfaces and cannot provide enough open habitats needed for the maintenance of large snake populations. In SNR forests, the combined lack of natural disturbance factors with the lack of management is likely to create very shady environment. Recent reviews suggests that forestry practices such as coppice management are very efficient options to restore “the full range of interconnecting growth stages” and the whole forest complexity which in turn sustain the highest plant and animal biodiversity in European forests (Amori et al., 2021; Buckley, 2020). Unfortunately, these practices are hampered by growing highly mechanized wood industry that involves the promotion of continuous canopy cover and ephemeral open areas with brutal clear cut harvesting

plus monospecific replanting. Mature forests that combine old timbers and exploited semi-open woodlands are vanishing due to the intensification of industrial forestry (Miklín & Čížek, 2014). In this general context, residual populations might not be capable to adapt to climatic changes and to other threats.

On a positive note, field experiment showed that limited management is efficient to bolster reptile populations (Bonnet et al., 2016). Protected forests where limited management is permitted may represent a complementary option to create biodiversity sanctuaries. For example, in the SNR forest of Chizé, maintaining 10% of the surface (approximately 250 ha) as open or semi-open habitats through the selection of several interconnected parcels might be sufficient to host large populations heliophilous organisms, including reptiles. This implies a modification of the current status of the reserve: unchanged SNR for 90% of the surface and shifting to conservation through active management for 10% (category IV of the IUCN classification, Dudley, 2008a). A partial reassessment of the SNR status of forests subjected to strong closing with regard to their species diversity and functional ecological relationships would be a wise option (Shafer, 2020).

Supporting Information: additional supporting information may be found in the online version of the article at the publisher's website.

Une partie du SUPPLEMENTARY MATERIAL ci-dessous a été présentée dans l'introduction du chapitre 1 ci-dessus. Cette annexe (et donc les deux premières figures-doublons) est toutefois gardée ici par souci de cohérence avec l'article correspondant.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Does strict protection status harm snake populations in a temperate forest?



Figure A1. Habitat homogenization of the landscape around Chizé forest from 1950's (top photography, exact date unknown) to 2021 (bottom photography, Google Earth). Aerial images include a small area of the western part of the forest (lower right corner in both pictures) and surrounding agricultural landscape plus several roads and buildings. The dense network of hedgerows (several are indicated with white arrows) and small fields initially present was eliminated, replaced by large industrial homogeneous crops.

Section A1. Habitat closing survey

Aerial view: aerial images were georeferenced (QGIS Development Team 2020). In each image we considered that canopy cover was represented by tall crowned trees while open habitats were represented by bushy and herbaceous covers. We distinguished three main types of habitats in function of the surface covered by the canopy (%). Open (O): 0 to 30%; Intermediate (I): 31 to 70%, and Closed (C): 71 to 100%. This categorization was straightforward in fully closed or fully open parcels. However, visual estimation might be imprecise in parcels with well-developed semi open habitats. Thus, in 2000 and 2020 the canopy cover of each parcel was quantified using ImageJ software (Schneider et al., 2012). To automatically calculate the canopy surface,

B&W thresholds were applied. Threshold adjustment was performed by targeting a group of tall trees with a houppier in crown (approximately 10 trees in six different areas spread across the SNR). We set the threshold value once the tree crowns were precisely captured. Threshold value was adjusted each year depending upon input images. In 2020, gravimetric information provided a mean to assess the elevation of the vegetation above and below the B&W threshold. We used a 4.5 ha zone characterized by a complex habitat, mixing herbaceous layer, bushy areas, and trees (small and large). The discriminant value obtained was of 3 m: a maximum vegetation height of 3 m defined open habitat, higher values defined closed habitat. ImageJ automatically provided the surface covered by the canopy in each parcel, subsequently labelled as (O), (I) or (C).

Automatized analyses led to slightly different results without impacting the categorization of the parcels associated with the 12 searching sites: Fig. 1 b *versus* Fig. A4 below page 14).

Photos taken from the ground: in September 2022, we randomly selected several parcels in each habitat category Open-Open, Closed-Closed and Open-Closed. From approximately the middle of each parcel, we took 3 kinds of wide angle photographs (GoPro H9, shooting angle 107°, N=76 pictures) with the camera held approximately 1.75 m above the ground: a) Toward the zenith to evaluate canopy closure (the proportion of the sky masked by vegetation when viewed from a single point at ground level; Jennings et al. 1999), b) Approximately 45° toward the soil to evaluate ground vegetation cover, c) Horizontally to evaluate surrounding vegetation. Canopy closure was analyzed using Gap Light Analyzer (N=21 photos pointing toward the sky, Frazer et al. 1999). Photos pointing toward the soil or taken horizontally were visually analyzed: the occurrence of a thick herbaceous layer, scrubs (e.g. blackthorns, *Prunus spinosa*; brambles, *Rubus fruticosus*; dog roses, *Rosa canina*) and trees was noted. Photographs were taken in 2022, two years after the last evaluations based on aerial views, closing level was thus possibly slightly overestimated.

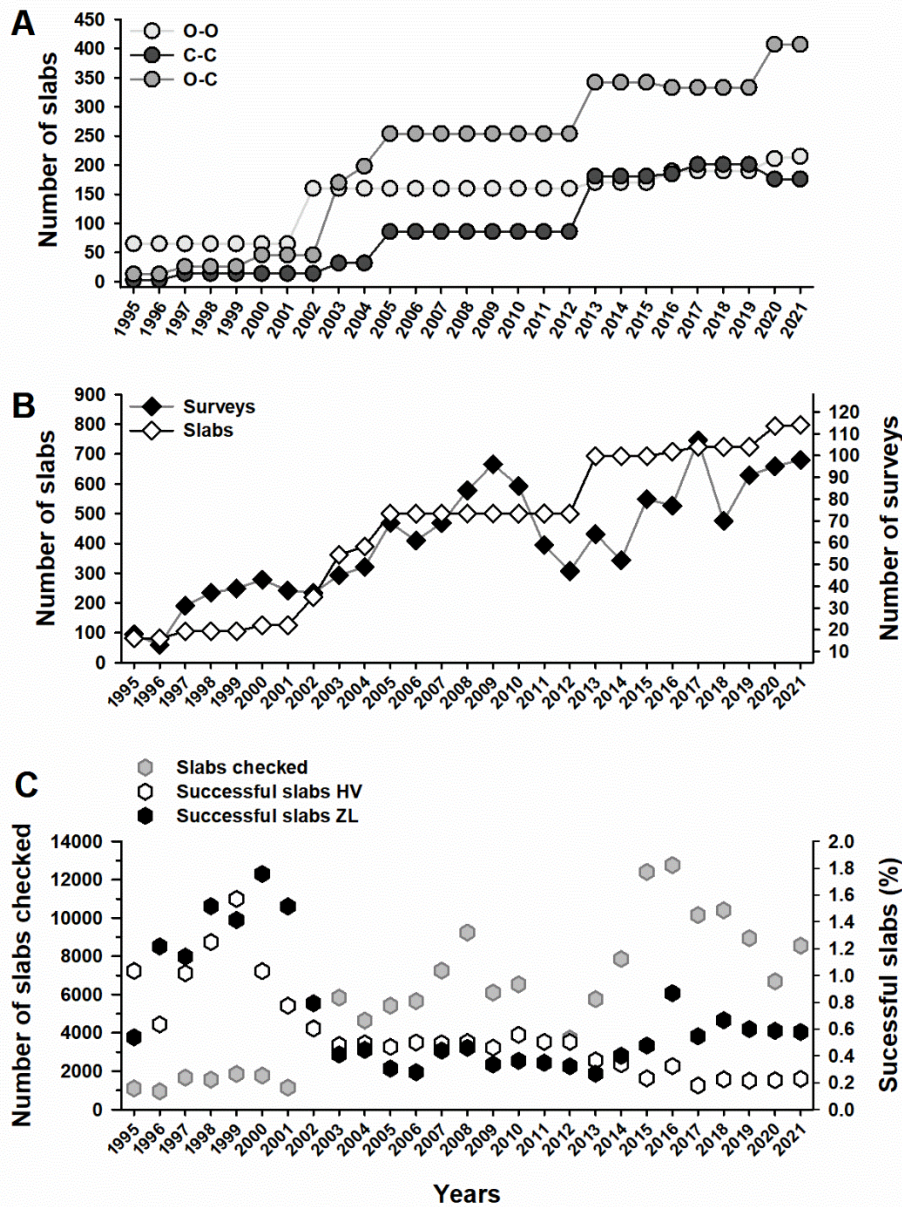


Figure A2. A) Number of corrugated slabs used to monitor snakes that have been deployed in the forest over time in each closing category (Open-Open [O-O]: light grey, Closed-Closed [C-C]: dark grey and Open-Closed [O-C]: middle-grey). B) Total number of slabs deployed over time (left Y-axis, open diamonds) and total number of surveys performed over time (right Y-axis, black diamonds). C) Searching effort (SEF, number of slabs checked, left Y-axis, grey hexagons) from 1995 to 2021 *versus* searching success per slab (proportion of successful slabs, i.e. with at least one snake observed, right Y-axis, HV, *Hierophis viridiflavus*: open hexagons; ZL, *Zamenis longissimus*: black hexagons).

Section A2. Modelling details

Snakes are elusive animals and their activity level is strongly influenced by climatic conditions (Mazerolle et al., 2007). These factors and other causes such as survival, temporary emigration or attractiveness for the capture slabs may generate strong time and spatial heterogeneity in capture and recapture probabilities that may bias estimates (Kendall et al., 1995, 1997; Kendall, 1999; Koper & Brooks, 1998; K. H. Pollock, 1982; K. H. Pollock et al., 1990; G. A. F. Seber, 1982). Therefore, we used a Huggins robust design with 27 primary sessions (i.e. years of study) and 5 to 8 secondary sessions of 2 weeks each (depending on climatic conditions that determine the duration of the active season).

We tested for possible effects of trap-response behavior and time-related variations on capture (p) and recapture (c) probabilities. We also modelled temporary emigration (the probability of an individual not being available for trapping during one or more primary sampling periods), transience (the probability that a newly captured individual was just passing through the study area, with a near-zero chance of returning to the study area and to be recaptured during the study), and apparent survival (the probability of surviving from one primary period to the next and of staying in the study area). The number of individuals not captured was modelled for each primary period as time dependent or constant and added to the number of individuals known to be in the population to provide an estimate of population size (\hat{N}_t). Capture and recapture probabilities were modelled on an annual scale, and were either year dependant, $p(t)$ and $c(t)$, or constant $p(\cdot)$. We first attempted to estimate parameters for each primary period and for each secondary period. Due to sample size limitation in the first years of the study, several parameters were misestimated. To reduce this problem, all secondary sessions belonging to a given primary period were set constant. We tested the effect of time among primary sessions for recapture and capture parameters only, to further reduce misestimation. Temporary emigration was modelled with two parameters: $\gamma'(\cdot)$ was the probability that a snake was absent from the study area at time t if absent at time $t-1$, and $\gamma''(\cdot)$ was the probability that a snake was absent from the study area at time t if present at time $t-1$. Temporary emigration was also modelled as either random $\gamma'(\cdot)=\gamma''(\cdot)$, or Markovian $\gamma'(\cdot)\neq\gamma''(\cdot)$.

All these models were implemented in MARK program (G. C. White & Burnham, 1999) for each species (*Hierophis viridiflavus*, *Zamenis longissimus*) and habitat category (Open-Open, Closed-Closed, Open-Closed). We used an information theoretic approach to select the most appropriate model for the data based on ecologically sound hypotheses and based on the small-sample modification (AICc) (Anderson & Burnham, 2002). A model was preferred to a concurrent model when the AICc of the model was lower than the AICc of the concurrent model by at least two units. When the AICc difference between two models was less than 2, the difference in deviance (Δdev) and the difference in number of parameters K multiplied by two ($\Delta 2K$) were explored. If $\Delta 2K < \Delta dev$, the model with the lower deviance was selected. When $\Delta 2K$

$\approx \Delta dev$ the most parsimonious model (i.e. which used fewer parameters) was selected. Confidence intervals (95% CI) of parameters between models were also inspected. If a time dependant parameter had similar CI among primary periods, then the constant parameter (most parsimonious) was retained.

We assessed the fit of our initial model using program U-CARE (Choquet, Lebreton, et al., 2009). For this, individual sighting histories were pooled for all the secondary sampling periods keeping only one sighting occasion per primary sampling period. Hence, we assessed the fit of the Cormack-Jolly-Seber model corresponding to our dataset. TEST 3.SR provided a test for transients (Choquet et al., 2005; Choquet, Lebreton, et al., 2009). Transients were defined as “individuals having a zero probability of local survival after their initial capture” (Genovart & Pradel, 2019). True transients crossing through but not belonging to the study population should be distinguished from individuals that die after a single reproductive bout or from individuals that die (or emigrate) following marking (Genovart & Pradel, 2019). We excluded the two last possibilities because *Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus* reproduce more than once during their lifetime and our marking technique had no detectable effect on the survival of snakes (Fauvel et al., 2012). Therefore, detecting significant transience will suggest that a substantial proportion of marked individuals do not settle in the sub-network of slabs where they have been marked. When transience was detected, it was explicitly modelled by considering 2 apparent age-classes for survival (Genovart & Pradel, 2019).

The starting model was $S(.) \gamma''(.) \gamma'(.) p(t) c(t)$ or $S(a1,a2) \gamma''(.) \gamma'(.) p(t) c(t)$ in case of transience, where $(.)$ and (t) respectively represent an absence or the presence of time effect among primary sessions. We modelled the effect of time on capture and recapture probabilities and the type of temporary emigration, and used the best supported models to obtain annual estimates of snake abundance (\hat{N}_t). We also sequentially tested if linear trends occurred on each parameter issued from the best supported model. We built models where the demographic parameter θ was modelled as $\text{logit}(\theta) = \alpha + \beta \times T$, where α is an intercept parameter, β is a slope parameter and T is a linear temporal trend. When $\beta > 0$ the parameter increases through time, whereas it decreases when $\beta < 0$. We used ANODEV to test for linear trends (Grosbois et al., 2008). In case of a significant ANODEV test, the slope confidence interval (CI) was checked. If 0 belonged to the slope CI, we rejected the hypothesis of a trend even if the ANODEV test was significant. Linear trend was tested for each parameter and slope estimates are reported on the logit scale (see Table A4.).

Finally, we used abundance estimates to calculate population growth rates (λ) for each of the six groups (2 snake species and 3 habitat categories). To facilitate interpretation of trends and to attenuate the effects of large inter-annual variations of \hat{N}_t on λ estimates, we pooled the years in seven time periods: 1995-1997; 1998-2001; 2002-2005,

2006-2009, 2010-2013, 2014-2017, 2018-2021. From these seven time periods i , six abundance estimates (λ_1 to λ_6) were calculated:

$$\lambda_i = (\text{Mean Adjusted } \hat{N}_t \text{ of time period } i) / (\text{Mean Adjusted } \hat{N}_t \text{ of time period } i-1)$$

Since each adjusted \hat{N}_t was already linked to a log normal distribution, it was possible to extract the mean, the lower confidence interval (LCI) and the upper confidence interval (UCI) from each resulting log normal distribution of λ . Robust design matrix are shared privately on Figshare using the active link: <https://figshare.com/s/0b3f9927eeb022b5ce57>

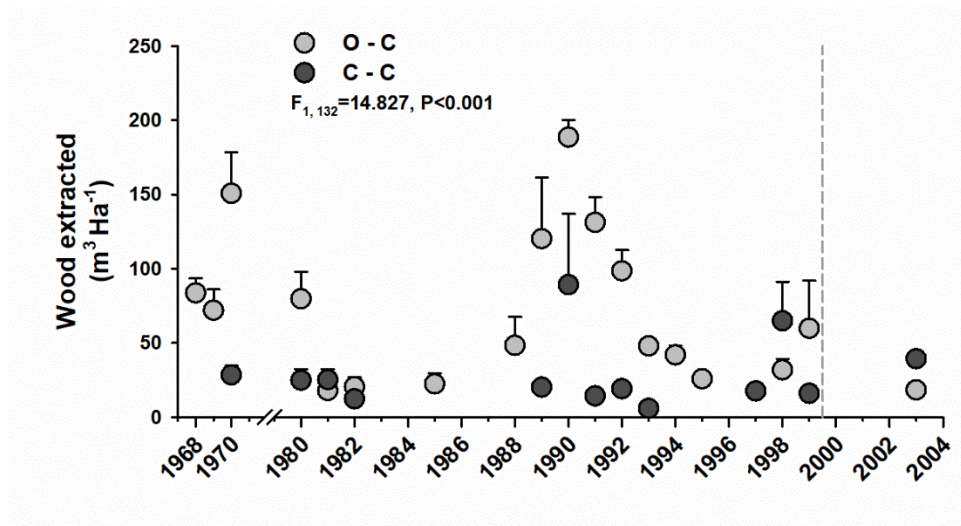


Figure A3. Logging history from 1968 to 2004 in the Closed-Closed (C-C, black circles) and Open-Closed (O-C, grey circles) categories. The mean volume (SD) of wood extracted in each parcel was expressed in $\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ (Y-axis). In late 1999 (vertical dashed line) two strong storms provoked the fall of more than 10,000 trees and the almost total cessation of logging.

Table A1. Habitat specific areas (Ha) from visual analyses using the QGIS software over time (QGIS Development Team 2020). Canopy cover was evaluated qualitatively each year (see text). Habitat types are classified in three group: Open (canopy covering 0% to 30% of parcel surface); Closed (canopy covering 71% to 100% of a parcel surface); Intermediate (canopy covering 31% to 70%).

Years	Open	Closed	Intermediate
1996	336.46	2119.63	205.03
2000	461.17	1884.18	315.77
2007	230.12	2078.66	352.34
2011	111.56	2372.06	177.5
2020	27.96	2535.54	97.62

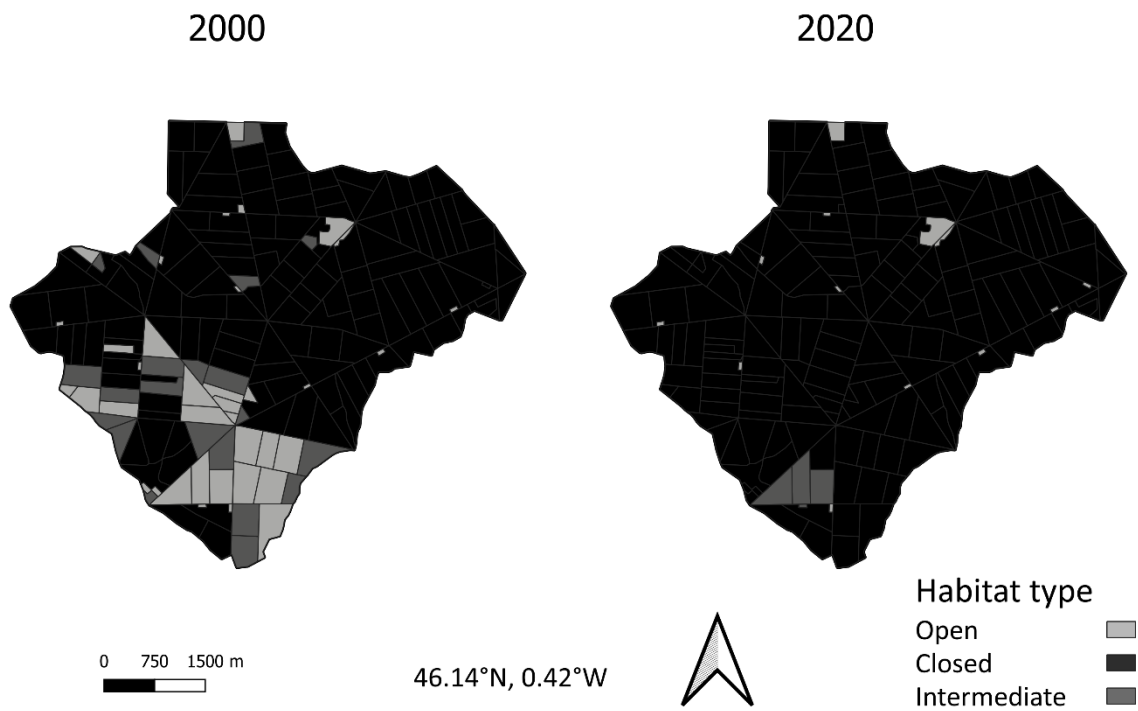


Figure A4. Comparison of canopy cover (surface covered by a vertical projection of the canopy, Jennings et al. 1999) quantified using ImageJ software in 2000 and 2020 (Schneider et al., 2012). The same aerial images were used for visual quantification (see Fig. 1b). Light grey indicates open habitat type (O) where canopy covers 0% to 30% of the parcel surface; dark grey indicates closed habitat type (C, canopy covers 71% to 100% of the surface); middle grey indicates semi open or intermediate habitat (I, canopy covers 31% to 70% of the surface).

Table A2. Statistics describing the canopy closure rate (Canopy Openness, %) derived from the GLA software (Frazer et al., 1999). Pictures were taken toward the zenith (GoPro H9, shooting angle 107°, N = 21 pictures) to evaluate canopy closure from several parcels randomly selected among each closing category (Open-Open, Closed-Closed and Open-Closed).

Category	mean	SD	min	max
Open-Open	4.00	7.15	0.02	14.70
Closed-Closed	87.04	3.52	82.91	92.68
Open-Closed	39.03	20.72	2.33	77.34



Figure A5. Ground photographs of the three main types of habitats. First row: open habitat (O), second row: closed habitat (C), third row: intermediate or semi-open habitat (I). First column: photo taken toward the zenith to evaluate canopy closure, second column photo taken 45° toward the soil to assess ground vegetation, third column photo taken horizontally to assess surrounding vegetation. Photos taken by the authors.

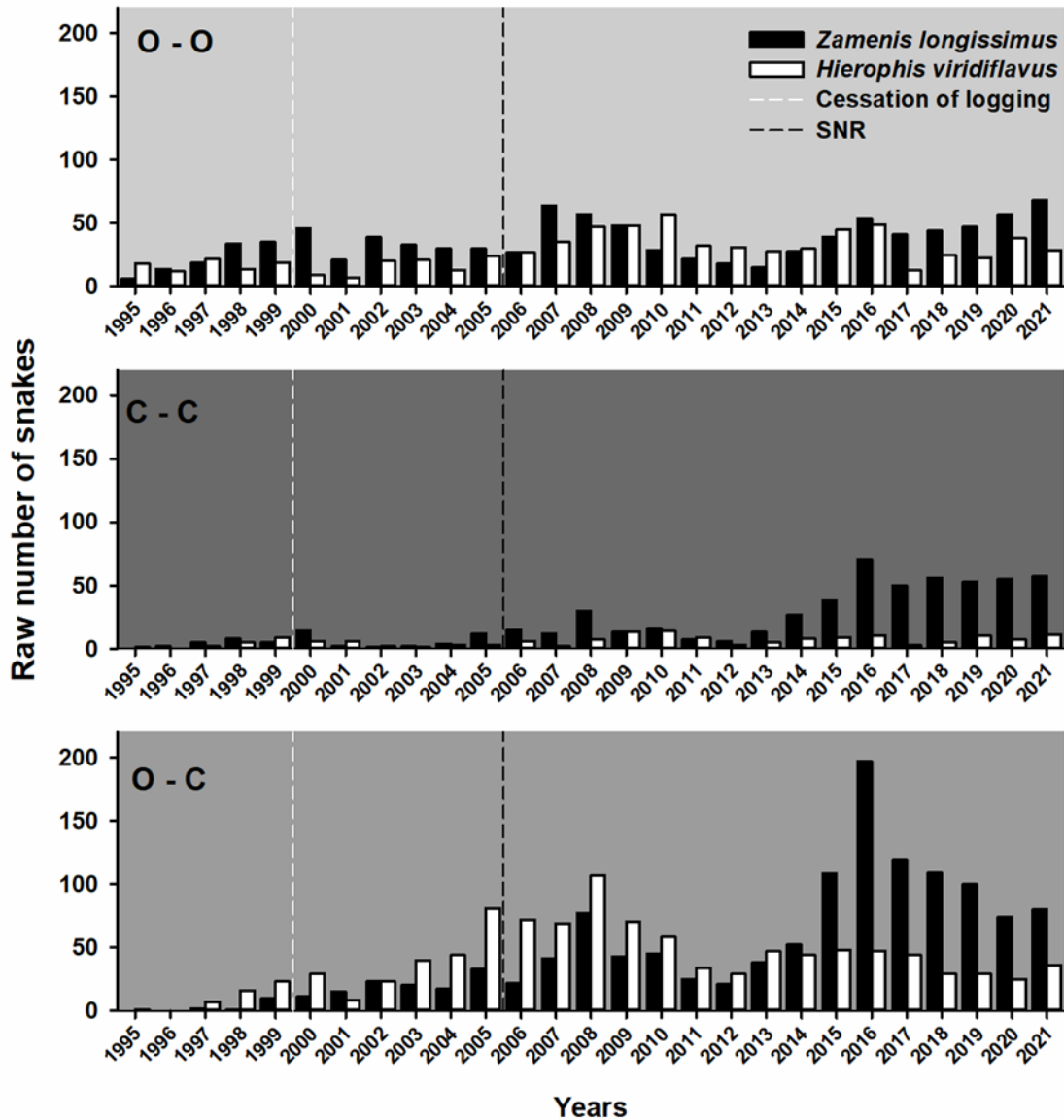


Figure A6. Raw numbers of snakes found each year in each habitat category (O-O, Open-Open; C-C, Closed-Closed; O-C, Open-Closed), from 1995 to 2021. Whip snakes (HV, *Hierophis viridiflavus*) and Aesculapian snakes (ZL, *Zamenis longissimus*) are respectively represented by white and black bars. Only one observation per individual is considered each year. The white vertical dashed line indicates a milestone in the management history of the forest. Timber harvesting ceased almost totally in 2000 (see Fig. A3) and canopy cover attained its lowest level. The black vertical dashed line indicates the classification of the forest as strictly protected nature reserve (SNR).

Table A3. Goodness-of-fit test (GOF) applied on each species and category. Sp: snake species (HV: *Hierophis viridiflavus*; ZL: *Zamenis longissimus*). Cat: habitat category.

Species	Cat	GOF (global)	TEST 3.SR	GOF (without TEST 3.SR)
HV	Open-Open	$p=0.782$ $\chi^2=67.127$ df=77	$p=0.2137$ $\chi^2=30.288$ df=25	$p=0.945$ $\chi^2=36.839$ df=52
	Closed-Closed	$p=0.949$ $\chi^2=8.721$ df=17	$p=0.190$ $\chi^2=8.721$ df=6	$p=1$ $\chi^2=0$ df=11
	Open-Closed	$p=0.807$ $\chi^2=64.265$ df=75	$p=0.647$ $\chi^2=18.034$ df=21	Not concerned
ZL	Open-Open	$p=0.887$ $\chi^2=60.528$ df=75	$p=0.027$ $\chi^2=39.024$ df=24	$p>0.999$ $\chi^2=21.505$ df=51
	Closed-Closed	$p=0.839$ $\chi^2=38.365$ df=48	$p=0.444$ $\chi^2=15.106$ df=15	$p=0.896$ $\chi^2=23.259$ df=33
	Open-Closed	$p=0.379$ $\chi^2=84.291$ df=81	$p=0.002$ $\chi^2=44.874$ df=21	$p=0.982$ $\chi^2=39.417$ df=60

Table A4. Testing for linear temporal trends on parameters issued from the best supported Huggins Robust Design model (Best model). Slope estimates are reported on the logit scale. Sp: snake species (HV: *Hierophis viridiflavus*; ZL: *Zamenis longissimus*). Cat: habitat category. Sign means sign trend. Probability p was obtained using ANODEV. S, apparent annual survival; γ'' , temporary emigration; γ' , temporary immigration; p, capture probability; c, recapture probability; a1 first year after initial capture; a2, >1 year after initial capture; t, year (primary session) effect; (.), no time effect; TR, significant linear temporal trend; LCI, lower confidence interval; UCI, upper confidence interval; *, significant interaction.

Sp	Cat	Best model	Sign	p	Slope	LCI	UCI
HV	Open-Open	S(a1,a2) γ'' (TR)= γ' (TR)p(t)c(TR)	$\gamma''=\gamma'$	< 0.011	0.084	0.008	0.159
			c	0.051	0.041	0.014	0.068
	Closed-Closed	S(a1,a2) γ'' (.)= γ' (.)p(TR)c(.)	p	< 0.008	-0.122	-0.195	-0.049
	Open-Closed	S(.) γ'' (.) γ' (TR)p(.)c(.)	γ'	0.0001	-29.842	-55.821	-3.862
ZL	Open-Open	S(a1,a2) γ'' (.) γ' (TR)p(t)c(t)	γ'	0.0001	-0.378	-0.661	-0.095
	Closed-Closed	S(TR*_a1,a2) γ'' (.)= γ' (.)p(TR)=c(TR)	p=c	0.035	0.064	0.026	0.103
			Sa1	< 0.010	-0.126	-0.285	0.033
			Sa2	< 0.010	0.110	0.030	0.189
Open-Closed	S(a1,a2) γ'' (.) γ' p(.)c(.)	No trend					

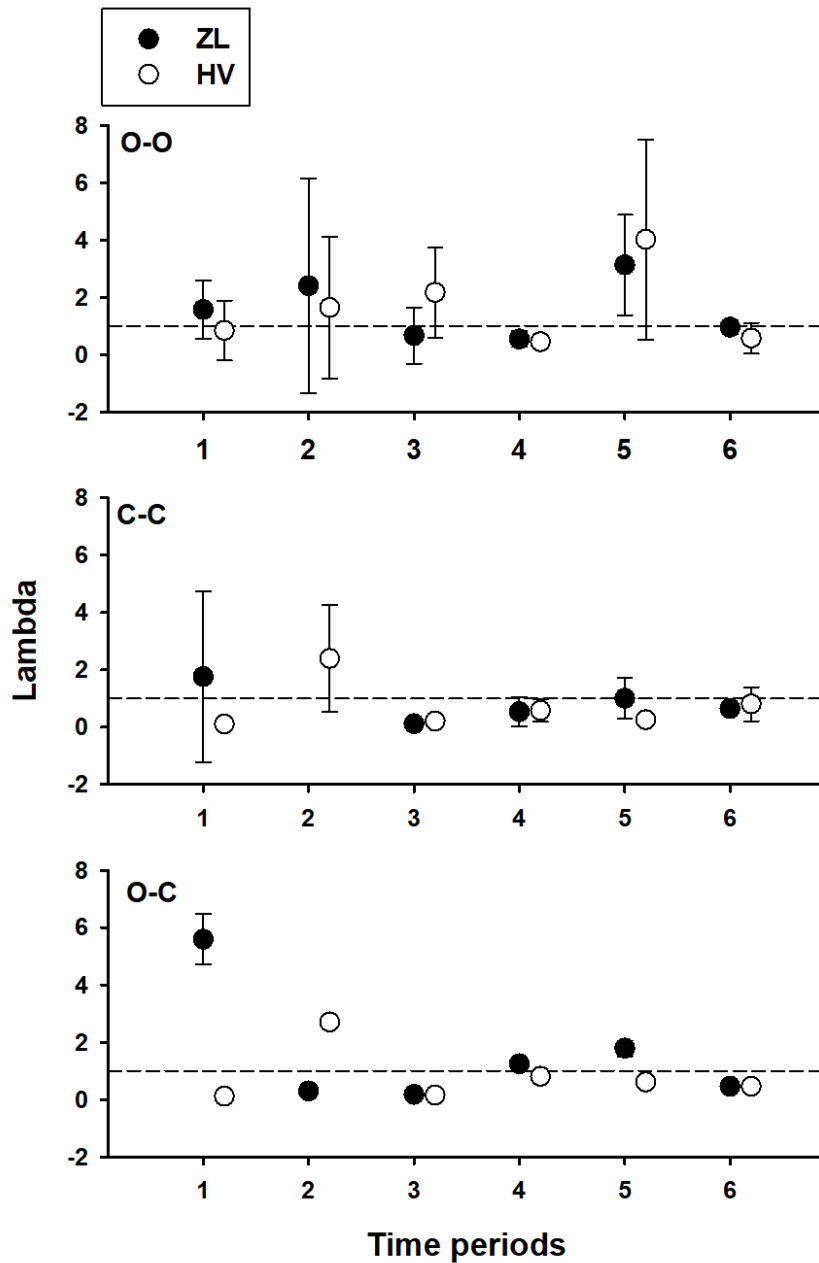


Figure A7. Changes in population growth rates (Lambda, λ with lower and upper confidence intervals) in each habitat category (O-O, Open-Open; C-C, Closed-Closed; O-C, Open-Closed), and for each snake species (HV, *Hierophis viridiflavus* and ZL, *Zamenis longissimus* respectively represented by white and black circles). To attenuate the effects of large inter-annual variations, λ were calculated using seven time periods: 1) from 1995-1997 to 1998-2001; 2) from 1998-2001 to 2002-2005, 3) from 2002-2005 to 2006-2009, 4) from 2006-2009 to 2010-2013, 5) from 2010-2013 to 2014-2017, 6) from 2014-2017 to 2018-2021. The dashed line indicates stable population ($\lambda = 1$).

Chapitre 2

Paramètres démographiques sous-jacents à l'abondance : liens
entre écologie et fonctionnement des populations



Henri ROUSSEAU (La charmeuse de serpents)

<https://commons.wikimedia.org/wiki>

Introduction du chapitre 2 : importance des suivis CMR pour comprendre les tendances démographiques

Les comptages d'individus, directement ou à l'aide d'indices de leur présence, sont à la base des suivis de populations (annexe 2a page 290 pour un exemple de suivi à long terme). Un objectif central des dénombrements est d'obtenir des valeurs les plus précises possibles afin d'estimer l'ampleur des variations d'abondance et de densité au cours du temps et en fonction des lieux et donc d'obtenir des tendances. La persévérance des chercheurs pour obtenir ce type d'informations, malgré les efforts que cela réclame, s'explique en partie par le fait qu'elles sont primordiales pour des raisons fondamentales et appliquées (Carrete et al., 2006; Stearns, 1977). En effet, la taille des populations influence les taux d'évolution et les variations des traits d'histoires de vie, souvent de façon complexe et parfois contre-intuitive. Par exemple lorsque la relation entre la taille effective de la population et le taux d'évolution de mutations neutres est négative, théoriquement parce que la sélection naturelle pourrait être moins efficace pour réduire le taux de mutation dans les petites populations (Lanfear et al., 2014). De façon connexe, la viabilité des populations qui dépend de leurs capacités d'adaptation et donc de la diversité génétique, des possibilités de dispersion et de colonisation, de niveaux critiques de recrutements, etc., dépend du nombre d'individus et des échanges qu'ils maintiennent entre eux (Boyce, 1992). C'est d'ailleurs en partie pour mieux intégrer des concepts de l'écologie que le domaine de la paléontologie a développé des approches pour estimer les tailles des populations d'organismes fossiles (Kowalewski & Novack-Gottshall, 2010). Toutefois, les données robustes d'abondance sont relativement récentes, elles sont très souvent

limitées à quelques années ou quelques décennies. Dans ce dernier cas, qualifiées d'études à long terme, elles jouent un rôle capital en biologie de la conservation.

Les estimations d'abondance des oiseaux en Europe et aux USA ont permis de confirmer l'impact systématique et fort des changements climatiques sur les populations (Stephens et al., 2016). Mais les études révèlent surtout des chutes d'abondance sévères et généralisées, par exemple chez les poissons, les oiseaux, les mammifères ou les insectes (Dulvy et al., 2021; J. B. C. Jackson et al., 2001; Kamp et al., 2021; D. L. Wagner, 2019; Woinarski et al., 2015). Les comptages ont aussi montré un déclin généralisé des serpents sur le plan mondial, aussi bien sur les continents que dans les océans (Goiran & Shine, 2012; Hibbitts et al., 2009; Llorente, 2009; Lukoschek et al., 2013; C. J. Reading et al., 2010; C. Reading & Jofré, 2020; Santos et al., 2022; R. O. Wagner et al., 2014; C. Winne et al., 2007; Zipkin et al., 2020). De rares espèces invasives font exception (*Boiga irregularis* à Guam, *Python bivittatus* en Floride) et posent de sérieux problèmes dans les écosystèmes colonisés (Dorcas et al., 2012; Rodda & Savidge, 2007). Les causes des baisses d'abondance restent parfois énigmatiques - comme le souligne le titre de plusieurs publications (Lukoschek et al., 2013; C. Winne et al., 2007). En fait, la plupart des études citées dans ce paragraphe sont basées sur des comptages ce qui limite fortement les possibilités pour explorer les mécanismes écologiques et démographiques sous-jacents. En effet, une baisse d'effectif peut être causée par des processus très différents les uns des autres. Si pour les serpents, comme pour les autres groupes zoologiques, la source la plus fréquente de déclin est la perte d'habitats - conséquence immédiate de l'expansion de l'agriculture et de l'urbanisation intensive qui réduisent drastiquement les

écosystèmes et les populations associées ; la surexploitation, la pollution, les espèces invasives, les maladies émergentes, les changements climatiques sont aussi des facteurs majeurs impliqués (Cox et al., 2022; Lorch et al., 2016; Pomara et al., 2014).

Il est souvent difficile de clarifier la contribution relative des différents facteurs qui affectent les populations lorsqu'ils se combinent via des interactions multiples. Il existe aussi de nombreux cas inexplicables de fortes baisses d'effectifs, voire d'extinctions de populations, dans des environnements qui ne semblent pas avoir changé entretemps (Lukoschek et al., 2013; C. J. Reading et al., 2010; C. Winne et al., 2007). De même, l'appauvrissement dramatique et généralisé de populations de salamandres et de crapauds, ou de communautés d'oiseaux, dans des zones pourtant protégées est très mal expliqué (Caruso & Lips, 2013; Cressey et al., 2015; H. Pollock et al., 2022). En somme, la fonte des effectifs, la perte de la biodiversité et la dégradation des écosystèmes peuvent être positionnées sur un gradient explicatif. D'un côté les causes sont bien identifiées et simples à comprendre, c'est le cas de la destruction d'immenses surfaces sous la pression de l'agriculture intensive et de l'urbanisation ou de la surexploitation débridées des ressources (e.g. excès de la chasse et de la pêche). A l'autre extrémité les causes sont mystérieuses ou mal cernées, typiquement dans les zones protégées ou qui n'ont pas connu de changement drastique.

Dans ce contexte d'érosion globale de la biodiversité il est urgent de mettre en place des programmes de restauration ou de reconquête des habitats les plus dégradés, et de le faire à grande échelle (Hobbs & Norton, 1996). Mais en attendant il est tout aussi essentiel de sauvegarder les populations qui survivent plus ou moins bien dans les

zones protégées (Le Saout et al., 2013). Or c'est précisément dans ce type de zones que les facteurs environnementaux se combinent de façon complexe. Pour mieux comprendre les mécanismes sous-jacents aux tendances des populations, une étape importante est d'évaluer quelles sont les composantes des dynamiques de population qui sont affectées (e.g. fécondité, recrutement, taux de survie) et comment les facteurs environnementaux les perturbent. Pour les espèces chez lesquelles les probabilités de capture sont faibles les suivis par capture-marquage-recapture (CMR) et les méthodes d'analyses associées offrent des outils extrêmement utiles. En outre, même lorsque des facteurs semblent avoir été identifiés, les données expérimentales collectées sur le terrain à grande échelle sont très précieuses pour clarifier les causalités (McMahon et al., 2020).

Les suivis de serpents par CMR dans la forêt de Chizé depuis plus de 25 ans se positionnent dans cette perspective de recherche. L'héritage historique d'exploitation forestière suivi du classement en RBI a généré un cadre semi-expérimental. Dans le chapitre précédent nous avons identifié un facteur qui semble déterminant, le processus de fermeture de la canopée. Ici nous avons analysé les données démographiques de populations de deux espèces de serpents réparties dans l'espace et le temps dans le but d'identifier et mieux comprendre les liens entre changements naturels de l'habitat (i.e. croissance des arbres) et abondance des populations tels que décrits dans le chapitre précédent.

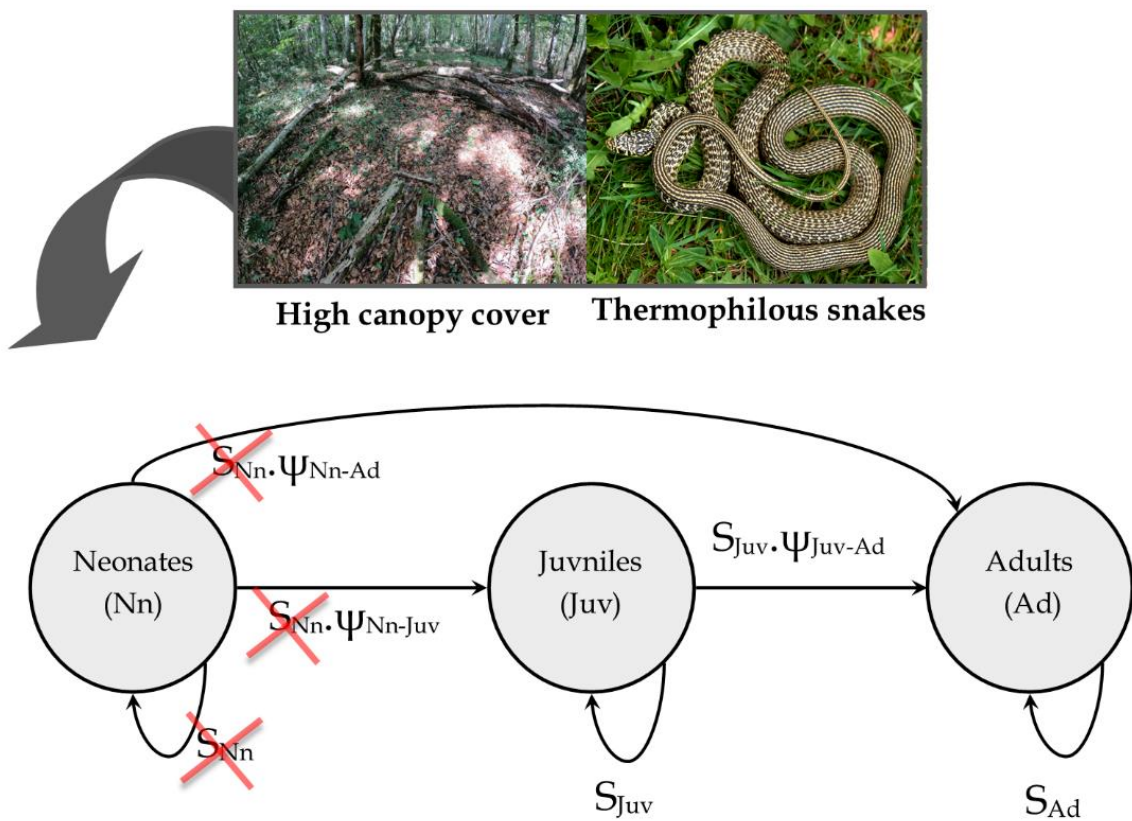
Les principaux résultats ont permis de rédiger un article présenté ci-dessous. En plus des annexes indissociables de l'article, d'autres annexes méthodologiques sont présentées pages 290-291 (annexes 2a-2c).

