

UNIVERSITE DE REIMS CHAMPAGNE-ARDENNE
UFR Lettres et Sciences Humaines
Ecole doctorale : Sciences de l'Homme et de la Société

THESE

présentée pour obtenir le grade de :
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE REIMS CHAMPAGNE-ARDENNE
Discipline : Eco-éthologie

par

Marina MERGEY

Réponses des populations de martres d'Europe (*Martes martes*) à la
fragmentation de l'habitat :
mécanismes comportementaux et conséquences



Soutenance prévue le 14 décembre 2007

Devant le jury composé de :

Alain MARRE	Professeur des universités	G.E.G.E.N.A., Reims	Co-directeur
Jean-Jacques ROEDER	Directeur de recherches	DEPE, Strasbourg	Co-directeur
Marie-Josée PENVEN	Professeur des universités	Université de Rennes II	Rapporteur
Jean-François COSSON	Directeur de recherches	INRA, Montpellier	Rapporteur
Didier DESOR	Professeur des universités	Université Henri Poincaré, Nancy	Examineur
Rémi HELDER	Directeur du 2C2A-CERFE	Boult-aux-Bois	Examineur
Jeanine CORBONNOIS	Professeur des universités	Université du Mans	Examineur

Centre de Recherche et de Formation en Eco-éthologie, 2C2A, Boult-aux-Bois
Département Ecologie Physiologie Ethologie, UMR 7178, Strasbourg
Groupe d'Etude sur les Géomatériaux et les Environnements Naturels et Anthropisés, Reims

REMERCIEMENTS

Si un travail de thèse est porté par une seule personne, c'est aussi et surtout le fruit de rencontres, de soutien, d'entraides et de collaborations avec de nombreuses personnes. Je désire adresser de profonds remerciements à tous ceux qui m'ont entourée et soutenue pendant ces trois ans.

Pour commencer, je remercie la Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise, le Conseil Général des Ardennes, le Conseil régional de Champagne-Ardenne et le Conseil Général de l'Isère pour leur soutien financier qui m'a permis de réaliser ce doctorat dans les meilleures conditions.

Je tiens à remercier de la même façon Alain Marre et Jean-Jacques Roeder qui ont tous les deux accepté d'encadrer mon doctorat. Malgré la distance, ils m'ont soutenu tout au long de ce travail et ont été présents chaque fois que je faisais appel à eux.

J'adresse ensuite mes plus sincères remerciements à Rémi Helder, directeur du Centre de Recherche et de Formation en Eco-éthologie (2C2A-CERFE), et Marie-Lazarine Poulle, directrice adjointe, pour m'avoir accueilli dans leur équipe et permis de réaliser cette étude. Je tiens à mentionner ici le plaisir que j'ai eu à travailler à leurs côtés. Votre expérience et votre énergie créent un environnement riche et stimulant, formidable pour la réalisation d'un tel ouvrage.

Plus particulièrement, je voudrais remercier Rémi qui a été mon encadrant au sein du CERFE. Je souhaite lui témoigner ici toute ma reconnaissance pour ses encouragements et son investissement dans mon travail. Au long de ces trois années, nous avons eu ensemble l'occasion de pratiquer des activités aussi singulières que passionnantes. Il lui aura fallu beaucoup de patience pour rester gai et enjoué après avoir passé de nombreuses heures dans les airs, en ULM, à la recherche de la Martre perdue, s'être lancé à la poursuite de martres dans des champs de labour encore frais, avoir servi d'appât pour récupérer une martre échappée dans le labo et avoir passé des dizaines d'heures derrière ArcView à manipuler des indices barbares. Je le remercie également pour avoir su camper sur ses positions comme personne et à des heures où nul ne défend plus d'idées. Je suis persuadée que même après toutes ces heures de discussion à bâtons rompus, il nous reste encore de nombreux sujets à débattre et de nombreux paris à imaginer.

Pour continuer, je désire remercier Vincent Pereboom, le premier docteur Martre du CERFE, et souligner le travail qu'il a accompli dans les Ardennes. C'est en partie grâce à lui

que j'ai pu réaliser le mien en trois ans. Vincent a dû affronter les difficultés d'une étape obligée de « faisabilité » d'une étude sur la Martre et a dû passer beaucoup de temps à faire connaître son travail auprès des gens sur place, à apprendre les techniques qui fonctionnent et à se familiariser avec le site d'étude. Mon travail s'est inscrit dans la continuité du sien et a ainsi profité d'une avancée considérable.

J'aimerais ensuite souligner la contribution importante d'Eric Petit dans la deuxième partie de ce travail. Son aide, ses conseils et ses connaissances m'ont été d'un précieux recours. Grâce à lui, j'ai pu réaliser un séjour instructif mais aussi agréable au sein de son équipe à Paimpont (au passage, un grand merci à Mélanie et Nazim pour leur hospitalité). Qu'il trouve ici les marques de mes sincères remerciements.

De la même manière, je remercie Sandrine Ruelle, de l'ONCFS de Birieux, pour le travail que nous avons réalisé ensemble, les discussions que nous avons partagées et la confiance qu'elle m'a témoignée en me permettant d'analyser une partie des données récoltées par son équipe. J'adresse également mes remerciements à Jean-François Noblet qui a réalisé un travail important de collecte d'échantillons dans le département de l'Isère.

Pendant ces trois ans, j'ai eu l'occasion de travailler avec Jean-François Gérard et Nicolas Villerette. Echanger des discussions scientifiques avec vous a toujours été un immense plaisir. Au-delà de ce travail, un grand merci pour la vision de l'éthologie que vous m'avez apportée, bien plus large et intéressante que celle qu'on nous enseigne à la fac.

Le travail de radiotélémetrie représente des très nombreuses heures passées sur le terrain et j'ai eu la chance de le partager avec des stagiaires qui ont su rester motivés, sérieux, volontaires et drôles en toutes circonstances malgré des horaires de radiopistage éprouvants et de relevés de pièges aux aurores. Toute mon amitié et ma gratitude vont à Xavier («serial-fossé» et nouveau thésard Martre), Alex («Portos»), Jeremy, Estelle («La fille sur le pont»), Maxime («Trouspi'max»), Clémence, Emilie («Mais euh !») et Claire («Coco»), avec qui j'espère encore partager de nombreuses aventures.

Je souhaite aussi remercier toutes les personnes qui m'ont appris à mieux connaître la Martre, ses secrets, ses mœurs et son histoire. Je pense à M. Brichaut d'Apremont sur Aire. Le travail accompli sur le terrain n'aurait jamais été le même sans l'aide, les précieuses connaissances, la patience et la gentillesse de Jean-Michel Hannequin. Il m'a montré les « p'tits trucs » qui font l'efficacité du piègeur, m'a révélé ses meilleurs coins et m'a mis en contact avec des nombreuses personnes dans le but de faciliter mon travail. J'ai pu ainsi

obtenir de précieuses autorisations de piégeage en tapant aux portes de Philippe Sauce, Christian Hons et Catherine Herbinet. Dans un même élan, je voudrais adresser de sincères remerciements à toutes les personnes qui m'ont aidé, martre après martre, à collecter le jeu de données que j'ai analysé :

- les piégeurs des Ardennes, de la Marne et de la Meuse : Régis Garré, Paul Thal, Dominique Valet, Henri Gentils, Patrick Vanderesse, Cédric Prioux, M. Denise, Claude Zeimet, Michel Batteux, Gilles Stévenot, M. Tinois, M. Carré, M. Bouché, M. Leclere, David (Belval), M. Chopin, M. Naudin, M. François.

- les nombreuses personnes d'ici et d'ailleurs qui se sont mobilisées : Luc Gizart, Daniel Gayet, Olivier Rousseau, Gaëlle, Mme Dardennes, Philippe Renard, Daniel Sirugue, Bruno Cargnelutti, Vincent Ternois, Jean-Pierre Brice, les services SAP2R de Troyes et de Dôle, Hugues Baudvin de l'Association La Choue.

Je remercie aussi Marie-Eve Terrier de l'AFSSA de Nancy, qui m'a donné de nombreux coups de main et m'a fait profité de ses connaissances vétérinaires lors des autopsies des cadavres de martres. Merci à Simon Benhamou, Thomas Broquet et Nicolas Ray pour leurs conseils et leur aide technique.

Un grand merci à toute l'équipe du CERFE et ses électrons libres pour ces trois ans que nous avons passés ensemble, dans le désordre : Carole (un merci tout spécial pour tes attentions toujours géniales), Diane, Estelle (avec qui j'ai aussi partagé mon terrain), Julian, Pauline, Niko, Thomas (Renard), Marie-Jo, Mari-Hélène, Kévin, Eve, Thomas (Castor), Gaëlle, Rachel, Caroline, Olivier (Lou Pérac), Cécile, Manu, Lydie, Brick, Lulu.

J'adresse mes plus chaleureux remerciements à mes parents, mon frère et ma sœur, ma famille et mes amis, qui m'ont apporté en toutes circonstances réconfort, amour, amitié et bonne humeur. Tous vos colis (les pots de piperade et saucisses confites, les photos des vacances) ont toujours été accueillis avec une grande émotion. J'en profite pour faire un clin d'œil à mon grand-père qui m'a donné le goût de ce travail (et en passant le goût des voyages).

Pour finir, je remercie Fred pour son tendre soutien et sa patience. Sa présence m'a tenue pendant les moments difficiles et m'a été d'une aide inestimable sur le terrain et pendant la rédaction de cet ouvrage.

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS.....	3
SOMMAIRE.....	7
LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX.....	11
INTRODUCTION.....	15
Fragmentation de l'habitat et conséquences.....	16
Réponses animales et mécanismes.....	21
Réponses variables à la fragmentation de l'habitat.....	24
Modèle d'étude : la Martre des pins d'Europe.....	26
Objectifs de l'étude.....	28
Références.....	29
PREMIERE PARTIE – Exploitation de l'espace	
CHAPITRE 1 - Mode d'utilisation de l'espace par la Martre dans deux types de milieu : forestier et semi-ouvert.....	41
Résumé du chapitre.....	41
Introduction.....	43
Matériel et Méthodes.....	45
<i>Site d'étude.....</i>	<i>45</i>
<i>Piégeage, marquage et suivi des individus.....</i>	<i>47</i>
<i>Estimation des domaines vitaux.....</i>	<i>48</i>
<i>Estimation de la stabilité spatio-temporelle des domaines vitaux.....</i>	<i>49</i>
Résultats.....	51
<i>Caractéristiques de la population de martres.....</i>	<i>51</i>
<i>Variation de la surface des domaines vitaux annuels et saisonniers.....</i>	<i>52</i>
<i>Stabilité spatio-temporelle des domaines vitaux et de l'activité en fonction du milieu.....</i>	<i>56</i>
Discussion.....	57
<i>Age et stabilité des individus.....</i>	<i>58</i>
<i>Variations de surfaces des domaines vitaux en fonction des milieux.....</i>	<i>59</i>
<i>Réponse des martres à la fragmentation de l'habitat en terme d'utilisation de l'espace.....</i>	<i>61</i>
Références.....	62
Annexes.....	67

CHAPITRE 2 - Approche multi-échelle du mode de sélection de l'habitat par la Martre en milieu forestier fragmenté	71
Résumé du chapitre	71
Introduction	73
Matériel et Méthodes	76
<i>Site d'étude</i>	76
<i>Suivi des individus et collecte de données</i>	76
<i>Caractérisation des types d'habitat dans le paysage</i>	77
<i>Analyses statistiques</i>	78
A l'échelle du paysage	78
A l'échelle du domaine vital	78
A l'échelle des gîtes	81
Résultats	82
<i>Sélection de l'habitat à l'échelle du paysage</i>	82
<i>Sélection de l'habitat à l'échelle du domaine vital</i>	83
<i>Sélection de l'habitat à l'échelle du gîte</i>	87
Discussion	89
<i>Sélection de l'habitat en milieu forestier fragmenté</i>	89
<i>Effet de bordure</i>	91
<i>Deux patrons de sélection de l'habitat en milieu semi-ouvert</i>	92
Références	94

DEUXIEME PARTIE - Génétique des populations

ANALYSES PAYSAGERES PRELIMINAIRES	103
CHAPITRE 3 - Variabilité génétique chez la Martre et comparaison avec d'autres Mustélidés	105
Résumé du chapitre	105
Introduction	107
Matériel et Méthodes	109
<i>Sites d'étude</i>	109
<i>Collecte des échantillons</i>	110
<i>Technique d'amplification de l'ADN et lecture des génotypes</i>	110
<i>Analyses statistiques standard</i>	110
<i>Estimation de la variabilité génétique</i>	111
<i>Comparaison de la variabilité génétique des trois populations françaises</i>	111
<i>Comparaison avec d'autres études et analyse des facteurs influençant la variabilité génétique</i>	112

Résultats	113
<i>Analyses standard</i>	113
<i>Estimation de la variabilité génétique</i>	113
<i>Comparaisons inter-sites</i>	114
<i>Comparaison des résultats entre études et analyse de facteurs influençant la variabilité génétique</i>	114
Discussion	115
<i>Niveau de variabilité génétique des populations de martres en Europe</i>	116
<i>Niveau de variabilité génétique des populations de Mustélidés à travers le monde</i>	119
<i>Fragmentation du paysage et variabilité génétique des populations de martres</i> ...	120
Références	122

CHAPITRE 4 - Influence de l'habitat sur la structure génétique de populations de martres en France 127

Résumé du chapitre	127
Introduction	129
Matériel et méthodes	132
<i>Sites d'étude</i>	132
<i>Collecte des échantillons</i>	132
<i>Technique d'amplification de l'ADN et lecture des génotypes</i>	133
<i>Analyses statistiques standard</i>	133
<i>Délimitation des unités génétiques</i>	133
Estimation de la structure génétique des populations de martres	133
Estimation du nombre d'unités génétiques dans les sites	134
<i>Modèles d'isolement des populations sur les sites</i>	134
Estimation des distances génétiques entre les paires d'individus	134
Estimation des distances spatiales et de leurs coûts	135
Longueur et coût des trajets	138
Calcul de l'effet net et du coût net de l'habitat	138
Analyse statistique de l'association entre matrices de similarité	138
<i>Modèles de différenciation génétique entre individus selon le sexe</i>	139
Résultats	140
<i>Analyses standard</i>	141
<i>Délimitation des unités génétiques</i>	141
Estimation de la structure génétique des populations de martres	141
Estimation du nombre d'unités génétiques dans les sites	142
<i>Influence de la structure du paysage sur les flux d'individus</i>	144
Distances euclidiennes et longueurs des trajets de moindre coût	144
Modèles d'isolement par le coût du paysage	146

<i>Influence sur la différenciation génétique entre individus selon les sexes</i>	147
Distances de dispersion en fonction des sexes	147
Modèle d'isolement par la distance en fonction des sexes	148
Modèle d'isolement par le coût des trajets en fonction des sexes	149
Discussion	150
<i>Absence de structure génétique significative en Bresse et en Isère</i>	151
<i>Influence du paysage sur les flux d'individus</i>	152
<i>Niveaux de fragmentation, gradient de connectivité et différenciation génétique</i> ...	153
<i>Modèles d'isolement des populations de martres</i>	154
<i>Mode de dispersion en fonction des sexes</i>	156
Références	158
Annexes	163
SYNTHESE ET PERSPECTIVES	167
Quatre grandes réponses des martres à la fragmentation de l'habitat	168
<i>Occupation de sites affectés par des niveaux importants de fragmentation de l'habitat forestier</i>	168
<i>Réduction de l'amplitude des mouvements quotidiens</i>	170
<i>Influence de la structure du paysage sur les mouvements de dispersion</i>	174
<i>Réponse différente à la fragmentation de l'habitat en fonction des sexes</i>	176
Conclusion et perspectives	178
Références	179
ANNEXES	185
Annexe I : Movement patterns, habitat selection and corridor use of a typical woodland-dweller species, the pine marten (<i>Martes martes</i>) in fragmented landscape	185
Annexe 2 : Déroulement d'une capture et d'une manipulation de martre	207
Annexe 3 : Matériel et techniques utilisés pour le suivi par radiotéléométrie	209
RESUME	211

LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX

Figure I. Photographie aérienne illustrant les éléments composant un paysage hétérogène	p 16
Figure II. Etat d'un paysage au cours du processus de fragmentation de l'habitat accompagné ou non de perte de cet habitat	p 17
Figure III. Relation entre surface d'habitat disponible et richesse spécifique de l'avifaune dans les forêts littorales au sud-est de Madagascar	p 19
Figure IV. Relation entre densité de terriers de blaireaux et couvert forestier	p 20
Figure V. Illustration de l'effet de la dérive génétique sur la variabilité génétique des populations d'une même espèce	p 21
Figure VI. Situation de la forêt européenne en terme de fragmentation	p 27
Figure 1.1. Site d'étude pour la partie Exploitation de l'espace dans les Ardennes (Carte réalisée à partir de cartes IGN au 25000ème et de photos aériennes, résolution à 5m)	p 46
Figure 1.2. Exemples de domaines vitaux annuels de quatre martres en milieu forestier et de quatre martres en milieu semi-ouvert	p 53
Figure 1.3. Influence du sexe des individus suivis sur la racine carrée de la surface (en hectares) des domaines vitaux saisonniers	p 54
Figure 1.4. Variations de surface des domaines vitaux saisonniers (estimés à partir de la méthode kernel 95%) en fonction du sexe et de la saison	p 54
Figure 1.5. Influence du poids (en kg) des individus suivis sur la racine carrée de la surface de leur domaine vital saisonnier (en hectares) selon le milieu de vie	p 56
Figure 2.1. Principe de calcul des surfaces des types d'habitat utilisés	p 80
Figure 2.2. Rapport de sélection des types d'habitat, à l'échelle du paysage, par les martres suivies en milieu semi-ouvert	p 82
Figure 2.3. Rapport de sélection des types d'habitat, à l'échelle du domaine vital, par individu. Représentation des deux profils-type	p 83
Figure 2.4. Distribution en fréquence des distances à l'habitat forestier le plus proche, pour les localisations dans les types d'habitat ouvert	p 86
Figure 2.5. Valeur du test de Chi ² selon la distance à tout type d'habitat forestier, pour les localisations dans les types d'habitat ouvert	p 87
Figure VII. Situation des trois zones d'échantillonnage par rapport à l'aire de répartition de la Martre en Europe et configuration de l'habitat forestier sur ces zones	p 104

Figure 3.1. Effet du type de microsattellites amplifiés sur le taux d'hétérozygotie attendu des populations de Mustélidés	p 114
Figure 3.2. Corrélation entre le taux d'hétérozygotie attendu et son écart-type chez des populations de Mustélidés	p 115
Figure 4.1. Illustration de l'effet de la valeur des coefficients de friction et du mode de rapport au paysage sur les trajets écologiques entre deux individus.....	p 137
Figure 4.2. Répartition des échantillons de martres sur les trois sites d'étude.....	p 140
Figure 4.3. Logarithme de probabilité des données ($\ln \Pr(X/K)$) pour un nombre estimé de sous-populations K, obtenu avec le logiciel STRUCTURE, pour le site de la Bresse	p 142
Figure 4.4. Logarithme de probabilité des données ($\ln \Pr(X/K)$) pour un nombre estimé de sous-populations K, obtenu avec le logiciel STRUCTURE, pour le site des Ardennes.....	p 143
Figure 4.5. Logarithme de probabilité des données ($\ln \Pr(X/K)$) pour un nombre estimé de sous-populations K, obtenu avec le logiciel STRUCTURE, pour le site de l'Isère	p 143
Figure 4.6. Courbes d'évolution de la distance euclidienne (classes de 5km) en fonction de la distance écologique en mode ouvert/fermé pour un jeu de forces de friction de 1-50, représentant les niveaux de connectivité des trois sites d'étude.	p 145
Figure 4.7. Distribution des fréquences des différences entre les moyennes des distances génétiques des femelles et des mâles, sur le site des Ardennes	p 148
Figure 4.8. Courbes d'évolution des distances génétiques en fonction de la distance euclidienne et du coût net de la structure de l'habitat forestier.....	p 150
Figure 4.9. Illustration de l'influence de la structure du paysage sur les distances génétiques entre quatre individus	p 155
Figure 4.10. Schémas d'isolement des populations par rupture de connectivité, par distance maximale de dispersion selon Hansson (1987) et par un effet combiné de la distance et de la connectivité structurelle du paysage, tempérée par l'arrangement entre habitats forestier et ouvert.	p 156
Figure VIII. Cartes de répartition de la Martre, réalisées en 1984 et en 1999.	p 170
Figure IX. Position des groupes de martres dans le paysage.....	p 173
Figure X. Trajets de dispersion des martres suivies sur le site d'étude des Ardennes.....	p 175

Tableau 1.1. Surfaces des domaines vitaux des martres suivies (moyenne \pm écart-type) présentées en fonction du sexe, de la méthode d'estimation utilisée et du milieu de vie.....	p 52
Tableau 1.2. Jeu de modèles linéaires à effet mixtes rangés par AIC décroissants pour choisir les variables expliquant au mieux les variations de surfaces du domaine vital de martres.....	p 55
Tableau 1.3. Estimation des coefficients des effets fixes et aléatoires du modèle final, leur intervalle de confiance à 95% et leur probabilité.....	p 56
Tableau 1.4. Indices de recouvrement d'activité dans les domaines vitaux saisonniers successifs des martres en milieu semi-ouvert et en milieu forestier.....	p 57
Tableau 2.1. Composition (en taux de chaque habitat) du paysage et du domaine vital des martres.....	p 77
Tableau 2.2. Comparaison des rapports de sélection entre les différents types d'habitat, fournie par l'analyse compositionnelle.....	p 84
Tableau 2.3. Position relative des individus des deux groupes par rapport aux quatre principaux types d'habitat.....	p 85
Tableau 2.4. Effet de la lisière sur la position relative des martres présentes en bois.....	p 86
Tableau 2.5. Nombre et pourcentage de gîtes utilisés par les martres, selon leur nature et selon le milieu.....	p 87
Tableau 2.6. Nombre et pourcentage de gîtes utilisés par les martres, selon l'état de l'arbre et selon le milieu.....	p 87
Tableau 2.7. Nombre et pourcentage de gîtes utilisés par les martres, selon le type de l'arbre et selon le milieu.....	p 88
Tableau 2.8. Nombre et pourcentage de gîtes utilisés par les martres, selon la hauteur du gîte et selon le milieu.....	p 88
Tableau 2.9. Position relative des gîtes de martres par rapport aux bordures des domaines vitaux, aux parcelles d'habitat ouverts et surface (en hectares) des taches d'habitat utilisées pour les gîtes.....	p 88
Tableau I. Indices mesurant les niveaux de perte et de fragmentation de l'habitat forestier dans les trois sites d'étude.....	p 103
Tableau 3.1. Taux d'hétérozygotie attendu sans biais et richesse allélique de la population de martres suivie sur nos trois sites d'étude: Bresse, Ardennes et Isère, calculés à partir de 11 microsatellites.....	p 113
Tableau 3.2. Taux d'hétérozygotie calculés sur des populations de martres de notre étude, en France et en Europe (Iles Britanniques comprises ou non).....	p 116

Tableau 3.3. Taux d'hétérozygotie attendu par locus et nombre d'allèles par locus sur 11 microsatellites analysés chez une population de Martre d'Europe et chez une population de Martre américaine.....	p 118
Tableau 3.4. Variabilité génétique de populations de Mustélidés et autres Carnivores	p 121
Tableau 4.1. Nombre d'échantillons considéré post-dispersion en fonction du sexe sur les trois sites d'étude.....	p 140
Tableau 4.2. Mesures et F_{ST} globales et par paires de site, et mesures F_{IS} au sein des sites	p 141
Tableau 4.3. Valeurs, pour les trois sites d'étude, des paramètres a et b dans la relation ' $a_r = a + b \ln(\text{distance})$ ', mesurant l'effet des distances euclidiennes et écologiques sur les distances génétiques inter-individuelles.	p 144
Tableau 4.4. Valeurs, pour les trois sites d'étude, des paramètres a et b dans la relation ' $a_r = a + b \ln(\text{distance})$ ', mesurant l'effet des coûts des distances spatiales sur les distances génétiques inter-individuelles.....	p 146
Tableau 4.5. Valeurs, pour la population des Ardennes (N=61), des paramètres a et b dans la relation ' $a_r = a + b \ln(\text{distance})$ ', mesurant l'effet des coûts des trajets et des coûts nets de la structure de l'habitat forestier sur les distances génétiques inter-individuelles	p 147
Tableau 4.6. Valeurs, pour les deux sexes dans les Ardennes, des paramètres a et b dans la relation ' $a_r = a + b \ln(\text{distance})$ ', mesurant l'effet des distances spatiales et l'effet net de la structure de l'habitat sur les distances génétiques entre individus	p 149
Tableau 4.7. Valeurs, pour les deux sexes dans les Ardennes, des paramètres a et b dans la relation ' $a_r = a + b \ln(\text{distance})$ ', mesurant l'effet du coût des distances spatiales et du coût net de la structure de l'habitat sur les distances génétiques entre individus.....	p 149
Tableau 4.8. Médianes et maxima attendus des distances de dispersion chez la Martre en fonction du sexe, en suivant une relation poids-distance proposée par Sutherland <i>et al.</i> (2000)	p 151

INTRODUCTION

Les paysages actuels sont, en grande majorité, le résultat de milliers d'années d'occupation et d'utilisation des terres par les sociétés humaines. Le principal moteur de ces modifications est le développement des pratiques agricoles et sylvicoles (Merriam 1984, Saunders *et al.* 1991). Ainsi, le pourcentage de terres cultivées à travers le monde a augmenté de 466 % entre 1700 et 1980, ce qui constitue 120 millions de km² de terres transformées en cultures (Richards 1990). Or, la plupart des terres converties étaient à l'origine des massifs forestiers. L'organisation agro-alimentaire (FAO 2001) estime que le taux net de déforestation était d'environ 9 millions d'hectares par an dans les années 1990. Raven (1988 dans Sunquist et Sunquist 2001) rapporte qu'ainsi, 46% de la forêt tropicale mondiale a été détruite dans les années 1970.