Demographic parameters underlying two snake population declines caused by increasing forest canopy cover

Billy G.¹, Barbraud C.¹, Bonnet X.¹

¹CEBC, UMR-7372, CNRS Université de La Rochelle, 79360, Villiers en Bois, France

Graphical abstract



Abstract

Habitat loss is the main threat to terrestrial biodiversity but many other causes are involved, such as climate change or pollution. In order to optimize conservation actions it is crucial to determine their respective contributions, beyond observing declines. A powerful approach to achieve this is to untangle causalities through comparative and/or experimental field monitoring. Temperate forests classified as integral reserves illustrate this problem. Left unexploited and unmanaged, tree growth leads to a closing of the canopy, causing the disappearance of open woodlands and associated thermophilic species. A long-term capture-mark-recapture study of two snake species (1995-2021), one thermophilic and the other less so, in a strictly protected forest revealed which demographic parameters were affected, thereby providing a link between habitat closure and population change. Past logging offered a semi-experimental setting with contrasting patches of canopy cover. In the most thermophilic species (whip snake, *Hierophis viridiflavus*), rapid increase of canopy cover lowered survival probability of very young individuals (e.g. neonates) likely through deprivation of essential prey (i.e. small lizards). Juveniles and adults that feed on different prey (rodents) were less affected. For the least thermophilic species (Aesculapian snake, *Zamenis longissimus*) where all age groups feed on rodents, a moderate closure of the environment had no major impact of survival, which was compatible with population maintenance. Excessive canopy cover (>70%) was unfavourable for both species and all age classes while open woodlands were favourable. Strong canopy cover is the main factor responsible for the decline in forest snakes, in particular by disrupting the availability of food for neonates. Therefore, the lack of management in strictly protected forests does not seem to correspond to their supposed role as biodiversity sanctuaries.

Key words: adult, Aesculapian snake, capture-mark-recapture, *Hierophis viridiflavus*, juvenile, neonate, protected forest, survival, whip snake, *Zamenis longissimus*

Introduction

Population dynamics and viability are influenced by environmental factors in complex ways (Munch et al., 2023; Royama, 1992; Turchin & Taylor, 1992). Monitoring abundances over time (i.e. counting individuals) is the first step in exploring population dynamics, in particular to uncover possible relationships between environmental variations and population trends (Holmes & Sherry, 2001; Royama, 1992). However, simply reporting abundance is generally not sufficient to identify the factors and understand the mechanisms involved in population fluctuations and changes, and even less to evaluate their respective roles. Multiple factors, sometimes hidden, should be considered to model accurately how and why populations fluctuate (Liberg et al., 2012; Nott & Desante, 2002; Skalski et al., 2005). To assess the demographic parameters underlying population trajectories, it is necessary to determine which age cohort, sex or process (survival, growth, fertility, etc.) is affected by environmental variables. This makes it then possible to forecast demographic trends and propose guidelines (Caswell, 2001; Jenouvrier et al., 2014). For example, demographic modelling has shown that trophy hunting was the main cause of the decline in lions (*Panthera leo*) in Zambia and that it should be banned for a decade until the population recovers (Rosenblatt et al., 2014). Similarly, the estimation of demographic parameters in a toad population exposed to an emerging disease has shown that survival and recruitment rates can have mutual compensatory effects, which can help habitat management actions by acting on one or the other (Muths et al., 2011). Mark-recapture studies are thus essential to disclose causalities between environmental factors and population decline.

Although long-term individual capture-mark-recapture (CMR) is a powerful method to monitor population abundances and to estimate underlying demographic parameters (Lettink & Armstrong, 2003), the experimental approach based on the use of field replicates is often the only way to isolate and compare underlying causes without ambiguity (Hurlbert, 1984). However, in practical terms, combining long-term field population monitoring with an experimental approach is challenging. Not least, because it is generally impossible to have experimental natural systems in which a factor of interest could vary between replicated populations. One option is to find situations offering a quasi-experimental design in which several populations are exposed to contrasting conditions. This involves sets of populations exposed to variations in a key environmental factor (or a few factors); preferably, the populations should be selected in close proximity to each other to limit the multiplicity of factors and their interactions.

In this study, we used such a quasi-experimental design in which a major habitat feature – forest canopy openness – varies in a contrasting way between forest plots that harbour different snake populations. More specifically, in the studied temperate forest situated in western France, past logging has created sets of open, semi-open and closed forest patches that have changed in different ways since the forest was classified as a strict biological reserve preventing forest exploitation and management. The different types of plots host reptile populations and more than twenty populations of two snake species have been monitored by CMR in all habitat types for over 25 years, both before and after the forest was classified as a strict biological reserve. Therefore, replicas distributed throughout the forest have been

unintentionally created. It is then possible to compare population changes and the underlying demographic parameters as a function of the initial state and of rate of canopy cover. This situation provides a unique opportunity to examine the impact of natural changes of forest habitats (change of canopy cover) on the functioning of reptile populations. Snakes are rapidly declining worldwide for various causes (Ballouard et al., 2021; Hagman et al., 2012; Pomara et al., 2014; C. J. Reading et al., 2010; Zipkin et al., 2020). Because 18% of the total forest surface is under protected areas (*Global Forest Resources Assessment 2020*, 2020) and because forests contain most of the terrestrial biodiversity (Brockerhoff et al., 2017; Gibson et al., 2011; Pillay et al., 2021; Xofis et al., 2023), examining the impact of increasing canopy cover in a strictly protected forest on the maintenance of snake populations is important from a fundamental and from a conservation point of view.

The primary hypotheses linking canopy cover to the status and dynamics of reptile populations are relatively trivial. They are based on the relationship between ambient conditions, body temperature and metabolism in ectotherms (Seebacher & Franklin, 2005). In temperate regions, ambient conditions facilitating exposure to the sun are a decisive factor, particularly during demanding phases such as digestion (Bogert, 1949; Burger et al., 2004). As expected, forests characterised by a closed canopy, which deprives most reptiles of thermoregulation options, are associated with low population densities compared with forests that also contain open habitats (Duchesne et al., 2023; Greenberg, 2001; Huang et al., 2014; Jofré et al., 2016). Moreover, it has been shown that experimental canopy removal leads to population increases (Bonnet et al., 2016; Pike et al., 2011a, 2011b; Webb et al., 2005). However, these findings based

on abundances do not allow identifying which demographic parameters were involved and crucial questions remain unanswered. For example, does increasing canopy cover have an impact on a particular sex, age class such as adult or immature survival rates, or recruitment rates? Canopy cover may affect a specific category of individuals, reproductive females for example (Robson & Blouin-demers, 2021; Shoemaker & Gibbs, 2010). In this case, the production of offspring will be affected provoking the disappearance of neonates; the creation of clearings with egg laying sites or gestation spots for thermoregulation may be sufficient to maintain populations (Hagman et al., 2012; Johnson et al., 2016; Shine & Bonnet, 2009). Alternatively, closed habitats may remove key trophic resources for reptiles, such as thermophilic preys (e.g. many insects; Buckley, 2020; Warren & Key, 1991) possibly affecting all age classes. It is also possible that the lack of thick bushes in high and mature forests exposes reptiles to predation (Duchesne et al., 2022; McGregor et al., 2015). In these latter cases, forest management should be carried out on a larger scale to create mosaics of semi-open and shrubby habitats. All these environmental factors can act in isolation or through complex interactions, and may well act in a particular way for the different species concerned (He et al., 2013; Sinclair et al., 2016).

Snakes are suitable organisms to answer the questions above. They are relatively sedentary and philopatric predators (Clark et al., 2008), therefore environmental changes on a local scale should have a direct and univocal impact on their demographic parameters. In snakes, there are major ecological divergences between the sexes and among age classes, making it possible to examine the influence of changes in microhabitat on different categories of individuals (Shine, 2003). On the

other hand, snakes are very secretive animals, especially in woodland areas, so network of artificial shelters need to be put in place to increase the likelihood of detection and to standardize field procedures (Bonnet et al., 2016).

The two snake species monitored in this study exhibit contrasting ecologies and physiologies (Lelièvre et al., 2011, 2012; Lelièvre, Le Hénanff, et al., 2010). The western whip snake (*Hierophis viridiflavus*) is a highly thermophilic racer; reaching and maintaining high body temperatures, notably via sun basking, is essential in this species. In contrast, the Aesculapian snake (*Zamenis longissimus*) is largely a thermoconformer species than can be active under a wide range of body temperatures; sun basking is less important. These differences between species should result in a differential impact of increasing canopy cover, with the more thermophilic species being more sensitive to this progressive change in forest habitat. Indeed, population abundance monitoring in the studied forest has shown that strong canopy closure has led to a marked decline in the whip snake and a less marked decline in the Aesculapian snake (Billy et al. submitted). The main objectives of this study are 1) to estimate sex-, age- and habitat-specific demographic parameters for each snake species to shed light on how the effect of habitat disturbance on population changes was mediated; 2) to fill the knowledge gap concerning the influence of natural habitat modifications on snake demographic processes.

Material and methods

Preliminary note

This study follows on from another that focused on the influence of the closure of forest plots on the abundance of the two snake species concerned (Billy et al. Submitted). The results, based on abundances estimated using CMR models accounting for capture probabilities, clearly showed that the numbers of *H. viridiflavus* declined very sharply with the closure of the environment, a process affecting the entire integral reserve. Numbers of the second species, *Z. longissimus*, hold steady but showed signs of decline in the most closed areas.

Study site

The Chizé forest (4,775 ha; 47 to 101m ASL; 46.145°N -0.427°E; Fig. S1) is located in the west of France, 60 km from the Atlantic Ocean. This forest consists mainly of deciduous species (e.g. oak, beech). The forest is exploited for timber production through a system of rotational harvesting of geometric plots (5 to 20 ha parcels) based on tree growth. In recent decades, some plots have not been harvested, others have been completely cleared and still others have been partially harvested. Two powerful storms hit the forest in December 1999 (Rivière et al., 2010); 200,000 trees were felled by the very strong winds (the equivalent of twenty years' timber harvest), and 800 hectares were opened up. As a result, the habitats of the Chizé forest reached their maximum opening in early 2000. Since then, wood harvesting has ceased, allowing continued tree growth (Vild et al., 2013). The year 2000 thus constitutes a milestone in the forest's history, both in terms of management and canopy closure.

In September 2006, the protection status of most of the reserve (2,579 ha; ~99%) was raised to the maximal level: strict nature reserve (SNR), locally named Integral Biological Reserve (RBI, a status is equivalent to the 1a IUCN category). This classification definitively set in motion the process of closing the canopy that had begun six years earlier. The Chizé Forest is the largest continental SNR in metropolitan France and one of the largest in Europe. The official decree (#DEVN0650590A) stipulates that forest management be prohibited; expect to maintain several roads and to control ungulate populations. The key objective is “...to allow the natural evolution of ecosystems to express themselves freely, in order to increase and preserve biological diversity and improve scientific knowledge”. Two enclaves, consisting of two meadows of 15.1 ha and 6.4 ha were not classified as SNR, were maintained open via regular shredding of wild vegetation and grass mowing. As a result, patchy timber harvesting before 2000, followed by a definitive end to logging, generated contrasting canopy closure dynamics between forest plots. The legacy of contrasted timber harvesting by plots before 2000 along with the two small open enclaves, offered a quasi-experimental design to survey the influence of canopy closing on animal populations.

Habitat categories and canopy closure

On the basis of satellite images and ground analyses, three types of habitats (closed, open and semi-open) were considered to assess changes in vegetation cover trajectories between 2000 and 2020 (details in Billy et al. submitted). In closed plots (C), canopy covered 71 to 100% of the surface forming a dense overstorey. In open plots (O), herbaceous layer with small bushes dominated, canopy covered 0 to 30% of

the surface. In semi-open plots (i.e. Intermediate I), the canopy represented 31 to 70% of the surface area; spaced trees (or small groups of trees) were mixed with herbaceous and bushy patches. In closed plots, the ground vegetation is sparse and the possibilities for sun basking are limited for snakes. Open and semi-open plots offer abundant refuges (thick vegetation on the ground) and opportunities for snakes to bask in the sun, as demonstrated by radio-tracking (Lelièvre et al., 2013). As this study focuses on contrasting trajectories of habitat change over two decades, we have considered three main categories of plot:

- a) Open - Open (O-O): canopy never covered more than 30% of the surface during the 20 years of survey. Canopy cover changes were limited. Only the two enclaves belonged to this category.
- b) Closed - Closed (C-C): canopy always covered more than 70% of the surface during the 20 years, gradually reaching 100% (as expected following wood harvesting cessation). Canopy cover changes were relatively limited however.
- c) Open - Closed (O-C): canopy cover strongly increased over the course of the study and was associated with marked changes. In most cases, open or semi-open plots (O or I) became closed plots (>70% closeness); in a limited number of plots, canopy cover shifted from open to semi-open status (Table 1).

Compared to the two first plot categories (O-O) and (C-C), plots from the third category (O-C) underwent the greatest changes in terms of canopy closure and therefore ground vegetation decrease, particularly in the plots that were initially the most open (canopy cover shifting from <30% to >70%).

Table 1. Changes in canopy closure and surface area of the three categories of plots in the Chizé forest nature reserve. A small forest surface (two plots) was maintained open where canopy cover remained below 30% from 2000 to 2020. A small area of forest (two plots) was kept open where canopy cover remained below 30% between 2000 and 2020. Most of the forest remained closed between 2000 and 2020 (canopy closure increased from >70% to 100% in many plots). Open and semi-open habitats that were initially considered open or intermediate (canopy cover: 0 to 30%; 31 to 70% respectively) have undergone significant closure; a limited area has moved from open to intermediate. For the sake of brevity, three sub-categories that have undergone radical changes have been grouped together in the O-C category.

Plot Category	Surface ha	Habitat in 2000	Habitat in 2020
O-O	28.0	Open	Open
C-C	1884.2	Closed	Closed
O-C	335.6	Open	Closed
O-C	315.8	Intermediate	Closed
O-C	97.6	Open	Intermediate

Snake species

The western whip snake (*Hierophis viridiflavus*) and the Aesculapian snake (*Zamenis longissimus*) are medium-sized snake species (adult snout vent length ~0.9 m; Bonnet et al. 1999). In the studied forest, these colubrids are syntopic, both depend on open shrubby microhabitats where they find their main prey (voles, field mice and shrews); *H. viridiflavus* also regularly feeds on reptiles (~20%) and *Z. longissimus* on nesting birds (~10%) (Lelièvre et al., 2012). It is important to note that taking into account the most thermophilic prey (i.e. wall lizards and green lizards) *versus* less thermophilic ones (endothermic mammals and birds), there is a marked change in the ontogenic

diet of *H. viridiflavus*. In this species, small lizards (Fig. S1 (Appendix)) account for more than 80% of the prey consumed by neonates, this proportion falling to 20% in adults and is intermediate in juveniles (32%). In contrast, *Z. longissimus* neonates feed mainly on small mammals (67%), as do juveniles and adults (>90%), (Lelièvre et al., 2012).

These two species display contrasting ecophysiology, reflected in differences in the way snakes use microhabitats in the studied forest (e.g. an individual can either remain in the shade in a bush or bask on top of it), contrasting thermoregulatory behaviour and locomotor performances. *H. viridiflavus* is a terrestrial thermophilic racer that selects high body temperature; *Z. longissimus* is a partly arboreal, relatively slow moving, highly secretive and largely thermo-conformer snake (Lelièvre et al., 2011, 2013). *H. viridiflavus* is more dependent on open microhabitats compared with *Z. longissimus* that is more adapted to arboreal strata.

Snake population monitoring

A network of geo-located corrugated concrete slabs (120 x 80 cm) was deployed in the forest since 1995 to facilitate snake capture (Bonnet et al., 1999). The network of slabs was discontinuous, composed of 11 sub-networks (= 11 searching sites), each one associated to one of the three plot categories defined above. The mean distance among sub-networks (taking the average middle of each site) was $2873\text{m} \pm 1227\text{m}$ and among the three plot categories was $2767 \pm 790\text{m}$ (range 1937 to 4001). The shortest distance between two slabs at two different sites is 25 m, the longest is 5840 m. The total number

of slabs and surveys increased over time, reaching a total of 798 slabs and 117 surveys in 2021 (details in Billy et al. submitted).

During a given routine survey of a sub-network, the slabs were successively lifted. Most of the time, the 12 sub-networks could not be checked during a single day; in general, it took a week to sample the entire network. Fieldwork was performed during the active season of the two snake species, usually from April to October. Individuals were sexed (inspection of tail shape and eversion of hemipenis when needed), measured (snout to vent length, SVL, using a flexible measuring tape), photographed, permanently marked (scale rows were superficially burned following a code, triggering a stable colour change) and released at the exact place of capture (Bonnet et al., 2016). A total of 3,447 snakes were captured and marked (1,357 *H. viridiflavus* and 2,090 *Z. longissimus*) from which we obtained a total of 2,856 recaptures (1,258 *H. viridiflavus* and 1,598 *Z. longissimus*). The number of *H. viridiflavus* individuals retained for the multistate matrix is 997 (292 snakes recaptured; 495 event of recapture). The number of *Z. longissimus* individuals retained for the multistate matrix is 1553 (397 snakes recaptured; 683 event of recapture).

Snakes were almost impossible to detect without the slab network.

To test the influence of habitat closure on demographic parameters, it was essential to examine whether the snakes moved from one sub-network to another, possibly moving from one habitat category to another, which would confound the analyses in the event of frequent switching. We thus inspected the entire CMR dataset to record the number of individuals shifting across sub-networks or across the habitat categories define above (O-O, C-C, O-C). The number of switching individuals was negligible (4% across sub-networks, 4% across categories in *H. viridiflavus* and 2%

across sub-networks, 0% across categories in *Z. longissimus*; Billy et al. submitted). Consequently, for the purposes of this study, each individual was assigned to a single habitat category where it was initially captured.

Modelling demographic parameters

Each species dataset was considered and analysed separately. We used mark-recapture data collected between 1995 and 2021 for *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* to estimate demographic parameters, covering several years before the forest was largely opened in early 2000. The frequency of snake captures under slabs was bimodal: it was maximal in spring, dropped in summer during dry periods, and then increased again in autumn (in a lesser extent than spring). Therefore, for each year, two capture sessions were selected: April to June (i.e. spring) and September to October (i.e. autumn). We did not consider the CMR data in July and August for the analysis. This allowed satisfying the closure assumption during sampling periods for the use of CMR models. Moreover, it allowed the estimation of seasonal survival probability with a spring-summer and an autumn-winter survival. An unequal time interval vector was created to account for the differential interval of time between the two sessions: 5 months (April-August; spring-summer interval) and 7 months (September-March; autumn-winter interval). Survival estimates corresponded to 5 months survival probability from which annual survival could be derived.

The exact age of each snake captured was unknown, except for those captured for the first time shortly after birth and before hibernation (between late August and late November or shortly after hibernation emergence in April). However, these

individuals represented only a minor fraction of all snakes monitored. Therefore, we considered three age classes ; neonate, juvenile and adult (Fig. S2 (Appendix)) which were defined based on body size classes described in the table S1 (Appendix). To determine size-based age classes, we inspected the morphological traits and evidence for sexual maturity. We inspected each snake for the presence of sperm, follicles or eggs. Gravid females captured just before laying (mid-July) were kept in captivity until laying, and then released. Eggs were incubated at the lab until hatching. All neonates were released shortly after hatching at the site where their mother was captured. These births under temporary controlled conditions enabled us to specify the age class of neonates. We used the following criteria used to establish the three age classes (Table S1 (Appendix)):

Neonates (Nn): we used data from individuals born in captivity to determine the mean SVL and body mass corresponding to neonates. Each snake captured under slabs that met these criteria was then labelled as neonate. Importantly, a known neonate will have to exit its neonate state after its first spring (i.e. after June). In neonates the sexes were pooled because sexual dimorphism at birth was small and no niche divergence between the sexes was detected in the species studied (unpublished data). Neonates from both species are visible in Fig. S2 and Fig. S3 (Appendix).

Adults (Ad): the smallest female (SVL) palpated with growing follicles or eggs and the smallest male (SVL) that produced spermatozooids (determined using cloacal smears; Bonnet & Naulleau, 1996) provided the lower limit for sex-specific maturity.

Juveniles (Ju): snakes with an intermediate body size between neonates and adults were considered as juveniles.

We used multistate mark-recapture (MSMR) models to examine how sex, habitat (O-O, O-C, C-C) and age classes influenced demographic parameters. We considered the three age classes as states, and sex and habitat as groups. While growing, individuals could move unidirectionally between states between successive capture sessions. Four parameters were estimated.

- 1) The capture probability (C) defined as the probability that an individual alive at session t was captured. (The first capture was fixed to one; Choquet, Rouan, et al., 2009).
- 2) The initial state (IS) defined as the initial probability of individuals to be assigned to one state (age class).
- 3) The age class transition probability (T) defined as the probability that an individual in age class r at session t moves to age class s at session $t+1$, conditional on survival from t to $t+1$.
- 4) The survival probability (S) defined as the probability that an individual survives from session t to $t+1$.

To allow parameter estimation and identifiability several constraints were used. First, initial state, survival and transition probabilities were set as constant through time (i.e. they did not vary between sessions). However, they were allowed to vary between sexes, age classes and habitats. Second, capture probabilities were constrained to not vary between sessions, but were allowed to vary between seasons, sexes, habitats and age classes. Therefore, three age classes (Nn, neonate; Ju, juvenile and Ad, adult) and six groups were implemented in each species: 2 sex \times 3 habitat categories (FOO, FCC FOC stand for females respectively in O-O, C-C and O-C plot

category; similarly for males with MOO, MCC and MOC). All MSMR models were completed in program E-SURGE (Choquet, Rouan, et al., 2009). We defined in E-SURGE the vectors and matrices of initial states, survivals, transitions, and captures to derive the associated probability estimates. The matrices were designed identically for both species.

Model selection

Starting with the modelling of capture probabilities, we included all groups (sex, habitat) and age (states), while looking for the more complex time structure that allowed the estimation of all mathematical parameters (*i.e.* full rank model). We ended up with a *full rank starting model*. From this *full rank starting model*, we used a step-by-step model selection approach to obtain the best-supported model. Then, we modelled initial state probabilities while retaining the selected structure for capture probabilities, and so on until modelling survival probabilities, which provided the best model structure. The step-by-step approach is detailed below:

For capture probabilities, we first tested the "season" effect by grouping all spring sessions into a single "spring season" and all autumn sessions into a single "autumn season". We called "season effect" the possible separate effect of spring and autumn on capture probability estimates. During cold autumns, snake activity was shortened and less snakes were captured. Moreover, less fieldworkers were available to conduct CMR surveys in autumns. Thus, we suspected snake capture probability to be lower in autumn sessions compared to spring sessions. We also tested a "period" effect by compiling all spring sessions between 1995 and 2013 and between 2014 and 2021. The

distinction between these two periods was motivated by the fact that population monitoring became more standardised since 2013. Then we tested the effect of age class, sex and habitat on capture probability. When we tested for an age class effect, we tested if recapture probabilities differed among ages, but we also tested if adult capture probabilities differed from those of neonates and juveniles pooled, or if neonate capture probabilities differed from those of juveniles and adults pooled.

Keeping the best structure for capture probabilities, we then explored habitat and sex effects on initial state probabilities. We then modelled the effects of age class, sex and habitat on transition probabilities among age classes. Finally, we tested for age class, sex and habitat effects on survival probabilities.

For model selection and hypothesis testing, we used an information theoretic approach that allows ecologically relevant assumptions to be taken into account (AICc) (Anderson & Burnham, 2002). A model was preferred when its AICc was lower than that of the competing model by at least two units. When the AICc difference between two models was less than 2, the difference in deviance (Δdev) and the difference in number of parameters K multiplied by two ($\Delta 2K$) were considered. If $\Delta 2K < \Delta dev$, the model with the lower deviance was selected. When $\Delta 2K \approx \Delta dev$ the most parsimonious model (i.e. which used fewer parameters) was selected.

Beforehand, we carried out an in-depth selection of more than 150 models tested by species (not presented here). For clarity of interpretation, and to favour the contribution of biological and ecological parameters, we made a more standardised (simpler) selection of models. To test the effect of a factor (i.e. sex, habitat, age class), we compared the models with or without the factor, all other things being equal. If the

absence of the factor improved the model (i.e. lowered AICc), the factor was irrelevant and was not considered further. Conversely, if the absence of the factor resulted in an increase (deterioration) in the AICc it was retained. To detect the local minimum of the likelihood function, we ran each model with 10 random initial parameter values and carried out 3 cycles of 200 iterations each to avoid convergence difficulties.

Goodness-of-fit test (GOF)

To test whether the models fitted the data, the goodness of fit tests (GOF) for multistate models (Pradel et al., 2003) were performed using the software U-Care (Choquet, Lebreton, et al., 2009). We ran the test on the JollyMoVe umbrella model for multistate (JMV; Brownie et al., 1993).

Results

Goodness-of-fit tests

Outcomes of the GOF tests were not significant in both species ($X^2 = 76.515$, $df = 211$, $P = 1$ for *H. viridiflavus* and $X^2 = 131.619$, $df = 282$, $P = 1$ for *Z. longissimus*), therefore suggesting no lack of fit of the models to the data.

Model selection

The successive steps used to select models are summarised in Table 2 for western whip snakes and in Table 4 for Aesculapian snakes. The parameters derived from the best models are summarised in Table 3 for western whip snakes and in Table 5 for Aesculapian snakes.

Table 2. Detailed process of model selection to test the effects of sex, habitat and age classes on demographic parameters for *H. viridiflavus* in the Chizé forest between 1995 and 2021. Model selection was conducted in the following order: capture probability (C), initial state (IS), age class transition (T), and survival (S). Each model tested is labelled with a capital letter and a number. Starting model (C1) corresponds to the full rank model for capture probability. Subsequently, at each step, one or several effects are removed or put back. For example, removing season and period effects on capture probability led to a model with a higher AICc (model C2), but removing only the period effect lowered the AICc (model C3). Therefore, age effect was tested relative to the improved model C3, and so forth. The best model obtained for capture probability is indicated in bold; it indicates an effect of season and age class with adults separated from neonates and juveniles. It was retained for the next step (IS). The same process was done for T and S. When modelling capture probability, IS and T and S included all groups and age classes. This is why the first model of each next step is identical to the best model retained at the corresponding previous step (i.e. C7 = C7_IS1; C7_IS3=C7_IS3_T1, C7_IS3_T2 C7_IS3_T2_S1). Ad, adult; Dev, deviance of the model; Ju, juvenile; Nn, Neonate; Par, number of parameters. 0, absence of factor; 1, presence of factor.

Step of selection	Model	Season	Period	Nn	Ju	Ad	Habitat	Sex	Par	Dev	AICc
C	C1	1	1	1	1	1	1	1	102	5037.63	5256.75
	C2	0	0	1	1	1	1	1	66	5488.34	5626.54
	C3	1	0	1	1	1	1	1	84	5051.89	5230.03
	C4	1	0	0	0	0	1	1	60	5083.15	5208.26
	C5	1	0	0	0	1	1	1	72	5053.00	5204.41
	C6	1	0	1	0	0	1	1	72	5081.74	5233.15
	C7	1	0	0	0	1	0	0	52	5067.41	5175.25
	C8	1	0	0	0	1	1	0	60	5056.97	5182.09
	C9	1	0	0	0	1	0	1	56	5058.76	5175.21
IS	C7_IS1						1	1	52	5067.41	5175.25
	C7_IS2						0	0	42	5174.62	5261.11
	C7_IS3						1	0	46	5077.10	5172.10
	C7_IS4						0	1	44	5170.06	5260.80
T	C7_IS3_T1						1	1	46	5077.10	5172.10
	C7_IS3_T2						0	0	31	5083.30	5146.66
	C7_IS3_T3						1	0	37	5081.05	5156.99
	C7_IS3_T4						0	1	34	5081.69	5151.32
S	C7_IS3_T2_S1			1	1	1	1	1	31	5083.30	5146.66
	C7_IS3_T2_S2			0	0	0	1	1	19	5109.60	5148.11
	C7_IS3_T2_S3			0	0	1	1	1	25	5101.25	5152.14
	C7_IS3_T2_S4			1	0	0	1	1	25	5095.17	5146.06
	C7_IS3_T2_S5			1	0	0	0	0	15	5117.11	5147.44
	C7_IS3_T2_S6			1	0	0	1	0	19	5101.49	5140.01
	C7_IS3_T2_S7			1	0	0	0	1	17	5113.64	5148.05

Table 3. Estimation of *H. viridiflavus* parameters, CIs, and SE, derived from the best multistate mark-recapture (MSMR) models C7_IS3_T2_S6 performed in the program E-SURGE. Empty cells in the table indicate no effect. Spring and autumn stand for spring-summer and autumn-winter season respectively. Habitat stands for the three habitat categories. Ad, adult; C, capture probability; IS, initial state; Ju, juvenile; LCI, lower confidence interval; Nn, Neonate; UCI, upper confidence interval; S, survival; SE, standard error; T, transition.

Step of selection	Estimate	LCI	UCI	SE	Season	Age	Habitat
C	0.004	0.001	0.026	0.004	autumn	Nn&Ju	
	0.050	0.039	0.065	0.007	autumn	Ad	
	0.091	0.055	0.147	0.023	spring	Nn&Ju	
	0.399	0.355	0.445	0.023	spring	Ad	
IS	0.432	0.333	0.537	0.053		Nn	C-C
	0.284	0.200	0.387	0.048		Ju	C-C
	0.284	0.200	0.387	0.048		Ad	C-C
	0.143	0.115	0.176	0.016		Nn	O-C
	0.196	0.164	0.233	0.018		Ju	O-C
	0.661	0.618	0.701	0.021		Ad	O-C
	0.200	0.164	0.242	0.020		Nn	O-O
	0.395	0.349	0.444	0.024		Ju	O-O
T	0.355	0.149	0.633	0.133		Nn to Ju	
	0.000	0.000	0.000	0.000		Nn to Ad	
	0.278	0.211	0.356	0.037		Ju to Ad	
S	0.000	0.000	0.000	0.000		Nn	C-C
	0.727	0.631	0.805	0.045		Ju&Ad	C-C
	0.589	0.293	0.832	0.153		Nn	O-C
	0.804	0.782	0.825	0.011		Ju&Ad	O-C
	0.598	0.347	0.807	0.126		Nn	O-O
	0.836	0.814	0.856	0.011		Ju&Ad	O-O

Table 4. Detailed process of model selection to test the effects of sex, habitat and age classes on demographic parameters for *Z. longissimus* in the Chizé forest between 1995 and 2021. Model selection was conducted in the following order: capture probability (C), initial state (IS), age class transition (T), and survival (S). Each model tested is labelled with a capital letter and a number. Starting model (C1) corresponds to the full rank model for capture probability. Subsequently, at each step, one or several effects are removed or put back. For example, eliminating the effects of season and period on capture probability led to a model with a higher AICc (model C2), but eliminating the effect of period alone, while not significantly reducing the AICc ($\Delta AICc < 2$), made the model more parsimonious (model C3). Therefore, age effect was tested relative to the more parsimonious model C3, and so forth. The best model obtained for capture probability is indicated in bold; it indicates an effect of season, of age class with adults separated from neonates and juveniles and an effect of sex. It was retained for the next step (IS). The same process was done for T and S. When modelling capture probability, IS and T and S included all groups and age classes. This is why the first model of each next step is identical to the best model retained at the corresponding previous step (i.e. C7 = C7_IS1; C7_IS3=C7_IS3_T1, C7_IS3_T2 C7_IS3_T2_S1). Ad, adult; Dev, deviance of the model; Ju, juvenile; Nn, Neonate; Par, number of parameters. 0, absence of factor; 1, presence of factor.

Step of selection	Model	Season	Period	Nn	Ju	Ad	Habitat	Sex	Par	Dev	AICc
C	C1	1	1	1	1	1	1	1	102	7432.65	7646.50
	C2	0	0	1	1	1	1	1	66	8101.42	8237.49
	C3	1	0	1	1	1	1	1	84	7470.71	7645.35
	C4	1	0	0	0	0	1	1	60	7516.63	7639.99
	C5	1	0	0	0	1	1	1	72	7470.71	7619.57
	C6	1	0	1	0	0	1	1	72	7516.63	7665.49
	C7	1	0	0	0	1	0	0	52	7498.22	7604.75
	C8	1	0	0	0	1	1	0	60	7484.80	7608.17
	C9	1	0	0	0	1	0	1	56	7487.19	7602.12
IS	C9_IS1						1	1	56	7487.19	7602.12
	C9_IS2						0	0	46	7658.85	7752.83
	C9_IS3						1	0	50	7625.79	7728.13
	C9_IS4						0	1	48	7535.42	7633.58
T	C9_IS1_T1						1	1	56	7487.19	7602.12
	C9_IS1_T2						0	0	41	7500.59	7584.16
	C9_IS1_T3						1	0	47	7492.04	7588.11
	C9_IS1_T4						0	1	44	7498.30	7588.11
S	C9_IS1_T2_S1			1	1	1	1	1	41	7500.59	7584.16
	C9_IS1_T2_S2			0	0	0	1	1	29	7564.15	7622.93
	C9_IS1_T2_S3			0	0	1	1	1	35	7558.37	7629.52
	C9_IS1_T2_S4			1	0	0	1	1	35	7509.35	7580.50
	C9_IS1_T2_S5			1	0	0	0	0	25	7522.19	7572.78
	C9_IS1_T2_S6			1	0	0	1	0	29	7513.81	7572.59
	C9_IS1_T2_S7			1	0	0	0	1	27	7520.92	7575.60

Table 5. Estimation of *Z. longissimus* parameters, CIs, and SE, derived from the best multistate mark-recapture (MSMR) models C9_IS1_T2_S6 performed in the program E-SURGE. Empty cells in the table indicate no effect. Spring and autumn stands for spring-summer and autumn-winter season respectively. Habitat stands for the three habitat categories. Ad, adult; C, capture probability; IS, initial state; Ju, juvenile; LCI, lower confidence interval; Nn, Neonate; UCI, upper confidence interval; S, survival; SE, standard error; T, transition.

Step of selection	Estimate	LCI	UCI	SE	Season	Age	Habitat	Sex
C	0.104	0.069	0.154	0.021	spring	Nn&Ju		F
	0.273	0.229	0.322	0.024	spring	Ad		F
	0.032	0.017	0.059	0.010	autumn	Nn&Ju		F
	0.023	0.014	0.037	0.006	autumn	Ad		F
	0.195	0.130	0.283	0.039	spring	Nn&Ju		M
	0.350	0.312	0.390	0.020	spring	Ad		M
	0.012	0.003	0.047	0.008	autumn	Nn&Ju		M
	0.038	0.028	0.051	0.006	autumn	Ad		M
IS	0.343	0.268	0.427	0.041		Nn	C-C	F
	0.336	0.261	0.420	0.041		Ju	C-C	F
	0.321	0.247	0.404	0.040		Ad	C-C	F
	0.292	0.244	0.344	0.025		Nn	O-C	F
	0.310	0.262	0.363	0.026		Ju	O-C	F
	0.398	0.346	0.453	0.027		Ad	O-C	F
	0.194	0.153	0.243	0.023		Nn	O-O	F
	0.367	0.314	0.424	0.028		Ju	O-O	F
	0.439	0.383	0.496	0.029		Ad	O-O	F
	0.189	0.135	0.257	0.031		Nn	C-C	M
	0.283	0.218	0.358	0.036		Ju	C-C	M
	0.528	0.451	0.605	0.040		Ad	C-C	M
	0.140	0.109	0.178	0.018		Nn	O-C	M
	0.105	0.078	0.139	0.015		Ju	O-C	M
	0.755	0.710	0.795	0.022		Ad	O-C	M
	0.145	0.107	0.194	0.022		Nn	O-O	M
0.200	0.155	0.254	0.025		Ju	O-O	M	
0.655	0.595	0.711	0.030		Ad	O-O	M	
T	1.000	1.000	1.000	0.000		Nn to Ju		
	0.000	0.000	0.000	0.000		Nn to Ad		
	0.196	0.154	0.246	0.023		Ju to Ad		
S	0.214	0.075	0.476	0.104		Nn	C-C	
	0.833	0.798	0.863	0.016		Ju&Ad	C-C	
	0.305	0.177	0.473	0.077		Nn	O-C	
	0.862	0.845	0.878	0.008		Ju&Ad	O-C	
	0.156	0.058	0.360	0.075		Nn	O-O	
	0.836	0.815	0.855	0.010		Ju&Ad	O-O	

In the western whip snake, model selection suggested that recapture probabilities varied between seasons (higher in spring *versus* autumn) and age classes (adults were more likely to be captured, especially in spring during the mating period). Initial state proportions varied between plot categories : in O-C plots snakes first captured were more often adults, in C-C plots they were more likely to be neonates, and in O-O plots the initial population structure was more balanced, although juveniles and adults were more represented compared to neonates. Age class transition probabilities were not influenced by any of the factors tested, i.e. the probability for a neonate to become a juvenile (or an adult, this later probability was particularly low), or for a juvenile to become an adult, was not dependent on sex or habitat. Survival modelling indicated that survival varied between age classes and habitats. Juveniles and adults had similar survival, which was higher than neonate survival. Neonate survival was extremely low (close to zero) in C-C plots and similarly higher in O-C and O-O plots (≈ 0.59) (Fig. 1). Mean survival of juveniles and adults was highest in O-O plots and lowest in C-C plots, being intermediate in O-C plots (Fig. 1).

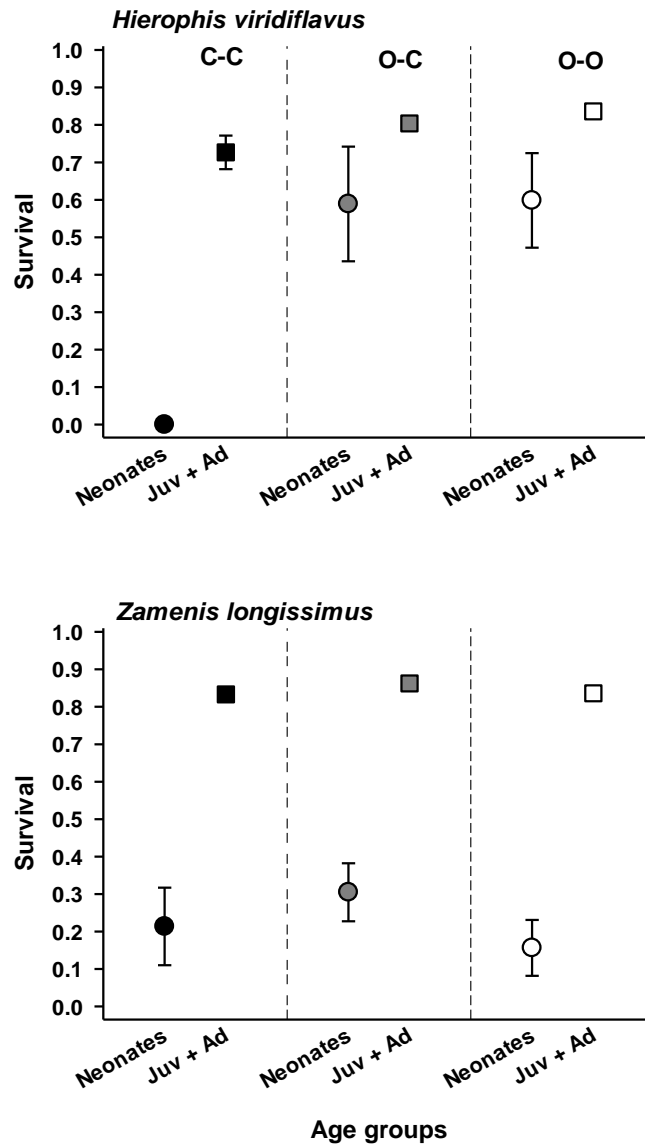


Figure 1. Survival estimates (\pm SE) in *Hierophis viridiflavus* (top panel) and *Zamenis longissimus* (bottom panel) according to the category of forest plot. O-O stands for Open-Open, C-C for Closed-Closed and O-C for Open-Closed.

In the Aesculapian snake, model selection suggested that recapture probabilities were influenced by season (higher in spring *versus* autumn), age class (adults were more likely to be captured) and sex (males were more likely to be recapture than females). Initial state proportions varied between habitats and sexes: in all plot

categories, adult males were more likely to be represented at first capture. As observed in *H. viridiflavus*, age class transition probabilities were not influenced by the factors tested. Regarding survival, two models were favoured. Both indicated an effect of age class, neonate survival being much lower compared to juveniles and adults. However, there was uncertainty on the effect of plot category on neonate survival, one model suggesting no effect while the other suggesting higher survival in O-C plots than in other plots.

Discussion

Intensive CMR surveys of two snake species over 27 years provided essential information for estimating and identifying the parameters underlying the population trends of different populations scattered throughout a temperate forest undergoing closure (Burger et al., 2018). Historically, the forest has been exploited for timber under a system of parcels (plots). At the end of 1999, very severe storms, followed by classification of the forest as an integral biological reserve in 2006, brought management and logging activities to a sudden and definitive halt. The fortuitous combination of these drastic changes with the CMR monitoring of snakes created a quasi-experimental situation. Demographic parameters could be robustly estimated several years before and more than 20 years after the pivotal change in forest management. This total duration was long enough to allow the canopy closure processes to take place, likely to trigger clear demographic responses. Since exchanges of individuals between plot categories (i.e. categories of habitat changes) were negligible, the analyses were straightforward. We were thus able to compare the

populations living in plots that remained open with others that remained closed and others that closed rapidly.

Results suggest that in the most thermophilic species (*H. viridiflavus*), strong canopy closure was highly detrimental to the survival of neonates. When the canopy covered more than 70% of the surface area of the plots (C-C plot category), no neonate seemed able to survive or settle. The survival of juveniles and adults was also degraded in O-C plots compared to O-O plots, but less drastically. In the more thermoconform species (*Z. longissimus*), the influence of forest closure did not appear to affect survival in any age class. To some extent, intermediate stage of canopy closure (O-C) even appeared to be more favourable (at least for the mean of survivals; overlapping CIs suggest caution in interpretation), particularly for neonates (Table 5). Although we overlooked fecundity parameters, these results are consistent with the fact that estimates of *H. viridiflavus* abundance decreased sharply over time, particularly in plots where the canopy had developed the most, while *Z. longissimus* abundance was much less affected (Billy et al. submitted).

An important methodological point is that we have distinguished the class of neonates as ecologically naïve individuals from that of juveniles that have settled into their environment and have generally grown for a few years before reaching maturity. If we had put these two classes together in a single category (often named “juveniles” or “immatures” in the literature) as in the majority of studies (reviewed in King et al., 2018), we would not have been able to identify the differential effects of habitat changes on age-specific survival. Indeed, a model combining juveniles and neonates age classes was unable to detect the strong negative impact of the C-C habitat on

survival for *H. viridiflavus* ($\Delta \text{AICc}=5.48$, model with all age retained versus model with Nn&Ju combined, while keeping all groups; Table 2).(Model with Nn&Ju combined, with only habitat effect, increased the AIC by 6.21 compare to the best model; model tested on an exploratory basis, and not presented). More importantly, because we studied snake populations throughout the active season, we were able to separate the true ecological neonates (i.e. naïve individuals active for less than four months) from the small snakes of the year, a group that includes snakes that survived beyond the first few months and therefore fed regularly if they were recaptured after early spring. Using an annual time step, as is the case in most studies (i.e. considering that neonates are yearlings by definition), is not precise enough to detect the major mechanism that we have highlighted.