La perte et la fragmentation de l'habitat sont aujourd'hui une menace pour la biodiversité reconnue par tous (Davies *et al.* 2001, Foley *et al.* 2005) et semblent contribuer largement à la sixième crise majeure d'extinction des espèces (Wilcox et Murphy 1985). On observe par exemple que 85% des espèces d'oiseaux menacées et 86% des espèces de mammifères menacées sont mises en danger par la perte et la dégradation de leur habitat (BirdLife International 2000, Baillie *et al.* 2004). De même, un tiers des espèces d'amphibiens est aujourd'hui menacé d'extinction, principalement en raison de la perte et la fragmentation de leur habitat (Cushman 2006).

En terme de conservation de la biodiversité, la fragmentation du milieu forestier compte parmi les préoccupations écologiques actuelles majeures (Lacy 1987, Haila 2002, Fazey *et al.* 2005). Néanmoins, si la littérature est florissante à ce propos (plus de 1600 articles font mention de « fragmentation de l'habitat », Fahrig 2003), les mécanismes sous-jacents ne sont pas encore bien compris et les conséquences qui en découlent ne sont pas complètement cernées (Schmuki 2003, Bowne et Bowers 2004). Dans un article de référence, Debinksi et Holt (2000) suggèrent que plusieurs questions restent en suspens, notamment la façon dont la fragmentation affecte la dispersion et les mouvements quotidiens des individus, ainsi que la façon dont elle affecte la variabilité génétique des allèles neutres et des traits liés au succès reproducteur. Joindre résultats et théorie n'est pas tâche aisée et la complexité des systèmes écologiques, à toutes les échelles, a tendance à apporter de la confusion dans les conclusions (Bissonette et Storch 2002). Il n'est donc pas toujours facile de mettre en

évidence l'effet de la fragmentation de l'habitat sur les espèces (Debinski et Holt 2000). Dans ces conditions, il convient d'utiliser des définitions et des techniques rigoureuses.

Fragmentation de l'habitat et conséquences

L'*Habitat* est un concept central dans notre travail et il s'agit donc de le définir avec précision. Nous nous en référons à la proposition de Hall *et al.* (1997) : « il s'agit des ressources et des conditions présentes dans un espace, qui génère l'occupation, survie et reproduction incluses, par un organisme donné ». L'habitat est donc spécifique à une espèce et peut représenter plus qu'un simple type de végétation, avec lequel il est souvent confondu (Franklin *et al.* 2002). Tout ce qui ne compose pas l'habitat, dans le paysage, est alors associé à la *Matrice* (Figure 1), plusieurs auteurs la définissant d'ailleurs comme le « non-habitat ». Elle peut être de neutre à hostile selon la nature des éléments qui la composent. Dans cette matrice, on relève la présence de *Corridors*, qui diffèrent de l'habitat par leur forme, leur contexte spatial (Forman et Godron 1986) et leur fonction de connectivité structurelle pour les individus. Il s'agit d'étroites bandes d'habitat, qui peuvent être isolées dans la matrice ou reliées directement à une tache. Bien qu'une controverse persiste à ce sujet (Rosenberg *et al.* 1997), il est généralement entendu que, de par sa structure, un corridor ne peut assurer la fonction totale d'habitat. On peut trouver plusieurs appellations, dans la littérature, pour le caractériser : corridor biologique, corridor écologique, corridor à faune, coulée verte.



Figure 1. Photographie aérienne illustrant les éléments composant un paysage hétérogène.

Dès lors, nous proposons de considérer la définition de Wilcove *et al.* (1986) : « la fragmentation de l'habitat est un processus au cours duquel une grande tache d'habitat est transformée en de nombreuses taches, de surface plus petite, isolées par une matrice composée d'habitats différents de celui considéré ». Il est à noter que dans la plupart des études, les résultats portent sur l'état de fragmentation d'un l'habitat et non sur le processus *sensu stricto*.

Une grande majorité des travaux considère, en même temps, un autre processus bien distinct (Wilcove *et al.* 1986) qui lui est souvent associé, la perte de l'habitat (Bunnell 1999). Par exemple, la fragmentation d'un grand massif forestier ne peut être envisagée sans une perte de l'habitat forestier. Cependant, dans un paysage hétérogène, la fragmentation de l'habitat peut encore s'accroître sans que l'on observe, pour autant, une perte de cet habitat (Figure II). Ainsi, en France métropolitaine, en l'espace de 40 ans, la surface forestière est passée de 11,3 millions à 15 millions d'hectares, occupant plus du quart du territoire métropolitain (Lévêque et Mounolou 2001). Pourtant, la forêt dite linéaire, constituée des haies, bois, bosquets et ripisylves, a connu parallèlement un recul spectaculaire, en raison du remembrement et de l'urbanisation. On estime qu'environ 100 millions d'arbres et 500 000 km de haies ont ainsi disparu en trente ans (Lévêque et Mounolou 2001). Actuellement, ce phénomène est encore accru par une procédure peu adaptée de versement d'indemnités aux exploitants agricoles. Le montant des indemnités est proportionnel à la surface de terres, elle-même calculée à partir de photographies satellites. Les surfaces couvertes par les haies et les lisières de bois étant déduites de la surface totale, paysans et agriculteurs sont ainsi encouragés à supprimer ces haies et repousser les limites des bois afin de perdre le moins d'argent possible.

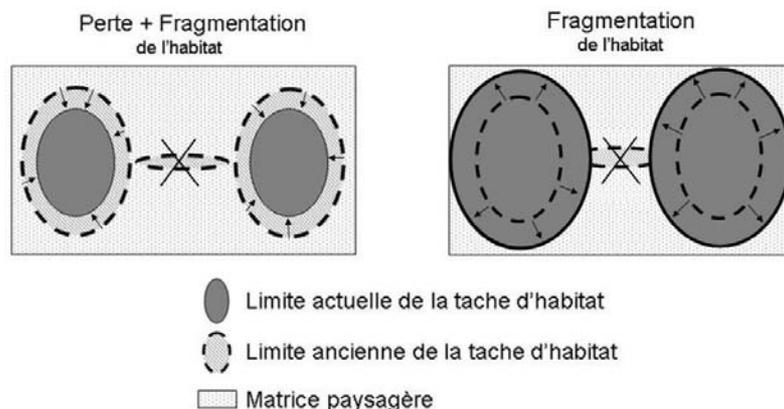


Figure II. Etat d'un paysage au cours du processus de fragmentation de l'habitat accompagné ou non de perte de cet habitat.

Dans le but d'identifier les effets imputables à chacun des deux processus, fragmentation et perte de l'habitat, Fahrig (2003) a réalisé une revue dans laquelle elle compare les études traitant de chaque type d'effet. Il semble que la perte de l'habitat ait un effet négatif, largement démontré, sur la biodiversité, ce qui n'est pas le cas du second processus. La fragmentation de l'habitat, indépendamment d'une diminution de sa quantité, semble avoir un effet moins puissant sur les espèces et peut même s'avérer positif. Cependant, l'auteur met en lumière que les études sur les effets de la fragmentation *sensu stricto* sont encore peu nombreuses et qu'il est donc difficile de statuer à ce sujet.

Une question bien connue illustre parfaitement le doute qui persiste entre les effets de la perte et ceux de la fragmentation de l'habitat. Autour des années 80, un grand débat est né, parmi les écologistes, sur la question du SLOSS (« Single Large Or Several Small ? », Diamond 1975, Simberloff et Abele 1976, Wilcox et Murphy 1985), à savoir vaut-il mieux une seule grande tache d'habitat ou plusieurs petites, pour préserver la biodiversité ? La première suggestion vise à étouffer les effets de la perte d'habitat par la mise en place d'un grand espace préservé et la seconde, à diminuer ceux de la fragmentation grâce à une répartition plus homogène de l'habitat dans le paysage. En réalité, quelques années plus tard, Saunders *et al.* (1991) ont montré que cette fameuse question était un faux débat puisque dans la pratique, le choix n'a jamais été proposé à aucun gestionnaire ou directeur de réserve, forcé de toujours travailler à partir de taches d'habitat résiduelles.

En terme de gestion et de conservation, il est intéressant de s'en référer à Lord et Norton (1990), qui suggèrent que la valeur d'un paysage n'est, en aucun cas, une propriété absolue de la quantité d'habitat, sa fragmentation faisant de toute façon partie intégrante des modifications que subissent les paysages.

La perte de l'habitat est donc bien une diminution de la quantité d'habitat en présence et la fragmentation, une rupture dans sa continuité (Lord et Norton 1990). En conséquence, les deux processus, pris en compte simultanément, impliquent cinq grands effets sur la configuration de l'habitat : réduction de sa quantité, augmentation du nombre de taches, réduction de la surface des taches, augmentation de l'isolement entre les taches et augmentation du rapport entre lisière et surface. Ainsi, la combinaison de paramètres, tels que la densité des taches, leur surface, leur forme et la structure de la lisière, génère une hétérogénéité propre à chaque fragment d'habitat (Freemark et Merriam 1986). Celle-ci définit la qualité des taches d'habitat en présence, pouvant modifier le rapport d'un animal à

ce type de paysage (Saunders *et al.* 1991, Balharry 1993, Kurki *et al.* 1998). La répartition de ces fragments (Lord et Norton 1990, Forman et Godron 1986), la qualité de la matrice paysagère (Hargis *et al.* 1999) et le niveau de connectivité (Brainerd *et al.* 1995) peuvent également aggraver ou estomper les effets de ces processus sur la biodiversité.

La biodiversité est un terme apparu dans les années 80, comme une contraction de « diversité biologique » (Wilson 1988). Celle-ci représente bien plus que le simple nombre d'espèces présentes dans un espace. Noss et Cooperrider (1994) proposent une version un peu modifiée de la définition développée par le groupe Keystone dialogue (Keystone Center 1991) : c'est la variété des formes de vie et de leur processus. Celle-ci inclut la variété des organismes vivants, les différences génétiques au sein de ces organismes, les communautés et écosystèmes au sein desquels ils évoluent et les processus écologiques et évolutifs qui leur permettent de fonctionner et de s'accommoder.

La relation entre perte et fragmentation de l'habitat et extinction des espèces est complexe et encore peu comprise. Cependant, grâce à un engouement des scientifiques pour l'étude de cette relation et des multiples effets associés, plusieurs conséquences, observables à différents niveaux, ont été mises en évidence.

A l'échelle de l'écosystème, la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson 1967) prédit que la **richesse spécifique** varie en fonction de la surface des taches d'habitat. En effet, un nombre d'espèces plus faible dans les taches de petite surface a été montré dans plusieurs études notamment sur les plantes (Cagnolo *et al.* 2006), les insectes parasitoïdes (Kruess et Tscharrntke 2000), les reptiles et les mammifères (Findlay et Houlahan 1997) et les oiseaux forestiers (Van Dorp et Opdam 1987, Watson *et al.* 2004, Figure III).

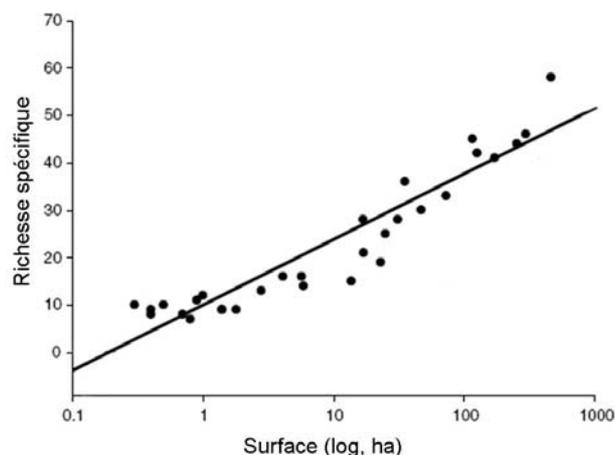


Figure III. Relation entre surface d'habitat disponible et richesse spécifique de l'avifaune dans les forêts littorales au sud-est de Madagascar (d'après Watson *et al.* 2004)

A l'échelle de l'espèce, la perte et la fragmentation de l'habitat sont également susceptibles d'affecter l'**abondance** (ou densité) locale des populations. Gottfried (1979) a montré que chez le Pika (*Ochotona princeps*) et la Souris à pieds blancs (*Peromyscus leucopus*), présents sur un même site d'étude, l'isolement des taches d'habitat diminuait la proportion de taches occupées et la densité des sous-populations. De même, Virgós (2001) montre que l'abondance des populations de blaireaux (*Meles meles*) diminue avec le pourcentage de couvert forestier (Figure IV). Il existe ainsi de nombreuses études présentant les mêmes effets sur l'abondance, par exemple sur les insectes (Klein 1989, Komonen *et al.* 2000), les grenouilles (Marsh et Pearman 1997), les poissons (Layman *et al.* 2004) et les mammifères (Verboom et Apeldorn 1990, Virgós et Garcia 2002).

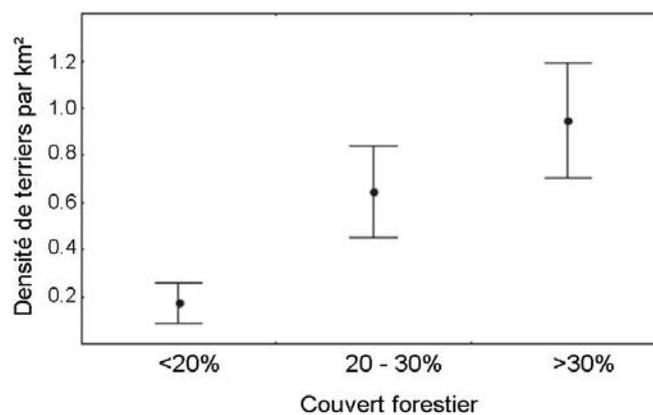


Figure IV. Relation entre densité de terriers de blaireaux et couvert forestier (d'après Virgós 2001)

Toujours à l'échelle de l'espèce, on observe, sous l'effet des deux processus, une diminution de la **diversité génétique** (Fahrig 1997, Kawata 1997, Rosenberg *et al.* 1997). Celle-ci est une forme reconnue de biodiversité et la nécessité de la conserver s'appuie sur deux arguments : les besoins de diversité génétique en matière d'évolution et la corrélation positive entre diversité génétique et succès reproducteur (Reed et Frankham 2003). La diversité génétique est sous l'influence de processus micro-évolutifs, tels que la mutation, la sélection, la dérive et la migration. C'est en modulant l'abondance des populations et leur isolement que perte et fragmentation de l'habitat vont augmenter l'effet de la dérive génétique, et avoir un effet sur la diversité génétique des populations (Figure V). A chaque fois qu'une population perd un individu, elle perd de l'information génétique. Au fur et à mesure, les populations isolées par la fragmentation de leur habitat vont présenter une diversité génétique divergeant fortement de celle de la population ancestrale, mais également entre elles. En affectant le processus de dispersion, les deux processus entraînent un accroissement de la

différentiation génétique entre les sous-populations et une diminution de la diversité génétique au sein de celles-ci (Templeton *et al.* 1990, Young *et al.* 1999).

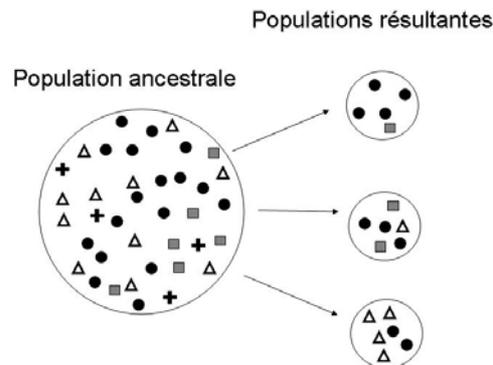


Figure V. Illustration de l'effet de la dérive génétique sur la variabilité génétique des populations d'une même espèce (les différents symboles représentent chacun une forme génétique)

Ainsi, Bickel *et al.* (2006) montrent que chez deux espèces de fourmis (*Odontomachus rixosus* et *Pheidole annexus*) de l'île de Bornéo, la variabilité génétique de populations fragmentées, présentes dans de petites taches d'habitat, est significativement plus faible que celle de populations installées en habitat continu.

Ces trois grandes conséquences (diminution de la richesse spécifique, de l'abondance des populations et de la diversité génétique) peuvent être expliquées par plusieurs types de mécanismes. En effet, les écosystèmes ont un fonctionnement complexe et de nombreuses interactions entrent en jeu. La perte et la fragmentation de l'habitat peuvent influencer directement le rapport d'un animal à son environnement mais également les relations que celui-ci entretient avec ses conspécifiques et avec les espèces voisines.

Réponses animales et mécanismes

En paysage fragmenté, on observe deux types de réponses de la part des individus : soit ils s'accommodent à la modification de leur habitat, plus ou moins bien, déterminant ainsi les variations d'abondance et de diversité génétique des populations, soit ils le quittent, entraînant alors l'absence de l'espèce du site. Ces réponses sont intéressantes à étudier dans la mesure où elles nous permettent d'en apprendre davantage sur le mode de fonctionnement des individus, sur leur capacité d'accommodation et sur l'impact des phénomènes anthropiques. Ce type d'étude nous permet également d'améliorer nos connaissances dans la perception qu'un animal a de son environnement. Jusqu'à présent, trop peu d'efforts ont été fournis pour

élucider les mécanismes comportementaux, évolutifs et écologiques responsables de la vulnérabilité d'une population à la perte et fragmentation de son habitat (Burkey et Reed 2006). De nombreux auteurs soulignent la nécessité de cibler les futurs travaux sur ces mécanismes (*e.g.* Cushman 2006, Gardner et Heinsohn 2007).

Les mécanismes directs de ces réponses sont associés à la relation de l'individu à son habitat. L'effet de la perte de l'habitat dans un paysage représente une **diminution de sa capacité d'accueil**. Cela implique notamment une diminution de la surface des taches, qui deviennent alors plus petites que les domaines vitaux estimés en milieu continu. Parallèlement, on observe une diminution de la disponibilité en ressources : alimentation, sites de repos et sites de reproduction. Une étude sur le Pic à face blanche (*Picoides borealis*) a par exemple montré que la perte d'habitat avait une influence négative sur les effectifs de groupes, en raison d'un nombre insuffisant de sites d'alimentation (Conner et Rudolph 1991).

Par ailleurs, la fragmentation de l'habitat provoque une **perte de la connectivité structurelle du paysage**. Celle-ci peut isoler les individus au sein des taches, diminuer le succès de dispersion et diminuer le taux de colonisation des taches (Peacock et Smith 1997, With et King 1999, Bélisle *et al.* 2001). Par exemple, chez l'Araignée-loup (*Pardosa monticola*), la présence d'individus dans une tache est en partie expliquée par la connectivité entre les taches du site (Bonte *et al.* 2003). À terme, l'isolement des différentes taches entraîne une augmentation des risques d'extinction des populations locales (Pimm *et al.* 1988). Ainsi, chez le Charançon (*Hadramphus spinipennis*), la fragmentation de l'habitat entraîne une distribution des individus de type métapopulation, qui s'accompagne de l'extinction de certaines des sous-populations (Schöps 2002). Au sein des taches, les processus régionaux, *i.e.* immigration/émigration, ont une importance plus grande que la dynamique locale, *i.e.* natalité/mortalité, et l'extinction de populations locales n'est alors pas un phénomène rare (Baguette et Stevens 2003).

Ensuite, les conséquences des deux processus, perte et fragmentation, sur la biodiversité, peuvent être liées à des mécanismes d'ordre intraspécifique. L'occupation de taches peut être expliquée, par exemple, par un phénomène d'**attraction conspécifique** sur les individus. En effet, selon de nombreux auteurs, un habitat peut être choisi selon la présence sur le site de conspécifiques, comme indice de qualité de l'habitat. Chez le Faucon crécerellette (*Falco naumanni*), Serrano et Tella (2003) ont montré que les trajets de

dispersion étaient influencés par le nombre de couples dans les sous-populations de départ et de destination, les individus partant des faibles densités vers les fortes. De cette façon, au sein de taches discrètes d'habitat, les sous-populations isolées et comptant peu d'individus présentent un faible taux d'immigration et ne sont parfois pas renouvelées. Celles-ci sont alors sujettes aux risques associés aux populations de petits effectifs (*i.e.* dérive, consanguinité).

Par ailleurs, les **relations hiérarchiques** entre adultes et subadultes peuvent également expliquer l'absence de populations stables, au sens strict du terme, dans les paysages fragmentés. Ces relations se traduisent, la plupart du temps, par un rejet des individus les plus jeunes dans les milieux de faible qualité, les milieux fragmentés par exemple. Paragi *et al.* (1996) ont montré que chez la Martre américaine (*Martes americana*), les milieux de faible qualité (peuplement de début de succession issus d'incendies) étaient occupés principalement, et de façon temporaire, par des juvéniles ne pouvant constituer une population à long terme.

De plus, certaines **unités sociales** primaires peuvent nécessiter de grandes surfaces d'habitat que le milieu fragmenté ne peut fournir. La Mésange charbonnière (*Parus major*), qui évolue en grands groupes, ne peut s'installer dans les taches d'habitat de petite surface qui ne sont pas appropriées pour supporter de tels effectifs de groupes (Telleria *et al.* 2001).

La fragmentation de l'habitat peut également entraîner une **rupture des interactions intraspécifiques**. Chez certains oiseaux, ce type d'interaction permet le partage de répertoire de chants entre mâles voisins. Or, l'élargissement du répertoire d'un mâle lui permet d'entrer en compétition, pour l'accès aux partenaires sexuels, avec autant d'individus dont il a appris le chant. Laiolo et Tella (2005) ont montré que la fragmentation de l'habitat du Sirli de Dupont (*Chersophilus duponti*) augmente les distances entre individus et entraîne une diminution des interactions entre voisins. Il s'ensuit une altération des systèmes acoustiques et une diminution du partage des chants entre mâles. Ceux-ci sont alors exposés à de moins bons avantages en terme de succès reproducteur, associés à une diminution du maintien d'un territoire, des rencontres de partenaires sexuels et du succès de reproduction.

Enfin, les relations interspécifiques sont également impliquées dans les mécanismes responsables de la vulnérabilité des individus à la perte et fragmentation de l'habitat. Les relations proie-prédateur présentent de profondes modifications en paysage fragmenté (Tillman et Kareiva 1997). La perte de l'habitat engendre en effet une diminution de la disponibilité en sites refuges ainsi qu'un **taux de prédation** plus fort en lisière qu'à l'intérieur d'une tache. Par exemple, l'accès aux nids est plus facile en lisière (Donovan *et al.* 1997) et

cette augmentation de la prédation est la cause principale de l'échec de nidification chez les Oiseaux (Martin 1993).

Les relations de **compétition interspécifique** sont également modifiées. On observe que la compétition est un phénomène capable d'influencer largement les populations de Carnivores. La fragmentation entraîne une augmentation importante de la compétition entre les espèces qui sont capables de s'accommoder à cette modification et celles qui ne le sont pas. C'est notamment ce qui permet d'expliquer, en Amérique du Nord, la diminution de l'aire de distribution du Lynx (*Lynx rufus*). En effet, celui-ci pâtit d'une forte compétition alimentaire avec le Coyote (*Canis latrans*), un animal présentant de grandes capacités à coloniser les milieux (grâce à une niche écologique très large et un fort taux de reproduction) (Buskirk *et al.* 2000).

La modification des paysages peut aussi entraîner une rupture de l'isolement reproductif entre espèces natives, occasionnant un mélange des pools génétiques et par conséquent, la perte potentielle de populations génétiquement distinctes (Rhymer et Simberloff 1996). Ce phénomène d'**hybridation** peut mettre en danger les espèces rares, telles que le Chat forestier (*Felis silvestris*). En effet, cette espèce a besoin d'un continuum forestier pour s'installer sur un site et la fragmentation de son habitat a entraîné un isolement de ses populations en France. Or, celui-ci vit en sympatrie avec son cousin domestique (*Felis catus*), une espèce très plastique dans ses habitudes de vie. La diminution du nombre de partenaires sexuels et les grands déplacements réalisés pour les rencontrer, ont pu augmenter les chances de rencontres et d'accouplements avec le Chat domestique.

Enfin, Burkey et Reed (2006) citent également les relations de **mutualisme** compromises par la diminution des surfaces d'habitat, devenues trop petites pour accueillir les populations des deux espèces en causes (plantes et pollinisateurs par exemple).

Réponses variables à la fragmentation de l'habitat

Toutes les espèces précédemment citées sont bien affectées par la perte et la fragmentation de l'habitat. Néanmoins, il existe d'autres espèces pour lesquelles de telles conséquences n'ont jamais pu être démontrées. Debinski et Holt (2000) rapportent ainsi que seulement six cas sur 14 réunis, soutenaient l'influence de la surface des taches d'habitat sur la richesse spécifique et dans six cas sur 13, sur l'abondance des populations. En effet, toutes les espèces ne déclinent pas jusqu'à extinction suite à la modification de leur habitat. Haila (2002) suggère ainsi que les effets des deux processus varient entre les organismes, les types

d'habitat et les régions géographiques. Cette variabilité exprime une sensibilité, ou tolérance, à la modification de leur habitat, propre à chaque espèce (Brashares 2003).