One of the main findings of the study was the zero survival of *H. viridiflavus* neonates in C-C plots. The survival of neonates did not show a gradual decline as a function of plot categories, since it was similar for the O-O and O-C plots, close to 0.59. The zero survival of *H. viridiflavus* neonates in most closed habitat, and only there, could well be due to the virtual absence of their main prey, namely young wall lizards (*Podarcis muralis*) and green lizards (*Lacerta bilineata*), (Capizzi et al., 2008; Lelièvre et al., 2012; Luiselli et al., 2012). Very small lizards are the only ones that neonate snakes are able to swallow. Monitoring of the two species of lizard in the Chizé forest shows that their presence depends on the persistence of open, sunny areas rich in bushes (O. Lourdais pers. com.). These two lizards are highly thermophilic, particularly small (presumably young) individuals that select warm thermoregulation spots and seek out dense scrub (Capula et al., 1993; Gassert et al., 2013; Meek, 2014; Meek & Luiselli,

2022; Rugiero et al., 2021). In addition, these lizards are mainly insectivorous, with the youngest green lizards consuming mainly thermophilic arthropods such as orthopterans and spiders (Angelici et al., 1997). Consequently, in closed habitat, *H. viridiflavus* neonates were probably unable to find their main prey and did not survive, or emigrated, yet none was recaptured in the other plot categories. Further, it is quite possible that, in the absence of open spots, *H. viridiflavus* neonates cannot bask in the sun to reach the body temperatures required for digestion, reinforcing the negative effect of low prey availability. Another, non-exclusive, alternative is that the absence of dense bushes and bare forest floor in closed forest habitats increase the exposition and vulnerability of neonates to predation by birds and mammals, notably wild boars (Ballouard et al., 2021; Bonnet, Naulleau, & Shine, 1999; Duchesne et al., 2022; Graitson et al., 2019). In any case, forest closure, which inevitably takes place over just a few decades, decreases neonate survival and thus progressively halts recruitment opportunities for *H. viridiflavus* populations.

However, if the survival of neonates is zero in strongly closed habitat, why are there still individuals there, including neonates, but also juveniles and adults? The presence of neonates in C-C plots could be the result of local emigration from more favourable areas situated nearby (O-C and O-O). Indeed, the very high road mortality rates observed immediately after the hatching period strongly suggests that the main dispersal phase takes place shortly after birth in the two snake species studied, particularly in *H. viridiflavus* (Bonnet, Naulleau, & Shine, 1999; Bonnet, Jean-Marie, et al., 2021); postnatal dispersal might be frequent in snakes (Dubey et al., 2008; Howze et al., 2012). Zero survival and the absence of emigration, whether successful or not,

from closed forest areas to more open forest areas indicate that neonates arriving or born in much closed areas were trapped there. Accordingly, in C-C plots the probability of a snake being a neonate at first capture was higher than that of it being a juvenile or an adult (Table 3): naive neonates explored the environment at random while older and more experienced individuals were more likely to avoid going into unfavourable areas.

Compared with naïve neonates, juveniles and adults were more likely to be established in their home range (we did not detect dispersal in these age groups) and had access to a wider range of prey (higher swallowing capacities with increasing body size; Vincent et al., 2006). Their diet includes small mammals, birds and other reptiles of all age classes and sizes. Their familiarity with their environment and their body size limit the range of potential predators. Large snakes are capable of greater routine movements than small individuals and have more extensive home ranges that may partly overlap with forest patches of different categories, possibly mitigating the negative effect of canopy closure (Hyslop et al., 2014). All these reasons may explain why mean survival rate was above 0.7 in juveniles and adults monitored in closed plots. However, their abundance was much lower in C-C plots than in the other two O-O and O-C categories (Billy et al. submitted) while their survival tended to be slightly higher in the O-O plots (Fig. 1). Overall, C-C plots appear very unfavourable for the whip snake.

Taken together, our results are consistent with changes in abundance over time (Billy et al. submitted). The gradual but marked closure of initially open or semi-open plots transformed them into closed plots. This is what has happened over a large part

of the forest over the last two decades (Table 1). Habitats that were previously favourable to *H. viridiflavus* are becoming hostile; favourable habitats become relict. Due to a very low neonate survival, recruitment becomes non-existent in the most closed areas, which are emptied of juveniles and adults with some delay (decades), and abundance collapses despite a maximal longevity of over 20 years for these snakes (Fornasiero et al., 2016).

Considering the diet of *Zamenis longissimus*, very thermophilic species such as lizards, particularly young individuals, are not a key resource regardless of snake age class (Lelièvre et al., 2012). Neonate Aesculapian snakes feed mainly on the same species of small mammals as those consumed by juveniles and adults. They capture very young voles, field mice or shrews still in their nests (tiny naked and unweaned individuals). Although these small mammals (e.g. *Apodemus sylvaticus*) prefer forest edges, they can use a wide variety of forest habitats including arboreal strata (e.g. to feed on fruits) and they were represented in all plot categories (Rosalino et al., 2011; unpublished data). Thus, food availability may not be severely limited for neonate *Z. longissimus* living in any type of plot. However, it should be conditioned by the birth cycles of small mammals (Rosário & Mathias, 2004), possibly creating fasting periods for the small snakes, which could partly explain the relatively low survival rate in this age class in all the forest plot categories. In contrast, larger *Z. longissimus* (juveniles and adults) are capable of incorporating small mammals of all size classes into their diet, as well as birds (e.g. tits) captured in the shrub and tree strata. Metabolic requirements are less conditioned by the options available to thermoregulate in the sun in this species of snake than in *H. viridiflavus* (Lelièvre, Le Hénanff, et al., 2010).

Accordingly, survival of juveniles and adults were relatively elevated in all plot categories. These facts likely explain why it was relatively expected that there would be no drastic effect of canopy closure on estimated abundance in this semi-arboreal snake species.

Our results allow a better understanding of the mechanisms that link forest closure with demographic parameters and population changes and allow making predictions and proposing management options to favour biodiversity. Our results clearly showed that habitat closing following the classification of the forest as an integral reserve, led to the decline of the most thermophilic species, *H. viridiflavus*. The small populations that persist in the two small open enclaves (O-O) of the forest are residual, isolated and vulnerable. The once prosperous snake populations in the O-C plots are in steep decline and will probably be in near-extinction once the canopy will be fully formed in less than a decade. The situation is less critical for the species less dependent on open environments, *Z. longissimus*. However, while open or semi-open habitats that are subject to closure are suitable for this species, their changes towards the climax stage of the forest (a long process) is likely to pose acute problems.

In C-C plots, the canopy is evolving towards total closure (i.e. 100% canopy cover). At this stage, the forest floor is almost bare and the bushes are far apart (Billy et al. submitted). Aesculapian snakes, which spend much of their time at ground level, will be deprived of refuges and will be more vulnerable to predators (Lelièvre et al., 2011). This process of increasing forest closure will extend to the O-C plots. It is very likely that over the next few decades, *Z. longissimus* populations will in turn experience a decline.

To achieve the objectives of safeguarding biodiversity, the maximum level of protection for the areas concerned should not be seen as a panacea. Particularly in forests that have been logged, it would be wise to maintain a system of rotating plots to encourage diversity in complex vegetation structures (e.g. coppices, meadows, old-growth stands) while leaving plots free to evolve. Temperate deciduous forests managed according to a plot rotation system that creates habitat mosaics contain more protected plant species and greater biodiversity than uncultivated forests evolving to a climatic stage (Buckley, 2020; Duelli, 1997; Košulič et al., 2016; Schulze, 2018; Sebek et al., 2015). In integral forest reserves, it is desirable to maintain a minimum of semi-open areas linked by corridors of bushy habitats. Such practices proposed for changing forest management are not currently taken into account, at least in France, as only the total area placed under strict protection status is considered a target to be achieved (a key political objective in Europe), (Arneth et al., 2023; Chape et al., 2005; Fuller et al., 2010). This study, which concerns two species of meso-predators considered good indicators of the environments (Beaupre & Douglas, 2009; Lewandowski et al., 2010), shows that it is essential to change the forest management paradigm to accommodate more scientific reality and flexibility. The adaptive capacities of ecosystems, which increase with diversity and complexity, could depend on this.

Appendix

Table S1. Biometric criteria used to define age classes in the yellow green snake (*H. viridiflavus*) and the Aesculapian snake (*Z. longissimus*). These age classes represent the states of the multi-state CMR models. Snout vent length (SVL) is expressed in cm, body mass (BM) is expressed in grams. Ad, adult; Juv, juvenile; F, female; M, male; Nn, newborn; Sp, species.

Sp	Sex	Nn (SVL, BM)	Juv (SVL)	Ad (SVL)
<i>H. viridiflavus</i>	F	≤ 30 cm, ≤ 7g	>30 & <68	≥ 68
	M	≤ 30 cm, ≤ 7g	>30 & <65	≥ 65
<i>Z. longissimus</i>	F	≤ 30 cm, ≤ 12g	>30 & <69	≥ 69
	M	≤ 30 cm, ≤ 12g	>30 & <60	≥ 60



Figure S1. Wall Lizard neonates (*Podarcis muralis*) in the field, a key prey for Whip Snake neonates (*Hierophis viridiflavus*).



Figure S2. Illustration of three age classes in *Hierophis viridiflavus*, from top to bottom: neonate, juvenile, adult.



Figure S3. Illustration of a hatchling *Zamenis longissimus* (top image) and of the release of a full clutch of individually marked neonates (bottom picture)

Chapitre 3

Conséquences sur les traits phénotypiques



G. Klimt (La Frise Stoclet)

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stoclet_Frieze_left.jpg

Introduction du chapitre 3 : relations entre la fermeture de la canopée et changements phénotypiques ?

Dynamique des populations, phénologie et traits phénotypiques sont des paramètres susceptibles d'être influencés par des changements environnementaux (Haugen et al., 2008; Legrand et al., 2017; Ozgul et al., 2010a; Reed et al., 2011). Chez la truite commune, *Salmo trutta*, la création d'une échelle à poisson a provoqué une sélection stabilisatrice de la taille, entraînant des effets en cascades au cours du temps : taux de croissance plus faible chez les jeunes, réduction de taille chez les smolts ainsi qu'à la première reproduction (Haugen et al., 2008). Chez des populations insulaires de crotales mouchetés, *Crotalus mitchellii*, un nanisme est observé dans les îlots les plus petits. Les mécanismes sous-jacents seraient probablement la compétition intraspécifique qui influence la taille des proies disponibles et en conséquence préserve l'investissement énergétique vers la reproduction au détriment de la croissance de l'individu (Meik et al., 2010). En trente ans, les changements environnementaux ont impacté une population de marmottes en réduisant la période d'hibernation et en augmentant la masse corporelle des individus prêts à hiberner : la mortalité des adultes a baissé au cours du temps et la population a fortement augmenté (Ozgul et al., 2010a). Ces études illustrent l'importance des suivis de populations menés sur le long terme pour comprendre comment les facteurs environnementaux influencent les composantes phénotypiques et éventuellement démographiques (Ozgul et al., 2010b).

Le suivi de population sur les serpents de la RBI de Chizé montre que la fermeture de la canopée influence les populations sur le plan démographique, avec des

différences selon l'écologie et la physiologie des espèces. Il est possible que ces processus démographiques s'accompagnent de changements phénotypiques. C'est pourquoi nous avons étudié la taille et la condition corporelle. La condition corporelle est un indice d'embonpoint, il est par définition indépendant de la taille (la masse est corrigée par la taille en utilisant la relation linéaire qui existe entre ces deux variables une fois transformées en log). Ces deux traits, taille et condition corporelle, ont une importance écologique considérable (Aubret et al., 2002; Calder, 1996; Labocha & Hayes, 2012). Chez les serpents la taille influence la fécondité, le succès reproducteur des mâles, la gamme des proies accessibles et celle des prédateurs (Bonnet et al., 2000; Luiselli et al., 1996; Madsen & Shine, 1994; Roth & Johnson, 2004; Shine, 1994; Shine et al., 2001).

La fermeture de la canopée qui influence la disponibilité en proies, la qualité des refuges et la pression de prédation chez les guppies, *Poecilia reticulata* (Grether et al., 2001) pourrait aussi influencer la taille et la condition corporelle des serpents. Par exemple, une altération de la survie adulte pourrait entraîner une baisse de la taille moyenne dans les populations. En effet, chez les serpents la croissance peut se poursuivre toute la vie, les individus les plus âgés ayant tendance à être les plus grands. Une baisse de survie adulte signifierait que moins d'individus atteignent un âge avancé, les grandes tailles étant progressivement moins représentées dans les populations. La fermeture du milieu pourrait aussi freiner la croissance staturale en perturbant la recherche alimentaire et les possibilités d'atteindre des températures corporelles élevées qui accélèrent l'assimilation. Ces effets (individus de grande taille moins nombreux, croissance altérée) ne sont pas mutuellement exclusifs. Par ailleurs,

la condition corporelle moyenne, pourrait aussi être affectée par des changements de l'habitat, par exemple en diminuant avec la baisse de disponibilité alimentaire (Coon et al., 2019; C. J. Reading, 2004). Il est aussi possible d'imaginer des effets contre-intuitifs. Par exemple, seuls les individus les plus grands et les plus robustes seraient capables de s'adapter à un milieu de plus en plus hostile comme les boisements fermés et seraient favorisés. Notamment pour échapper aux prédateurs dans un contexte de faible développement des strates herbacée et buissonnante qui fournissent des cachettes (Nakazawa et al., 2007). Les combinaisons d'hypothèses étant possibles il est nécessaire d'examiner quels mécanismes pourraient expliquer les variations éventuelles.

Les changements phénotypiques induits par l'environnement peuvent être produits par différents mécanismes. Par exemple par l'adaptation locale qui implique des changements dans la fréquence des allèles en réponse aux variations des pressions sélectives ; le phénotype résultant étant lié à des gènes avantageux, un processus qui peut être rapide, tout au moins chez la drosophile, *Drosophila melanogaster* (Arguello et al., 2016). Mais la modification des valeurs moyennes de traits phénotypiques peut avoir lieu sans modifier profondément les fréquences alléliques, par exemple si un processus environnemental tronque la distribution des tailles en défaveur des plus grands individus dans une population par une diminution de la survie adulte globale sans qu'un phénotype particulier ne soit visé. Un effet significatif de baisse moyenne de la taille adulte pourrait alors être observé chez des organismes comme les serpents qui sont longévifs et chez lesquels la croissance est continue tout en ralentissant avec l'âge. De façon plus générale, des études sur les poissons ont montré que l'évolution

adaptative implique rarement la fixation d'allèles bénéfiques. Cela serait largement dû au fait que les caractères phénotypiques adaptatifs sont souvent très polygéniques ; c'est le cas de la taille chez les tétrapodes qui est contrôlée par de nombreux gènes, (Bouwman et al., 2018; Duan et al., 2021). La sélection entraîne alors des covariances alléliques entre les locus plutôt que des changements nets de la fréquence des allèles, ce qui maintient une variation génétique permanente face aux pressions sélectives, tout au moins face à des changements graduels et qui n'impliquent pas des bouleversements écologiques (Bernatchez, 2016). Un autre mécanisme majeur de variation phénotypique en réponse aux contraintes environnementales est la plasticité phénotypique. Il est possible de la définir comme l'ensemble des variations phénotypiques induites par l'environnement indépendantes des variations du génome. Cette définition simple implique que la plasticité phénotypique peut elle-même être sous sélection et être adaptative (Aubret et al., 2004; Gotthard & Nylin, 1995). La grande tolérance physiologique des serpents face aux contraintes de l'environnement, leur mode de vie basé sur les économies des ressources et les relativement faibles contraintes morpho-fonctionnelles liées à la reptation (de grandes variations de taille et de masse n'impactent pas fortement les capacités de déplacement) les prédisposent à l'expression d'une forte plasticité phénotypique (Shine, 2003, 2005).

La fermeture continue et prononcée des milieux forestiers que nous avons observés depuis 20 ans dans la RBI de Chizé pourraient donc induire des réponses phénotypiques chez des organismes comme les serpents. Au moins en ce qui concerne la taille moyenne des adultes qui présente une large gamme de variations et qui

répond fortement face aux contraintes du milieu comme l'ont montré des études expérimentales et empiriques (Bonnet, Brischoux, et al., 2021; Madsen & Shine, 1993; Smith, 2014; Tanaka, 2011). Toutefois, cette étude n'est pas organisée pour distinguer les effets de l'adaptation locale de ceux induits par la plasticité phénotypique ou simplement dus à l'influence d'un changement de survie qui modifierait la structure de la population sans entraîner de sélection génique. Cela est d'autant vrai que les mécanismes à la base des variations phénotypiques ne sont pas exclusifs, plasticité phénotypique et adaptation locale peuvent se combiner (Ammresh et al., 2023).

Le plan quasi expérimental de cette étude associé au suivi de populations nous ont permis d'explorer l'impact de la fermeture du milieu sur la variation phénotypique de la taille et de la condition corporelle des serpents en comparant des populations qui ne devraient pas être isolées les unes des autres (aucune barrière n'a été identifiée, quelques individus changent de catégorie d'habitat). Il s'agit d'une situation favorable pour examiner le rôle potentiel de la plasticité (Whitman and Agrawal 2009; Bonnet et al. 2021).

Les questions abordés dans ce chapitre peuvent être formulées ainsi :

- Pour chaque espèce, la taille et la condition corporelle sont-elles influencées par la fermeture du milieu ?
- Observe-t-on un changement de ces deux traits phénotypiques au cours du temps et en fonction de l'habitat ?
- Les réponses diffèrent-elles en fonction du sexe ?

Body size and body condition respond to canopy closing in complex ways in two snake species

Billy G.¹, Barbraud C.¹, Bonnet X.¹

Abstract

Changes in environmental conditions can generate strong phenotypic responses in animal populations. For example, the deterioration in access to trophic resources induced by climate changes is generally accompanied by a marked reduction in mean body size. For more than 25 years, we monitored two species of syntopic snakes, one highly thermophilic (*Hierophis viridiflavus*) and the other more thermoconform (*Zamenis longissimus*), in a quasi-experimental field system with contrasting zones of canopy closure. The snakes studied need open areas that provide them with options for thermoregulation and bushes for shelter. Populations were monitored in forest plots that have undergone contrasting canopy closure trajectories. Some plots always remained open, others remained closed, and finally in the third category the canopy went from open to closed. In the latter category, where environmental conditions changed the most, the phenotypic responses were the most pronounced. Mean adult body size fell sharply (by around 10%), especially in the most thermophilic species and more so in the males than in the females. Although reported for the first time, such drastic reduction of mean body size proportional to the degree of forest closure was expected. However, counter-intuitively, mean body condition (mass scaled by size) tended to increase. Over time, the snakes became smaller and relatively heavier. Different mechanisms - local adaptation, phenotypic plasticity, differential survival - can explain these rapid and strong changes in the snakes' phenotype.

Key words: field experiment, global change, long-term survey, phenotype, reptile, shrinking snake

Introduction

Current environmental changes are affecting organisms at different levels. Many animal populations and species are disappearing (Yan et al., 2021). For those that persist, declines in numbers, fragmentation of populations, changes in phenology and alterations in phenotypic traits are often reported; generally reflecting a deterioration in the general state of biodiversity (Laurance et al., 2002; Sheridan & Bickford, 2011). In this context of high ecological stress, areas that host the greatest animal biodiversity and populations in the best condition are priority targets for nature conservation programs (Dudley, 2008a). In continental areas, intensive agriculture, urbanisation and transport infrastructures have monopolised most of the land and severely degraded important habitats. Most species and biodiversity are now found in forests (Xofis et al., 2023).

Some forests received a high level of protection and serve as nature sanctuaries, while others are intensively exploited and are less valuable for biodiversity (Dudley, 2008a; Porro et al., 2021). Nevertheless, even protected forests are exposed to global changes. On the one hand, this is due to climate change and, on the other, to the natural evolution of tree communities towards the climax when forest management and exploitation are stopped. These two sources of change are likely to influence the animal populations that live there. For example, the closure of forests that were once exploited in a traditional (non-industrial) way leads to the disappearance of semi-open habitats and a falling of the associated thermophilic animal biodiversity (Košulič et al., 2016; Sebek et al., 2015). The balance between the disadvantages and benefits of forest management depends on the history and condition of each forest. Numerous

studies recommend fully protecting the few remaining very old forests, which are home to unique and fragile ecosystems (Betts et al., 2017; Rédei et al., 2020; Watson et al., 2018). But others recommend a mixture of management methods, especially in previously harvested forests as the succession of forest stages is a key element in preserving biodiversity (Hilmers et al., 2018; Horak et al., 2014; Kozel et al., 2021; Miklín & Čížek, 2014; Sebek et al., 2015, 2016).

In temperate regions, forest reptiles are disadvantaged by pronounced canopy closure because these ectothermic organisms depend on sun-basking opportunities to regulate their metabolism. Species richness and populations are declining in shaded forests where there are too few clearings (Agha et al., 2018; Bonnet et al., 2016; Greenberg, 2001; Jofré et al., 2016; Pike et al., 2011a; Todd & Andrews, 2008). However, field data on the influence of canopy closure on animal phenotype are rare, or even non-existent for reptiles. In amphibians, laboratory experiments have shown that canopy closure over ponds slows the growth of tadpoles but has a complex influence on their mass at metamorphosis (Richter-Boix et al., 2010). Larval growth, colouration and tail size of different amphibians differ along a forest cover gradient without univocal trend (Van Buskirk, 2011). In these studies, individuals were collected from distant and very different sites; many factors were probably involved, possibly confounding those of canopy closure. Among squamates, the lack of knowledge makes it difficult to evaluate phenotypic responses of lizard or snake populations exposed to natural changes in forest habitats.

Phenotypic responses caused by global changes may be adaptive, notably when developmental trajectories prepare individuals to cope with environmental conditions

as adults (Monaghan, 2008; Savolainen et al., 2013). A classic response to habitat degradation and global warming is a reduction in body size and fertility, two processes that minimize energy expenditure and optimize survival (Caruso et al., 2014; Gardner et al., 2011; Sheridan & Bickford, 2011). However, these processes have limits; species cannot decrease in size or fecundity infinitely and cannot always do so at the same rate of environmental change (Radchuk et al., 2019). The ability and speed of individuals to alter their phenotype determines their degree of fit with the environment and therefore the viability of populations in a changing context, but also influences (negatively) their evolutionary potential (Oostra et al., 2018; Vimercati et al., 2018). For these reasons, it is important to study phenotypes in reptile populations subjected to changes in the forest habitat.

For temperate forest reptiles, canopy closure could hinder foraging and reduce the rate of food assimilation by limiting access to the optimal body temperatures required for hunting and digestion. Food resources may also become scarcer, for example if they are represented by thermophilic or heliophilic plant or prey species. In addition, habitat closure can lead to a scarcity of refuges and important microhabitats such as bushes or thick herbaceous strata (Bonnet et al., 2016). The reduction in food resources combined with the degradation of microhabitats increase the risk of dehydration, disrupt thermoregulation and restrict activity, all of which have a negative impact on the time and energy budget of individuals (Chabaud, Bruschi, et al., 2023; Chabaud, Lourdais, et al., 2023; Glaudas & Alexander, 2017; Rozen-Rechels et al., 2019). In short, the resulting restriction in food intake could lead to a reduction in average body size and body condition (Madsen & Shine, 2000), followed by a cascade of decreases in

reproductive success, fecundity and survival, since these traits are positively influenced by body size and reserves in snakes (Bonnet et al., 2001; Ford & Seigel, 1989; Taylor et al., 2005).

To rule out factors other than canopy closure, it is desirable to have a forest system with replicate plots that are close to each other but for which there are contrasts in the degree and rate of habitat closure over time. It is also necessary to monitor living reptile populations on the different replica plots over the long term to capture real time trends rather than short-term fluctuations. Comparing data from canopy closure with phenotypic traits over 25 years will enable us to see whether there is a relationship between these parameters. In this study, we measured the size and body condition of numerous individuals of two snake species the western whip snake (*Hierophis viridiflavus*) a highly thermophilic species and the Aesculapian snake (*Zamenis longissimus*) a relatively thermoconform species (Lelièvre et al., 2011) in 12 neighbouring forest populations for each species (total 24 populations). Individuals were monitored in three types of plot: 1) those that remained open (canopy always covered less than 30% of surface area), 2) those that remained closed (canopy cover always >70%), 3) those that were open at the start (0%<canopy cover<70%) but gradually closed over time (30%<canopy cover<100%). These data and sampling design made it possible to test the following hypotheses:

- The closure of the canopy should lead to a reduction of mean body size, particularly in adult females for whom reproductive effort is considerable and to the detriment of growth (Bonnet et al., 2011; Shine, 2003).

- Similarly, the closure of the environment should lead to a deterioration in mean body condition (a measure independent of size), particularly in females.
- The most thermophilic species (*Hierophis viridiflavus*) should be strongly affected, while the more thermoconform species could be relatively spared (*Zamenis longissimus*).

Material and methods

Study site: This study took place in a forest reserve of ~2,600 ha which is part of the Chizé forest (4,775 ha) and is located in central western France (46.14°N, 0.42°W). For decades (prior classification as a biological reserve), this mainly deciduous forest was exploited for timber through a system of plot rotation. Severe storms in December 1999 brought tens of thousands of trees to the ground, bringing logging to a virtual halt, while the surviving trees continued to grow (Rivière et al., 2010). In 2006, the status of the reserve was raised to that of a strict reserve, which prohibits all logging, except two enclaves where vegetation shredding was allowed. These two major events had the following consequences: 1) the forest reached maximum canopy openness in early 2000, and since when tree growth has led to gradual canopy closure; 2) the diversity of plots in 2000 in terms of forest stage, a legacy of historical logging by plot, has generated a mosaic of cases.

We estimated canopy closure in all the forest plots of the reserve between 1996 and 2020 (using satellite image analyses, Billy et al. submitted). Before the storms of 1999, continuous logging created many open zones. For example, open and semi-open forest plots covered 21% of the reserve in 1996; this proportion reached 29% in late

1999. Therefore, for conciseness, we classified the plots into three contrasting categories, ranging from the maximum degree of forest openness in 2000 to the estimate made in 2020 from the latest available satellite image. 1) The open-open category (O-O) involves two managed plots (vegetation shredding allowed) that always remained open (~28 ha), with the canopy never covering more than 30% of the surface. 2) The closed-closed category (C-C) involves the plots spared by the storm and that remained closed (~1,884 ha), with canopy cover always exceeding 70% of the surface and with no real clearings (e.g. at least 0.25 ha). 3) Finally, the open-closed category (O-C) involves plots that were open (canopy cover <30%) or semi-open (30<canopy cover<70%) in 2000 and that have gradually become closed (~650 ha) or semi-closed (~98 ha). In 20 years, the forest has become mostly closed. In 2000, open areas accounted for 17% of the reserve surface, semi-open areas for 12% and closed areas for 71%. By 2020, remaining open areas accounted for just 1%, intermediate areas for 4% and closed areas for 95% of the forest area. In other words, in 2000 around 30% of the area of the reserve was covered by open or semi-open patches, 20 years later this proportion has fallen to 5% (details in Billy et al. submitted). In addition, in the plots that have remained closed (C-C), the canopy has grown, and the closure rate was often close to 100% in 2020 (and even more in 2022, not assessed due to a lack of satellite image).

Snake species: The two snake species concerned are the western whip snake (*Hierophis viridiflavus*) and the Aesculapian snake (*Zamenis longissimus*). They display morphological and ecological similarities, but also key differences. Both are

oviparous, medium-sized (around 1 m from the tip of the snout to the cloacal vent, SVL) and the males are larger than the females (Bonnet et al., 1998). Regularly found in syntopy, they use a variety of environments, particularly scrubs and open woodlands (Rugiero et al., 2002). However, there is a clear contrast in terms of thermal ecology between them (Lelièvre, Le Hénanff, et al., 2010; Rugiero et al., 2002). Through sun basking, individuals of *Hierophis viridiflavus* maintain their body temperature at a high level (between 27.5 and 31.0°C) which corresponds to their maximal locomotor performance. Individuals of *Zamenis longissimus* remain more concealed, their body temperature is lower (21.5-25.5°C), follows that of shaded habitats and corresponds to their maximal locomotor performance. Thus, the most thermophilic species (*H. v.*) strongly depends on the availability of open habitats, while the more thermoconform (*Z. l.*) is less dependent.

Snake surveys: The two snake species were monitored using capture-mark-recapture surveys (CMR). Twelve searching networks of undulated fibrocement plates (0.8 x 1.2 m) were laid out in the forest plots (respectively 2 in O-O, 4 in C-C, and 6 in O-C categories) to increase the likelihood of detecting snakes (details in Billy et al. submitted). Individuals caught by hand under the plates were measured, marked and then released at the exact point of capture. Each individual was inspected, sexed (tail inspection), measured for snout to vent length (SVL) using a tape measure, weighed (body mass, BM, ± 0.01 g; Ohaus Scout SKX 2202) and then individually marked by superficial burning of selected lateral scales (Bonnet et al. 2016). Photographs of scalation and colour patterns were used to check the identity of each individual during

recaptures. The field sessions took place during the snake active period, from April to October. We used data collected between 1997 and 2022, which allowed comparisons between the three categories of forest plot (O-O, C-C and O-C) over a long period. We kept in the analyses data from 1,282 *Hierophis viridiflavus* (600 females and 682 males) and 2,110 *Zamenis longissimus* (1046 females and 1064 males). Recaptures of 66 individuals that moved between the 12 searching networks showed that most of them remained in the same plot category (e.g. moving between O-C plots), very few shifted between plot categories (0.4% in *Hierophis viridiflavus* and 0% in *Zamenis longissimus*). The individuals concerned were excluded from the analyses and the rare exchanges that we may have missed could not have confused the analyses. We therefore considered that the snake populations sampled were indeed associated with different forest zones in terms of the degree and changes in canopy closure.

Statistical analysis: The inclusion of (very) small individuals, newborns or juveniles, would have had a major influence on mean body size. To avoid this complication, we restricted the analyses to adults (N = 743 *Hierophis viridiflavus* and N = 1,238 *Zamenis longissimus*). In addition, the average size of a species is expressed for adults rather than immatures. The smallest female with developed follicles and the smallest male with sperm in the distal part of the spermiduct determined the size at maturity, respectively F-SVL > 68 cm and M-SVL > 65 cm in *Hierophis viridiflavus* and F-SVL > 69 cm and M-SVL > 60 cm in *Zamenis longissimus*. To avoid the bias associated with this difference in size at maturity between the sexes, we used an intermediate size by selecting individuals with a SVL > 66cm in *Hierophis viridiflavus* and SVL > 65.5cm in

Zamenis longissimus. In contrast, body condition analyses included all age classes for each species (N = 3,392). Each individual was represented only once in the analyses; a random draw was made in the event of recaptures. We used the annual means of SVL and body condition to study the effects of time and plot categories on phenotype. However, in the most unfavourable habitat for the thermophilic snake species (*H. viridiflavus*) the sample sizes were sometimes too small for one or both sexes in a given year. For this reason, we grouped the years into 5 periods of about 5 years each: 1) 1997-2001, 2) 2002-2006, 3) 2007-2011, 4) 2012-2016 and 5) 2017-2022 (which contains 6 years). Despite this, for *Hierophis viridiflavus* in category C-C, some periods remained incomplete.

We used GLM to test the effect of time (5-year periods), canopy closure (three plot categories) as a function of species and sex on the average body size and body condition of snakes. We also carried out analyses using years rather than periods (better temporal resolution but lower statistical power). The dependent variables (SVL and BM) were ln-transformed before analysis. Body condition was calculated using mass as the dependent variable and SVL as a covariate (Jayne & Bennett, 1990; Madsen & Shine, 1992; Naulleau & Bonnet, 1996). Body mass included recently ingested prey as well as developing follicles or eggs. The body condition calculation did not allow these to be distinguished from the body reserves themselves. The conditions for applying the linear model were verified (normality of the residual error and homoscedasticity of the residuals). The anatomical and physiological differences between the two species justified distinguishing them in the analyses.

From the most complete model, a selection was made based on Akaike's information criterion. A backward selection was performed to retain only the explanatory terms that lead to the most parsimonious linear model. The relevance (for the model) of double interactions were first tested, then single interactions and finally explanatory variables without interaction. When the difference in AIC was less than 2, the most parsimonious model was retained (the one with the fewest parameters). To avoid overloading modelling procedure and for ease of interpretation, we did not test systematically all possible interactions involving the year or period. In other words, we did not examine whether any phenotypic changes were manifested by following different temporal trajectories according to sex and plot category. Instead, we examined whether there were overall differences in average phenotypes between periods or years as a function of plot category and sex. For each snake species, however, this choice allowed us to see whether certain periods or years stood out in a given habitat category and for a given sex. We used R 4.0.3 (R core team, 2020) and Rstudio 2022.12.0.353 to perform the analyses.

Results

Snout vent length

In *Hierophis viridiflavus*, model selection suggested that variations in SVL were influenced by sex, plot category and time (5-year periods) with no interaction between these variables (Model L5 in Table 1). GLM outcomes of the selected model confirmed the sexual size dimorphism in favour of males (mean SVL = 85.0 ± 9.8 cm, N = 417) compared to females (mean SVL = 80.1 ± 7.5 cm, N = 326; $F_{1, 741} = 53.399$, $P < 0.001$;

Table 2, Fig. 1). Mean body size was lower in the O-C plot category compared to the other two categories (O-O and C-C, no difference between them (Table 2, Fig. 1). Mean body size decreased significantly and markedly over time (Table 2, Fig. 1).

Table 1. Backward model (Md) selection in *Hierophis viridiflavus* to test the effect of sex (Sx), plot category (Ct) and time (Pr: 5 periods of approximately 5 years) on mean body size (SVL). The interactions taken into account are indicated (e.g. Sx*Ct). The variables retained are indicated by "1" and those removed by "0". The best model is shown in bold faces.

Md	Sx	Ct	Pr	Sx*Ct	Ct*Pr	Sx*Pr	Sx*Ct*Pr	df	dev	AIC
M1	1	1	1	1	1	1	1	29	53134.8	5339.1
M2	1	1	1	1	1	1	0	23	53504.2	5332.2
M3	1	1	1	1	1	0	0	19	53618.1	5325.8
M4	1	1	1	1	0	0	0	11	54507.0	5322.0
M5	1	1	1	0	0	0	0	9	54561.9	5318.8
M6	1	1	0	0	0	0	0	5	57517.9	5350.0
M7	1	0	1	0	0	0	0	7	55497.8	5327.4
M8	0	1	1	0	0	0	0	8	58968.6	5374.5

Table 2. Summary of the GLM outcomes using the selected model (M5 in Table 1). Significant effects are indicated in italics.

Source	Estimate	Std Error	t	P
<i>Intercept</i>	87.887	1.759	49.973	<2e-16
<i>Sex male</i>	4.932	0.640	7.705	<0.001
<i>O-C</i>	-3.186	1.483	-2.148	0.032
<i>O-O</i>	-0.984	1.542	-0.638	0.524
<i>Period 2</i>	-4.590	1.238	-3.707	<0.001
<i>Period 3</i>	-6.011	1.185	-5.074	<0.001
<i>Period 4</i>	-6.202	1.320	-4.699	<0.001
<i>Period 5</i>	-7.982	1.347	-5.926	<0.001

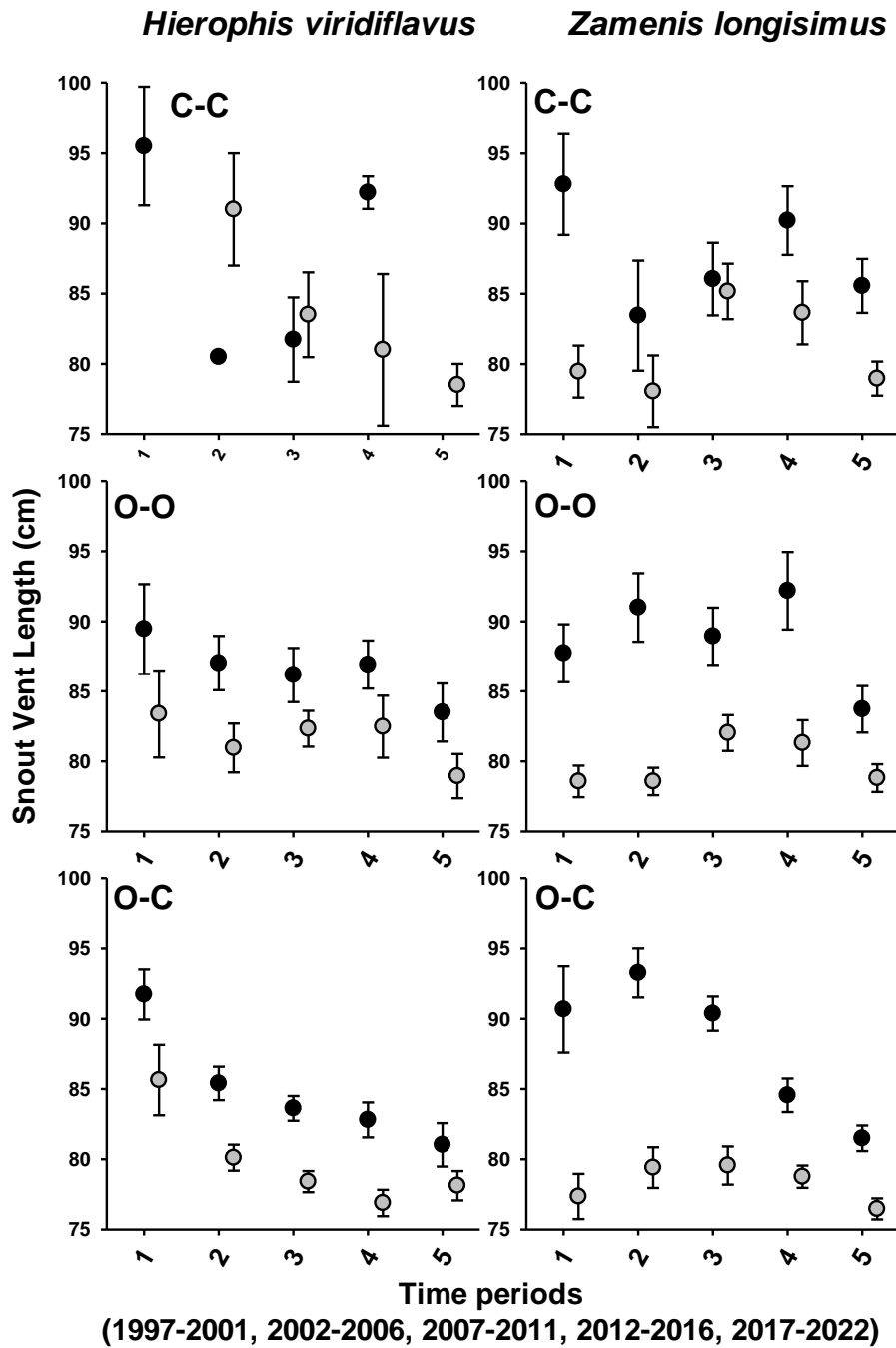


Figure 1. Mean adult body size (\pm SE; grey circles stand for females, black circles for males) of two snake species (*Hierophis viridiflavus*, left panels, *Zamenis longissimus*, right panels) over five periods in three forest plot categories (C-C: canopy cover > 70% of the plot area, top panels; O-O: canopy cover < 30%, medium panels; O-C: canopy cover has increased markedly over time, see text for details, bottom panels).

In *Zamenis longissimus* the best model suggested an effect of sex, plot category, time (periods) as well as the interaction sex*time and plot category*time (Table 3). The GLM outcomes of the selected model confirmed the sexual size dimorphism in favour of males (mean SVL = 87.1 ± 13.0 , N = 719) compared to females (mean SVL = 79.3 ± 7.6 , N = 519; $F_{1, 1236} = 141.740$, $P < 0.001$; Table 4, Fig. 1). Mean body size did not differ between plot categories. There was no significant decrease in mean body size over time. However, mean body size was significantly higher in period 2 in the O-C and O-O plot categories, suggesting that snakes were larger on average during few years after 2000. For males specifically, there was a sharp decline in body size over time, which was initially modest (not significant) and pronounced in the last period.

Table 3. Backward model (Md) selection in *Zamenis longissimus* to test the effect of sex (Sx), plot category (Ct) and time (Pr) on snake size (SVL). The interactions taken into account are indicated (e.g. Sx*Ct). The variables retained are indicated by "1" and those removed by "0". The best model is shown in bold.

Md	Sx	Ct	Pr	Sx*Ct	Ct*Pr	Sx*Pr	Sx*Ct*Pr	df	dev	AIC
M1	1	1	1	1	1	1	1	31	137612.0	9407.4
M2	1	1	1	1	1	1	0	23	139031.3	9404.1
M3	1	1	1	1	1	0	0	19	140729.2	9411.2
M4	1	1	1	1	0	1	0	15	141480.6	9409.8
M5	1	1	1	0	1	1	0	21	139179.5	9401.5
M6	1	1	1	0	0	0	0	9	143841.4	9418.2
M7	1	1	0	0	0	0	0	5	149751.8	9460.1
M8	1	0	1	0	0	0	0	7	144571.1	9420.5
M9	0	1	1	0	0	0	0	8	162762.6	9569.2

Table 4. Summary of the GLM outcomes using the selected (M5 in Table 3). Significant effects are indicated in italics.

Source	Estimate	Std Error	T	P
<i>Intercept</i>	<i>80.699</i>	<i>2.192</i>	<i>36.817</i>	<i><2e-16</i>
<i>Sex male</i>	<i>11.149</i>	<i>1.761</i>	<i>6.332</i>	<i><0.001</i>
O-C	-2.239	2.570	-0.871	0.384
O-O	-3.140	2.303	-1.363	0.173
Period 2	-6.052	3.448	-1.755	0.079
Period 3	0.091	2.795	0.032	0.974
Period 4	2.607	2.797	0.932	0.351
Period 5	-1.012	2.549	-0.397	0.691
<i>Cat O-C: Period 2</i>	<i>8.107</i>	<i>3.822</i>	<i>2.121</i>	<i>0.034</i>
<i>Cat O-O: Period 2</i>	<i>7.147</i>	<i>3.629</i>	<i>1.969</i>	<i>0.049</i>
Cat O-C: Period 3	3.151	3.110	1.013	0.311
Cat O-O: Period 3	3.950	2.983	1.324	0.186
Cat O-C: Period 4	-3.093	3.113	-0.993	0.321
Cat O-O: Period 4	2.988	3.114	0.959	0.338
Cat O-C: Period 5	-1.196	2.909	-0.411	0.681
Cat O-O: Period 5	2.014	2.773	0.727	0.468
Sex Male: Period 2	1.057	2.457	0.430	0.667
Sex Male: Period 3	-3.430	2.205	-1.556	0.120
Sex Male: Period 4	-4.036	2.237	-1.804	0.071
<i>Sex Male: Period 5</i>	<i>-5.783</i>	<i>2.080</i>	<i>-2.780</i>	<i>0.006</i>

In both snake species, the decrease in body size was widespread, but was particularly pronounced in the O-C plot category, especially in males. Analyses carried out using 26 years (1997-2022) instead of 5 periods provided broadly the same results (Appendix 1). In the case of *Hierophis viridiflavus*, the same effects of sex, plot category (marginally significant) and time were found; the latter even increased over the years. (Table S1 and S2, Fig. S1). In *Zamenis longissimus*, the same effects were found, but the interactions obtained above were no longer significant, while the effect of plot category O-C associated with a small mean body size became clear (Table S3 and S4, Fig. S2). Mean body size fluctuated over the years, with a slight negative trend that became significant from 2019 and strong in the last year (2022).