Ainsi, les réponses des individus peuvent être conditionnées par les caractéristiques comportementales de l'espèce, comme son régime alimentaire, sa vulnérabilité à la prédation et à la compétition, sa mobilité, son schéma de socialité, son mode d'utilisation de l'habitat (Laurance *et al.* 1991, Virgós et Garcia 2002, Henle *et al.* 2004). Les espèces présentant des traits comportementaux dits spécialistes sont susceptibles de moins bien s'accommoder à la fragmentation de l'habitat que celles dites généralistes (Andrén 1994, Brashares 2003, Krauss *et al.* 2003, Steffan-Dewenter 2003), cette sensibilité étant encore aggravée par le degré de spécialisation des espèces (Andrén 1997). On attribue aux espèces spécialistes une faible capacité à traverser la matrice paysagère (Mader 1984, Wiens *et al.* 1985), *i.e.* une faible capacité de dispersion en paysage fragmenté, et un fort risque de mortalité associé à la fréquentation de la matrice pendant la dispersion (Krohn et Burgin 1987, Sakai et Noon 1997). De plus, les espèces caractérisées par des populations de faibles densités, comme c'est le cas de nombreux Carnivores, sont également plus sensibles à la fragmentation de l'habitat car plus sensibles aux problèmes liés aux populations de petits effectifs et donc aux risques d'extinction locale (Bright 1993).

Par ailleurs, il existe une autre explication possible à l'absence de réponse des individus à la perte et la fragmentation de l'habitat. Comme on l'a vu, les travaux à ce sujet sont établis pour un niveau particulier des deux processus. Cependant, de nombreux auteurs ont montré que, dans l'évolution des réponses des individus, il existe un seuil pour ces deux processus au-dessous duquel, seulement, leurs effets sont observables (Bright 1993, Lande 1993, Gibbs 1998, Fahrig 2003). C'est ainsi que l'organisation spatiale d'individus en métapopulation nécessite une surface seuil d'habitat au-dessous de laquelle celle-ci ne peut fonctionner à long terme (Sunquist et Sunquist 2001). D'après les sensibilités spécifiques aux deux processus, on s'attend également à ce que les espèces déclinent à partir de seuils différents de perte et de fragmentation de l'habitat. De nombreuses études présentent alors un effet plus ou moins linéaire de la perte de l'habitat sur la présence des espèces spécialistes jusqu'au seuil de 20 à 30% d'habitat dans le paysage, au-dessous duquel cet effet devient beaucoup plus sévère (Andrén 1994, Bender *et al.* 1998, Fahrig 2003).

Certains auteurs ont également montré que les processus de perte et de fragmentation peuvent avoir un effet décalé dans le temps, que l'on trouve dans la littérature sous le terme de « species relaxation » (Saunders *et al.* 1991, Brooks *et al.* 1999). La réponse des individus

ne serait pas visible au moment même de la perte et/ou fragmentation de l'habitat, mais bien après. Par exemple, la longévité d'un animal peut expliquer la présence d'un décalage temporel. Les individus à longue durée de vie peuvent être présents dans des taches, petites et isolées, encore longtemps après la dégradation de leur habitat mais ne plus participer au fonctionnement de la population. Ce décalage est une des raisons possibles expliquant la variabilité des résultats entre les études et les auteurs (Debinski et Holt 2000). Face à ces considérations, il est à noter que l'étude de tels effets est donc très dépendante des échelles spatio-temporelles d'observation (Bissonette et Storch 2002).

En outre, la matrice paysagère joue un rôle non négligeable quant à la persistance d'une population dans un paysage fragmenté. Pendant longtemps, la plupart des études ont complètement ignoré son influence et une grande partie des modèles ne tenait pas compte de cet élément comme partie intégrante du paysage (Wiens 1997, Hanski 1999). Aujourd'hui, de nombreux auteurs postulent que la nature et la composition de la matrice, en influençant la connectivité, peuvent avoir un effet sur l'occupation des taches, les risques d'extinction locale et la persistance régionale (Aberg *et al.* 1995, Gustafson et Gardner 1996, Moilanen et Hanski 1998, Fleishman *et al.* 2002).

Ainsi, une espèce spécialiste dans son mode d'utilisation de l'habitat, dont les densités de populations sont faibles, dont les individus sont installés sur de grands domaines vitaux, dont le taux de reproduction est faible et dont les capacités de dispersion sont modérées est particulièrement sensible à la perte et la fragmentation de son habitat (Henle *et al.* 2004). Telles sont les caractéristiques de la Martre des pins d'Europe (*Martes martes*).

Modèle d'étude : la Martre des pins d'Europe

Il s'agit d'un petit Carnivore (1-2 kg) de la famille des Mustélinés. Bien que commune en Europe, ses habitudes discrètes en font un animal difficile à observer, à capturer et donc à étudier. Par conséquent, il existe relativement peu de littérature à son propos. La majorité des travaux concerne son régime alimentaire et son mode d'utilisation de l'espace et de l'habitat. Cependant, sa quasi-disparition des Iles Britanniques et sa forte diminution aux Pays-Bas ont entraîné un regain d'intérêt pour l'espèce.

Depuis toujours, la Martre est considérée comme une espèce spécialiste dans son mode d'utilisation de l'habitat, présentant une fréquentation quasi-exclusive des milieux de type forestier (Pulliainen 1981, Stier 2000). Graham et Graham (1994) et Brainerd *et al.*

(1995) suggèrent d'ailleurs que l'*Habitat* serait le facteur limitant de ses populations et non pas la disponibilité en proies, comme ce qui est classiquement observé. En effet, l'espèce présente un spectre alimentaire très large et donc peu contraignant (Goszczyński 1976, 1986, Marchési *et al.* 1989, Jedrzejewski *et al.* 1993, De Marinis et Masseti 1995, Pulliainen et Ollinmäki 1996, Helldin 2000). La grande majorité des études ont été réalisées dans de grands massifs forestiers (Scandinavie, Suisse, Pologne). Pourtant, si la forêt européenne n'est pas dans une situation de perte de l'habitat forestier, elle est bien en cours de fragmentation sur une large partie de sa superficie (Figure VI). Les études précédemment réalisées sont donc peu représentatives du contexte paysager dans lequel l'espèce évolue.

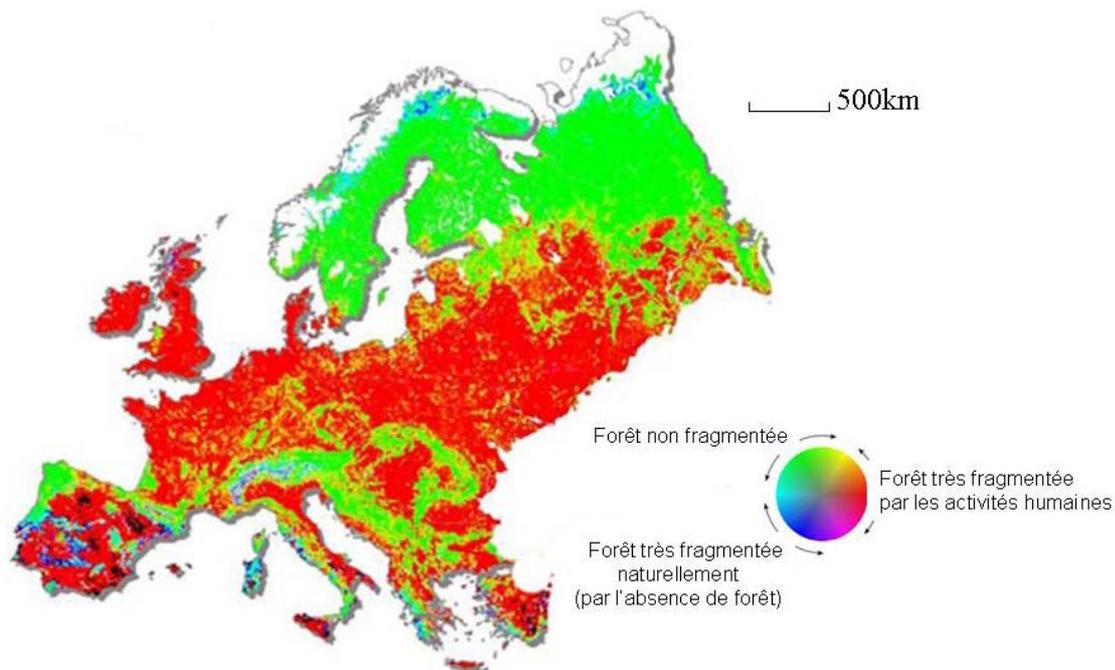


Figure VI. Situation de la forêt européenne en terme de fragmentation (Wade *et al.* 2003)

Pourtant, de nombreux auteurs ont montré que la fragmentation de l'habitat forestier a un impact fort sur la Martre américaine (*Martes americana*), une espèce très proche de la Martre européenne, autant dans ses traits d'histoire de vie que génétiquement (Rohznov *et al.* 2006). Affectée par un niveau faible de morcellement des forêts, la Martre américaine est absente des sites excédant les 25% de couvert non forestier (Hargis *et al.* 1999). Elle est ainsi fréquemment utilisée comme espèce indicatrice pour des plans de gestion forestière raisonnée (Buskirk 1992, Chapin *et al.* 1998, Broquet 2004). Par analogie, on peut s'attendre à observer les mêmes tendances sur les populations de martres en Europe, c'est-à-dire une absence des sites les moins forestiers et les plus fragmentés.

Etant donné la fragmentation croissante de la forêt en Europe et le manque de connaissances sur l'impact d'un tel contexte sur la Martre, il paraît urgent de s'intéresser à la situation de cette espèce en milieu forestier fragmenté. Parallèlement, il est à noter que les effets de la perte et de la fragmentation de l'habitat sur les Carnivores sont peu documentés d'une manière générale (Sunquist et Sunquist 2001) et qu'il y a là encore un manque évident à combler. Nous avons donc choisi d'aborder cette problématique au sein de paysages ruraux en France, cibles importantes des modifications de l'habitat forestier.

Objectifs de l'étude

L'objectif principal de notre étude est d'identifier et de comprendre l'effet de la perte et la fragmentation de l'habitat forestier sur les populations de martres. En terme d'exploitation de l'espace, nous souhaitons savoir si les individus se cantonnent au sein de massifs forestiers ou s'ils peuvent utiliser les taches résiduelles de forêt réparties dans le paysage ? Si tel est le cas, peuvent-ils s'établir en milieu semi-ouvert ou ne l'utilisent-ils que pour se déplacer entre deux grands massifs ? De plus, nous souhaitons mieux comprendre l'influence du paysage sur le processus de dispersion des individus. Par là, nous cherchons à savoir comment la perte et la fragmentation de l'habitat affectent et structurent les populations de martres en terme de diversité génétique et donc comprendre dans quelle mesure la fragmentation des populations est liée à celle du paysage.

De nombreux chercheurs en écologie animale ont identifié les déplacements, en terme de dispersion et de sélection de l'habitat, comme étant les facteurs déterminants de la dynamique et de la distribution spatiale des populations dans les paysages hétérogènes (Lima et Zollner 1996). Nous nous sommes donc appuyés sur l'étude des déplacements quotidiens et de dispersion pour analyser l'influence des deux processus, perte et fragmentation, sur les populations de martres.

L'étude comprend deux grandes parties développées sous forme de quatre articles.

Dans la première partie, nous avons analysé les déplacements quotidiens de martres en nous basant sur le suivi direct d'individus. Cette partie de l'étude a été réalisée dans les Ardennes, sur un site choisi pour sa particularité d'être composé de deux milieux contigus bien distincts : forestier et semi-ouvert. Pour commencer, nous avons testé la présence de martres en milieu forestier fragmenté (milieu semi-ouvert). Ensuite, au moyen d'une

comparaison des résultats obtenus dans les deux types de milieux, nous avons cherché à savoir si la perte et la fragmentation de leur habitat pouvaient modifier leur mode d'utilisation de l'espace, en terme de surface utilisée et de stabilité (Chapitre 1). Puis, nous nous sommes intéressés aux individus présents en milieu semi-ouvert et avons testé la modification de leur mode de sélection de l'habitat dans ce contexte paysager (Chapitre 2).

Dans la deuxième grande partie, nous avons analysé les mouvements de dispersion des martres, à travers l'étude de la diversité génétique de trois populations de martres. Ces dernières ont été choisies sur des sites bien distincts en terme de perte et fragmentation forestière : la Bresse, les Ardennes, l'Isère. Pour cela, nous avons tout d'abord mesuré et comparé la variabilité génétique de ces populations, puis nous avons évalué leur niveau de variabilité génétique par rapport à celui d'autres populations de martres en Europe et à celui d'autres Mustélidés. Cette première sous-partie nous a permis de juger de la situation de la Martre en France, et en tant qu'espèce parmi les Mustélidés. Cette analyse nous a permis également de savoir si la variabilité génétique d'une population de martres pouvait être influencée par les deux processus de modification de l'habitat (Chapitre 3). Enfin, nous avons testé l'influence de la configuration de l'habitat forestier dans le paysage sur la distance génétique entre individus. Cette analyse nous a permis de savoir si la fragmentation de l'habitat forestier avait ou non un impact sur le processus de dispersion des individus et si tel était le cas, de l'identifier (Chapitre 4).