Body condition

In *Hierophis viridiflavus*, the best model included the effects of sex, plot category and time (Table 5). The sex*SVL interaction indicated that body condition responded differently with body size between sexes, there were no other significant interaction (Table 5). The outcomes of the GLM analyses (Table 6) confirmed the very strong positive correlation between body size (Ln SVL) and body mass (Ln BM) as logically observed in all analyses. Males were heavier (because they are taller) than females, they exhibited higher mean body condition (residuals = 1.785 ± 0.653 , N = 682) compared to females (residuals = 1.716 ± 0.617 , N = 600; $F_{1, 1278} = 17.232$, $P < 0.001$; the magnitude of this sex difference was small however), and tended to increase in body condition more markedly than females while increasing in body size (Table 6). For both sexes, mean body condition was lower in the O-C plot category and did not differ between O-O *versus* C-C plot categories (Fig. 2). In C-C and O-C plots, mean body condition was relatively stable between the first two periods (1 and 2), was lower in period three and then increased in the last two periods. In O-O plots, mean body condition increased regularly over time (Fig. 2).

Table 5. Backward model (Md) selection in *Hierophis viridiflavus* to test the effect of sex (Sx), plot category (Ct) and time (Pr) on snake body condition (Body mass scaled by body size: linear regression with Ln-Body Mass as the dependent variable and Ln-SVL as a covariate). The interactions taken into account are indicated (e.g. SVL*Sx). The variables retained are indicated by "1" and those removed by "0". The best model is shown in bold.

Md	Sx	Ct	Pr	SVL*Sx	SVL*Ct	SVL*Sx*Ct	df	dev	AIC
M1	1	1	1	1	1	1	15	36.4	-899.6
M2	1	1	1	1	1	0	13	36.4	-901.5
M3	1	1	1	1	0	0	11	36.5	-903.5
M4	1	1	1	0	0	0	10	37.6	-865.8
M5	1	1	0	1	0	0	7	40.3	-784.4
M6	1	0	1	1	0	0	9	36.7	-899.8
M7	0	1	1	0	0	0	9	45.5	-623.5

Table 6. Summary of the GLM outcomes using the selected model (M3 in Table 5). Significant effects are indicated in italics.

Source	Estimate	Std Error	t	P
<i>Intercept</i>	-8.118	0.061	-132.713	<2e-16
<i>Ln SVL</i>	2.988	0.015	197.138	<2e-16
<i>Sex male</i>	-0.346	0.080	-4.307	<0.001
<i>Ln SVL* Sex male</i>	0.125	0.020	6.326	<0.001
O-C	-0.040	0.017	-2.371	0.018
O-O	-0.019	0.017	-1.092	0.275
Period 2	0.005	0.018	0.258	0.797
<i>Period 3</i>	-0.035	0.017	-2.069	0.039
<i>Period 4</i>	0.048	0.018	2.710	0.007
<i>Period 5</i>	0.125	0.018	6.918	<0.001

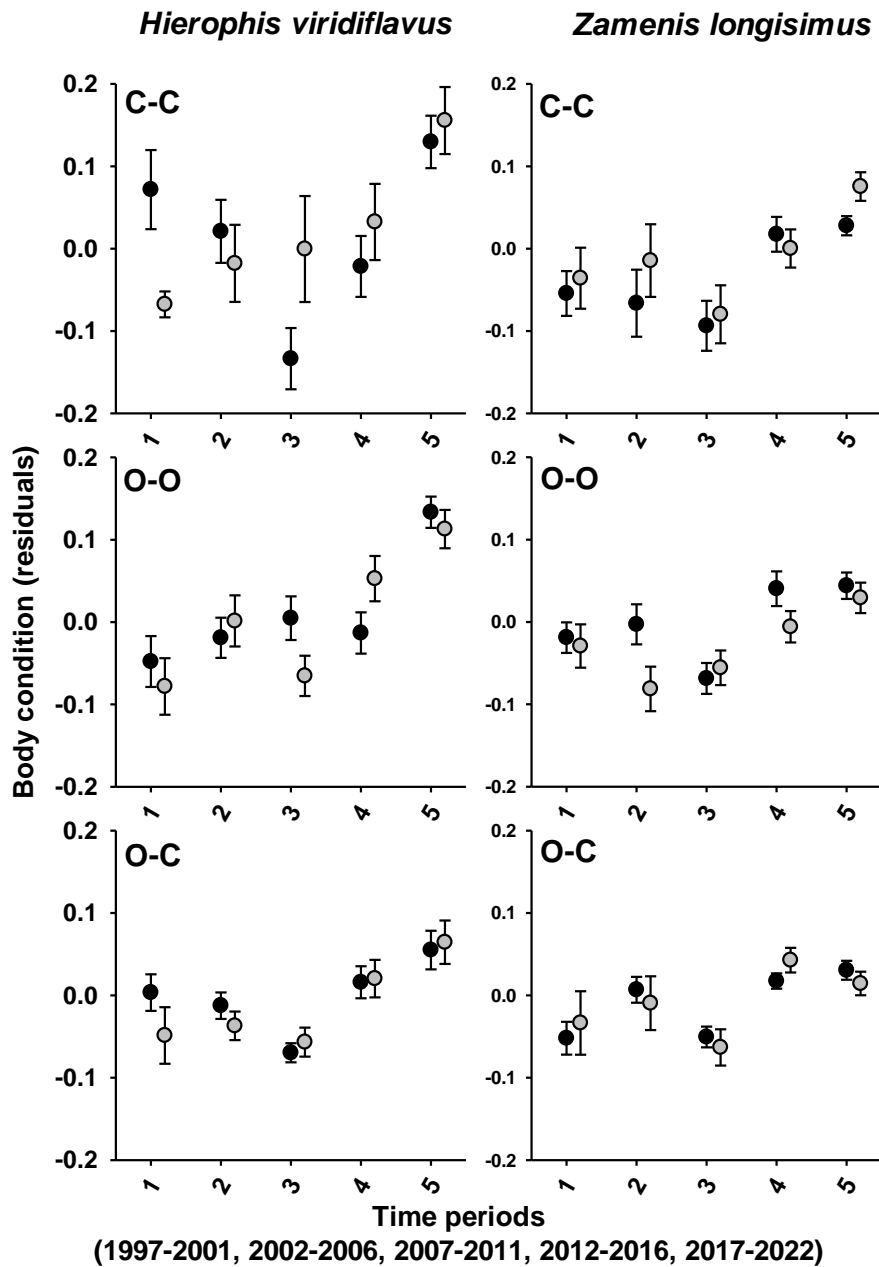


Figure 2. Mean adult body condition (residuals \pm SE; grey circles stand for females, black circles for males) of two snake species (*Hierophis viridiflavus*, *Zamenis longissimus*) over five periods in three forest plot categories (C-C: canopy cover > 70% of the plot area; O-O: canopy cover < 30%; O-C: canopy cover has increased markedly over time).

In *Zamenis longissimus*, the best model included the effects of sex, plot category and time, as well as an interaction with body size and another with plot category (Table 7). The sex*SVL interaction indicated an increase in sexual dimorphism in body

condition as a function of increasing size; the interaction with plot category indicating that body condition changed in a habitat-specific way. The GLM results confirmed the positive correlation between body size and body mass (Table 8). Males were heavier (because they are taller) than females; but unlike in *Hierophis viridiflavus*, females exhibited a slightly higher mean body condition (residuals = 1.838 ± 0.563 , N = 1046) than males (residuals = 1.816 ± 0.526 , N = 1064; $F_{1,2106} = 7.959$, $P < 0.001$). Males tended to have a body condition that decreased with size compared with females; as they grew, they tended to become relatively more elongated. For both sexes, mean body condition was lower in the O-O plot category (Fig. 2). In the same way as in *Hierophis viridiflavus*, mean body condition was relatively stable between the first two periods (1 and 2), was lower in period 3 and then increased in the last two periods (Fig. 2). This increase in body condition was most marked in the O-O plot category, where the largest individuals become relatively heavier.

Table 7. Backward model (Md) selection in *Zamenis longissimus* to test the effect of sex (Sx), plot category (Ct) and time (Pr) on snake body condition. The interactions taken into account are indicated (e.g. SVL*Sx). The variables retained are indicated by "1" and those removed by "0". The best model is shown in bold.

Md	Sx	Ct	Pr	SVL*Sx	SVL*Ct	SVL*Sx*Ct	df	dev	AIC
M1	1	1	1	1	1	1	15	56.6	-1616.9
M2	1	1	1	1	1	0	13	56.7	-1616.9
M3	1	1	1	1	0	0	11	57.1	-1607.8
M4	1	1	1	0	1	0	12	57.1	-1606.0
M5	1	1	0	1	1	0	9	59.7	-1516.0
M6	1	0	1	1	0	0	9	57.1	-1611.6
M7	0	1	1	0	1	0	11	58.5	-1554.6

Table 8. Summary of the GLM outcomes using the selected model (M2 in Table 7). Significant effects are indicated in italics.

Source	Estimate	Std Error	t	P
<i>Intercept</i>	-7.000	0.068	-102.328	<2e-16
<i>Ln SVL</i>	2.749	0.017	164.069	<2e-16
<i>Sex male</i>	0.176	0.065	2.716	0.007
<i>Ln SVL* Sex male</i>	-0.056	0.016	-3.588	<0.001
O-C	0.015	0.076	0.192	0.848
O-O	-0.245	0.084	-2.928	0.003
Period 2	0.003	0.016	0.206	0.837
<i>Period 3</i>	-0.031	0.014	-2.180	0.029
<i>Period 4</i>	0.056	0.014	4.046	0.000
<i>Period 5</i>	0.070	0.013	5.417	0.000
Ln SVL* O-C	-0.003	0.019	-0.166	0.868
<i>Ln SVL* O-O</i>	0.059	0.021	2.875	0.004

In both snake species, body condition tended to increase over time, albeit this pattern was complex and rather weak in *Zamenis longissimus* (Fig. 2). Analyses carried out using 26 years provided broadly the same results (Appendix 1). In the case of *Hierophis viridiflavus*, the effects of sex and year remained but not the effect of plot category (Table S5 and S6, Fig. S3). Mean body condition increased, especially after 2012. In *Zamenis longissimus*, significant effects of sex, year, and plot category were observed (Table S7 and S8, Fig. S4). Mean body **conditions** increased slightly over the years.

Discussion

Field monitoring over more than 25 years of a large number of individuals (N = 1,981 snakes for body size, N = 3,392 for body condition) exposed to contrasting changes in environmental conditions revealed pronounced phenotypic responses. The most striking and consistent result was the sharp reduction in the mean body size of adults

(e.g. 7 to 11 cm decrement in SVL in *Hierophis viridiflavus* in closing forest from the first to the last 5-year period, more than -10% of initial size).

Intraspecific variations in body size over time have been documented in diverse wild populations of snakes. For example, over a period of 10 years, sexual selection has favoured large size in female Adders (Madsen & Shine, 1992). Excessive hunting pressure exerted by humans over the past 60 years has led to a reduction in the size of Japanese Mamushi Snakes (Sasaki et al., 2009). In Australia, over the last 80 years, invasive and toxic Cane Toads have caused morphological changes in snakes that eat them (Phillips & Shine, 2004). Average body size has decreased over 40 years in Grass Snake populations in Poland for reasons that are not clearly identified (Bury et al., 2021). Spatial variations in body size in relation to diet have been observed, particularly between islands. For example, in Carpet Pythons in Australia (Pearson et al., 2002), or in Sea Kraits in New Caledonia (Bonnet, Brischoux, et al., 2021). Together these studies show that body size is a life-history trait that can change rapidly within populations or spatially between populations in snakes.

In the present study, the quasi-experimental system with replicates ensured that canopy closure was the main environmental variable involved. It was also possible to compare two syntopic species with different thermoregulatory requirements. The drop in mean adult size can be explained by various mechanisms. It may be due to an overall reduction in adult survival, which gives individuals less time to reach the largest size, to a slowdown in growth after maturity (C. T. Winne et al., 2010), because the largest individuals were eliminated from the population (Sasaki et al., 2009), or a combination of these non-mutually exclusive possible causes. The absence of open

spots in a temperate forest disrupts thermoregulation, thus foraging activity and prey assimilation, and causes the disappearance of the herbaceous and bushy strata at ground level that provide refuge for snakes and many prey (Bonnet et al., 2016; Pike et al., 2011b). Reduced access to trophic resources could be the main cause of the reduction in mean body size as observed in other systems (Madsen & Shine, 2000; C. T. Winne et al., 2010). Precisely, for both species, phenotypic changes were particularly pronounced in the type of environment that changed the most over time (Fig. 1). In other words, in forest plots that were open more than 20 years ago and have gradually closed up, often completely (87% of O-C plots). Further, these processes can lead to changes in the degree of sexual dimorphism if the sexes are not affected in the same way (C. T. Winne et al., 2010).

Contrary to our initial predictions, females were not more affected than males; in fact, the opposite was observed in *Zamenis longissimus* and the sexual dimorphism in size was attenuated (Fig. 1). It is possible that in males of both snake species, intensive mate searching leads to significant reproductive costs. This might be particularly true during displacements and fights between rivals, which generate increased predation risks (Bonnet, Naulleau, Shine, et al., 1999). In a closed forest environment, devoid of bushes, males would often be in the open during the mating season and exposed to excess mortality (Duchesne et al., 2023). However, it is the largest males that take the greatest risks, and they would be the most exposed to the excess mortality caused by forest closure (Bonnet, Naulleau, Shine, et al., 1999). Reduced access to food resources and increased exposure to predators are two processes likely to act synergistically and negatively on average body size. They are consistent with the fact that the most

thermophilic species, which takes the greatest risks by adopting conspicuous behaviours and frequently basking in the open (Lelièvre et al., 2011; Lelièvre, Le Hénanff, et al., 2010), has been the most affected. Indeed, *Hierophis viridiflavus* showed the most rapid reductions in body size and both sexes were concerned (Fig. 1). Reduction of body size in response to deteriorating environmental conditions (e.g. trophic, climatic, overexploitation) is common in animal populations (Gardner et al., 2011). To cope with strong constraints, a small adult body size can be advantageous by reducing maintenance costs and allowing early access to reproduction (Sheridan & Bickford, 2011; Wikelski, 2005).

On the other hand, the increase in body condition in the two species studied and for both sexes remains difficult to explain and appears counter-intuitive. One hypothesis posits that a decrease in inter-individual and interspecific competition caused by a reduction in snake abundance (Billy et al. submitted) would have left more prey for the remaining individuals (Amundsen et al., 2007). In this case, growth, survival or average size should not have decreased. This paradox arises with all the hypotheses linking an increase in food availability to an increase in body condition. Therefore, it seems that food availability is not the only factor involved. Other possibilities need to be considered, notably local adaptation and phenotypic plasticity.

Over time, snakes became shorter and relatively heavier. A change in resource allocation among concurrent physiological functions according to size (and therefore age) in response to the environment could have occurred (Norin & Metcalfe, 2019). In Chitons (Molluscs) body size influences metabolic and hydromineral responses differently in small and large individuals (Carey & Sigwart, 2014). In the snakes

studied, environmental degradation may have modified physiological (hormonal?) trade-offs between stature growth and body reserves storage. As the environment becomes less favourable in terms of trophic and thermal resources, or becomes more unpredictable, physiological regulations favouring reserves would be beneficial (Bartke et al., 2013; Fokidis et al., 2012; Song et al., 2018). This type of regulation in response to climate can differ between the sexes, which fits in well with the sexual divergences we have observed (Wells, 2012). *Hierophis viridiflavus* can store abundant fat reserves, not *Zamenis longissimus* (Bonnet et al., 1998). This thermophilic species, which is active at high physiological regimes, is probably able to modulate body reserve storage versus mobilization over a wide range of values compared with *Zamenis longissimus*. This physiological difference could explain the stronger response of body condition to habitat change over time in *Hierophis viridiflavus* (Fig. 2).

Our results suggest that snakes react strongly and in a complex way to changes in environmental conditions. The variations observed in populations reflect the sum of individual reactions. Our study does not make it possible to determine the contribution of individual adjustments, for example through behavioural adjustments or hormonal responses, and that of selection (Savolainen et al., 2013). Phenotypic plasticity and local adaptation can produce very rapid effects, on the scale of one to a few generations, decades in reptiles (Aubret et al., 2007; Tollis et al., 2018). We also do not know to what extent phenotypic changes are adaptive or whether they reflect a deterioration in the state of individuals and populations. However, it is essential to study how major environmental variables shape organisms and populations to understand their capacities to cope with global changes (Chevin & Lande, 2010; Reed

et al., 2011). While the effects of climate are widely studied, those caused by changes in forest habitats are less documented. Since forests are home to the majority of continental **biodiversity**, and because they offer a wide range of microclimates to the organisms they harbour, there is an urgent need to study the consequences of forest management measures on the animals that take refuge there.

Appendix 1

Analyses of mean SVL and body condition analyses performed on a yearly basis

Snout vent length

In *Hierophis viridiflavus*, model selection suggested an influence of sex, plot category and year on mean body size (Table S1). Males were larger. Body size was similar in C-C and O-O plots, and appeared to be smaller in O-C plots. Body size decreased over the years, with markedly low mean values after 2001 (Table S2, Fig. S1).

Table S1. Backward model (Md) selection in *Hierophis viridiflavus* to test the effect of sex (Sx), plot category (Ct) and year (Yr) on mean body size (SVL).

Md	Sx	Ct	Yr	Sx*Ct	Ct*Yr	Sx*Yr	Sx*Ct*Yr	df	dev	AIC
M1	1	1	1	1	1	1	1	128	45477.1	5421.4
M2	1	1	1	1	1	1	0	99	46915.7	5386.6
M3	1	1	1	1	1	0	0	74	48403.9	5359.8
M4	1	1	1	1	0	0	0	32	51953.5	5328.4
M5	1	1	1	0	0	0	0	30	51980.0	5324.7
M6	1	1	0	0	0	0	0	5	57517.9	5350.0
M7	1	0	1	0	0	0	0	28	52676.7	5330.6
M8	0	1	1	0	0	0	0	29	56377.9	5383.1

Table S2. Summary of the GLM outcomes using the selected model (M5 in Table S1).

Source	Estimate	Std Error	t	P
Intercept	91.291	3.384	26.975	< 2e-16
Sex male	4.991	0.642	7.772	0.000
O-C	-2.879	1.496	-1.924	0.055
O-O	-0.931	1.553	-0.600	0.549
1998	-1.686	3.895	-0.433	0.665
1999	-5.005	3.515	-1.424	0.155
2000	-2.769	3.791	-0.730	0.465
2001	-6.865	4.066	-1.688	0.092
2002	-9.584	3.369	-2.845	0.005
2003	-7.516	3.311	-2.270	0.023
2004	-5.353	3.367	-1.590	0.112
2005	-6.923	3.316	-2.088	0.037
2006	-11.783	3.318	-3.551	0.000
2007	-10.873	3.274	-3.321	0.001
2008	-11.682	3.184	-3.669	0.000
2009	-6.996	3.237	-2.161	0.031
2010	-9.662	3.259	-2.965	0.003
2011	-7.806	3.378	-2.311	0.021
2012	-7.771	3.493	-2.225	0.026
2013	-10.359	3.356	-3.086	0.002
2014	-9.953	3.550	-2.804	0.005
2015	-10.835	3.639	-2.977	0.003
2016	-10.399	3.551	-2.928	0.004
2017	-11.479	3.672	-3.126	0.002
2018	-13.650	3.666	-3.723	0.000
2019	-14.078	3.628	-3.880	0.000
2020	-9.758	3.627	-2.691	0.007
2021	-9.863	3.473	-2.840	0.005
2022	-11.641	3.899	-2.986	0.003

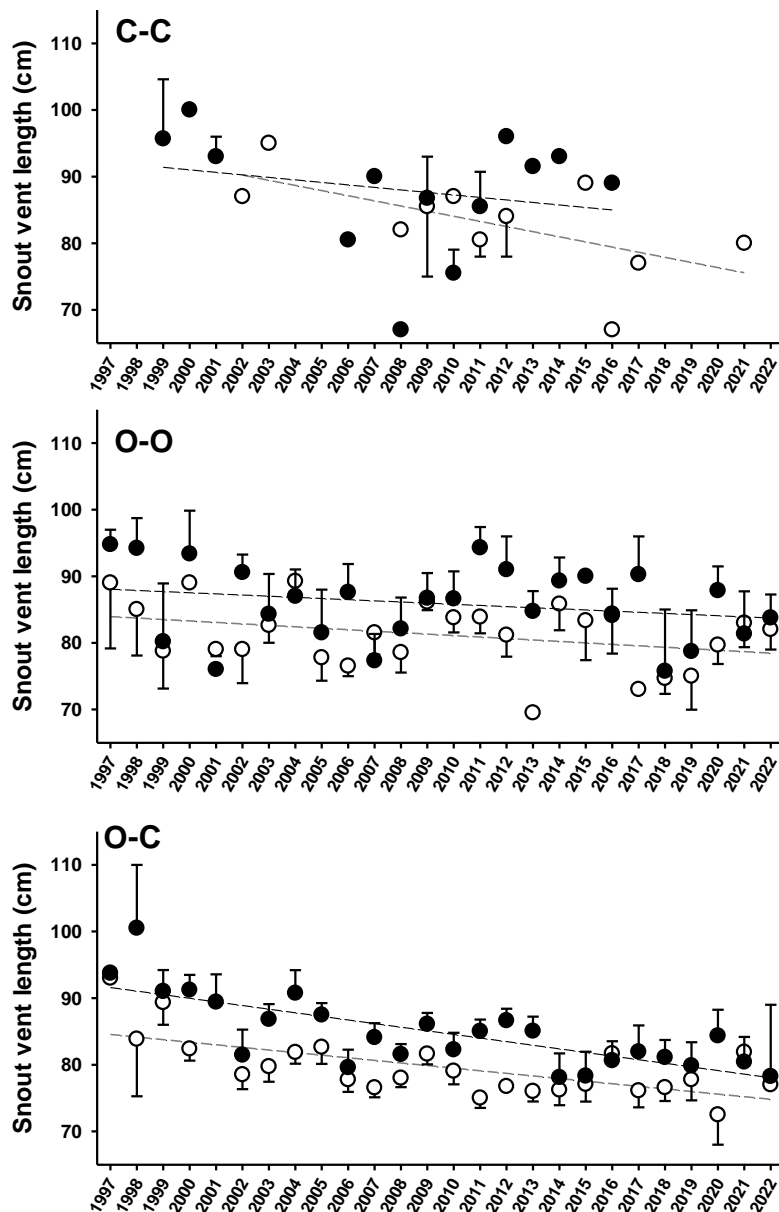


Figure S2. Mean adult body size (SVL \pm SE; grey circles stand for females, black circles for males) in *Hierophis viridiflavus* during 26 years in three forest plot categories.

In *Zamenis longissimus*, model selection suggested an influence of sex, plot category and year on mean body size (Table S3). Males were larger. Body size was similar in C-C and O-O plots, and appeared to be smaller in O-C plots. Body size slightly decreased over the years, with a significant lower mean values during the last four years only

(Table S4, Fig. S2). The decrease in mean body size was mostly visible in the O-C category (Fig. S2) and

Table S3. Backward model (Md) selection in *Zamenis longissimus* to test the effect of sex (Sx), plot category (Ct) and year (Yr) on mean body size (SVL).

Md	Sx	Ct	Yr	Sx*Ct	Ct*Yr	Sx*Yr	Sx*Ct*Yr	df	dev	AIC
M1	1	1	1	1	1	1	1	153	124587.1	9528.3
M2	1	1	1	1	1	1	0	107	129076.6	9480.2
M3	1	1	1	1	1	0	0	82	132925.3	9466.5
M4	1	1	1	1	0	0	0	32	141136.5	9440.7
M5	1	1	1	0	0	0	0	30	141281.5	9438.0
M6	1	1	0	0	0	0	0	5	149751.8	9460.1
M7	1	0	1	0	0	0	0	28	142016.6	9440.4
M8	0	1	1	0	0	0	0	29	160091.4	9590.8

Table S4. Summary of the GLM outcomes using the selected model (M5 in Table S3).

Source	Estimate	Std Error	t	P
Intercept	82.954	2.825	29.367	<2e-16
Sex male	8.048	0.634	12.687	<2e-16
O-C	-2.000	0.847	-2.363	0.018
O-O	-0.812	0.908	-0.895	0.371
1998	-0.039	3.370	-0.012	0.991
1999	-5.676	3.336	-1.701	0.089
2000	-1.453	3.158	-0.460	0.646
2001	-1.540	3.429	-0.449	0.654
2002	-3.141	3.194	-0.983	0.326
2003	-0.116	3.337	-0.035	0.972
2004	0.268	3.437	0.078	0.938
2005	-0.312	3.190	-0.098	0.922
2006	2.021	3.431	0.589	0.556
2007	-1.049	3.171	-0.331	0.741
2008	0.371	2.929	0.127	0.899
2009	1.075	3.051	0.352	0.725
2010	-1.226	3.137	-0.391	0.696
2011	-4.003	3.455	-1.159	0.247
2012	-2.713	3.891	-0.697	0.486
2013	1.714	3.398	0.504	0.614
2014	-2.861	3.249	-0.880	0.379
2015	-2.093	3.123	-0.670	0.503
2016	-2.438	2.921	-0.835	0.404
2017	-4.362	3.054	-1.428	0.154
2018	-4.774	3.134	-1.523	0.128
2019	-6.300	3.092	-2.037	0.042
2020	-5.549	3.038	-1.827	0.068
2021	-5.416	2.951	-1.836	0.067
2022	-7.676	3.063	-2.506	0.012

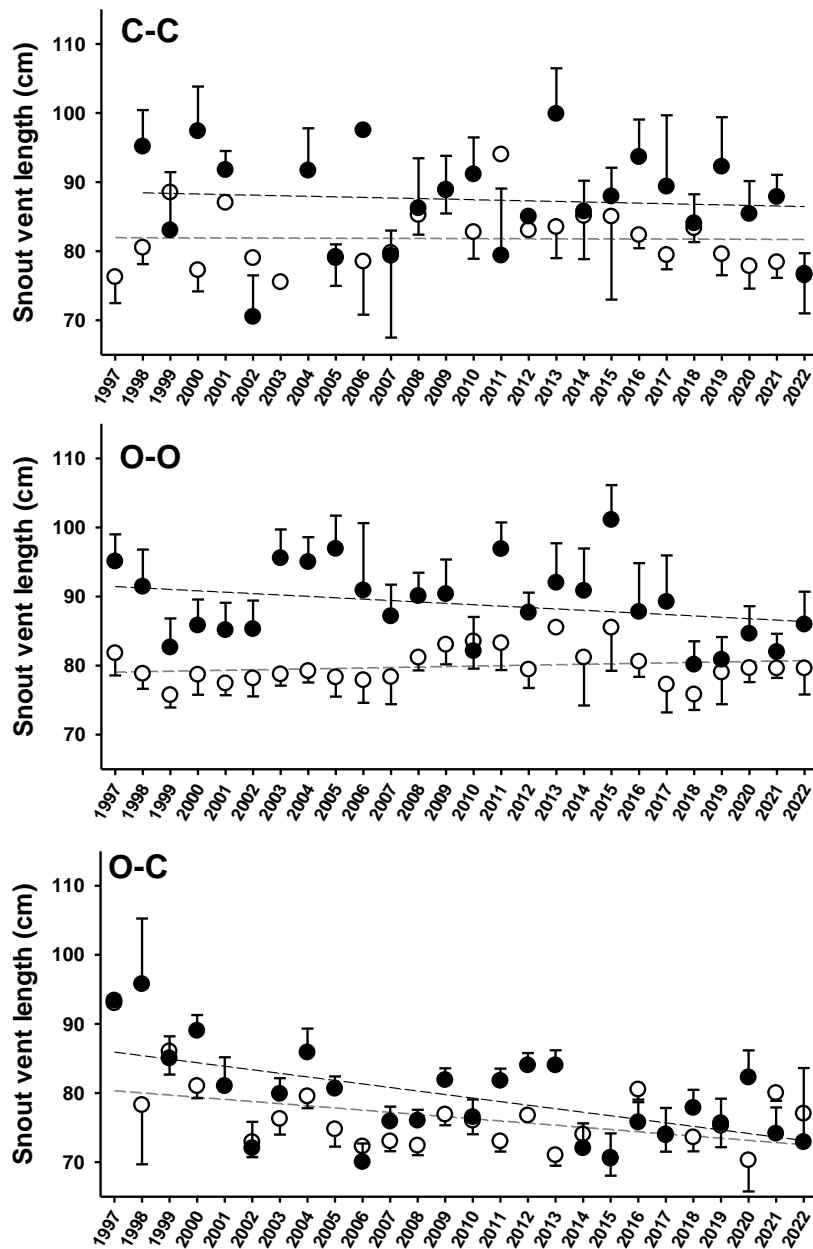


Figure S2. Mean adult body size (SVL±SE; grey circles stand for females, black circles for males) in *Zamenis longissimus* during 26 years in three forest plot categories.

Body condition

In *Hierophis viridiflavus*, model selection suggested significant effects of sex, years and an interaction body size*sex (Table S5). Mean body condition tended to increase more markedly in males than females while increasing in body size (Table S6). Mean body condition increased over time, especially after 2012 (Fig. S3).

Table S5. Backward model (Md) selection in *Hierophis viridiflavus* to test the effect of sex (Sx), plot category (Ct) and year (Yr) on mean body condition.

Md	Sx	Ct	Yr	SVL*Sx	SVL*Ct	SVL*Sx*Ct	df	dev	AIC
M1	1	1	1	1	1	1	36	34.3	-931.4
M2	1	1	1	1	1	0	34	34.4	-932.6
M3	1	1	1	1	0	0	32	34.4	-935.1
M4	1	1	1	0	0	0	31	35.4	-900.5
M5	1	1	0	1	0	0	7	40.3	-784.4
M6	1	0	1	1	0	0	30	34.6	-934.1
M7	1	0	1	0	0	0	29	35.5	-900.3
M8	0	0	1	0	0	0	28	43.5	-642.2

Table S6. Summary of the GLM outcomes using the selected model (M6 in Table S5).

Source	Estimate	Std Error	t	P
Intercept	-8.202	0.069	-119.195	< 2e-16
Ln SVL	2.986	0.015	199.797	< 2e-16
Sex male	-0.309	0.079	-3.891	0.000
Ln SVL* Sex male	0.116	0.020	5.958	0.000
1998	-0.023	0.048	-0.480	0.631
1999	0.134	0.043	3.105	0.002
2000	0.072	0.047	1.528	0.127
2001	0.068	0.055	1.250	0.212
2002	0.161	0.045	3.551	0.000
2003	0.073	0.043	1.718	0.086
2004	0.026	0.044	0.594	0.552
2005	0.064	0.040	1.597	0.110
2006	0.014	0.042	0.338	0.735
2007	0.014	0.041	0.350	0.726
2008	-0.003	0.039	-0.074	0.941
2009	0.003	0.040	0.063	0.950
2010	0.065	0.041	1.596	0.111
2011	0.078	0.044	1.795	0.073
2012	0.075	0.046	1.635	0.102
2013	0.103	0.042	2.433	0.015
2014	0.102	0.041	2.455	0.014
2015	0.167	0.041	4.098	0.000
2016	0.074	0.040	1.831	0.067
2017	0.193	0.045	4.249	0.000
2018	0.116	0.045	2.581	0.010
2019	0.186	0.044	4.189	0.000
2020	0.214	0.043	4.976	0.000
2021	0.183	0.041	4.488	0.000
2022	0.267	0.052	5.120	0.000

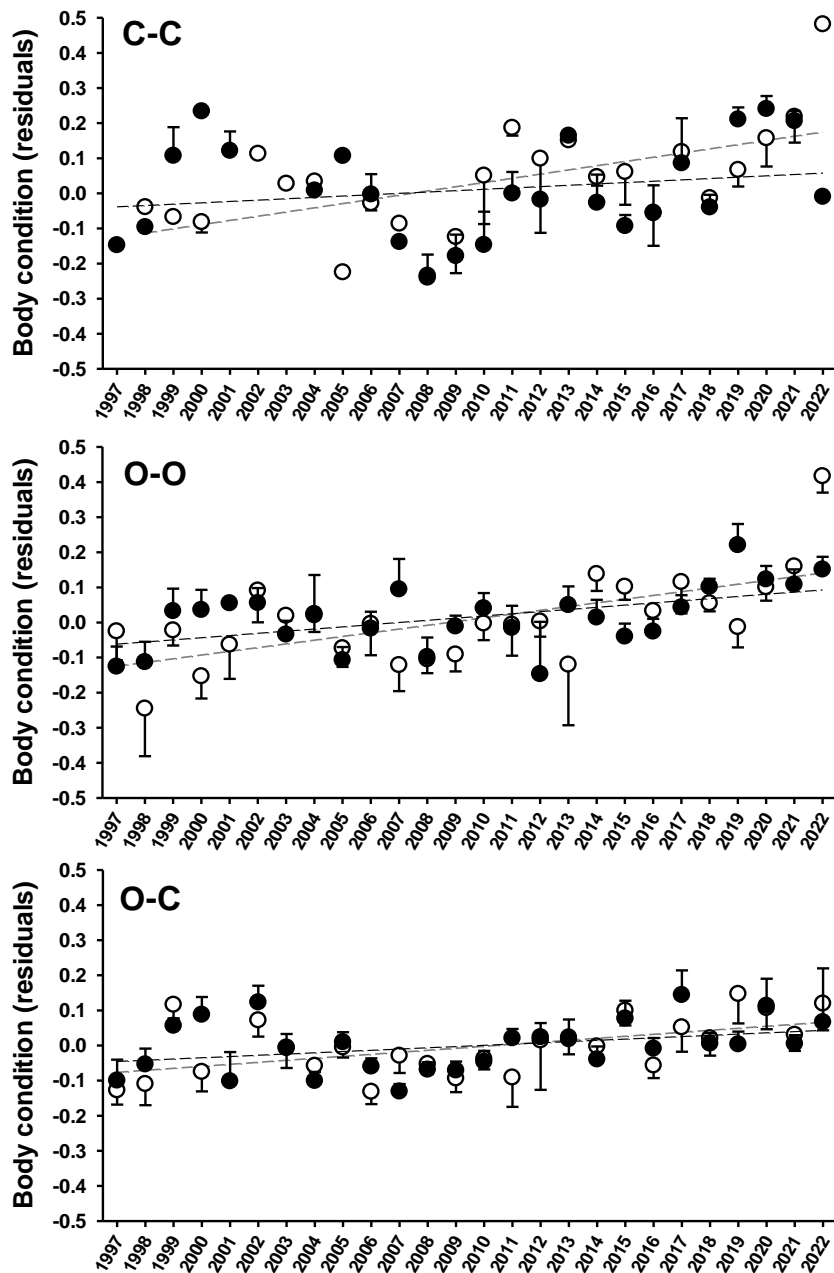


Figure S3. Mean body condition (residuals \pm SE; grey circles stand for females, black circles for males) in *Hierophis viridiflavus* during 26 years in three forest plot categories.

In *Zamenis longissimus* model selection suggested significant effects of sex, years, an interaction body size*sex and an interaction body size*plot category (Table S7). Mean body condition tended to increase more markedly in females than males while increasing in body size (Table S8). Mean body condition tended to be higher in O-O

plots. Mean body condition was relatively stable from 1997 to 2013 and increased after. An inspection of Fig. S4 suggested that the increase in body condition over time along with plot category effects were relatively weak, although significant.

Table S7. Backward model (Md) selection in *Zamenis longissimus* to test the effect of sex (Sx), plot category (Ct) and year (Yr) on mean body condition.

Md	Sx	Ct	Yr	SVL*Sx	SVL*Ct	SVL*Sx*Ct	df	dev	AIC
M1	1	1	1	1	1	1	36	54.7	-1648.5
M2	1	1	1	1	1	0	34	54.7	-1650.0
M3	1	1	1	1	0	0	32	55.1	-1641.3
M4	1	1	1	0	1	0	33	55.1	-1639.0
M5	1	1	0	1	1	0	9	59.7	-1516.0
M6	1	0	1	1	0	0	30	55.1	-1645.2
M7	0	1	1	0	1	0	32	56.7	-1579.2

Table S8. Summary of the GLM outcomes using the selected model (M2 in Table S7).

Source	Estimate	Std Error	t	P
Intercept	-7.016	0.073	-96.376	< 2e-16
Ln SVL	2.752	0.017	164.803	< 2e-16
Sex male	0.170	0.064	2.644	0.008
Ln SVL* Sex male	-0.056	0.016	-3.574	0.000
1998	-0.006	0.040	-0.162	0.871
1999	0.054	0.039	1.394	0.163
2000	0.012	0.037	0.314	0.754
2001	-0.063	0.041	-1.537	0.124
2002	0.051	0.039	1.313	0.189
2003	0.057	0.039	1.440	0.150
2004	-0.128	0.042	-3.041	0.002
2005	0.018	0.037	0.495	0.621
2006	-0.013	0.039	-0.332	0.740
2007	-0.009	0.036	-0.238	0.812
2008	-0.039	0.034	-1.148	0.251
2009	-0.052	0.036	-1.469	0.142
2010	-0.009	0.038	-0.237	0.813
2011	0.006	0.041	0.147	0.883
2012	-0.025	0.045	-0.554	0.580
2013	0.052	0.040	1.279	0.201
2014	0.099	0.037	2.696	0.007
2015	0.092	0.034	2.672	0.008
2016	0.046	0.033	1.412	0.158
2017	0.074	0.034	2.182	0.029
2018	0.091	0.034	2.692	0.007
2019	0.101	0.034	2.958	0.003
2020	0.075	0.034	2.213	0.027
2021	0.065	0.033	1.945	0.052
2022	0.036	0.035	1.038	0.299
Ln SVL*O-C	0.000	0.019	0.020	0.984
Ln SVL*O-O	0.060	0.020	2.927	0.003

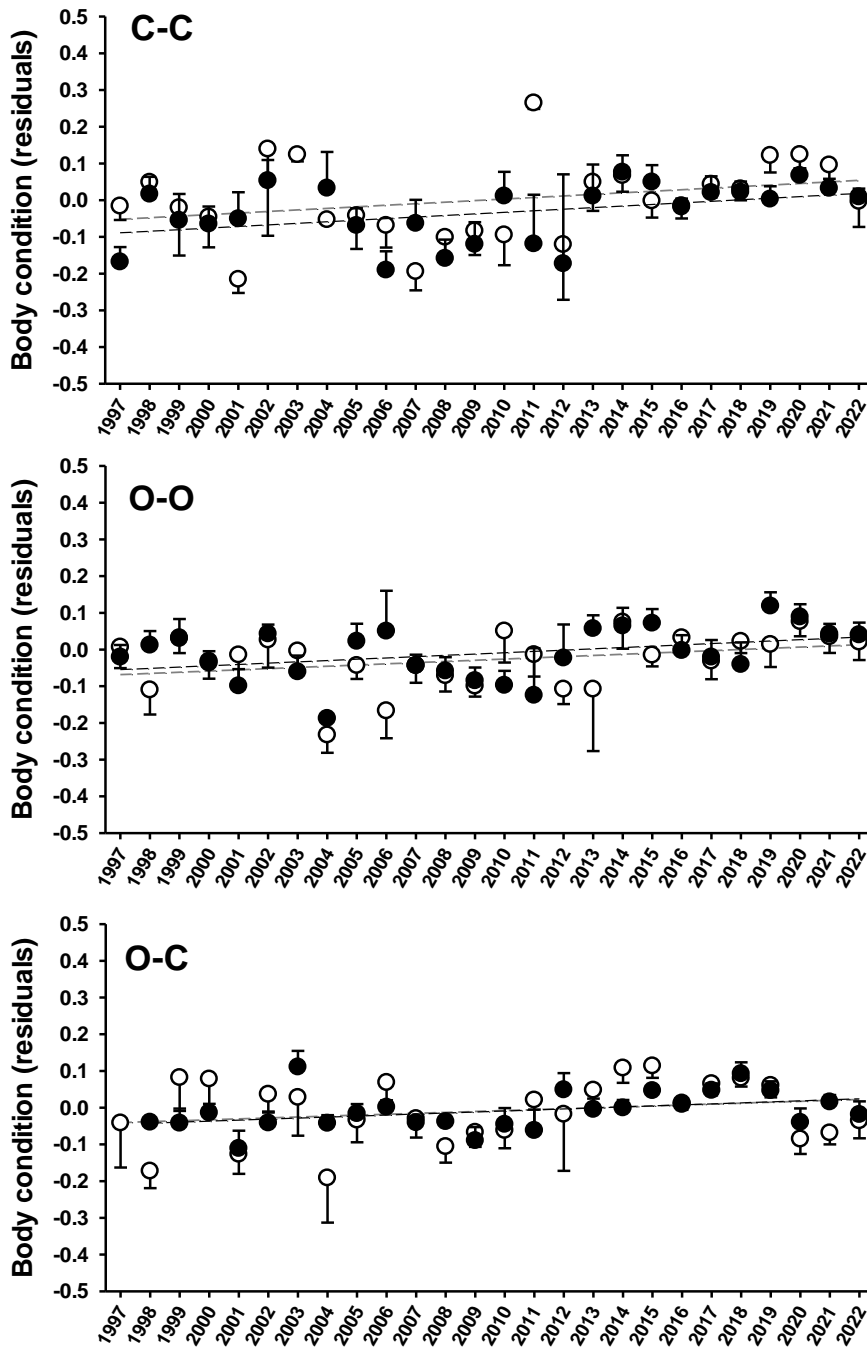


Figure S4. Mean body condition (residuals \pm SE; grey circles stand for females, black circles for males) in *Zamenis longissimus* during 26 years in three forest plot categories.

Discussion générale

Un bref rappel

La forêt de Chizé représente un laboratoire à ciel ouvert pour étudier l'influence d'une forte contrainte environnementale sur les organismes ectothermes : l'accès aux possibilités de thermoréguler au soleil ou au contact d'objets chauffés par le soleil (e.g. pierres, broussailles). Beaucoup de milieux forestiers sont en fermeture (Buckley, 2020; Sebek et al., 2015), ce qui risque d'altérer la thermorégulation des reptiles qui y sont hébergés. La fermeture du milieu forestier est un processus naturel qui n'est donc pas nécessairement le résultat d'activités anthropiques. Dans la RBI de Chizé, pour des raisons historiques d'exploitation du bois et sous l'effet d'évènements climatiques forts (tempêtes de la fin du siècle dernier) les changements d'habitats ont eu lieu dans un cadre quasi-expérimental. Nous avons exploré les conséquences de la fermeture du milieu sur deux espèces de serpents : la couleuvre verte et jaune, franchement thermophile, et la couleuvre d'Esculape qui est très discrète et qui tolère mieux les milieux ombragés. Trois questions centrales ont structuré le manuscrit, examinées grâce aux analyses démographiques et phénotypiques. Nous allons maintenant dans ce dernier chapitre résumer et discuter les résultats obtenus, les limites rencontrées, et proposer de futures pistes à explorer. Le rôle du statut de RBI comme garant du maintien de la biodiversité est ensuite discuté.