Références

- Aberg J., Jansson G., Swenson J.E. & Angelstam P. 1995. The effect of matrix on the occurrence of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in isolated habitat fragments. *Oecologia* **103**: 265-269.
- Andrén H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* **71**(3): 355-366.
- Andrén H. 1997. Habitat fragmentation and changes in biological diversity. *Ecological Bulletins* **46**: 171-181.
- Baguette M. & Stevens V.M. 2003. Local populations and metapopulations are both natural and operational categories. *Oikos* **101**(3): 661-663.
- Baillie J.E.M., Hilton-Taylor C. & Stuart S.N. 2004. *IUCN Red List of Threatened Species. A Global Species Assessment*. IUCN Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

- Balharry D. 1993. Factors affecting the distribution and population density of pine martens (*Martes martes* L.) in Scotland. PhD Thesis, University of Aberdeen.
- Bélisle M., Desrochers A. & Fortin M.-J. 2001. Influence of Forest Cover on the Movements of Forest Birds: A Homing Experiment. *Ecology* **82**(7): 1893-1904.
- Bender D. J., Contreras T. A. & Fahrig L. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* **79**: 517-533.
- Bickel T.O., Brühl C.A., Gadau J.R., Hölldobler & Linsenmair K.E. 2006. Influence of habitat fragmentation on the genetic variability in leaf litter ant populations in tropical rainforests of Sabah, Borneo. *Biodiversity and Conservation* **15**: 157–175.
- BirdLife International. 2000. *Threatened birds of the world*. Barcelona/Cambridge: Lynx Edicions/BirdLife International.
- Bissonette J.A. & Storch I. 2002. Fragmentation: is the message clear? *Conservation Ecology* **6**(2): <http://www.consecol.org/vol6/iss2/art14>.
- Bonte D., Lens L., Maelfait J.-P., Hoffmann M. & Kuijken E. 2003. Patch quality and connectivity influence spatial dynamics in a dune wolfspider. *Oecologia* **135**: 227-233.
- Bowne D.R. & Bowers M.A. 2004. Interpatch movements in spatially structured populations: a literature review. *Landscape Ecology* **19**(1): 1-20.
- Brainerd S.M., Helldin J.-O., Lindström E.R., Rolstad E., Rolstad J. & Storch I. 1995. Pine marten (*Martes martes*) selection of resting and denning sites in Scandinavian managed forests. *Annales Zoologici Fennici* **32**: 151–157.
- Brashares J.S. 2003. Ecological, behavioral, and life-history correlates of mammals extinctions in West Africa. *Conservation Biology* **17**: 733-743.
- Bright P.W. 1993. Habitat fragmentation. Problems and predictions for British mammals. *Mammal Review* **23**: 101-111.
- Brooks T.M., Pimm S.L. & Oyugi J.O. 1999. Time Lag between Deforestation and Bird Extinction in Tropical Forest Fragments. *Conservation Biology* **13** (5): 1140-1150.
- Broquet T. 2004. Structure génétique, connectivité du paysage et dispersion de la martre américaine (*Martes americana*) en forêt boréale exploitée. PhD Thesis, Université de Rennes 1. 111 p.
- Bunnell F. L. 1999. What habitat is an island? pp. 1-31. in: Rochelle J.A., Lehmann L.A. & Wisniewski J. (eds) *Forest fragmentation: wildlife and management implications*. Brill, Boston, Massachusetts, USA.

- Burkey T.V. & Reed D.H. 2006. The effects of habitat fragmentation on extinction risk: mechanisms and synthesis. *Songklanakarin Journal of Science and Technology* **28**(1): 9-37.
- Buskirk S.W. 1992. Conserving circumboreal forests for martens and fishers. *Conservation Biology* **6**: 318-320.
- Buskirk S.W., Ruggiero L.F. & Krebs C.J. 2000. Habitat fragmentation and interspecific competition: implications for lynx conservation. Chapter 4. in: Ruggiero L.F., Aubry K.B., Buskirk S.W., Koehler G.M., Krebs C., McKelvey K.S. & Squires J.R. (eds) *Ecology and conservation of lynx in the United States*. University Press of Colorado, Boulder. 480 p.
- Cagnolo L., Cabido M. & Valladares G. 2006. Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation* **132**(4): 510-519.
- Chapin T.G., Harrison D.J. & Katnik D.D. 1998. Influence of landscape pattern on habitat use by American Marten in an industrial forest. *Conservation Biology* **12**(6): 1327.
- Conner R.N. & Rudolph D.C. 1991. Forest habitat loss, fragmentation, and red-cockaded woodpecker populations. *Wilson Bulletin* **103**(3): 446-457.
- Cushman S.A. 2006. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation* **128**: 231-240.
- Davies K.F., Gascon C. & Margules C.R. 2001. Habitat fragmentation: consequences, management, and future research priorities. pp. 81-97. in: Soulé M.E. & Orians G.H (eds) *Conservation biology. Research priorities for the next decade*. Island Press, Washington, DC.
- De Marinis A. & Masseti M. 1995. Feeding habits of the pine marten *Martes martes* L., 1758, in Europe: a review. *Hystrix* **7**(1-2): 143-150.
- Debinski D.M. & Holt R.D. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* **14**(2): 342-355.
- Diamond J.M. 1975. The island dilemma: "Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves". *Biological Conservation* **7**(2): 129-146.
- Donovan T.M., Jones P.W., Annand E.M. & Thompson III F.R. 1997. Variation in local-scale effects: mechanisms and landscape context. *Ecology* **78**(7): 2064-2075.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**: 487-515.

- Fahrig L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. *Journal of Wildlife Management* **61**: 603-10.
- Fazey I., Fischer J. & Lindenmayer D.B. 2005. What do conservation biologists publish? *Biological Conservation* **124**: 63-73.
- Findlay C.S. & Houlihan J. 1997. Anthropogenic correlates of species richness in southeastern Ontario wetlands. Correlativos antropogénicos de la riqueza de especies en humedales del sureste de Ontario. *Conservation Biology* **11**(4): 1000-1009.
- Fleishman E., Ray C., Sjögren-Gulve P., Boggs C.L. & Murphy D.D. 2002. Assessing the Roles of Patch Quality, Area, and Isolation in Predicting Metapopulation Dynamics. *Conservation Biology* **16**(3): 1-11.
- Foley J.A., DeFries R., Asner G.P., Barford C., Bonan G., Carpenter S.R., Chapin F.S., Coe M.T., Daily G.C., Gibbs H.K., Helkowski J.H., Holloway T., Howard E.A., Kucharik C.J., Monfreda C., Patz J.A., Prentice I.C., Ramankutty N. & Snyder P.K. 2005. Global consequences of land use. *Science* **309**: 570-574.
- Food and Agriculture Organisation. 2001. *Forest Resources Assessment 2000*. FAO, Rome.
- Forman R.T.T. & Godron M. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, Inc.
- Franklin A.B., Noon B.R. & George T.L. 2002. What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology* **25**: 20-29.
- Freemark K.E. & Merriam H.G. 1986. Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. *Biological Conservation* **36**: 115-141.
- Gardner J.L. & Heinsohn R.G. 2007. Probable consequences of high female mortality for speckled warblers living in habitat remnants. *Biological Conservation* **135**(4): 473-483.
- Gibbs J.P. 1098. Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. *Landscape Ecology* **13**: 263-268.
- Goszczynski J. 1976. Composition of the food of martens. *Acta Theriologica* **21**(36): 527-534.
- Goszczynski J. 1986. Diet of foxes and martens in central Poland. *Acta Theriologica* **31**(36): 491-506.
- Gottfried B.M. 1979. Small mammal populations in woodland islands. *The American Midland Naturalist* **102**: 105-112.
- Graham R.W. & Graham M.A. 1994. Late Quaternary distribution of *Martes* in North America. pp. 26-58. in: Buskirk S.W., Harestad A.S., Raphael M.G. & Powell R.A.

- (eds) *Martens, Sables, and Fishers: biology and conservation*. Comstock, Ithaca, New York. 496 p.
- Gustafson E.J. & Gardner R.H. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* **77**: 94–107.
- Haila Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* **12**: 321-334.
- Hall L.S., Krausman P.R. & Morrison M.L. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* **25**(1): 173-182.
- Hanski I. 1999. Habitat Connectivity, Habitat Continuity, and Metapopulations in Dynamic Landscapes. *Oikos* **87**(2): 209-219.
- Hargis C.D., Bissonette, J.A. & Turner D.L. 1999. The Influence of Forest Fragmentation and Landscape Pattern on American Martens. *Journal of Applied Ecology* **36**(1): 157-172.
- Helldin J.O. 2000. Seasonal diet of pine marten *Martes martes* in southern boreal Sweden. *Acta Theriologica* **45**(3): 409-420.
- Henle K., Davies K.F., Kleyer M., Margules C. & Settele J. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* **13**: 207–251.
- Jedrzejewski W., Zalewski A. & Jedrzejewska B. 1993. Foraging by pine marten *Martes martes* in relation to food resources in Bialowieza National Park, Poland. *Acta Theriologica* **38**(4): 405-426.
- Kawata M. 1997. Loss of genetic variability in a fragmented continuously distributed population. *Researches on Population Ecology* **39**(2): 227-237.
- Klein B.C. 1989. Effects of Forest Fragmentation on Dung and Carrion Beetle Communities in Central Amazonia. *Ecology* **70**(6): 1715-1725.
- Komonen A., Penttila R., Lindgren M. & Hanski I. 2000. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos* **90**: 119–126.
- Krauss J., Steffan-Dewenter I. & Tschardt T. 2003. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *Journal of Biogeography* **30**: 889-900.
- Krohne D.T. & Burgin A.B. 1987. Relative success of residents and immigrants in *Peromyscus leucopus*. *Holarctic Ecology* **10**: 196-200.
- Kruess A. & Tschardt T. 2000. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* **122**(1): 129-137.

- Kurki S., Nikula A., Helle P. & Lindén H. 1998. Abundances of red fox and pine marten in relation to the composition of boreal forest landscapes. *Journal of Animal Ecology* **67**: 874-886.
- Lacy R. 1987. Loss of genetic diversity from managed populations: interacting effects of drift, mutation, immigration, selection, and population subdivision. *Conservation Biology* **1**: 143-158.
- Laiolo P. & Tella J.L. 2005. Habitat fragmentation affects culture transmission: patterns of song matching in Dupont's lark. *Journal of Applied Ecology* **42**: 1183-1193.
- Lande R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* **142**: 911-927.
- 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. 1991. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* **16**(3): 605-618.
- Layman C.A., Arrington D.A., Langerhans R.B. & Silliman B.R. 2004. Degree of Fragmentation Affects Fish Assemblage Structure in Andros Island (Bahamas) Estuaries. *Caribbean Journal of Science* **40**(2): 232-244.
- Lévêque C. & Mounolou J.C. 2001. *Biodiversité. Dynamique biologique et conservation*. Masson Sciences. Dunod. 248p.
- Lima S.L. & Zollner P.A. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* **11**(3): 131-135.
- Lord J.M. & Norton D.A. 1990. Scale and the spatial concept fragmentation. *Conservation Biology* **4**(2): 197-202.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Mader H.J. 1984. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. *Biological Conservation* **29**: 81-96.
- Marchesi P., Lachat N., Lienhard R., Debiève Ph. & Mermod C. 1989. Comparaison des régimes alimentaires de la fouine (*Martes foina* Erxl.) et de la martre (*Martes martes* L.) dans une région du Jura Suisse. *Revue suisse zoologique* **96**(2): 281-296.
- Marsh D.M. & Pearman P.B. 1997. Effects of Habitat Fragmentation on the Abundance of Two Species of Leptodactylid Frogs in an Andean Montane Forest. *Conservation Biology* **11**(6): 1323-1328.
- Martin T.E. 1993. Nest predation and nest sites. *BioScience* **43**(8):523-532.