1) Quel est l'influence de la fermeture de l'habitat sur les effectifs de serpents en zone protégée ?

Principaux résultats

Dans la RBI de Chizé, la fermeture du milieu fut importante et rapide. Entre les années 2000 et 2021, la surface de la RBI occupée par les parcelles fermées est passée de 71% à 95%. Depuis 2021, ce pourcentage a dû augmenter, aucune perturbation notable (e.g. tempête, incendie) n'ayant eu lieu. Il se peut que les grandes sécheresses de 2022 et 2023 aient tempéré le développement de la canopée, mais ce paramètre n'a pas été mesuré. Il est important de noter que les abondances ont été estimées grâce au réseau de de plaques mis en place dans la RBI. Nous n'avons donc pas couvert toute la surface des parcelles traversées, et avons donc échantillonné qu'une petite partie de la forêt. Toutefois les résultats contrastés observés entre les catégories de parcelles sont éloquents.

Dans la catégorie des parcelles restées ouvertes (O-O), qui représente environ 21 ha, les populations de couleuvres verte et jaune sont restées à peu près stables au cours du suivi (environ 40 individus en moyenne).

Dans la catégorie des parcelles restées fermées (F-F), les effectifs ont toujours été extrêmement faibles. La population y est estimée à quelques individus par an depuis 2016 : difficile de maintenir une population viable sur le long terme avec aussi peu d'individus.

Le déclin est très important dans la catégorie des parcelles en fermeture marquée (O-F), c'est-à-dire dans les parcelles qui couvraient de vastes surfaces en 2000, près de 750ha (~28% de la future RBI), qui étaient favorables aux ectothermes héliophiles et qui donc hébergeaient vraisemblablement la majorité des reptiles il y a 23 ans. Le nombre estimé de serpents dans cette catégorie a chuté de plus de 75% depuis 2000 (notre jalon temporel pour cette étude, aucune perturbation marquante n'ayant eu lieu depuis) : l'abondance fluctuait entre 200 et 300 individus entre 1995 et 2000, puis entre 50 et 70 individus avant 2010, elle a baissé ensuite pour fluctuer entre 10 et 20 individus depuis 2017. Malgré un effort de prospection accru au cours du suivi, les couleuvres verte et jaune font de moins en moins partie des rencontres lors des prospections. La fermeture de la canopée et la disparition concomitante des habitats ouverts buissonnants ont provoqué la chute des populations de couleuvres verte et jaune de la RBI.

L'abondance des couleuvres d'Esculape est davantage fluctuante au cours du temps (des pics sont difficiles à expliquer, peut-être dus à des printemps pluvieux très favorables à ces serpents), tout en restant globalement assez stable. Dans la catégorie O-O, les effectifs sont relativement stables et proches de ceux de la couleuvre verte et jaune.

Dans la catégorie F-F, la couleuvre d'Esculape se porte nettement mieux que la couleuvre verte et jaune. Trois grandes fluctuations en cloche sont visibles de 2000 à 2014 (le sommet des cloches ayant eu lieu en 1999, 2006 et 2012 respectivement). Cependant, la fermeture du milieu a progressé dans la catégorie F-F, la couverture de

la canopée passant souvent de 71 à 100%. Cela pourrait expliquer la chute des effectifs, bien visible dans la dernière fluctuation allant de 2015 à 2021.

Dans la catégorie O-F, après une chute d'abondance à partir de 2002 (de plus de 200 individus à moins de 50) difficile à expliquer (augmentation du nombre de sangliers et de la prédation associée ? problèmes de reproduction ?), les valeurs sont relativement stables, voire en légère augmentation. Le pic de 2016 est lié à de bonnes conditions météo couplées à une effort de prospection intense, ce qui a permis de débusquer de nombreux nouveau-nés et juvéniles. Depuis 2019 il pourrait y avoir un tassement de l'abondance. Le niveau de fermeture a peut-être dépassé le seuil d'habitat optimal pour la couleuvre d'Esculape, annonçant la baisse observée en milieu fermée (F-F) depuis une dizaine d'années. Les prospections futures permettront de savoir s'il s'agit d'une simple fluctuation ou bel et bien d'un début de déclin.

Ainsi, nous constatons une forte influence du changement naturel de l'habitat (fermeture du milieu) sur les populations de ces deux espèces de serpents de la RBI, qui ont globalement chuté d'environ 60% (au minimum) depuis 2000. L'effet de l'habitat est très marqué chez l'espèce la plus thermophile (couleuvre verte et jaune), plus modéré chez l'espèce relativement thermoconforme (couleuvre d'Esculape), où l'on suspecte néanmoins les prémices d'un déclin.

Limites rencontrées

Avant 2003, les catégories F-F et O-F étaient faiblement équipées en plaques, le réseau de prospection n'était pas encore largement déployé. Les estimations manquent donc de robustesse sur cette période. Ce n'est plus le cas depuis 2003. Toutefois les

prospections sur le terrain étaient davantage fructueuses quand un tiers de la forêt était ouverte, les observations et les captures étaient alors faciles. Malheureusement cette aisance relative n'a pas été mesurée avec précision (e.g. temps exact de chaque prospection en minutes, compte tenu des arrêts à chaque capture pour inspecter le serpent, etc.). Le meilleur indice de la baisse de succès de capture est donné par la lecture simultanée des « plaques avec capture » en fonction du « nombre de plaques soulevées par an », l'indice chute d'environ 1% de succès avant 2000 à 0,2% après 2016 pour la couleuvre verte et jaune et d'environ 1,5% à 0,6% pour la couleuvre d'Esculape pour les mêmes périodes.

Un point faible inévitable pour un tel suivi est donc l'irrégularité de l'effort de recherche. Par exemple entre 1999 et 2002 aucun chercheur statutaire ayant un programme de suivi de reptiles n'était présent au CEBC (XB les organisait toutefois). Entre 2002 et 2004, de longues missions à l'étranger du seul chercheur statutaire ont perturbé les suivis. Cependant, l'effort de recherche s'est standardisé depuis 2014, de nombreux étudiants ont pu être encadrés pour participer aux suivis chaque année. Mais le point le plus important est qu'au début des suivis le sort de la forêt n'était pas du tout prévisible, ni les tempêtes de 1999 ni le classement en RBI ne pouvaient être placés sur un agenda. Les programmes du CEBC ont donc dû être adaptés à la volée tout en essayant d'anticiper les changements futurs, ce qui a été fait de façon finalement efficace mais non optimale. Avec le recul, la distribution du réseau de plaques aurait été avantageusement mieux distribuée entre les catégories de placettes à travers toute la réserve. Cela étant, les résultats principaux n'auraient probablement pas été très différents.

Une autre limite est que dans ce travail nous n'avons utilisé que la moitié des espèces présentes dans la RBI de Chizé (vipère aspic *Vipera aspis* et couleuvre helvétique *Natrix helvetica* ont été mises de côté). Ce choix se justifie avant tout pour des raisons d'ordre pratique. Afin d'avoir le temps de traiter les données de CMR, considérer deux espèces relativement opposées en termes d'écophysiologie mais relativement similaires sur de nombreux aspects (taille, dimorphisme sexuel, régime alimentaire) a été un choix prudent. C'est également pour ces deux espèces que le jeu de données était le mieux garni. Mais il est évident que l'ensemble des analyses présentées dans ce manuscrit ne demande qu'à être appliqué à la vipère aspic et à la couleuvre helvétique. Le jeu de données chez ces deux espèces, bien que moins important que celui des deux grandes couleuvres, reste intéressant avec plusieurs centaines d'individus marqués pour chaque espèce. En outre, les deux espèces de serpents écartées sont représentées de façon moins constante à travers la forêt, elles sont absentes de nombreuses zones étudiées. Dès lors il serait judicieux de réduire le nombre de variables dans la analyses pour avoir suffisamment d'individus par lot. Pour les paramètres démographiques, il est aussi possible de faire des regroupements, par exemple de rallonger les sessions secondaires à 1 mois au lieu de quinze jours pour l'analyse par robust design afin de limiter le nombre de cases vides.

De futures pistes

La suite logique pour compléter le travail présenté dans cette partie sera l'estimation des abondances annuelles de vipères aspic et de couleuvres helvétiques. Mais au-delà des abondances, pour les quatre espèces il serait très intéressant d'estimer les densités

(nombre d'individus en fonction de la surface) (Williams et al., 2002). Pour cela il est possible de se baser sur les domaines vitaux des espèces étudiées (les données de radio-tracking collectées pendant la thèse d'Hervé Lelièvre pourraient être utilisées ; ainsi que les cas d'individus avec suffisamment de recaptures [e.g., >10] étalées sur des années). Prendre en compte les densités et les domaines vitaux des serpents apportera un éclairage sur l'effet de la fermeture de la canopée. En effet les abondances que nous avons estimées ne tiennent pas compte de la façon dont les serpents utilisent l'espace, ce qui est une limite importante.

Par ailleurs, l'utilisation des modèles d'occurrence ('occupancy models' ; Gerber et al., 2009; Mackenzie et al., 2002; MacKenzie et al., 2003, 2009; Skelly et al., 2018) ou à mélange ('N-mixture models' ; Royle & Nichols, 2003) serait très utile pour mieux comprendre à quel point les espèces dépendent des microhabitats et des habitats forestiers (Martin et al., 2007; Ruiz-Gutiérrez et al., 2010). Il serait aussi possible d'évaluer la cooccurrence des espèces (Bailey et al., 2009) selon les catégories de fermeture, et de tester l'effet de la fragmentation (Gerber et al., 2012), particulièrement dans la catégorie O-O ou les deux parcelles dans cette catégorie sont cernées par la catégorie F-F. Le réseau de plaques est tout à fait adapté pour traiter ces questions. Chaque plaque est positionnée sur le terrain, les microhabitats (e.g. dans un rayon de 10m) et habitats (e.g. dans un rayon de 100m) peuvent être décrits au cours du temps. On s'attend à ce que des plaques fréquentées soient abandonnées si la frondaison qui les surplombe s'épaissit. Idem pour les plaques isolées du reste du réseau par ce processus de fermeture. Ce type d'analyses nous apporterait une lecture beaucoup plus fine de l'influence de la fermeture de la forêt sur les serpents, au niveau de la

plaque et non pas au niveau d'une catégorie de placettes. On passerait d'une lecture en dizaines ou centaines d'hectares (i.e. plus de 20000 m² pour la plus petite catégorie O-O) à quelques centaines de mètres carrés, une augmentation de précision considérable et écologiquement pertinente.

De façon spéculative, si une gestion forestière était permise, même de façon limitée, il serait possible de mettre des plaques dans des zones fermées (F), puis de les aménager en zones ouvertes (O), tout en conservant des zones témoins dans les différentes catégories. Ainsi, aux trois catégories (O-O, C-C et O-F) se rajouterait alors la catégorie F-O, à l'instar d'une étude faite dans une forêt périurbaine du Mans et qui a démontré l'efficacité de cette approche expérimentale pour favoriser des cortèges d'espèces dont les serpents forestiers (Bonnet et al., 2016).

Dans le futur, pour comprendre les fluctuations d'abondance dans la forêt de Chizé et dans d'autres massifs forestiers il est important d'étudier l'influence des sangliers sur les serpents. Ces ongulés peuvent avoir un impact très élevée (Schley and Roper 2003, Barrios-Garcia and Ballari 2012, Ballouard et al. 2021) et même conduire à la disparition de populations (Graitson et al. 2018). Les sangliers consomment les reptiles, leurs proies et détruisent les refuges (Barrios-Garcia and Ballari 2012, Ballouard et al. 2021). Le sol de onze petites pelouses disséminées dans la RBI est souvent retourné par les sangliers, les boutis couvrant parfois plus de 50% de la surface. Ces pelouses ont été progressivement suivies et sont toutes équipées en plaques depuis 2022. Les modèles d'occurrence seraient utiles pour tester l'effet de la surpopulation de sangliers sur la probabilité d'occurrence des serpents. Il est probable que la fermeture du milieu et l'impact des sangliers agissent en synergie, les sangliers

se rabattant dans les habitats ouverts pour trouver leur nourriture, plus favorables comme le montrent des relevés préliminaires de la présence des sangliers qui se concentrent sur les zones les plus favorables aux serpents (projet en cours).

La fermeture du milieu est un paramètre écologique qui peut modifier certains aspects évolutifs dans les populations hébergées (Legrand et al., 2017). La chute des populations de serpents dans la RBI suite à la fermeture du milieu, est susceptible de créer un vortex d'extinction locale (Legrand et al., 2017). En effet une dérive génétique plus forte, une sélection naturelle moins intense et la fixation d'allèles modérément délétères risquent d'amplifier le déclin, provoquant une boucle de rétroaction négative. Cela incite à tester la diversité génétique des populations de serpents au cours du temps. Les échantillons de sang conservés au CEBC pourraient être alors utilisés.

Est-ce qu'une différenciation génétique des populations de serpents de la RBI a pu, ou pourrait, avoir eu lieu du fait de la fragmentation et de l'isolement des parcelles favorables et de la destruction des milieux bocagers environnants (Haag et al., 2010; Keyghobadi, 2007) ? S'est-il écoulé assez de temps pour que la fragmentation et l'isolement aient pu influencer la diversité génétique des serpents de la RBI ? Ces questions méritent d'être explorées ; la période temporelle pouvant parfois dépasser le siècle avant de constater des effets sur la structure génétique d'une population (Benedick et al., 2007). En pratique, les rares individus qui passent d'une zone à l'autre et le caractère dispersant des nouveau-nés incite à penser qu'il n'y a pas de structuration génétique spatiale des populations de serpents dans la RBI de Chizé, mais il s'agit d'une simple hypothèse. En revanche la chute drastique des populations

dans la forêt et dans l'ensemble de la région suggère qu'un appauvrissement génétique global est possible. A nouveau, l'utilisation des nombreux échantillons (plusieurs centaines) collectés dans la forêt et dans de nombreuses zones de la région qui sont stockés au CEBC depuis plus de 25 ans pourrait être intéressante.

Cette partie de la discussion correspondante au chapitre 1 laisse place à de nombreuses questions et analyses potentielles. Nous allons maintenant aborder une discussion sur les mécanismes sous-jacents au déclin des populations, en fonction du sexe, de l'âge, et de l'habitat.

2) Quels sont les mécanismes démographiques qui sous-tendent le sort des populations affectées par des modifications naturelles de l'habitat ?

Principaux résultats

Les analyses présentées dans le chapitre 2 ont permis d'estimer les probabilités de recapture, les proportions de classe d'âge à la première capture (un indice de la structure de population), les probabilités de survie et de transition d'un âge à un autre (nous utilisons le terme classe d'âge pour distinguer les nouveau-nés, des juvéniles et des adultes, et emploierons le terme âge pour simplifier).

Les résultats ne montrent pas d'effet de la catégorie d'habitat ou du sexe sur les probabilités de passer d'un âge à un autre (transition entre états). Il n'en va pas de même pour les survies, qui présentent de grosses différences selon les espèces, l'âge et la catégorie d'habitat.

Les taux de survie des juvéniles et des adultes de couleuvres verte et jaune sont similaires entre habitats, avec une valeur d'environ 0,7 pour un pas de temps de 5 mois - intervalle de référence utilisé dans les analyses (cela fait une survie annuelle d'environ 0.43), (voir l'annexe 3a page 292 pour des exemples de survies annuelles de serpents). Ces valeurs couvrent l'essentiel de la période active et sont dans la gamme de celles observées chez d'autres espèces de serpents (King et al., 2018). Des juvéniles et les adultes pourraient donc survivre sur le moyen terme. Dans les catégories O-O et O-F, la survie des nouveau-nés est estimée à 0,6 pour 5 mois, valeur qui semble raisonnable pour assurer le maintien de la population (mais des simulations sont nécessaires pour évaluer cette assertion). En revanche, la survie des nouveau-nés est

nulle dans la catégorie F-F. Sans lumière, sans broussailles, à l'ombre des grands arbres, les nouveau-nés de couleuvres verte et jaune n'ont pas d'avenir.

La survie qui est estimée est dite apparente, car les animaux ne sont pas trouvés morts dans la nature (ou le sont rarement). Toutefois, le suivi CMR suggère que la dispersion des individus de la RBI est faible (les biais dus à l'émigration permanente sont donc *a priori* faibles), et la survie apparente devrait probablement être proche de la survie réelle. Elle reflète dans notre cas la qualité de l'habitat en termes de besoins écologiques et physiologiques propres à la couleuvre verte et jaune : les zones fermées semblent être très défavorables pour les nouveau-nés.

Chez la couleuvre d'Esculape, de façon analogue à la couleuvre verte et jaune, la survie des juvéniles n'est pas distincte de celle des adultes.

Elle oscille entre 0,8 et 0,9, avec une valeur légèrement plus forte dans la catégorie O-F.

Mais contrairement à la couleuvre verte et jaune, les nouveau-nés de la catégorie F-F ne souffrent pas d'un taux de survie nul. La catégorie O-F semble la plus favorable pour les nouveau-nés. La survie des nouveau-nés semble donc être un paramètre clef qui détermine le devenir différentiel des populations de deux espèces de couleuvres dans la RBI. Cette différence est très probablement associée à des particularités ontogéniques du régime alimentaire : les nouveau-nés de couleuvre verte et jaune se nourrissent principalement de jeunes lézards (Lelièvre et al. 2012 ; données non-publiées). Or, dans la catégorie F-F les populations de lézards ont fortement décliné (com. Pers. O. Lourdais). La couleuvre d'Esculape a un régime alimentaire largement basé sur les micromammifères quel que soit l'âge, les

nouveau-nés de serpents consomment des nouveau-nés des espèces proies (Lelièvre et al. 2012 ; données non-publiées). Or les micromammifères sont présents et se reproduisent dans toutes les catégories de parcelles. Les couleuvreaux d'Esculape ne sont donc probablement pas exposés à la famine lorsque le milieu se ferme, contrairement à ceux de la couleuvre verte et jaune.

Limites rencontrées

Sans le réseau de plaques, un suivi de population de serpents dans la RBI serait très peu fructueux. Malgré le millier de plaques disposées dans la forêt (en cumulant le réseau de transects utilisé dans les analyses avec d'autres transects), il reste difficile d'obtenir des effectifs importants dans chaque classe d'âge (ou de taille) et pour chaque sexe dans chacune des catégories d'habitats et pour chaque année. Les adultes sont les mieux représentés dans le jeu de données et ne posent pas de difficulté particulière afin d'estimer leur survie à l'aide de modèles CMR. Les juvéniles le sont également, mais moins. En revanche, les nouveau-nés sont les moins bien représentés. Nous avons toutefois des effectifs suffisants pour faire des estimations de survie, mais il est certain que des effectifs rehaussés dans cette classe d'âge apporteraient de la robustesse et de la précision aux estimations des paramètres démographiques.

Nous pourrions aussi effectuer des tests de fermeture (CloseTest ; Stanley and Burnham 1999) afin de tester si les populations sont démographiquement fermées lors des sessions d'échantillonnage utilisées dans les modèles. Selon les résultats de ces tests il serait peut-être possible de rallonger la session printanière (qui incluait avril, mai et juin dans notre analyse). Mais conserver la session printanière assez courte (e.g.,

mi-avril à mi-juin) respecterait peut-être davantage les conditions de populations fermées utilisées dans les modèles de CMR multi-états, au bénéfice de la robustesse de l'estimation des paramètres. Il existe donc un compromis entre l'incorporation exhaustive des observations collectées au cours du temps et les conditions d'utilisation des modèles de CMR. Les tests de fermeture aideraient alors à déterminer la meilleure option. Le test de qualité d'ajustement (« goodness-of-fit » ; Choquet et al. 2005) devra dans tous les cas être respecté, il l'était dans nos analyses. Ainsi, malgré le grand nombre de serpents capturés, marqués et recapturés, nos résultats sont limités par les tailles d'échantillons – ce qui est classique dès que les questions posées incluent des facteurs et leurs interactions. Dans notre étude, trois âges, deux sexes et trois catégories de parcelles au cours des années multiplient les combinaisons possibles. C'est pourquoi nous avons choisi des options particulières, celles qui nous semblent les plus pertinentes pour viser les effets de la fermeture de la canopée.

De futures pistes

Lors des analyses, les survies estimées ont été maintenues constantes entre les années afin de pallier les difficultés des modèles pour estimer chaque paramètre, compte tenu de l'âge, du sexe et de l'habitat. Multiplier les lots (3 lots d'âge x 3 catégories d'habitat x 2 sexe x 27 années) aurait fini par trop réduire les effectifs par cellule au détriment de la robustesse des estimations de paramètres.

Il est cependant intéressant d'examiner comment les paramètres démographiques changent au fil des années. Est-ce que les paramètres évoluent progressivement ou

bien par paliers ? Existe-t-il une tendance temporelle ? Si oui est-elle identique pour chaque paramètre ? Pour répondre à ces questions, il est nécessaire d'estimer les survies en fonction des années. Deux approches sont possibles. La première mise sur la réduction du nombre d'états (classes d'âge) et de groupes (sexe et habitat) dans les modèles de CMR multi-états. En procédant ainsi, les estimations par années pourraient rester robustes. Ce type d'analyses devrait être réalisé dans le futur. La deuxième approche plus complexe pourrait prendre le problème par étapes. Une option serait de se concentrer sur la catégorie O-F puisqu'elle concerne les changements d'habitats les plus marqués. Cette catégorie implique plusieurs scénarios de fermeture graduelle : (O) vers (F), (O) vers (I), et (I) vers (F). Il serait par exemple intéressant d'estimer la survie des nouveau-nés dans les habitats qui étaient (O) en 2000 et qui sont devenus (I) en 2021. Cela est possible grâce au site nommé Chêne Péret où le réseau de plaques est important depuis longtemps et où les données sont assez nombreuses. Nous garderions constante la survie entre années sur cette première phase - (O) vers (I) - donnant lieu à une valeur de survie estimée avec robustesse. La fermeture avançant à grand pas (comme le premier chapitre le montre), ces parcelles (I) finiront par devenir (F), probablement d'ici 2030. A l'instar de la première phase (O) vers (I), nous garderions constante la survie entre années sur cette deuxième phase - (I) vers (F) - donnant lieu à une valeur de survie sur cette deuxième étape de fermeture. Nous nous attendons à ce que la survie de la deuxième phase soit inférieure à la première. La survie étant constante dans chaque phase, nous devrions pouvoir estimer la survie en fonction de l'âge et du sexe. Ces deux approches pourraient permettre d'affiner notre compréhension des mécanismes

démographiques sous-jacents au déclin des populations grâce aux survie temporelles à travers des processus de fermeture plus fins que ceux que nous avons utilisés.

Pour aller plus loin, nous pourrions intégrer d'autres données qui sont disponibles. Les analyses ont fourni des estimations de survie pour chaque classe d'âge. En connaissant le taux de fécondité des femelles (nombre de nouveau-nés viables qui se rajoutent à la population par unité de temps), et compte tenu des estimations de survies obtenues via les modèles de CMR multi-états, nous serions en mesure de faire des matrices de Leslie. Ceci permettrait de modéliser la dynamique des populations et d'estimer la sensibilité du taux de croissance aux variations des paramètres démographiques (analyse prospective), mais également d'estimer la contribution des paramètres démographiques aux variations passées du taux de croissance (analyse rétrospective, sensu Caswell 2001). Par ailleurs nous avons les données pour estimer l'âge à maturité et les probabilités pour y arriver, ainsi que celles qui lient taille corporelle et fécondité chez les femelles et enfin celles qui permettent d'estimer la variation des taux de croissance au cours de la vie. Cela permettrait de tester divers scénarios en modulant les paramètres de la matrice de Leslie selon les catégories d'habitats et les espèces.

Enfin, connaître l'âge exact des individus serait précieux pour estimer les paramètres démographiques de manière plus fine. Cela est possible pour les individus recapturés ayant été marqués au cours de leur première année de vie (il s'agit cependant d'une minorité d'individus). Si l'on souhaite faire des analyses en se basant sur l'âge absolu (et non relatif à une classe de taille) il faudrait garder un grand nombre de femelles reproductrices sur le point de pondre ou de mettre-bas, afin de marquer

leurs nouveau-nés (la technique de marquage n'impactant pas leur survie). Nous le faisons à l'occasion. Le faire de façon systématique permettrait d'avoir suffisamment d'animaux recapturés d'âge connu.

Les deux premiers chapitres nous ayant renseigné sur l'impact de la fermeture au niveau démographique, qu'en est-il des caractères phénotypiques ?

3) Les traits phénotypiques ont-ils été influencés par les modifications de l'habitat ?

Principaux résultats

Les analyses présentées dans le chapitre trois signalent d'importants changements phénotypiques au cours du temps, avec des différences entre catégories d'habitats (O-O, F-F et O-F). La taille moyenne des serpents a diminué au cours du temps, de façon très prononcée chez la couleuvre verte et jaune. Dans les parcelles qui ont le plus évolué (O-F), la diminution moyenne de la taille est considérable, les mâles des deux espèces ont globalement perdu 10cm, les femelles de couleuvres verte et jaune environ 7 cm. En milieu resté ouvert (O-O) les baisses bien que marquées sont moins fortes, environ 4 à 5 cm de réduction de taille. En milieu toujours fermé (F-F) les données moins robustes indiquent cependant de fortes baisses comprises entre 3 et 10 cm environ. Il s'agit d'un résultat original, quelque peu attendu dans sa direction, mais surprenant dans sa magnitude. Une dégradation des conditions environnementales aurait entraîné une dégradation concomitante d'un trait phénotypique majeur. La

fermeture de la canopée aurait entraîné une baisse de l'apport en ressources alimentaires bridant la croissance et/ou la survie.

Sous ce scénario la condition corporelle moyenne aurait aussi dû décliner. Mais de façon surprenante c'est le patron inverse qui est observé : la condition corporelle moyenne des serpents a augmenté au cours du suivi. A première vue ce résultat est paradoxal par rapport à ce qui a été obtenu avec la taille corporelle. Il indique que les mécanismes qui déterminent la taille moyenne des individus dans une population sont au moins en partie différents de ceux qui déterminent la condition corporelle moyenne. Il faut envisager une déconnexion au moins partielle entre ces deux traits d'histoire de vie. Nous apportons ci-dessous des hypothèses complémentaires à celles envisagées dans l'article associé au chapitre trois. Le conflit apparent entre la réduction de la taille et la hausse de la condition corporelle nous amène à envisager de multiple scénarios.

Sur le plan physiologique, l'abondance de ressources devrait favoriser à la fois la croissance staturale et la constitution de réserves corporelles, même si ces deux traits sont en concurrence (ce qui est alloué dans une direction ne peut pas l'être dans une autre). En effet, la condition corporelle des serpents est principalement liée à leur masse musculaire et non pas au développement des corps gras contrairement à ce qui est régulièrement affirmé dans la littérature (X Bonnet, com. pers). Mais le compromis entre croissance et réserves corporelles n'est pas aussi simple que ce qui est souvent imaginé. Un serpent qui bénéficie d'une nourriture abondante pourra investir prioritairement dans la croissance, surtout s'il s'agit d'un immature, nettement moins chez un adulte. Les ressources qui bénéficient à l'augmentation de taille participent

au développement de la musculature locomotrice, des viscères et pour l'excès au stockage de réserves diverses (notamment les réserves lipidiques). En fait, la masse musculaire et le foie sont aussi des réserves potentielles dont la contribution à la masse totale est très supérieure à celle des corps gras. Les tissus non-gras jouent un rôle prépondérant dans le calcul de la condition corporelle. Inversement une faible disponibilité alimentaire bride la croissance staturale et le développement des réserves (muscles locomoteurs, foie, etc.). Globalement, malgré l'existence d'un compromis (régulation) dans l'allocation des ressources, et malgré des différences entre les sexes qui se conjuguent à des changements ontogéniques des proportions corporelles, la taille et la condition corporelle ont tendance à répondre de conserve face à la disponibilité alimentaire. Autrement dit un individu ne s'allongera pas beaucoup au détriment de sa composition corporelle ; au-delà d'un seuil il cessera simplement de croître. Réciproquement, il ne stockera pas des quantités disproportionnées de graisse (l'obésité n'est pas documentée en condition naturelle chez les serpents). Le fait que les réserves et les ressources issues des proies soient prioritairement investies dans la croissance chez les jeunes (un immature s'allonge plutôt qu'il ne grossit), puis de façon différente entre les sexes à partir de la maturité (e.g. les femelles adultes investissent dans la vitellogenèse plutôt que dans la croissance) (Madsen & Shine, 2002) ne changent pas l'influence positive globale de la disponibilité alimentaire. Le compromis physiologique entre croissance et stockage de réserves ne peut donc pas expliquer nos résultats.

Le découplage que nous avons observé pourrait s'expliquer par l'action de facteurs démographiques. Par exemple, une diminution de la survie adulte pourrait

progressivement amputer les populations des individus les plus vieux et les plus grands, entraînant une baisse de la taille moyenne sans qu'il ne soit nécessaire de faire intervenir la condition corporelle. Les baisses de survie prononcées dans les parcelles en fermeture s'accordent avec cette hypothèse. De même la comparaison entre les deux espèces de serpents suggère que celle qui est la plus thermophile a connu les variations phénotypiques moyennes les plus marquées. La baisse de taille touche les deux sexes, les trois catégories d'habitats et est très forte chez la couleuvre verte et jaune, elle est plus modérée chez la couleuvre d'Esculape et épargne les femelles. Réciproquement l'augmentation de la condition corporelle est peu marquée chez cette espèce comparée à la couleuvre verte et jaune.

Dans tous les cas l'augmentation de la condition corporelle au cours du temps reste surprenante. Diverses hypothèses peuvent être proposées. A) Une baisse des effectifs aurait atténué la compétition interspécifique et interindividuelle pour l'accès aux proies. Cette hypothèse pourra être partiellement testée en analysant les proportions d'individus observés avec une proie récente dans l'estomac, un indice du succès de recherche alimentaire qu'il sera possible de confronter à des données de densités de serpents. B) Une réduction de l'effort de reproduction face à la dégradation des conditions limiterait la consommation des réserves corporelles. Les femelles s'engageant moins souvent dans la vitellogenèse ou diminuant leur fécondité. La réduction du nombre de femelles reproductrices pourrait diminuer l'effort de recherche de partenaires de la part des mâles qui sont stimulés par les pistes phéromonales laissées par les femelles reproductrices en cours de leurs déplacements (Shine, 2003). L'analyse des proportions annuelles de femelles reproductrices et de la

fécondité en fonction de la taille permettrait de répondre en partie à cette question. C) Les proies sont davantage accessibles pour les adultes. L'augmentation du nombre de plaques simplifie la recherche alimentaire pour les serpents. En effet les micromammifères utilisent intensément les plaques pour nicher (presque 100% des plaques abritent des nids au printemps), ils y sont abrités de la pluie et de leurs principaux prédateurs les oiseaux, les petits carnivores (renards et martres principalement) et les sangliers. Peut-être que les serpents ont appris à y chasser ? Cette hypothèse est délicate à tester sur le terrain. D) Les populations des espèces proies augmentent au cours du temps. Nous pourrions utiliser nos fiches de terrain sur lesquelles sont reportées la présence et le nombre de proies observées lors des transects. Des sessions de comptages ont lieu depuis quelques années dans quelques parcelles (programmes rapaces), il sera possible de comparer les informations. E) Au fil des décennies une sélection en faveur des individus les plus capables de résister à la dégradation des conditions de l'environnement aurait favorisé ceux les plus capables de stocker des réserves corporelles, leur procurant un avantage pour affronter la fermeture de la canopée et les périodes critiques comme les sécheresses estivales dont la fréquence et l'intensité augmentent. Ces hypothèses ne sont pas exclusives mais elles restent spéculatives à ce stade.

Limites rencontrées

La principale limite de cette partie de l'étude est de ne pas avoir assez de recaptures pour de nombreux individus ce qui a justifié l'utilisation d'une seule donnée par individu. Il est regrettable de ne pas avoir pu prendre en compte les nombreuses

recaptures. Avec une forte proportion d'individus recapturés de nombreuses fois nous aurions pu introduire un effet aléatoire sur l'individu et prendre en compte la variance associée ainsi que le fait qu'un serpent peut avoir été présent durant des années dans notre jeu de données. Une autre limite importante dans nos analyses est que nous n'avons pas séparé les individus avec une proie récente dans l'estomac des autres, ni pris en compte la masse des follicules chez les femelles gravides. La masse corporelle (et donc la condition corporelle) mêle donc les tissus somatiques avec les proies ou les follicules (ou les œufs), ce qui injecte de l'imprécision. Toutefois, il est possible de considérer que les proies consommées et les follicules en croissance sont des indicateurs trophiques situés respectivement en amont et en aval des voies d'assimilation et d'allocation des ressources.

De futures pistes

En étendant les analyses sur la vipère aspic et la couleuvre à collier, il sera possible de voir si la diminution de taille et la hausse de condition corporelle est générale ou limitée à deux espèces. Certaines hypothèses proposées dans le paragraphe précédent pourront également être testées. De même, il sera important d'analyser les données obtenues chez les juvéniles. En particulier pour calculer les taux de croissance corporelle à l'aide des recaptures et des individus d'âge connu (ceux marqués peu après la naissance). Les patrons changent-ils en fonction des milieux et du temps ? Les variations de la condition corporelle pourront également être explorées sur ces mêmes individus. Cette approche à l'échelle de l'individu complètera l'approche à l'échelle de la population.

Une piste intéressante serait de regarder l'aspect spatial de la variation de taille et de condition corporelle en utilisant les positions géographiques des plaques par exemple dans un modèle additif généralisé incluant un terme spatialisé.

Liens entre les trois questions

Le lien entre les chapitres 1 et 2 est assez facile à établir : les paramètres démographiques éclairent effectivement sur les mécanismes et les causes du déclin des serpents dans une forêt qui se ferme de façon prononcée. En revanche, si la partie des résultats présentés dans chapitre 3 au sujet de la réduction de la taille s'accordent bien à l'hypothèse d'une dégradation des conditions environnementales pour les serpents, ceux qui concernent la condition corporelle sont paradoxaux et plus difficiles à interpréter.

Dans la perspective où les pistes futures exposées ci-dessus seront explorées, nous aurons des informations avec lesquelles il sera possible de mieux prendre en compte les données phénotypiques et démographiques. Nous pourrions alors les confronter aux données environnementales spatialement plus précises, par exemple à l'issue des analyses d'occupation de sites, puis traiter des questions comme celles proposées dans les cinq exemples ci-dessous.

- Dans la catégorie O-O, où l'habitat est resté ouvert depuis le début de l'étude, la compétition pour les microhabitats ne devrait pas avoir augmenté au cours du temps. Les analyses concernant l'émigration temporaire (γ'' , émigration temporaire; γ' , immigration temporaire) du chapitre 1 montrent que dans cette catégorie

d'habitat, les couleuvres verte et jaune après une émigration temporaire, n'ont pas eu tendance à revenir plus souvent sous les plaques de cette catégorie de parcelles au cours du suivi. La condition corporelle devrait rester plus élevée que dans le milieu où les microhabitats favorables disparaissent (O-F) ce qui augmente la compétition pour la nourriture. Le même raisonnement pourrait s'appliquer pour les taux de croissance corporelle, en particulier chez les nouveau-nés de couleuvre verte jaune.

- La catégorie toujours fermée (F-F) est globalement défavorable aux couleuvres verte et jaune. Très peu d'individus y sont échantillonnés et les nouveau-nés ne survivent pas (ou ne restent pas), la compétition intraspécifique devrait y être faible. Dans cette catégorie il se peut que seuls les individus les plus corpulents puissent survivre. Il faudrait utiliser la condition corporelle comme prédicteur de la survie dans les analyses.
- Nous avons vu dans le chapitre 3 que l'augmentation de la condition corporelle des couleuvres verte et jaune au cours du suivi est moins prononcée dans la catégorie O-F que dans les catégories O-O et F-F. Par ailleurs, les analyses du chapitre 1 ont montré que les couleuvres verte et jaune de la catégorie O-F revenaient plus souvent sous les plaques (après une émigration temporaire). Celles-ci sont probablement devenues de plus en plus favorables aux couleuvres verte et jaune à mesure que l'habitat se fermait, les autres options de thermorégulation disparaissant progressivement (e.g. buissons bien exposés). L'augmentation de la compétition inter et intraspécifique pour l'accès aux microhabitats favorables a pu encourager les individus à se rabattre davantage vers les plaques au cours du suivi.

Une forte compétition inter ou intra spécifique pourrait expliquer la hausse plus modeste de la condition corporelle dans l'habitat O-F, comparé aux catégories O-O et F-F (milieu F-F où ne seraient retrouvés à terme seulement les serpents plus corpulents, car plus résistants).

- Chez la couleuvre d'Esculape (Fig. 9 page 222) la condition corporelle a augmenté au cours du temps, bien que modestement. En habitat O-O, les individus ont tendance à revenir plus souvent sous les plaques, tandis que la condition corporelle augmente. Nous pensons que la fermeture des parcelles adjacentes est trop forte, même pour cette espèce qui s'accommode relativement bien des zones ombragées. Il est probable que ces zones qui encerclent presque totalement les deux parcelles ouvertes soit de moins en moins profitables, d'où un retour plus important sous les plaques de la catégorie O-O, devenues une option de thermorégulation plus attractive que les zones alentours au sol nu et froid.
- Dans la catégorie O-F, la fermeture de l'habitat semble moins contraignante. Les individus ont à leur disposition des microhabitats de plus en plus fermés mais avec des peuplements forestiers assez jeunes qui sont favorables à la couleuvre d'Esculape. Les individus ne devraient pas subir une forte compétition intraspécifique ni être fortement motivés pour retourner fréquemment sous les plaques comme le suggèrent les analyses portant sur l'émigration temporaire.

Les résultats présentés au travers des trois chapitres apportent des connaissances nouvelles sur les relations entre l'écologie, la démographie et le phénotype des serpents forestiers, un domaine qui est très peu connu de façon générale chez ces

animaux. Il existe des études spécifiques sur l'activité, la thermorégulation ou la reproduction des serpents en milieu forestier (Fitzgerald et al., 2003; Marques, 1996; Tanaka, 2007), ainsi que sur les communautés de serpents forestiers (Moura et al., 2017). Mais à notre connaissance aucune étude n'a exploré l'impact démographique et phénotypique de la perte d'hétérogénéité thermique dans le paysage, qui dans notre cas est causée par la fermeture progressive du milieu avec la croissance naturelle de la canopée. Ce processus est presque universel dans les forêts, il concerne désormais de nombreuses réserves puisque l'exploitation du bois tend à y être proscrite. Maintenir les landes et les pelouses ouvertes grâce au débroussaillage dans des zones protégées est une pratique courante en écologie de la conservation (Littlewood et al., 2006), l'équivalent pour les forêts protégées à l'aide de tronçonneuses est beaucoup moins répandu (Buckley, 2020), peut-être parce que les broussailles ne sont pas perçues comme le sont les arbres (vision négative *versus* positive). Pourtant, l'hétérogénéité thermique - et donc hydrique - offre aux ectothermes des options pour sélectionner leur température corporelle et l'humidité ambiante en faisant la navette entre les microhabitats (Goller et al., 2014; Rozen-Rechels et al., 2021) ; elle favorise aussi le maintien de nombreux cortèges d'organismes. C'est pourquoi nos résultats centrés sur les serpents ont une portée globale en biologie de la conservation. Nous exposons ci-dessous la contribution du manuscrit en écologie appliquée en mettant l'accent sur des actions concrètes.



Figure 9. Une couleuvre d'Esculape adulte, une espèce à l'aise dans les arbres.

La RBI est-elle au service de la biodiversité ?

Retour sur les objectifs du décret officiel de la RBI de la Sylve d'Argenson

Le décret officiel de création de la RBI de la Sylve d'Argenson (#DEVN0650590A) considère que le statut de protection le plus strict est approprié pour la préservation voire l'augmentation de la biodiversité grâce à au processus d'évolution libre des peuplements : « *L'objectif de la réserve biologique intégrale de la Sylve d'Argenson est la libre expression des processus d'évolution naturelle des écosystèmes, à des fins d'accroissement et de préservation de la diversité biologique, ainsi que d'amélioration des connaissances scientifiques.* » (Article 2 du décret DEVN0650590A).

Du fait de la piètre qualité du sol, la croissance des arbres de la RBI est assez lente, les arbres gardent un faible diamètre pendant longtemps. C'est d'ailleurs l'une des raisons pour laquelle le classement en RBI d'une forêt auparavant exploitée n'a pas posé d'obstacle économique (Jacquelin, 2011). Pourtant, avec l'interdiction de la gestion forestière la fermeture du milieu a pris énormément d'ampleur en relativement peu de temps, ce qui a entraîné le déclin des populations de serpents (au minimum 60% de perte depuis 2000, vraisemblablement davantage). Plus largement, l'ensemble des espèces thermophiles sont probablement menacées. Il s'ensuit une perte de diversité fonctionnelle qui amenuise vraisemblablement la résilience d'un écosystème de plus en plus homogène (Folke et al., 2004). Toutefois, une limite majeure de nos conclusions est que notre investigation se concentre sur deux espèces de serpents. Nous sommes loin d'avoir un aperçu exhaustif des conséquences de la

fermeture de la canopée sur l'ensemble des organismes potentiellement impactés ; la palette très large allant des bactéries aux chênes sessiles n'a pas été prise en compte. L'herpétofaune est toutefois utile pour évaluer une part importante de la biodiversité (Lewandowski et al., 2010). Il est presque certain que d'autres espèces ont été impactées par la fermeture du milieu (Košulič et al., 2016; Sebek et al., 2015). Chez les araignées, un degré intermédiaire d'ouverture favorise à la fois la richesse spécifique, y compris des espèces rares et menacées, et la diversité fonctionnelle (Košulič et al., 2016). Ce type de conclusion s'applique aux reptiles, aux « papillons diurnes », aux plantes vasculaires, ainsi qu'aux coléoptères saproxyliques et floricoles (Sebek et al., 2015).

Les agents de l'ONF évoquent souvent un argument fort pour justifier la libre évolution au service de la biodiversité : une fois le climax atteint, la chute d'arbres devrait assurer le maintien de clairières et de puits de lumières, et donc la persistance des espèces thermophiles. La fermeture est rapidement devenue conséquence dans la RBI, une partie des peuplements les plus âgés (>100 ans) est proche du climax. Comme depuis plus de 20 ans les arbres morts ne sont plus récoltés, cela est proscrit dès 2006, nous avons désormais du recul sur cet argument d'apparition naturelle et spontanée de clairières. Les parcelles concernées sont celles les plus boisées et qui contiennent les arbres les plus développés, c'est à dire la catégorie F-F. Elles sont parsemées d'arbres couchés, mais cela ne s'accompagne pas de l'ouverture de la canopée. L'espace libéré par la chute d'un arbre est très rapidement comblé par les branches des arbres environnants ; une forêt qui vieillit contient moins d'arbres qui sont de plus en plus grands. Mais surtout, la surface de canopée libérée par la perte d'un houppier est bien trop faible pour créer au sol une zone ouverte et broussailleuse suffisante pour être

favorables aux espèces thermophiles. La flore et la faune restent globalement très homogène au sol, typiques des sous-bois très ombragés.

Ces observations corroborent une conclusion majeure d'une étude qui montre l'importance de grandes zones ouvertes pour la germination, de petites trouées dans la canopée sont inefficaces pour le maintien de nombreuses espèces végétales (Buckley, 2020). En revanche les tempêtes de 1999 ont bel et bien ouvert le milieu. Mais la fréquence de tels événements reste difficile à prédire, tout comme celle des incendies violents qui ouvrent aussi la canopée ; et surtout ils ne sont pas nécessairement souhaitables.

Il est important de souligner que la libre évolution préconisée s'applique sur un système fortement anthropisé. La forêt a été régulièrement exploitée durant des siècles et les grands carnivores ont été éliminés de cette partie de la France au 19^{ème} siècle. Le statut de RBI ne protège pas une des très rares forêts à peu près intactes d'Europe et qu'il faut absolument préserver. En outre, l'absence de grands prédateurs, notamment les loups *Canis lupus*, pose de sérieux problèmes de régulation des populations d'ongulés qui peuvent pulluler et fortement impacter les milieux (Rooney and Waller 2003; Ripple et al. 2014). Dans la RBI, les suidés abondent et surexploitent l'enclave ouverte de Paitout (catégorie O-O) ainsi que les petites pelouses encore présentes en 2023, entraînant de forts effets négatifs sur les communautés d'organismes héliophiles qui y sont réfugiés. En forte densité les sangliers détruisent le sol et affectent considérablement les populations de nombreuses espèces animales, y compris de reptiles (Ballouard et al., 2021; Barrios-Garcia & Ballari, 2012; Graitson et

al., 2019; Schley & Roper, 2003). Judicieusement, le décret ministériel prévoit des opérations de contrôle des populations d'ongulés pour pallier l'absence de prédateurs. L'utilisation préférentielle des zones ouvertes par les sangliers renforcent nos conclusions sur les abondances de serpents : malgré le risque accru d'être victime des sangliers, les serpents y sont plus nombreux.

A cela s'ajoute le fait que la RBI de Chizé (~2660 ha), bien qu'étant la plus grande de France métropolitaine, reste tout de même de taille modeste (Gurd et al., 2001; Hanski, 2011). A titre indicatif, le maintien de grands mammifères en Amérique du Nord-Est demande de laisser des espaces sauvages d'au moins 2700 km² (Gurd et al., 2001), soit 100 fois la surface de la RBI de Chizé. La même étude montre qu'en Amérique du Nord-Est, le loup ne s'est pas maintenu dans les réserves inférieures à 950 km² (Gurd et al., 2001), soit 35 fois la RBI.

Tous ces éléments convergent vers le fait qu'en l'état la RBI de Chizé ne peut pas remplir son rôle de sanctuaire de biodiversité. Sa petite taille, la quasi absence de relief ou d'élément majeur structurant (e.g. une rivière, un lac), son histoire, la surdensité d'ongulés (les campagnes de régulation sont peu efficaces) et son évolution ne sont pas compatibles avec le développement d'une grande hétérogénéité des milieux. Au contraire la RBI évolue vers un peuplement monotone. Une gestion partielle des habitats est souhaitable. D'ailleurs le classement français des forêts en RBI, confié exclusivement à l'ONF, ne s'accorde pas avec le classement proposé par l'UICN où les réserves de la catégorie 1a ont pour vocation de protéger des écosystèmes riches et dont le fonctionnement autonome assure le maintien de la biodiversité.

La RBI est une forêt isolée dans un paysage très dégradé

A l'échelle régionale (ancienne région Poitou-Charentes), le réseau de haies a été largement détruit au cours des cinquante dernières années, en particulier autour de la forêt de Chizé (Lecq et al., 2017). La couleuvre verte et jaune et la couleuvre d'Esculape étaient largement représentées dans le sud des Deux Sèvres et dans les départements voisins, avant la destruction des bocages qui se poursuit en dépit de quelques initiatives locales. Leur déclin dans la RBI est inquiétant puisque la forêt représente un des derniers écosystèmes susceptibles d'accueillir des populations viables. Un autre critère de l'IUCN n'est donc pas respecté : « *Préserver la biodiversité du paysage ou de l'habitat, des espèces et des écosystèmes associés* » (Dudley, 2008b). La perte des populations de serpents de la RBI hypothèque des programmes futurs de restauration des paysages agricoles (si des décisions politiques le permettent un jour), les populations sources ne seront plus disponibles.

Le caractère reclus des aires protégées bloque des objectifs de conservations (Chape et al., 2005). Or la RBI est bordée de champs d'agricultures intensives. Il n'y a quasiment pas d'ourlets forestier, un écotone qui serait favorable à la biodiversité (Košulič et al. 2016). Une solution concrète pour augmenter la biodiversité serait donc de laisser un ourlet forestier avec de larges talus autour de la RBI (Duelli, 1997). Malheureusement aucun plan de gestion vise à assurer la connexion de la RBI avec les quelques éléments environnants qui ont une valeur écologique importante, telle que la ripisylve de la Boutonne située à moins d'un km, mais séparée par des cultures intensives infranchissables pour les reptiles et pour de très nombreux organismes peu mobiles. La mise en place d'un réseau de haies buissonnantes en concertation avec la

gestion de la RBI serait une mesure de conservation importante (Montgomery et al., 2020). Une expérience de terrain a démontré que cette approche est très efficace, mais coordonner les actions de l'ONF avec celles des communes environnantes n'est pas à l'ordre du jour (Lecq et al. 2017, 2018). Promouvoir des actions coordonnées entre les zones protégées et celles aux alentours est essentiel (Dudley, 2008b). Une synergie maximise les efforts de conservation en combinant les types de gestions (Götmark, 2013).

Indépendamment de cette problématique de connectivité paysagère, le rôle sanctuaire de la RBI serait nettement valorisé grâce à des mesures de gestion interne. La création d'une succession de clairières d'une dizaine d'hectares chacune, connectées par des allées buissonnantes, à travers la RBI ne modifierait que marginalement les processus de libre évolution des parcelles qui sont de toute façon séparées par de très nombreuses routes goudronnées, héritage de l'armée états-unienne. Il existe déjà onze pelouses d'un demi-hectare réparties dans la RBI, elles sont toutes en voie de fermeture. Augmenter leur surface, laisser le bois issu des travaux sur place, maintenir un écotone autour de chacune, puis les relier par des zones buissonnantes en bord de route dynamiserait la biodiversité tout en créant un système expérimental unique. Comme l'a montré une étude faite dans une forêt périurbaine au Mans ou dans une prairie située entre la RBI et le village de Chizé, la restauration d'habitats en faveur des reptiles est très efficace (Bonnet et al. 2016 ; Lecq et al. 2018). L'essentiel de la RBI (90%) pourrait ainsi être maintenu en libre évolution. Incorporer un peu de gestion forestière traditionnelle dans la RBI est une option que l'ONF et les services de l'état devraient considérer, si possible avant un

appauvrissement génétique et fonctionnel irréversible des populations (Buckley 2020 ; Vollmuth 2022).

Conclusions

En 2010, les objectifs internationaux de sauvegarde de la biodiversité n'étaient pas remplis (Butchart et al., 2010; Dirzo et al., 2014; Hoffmann et al., 2010) et dans un contexte de changements climatiques l'érosion de biodiversité s'aggrave (Travis 2003; Ceballos et al. 2017, IPBES Secretariat 2019, Isbell et al. 2023). Sans les aires protégées la situation serait pire (Hoffmann et al., 2010). S'il est nécessaire d'augmenter le nombre d'aires protégées, il est aussi nécessaire d'améliorer leur efficacité (Arneth et al., 2023; Chape et al., 2005; Fuller et al., 2010). La création de zones protégées n'est pas toujours en accord avec les priorités identifiées en matière de conservation (Chape et al., 2005).

Nos résultats contredisent le raisonnement clé du décret ministériel qui a justifié le classement de la forêt de Chizé en réserve intégrale. Il est utile de rappeler ce que préconise le guide de l'UICN au sujet des objectifs portés par les aires protégées : « *La catégorie doit être changée si une évaluation montre que les objectifs déclarés de gestion à long terme ne correspondent pas à ceux de la catégorie attribuée...* » (Dudley, 2008b). Si l'objectif est de laisser la forêt en libre évolution, difficile de faire meilleur choix que le statut RBI. En revanche, si l'objectif est d'accroître et maintenir la biodiversité, alors le statut RBI est discutable.

Il existe des exemples bien plus dramatiques de l'inadéquation entre des mesures de protection d'écosystèmes et les objectifs de préservation de la biodiversité. C'est le

cas en Afrique sub-saharienne où des créations d'aires protégées ont fait long feu. Pour protéger la faune dans des réserves de grande taille, les populations humaines qui y vivaient traditionnellement ont été dépossédés de leurs terres et ont été expulsées. Ces pratiques très coercitives ont entraîné des séries de problèmes graves ; le net appauvrissement des populations autochtones, le manque de gestion des milieux et d'adhésion aux projets de conservation, ou la baisse de surveillance de réserves (augmentation du braconnage) qui finalement ont affecté la biodiversité (Cernea and Schmidt-Soltau 2003, 2006 ; Schmidt-Soltau 2003 ; Colchester 2004 ; Dowie 2009 ; Boden 2020). Le déplacement forcé des populations, outre la violation de droits fondamentaux (Charte africaine des droits de l'homme et des peuples, 1981) est banni par l'UICN : « les termes « parc national » ne doivent jamais être invoqués pour déposséder des gens de leurs terres » (Dudley, 2008b). Bien que le cas de la RBI de Chizé soit complètement différent, ces exemples illustrent qu'il est essentiel d'une part d'évaluer les mesures de protection mises en place et d'autre part d'accepter de les modifier si elles s'avèrent contre-productives. Le statut des RBI est associé à un décret ministériel qui n'envisage aucunement la révision ou la modification partielle du statut. L'autoritarisme aveugle à ce qui se passe sur le terrain s'oppose à la sagesse de la vieille maxime « *Errare humanum est, sed perseverare diabolicum* ».

BIBLIOGRAPHIE

Abadi, F., Botha, A., & Altwegg, R. (2013). Revisiting the Effect of Capture Heterogeneity on Survival Estimates in Capture-Mark-Recapture Studies : Does It Matter? *PLoS ONE*, 8(4), e62636. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062636>

- Agha, M., Todd, B. D., Augustine, B., Lhotka, J. M., Fleckenstein, L. J., Lewis, M., Patterson, C., Stringer, J. W., & Price, S. J. (2018). Effects of gap-based silviculture on thermal biology of a terrestrial reptile. *Wildlife Research*, *45*(1), 72.
<https://doi.org/10.1071/WR17110>
- Ammresh, A., Sherratt, E., Thomson, V., Lee, M., Dunstan, N., Allen, L., Abraham, J., & Palci, A. (2023). Island Tiger Snakes (*Notechis scutatus*) Gain a ‘Head Start’ in Life : How Both Phenotypic Plasticity and Evolution Underlie Skull Shape Differences. *Evolutionary Biology*, *50*, 1-16. <https://doi.org/10.1007/s11692-022-09591-z>
- Amori, G., Mazzei, A., Storino, P., Urso, S., Luzzi, G., Aloise, G., Gangale, C., Uzunov, D., Luiselli, L., Pizzolotto, R., & Brandmayr, P. (2021). Forest management and conservation of faunal diversity in Italy : A review. *Plant Biosystems*, 1-26.
<https://doi.org/10.1080/11263504.2021.2013334>
- Amundsen, P., Knudsen, R., & Klemetsen, A. (2007). Intraspecific competition and density dependence of food consumption and growth in Arctic charr. *Journal of Animal Ecology*, *76*(1), 149-158. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01179.x>
- Anderson, D. R., & Burnham, K. P. (2002). Avoiding Pitfalls When Using Information-Theoretic Methods. *The Journal of Wildlife Management*, *66*(3), 912-918.
<https://doi.org/10.2307/3803155>
- Angelici, F. M., Luiselli, L., & Rugiero, L. (1997). Food habits of the green lizard, *Lacerta bilineata*, in central Italy and a reliability test of faecal pellet analysis. *Italian Journal of Zoology*, *64*(3), 267-272. <https://doi.org/10.1080/11250009709356207>
- Argant, J., López-Sáez, J. A., & Bintz, P. (2006). Exploring the ancient occupation of a high altitude site (Lake Lauzon, France) : Comparison between pollen and non-pollen palynomorphs. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *141*(1-2), 151-163.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.01.010>

- Arguello, J. R., Cardoso-Moreira, M., Grenier, J. K., Gottipati, S., Clark, A. G., & Benton, R. (2016). Extensive local adaptation within the chemosensory system following *Drosophila melanogaster*'s global expansion. *Nature Communications*, 7(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/ncomms11855>
- Arneth, A., Leadley, P., Claudet, J., Coll, M., Rondinini, C., Rounsevell, M. D. A., Shin, Y.-J., Alexander, P., & Fuchs, R. (2023). Making protected areas effective for biodiversity, climate and food. *Global Change Biology*, 29(14), 3883-3894. <https://doi.org/10.1111/gcb.16664>
- Artificialisation. (2023). In *Wikipédia*. <https://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Artificialisation&oldid=209034757>
- Aubret, F., Bonnet, X., & Shine, R. (2007). The role of adaptive plasticity in a major evolutionary transition : Early aquatic experience affects locomotor performance of terrestrial snakes. *Functional Ecology*, 21(6), 1154-1161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01310.x>
- Aubret, F., Bonnet, X., Shine, R., & Lourdais, O. (2002). Fat Is Sexy for Females but Not Males : The Influence of Body Reserves on Reproduction in Snakes (*Vipera aspis*). *Hormones and Behavior*, 42(2), 135-147. <https://doi.org/10.1006/hbeh.2002.1793>
- Aubret, F., Shine, R., & Bonnet, X. (2004). Evolutionary biology : Adaptive developmental plasticity in snakes. *Nature*, 431, 261-262. <https://doi.org/10.1038/431261a>
- Bailey, L. L., Reid, J. A., Forsman, E. D., & Nichols, J. D. (2009). Modeling co-occurrence of northern spotted and barred owls : Accounting for detection probability differences. *Biological Conservation*, 142(12), 2983-2989. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.07.028>
- Ballouard, J.-M., Kauffman, C., Besnard, A., Ausanneau, M., Amiguet, M., Billy, G., Caron, S., Fosseries, G., Ferrari, T., Mariani, V., Garnier, G., Maxime, L., Dorr, F., Geoffroy,

- D., & Bonnet, X. (2021). Recent Invaders in Small Mediterranean Islands : Wild Boars Impact Snakes in Port-Cros National Park. *Diversity*, 13(10), Article 10.
<https://doi.org/10.3390/d13100498>
- Barnett, R., Shapiro, B., Barnes, I., Ho, S. Y. W., Burger, J., Yamaguchi, N., Higham, T. F. G., Wheeler, H. T., Rosendahl, W., Sher, A. V., Sotnikova, M., Kuznetsova, T., Baryshnikov, G. F., Martin, L. D., Harington, C. R., Burns, J. A., & Cooper, A. (2009). Phylogeography of lions (*Panthera leo* ssp.) reveals three distinct taxa and a late Pleistocene reduction in genetic diversity. *Molecular Ecology*, 18(8), 1668-1677.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04134.x>
- Barnett, R., Yamaguchi, N., Barnes, I., & Cooper, A. (2006). The origin, current diversity and future conservation of the modern lion (*Panthera leo*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1598), 2119-2125.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3555>
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B., & Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336), 51-57. <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- Barrios-Garcia, M. N., & Ballari, S. (2012). Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range : A review [jeu de données]. In *Biological Invasions* (Vol. 14).
<https://doi.org/10.1007/s10530-012-0229-6>
- Bartke, A., Sun, L. Y., & Longo, V. (2013). Somatotropic signaling : Trade-offs between growth, reproductive development, and longevity. *Physiological Reviews*, 93(2), 571-598. <https://doi.org/10.1152/physrev.00006.2012>
- Batáry, P., Matthiesen, T., & Tschardtke, T. (2010). Landscape-moderated importance of hedges in conserving farmland bird diversity of organic vs. Conventional croplands

- and grasslands. *Biological Conservation*, 143(9), 2020-2027.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.05.005>
- Baudry, J., Bunce, R. G. H., & Burel, F. (2000). Hedgerows : An international perspective on their origin, function and management. *Journal of Environmental Management*, 60(1), 7-22. <https://doi.org/10.1006/jema.2000.0358>
- Beaupre, S. J. (1995). Effects of Geographically Variable Thermal Environment on Bioenergetics of Mottled Rock Rattlesnakes. *Ecology*, 76(5), 1655-1665.
<https://doi.org/10.2307/1938166>
- Beaupre, S. J., & Douglas, L. E. (2009). Snakes as indicators and monitors of ecosystem properties. In S. J. Mullin & R. A. Seigel (Éds.), *Snakes : Ecology and conservation* (p. 244-261). Comstock Pub. Associates/Cornell University Press.
- Benedick, S., White, T., Searle, J., Hamer, K., Mustafa, N., Khen, C., Mohamed, M., & Hill, M. (2007). Impacts of habitat fragmentation on genetic diversity in a tropical forestbutterfly on Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 23, 623-634.
<https://doi.org/10.1017/S0266467407004543>
- Benton, M. J., & Twitchett, R. J. (2003). How to kill (almost) all life : The end-Permian extinction event. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(7), 358-365.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00093-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00093-4)
- Bernatchez, L. (2016). On the maintenance of genetic variation and adaptation to environmental change : Considerations from population genomics in fishes. *Journal of Fish Biology*, 89(6), 2519-2556. <https://doi.org/10.1111/jfb.13145>
- Betts, M. G., Wolf, C., Ripple, W. J., Phalan, B., Millers, K. A., Duarte, A., Butchart, S. H. M., & Levi, T. (2017). Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. *Nature*, 547(7664), 441-444. <https://doi.org/10.1038/nature23285>

- Blouin-Demers, G., & Weatherhead, P. J. (2001). An experimental test of the link between foraging, habitat selection and thermoregulation in black rat snakes *Elaphe obsoleta obsoleta*. *Journal of Animal Ecology*, *70*(6), 1006-1013.
<https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00554.x>
- Boden, G. (2020). *Land and resource rights of the Khwe in Bwabwata National Park*.
- Bogert, C. M. (1949). Thermoregulation in Reptiles, a Factor in Evolution. *Evolution*, *3*(3), 195-211. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1949.tb00021.x>
- Bond, D. P. G., & Grasby, S. E. (2017). On the causes of mass extinctions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *478*, 3-29.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.11.005>
- Bonnet, X., Brischoux, F., Briand, M., & Shine, R. (2021). Plasticity matches phenotype to local conditions despite genetic homogeneity across 13 snake populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *288*(1943), 20202916.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2916>
- Bonnet, X., Fizesan, A., & Michel, C. L. (2013). Shelter availability, stress level and digestive performance in the asp viper. *Journal of Experimental Biology*, *216*(5), 815-822. <https://doi.org/10.1242/jeb.078501>
- Bonnet, X., Jean-Marie, B., Billy, G., & Meek, R. (2021). Repeated use of high risk nesting areas in the European whip snake, *Hierophis viridiflavus*. *Herpetological Journal*, *31*(3), 142-150. <https://doi.org/10.33256/31.3.142150>
- Bonnet, X., Lecq, S., Lassay, J. L., Ballouard, J. M., Barbraud, C., Souchet, J., Mullin, S. J., & Provost, G. (2016). Forest management bolsters native snake populations in urban parks. *Biological Conservation*, *193*, 1-8.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.11.001>

- Bonnet, X., Lorient, S., Pearson, D., Aubret, F., Bradshaw, D., Delmas, V., & Fauvel, T. (2011). Which proximate factor determines sexual size dimorphism in tiger snakes?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103(3), 668-680. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01633.x>
- Bonnet, X., & Naulleau, G. (1996). Are Body Reserves Important for Reproduction in Male Dark Green Snakes (Colubridae : *Coluber viridiflavus*)? *Herpetologica*, 52(2), 137-146. <https://www.jstor.org/stable/3892983>
- Bonnet, X., & Naulleau, G. (2011). Catchability in snakes : Consequences for estimates of breeding frequency. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 233-239. <https://doi.org/10.1139/z96-029>
- Bonnet, X., Naulleau, G., & Shine, R. (1999). The dangers of leaving home : Dispersal and mortality in snakes. *Biological Conservation*, 89(1), 39-50. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00140-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00140-2)
- Bonnet, X., Naulleau, G., Shine, R., & Lourdaï, O. (1999). What is the appropriate timescale for measuring costs of reproduction in a 'capital breeder' such as the asp viper? *Evolutionary Ecology*, 13(5), 485-497. <https://doi.org/10.1023/A:1006712713698>
- Bonnet, X., Naulleau, G., Shine, R., & Lourdaï, O. (2000). Reproductive versus ecological advantages to larger body size in female snakes, *Vipera aspis*. *Oikos*, 89(3), 509-518. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890310.x>
- Bonnet, X., Naulleau, G., Shine, R., & Lourdaï, O. (2001). Short-term versus long-term effects of food intake on reproductive output in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, 92(2), 297-308.
- Bonnet, X., Shine, R., Naulleau, G., & Vacher-Vallas, M. (1998). Sexual dimorphism in snakes : Different reproductive roles favour different body plans. *Proceedings of the*

Royal Society B: Biological Sciences, 265(1392), 179-183.

<https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0280>

- Bouwman, A. C., Daetwyler, H. D., Chamberlain, A. J., Ponce, C. H., Sargolzaei, M., Schenkel, F. S., Sahana, G., Govignon-Gion, A., Boitard, S., Dolezal, M., Pausch, H., Brøndum, R. F., Bowman, P. J., Thomsen, B., Guldbbrandtsen, B., Lund, M. S., Servin, B., Garrick, D. J., Reecy, J., ... Hayes, B. J. (2018). Meta-analysis of genome-wide association studies for cattle stature identifies common genes that regulate body size in mammals. *Nature Genetics*, 50(3), 362-367. <https://doi.org/10.1038/s41588-018-0056-5>
- Boyce, M. S. (1992). Population Viability Analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23(1), 481-497. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.002405>
- Brockerhoff, E. G., Barbaro, L., Castagneyrol, B., Forrester, D. I., Gardiner, B., González-Olabarria, J. R., Lyver, P. O., Meurisse, N., Oxbrough, A., Taki, H., Thompson, I. D., van der Plas, F., & Jactel, H. (2017). Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodiversity and Conservation*, 26(13), 3005-3035. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1453-2>
- Brown, G. P., Ujvari, B., Madsen, T., & Shine, R. (2013). Invader impact clarifies the roles of top-down and bottom-up effects on tropical snake populations. *Functional Ecology*, 27(2), 351-361. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12044>
- Brownie, C., Hines, J. E., Nichols, J. D., Pollock, K. H., & Hestbeck, J. B. (1993). Capture-Recapture Studies for Multiple Strata Including Non-Markovian Transitions. *Biometrics*, 49(4), 1173-1187. <https://doi.org/10.2307/2532259>
- Bruton, M. J., Maron, M., Franklin, C. E., & McAlpine, C. A. (2016). The relative importance of habitat quality and landscape context for reptiles in regenerating

landscapes. *Biological Conservation*, 193, 37-47.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.11.004>

Buckley, P. (2020). Coppice restoration and conservation : A European perspective. *Journal of Forest Research*, 25(3), 125-133. <https://doi.org/10.1080/13416979.2020.1763554>

Burger, J., Jeitner, C., Jensen, H., Fitzgerald, M., Carlucci, S., Shukla, S., Burke, S., Ramos, R., & Gochfeld, M. (2004). Habitat use in basking Northern water (Nerodia sipedon) and Eastern garter (Thamnophis sirtalis) snakes in urban New Jersey. *Urban Ecosystems*, 7(1), 17-27. <https://doi.org/10.1023/B:UECO.0000020169.86700.76>

Burger, J., Zappalorti, R. T., & Gochfeld, M. (2018). Hatchling survival to breeding age in Northern Pine Snakes (Pituophis melanoleucus) in the New Jersey Pine Barrens : Human effects on recruitment from 1986 to 2017. *PLOS ONE*, 13(5), e0195676. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195676>

Bury, S., Zając, B., Okarma, H., & Kolanek, A. (2021). Decline in body size and female fraction in the grass snake (Natrix natrix, Linnaeus 1758) population after 40 years (Southern Poland). *Environmental Science and Pollution Research*, 29. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-16128-y>

Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A., Scharlemann, J. P. W., Almond, R. E. A., Baillie, J. E. M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K. E., Carr, G. M., Chanson, J., Chenery, A. M., Csirke, J., Davidson, N. C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., ... Watson, R. (2010). Global Biodiversity : Indicators of Recent Declines. *Science*, 328(5982), 1164-1168. <https://doi.org/10.1126/science.1187512>

Calder, W. A. (1996). *Size, Function, and Life History*. Courier Corporation.

Caldwell, M. W. (2019). *The Origin of Snakes : Morphology and the Fossil Record*. CRC Press.

- Cantú-Salazar, L., & Gaston, K. J. (2010). Very Large Protected Areas and Their Contribution to Terrestrial Biological Conservation. *BioScience*, *60*(10), 808-818.
<https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.10.7>
- Capizzi, D., Capula, M., Rugiero, L., & Luiselli, L. (2008). Dietary patterns of two sympatric Mediterranean snakes (*Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*) along a gradient of habitat alteration. *The Herpetological Journal*, *18*, 141-146.
- Capula, M., Filippi, E., Luiselli, L., & Jesus, V. (1997). The ecology of the Western Whip Snake, *Coluber viridiflavus* (Lacépède, 1789), in Mediterranean Central Italy (Squamata : Serpentes: Colubridae) Ökologie der Gelbgrünen Zornnatter, *Coluber viridiflavus* (Lacépède, 1789), im mediterranen Mittelitalien (Squamata: Serpentes: Colubridae). *Herpetozoa*, *10*, 65-79.
- Capula, M., Luiselli, L., & Rugiero, L. (1993). Comparative ecology in sympatric *Podarcis muralis* and *P. sicula* (Reptilia : Lacertidae) from the historical centre of Rome: What about competition and niche segregation in an urban habitat? *Bolletino Di Zoologia*, *60*(3), 287-291. <https://doi.org/10.1080/11250009309355825>
- Carey, N., & Sigwart, J. D. (2014). Size matters : Plasticity in metabolic scaling shows body-size may modulate responses to climate change. *Biology Letters*, *10*(8), 20140408.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0408>
- Carfagno, G., & Weatherhead, P. (2006). Intraspecific and interspecific variation in use of forest-edge habitat by snakes. *Canadian Journal of Zoology*, *84*, 1440-1452.
<https://doi.org/10.1139/Z06-124>
- Carrete, M., Donázar, J. A., & Margalida, A. (2006). Density-dependent productivity depression in pyrenean bearded vultures : implications for conservation. *Ecological Applications*, *16*(5), 1674-1682. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[1674:DPDIPB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[1674:DPDIPB]2.0.CO;2)

- Carroll, S. P., Hendry, A. P., Reznick, D. N., & Fox, C. W. (2007). Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*, *21*(3), 387-393. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01289.x>
- Caruso, N. M., & Lips, K. R. (2013). Truly enigmatic declines in terrestrial salamander populations in Great Smoky Mountains National Park. *Diversity and Distributions*, *19*(1), 38-48. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00938.x>
- Caruso, N. M., Sears, M. W., Adams, D. C., & Lips, K. R. (2014). Widespread rapid reductions in body size of adult salamanders in response to climate change. *Global Change Biology*, *20*(6), 1751-1759. <https://doi.org/10.1111/gcb.12550>
- Caswell, H. (2001). *Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation* (Second Edition, Matrix Population Models, Second Edition, is a comprehensive treatment of matrix population models and their applications in ecology and ..., Second Edition, Matrix Population Models, Second Edition, a comprehensive treatment of matrix population models and their applications in ecology and ...). Oxford University Press.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., & Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(30), E6089-E6096. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>
- Cernea, M. M., & Schmidt-Soltau, K. (2003). *Biodiversity Conservation versus Population Resettlement : Risks to Nature and Risks to People*.
- Cernea, M. M., & Schmidt-Soltau, K. (2006). Poverty Risks and National Parks : Policy Issues in Conservation and Resettlement. *World Development*, *34*(10), 1808-1830. <https://doi.org/10.1016/j.worlddev.2006.02.008>

- Chabaud, C., Bruschi, G. A., Pellerin, A., Lourdais, O., & Le Galliard, J.-F. (2023). Prey consumption does not restore hydration state but mitigates the energetic costs of water deprivation in an insectivorous lizard. *Journal of Experimental Biology*, 226(17), jeb246129. <https://doi.org/10.1242/jeb.246129>
- Chabaud, C., Lourdais, O., Decencière, B., & Le Galliard, J.-F. (2023). Behavioural response to predation risks depends on experimental change in dehydration state in a lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 77. <https://doi.org/10.1007/s00265-023-03362-2>
- Chape, S., Harrison, J., Spalding, M., & Lysenko, I. (2005). Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1454), 443-455. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1592>
- Charte africaine des droits de l'homme et des peuples. (1981). *Charte africaine des droits de l'homme et des peuples*. Refworld. <https://www.refworld.org/docid/493fcf882.html>
- Chen, C., Qu, Y.-F., Xianfeng, Z., & Wang, Y. (2019). Human overexploitation and extinction risk correlates of Chinese snakes. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/ecog.04374>
- Chen, Z.-Q., & Benton, M. J. (2012). The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction. *Nature Geoscience*, 5(6), 375-383. <https://doi.org/10.1038/ngeo1475>
- Chevin, L.-M., & Lande, R. (2010). Chevin LM, Lande R, Mace GM. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment : Towards a predictive theory. *PLoS Biol* 8: e1000357. *PLoS biology*, 8, e1000357. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000357>
- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M., & Pradel, R. (2009). U-CARE : Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography*, 32(6), 1071-1074. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x>

- Choquet, R., Reboulet, A.-M., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., & Pradel, R. (2005). *U-CARE 2.2 user's manual (Utilities-Capture-REcapture)*.
- Choquet, R., Rouan, L., & Pradel, R. (2009). Program E-Surge : A Software Application for Fitting Multievent Models. In D. L. Thomson, E. G. Cooch, & M. J. Conroy (Éds.), *Modeling Demographic Processes In Marked Populations* (p. 845-865). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78151-8_39
- Clark, J. A., & May, R. M. (2002). Taxonomic bias in conservation research. (Letters). *Science*, 297(5579), 191-193. <https://go.gale.com/ps/i.do?p=AONE&sw=w&issn=00368075&v=2.1&it=r&id=GAL E%7CA89815218&sid=googleScholar&linkaccess=abs>
- Clark, R. W., Brown, W. S., Stechert, R., & Zamudio, K. R. (2008). Integrating individual behaviour and landscape genetics : The population structure of timber rattlesnake hibernacula. *Molecular Ecology*, 17(3), 719-730. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03594.x>
- Colchester, M. (2004). Conservation policy and indigenous peoples. *Environmental Science & Policy*, 7(3), 145-153. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2004.02.004>
- Coon, C. A. C., Nichols, B. C., McDonald, Z., & Stoner, D. C. (2019). Effects of land-use change and prey abundance on the body condition of an obligate carnivore at the wildland-urban interface. *Landscape and Urban Planning*, 192, 103648. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.103648>
- Cox, N., Young, B. E., Bowles, P., Fernandez, M., Marin, J., Rapacciuolo, G., Böhm, M., Brooks, T. M., Hedges, S. B., Hilton-Taylor, C., Hoffmann, M., Jenkins, R. K. B., Tognelli, M. F., Alexander, G. J., Allison, A., Ananjeva, N. B., Auliya, M., Avila, L. J., Chapple, D. G., ... Xie, Y. (2022). A global reptile assessment highlights shared

- conservation needs of tetrapods. *Nature*, 605(7909), Article 7909.
<https://doi.org/10.1038/s41586-022-04664-7>
- Cressey, E. R., Measey, G. J., & Tolley, K. A. (2015). Fading out of view : The enigmatic decline of Rose's mountain toad *Capensibufo rosei*. *Oryx*, 49(3), 521-528.
<https://doi.org/10.1017/S0030605313001051>
- Debruyne, R., Chu, G., King, C. E., Bos, K., Kuch, M., Schwarz, C., Szpak, P., Gröcke, D. R., Matheus, P., Zazula, G., Guthrie, D., Froese, D., Buigues, B., De Marliave, C., Flemming, C., Poinar, D., Fisher, D., Southon, J., Tikhonov, A. N., ... Poinar, H. N. (2008). Out of America : Ancient DNA Evidence for a New World Origin of Late Quaternary Woolly Mammoths. *Current Biology*, 18(17), 1320-1326.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.07.061>
- DeFries, R. S., Rudel, T., Uriarte, M., & Hansen, M. (2010). Deforestation driven by urban population growth and agricultural trade in the twenty-first century. *Nature Geoscience*, 3(3), 178-181. <https://doi.org/10.1038/ngeo756>
- Díaz, S., & Malhi, Y. (2022). Biodiversity : Concepts, Patterns, Trends, and Perspectives. *Annual Review of Environment and Resources*, 47(1), 31-63.
<https://doi.org/10.1146/annurev-environ-120120-054300>
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401-406.
<https://doi.org/10.1126/science.1251817>
- Dobbertin, M., Neumann, M., & Schroeck, H.-W. (2013). Chapter 10—Tree Growth Measurements in Long-Term Forest Monitoring in Europe. In M. Ferretti & R. Fischer (Éds.), *Developments in Environmental Science* (Vol. 12, p. 183-204). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-098222-9.00010-8>

- Doherty, T. S., Balouch, S., Bell, K., Burns, T. J., Feldman, A., Fist, C., Garvey, T. F., Jessop, T. S., Meiri, S., & Driscoll, D. A. (2020). Reptile responses to anthropogenic habitat modification : A global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, *29*(7), 1265-1279. <https://doi.org/10.1111/geb.13091>
- Dorcas, M. E., Willson, J. D., Reed, R. N., Snow, R. W., Rochford, M. R., Miller, M. A., Meshaka, W. E., Andreadis, P. T., Mazzotti, F. J., Romagosa, C. M., & Hart, K. M. (2012). Severe mammal declines coincide with proliferation of invasive Burmese pythons in Everglades National Park. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(7), 2418-2422. <https://doi.org/10.1073/pnas.1115226109>
- Dowie, M. (2009). *Conservation refugees : The hundred-year conflict between global conservation and native peoples*. MIT press.
- Duan, X., An, B., Du, L., Chang, T., Liang, M., Yang, B.-G., Xu, L., Zhang, L., Li, J., E, G., & Gao, H. (2021). Genome-Wide Association Analysis of Growth Curve Parameters in Chinese Simmental Beef Cattle. *Animals*, *11*(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/ani11010192>
- Dubey, S., Brown, G. P., Madsen, T., & Shine, R. (2008). Male-biased dispersal in a tropical Australian snake (*Stegonotus cucullatus* , Colubridae). *Molecular Ecology*, *17*(15), 3506-3514. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03859.x>
- Duchesne, T., Graitson, E., Lourdais, O., Ursenbacher, S., & Dufrêne, M. (2022). Fine-scale vegetation complexity and habitat structure influence predation pressure on a declining snake. *Journal of Zoology*, *318*(3), 205-217. <https://doi.org/10.1111/jzo.13007>
- Duchesne, T., Rault, P.-A., Quistinic, P., Dufrêne, M., & Lourdais, O. (2023). Combining forest exploitation and heathland biodiversity : Edges structure drives microclimates

- quality and reptile abundance in a coniferous plantation. *Forest Ecology and Management*, 544, 121188. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121188>
- Dudley, N. (2008a). *Guidelines for applying protected area management categories*. IUCN. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2008.PAPS.2.en>
- Dudley, N. (2008b). *Lignes directrices pour l'application des catégories de gestion aux aires protégées*. IUCN. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2008.PAPS.2.fr>
- Duelli, P. (1997). Biodiversity Evaluation in Agricultural Landscapes : An Approach at Two Different Scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 62, 81-91. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(96\)01143-7](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(96)01143-7)
- Dulvy, N. K., Pacoureau, N., Rigby, C. L., Pollom, R. A., Jabado, R. W., Ebert, D. A., Finucci, B., Pollock, C. M., Cheok, J., Derrick, D. H., Herman, K. B., Sherman, C. S., VanderWright, W. J., Lawson, J. M., Walls, R. H. L., Carlson, J. K., Charvet, P., Bineesh, K. K., Fernando, D., ... Simpfendorfer, C. A. (2021). Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. *Current Biology*, 31(21), 4773-4787.e8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.08.062>
- Durner, G. M., & Gates, J. E. (1993). Spatial Ecology of Black Rat Snakes on Remington Farms, Maryland. *The Journal of Wildlife Management*, 57(4), 812-826. <https://doi.org/10.2307/3809084>
- Durso, A., & Seigel, R. (2015). A Snake in the Hand is Worth 10,000 in the Bush. *Journal of Herpetology*, 49, 503-506. <https://doi.org/10.1670/15-49-04.1>
- Eggers, B., Matern, A., Drees, C., Eggers, J., Härdtle, W., & Assmann, T. (2010). Value of Semi-Open Corridors for Simultaneously Connecting Open and Wooded Habitats : A Case Study with Ground Beetles. *Conservation Biology*, 24(1), 256-266. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01295.x>

- Elias, S. A. (1996). Late Pleistocene and Holocene Seasonal Temperatures Reconstructed from Fossil Beetle Assemblages in the Rocky Mountains. *Quaternary Research*, 46(3), 311-318. <https://doi.org/10.1006/qres.1996.0069>
- Elleason, M., Guan, Z., Deng, Y., Jiang, A., Goodale, E., & Mammides, C. (2021). Strictly protected areas are not necessarily more effective than areas in which multiple human uses are permitted. *Ambio*, 50(5), 1058-1073. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01426-5>
- Erwin, D. H. (2001). Lessons from the past : Biotic recoveries from mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(10), 5399-5403. <https://doi.org/10.1073/pnas.091092698>
- Fauvel, T., Brischoux, F., Briand, M. J., & Bonnet, X. (2012). Do researchers impact their study populations? Assessing the effect of field procedures in a long term population monitoring of sea kraits. *Amphibia-Reptilia*, 33(3-4), 365-372. <https://doi.org/10.1163/15685381-00002839>
- Fearnside, P. (1996). Amazonian deforestation and global warming : Carbon stocks in vegetation replacing Brazil's Amazon forest. *Forest Ecology and Management*, 80, 21-34. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)03647-4](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03647-4)
- Felton, A., Lindbladh, M., Brunet, J., & Fritz, Ö. (2010). Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands : An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *Forest Ecology and Management*, 260(6), 939-947. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.06.011>
- Ferreira, G. B., Collen, B., Newbold, T., Oliveira, M. J. R., Pinheiro, M. S., de Pinho, F. F., Rowcliffe, M., & Carbone, C. (2020). Strict protected areas are essential for the conservation of larger and threatened mammals in a priority region of the Brazilian

Cerrado. *Biological Conservation*, 251, 108762.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108762>

Ficko, A., Lidestav, G., Ní Dhubháin, Á., Karppinen, H., Zivojinovic, I., & Westin, K. (2019).

European private forest owner typologies : A review of methods and use. *Forest Policy and Economics*, 99, 21-31. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2017.09.010>

Filippi, E., & Luiselli, L. (2006). Changes in community composition, habitats and

abundance of snakes over 10+ years in a protected area in Italy : Conservation implications. *The Herpetological Journal*, 16, 29-36.

Fitzgerald, M., Shine, R., & Lemckert, F. (2003). A reluctant heliotherm : Thermal ecology of

the arboreal snake *Hoplocephalus stephensii* (Elapidae) in dense forest. *Journal of Thermal Biology*, 28(6-7), 515-524. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(03\)00052-4](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(03)00052-4)

Fletcher, W. J., Sánchez Goñi, M. F., Allen, J. R. M., Cheddadi, R., Combourieu-Nebout, N.,

Huntley, B., Lawson, I., Londeix, L., Magri, D., Margari, V., Müller, U. C., Naughton, F., Novenko, E., Roucoux, K., & Tzedakis, P. C. (2010). Millennial-scale variability during the last glacial in vegetation records from Europe. *Quaternary Science Reviews*, 29(21-22), 2839-2864. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.11.015>

Fokidis, H. B., Des Roziers, M. B., Sparr, R., Rogowski, C., Sweazea, K., & Deviche, P.

(2012). Unpredictable food availability induces metabolic and hormonal changes independent of food intake in a sedentary songbird. *Journal of Experimental Biology*, 215(16), 2920-2930. <https://doi.org/10.1242/jeb.071043>

Foley, J., Defries, R., Asner, G., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S., Chapin III, F. S., Coe,

M., Daily, G., Gibbs, H., Helkowski, J., Holloway, T., Howard, E., Kucharik, C., Monfreda, C., Patz, J., Prentice, I., Ramankutty, N., & Snyder, P. (2005). Global Consequences of Land Use. *Science (New York, N.Y.)*, 309, 570-574.