- Merriam H.G. 1984. Connectivity: a fundamental characteristic of landscape pattern. pp. 5-15. in: Brandt J. & Agger P. (eds) *Methodology in landscape ecological research and planning*. Roskilde University Centre, Denmark.
- Moilanen A. & Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* **79**: 2503-2515.
- Noss R.F. & Cooperrider A. 1994. *Saving Nature's legacy: protecting and restoring biodiversity*. Defenders of Wildlife and Island Press, Washington D.C.
- Paragi T.F., Johnson W.N., Katnik D.D. & Magoun A.J. 1996. Marten selection of postfire seres in the Alaskan taiga. *Canadian Journal of Zoology* **74**: 2226-2237.
- Peacock M.M. & Smith A.T. 1997. The effect of habitat fragmentation on dispersal patterns, mating behavior, and genetic variation in a pika (*Ochotona princeps*) metapopulation. *Oecologia* **112**(4): 524-533.
- Pimm S.L., Jones H.L. & Diamond J. 1988. On the risk of extinction. *The American Naturalist* **132**: 757-785.
- Pulliainen E. & Ollinmäki P. 1996. A long-term study of the winter food niche of the pine marten *Martes martes* in northern boreal Finland. *Acta Theriologica* **41**(4): 337-352.
- Pulliainen E. 1981. Winter habitat selection, home range and movements of the Pine marten (*Martes martes*) in a Finnish lapland forest. pp. 1068-1087. in: Chapman J.A. & Pursley D. (eds) *Proceedings of the Worldwide Furbearer Conference, Frostburg, Maryland*. Johns Hopkins Press, Baltimore, MD.
- Reed D.H. & Frankham R. 2003. Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* **17**: 230-237.
- Rhymer J.H. & Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. **27**: 83-109.
- Richards J.F. 1990. Land transformation. pp.163-178. in: Turner II B.L., Clark W.C, Kates R.W., Richards J.F., Mathews J.T. & Meyer W.B. (eds). *The Earth as transformed by human action*. New York, Cambridge University Press. 713 p.
- Rosenberg D.K., Noon B.R. & Meslow E.C. 1997. Biological Corridors: Form, Function, and Efficacy. *BioScience* **47** (10): 677-687.
- Rozhnov V.V., Meshchersky I.G. & Kholodova M.V. 2006. Molecular Genetic Study of Marbled Polecat (*Vormela peregusna*, *Carnivora: Mustelidae*). *Doklady Biological Sciences* **407**: 169-172.
- Sakai H.F. & Noon B.R. 1997. Between-habitat movement of dusky-footed woodrats and vulnerability to predation. *Journal of Wildlife Management* **61**: 343-350.

- Saunders D.A., Hobbs R.J. & Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**(1): 18-32.
- Schmuki C. 2003. Impacts of habitat fragmentation on two species of Adelini beetles at Tumut. NSW Honours Thesis, Latrobe University. 82 p.
- Schöps K. 2002. Local and regional dynamics of a specialist herbivore: overexploitation of a patchily distributed host plant. *Oecologia* **132**: 256-263.
- Serrano D. & Tella J.L. 2003. Dispersal within a Spatially Structured Population of Lesser Kestrels: The Role of Spatial Isolation and Conspecific Attraction. *The Journal of Animal Ecology* **72**(3): 400-410.
- Simberloff D.S. & Abele L.G. 1976. Island biogeography theory and conservation practice. *Science* **191**: 285-286.
- Steffan-Dewenter I. 2003. Importance of Habitat Area and Landscape Context for Species Richness of Bees and Wasps in Fragmented Orchard Meadows. *Conservation Biology* **17**(4): 1036-1044.
- Stier N. 2000. Habitat use of the pine marten *Martes martes* in small-scale woodlands of Mecklenburg (Germany). *Lutra* **43**: 185-203.
- Sunquist M.E. & Sunquist F. 2001. Changing landscapes: consequences for carnivores. pp. 399-418. in: Gittleman J.L., Funk S.M., Macdonald D.W & Wayne R.K. (eds). *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 640 p.
- Telleria J.L., Virgos E., Carbonell R., Perez-Tris J. & Santos T. 2001. Behavioural responses to changing landscapes: flock structure and anti-predator strategies of tits wintering in fragmented forests. *Oikos* **95**: 253-264.
- Templeton A.R., Shaw K., Routman E. & Davis S.K. 1990. The genetic consequences of habitat fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **77**: 13-27.
- Tilman D. & Kareiva P. 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 386 p.
- Van Dorp D. & Opdam P.F.M. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology* **1**: 59-73.
- Verboom B. & van Apeldoorn R. 1990. Effects of habitat fragmentation on the red squirrel, *Sciurus vulgaris* L. *Landscape Ecology* **4**(2-3): 171-176.
- Virgós E. & Garcia F.J. 2002. Patch occupancy by stone martens *Martes foina* in fragmented landscapes of central Spain: the role of fragment size, isolation and habitat structure. *Acta Oecologica* **23**: 231-237.

- Virgós E. 2001. Role of isolation and habitat quality in shaping species abundance: a test with badgers (*Meles meles* L.) in a gradient of forest fragmentation. *Journal of Biogeography* **28**(3): 381-389.
- Wade T.G., Riitters K.H, Wickham J.D. & Jones K.B. 2003. Distribution and causes of global forest fragmentation. *Conservation Ecology* **7**: <http://www.consecol.org/vol7/iss2/art7/>
- Watson E.M., Whittaker R.J. & Dawson T.P. 2004. Avifaunal responses to habitat fragmentation in the threatened littoral forests of south-eastern Madagascar. *Journal of Biogeography* **31**(11): 1791-1807.
- Wauters L., Casale P. & Dhondt A. 1994. Space use and dispersal of red squirrels in fragmented habitats. *Oikos* **69**: 140–146.
- Wiens J. 1997. Metapopulation dynamics and landscape ecology. pp. 43-62. in: Hanski I. & Gilpin M. (eds). *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. Academic Press, London, UK. 512 p.
- Wiens J.A., Crawford C.S. & Gosz J.R. 1985. Boundary dynamics: A conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos* **45**: 412-427.
- Wilcove D.S., McLellan C.H. & Dobson A.P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. pp. 237-56. in: Soulé M.E. (ed) *Conservation Biology. Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associate, Sunderland, MA. 584 p.
- Wilcox B.A. & Murphy D. 1985. Conservation Strategy: The Effects of Fragmentation on Extinction. *The American Naturalist* **125**(6): 879-887.
- Wilson E.O. 1988. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington D.C., USA.
- With K.A. & King A.W. 1999. Dispersal success on fractal landscapes: a consequence of lacunarity thresholds. *Landscape Ecology* **14**: 73-82.
- Young A.G., Brown A.H.D. & Zich F.A. 1999. Genetic structure of fragmented populations of the endangered daisy *Rutidosis leptorrhynchoides*. *Conservation Biology* **13**: 256-265.

PREMIERE PARTIE

Exploitation de l'espace

CHAPITRE 1 - Mode d'utilisation de l'espace par la Martre dans deux types de milieu : forestier et semi-ouvert

Résumé du chapitre

La qualité d'un habitat est définie comme sa capacité à fournir les ressources nécessaires pour subvenir aux besoins d'une espèce. La diminution de cette qualité est fréquemment associée à une augmentation de la surface des domaines vitaux, appelée aussi processus de *supplémentation*. Nous avons testé l'effet de la fragmentation de l'habitat sur le mode d'utilisation de l'espace chez la Martre, un Carnivore réputé strictement forestier. Pour ce faire, nous avons capturé et identifié des individus dans deux types de milieux : forestier et semi-ouvert, puis nous les avons suivis par radiotélémétrie dans le but de comparer la surface de leurs domaines vitaux et leur stabilité. Les martres présentes en milieu semi-ouvert appartiennent à toutes les catégories de sexe et d'âge et sont installées sur des domaines qui présentent les mêmes caractéristiques de stabilité que celles des martres en massif forestier. D'une part, les domaines sont stables à l'année et d'autre part, il n'existe pas de zone d'utilisation privilégiée dans ces domaines. Toutefois, la surface des domaines vitaux est plus faible en milieu semi-ouvert qu'en milieu forestier. Les martres ne présentent pas un comportement d'utilisation de l'espace de type supplémentation. A partir des trois réponses à la fragmentation de l'habitat prédites par Ims *et al.* (1993), il semble que la réponse la plus vraisemblable des martres soit de type fission, c'est-à-dire une réduction de la surface des domaines vitaux entraînée par la réduction de la surface des taches d'habitat qui approche le minimum requis pour les besoins d'un individu. L'hypothèse la plus probable est que la fragmentation de l'habitat forestier entraîne des contraintes spatiales fortes pour les martres.

Introduction

Les modifications de l'habitat forestier, à travers le processus de fragmentation, résultent en une réduction de la surface d'habitat, un isolement des taches d'habitat et une diminution de sa qualité (Dykstra 2004). La qualité de l'habitat est souvent ignorée dans les études de dynamique de métapopulations (Thomas *et al.* 2001) puisque elle a longtemps été considérée comme n'améliorant pas les modèles prédictifs en vigueur (Moilanen et Hanski 1998). Cependant, cette notion de qualité, en plus de la surface des taches d'habitat, est actuellement évoquée pour expliquer l'extinction de populations locales dans les paysages fragmentés (Hanski et Ovaskainen 2000). Thomas *et al.* (2001) suggèrent qu'il est peu vraisemblable qu'un milieu soit inoccupé parce qu'il est composé de taches d'habitat de surfaces réduites et isolées les unes des autres, si cet habitat est de bonne qualité. Ainsi, dans un souci de conservation des espèces, il est important de savoir comment la fragmentation du paysage affecte la qualité des habitats et donc la persistance des populations.

Malgré une définition rarement précise dans la littérature, on peut considérer la qualité d'un habitat comme sa capacité à fournir les ressources nécessaires pour subvenir aux besoins d'une espèce (Hall *et al.* 1997). Il existe plusieurs critères indirects pour l'évaluer. La densité d'une population a longtemps été utilisée comme tel (*e.g.* Flood *et al.* 1977), sous l'hypothèse que l'augmentation des quantités des ressources vitales entraîne une augmentation du nombre d'individus. Cependant, Van Horne (1983) a montré que la relation entre les deux n'est pas toujours évidente étant donné les contraintes sociales latentes pour des niveaux extrêmes de densité et qu'au contraire, celle-ci apporte souvent de la confusion sur la qualité d'un habitat. Depuis, cette relation a été corroborée par les résultats de nombreuses études (Pulliam 1988, Vickery *et al.* 1992, Wootton et Bell 1992, Wheatley *et al.* 2002). Van Horne (*op. cit.*) suggère d'incorporer à la densité des mesures de succès reproducteur. Cependant, reproduction et survie sont des traits d'histoire de vie difficiles à estimer chez de nombreuses espèces (Buskirk et McDonald 1989). Le mode d'utilisation de l'espace est alors considéré comme un bon moyen alternatif d'accéder à la qualité d'un habitat (Lindsedt *et al.* 1986, Buskirk et McDonald 1989).

La diminution de la qualité d'un habitat est fréquemment associée à une augmentation de la surface des domaines vitaux (Gittleman et Harvey 1982). Ce phénomène est bien expliqué par Dunning *et al.* (1992), sous l'appellation de processus de *supplémentation*. L'individu augmente la surface de son domaine vital afin de réunir une quantité d'habitat suffisante pour se maintenir sur un site. L'augmentation de surface des domaines vitaux en

habitat fragmenté a été montrée, entre autres, chez la Chouette hulotte, *Strix aluco* (Redpath 1995), le Grand tétras, *Tetrao urogallus*, le Campagnol nordique, *Microtus oeconomus* (Ims *et al.* 1993) et le Chevreuil, *Capreolus capreolus* (Tufto *et al.* 1996, Cargnelutti *et al.* 2002). Cependant, Dunning *et al.* (1992) proposent un autre type de réponse individuelle qui est la *complémentation*. La sélection de l'habitat est ici élargie vers d'autres types d'habitat afin de réunir toutes les ressources nécessaires à l'espèce. Ce comportement s'appuyant sur l'avantage tiré de la proximité des différents types d'habitat, la surface du domaine n'est donc pas nécessairement modifiée. C'est, par exemple, le cas du Renne, *Rangifer tarandus*, et du Sanglier, *Sus scrofa* (Choquenot et Ruscoe 2003). De plus, la diminution de la qualité d'un habitat est généralement associée à une forte instabilité des individus. Une population, dans un habitat dit *optimal*, présenterait un taux de reproduction supérieur au taux de remplacement des individus alors que le contraire est attendu dans un habitat dit *suboptimal*, dans lequel l'immigration seule permettrait à la population de se maintenir (Thompson 1994, Winker *et al.* 1995). Ainsi, de nombreux auteurs prédisent que les habitats de moindre qualité accueilleraient davantage d'individus subadultes qui, en raison d'un phénomène de compétition intra-spécifique, seraient en attente de s'installer dans un habitat de meilleure qualité (Renner *et al.* 2006, Kokko et Sutherland 1998, Newton 1998).