<https://doi.org/10.1126/science.1111772>

- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., & Holling, C. S. (2004). Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 557-581.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711>
- Ford, N. B., & Seigel, R. A. (1989). Phenotypic Plasticity in Reproductive Traits : Evidence from a Viviparous Snake. *Ecology*, 70(6), 1768-1774.
<https://doi.org/10.2307/1938110>
- Fornasiero, S., Bonnet, X., Dendi, F., & Zuffi, M. (2016). Growth, longevity and age at maturity in the European whip snakes, *Hierophis viridiflavus* and *H. carbonarius*. *Acta Herpetologica*, 11(2), Article 2.
https://doi.org/10.13128/Acta_Herpetol-18695
- Fortin, C., Guillot, G., Lecointre, G., & Le Louan Bonnet, M.-L. (2021). *Le Guide Critique de l'Évolution*. <https://hal.science/hal-03475210>
- Frazer, G. W., Canham, C. D., & Sallaway, P. (1999). *Modelling and Application Design*. 40.
- Fuller, R. A., McDonald-Madden, E., Wilson, K. A., Carwardine, J., Grantham, H. S., Watson, J. E. M., Klein, C. J., Green, D. C., & Possingham, H. P. (2010). Replacing underperforming protected areas achieves better conservation outcomes. *Nature*, 466(7304), 365-367. <https://doi.org/10.1038/nature09180>
- Gaillard, J., Mark Hewison, A. J., Klein, F., Plard, F., Douhard, M., Davison, R., & Bonenfant, C. (2013). How does climate change influence demographic processes of widespread species? Lessons from the comparative analysis of contrasted populations of roe deer. *Ecology Letters*, 16(s1), 48-57. <https://doi.org/10.1111/ele.12059>
- Gardner, J. L., Peters, A., Kearney, M. R., Joseph, L., & Heinsohn, R. (2011). Declining body size : A third universal response to warming? *Trends in Ecology & Evolution*, 26(6), 285-291. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.005>

- Gassert, F., Schulte, U., Husemann, M., Ulrich, W., Rödder, D., Hochkirch, A., Engel, E., Meyer, J., & Habel, J. C. (2013). From southern refugia to the northern range margin : Genetic population structure of the common wall lizard, *Podarcis muralis*. *Journal of Biogeography*, *40*(8), 1475-1489. <https://doi.org/10.1111/jbi.12109>
- Gaston, K. J., Jackson, S. F., Nagy, A., Cantú-Salazar, L., & Johnson, M. (2008). Protected Areas in Europe. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1134*(1), 97-119. <https://doi.org/10.1196/annals.1439.006>
- Genovart, M., & Pradel, R. (2019). Transience effect in capture-recapture studies : The importance of its biological meaning. *PLOS ONE*, *14*(9), e0222241. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222241>
- Gerber, B. D., Karpanty, S. M., & Randrianantenaina, J. (2012). The impact of forest logging and fragmentation on carnivore species composition, density and occupancy in Madagascar's rainforests. *Oryx*, *46*(3), 414-422. <https://doi.org/10.1017/S0030605311001116>
- Gerber, B. D., Martin, D., Bailey, L., Chambert, T., & Mosher, B. (2009). *Occupancy models – single-species*.
- Gibbon, J. W., Scott, D. E., Ryan, T. J., Buhlmann, K. A., Tuberville, T. D., Metts, B. S., Greene, J. L., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S., & Winne, C. T. (2000). The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians. *BioScience*, *50*(8), 653. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0653:TGDORD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0653:TGDORD]2.0.CO;2)
- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., Peres, C. A., Bradshaw, C. J. A., Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., & Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, *478*(7369), 378-381. <https://doi.org/10.1038/nature10425>

- Glaudas, X., & Alexander, G. J. (2017). Food supplementation affects the foraging ecology of a low-energy, ambush-foraging snake. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(1), 5. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2239-3>
- Global Forest Resources Assessment 2020*. (2020). FAO. <https://doi.org/10.4060/ca8753en>
- Goiran, C., & Shine, R. (2012). Decline in sea snake abundance on a protected coral reef system in the New Caledonian Lagoon. *Coral Reefs*, 32. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0977-x>
- Goller, M., Goller, F., & French, S. S. (2014). A heterogeneous thermal environment enables remarkable behavioral thermoregulation in *Uta stansburiana*. *Ecology and Evolution*, 4(17), 3319-3329. <https://doi.org/10.1002/ece3.1141>
- Goñi, M. F. S. (2020). Regional impacts of climate change and its relevance to human evolution. *Evolutionary Human Sciences*, 2, e55. <https://doi.org/10.1017/ehs.2020.56>
- Götmark, F. (2013). Habitat management alternatives for conservation forests in the temperate zone : Review, synthesis, and implications. *Forest Ecology and Management*, 306, 292-307. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.014>
- Gotthard, K., & Nylin, S. (1995). Adaptive Plasticity and Plasticity as an Adaptation : A Selective Review of Plasticity in Animal Morphology and Life History. *Oikos*, 74(1), 3-17. <https://doi.org/10.2307/3545669>
- Graitson, E., Barbraud, C., & Bonnet, X. (2019). Catastrophic impact of wild boars : Insufficient hunting pressure pushes snakes to the brink. *Animal Conservation*, 22(2), 165-176. <https://doi.org/10.1111/acv.12447>
- Greenberg, C. H. (2001). Response of reptile and amphibian communities to canopy gaps created by wind disturbance in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management*, 148(1-3), 135-144. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00486-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00486-2)

- Greenspoon, L., Krieger, E., Sender, R., Rosenberg, Y., Bar-On, Y., Moran, U., Antman, T., Meiri, S., Roll, U., Noor, E., & Milo, R. (2023). The global biomass of wild mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *120*, e2204892120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2204892120>
- Grether, G. F., Millie, D. F., Bryant, M. J., Reznick, D. N., & Mayea, W. (2001). Rain forest canopy cover, resource availability, and life history evolution in guppies. *Ecology*, *82*(6), 1546-1559. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1546:RFCCRA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1546:RFCCRA]2.0.CO;2)
- Grosbois, V., Gaillard, J.-M., Pradel, R., Barbraud, C., Clobert, J., Møller, A., Weimerskirch, H., & Gimenez, O. (2008). Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological Reviews*, *83*(3), 357-399. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00047.x>
- Guedes, J. J. M., Moura, M. R., & Alexandre F. Diniz-Filho, J. (2023). Species out of sight : Elucidating the determinants of research effort in global reptiles. *Ecography*, *2023*(3), e06491. <https://doi.org/10.1111/ecog.06491>
- Gurd, D. B., Nudds, T. D., & Rivard, D. H. (2001). Conservation of Mammals in Eastern North American Wildlife Reserves : How Small Is Too Small? *Conservation Biology*, *15*(5).
- Haag, T., Santos, A. S., Sana, D. A., Morato, R. G., Cullen Jr, L., Crawshaw Jr, P. G., De Angelo, C., Di Bitetti, M. S., Salzano, F. M., & Eizirik, E. (2010). The effect of habitat fragmentation on the genetic structure of a top predator : Loss of diversity and high differentiation among remnant populations of Atlantic Forest jaguars (*Panthera onca*). *Molecular Ecology*, *19*(22), 4906-4921. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04856.x>

- Hagman, M., Elmberg, J., & Löwenborg, K. (2012). *Grass snakes (Natrix natrix) in Sweden decline together with their anthropogenic nesting- environments.*
- Hamřík, T., Gallé-Szpisjak, N., Batáry, P., & Gallé, R. (2023). Effect of landscape structure depends on habitat type in shaping spider communities of a natural mosaic of Eurasian forest-steppe. *Insect Conservation and Diversity*, *16*(4), 497-507.
<https://doi.org/10.1111/icad.12639>
- Hanberry, B. B., Bragg, D. C., & Alexander, H. D. (2020). Open forest ecosystems : An excluded state. *Forest Ecology and Management*, *472*, 118256.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118256>
- Hanski, I. (2011). Habitat Loss, the Dynamics of Biodiversity, and a Perspective on Conservation. *Ambio*, *40*(3), 248-255. <https://doi.org/10.1007/s13280-011-0147-3>
- Haugen, T. O., Aass, P., Stenseth, N. C., & Vøllestad, L. A. (2008). Changes in selection and evolutionary responses in migratory brown trout following the construction of a fish ladder. *Evolutionary Applications*, *1*(2), 319-335. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00031.x>
- He, Q., Bertness, M. D., & Altieri, A. H. (2013). Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*, *16*(5), 695-706.
<https://doi.org/10.1111/ele.12080>
- Hibbitts, T., Painter, C., & Holycross, A. (2009). Ecology of a Population of the Narrow-Headed Garter Snake (*Thamnophis rufipunctatus*) in New Mexico : Catastrophic Decline of a River Specialist. *The Southwestern Naturalist*, *54*, 461-467.
<https://doi.org/10.1894/GC-195.1>
- Hilmers, T., Friess, N., Bässler, C., Heurich, M., Brandl, R., Pretzsch, H., Seidl, R., & Müller, J. (2018). Biodiversity along temperate forest succession. *Journal of Applied Ecology*, *55*(6), 2756-2766. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13238>

- Hobbs, R. J., & Norton, D. A. (1996). Towards a Conceptual Framework for Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, 4(2), 93-110. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.1996.tb00112.x>
- Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A., Böhm, M., Brooks, T. M., Butchart, S. H. M., Carpenter, K. E., Chanson, J., Collen, B., Cox, N. A., Darwall, W. R. T., Dulvy, N. K., Harrison, L. R., Katariya, V., Pollock, C. M., Quader, S., Richman, N. I., Rodrigues, A. S. L., Tognelli, M. F., ... Stuart, S. N. (2010). The Impact of Conservation on the Status of the World's Vertebrates. *Science*, 330(6010), 1503-1509. <https://doi.org/10.1126/science.1194442>
- Hofreiter, M., Poinar, H. N., Spaulding, W. G., Bauer, K., Martin, P. S., Possnert, G., & Pääbo, S. (2000). A molecular analysis of ground sloth diet through the last glaciation. *Molecular Ecology*, 9(12), 1975-1984. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2000.01106.x>
- Hofreiter, M., & Stewart, J. (2009). Ecological Change, Range Fluctuations and Population Dynamics during the Pleistocene. *Current Biology*, 19(14), R584-R594. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.06.030>
- Holden, J., Grayson, R. P., Berdeni, D., Bird, S., Chapman, P. J., Edmondson, J. L., Firbank, L. G., Helgason, T., Hodson, M. E., Hunt, S. F. P., Jones, D. T., Lappage, M. G., Marshall-Harries, E., Nelson, M., Prendergast-Miller, M., Shaw, H., Wade, R. N., & Leake, J. R. (2019). The role of hedgerows in soil functioning within agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 273, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.11.027>
- Holmes, R., & Sherry, T. (2001). Thirty-Year Bird Population Trends in an Unfragmented Temperate Deciduous Forest : Importance of Habitat Change. *The Auk*, 118, 589-609. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2001\)118\[0589:TYBPTI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2001)118[0589:TYBPTI]2.0.CO;2)

- Horak, J., Vodka, S., Kout, J., Halda, J. P., Bogusch, P., & Pech, P. (2014). Biodiversity of most dead wood-dependent organisms in thermophilic temperate oak woodlands thrives on diversity of open landscape structures. *Forest Ecology and Management*, *315*, 80-85. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.12.018>
- Howze, J., Stohlgren, K., Schlimm, E., & Smith, L. (2012). Dispersal of Neonate Timber Rattlesnakes (*Crotalus horridus*) in the Southeastern Coastal Plain. *Journal of Herpetology*, *46*, 417-422. <https://doi.org/10.2307/23326916>
- Hsiang, A. Y., Field, D. J., Webster, T. H., Behlke, A. D., Davis, M. B., Racicot, R. A., & Gauthier, J. A. (2015). The origin of snakes : Revealing the ecology, behavior, and evolutionary history of early snakes using genomics, phenomics, and the fossil record. *BMC Evolutionary Biology*, *15*(1), 87. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0358-5>
- Huang, S.-P., Porter, W. P., Tu, M.-C., & Chiou, C.-R. (2014). Forest cover reduces thermally suitable habitats and affects responses to a warmer climate predicted in a high-elevation lizard. *Oecologia*, *175*(1), 25-35. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2882-1>
- Hummel, C., Poursanidis, D., Orenstein, D., Elliott, M., Adamescu, M. C., Cazacu, C., Ziv, G., Chrysoulakis, N., Van Der Meer, J., & Hummel, H. (2019). Protected Area management : Fusion and confusion with the ecosystem services approach. *Science of The Total Environment*, *651*, 2432-2443. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.033>
- Hurlbert, S. H. (1984). Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs*, *54*(2), 187-211. <https://doi.org/10.2307/1942661>
- Hyslop, N. L., Meyers, J. M., Cooper, R. J., & Stevenson, D. J. (2014). Effects of body size and sex of *Drymarchon couperi* (eastern indigo snake) on habitat use, movements, and home range size in Georgia. *The Journal of Wildlife Management*, *78*(1), 101-111. <https://doi.org/10.1002/jwmg.645>

- Ineich, I., Bonnet, X., Shine, R., Shine, T., Brischoux, F., Lebreton, M., & Chirio, L. (2006). What, if anything, is a 'typical' viper? Biological attributes of basal viperid snakes (genus *Causus* Wagler, 1830). *Biological Journal of the Linnean Society*, *89*(4), 575-588. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00690.x>
- IPBES Secretariat. (2019). *IPBES (Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services) Secretariat. 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn, Germany : IPBES.*
- Isbell, F., Balvanera, P., Mori, A. S., He, J.-S., Bullock, J. M., Regmi, G. R., Seabloom, E. W., Ferrier, S., Sala, O. E., Guerrero-Ramírez, N. R., Tavella, J., Larkin, D. J., Schmid, B., Outhwaite, C. L., Pramual, P., Borer, E. T., Loreau, M., Omotoriogun, T. C., Obura, D. O., ... Palmer, M. S. (2023). Expert perspectives on global biodiversity loss and its drivers and impacts on people. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *21*(2), 94-103. <https://doi.org/10.1002/fee.2536>
- Jablonski, D. (2008). Biotic Interactions and Macroevolution : Extensions and Mismatches Across Scales and Levels. *Evolution*, *62*(4), 715-739. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00317.x>
- Jackson, J. B. C., & Erwin, D. H. (2006). What can we learn about ecology and evolution from the fossil record? *Trends in Ecology & Evolution*, *21*(6), 322-328. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.03.017>
- Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J. A., Hughes, T. P., Kidwell, S., Lange, C. B., Lenihan, H. S., Pandolfi, J. M., Peterson, C. H., Steneck, R. S., Tegner, M. J., & work(s):, R. R. W. R. (2001). Historical Overfishing and the Recent Collapse

- of Coastal Ecosystems. *Science, New Series*, 293(5530), 629-638.
<http://www.jstor.org/stable/3084305>
- Jackson, S. T., & Blois, J. L. (2015). Community ecology in a changing environment : Perspectives from the Quaternary. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(16), 4915-4921. <https://doi.org/10.1073/pnas.1403664111>
- Jacquelin, S. (2011). *Diagnostic socio-économique du site Natura 2000 du massif de Chizé-Aulnay (FR5400450)* (p. 88).
https://www.sigena.fr/upload/gedit/1/Patrimoine%20Naturel/Natura/docob/FR5400450_diagnostic_socioeco.pdf
- Jaureguiberry, P., Titeux, N., Wiemers, M., Bowler, D. E., Coscieme, L., Golden, A. S., Guerra, C. A., Jacob, U., Takahashi, Y., Settele, J., Díaz, S., Molnár, Z., & Purvis, A. (2022). The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Science Advances*, 8(45), eabm9982. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abm9982>
- Jayne, B. C., & Bennett, A. F. (1990). Selection on Locomotor Performance Capacity in a Natural Population of Garter Snakes. *Evolution*, 44(5), 1204-1229.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1990.tb05226.x>
- Jennings, S., Brown, N., & Sheil, D. (1999). Assessing forest canopies and understorey illumination : Canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 72(1), 59-74.
<https://doi.org/10.1093/forestry/72.1.59>
- Jenouvrier, S., Holland, M., Stroeve, J., Serreze, M., Barbraud, C., Weimerskirch, H., & Caswell, H. (2014). Projected continent-wide declines of the emperor penguin under climate change. *Nature Climate Change*, 4(8), 715-718.
<https://doi.org/10.1038/nclimate2280>

- Jin, Y. G., Wang, Y., Wang, W., Shang, Q. H., Cao, C. Q., & Erwin, D. H. (2000). Pattern of Marine Mass Extinction Near the Permian-Triassic Boundary in South China. *Science*, 289(5478), 432-436. <https://doi.org/10.1126/science.289.5478.432>
- Jofré, G. M., Warn, M. R., & Reading, C. J. (2016). The role of managed coniferous forest in the conservation of reptiles. *Forest Ecology and Management*, 362, 69-78. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.044>
- Johnson, B. D., Gibbs, J. P., Bell Jr., T. A., & Shoemaker, K. T. (2016). Manipulation of basking sites for endangered eastern massasauga rattlesnakes. *The Journal of Wildlife Management*, 80(5), 803-811. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21079>
- Jolly, C. J., Von Takach, B., & Webb, J. K. (2021). Slow life history leaves endangered snake vulnerable to illegal collecting. *Scientific Reports*, 11(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-84745-1>
- Kamp, J., Frank, C., Trautmann, S., Busch, M., Dröschmeister, R., Flade, M., Gerlach, B., Karthäuser, J., Kunz, F., Mitschke, A., Schwarz, J., & Sudfeldt, C. (2021). Population trends of common breeding birds in Germany 1990–2018. *Journal of Ornithology*, 162(1), 1-15. <https://doi.org/10.1007/s10336-020-01830-4>
- Kark, S., & Van Rensburg, B. J. (2006). Ecotones : Marginal or central areas of transition? *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 52(1), 29-53. <https://doi.org/10.1560/IJEE.52.1.29>
- Karp, D. S., Rominger, A. J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P. R., & Daily, G. C. (2012). Intensive agriculture erodes β -diversity at large scales. *Ecology Letters*, 15(9), 963-970. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x>
- Kendall, W. L. (1999). Robustness of Closed Capture–Recapture Methods to Violations of the Closure Assumption. *Ecology*, 80(8), 2517-2525. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[2517:ROCCRM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2517:ROCCRM]2.0.CO;2)

- Kendall, W. L. (2023). *Chapter 15 – The ‘robust design’*. *Program MARK: ‘A Gentle Introduction*, 15-01.
- Kendall, W. L., & Nichols, J. D. (1995). On the use of secondary capture-recapture samples to estimate temporary emigration and breeding proportions. *Journal of Applied Statistics*, 22(5-6), 751-762. <https://doi.org/10.1080/02664769524595>
- Kendall, W. L., Nichols, J. D., & Hines, J. E. (1997). Estimating Temporary Emigration Using Capture–Recapture Data with Pollock’s Robust Design. *Ecology*, 78(2), 563-578. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0563:ETEUCR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0563:ETEUCR]2.0.CO;2)
- Kendall, W. L., Pollock, K., & Brownie, C. (1995). A Likelihood-Based Approach to Capture-Recapture Estimation of Demographic Parameters under the Robust Design. *Biometrics*, 51, 293-308. <https://doi.org/10.2307/2533335>
- Kendall, W. L., & Pollock, K. H. (1992). The Robust Design in Capture-Recapture Studies : A Review and Evaluation by Monte Carlo Simulation. In D. R. McCullough & R. H. Barrett (Éds.), *Wildlife 2001 : Populations* (p. 31-43). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-011-2868-1_4
- Keyghobadi, N. (2007). The genetic implications of habitat fragmentation for animals. *Canadian Journal of Zoology*, 85, 1049-1064. <https://doi.org/10.1139/Z07-095>
- Kiani, M. (2020). *Image Gravimetry : A New Remote Sensing Approach for Gravity Analysis in Geophysics*.
- Kindler, C., Chèvre, M., Ursenbacher, S., Böhme, W., Hille, A., Jablonski, D., Vamberger, M., & Fritz, U. (2017). Hybridization patterns in two contact zones of grass snakes reveal a new Central European snake species. *Scientific Reports*, 7(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07847-9>

- King, R. B., Stanford, K. M., & Jones, P. C. (2018). Sunning themselves in heaps, knots, and snarls : The extraordinary abundance and demography of island watersnakes. *Ecology and Evolution*, 8(15), 7500-7521. <https://doi.org/10.1002/ece3.4191>
- Knoll, A. H., & Carroll, S. B. (1999). Early Animal Evolution : Emerging Views from Comparative Biology and Geology. *Science*, 284(5423), 2129-2137. <https://doi.org/10.1126/science.284.5423.2129>
- Kopecký, M., Hédl, R., & Szabó, P. (2013). Non-random extinctions dominate plant community changes in abandoned coppices. *Journal of Applied Ecology*, 50(1), 79-87. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12010>
- Koper, N., & Brooks, R. (1998). Population-size estimators and unequal catchability in painted turtles. *Canadian Journal of Zoology-revue Canadienne De Zoologie - CAN J ZOOL*, 76, 458-465. <https://doi.org/10.1139/cjz-76-3-458>
- Košulič, O., Michalko, R., & Hula, V. (2016). Impact of Canopy Openness on Spider Communities : Implications for Conservation Management of Formerly Coppiced Oak Forests. *PLOS ONE*, 11(2), e0148585. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148585>
- Kowalewski, & Novack-Gottshall, P. (2010). Resampling Methods in Paleontology. *Paleontological Society Special Papers*, 16, 19-54. <https://doi.org/10.1017/S1089332600001807>
- Kozel, P., Sebek, P., Platek, M., Benes, J., Zapletal, M., Dvorsky, M., Lanta, V., Dolezal, J., Bace, R., Zbuzek, B., & Cizek, L. (2021). Connectivity and succession of open structures as a key to sustaining light-demanding biodiversity in deciduous forests. *Journal of Applied Ecology*, 58(12), 2951-2961. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14019>

- Kurek, K., Król, W., Najberek, K., Ćmiel, A. M., Solarz, W., Bury, S., Baś, G., Najbar, B., & Okarma, H. (2018). Habitat use of the Aesculapian snake at different spatial scales. *The Journal of Wildlife Management*, 82(8), 1746-1755.
<https://doi.org/10.1002/jwmg.21534>
- Labocha, M. K., & Hayes, J. P. (2012). Morphometric indices of body condition in birds : A review. *Journal of Ornithology*, 153(1), 1-22. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0706-1>
- Lakušić, M., Billy, G., Bjelica, V., Golubović, A., Anđelković, M., & Bonnet, X. (2020). Effect of Capture, Phenotype, and Physiological Status on Blood Glucose and Plasma Corticosterone Levels in Free-Ranging Dice Snakes. *Physiological and Biochemical Zoology*, 93(6), 477-487. <https://doi.org/10.1086/711958>
- Lanfear, R., Kokko, H., & Eyre-Walker, A. (2014). Population size and the rate of evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(1), 33-41.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.09.009>
- Laurance, W. F. (2010). Habitat destruction : Death by a thousand cuts. In N. S. Sodhi & P. R. Ehrlich (Éds.), *Conservation Biology for All* (p. 73-87). Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199554232.003.0005>
- Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., Gascon, C., Bierregaard, R. O., Laurance, S. G., & Sampaio, E. (2002). Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments : A 22-Year Investigation. *Conservation Biology*, 16(3), 605-618. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01025.x>
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W., & Ronce, O. (2010). Biodiversity and Climate Change : Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41(1), 321-350.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144628>

- Le Saout, S., Hoffmann, M., Shi, Y., Hughes, A., Bernard, C., Brooks, T. M., Bertzky, B., Butchart, S. H. M., Stuart, S. N., Badman, T., & Rodrigues, A. S. L. (2013). Protected Areas and Effective Biodiversity Conservation. *Science*, *342*(6160), 803-805.
<https://doi.org/10.1126/science.1239268>
- Lecq, S., Loisel, A., Brischoux, F., Mullin, S. J., & Bonnet, X. (2017). Importance of ground refuges for the biodiversity in agricultural hedgerows. *Ecological Indicators*, *72*, 615-626. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.08.032>
- Lecq, S., Loisel, A., Mullin, S. J., & Bonnet, X. (2018). Manipulating hedgerow quality : Embankment size influences animal biodiversity in a peri-urban context. *Urban Forestry & Urban Greening*, *35*, 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2018.08.002>
- Legrand, D., Cote, J., Fronhofer, E. A., Holt, R. D., Ronce, O., Schtickzelle, N., Travis, J. M. J., & Clobert, J. (2017). Eco-evolutionary dynamics in fragmented landscapes. *Ecography*, *40*(1), 9-25. <https://doi.org/10.1111/ecog.02537>
- Lelièvre, H., Blouin-Demers, G., Bonnet, X., & Lourdais, O. (2010). Thermal benefits of artificial shelters in snakes : A radiotelemetric study of two sympatric colubrids. *Journal of Thermal Biology*, *35*(7), 324-331.
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2010.06.011>
- Lelièvre, H., Blouin-Demers, G., Pinaud, D., Lisse, H., Bonnet, X., & Lourdais, O. (2011). Contrasted thermal preferences translate into divergences in habitat use and realized performance in two sympatric snakes. *Journal of Zoology*, *284*(4), 265-275.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00802.x>
- Lelièvre, H., Le Hénanff, M., Blouin-Demers, G., Naulleau, G., & Lourdais, O. (2010). Thermal strategies and energetics in two sympatric colubrid snakes with contrasted exposure. *Journal of Comparative Physiology B*, *180*(3), 415-425.
<https://doi.org/10.1007/s00360-009-0423-8>

- Lelièvre, H., Legagneux, P., Blouin-Demers, G., Bonnet, X., & Lourdais, O. (2012). Trophic niche overlap in two syntopic colubrid snakes (*Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*) with contrasted lifestyles. *Amphibia-Reptilia*, 33(1), 37-44.
<https://doi.org/10.1163/156853811X620022>
- Lelièvre, H., Rivalan, P., Delmas, V., Ballouard, J., Bonnet, X., Blouin-Demers, G., & Lourdais, O. (2013). The thermoregulatory strategy of two sympatric colubrid snakes affects their demography. *Population Ecology*, 55(4), 585-593.
<https://doi.org/10.1007/s10144-013-0388-z>
- Lettink, M., & Armstrong, D. (2003). An introduction to mark-recapture analysis for monitoring threatened species. *Department of Conservation Technical Series*, 28A, 5-32.
- Lewandowski, A., Noss, R., & Parsons, D. (2010). The Effectiveness of Surrogate Taxa for the Representation of Biodiversity. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology*, 24, 1367-1377. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01513.x>
- Liberg, O., Chapron, G., Wabakken, P., Pedersen, H. C., Hobbs, N. T., & Sand, H. (2012). Shoot, shovel and shut up : Cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1730), 910-915. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1275>
- Littell, J. S., McKenzie, D., Kerns, B. K., Cushman, S., & Shaw, C. G. (2011). Managing uncertainty in climate-driven ecological models to inform adaptation to climate change. *Ecosphere*, 2(9), art102. <https://doi.org/10.1890/ES11-00114.1>
- Littlewood, N. A., Dennis, P., Pakeman, R. J., & Woodin, S. J. (2006). Moorland restoration aids the reassembly of associated phytophagous insects. *Biological Conservation*, 132(3), 395-404. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.033>

- Llorente, G. A. (2009). Decline of a common reptile : Case study of the viperine snake *Natrix maura* in a Mediterranean wetland. *Acta Herpetologica* : 4, 2, 2009, 161-169.
<https://doi.org/10.1400/181688>
- Lorch, J. M., Knowles, S., Lankton, J. S., Michell, K., Edwards, J. L., Kapfer, J. M., Staffen, R. A., Wild, E. R., Schmidt, K. Z., Ballmann, A. E., Blodgett, D., Farrell, T. M., Glorioso, B. M., Last, L. A., Price, S. J., Schuler, K. L., Smith, C. E., Wellehan, J. F. X., & Blehert, D. S. (2016). Snake fungal disease : An emerging threat to wild snakes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1709), 20150457. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0457>
- Luiselli, L., Capula, M., Rugiero, L., Salvi, D., & Akani, G. C. (2012). Does interspecific competition with a stronger competitor explain the rarity of an endangered snake on a Mediterranean island? *Ecological Research*, 27, 649-655.
<https://doi.org/10.1007/s11284-012-0936-6>
- Luiselli, L., Capula, M., & Shine, R. (1996). Reproductive output, costs of reproduction, and ecology of the smooth snake, *Coronella austriaca*, in the eastern Italian Alps. *Oecologia*, 106(1), 100-110. <https://doi.org/10.1007/BF00334412>
- Lukoschek, V., Bejer, M., Ceccarelli, D., Richards, Z., & Pratchett, M. (2013). Enigmatic declines of Australia's sea snakes from a biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, 166, 191-202. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.07.004>
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Hines, J. E., Knutson, M. G., & Franklin, A. B. (2003). Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology*, 84(8), 2200-2207. <https://doi.org/10.1890/02-3090>
- Mackenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, J. A., & Langtimm, C. A. (2002). *Estimating Site Occupancy Rates When Detection Probabilities Are Less Than One.*

- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Seamans, M. E., & Gutiérrez, R. J. (2009). Modeling species occurrence dynamics with multiple states and imperfect detection. *Ecology*, *90*(3), 823-835. <https://doi.org/10.1890/08-0141.1>
- Madsen, T., & Shine, R. (1992). A Rapid, Sexually Selected Shift in Mean Body Size in a Population of Snakes. *Evolution*, *46*(4), 1220-1224. <https://doi.org/10.2307/2409767>
- Madsen, T., & Shine, R. (1993). Phenotypic Plasticity in Body Sizes and Sexual Size Dimorphism in European Grass Snakes. *Evolution*, *47*(1), 321-325. <https://doi.org/10.2307/2410141>
- Madsen, T., & Shine, R. (1994). Components of Lifetime Reproductive Success in Adders, *Vipera berus*. *Journal of Animal Ecology*, *63*(3), 561-568. <https://doi.org/10.2307/5222>
- Madsen, T., & Shine, R. (2000). Silver spoons and snake body sizes : Prey availability early in life influences long-term growth rates of free-ranging pythons. *Journal of Animal Ecology*, *69*(6), 952-958. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2000.00477.x>
- Madsen, T., & Shine, R. (2002). Short and chubby or long and slim? Food intake, growth and body condition in free-ranging pythons. *Austral Ecology*, *27*, 672-680. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2002.01228.x>
- Malhi, Y., Franklin, J., Seddon, N., Solan, M., Turner, M. G., Field, C. B., & Knowlton, N. (2020). Climate change and ecosystems : Threats, opportunities and solutions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *375*(1794), 20190104. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0104>
- Marques, O. A. V. (1996). Reproduction, seasonal activity and growth of the coral snake, *Micrurus corallinus* (Elapidae), in the southeastern Atlantic forest in Brazil. *Amphibia-Reptilia*, *17*(3), 277-285. <https://doi.org/10.1163/156853896X00441>

- Martin, D., White, G., & Pusateri, F. (2007). Occupancy rates by swift foxes (*Vulpes velox*) in eastern Colorado. *The Southwestern Naturalist*, 52, 541-551.
[https://doi.org/10.1894/0038-4909\(2007\)52\[541:ORBSFV\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1894/0038-4909(2007)52[541:ORBSFV]2.0.CO;2)
- Matthews. (1968). A paleoenvironmental analysis of three late Pleistocene coleopterous assemblages from Fairbanks, Alaska. *Quaestiones Entomologicae*, 4(4), 202-224.
<https://biostor.org/reference/194866>
- Mazerolle, M. J., Bailey, L. L., Kendall, W. L., Andrew Royle, J., Converse, S. J., & Nichols, J. D. (2007). Making Great Leaps Forward : Accounting for Detectability in Herpetological Field Studies. *Journal of Herpetology*, 41(4), 672-689.
<https://doi.org/10.1670/07-061.1>
- McGrath, M. J., Luyssaert, S., Meyfroidt, P., Kaplan, J. O., Bürgi, M., Chen, Y., Erb, K., Gimmi, U., McInerney, D., Naudts, K., Otto, J., Pasztor, F., Ryder, J., Schelhaas, M.-J., & Valade, A. (2015). Reconstructing European forest management from 1600 to 2010. *Biogeosciences*, 12(14), 4291-4316. <https://doi.org/10.5194/bg-12-4291-2015>
- Mcgregor, H., Legge, S., Jones, M., & Johnson, C. (2015). Feral Cats Are Better Killers in Open Habitats, Revealed by Animal-Borne Video. *PloS one*, 10, e0133915.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133915>
- McMahon, B. J., Doyle, S., Gray, A., Kelly, S. B. A., & Redpath, S. M. (2020). European bird declines : Do we need to rethink approaches to the management of abundant generalist predators? *Journal of Applied Ecology*, 57(10), 1885-1890.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.13695>
- Meek, R. (2014). Temporal distributions, habitat associations and behaviour of the green lizard (*Lacerta bilineata*) and wall lizard (*Podarcis muralis*) on roads in a fragmented landscape in Western France. *Acta Herpetologica*, 9(2), Article 2. https://doi.org/10.13128/Acta_Herpetol-14180

- Meek, R., & Luiselli, L. (2022). Juveniles are different : Substrate selection in juvenile green lizards *Lacerta bilineata*. *Ethology Ecology and Evolution*, 35.
<https://doi.org/10.1080/03949370.2022.2157893>
- Meik, J. M., Lawing, A. M., & Pires-daSilva, A. (2010). Body Size Evolution in Insular Speckled Rattlesnakes (Viperidae : *Crotalus mitchellii*). *PLOS ONE*, 5(3), e9524.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009524>
- Miklín, J., & Čížek, L. (2014). Erasing a European biodiversity hot-spot : Open woodlands, veteran trees and mature forests succumb to forestry intensification, succession, and logging in a UNESCO Biosphere Reserve. *Journal for Nature Conservation*, 22(1), 35-41. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2013.08.002>
- Monaghan, P. (2008). Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1497), 1635-1645. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0011>
- Monney, J.-C., Durand, T., Ursenbacher, S., Luca Zuffi, M. A., Golay, P., Conelli, A., & Thiery, G. (2008). Systematics of the Swiss asp vipers : Some implications for the European *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) complex (Serpentes: Viperidae) – A tribute to Eugen Kramer. *Amphibia-Reptilia*, 29(1), 71-83.
<https://doi.org/10.1163/156853808783431460>
- Montgomery, I., Caruso, T., & Reid, N. (2020). Hedgerows as Ecosystems : Service Delivery, Management, and Restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012120-100346>
- Moura, M. R., Argôlo, A. J., & Costa, H. C. (2017). Historical and contemporary correlates of snake biogeographical subregions in the Atlantic Forest hotspot. *Journal of Biogeography*, 44(3), 640-650. <https://doi.org/10.1111/jbi.12900>

- Munch, S. B., Rogers, T. L., & Sugihara, G. (2023). Recent developments in empirical dynamic modelling. *Methods in Ecology and Evolution*, *14*(3), 732-745.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13983>
- Muths, E., Scherer, R. D., & Pilliod, D. S. (2011). Compensatory effects of recruitment and survival when amphibian populations are perturbed by disease. *Journal of Applied Ecology*, *48*(4), 873-879. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02005.x>
- Nakazawa, T., Ishida, N., Kato, M., & Yamamura, N. (2007). Larger body size with higher predation rate. *Ecology of Freshwater Fish*, *16*(3), 362-372.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00234.x>
- Naulleau, G., & Bonnet, X. (1996). Body condition threshold for breeding in a viviparous snake. *Oecologia*, *107*, 301-306. <https://doi.org/10.1007/BF00328446>
- Niemelä, J., Young, J., Alard, D., Askasibar, M., Henle, K., Johnson, R., Kurttila, M., Larsson, T.-B., Matouch, S., Nowicki, P., Paiva, R., Portoghesi, L., Smulders, R., Stevenson, A., Tartes, U., & Watt, A. (2005). Identifying, managing and monitoring conflicts between forest biodiversity conservation and other human interests in Europe. *Forest Policy and Economics*, *7*(6), 877-890.
<https://doi.org/10.1016/j.forpol.2004.04.005>
- Norin, T., & Metcalfe, N. B. (2019). Ecological and evolutionary consequences of metabolic rate plasticity in response to environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *374*(1768), 20180180.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0180>
- Nott, M., & Desante, D. (2002). *Demographic monitoring and the identification of transients in mark-recapture models*.

- Oldekop, J. A., Holmes, G., Harris, W. E., & Evans, K. L. (2016). A global assessment of the social and conservation outcomes of protected areas. *Conservation Biology*, *30*(1), 133-141. <https://doi.org/10.1111/cobi.12568>
- Oostra, V., Saastamoinen, M., Zwaan, B. J., & Wheat, C. W. (2018). Strong phenotypic plasticity limits potential for evolutionary responses to climate change. *Nature Communications*, *9*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03384-9>
- Ozgul, A., Childs, D. Z., Oli, M. K., Armitage, K. B., Blumstein, D. T., Olson, L. E., Tuljapurkar, S., & Coulson, T. (2010a). Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature*, *466*(7305), 482-485. <https://doi.org/10.1038/nature09210>
- Ozgul, A., Childs, D. Z., Oli, M. K., Armitage, K. B., Blumstein, D. T., Olson, L. E., Tuljapurkar, S., & Coulson, T. (2010b). Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature*, *466*(7305), Article 7305. <https://doi.org/10.1038/nature09210>
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.-J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastià, M.-T., Schmidt, W., Standovár, T., ... Virtanen, R. (2010). Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests : Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conservation Biology*, *24*(1), 101-112. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x>
- Paletto, A., Sereno, C., & Furuido, H. (2008). *Historical evolution of forest management in Europe and in Japan*.
- Pan, Y., Birdsey, R., Phillips, O., & Jackson, R. (2013). The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 593-622. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914>

- Pardini, R., Nichols, E., & Püttker, T. (2018). Biodiversity Response to Habitat Loss and Fragmentation. In *Encyclopedia of the Anthropocene* (p. 229-239). Elsevier.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809665-9.09824-4>
- Pearson, D., Shine, R., & Williams, A. (2002). Geographic variation in sexual size dimorphism within a single snake species (*Morelia spilota*, Pythonidae). *Oecologia*, *131*(3), 418-426. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0917-5>
- Perlík, M., Kraus, D., Bußler, H., Neudam, L., Pietsch, S., Mergner, U., Seidel, D., Sebek, P., & Thorn, S. (2023). Canopy openness as the main driver of aculeate Hymenoptera and saproxylic beetle diversity following natural disturbances and salvage logging. *Forest Ecology and Management*, *540*, 121033.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121033>
- Pettorelli, N., Gaillard, J.-M., Van Laere, G., Duncan, P., Kjellander, P., Liberg, O., Delorme, D., & Maillard, D. (2002). Variations in adult body mass in roe deer : The effects of population density at birth and of habitat quality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *269*(1492), 747-753. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1791>
- Phillips, B., & Shine, R. (2004). Adapting to an invasive species : Toxic cane toads induce morphological change in Australian snakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*, 17150-17155.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0406440101>
- Pike, D. A., Pizzatto, L., Pike, B. A., & Shine, R. (2008). Estimating survival rates of uncatchable animals : the myth of high juvenile mortality in reptiles. *Ecology*, *89*(3), 607-611. <https://doi.org/10.1890/06-2162.1>
- Pike, D. A., Webb, J. K., & Shine, R. (2011a). Chainsawing for conservation : Ecologically informed tree removal for habitat management. *Ecological Management & Restoration*, *12*(2), 110-118. <https://doi.org/10.1111/j.1442-8903.2011.00582.x>

- Pike, D. A., Webb, J. K., & Shine, R. (2011b). Removing forest canopy cover restores a reptile assemblage. *Ecological Applications*, *21*(1), 274-280.
<https://doi.org/10.1890/09-2394.1>
- Pillay, R., Venter, M., Aragón-Osejo, J., González del Pliego, P., Hansen, A., Watson, J., & Venter, O. (2021). Tropical forests are home to over half of the world's vertebrate species. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *20*.
<https://doi.org/10.1002/fee.2420>
- Pollock, H., Toms, J., Tarwater, C., Benson, T., Karr, J., & Brawn, J. (2022). Long-term monitoring reveals widespread and severe declines of understory birds in a protected Neotropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *119*, e2108731119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2108731119>
- Pollock, K. H. (1982). A Capture-Recapture Design Robust to Unequal Probability of Capture. *The Journal of Wildlife Management*, *46*(3), 752-757.
<https://doi.org/10.2307/3808568>
- Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C., & Hines, J. E. (1990). Statistical Inference for Capture-Recapture Experiments. *Wildlife Monographs*, *107*, 3-97.
<https://www.jstor.org/stable/3830560>
- Pomara, L. Y., LeDee, O. E., Martin, K. J., & Zuckerberg, B. (2014). Demographic consequences of climate change and land cover help explain a history of extirpations and range contraction in a declining snake species. *Global Change Biology*, *20*(7), 2087-2099. <https://doi.org/10.1111/gcb.12510>
- Porro, Z., Odicino, M., Bogliani, G., & Chiatante, G. (2021). Intensive forestry and biodiversity : Use of poplar plantations by woodpeckers in a lowland area of Northern Italy. *Forest Ecology and Management*, *497*, 119490.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119490>

- Poulsen, J. R., Maicher, V., Malinowski, H., & DeSisto, C. (2023). Situating defaunation in an operational framework to advance biodiversity conservation. *BioScience*, biad079. <https://doi.org/10.1093/biosci/biad079>
- Pradel, R., Wintrebert, C. M. A., & Gimenez, O. (2003). A Proposal for a Goodness-of-Fit Test to the Arnason-Schwarz Multisite Capture-Recapture Model. *Biometrics*, 59(1), 43-53. <https://doi.org/10.1111/1541-0420.00006>
- Pringle, R. M., Webb, J. K., & Shine, R. (2003). Canopy structure, microclimate, and habitat selection by a nocturnal snake, *hoplocephalus bungaroides*. *Ecology*, 84(10), 2668-2679. <https://doi.org/10.1890/02-0482>
- R core team. (2020). R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>. <https://www.R-project.org/>
- Radchuk, V., Reed, T., Teplitsky, C., van de Pol, M., Charmantier, A., Hassall, C., Adamík, P., Adriaensen, F., Ahola, M. P., Arcese, P., Miguel Avilés, J., Balbontin, J., Berg, K. S., Borrás, A., Burthe, S., Clobert, J., Dehnhard, N., de Lope, F., Dhondt, A. A., ... Kramer-Schadt, S. (2019). Adaptive responses of animals to climate change are most likely insufficient. *Nature Communications*, 10(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10924-4>
- Rao, C., Dsouza, S., Gupta, T., Manoharakrishnan, M., & Lobo, A. S. (2021). Fisheries induced shift in sea snake community assemblages along the Konkan coast, India. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31(9), 2402-2411. <https://doi.org/10.1002/aqc.3658>
- Reading, C. J. (2004). The influence of body condition and prey availability on female breeding success in the smooth snake (*Coronella austriaca* Laurenti). *Journal of Zoology*, 264(1), 61-67. <https://doi.org/10.1017/S0952836904005515>

- Reading, C. J., Luiselli, L. M., Akani, G. C., Bonnet, X., Amori, G., Ballouard, J. M., Filippi, E., Naulleau, G., Pearson, D., & Rugiero, L. (2010). Are snake populations in widespread decline? *Biology Letters*, *6*(6), 777-780.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0373>
- Reading, C., & Jofré, G. (2020). Smooth snake population decline and its link with prey availability. *Amphibia-Reptilia*, *41*(1), 43-48. <https://doi.org/10.1163/15685381-20191237>
- Rédei, T., Csecserits, A., Lhotsky, B., Barabás, S., Kröel-Dulay, G., Ónodi, G., & Botta-Dukát, Z. (2020). Plantation forests cannot support the richness of forest specialist plants in the forest-steppe zone. *Forest Ecology and Management*, *461*, 117964.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117964>
- Reed, T. E., Schindler, D. E., & Waples, R. S. (2011). Interacting Effects of Phenotypic Plasticity and Evolution on Population Persistence in a Changing Climate. *Conservation Biology*, *25*(1), 56-63. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01552.x>
- Rey Benayas, J. M. (2007). Abandonment of agricultural land : An overview of drivers and consequences. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, *2*(057).
<https://doi.org/10.1079/PAVSNNR20072057>
- Richter-Boix, A., Teplitsky, C., Rogell, B., & Laurila, A. (2010). Local selection modifies phenotypic divergence among *Rana temporaria* populations in the presence of gene flow. *Molecular Ecology*, *19*(4), 716-731. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04502.x>
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., Schmitz, O. J., Smith, D. W.,

- Wallach, A. D., & Wirsing, A. J. (2014). Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. *Science*, *343*(6167), 1241484.
<https://doi.org/10.1126/science.1241484>
- Rivière, G., Arbogast, P., Maynard, K., & Joly, A. (2010). The essential ingredients leading to the explosive growth stage of the European wind storm *Lothar* of Christmas 1999 : The Explosive Growth Stage of Storm *Lothar*. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, *136*(648), 638-652. <https://doi.org/10.1002/qj.585>
- Roberts, N., Woodbridge, J., Bevan, A., Palmisano, A., Shennan, S., & Asouti, E. (2018). Human responses and non-responses to climatic variations during the last Glacial-Interglacial transition in the eastern Mediterranean. *Quaternary Science Reviews*, *184*, 47-67. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.09.011>
- Robson, L. E., & Blouin-demers, G. (2021). Eastern Hog-Nosed Snake Habitat Selection at Multiple Spatial Scales in Ontario, Canada. *The Journal of Wildlife Management*, *85*(5), 838-846. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22049>
- Rodda, G. H., & Savidge, J. A. (2007). Biology and impacts of Pacific island invasive species. 2. *Boiga irregularis*, the Brown Tree Snake (Reptilia : Colubridae). *Pacific Science*, *61*(3), 307-324. [https://doi.org/10.2984/1534-6188\(2007\)61\[307:BAIOPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2984/1534-6188(2007)61[307:BAIOPI]2.0.CO;2)
- Rodrigues, A. S. L., Andelman, S. J., Bakarr, M. I., Boitani, L., Brooks, T. M., Cowling, R. M., Fishpool, L. D. C., da Fonseca, G. A. B., Gaston, K. J., Hoffmann, M., Long, J. S., Marquet, P. A., Pilgrim, J. D., Pressey, R. L., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S. N., Underhill, L. G., Waller, R. W., ... Yan, X. (2004). Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature*, *428*(6983), Article 6983. <https://doi.org/10.1038/nature02422>

- Roll, U., Feldman, A., Novosolov, M., Allison, A., Bauer, A. M., Bernard, R., Böhm, M., Castro-Herrera, F., Chirio, L., Collen, B., Colli, G. R., Dabool, L., Das, I., Doan, T. M., Grismer, L. L., Hoogmoed, M., Itescu, Y., Kraus, F., LeBreton, M., ... Meiri, S. (2017). The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. *Nature Ecology & Evolution*, *1*(11), Article 11.
<https://doi.org/10.1038/s41559-017-0332-2>
- Rosalino, L. M., Ferreira, D., Leitão, I., & Santos-Reis, M. (2011). Usage patterns of Mediterranean agro-forest habitat components by wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Mammalian Biology*, *76*(3), 268-273. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.08.004>
- Rosário, I. T., & Mathias, M. L. (2004). *Annual weight variation and reproductive cycle of the wood mouse (Apodemus sylvaticus) in a Mediterranean environment*. *68*(2-3), 133-140. <https://doi.org/10.1515/mamm.2004.014>
- Rosenblatt, E., Becker, M. S., Creel, S., Droge, E., Mweetwa, T., Schuette, P. A., Watson, F., Merkle, J., & Mwape, H. (2014). Detecting declines of apex carnivores and evaluating their causes : An example with Zambian lions. *Biological Conservation*, *180*, 176-186. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.10.006>
- Roth, E. D., & Johnson, J. A. (2004). Size-based variation in antipredator behavior within a snake (*Agkistrodon piscivorus*) population. *Behavioral Ecology*, *15*(2), 365-370.
<https://doi.org/10.1093/beheco/arh024>
- Row, J. R., & Blouin-Demers, G. (2006). Thermal quality influences habitat selection at multiple spatial scales in milksnakes. *Ecoscience*, *13*(4), 443-450.
[https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2006\)13\[443:TQIHSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2006)13[443:TQIHSA]2.0.CO;2)
- Royama, T. (1992). *Analytical Population Dynamics*. Springer Netherlands.
<https://doi.org/10.1007/978-94-011-2916-9>

- Royle, J. A., & Nichols, J. D. (2003). Estimating abundance from repeated presence–absence data or point counts. *Ecology*, *84*(3), 777-790. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0777:EAFRPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0777:EAFRPA]2.0.CO;2)
- Rozen-Rechels, D., Dupoué, A., Lourdais, O., Chamaillé-Jammes, S., Meylan, S., Clobert, J., & Le Galliard, J.-F. (2019). When water interacts with temperature : Ecological and evolutionary implications of thermo-hydroregulation in terrestrial ectotherms. *Ecology and Evolution*, *9*(17), 10029-10043. <https://doi.org/10.1002/ece3.5440>
- Rozen-Rechels, D., Rutschmann, A., Dupoué, A., Blaimont, P., Chauveau, V., Miles, D. B., Guillon, M., Richard, M., Badiane, A., Meylan, S., Clobert, J., & Le Galliard, J.-F. (2021). Interaction of hydric and thermal conditions drive geographic variation in thermoregulation in a widespread lizard. *Ecological Monographs*, *91*(2), e01440. <https://doi.org/10.1002/ecm.1440>
- Rozzi, R. (2019). Taxonomic Chauvinism, No More! : Antidotes from Hume, Darwin, and Biocultural Ethics. *Environmental Ethics*, *41*, 249-282. <https://doi.org/10.5840/enviroethics201941325>
- Rugiero, L., Capizzi, D., & Luiselli, L. (2002). Interactions between sympatric snakes, *Coluber viridiflavus* and *Elaphe longissima*: Are there significant inter-annual differences in coexistence patterns? *Interactions between sympatric snakes, Coluber viridiflavus and Elaphe longissima: are there significant inter-annual differences in coexistence patterns?*, *28*(2), 75-91.
- Rugiero, L., Capula, M., Di Vittorio, M., Dendi, D., Meek, R., & Luiselli, L. (2021). Ontogenetic Habitat Use and Density of the Green Lizard (*Lacerta bilineata*) in Contrasted Landscapes in France and Italy. *Conservation*, *1*, 1-16. <https://doi.org/10.3390/conservation1010001>

- Ruiz-Gutiérrez, V., Zipkin, E. F., & Dhondt, A. A. (2010). Occupancy dynamics in a tropical bird community : Unexpectedly high forest use by birds classified as non-forest species. *Journal of Applied Ecology*, *47*(3), 621-630. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01811.x>
- Santos, X., Pleguezuelos, J., Chergui El Hemiani, B., Geniez, P., & Cheylan, M. (2022). Citizen-science data shows long-term decline of snakes in southwestern Europe. *Biodiversity and Conservation*, *31*, 1-17. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02415-8>
- Sasaki, K., Fox, S. F., & Duvall, D. (2009). Rapid Evolution in the Wild : Changes in Body Size, Life-History Traits, and Behavior in Hunted Populations of the Japanese Mamushi Snake. *Conservation Biology*, *23*(1), 93-102. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01067.x>
- Savolainen, O., Lascoux, M., & Merilä, J. (2013). Ecological genomics of local adaptation. *Nature reviews. Genetics*, *14*, 807-820. <https://doi.org/10.1038/nrg3522>
- Sax, D. F., & Gaines, S. D. (2003). Species diversity : From global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution*, *18*(11), 561-566. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00224-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00224-6)
- Schley, L., & Roper, T. (2003). Diet of wild boar *Sus scrofa* in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal Review*, *33*, 43-56. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2003.00010.x>
- Schmidt-Soltau, K. (2003). Conservation-related Resettlement in Central Africa : Environmental and Social Risks. *Development and Change*, *34*(3), 525-551. <https://doi.org/10.1111/1467-7660.00317>
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ : 25 years of Image Analysis. *Nature methods*, *9*(7), 671-675. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5554542/>

- Schulze, E. D. (2018). Effects of forest management on biodiversity in temperate deciduous forests : An overview based on Central European beech forests. *Journal for Nature Conservation*, 43, 213-226. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2017.08.001>
- Sebek, P., Bace, R., Bartos, M., Benes, J., Chlumska, Z., Dolezal, J., Dvorsky, M., Kovar, J., Machac, O., Mikatova, B., Perlik, M., Platek, M., Polakova, S., Skorpik, M., Stejskal, R., Svoboda, M., Trnka, F., Vlasin, M., Zapletal, M., & Cizek, L. (2015). Does a minimal intervention approach threaten the biodiversity of protected areas? A multi-taxa short-term response to intervention in temperate oak-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 358, 80-89. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.09.008>
- Sebek, P., Vodka, S., Bogusch, P., Pech, P., Tropek, R., Weiss, M., Zimova, K., & Cizek, L. (2016). Open-grown trees as key habitats for arthropods in temperate woodlands : The diversity, composition, and conservation value of associated communities. *Forest Ecology and Management*, 380, 172-181. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.052>
- Seber, G. A. F. (1982). *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*.
- Seber, G., & Schwarz, C. (2002). Capture-recapture : Before and after EURING 2000. *Journal of Applied Statistics*, 29, 5-18. <https://doi.org/10.1080/02664760120108700>
- Seebacher, F., & Franklin, C. E. (2005). Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles : A review. *Journal of Comparative Physiology B*, 175(8), 533-541. <https://doi.org/10.1007/s00360-005-0007-1>
- Sekercioglu, C. H., Schneider, S. H., Fay, J. P., & Loarie, S. R. (2008). Climate Change, Elevational Range Shifts, and Bird Extinctions : *Elevation, Climate Change, and Bird Extinctions*. *Conservation Biology*, 22(1), 140-150. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00852.x>

- Sexton, J. P., Montiel, J., Shay, J. E., Stephens, M. R., & Slatyer, R. A. (2017). Evolution of Ecological Niche Breadth. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 183-206. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-023003>
- Shafer, C. L. (2020). Arguments for and against IUCN protected area management category VI with a review of state versus community governance. *Journal for Nature Conservation*, 53, 125697. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2019.02.005>
- Sheridan, J. A., & Bickford, D. (2011). Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change*, 1(8), 401-406. <https://doi.org/10.1038/nclimate1259>
- Shine, R. (1994). Sexual Size Dimorphism in Snakes Revisited. *Copeia*, 1994(2), 326-346. <https://doi.org/10.2307/1446982>
- Shine, R. (2003). Reproductive strategies in snakes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1519), 995-1004. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2307>
- Shine, R. (2005). Life-History Evolution in Reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 23-46. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152631>
- Shine, R., & Bonnet, X. (2000). Snakes : A new 'model organism' in ecological research? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(6), 221-222. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01853-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01853-X)
- Shine, R., & Bonnet, X. (2009). 6. Reproductive Biology, Population Viability, and Options for Field Management : Ecology and Conservation. In *Snakes*. <https://doi.org/10.7591/9780801459092-010>
- Shine, R., LeMaster, M. P., Moore, I. T., Olsson, M. M., & Mason, R. T. (2001). Bumpus in the Snake Den : Effects of Sex, Size, and Body Condition on Mortality of Red-Sided

- Garter Snakes. *Evolution*, 55(3), 598-604. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00792.x>
- Shoemaker, K. T., & Gibbs, J. P. (2010). Evaluating Basking-Habitat Deficiency in the Threatened Eastern Massasauga Rattlesnake. *The Journal of Wildlife Management*, 74(3), 504-513. <https://doi.org/10.2193/2008-519>
- Sinclair, B. J., Marshall, K. E., Sewell, M. A., Levesque, D. L., Willett, C. S., Slotsbo, S., Dong, Y., Harley, C. D. G., Marshall, D. J., Helmuth, B. S., & Huey, R. B. (2016). Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecology Letters*, 19(11), 1372-1385. <https://doi.org/10.1111/ele.12686>
- Skalski, J. R., Ryding, K. E., & Millspaugh, J. (2005). *Wildlife Demography : Analysis of Sex, Age, and Count Data*. Elsevier.
- Skelly, B., Lewis, K., Tyl, R., Dimmig, G., Rota, C., Cooch, E. G., & White, G. C. (2018). *Occupancy models—multi-species. Program MARK: A Gentle Introduction (EG Cooch and GC White, Editors)*. West Virginia University, WV, USA.
- Smith, M. T. (2014). Induction of phenotypic plasticity in rattlesnake trophic morphology by diet manipulation. *Journal of Morphology*, 275(12), 1339-1348. <https://doi.org/10.1002/jmor.20305>
- Song, C., Liu, B.-P., Zhang, Y.-P., Peng, Z., Wang, J., Collier, A. D., Echevarria, D. J., Savelieva, K. V., Lawrence, R. F., Rex, C. S., Meshalkina, D. A., & Kalueff, A. V. (2018). Modeling consequences of prolonged strong unpredictable stress in zebrafish : Complex effects on behavior and physiology. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry*, 81, 384-394. <https://doi.org/10.1016/j.pnpbp.2017.08.021>

- Speybroeck, J., Beukema, W., Bok, B., & Voort, J. V. D. (2016). *Field Guide to the Amphibians and Reptiles of Britain and Europe*. Bloomsbury Publishing.
- Srivathsa, A., Vasudev, D., Nair, T., Chakrabarti, S., Chanchani, P., DeFries, R., Deomurari, A., Dutta, S., Ghose, D., Goswami, V. R., Nayak, R., Neelakantan, A., Thatte, P., Vaidyanathan, S., Verma, M., Krishnaswamy, J., Sankaran, M., & Ramakrishnan, U. (2023). Prioritizing India's landscapes for biodiversity, ecosystem services and human well-being. *Nature Sustainability*, 6(5), Article 5. <https://doi.org/10.1038/s41893-023-01063-2>
- Stanley, T. R., & Burnham, K. P. (1999). A closure test for time-specific capture-recapture data. *Environmental and Ecological Statistics*, 6(2), 197-209. <https://doi.org/10.1023/A:1009674322348>
- Stearns, S. (1977). The Evolution of Life History Traits : A Critique of the Theory and a Review of the Data. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.08.110177.001045>
- Steen, D. (2010). Snakes in the grass : Secretive natural histories defy both conventional and progressive statistics. *Herpetological Conservation and Biology*, 5, 183-188.
- Stein, B. A., Staudt, A., Cross, M. S., Dubois, N. S., Enquist, C., Griffis, R., Hansen, L. J., Hellmann, J. J., Lawler, J. J., Nelson, E. J., & Pairis, A. (2013). Preparing for and managing change : Climate adaptation for biodiversity and ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(9), 502-510. <https://doi.org/10.1890/120277>
- Stephens, P. A., Mason, L. R., Green, R. E., Gregory, R. D., Sauer, J. R., Alison, J., Aunins, A., Brotons, L., Butchart, S. H. M., Campedelli, T., Chodkiewicz, T., Chylarecki, P., Crowe, O., Elts, J., Escandell, V., Foppen, R. P. B., Heldbjerg, H., Herrando, S., Husby, M., ... Willis, S. G. (2016). Consistent response of bird populations to climate

change on two continents. *Science*, 352(6281), 84-87.

<https://doi.org/10.1126/science.aac4858>

Sutton, W. B., Wang, Y., Schweitzer, C. J., & McClure, C. J. W. (2017). Spatial ecology and multi-scale habitat selection of the Copperhead (*Agkistrodon contortrix*) in a managed forest landscape. *Forest Ecology and Management*, 391, 469-481.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.041>

Tanaka, K. (2007). Thermal biology of a colour-dimorphic snake, *Elaphe quadrivirgata*, in a montane forest : Do melanistic snakes enjoy thermal advantages? *Biological Journal of the Linnean Society*, 92(2), 309-322. [https://doi.org/10.1111/j.1095-](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00849.x)

[8312.2007.00849.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00849.x)

Tanaka, K. (2011). Phenotypic Plasticity of Body Size in an Insular Population of a Snake.

Herpetologica, 67(1), 46-57. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGIDA-D-10-00022.1>

Taylor, E. N., Malawy, M. A., Browning, D. M., Lemar, S. V., & DeNardo, D. F. (2005).

Effects of food supplementation on the physiological ecology of female Western diamond-backed rattlesnakes (*Crotalus atrox*). *Oecologia*, 144(2), 206-213.

<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0056-x>

Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371(6492), Article 6492. <https://doi.org/10.1038/371065a0>

Tinya, F., Kovács, B., Bidló, A., Dima, B., Király, I., Kutszegi, G., Lakatos, F., Mag, Z.,

Márialigeti, S., Nascimbene, J., Samu, F., Siller, I., Szél, G., & Ódor, P. (2021).

Environmental drivers of forest biodiversity in temperate mixed forests – A multi-taxon approach. *Science of The Total Environment*, 795, 148720.

<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148720>

- Todd, B. D., & Andrews, K. M. (2008). Response of a Reptile Guild to Forest Harvesting. *Conservation Biology*, 22(3), 753-761. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00916.x>
- Tollis, M., Hutchins, E. D., Stapley, J., Rupp, S. M., Eckalbar, W. L., Maayan, I., Lasku, E., Infante, C. R., Dennis, S. R., Robertson, J. A., May, C. M., Crusoe, M. R., Bermingham, E., DeNardo, D. F., Hsieh, S.-T. T., Kulathinal, R. J., McMillan, W. O., Menke, D. B., Pratt, S. C., ... Kusumi, K. (2018). Comparative Genomics Reveals Accelerated Evolution in Conserved Pathways during the Diversification of Anole Lizards. *Genome Biology and Evolution*, 10(2), 489-506. <https://doi.org/10.1093/gbe/evy013>
- Troudet, J., Grandcolas, P., Blin, A., Vignes-Lebbe, R., & Legendre, F. (2017). Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Scientific Reports*, 7(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09084-6>
- Turchin, P., & Taylor, A. D. (1992). Complex Dynamics in Ecological Time Series. *Ecology*, 73(1), 289-305. <https://doi.org/10.2307/1938740>
- Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R. P., Reyes, F., & Hošek, J. (2023, mai 9). *THE REPTILE DATABASE*. The reptile database. <http://www.reptile-database.org/>
- Vacher, J.-P., & Geniez, M. (2010). *Les Reptiles de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Le Club Biotope. <https://leclub-biotope.com/fr/librairie-naturaliste/120-les-reptiles-de-france-belgique-luxembourg-et-suisse>
- Vacher-Vallas, M., Bonnet, X., & Naulleau, G. (1999). Relations entre les comportements sexuels et les accouplements chez *Vipera aspis* : Etude en milieu naturel. *Revue d'Écologie*, 54(4), 375-391. <https://hal.science/hal-03529148>

- Valverde, S., & Solé, R. V. (2015). Punctuated equilibrium in the large-scale evolution of programming languages†. *Journal of The Royal Society Interface*, *12*(107), 20150249. <https://doi.org/10.1098/rsif.2015.0249>
- Van Buskirk, J. (2011). Amphibian phenotypic variation along a gradient in canopy cover : Species differences and plasticity. *Oikos*, *120*(6), 906-914. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18845.x>
- Vellend, M., Baeten, L., Becker-Scarpitta, A., Boucher-Lalonde, V., McCune, J. L., Messier, J., Myers-Smith, I. H., & Sax, D. F. (2017). Plant Biodiversity Change Across Scales During the Anthropocene. *Annual Review of Plant Biology*, *68*(1), 563-586. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042916-040949>
- Vild, O., Roleček, J., Hédli, R., Kopecký, M., & Utinek, D. (2013). Experimental restoration of coppice-with-standards : Response of understorey vegetation from the conservation perspective. *Forest Ecology and Management*, *310*, 234-241. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.056>
- Vimercati, G., Davies, S. J., & Measey, J. (2018). Rapid adaptive response to a mediterranean environment reduces phenotypic mismatch in a recent amphibian invader. *Journal of Experimental Biology*, jeb.174797. <https://doi.org/10.1242/jeb.174797>
- Vincent, S. E., Vincent, P.-D., Irschick, D. J., & Rossell, J. M. (2006). Do juvenile gape-limited predators compensate for their small size when feeding? *Journal of Zoology*, *268*(3), 279-284. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2005.00014.x>
- Vollmuth, D. (2022). The changing perception of coppice with standards in German forestry literature up to the present day – From a universal solution to a defamed and overcome evil – and back? *Trees, Forests and People*, *10*, 100338. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100338>

- Wade, T., Riitters, K., Wickham, J., & Jones, K. (2003). Distribution and Causes of Global Forest Fragmentation. *Conservation Ecology*, 7. <https://doi.org/10.5751/ES-00530-070207>
- Wagner, D. L. (2019). *Insect Declines in the Anthropocene*.
- Wagner, R. O., Pierce, J. B., Rudolph, D. C., Schaefer, R. R., & Hightower, D. A. (2014). Modeling Louisiana Pine Snake (*Pituophis ruthveni*) Habitat use in Relation to Soils. *Southeastern Naturalist*, 13(sp5), 146-158. <https://doi.org/10.1656/058.013.s514>
- Walker, J. J. L., Michael. (2014). *Reconstructing Quaternary Environments* (3^e éd.). Routledge. <https://doi.org/10.4324/9781315797496>
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389-395. <https://doi.org/10.1038/416389a>
- Warren, M., & Key, R. S. (1991). *Woodlands : Past, Present and Potential for Insects* (p. 155-211). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-181370-3.50014-2>
- Watson, J. E. M., Dudley, N., Segan, D. B., & Hockings, M. (2014). The performance and potential of protected areas. *Nature*, 515(7525), Article 7525. <https://doi.org/10.1038/nature13947>
- Watson, J. E. M., Evans, T., Venter, O., Williams, B., Tulloch, A., Stewart, C., Thompson, I., Ray, J. C., Murray, K., Salazar, A., McAlpine, C., Potapov, P., Walston, J., Robinson, J. G., Painter, M., Wilkie, D., Filardi, C., Laurance, W. F., Houghton, R. A., ... Lindenmayer, D. (2018). The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 2(4), 599-610. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0490-x>
- Watson, J. E. M., Shanahan, D. F., Di Marco, M., Allan, J., Laurance, W. F., Sanderson, E. W., Mackey, B., & Venter, O. (2016). Catastrophic Declines in Wilderness Areas

- Undermine Global Environment Targets. *Current Biology*, 26(21), 2929-2934.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.08.049>
- Webb, J., Shine, R., & Pringle, R. (2005). Canopy Removal Restores Habitat Quality for an Endangered Snake in a Fire Suppressed Landscape. *Copeia*, 2005, 894-900.
[https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2005\)005\[0894:CRRHQF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2005)005[0894:CRRHQF]2.0.CO;2)
- Weimerskirch, H., Delord, K., Barbraud, C., Le Bouard, F., Ryan, P. G., Fretwell, P., & Marteau, C. (2018). Status and trends of albatrosses in the French Southern Territories, Western Indian Ocean. *Polar Biology*, 41(10), 1963-1972.
<https://doi.org/10.1007/s00300-018-2335-0>
- Wells, J. C. K. (2012). Sexual dimorphism in body composition across human populations : Associations with climate and proxies for short- and long-term energy supply. *American Journal of Human Biology*, 24(4), 411-419.
<https://doi.org/10.1002/ajhb.22223>
- White, E. (2019). Minimum Time Required to Detect Population Trends : The Need for Long-Term Monitoring Programs. *BioScience*, 69.
<https://doi.org/10.1093/biosci/biy144>
- White, G. C. (2001). Program MARK. *Gary C. White*.
<https://sites.warnercnr.colostate.edu/gwhite/program-mark/>
- White, G. C., & Burnham, K. P. (1999). Program MARK : Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46(sup1), S120-S139.
<https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- Whitman, D., & Agrawal, A. (2009). What is Phenotypic Plasticity and Why is it Important? In D. Whitman & T. Ananthakrishnan (Éds.), *Phenotypic Plasticity of Insects*. Science Publishers. <https://doi.org/10.1201/b10201-2>

- Wikelski, M. (2005). Evolution of body size in Galapagos marine iguanas. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1576), 1985-1993.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3205>
- Williams, B. K., Nichols, J. D., & Conroy, M. J. (2002). *Analysis and Management of Animal Populations*. Academic Press.
- Winne, C. T., Willson, J. D., & Whitfield Gibbons, J. (2010). Drought survival and reproduction impose contrasting selection pressures on maximum body size and sexual size dimorphism in a snake, *Seminatrix pygaea*. *Oecologia*, 162(4), 913-922.
<https://doi.org/10.1007/s00442-009-1513-8>
- Winne, C., Willson, J., Todd, B., Andrews, K., & Gibbons, J. (2007). Enigmatic Decline of a Protected Population of Eastern Kingsnakes, *Lampropeltis Getula*, in South Carolina. *Copeia*, 2007, 507-519. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2007\)2007\[507:EDOAPP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2007)2007[507:EDOAPP]2.0.CO;2)
- Woinarski, J. C. Z., Burbidge, A. A., & Harrison, P. L. (2015). Ongoing unraveling of a continental fauna : Decline and extinction of Australian mammals since European settlement. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(15), 4531-4540.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1417301112>
- Xofis, P., Kefalas, G., & Poirazidis, K. (2023). Biodiversity and Conservation of Forests. *Forests*, 14(9), Article 9. <https://doi.org/10.3390/f14091871>
- Yan, H. F., Kyne, P. M., Jabado, R. W., Leeney, R. H., Davidson, L. N. K., Derrick, D. H., Finucci, B., Freckleton, R. P., Fordham, S. V., & Dulvy, N. K. (2021). Overfishing and habitat loss drive range contraction of iconic marine fishes to near extinction. *Science Advances*, 7(7), eabb6026. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abb6026>
- Young, H. S., McCauley, D. J., Galetti, M., & Dirzo, R. (2016). Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution,*

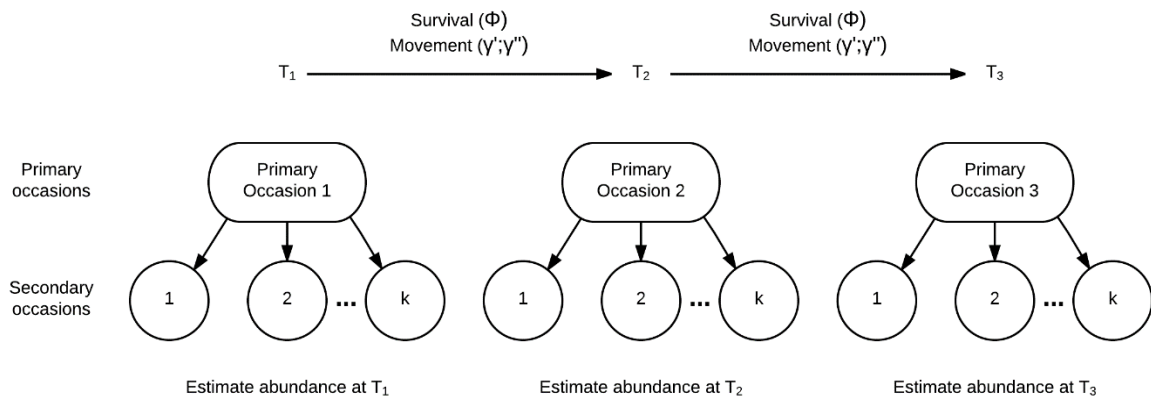
and Systematics, 47(1), 333-358. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054142>

Zhang, H., Henderson-Sellers, A., & Mcguffie, K. (2001). The Compounding Effects of Tropical Deforestation and Greenhouse Warming on Climate. *Climatic Change*, 49, 309-338. <https://doi.org/10.1023/A:1010662425950>

Zipkin, E. F., DiRenzo, G. V., Ray, J. M., Rossman, S., & Lips, K. R. (2020). Tropical snake diversity collapses after widespread amphibian loss. *Science*, 367(6479), 814-816. <https://doi.org/10.1126/science.aay5733>

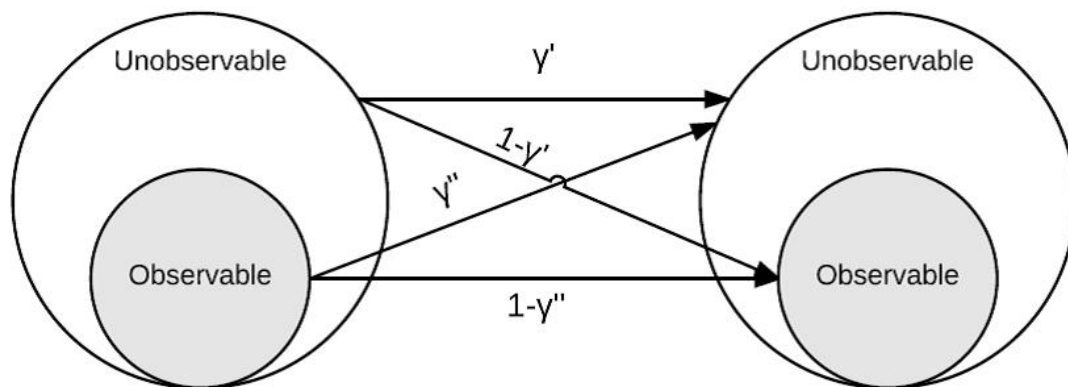
Annexes

Annexes du Chapitre 1



Annexe 1a. Structure d'échantillonnage, typique du Robust design de Pollock utilisé pour les analyses du chapitre 1 (Kendall, 2023; Kendall et al., 1995; K. H. Pollock, 1982).

Source de la figure : <https://mcolvin.github.io/PSPAP-Reboot/2017-07-24-RD-and-closure.html>



Annexe 1b. Représentation des paramètres d'émigrations temporaires γ' et γ'' , incorporés par Kendall au Robust design de Pollock. Cela a permis de tester si l'émigration temporaire était aléatoire (i.e., $\gamma' = \gamma''$) ou Markovienne (i.e., $\gamma' \neq \gamma''$), (Kendall, 2023; Kendall et al., 1997; Kendall & Nichols, 1995).

Source de la figure : <https://mcolvin.github.io/PSPAP-Reboot/2017-07-24-RD-and-closure.html>

Annexe 1c. Détail des sessions d'échantillonnage primaire (les 'primary occasions') et secondaire (les 'secondary occasions') pour la couleuvre verte et jaune (*Hierophis viridiflavus*) et la couleuvre d'Esculape (*Zamenis longissimus*). Pour chaque session primaire, le nombre d'individus retenus pour les analyses et le nombre de sessions secondaires sont mentionnés. Un maximum de 8 sessions secondaires ont lieu par session primaire (allant d'avril à juillet).

Sessions primaire	<i>H. viridiflavus</i>		<i>Z. longissimus</i>	
	Nombre de sessions secondaire	Nombre d'individus	Nombre de sessions secondaire	Nombre d'individus
1995	7	19	5	6
1996	5	12	6	17
1997	7	28	6	30
1998	8	35	8	45
1999	8	53	7	53
2000	6	42	7	71
2001	5	19	7	39
2002	7	49	7	69
2003	8	65	8	60
2004	8	65	8	52
2005	8	97	8	64
2006	7	104	7	65
2007	8	117	8	105
2008	8	174	8	162
2009	8	129	8	97
2010	8	128	8	87
2011	7	67	8	52
2012	7	68	8	44
2013	6	81	7	62
2014	7	91	6	103
2015	7	100	8	211
2016	7	135	7	397
2017	8	76	8	209
2018	8	80	8	239
2019	6	62	8	203
2020	6	37	8	160
2021	8	62	8	192

Annexes du Chapitre 2

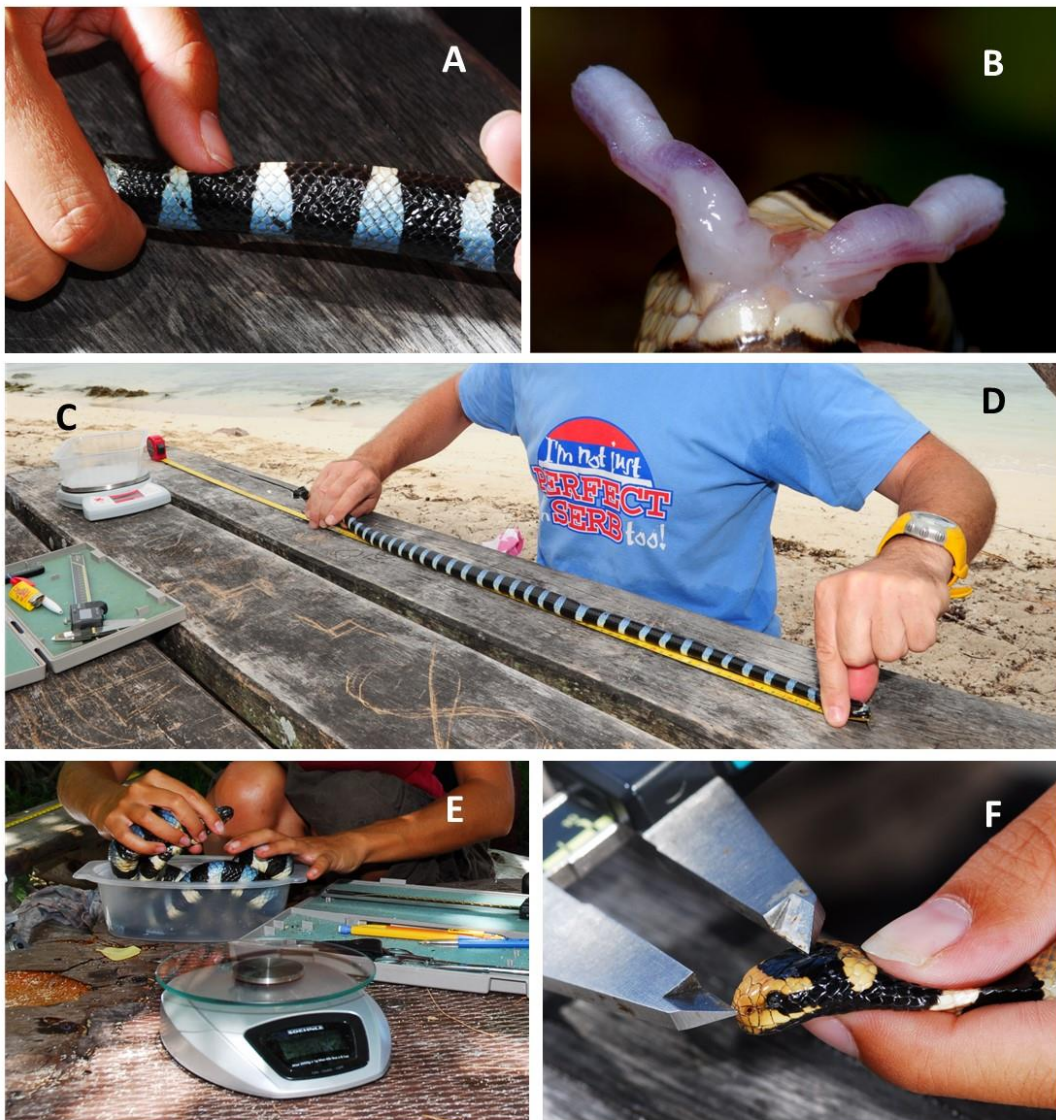
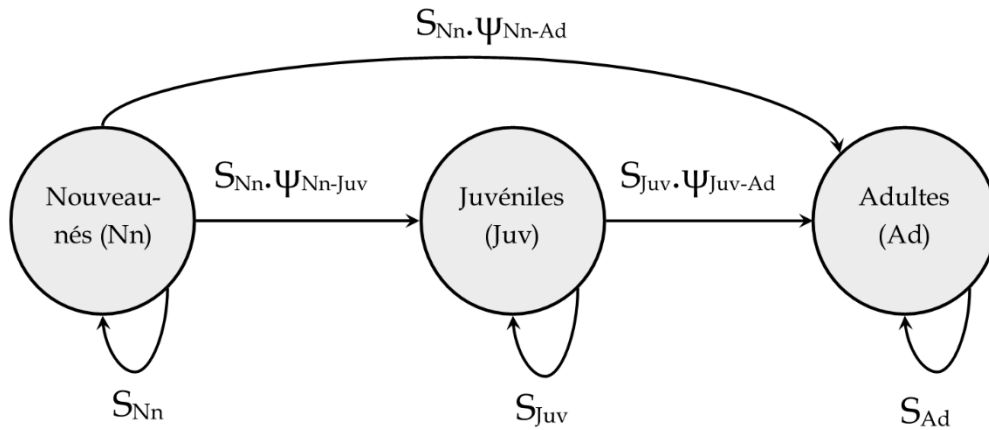
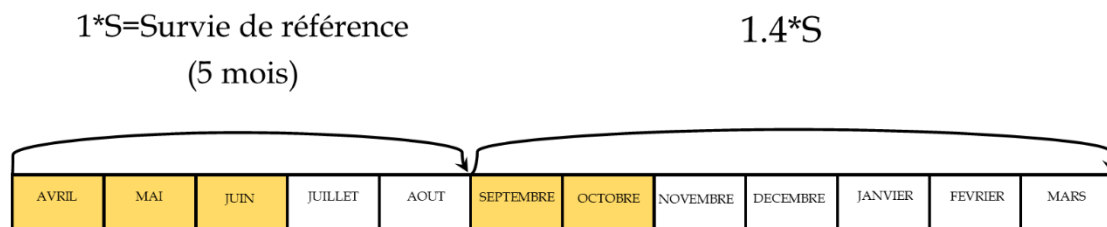


Illustration de quelques mesures faites sur le terrain pour étudier les serpents par CMR, ici sur des tricots rayés (*Laticauda*) en Nouvelle Calédonie. A) lecture du numéro individuel, les écailles marquées ont une couleur différente. B) Eversion des hémipénis pour vérifier le sexe du serpent. D) mesure de la longueur du serpent. E) Mesure de la masse corporelle. F) Mesures des dimensions de la tête.

Annexe 2a. Exemple de suivi à long terme en Nouvelle-Calédonie.



Annexe 2b. Structure transcrite dans les matrices de transition, de recapture, et des états initiaux, pour appliquer des modèles de CMR multi-états (MSMR) dans le logiciel E-SURGE (Choquet, Rouan, et al., 2009). S représente la probabilité de survie, et ψ représente la probabilité de transition.



Annexe 2c. Dans une année, deux saisons de CMR sont retenues pour évaluer les paramètres par modèles de CMR multi-états. Avril, mai et juin représente la saison printanière, tandis que septembre et octobre représente la saison automnale. Les deux saisons sont en oranges. La survie est estimée sur cinq mois, l'intervalle de référence utilisé dans les modèles de CMR multi-états. La survie automne/hiver faut donc 1.4 fois l'intervalle de référence.

Annexe de la discussion générale

Annexe 3a. Table avec des exemples de survies annuelles de serpents (Colubridae) issues de suivi CMR. Les valeurs viennent de l'article de synthèse de King et al. (King et al., 2018)

Espèce	Adultes	Juveniles	Nouveau-nés
<i>Drymarchon couperi</i>	0.74	0.52	
<i>Hierophis viridiflavus</i>	0.55		
<i>Lampropeltis triangulum</i>	0.72		
<i>Natrix tessellata</i>	0.73		
<i>Nerodia harteri</i>	0.23	0.14	
<i>Thamnophis elegans</i>	0.63	0.56	0.35
<i>Zamenis longissimus</i>	0.51		

Publications parallèles à la thèse

Ballouard, J. M., Kauffman, C., Besnard, A., Ausanneau, M., Amiguet, M., Billy, G., ... & Bonnet, X. (2021). Recent invaders in small Mediterranean islands: Wild boars impact snakes in Port-Cros National Park. *Diversity*, 13(10), 498.

Bonnet, X., Billy, G., & Lakušić, M. (2020). Puncture versus capture: which stresses animals the most?. *Journal of Comparative Physiology B*, 190, 341-347.

Bonnet, X., de Haan, C., Deso, G., Ballouard, J. M., Billy, G., & Brischoux, F. (2022). Combats entre mâles chez les couleuvres verte et jaune et de Montpellier: les protagonistes recherchent-ils le contact?. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 180, 57-60.

Bonnet, X., Ballouard, J. M., Billy, G., & Meek, R. (2021). Repeated use of high risk nesting areas in the European whip snake, *Hierophis viridiflavus*. *Herpetological Journal*, 31(3).

Brischoux, F., Briand, M. J., Billy, G., & Bonnet, X. (2013). Variations of natremia in sea kraits (*Laticauda* spp.) kept in seawater and fresh water. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 166(2), 333-337

Brusch IV, G. A., Billy, G., Blattman, J. N., & DeNardo, D. F. (2017). Reproduction alters hydration state but does not impact the positive effects of dehydration on innate immune function in Children's pythons (*Antaresia childreni*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 90(6), 646-654.

Lakušić, M., Billy, G., Bjelica, V., Golubović, A., Anđelković, M., & Bonnet, X. (2020). Effect of capture, phenotype, and physiological status on blood glucose and plasma corticosterone levels in free-ranging dice snakes. *Physiological and Biochemical Zoology*, 93(6), 477-487.

Influence de la fermeture du milieu sur les populations et les traits d'histoire de vie de deux espèces de serpents : la couleuvre verte et jaune et la couleuvre d'Esclape

Résumé :

La création de réserves intégrales vise à enrayer l'effondrement de la biodiversité. Toutefois, les bénéfices attendus sur la faune sont rarement évalués. Les forêts classées en RBI (Réserve Biologique Intégrale) sont supposées devenir des sanctuaires de biodiversité. Elles sont soumises à une fermeture rapide de l'habitat. En conséquence, les milieux buissonnants semi-ouverts qui sont essentiels pour de nombreux organismes thermophiles peuvent être pris en étau entre l'agriculture industrielle, l'urbanisation et les zones forestières fermées. Le suivi à long terme des populations de serpents en forêt de Chizé (~27 ans ; 3447 individus marqués) associé au suivi de la fermeture de la canopée illustre cette menace. Avant le classement en RBI, l'exploitation forestière en parcelles maintenait une mosaïque d'habitats favorables aux serpents et a offert un cadre semi-expérimental. La fermeture rapide des habitats a provoqué un fort déclin de l'abondance des serpents (60%). Dans les habitats en fermeture une survie très faible des nouveau-nés entraîne une absence de recrutement, surtout chez l'espèce la plus thermophile. L'homogénéisation des habitats associée à l'absence de gestion forestière peut entraîner une diminution drastique de l'abondance des serpents. Depuis la mise en RBI, la taille des serpents a nettement diminué, tandis que la condition corporelle a légèrement augmenté. Ces changements phénotypiques sont plus marqués dans les parcelles où la canopée a le plus changé. Le statut de conservation le plus protecteur appliqué aux forêts tempérées pourrait s'avérer moins utile en termes de conservation qu'un statut autorisant des actions limitées de coupe des arbres.

Mots clés : gestion forestière ; fermeture de l'habitat ; déclin des serpents ; capture-marquage-recapture ; Réserve Biologique Intégrale

Influence of environmental closure on the populations and life-history traits of two snake species: the western whip snake and the Aesculapian snake

Summary:

The creation of strict nature reserves is intended to halt the collapse of biodiversity. However, the expected benefits for wildlife are rarely assessed. In France, forests classified as RBI (Réserve Biologique Intégrale) are supposed to become biodiversity sanctuaries. However, these forests are subject to rapid habitat closure. As a result, semi-open woodlands, which are essential for many thermophilic organisms, can be squeezed between industrial agriculture, urbanisation and closed forest areas. The long-term monitoring of snake populations in the Chizé forest (~27 years; 3,447 marked individuals) combined with the monitoring of canopy closure illustrates this threat. Logging in patches maintained a mosaic of habitats favourable to snakes. Plot-based logging provided a semi-experimental setting. The rapid closure of open and semi-open habitats has led to a sharp decline in snake abundance (>60%). In closed habitats, the very low survival of neonate snakes leads to a lack of recruitment, especially in the most thermophilic species. The homogenisation of habitats associated with the absence of forest management can lead to a drastic reduction in the abundance of snakes. Since RBI classification, mean snake body size decreased strongly, while mean body condition has increased slightly. These phenotypic changes were more marked in plots where the canopy has changed the most. Unintentionally, the most protective conservation status applied to temperate forests could prove less useful in terms of conservation than a status authorising limited tree-cutting actions.

Keywords : forest management; habitat closing; snake decline; snake monitoring; Strict Nature Reserve (SNR)



Centre d'Études Biologiques de Chizé
405 Rte de Prissé la Charrière, 79360 Villiers-en-Bois



17031 LA ROCHELLE CEDEX