Ims *et al.* (1993) et Gittleman *et al.* (2001) prédisent que les espèces les plus sensibles à la dégradation des habitats sont celles dont les populations évoluent à de faibles densités, dans une niche écologique spécialisée, dont les individus utilisent de grands domaines et ont un taux de reproduction faible. Il est donc vraisemblable que pour une espèce correspondant à ces caractéristiques, les milieux dans lesquels son habitat est fragmenté correspondent à des milieux de faible qualité. Ces caractéristiques font des Carnivores des animaux largement concernés par les problématiques d'impact de la fragmentation des habitats. La Martre d'Europe, Carnivore de la famille des Mustélidés réputé strictement forestier, occupe des domaines vitaux minimum d'environ 200 hectares (tableau-revue dans Zalewski et Jedrzejewski 2006) et présente un faible taux de reproduction (maturité sexuelle à 2 ans, une portée par an de 3 petits en moyenne, Labrid 1986). Il s'agit donc d'une espèce potentiellement menacée par la fragmentation de l'habitat forestier. Cependant, en France, malgré une augmentation du couvert forestier ces dernières décennies, on assiste à une fragmentation croissante de ce type d'habitat avec notamment une disparition importante des éléments boisés servant de corridors biologiques (Lévêque et Mounolou 2001). La Martre est donc une espèce qui évolue au sein de paysages dans lesquels son habitat est en constante modification. Afin de mieux cerner l'impact de telles modifications sur ses populations, nous

avons choisi de comparer son mode d'utilisation de l'espace en massifs forestiers et en milieu forestier fragmenté (semi-ouvert).

Le premier objectif de ce travail consiste à prouver la présence de martres en milieu semi-ouvert tout au long de l'année et ce, quelque soit leur catégorie de sexe ou d'âge. Le deuxième objectif est de tester l'hypothèse selon laquelle les martres présentes dans ce milieu sont installées de manière stable dans des domaines vitaux et d'identifier les variables influençant la surface de ces domaines. Nous avons donc testé l'effet du sexe, du poids, de la saison et du milieu sur la surface des domaines vitaux individuels. D'après le dimorphisme sexuel entre individus (Holmes et Powell 1994, Reig 1992), les domaines de mâles devraient être plus grands que ceux des femelles. Ils devraient également augmenter en surface avec le poids des individus. D'après le cycle annuel d'une martre, *i.e.* fortes contraintes énergétiques en hiver, naissance des jeunes au printemps, reproduction en été et dispersion des juvéniles en automne, ces domaines devraient être les plus réduits en hiver et les plus grands en été. Puis, étant donné la spécificité de la Martre pour l'habitat forestier, les individus devraient répondre à la fragmentation de leur habitat en augmentant la surface de leur domaine vital en milieu semi-ouvert par supplémentation. Enfin, le dernier objectif est de tester la différence de stabilité entre les martres de milieu semi-ouvert et celles de milieu forestier. En milieu forestier fragmenté, considéré pour la Martre comme un habitat de moins bonne qualité, les individus devraient se montrer plus instables que ceux installés en milieu forestier continu.

Matériel et Méthodes

Site d'étude

Le site d'étude s'étend sur environ 900 km² dans le sud-est du département des Ardennes, dans la région agricole de l'Argonne, entre 100 et 300 m d'altitude. La densité de population humaine est faible (moins de 10 habitants par km²), répartie en petits villages et fermes isolées. Le climat est semi continental avec de longs hivers humides et une forte amplitude thermique diurne en été. Météo France (Station de Belval) enregistre environ 64 jours de gel et 39 jours pendant lesquels la température est supérieure à 25°C. Les précipitations sont bien réparties sur l'ensemble de l'année et atteignent une moyenne de 900 mm par an. Le sol est formé d'une roche particulière à la région, friable et siliceuse, la gaize. Nous avons distingué deux milieux sur ce site : 1) le milieu forestier représenté par deux grands massifs (environ 6000 et 1500 ha) dominés par des chênes (*Quercus spp.*), des hêtres (*Fagus sylvatica*) et des épicéas (*Picea abies*) et 2) le milieu semi-ouvert, composé

principalement de pâtures et cultures, formant la matrice agricole, et de 12% de bosquets et boqueteaux.

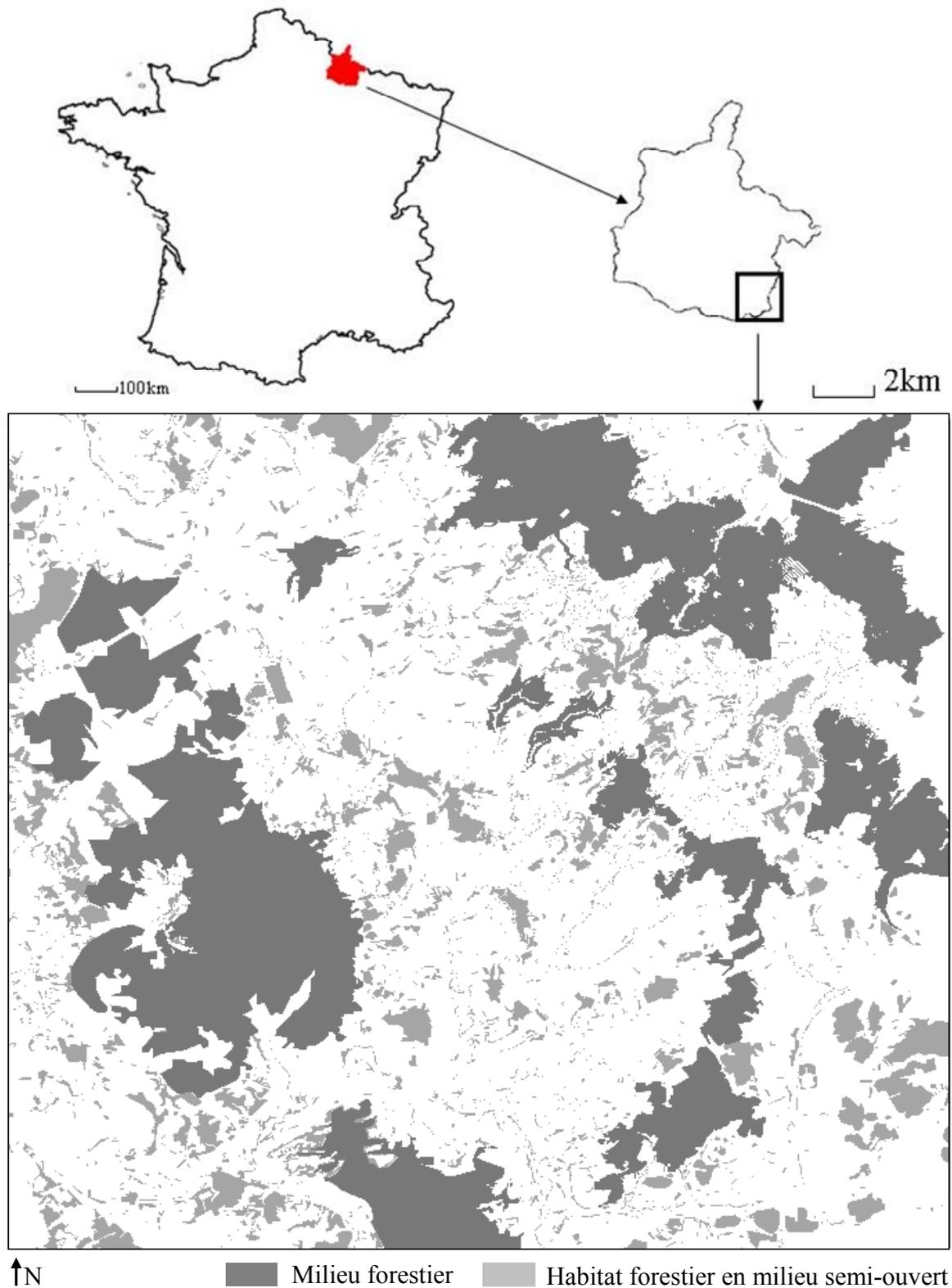


Figure 1.1. Site d'étude pour la partie Exploitation de l'espace dans les Ardennes
(Carte réalisée à partir de cartes IGN au 25000^{ème} et de photos aériennes, résolution à 5m)

Piégeage, marquage et suivi des individus

Les sessions de piégeage ont été réalisées de mars 2005 à août 2006 en milieu forestier et semi-ouvert. Toutefois, l'effort a été principalement concentré sur le milieu semi-ouvert (80% des nuits-pièges). Les pièges utilisés pour la capture des martres étaient des pièges-cages à palette, ou « chatières », appâtés à l'aide de viande, œuf ou miel et relevés quotidiennement à l'aube.

Les martres piégées ont été aussitôt manipulées sur place. L'animal, immobilisé dans une cage de contention, est placé en état de narcose par une injection intra-musculaire d'un mélange d'hydrochloride de kétamine (7 mg/kg) et de chlorhydrate de médétomidine (Domitor, 0.15 mg/kg). La manipulation de l'animal dure environ 30 minutes. L'individu est sexé, mesuré, pesé, son âge est déterminé, puis il est équipé d'un collier émetteur VHF (Very High Frequency, marque Télévilt™ ou Wagener™) d'une durée de vie théorique d'un an. Nous avons utilisé les classes d'âge utilisées par Marchési (1989), c'est-à-dire juvéniles (moins d'1 an) et adultes (plus d'un an). La classe des subadultes (entre 1 an et 2 ans) a donc été fondue dans celle des adultes en raison de l'extrême difficulté à assigner ces individus dans l'une ou l'autre catégorie. En l'absence de troubles particuliers, l'animal était relâché une douzaine d'heures après l'anesthésie, sur son lieu de capture.

Conformément à la définition de Burt (1943) pour le domaine vital, nous avons récolté nos données de manière à ce qu'elles reflètent au mieux l'aire utilisée par un animal pour ses activités normales d'alimentation, de repos et de reproduction. Ainsi, les animaux ont été localisés quatre fois par semaine. La martre ayant une activité à la fois diurne et nocturne, les points ont été répartis de façon égale entre le jour et la nuit pour couvrir le cycle journalier. Enfin, de façon à éviter les problèmes d'autocorrélation spatio-temporelle des données, l'intervalle de temps minimum entre deux points consécutifs était de 12h, c'est-à-dire supérieur au temps mis par un individu pour se déplacer d'un bout à l'autre de son territoire (White & Garrott 1990).

Les localisations ont été relevées sur le terrain grâce à la méthode de triangulation par un seul pisteur (White & Garrott 1990). Ce dernier recevait le signal du collier au moyen d'une antenne unidirectionnelle (Télévilt™, type Yagi, 4 éléments) s'élevant à 3 m de haut, fixée sur le toit d'une voiture et reliée à un récepteur de marque Yaesu. Les trois directions étaient prises avec un angle le plus proche possible de 120 degrés afin de minimiser l'erreur associée à l'estimation de la direction de l'émetteur et dans un laps de temps n'excédant pas 15 minutes pour éviter que les déplacements de l'animal, s'il était en mouvement, aient un

impact trop important sur la précision de la localisation. Les localisations de l'animal ont ensuite été déterminées grâce à l'estimateur au maximum de vraisemblance avec le programme LOAS (Location Of A Signal, LOAS™ Version 3.03, Ecological Software Solution™, 1998-2005).

Estimation des domaines vitaux

Dans un premier temps, nous avons évalué la surface des domaines vitaux annuels par la méthode des polygones convexes minimum à partir de l'ensemble des localisations (MCP 100%). Cette méthode présente l'avantage d'autoriser un comparatif entre les études car elle est systématiquement utilisée par les auteurs et est non statistique (Mohr 1947). Toutefois, nous avons choisi de ne pas analyser les valeurs des surfaces des domaines vitaux et leurs variations à partir de cette méthode car elle ne rend pas compte de l'espace réellement utilisé par un animal et s'avère fortement influencée par les points périphériques (Harris *et al.* 1990). En effet, les MCP englobent des zones non utilisées plus ou moins grandes et cette erreur est d'autant plus importante en paysage hétérogène quand un individu utilise des habitats non continus.

Par conséquent, c'est sur la base d'une estimation par la méthode du kernel que nous avons analysé le mode d'utilisation de l'espace des individus suivis sur notre site. Les méthodes probabilistes, auxquelles le kernel appartient, permettent d'obtenir une estimation continue de la distribution de l'activité de l'animal à partir de données de localisation discrètes. Elles caractérisent ainsi la structure interne du domaine vital, rendant compte de l'intensité d'utilisation de différentes régions dans l'espace. L'estimation par la méthode du kernel se base sur la fréquence de distribution relative bidimensionnelle des points de localisation d'un animal sur une période de temps (Van Winkle 1975, Worton 1989). Nous avons donc estimé les domaines vitaux annuels et saisonniers des individus par cette méthode, avec 95% des localisations (ce qui permet d'éliminer les points périphériques considérés comme "exploratoires") et les centres d'activité à partir de 50% de l'activité (kernel 50%). Le paramètre de lissage a été calculé à partir de la méthode de validation croisée, préférée à une estimation *ad hoc* de ce paramètre qui fournit la plupart du temps un lissage trop important (Worton 1989, Seaman *et al.* 1999, Powell 2000). Les domaines ont été estimés pour les individus dont le suivi a été considéré comme suffisant, *i.e.* au moins 50 points de localisations ou au moins une saison de suivi. Les saisons ont été déterminées comme suit : hiver (décembre-février), printemps (mars-mai), été (juin-août) et automne (septembre-

novembre) (Marchési 1989). Tous les domaines vitaux ont été construits à l'aide du logiciel ArcView 3.2.

Afin de modéliser les variations de surface des domaines saisonniers, le sexe, le poids, la saison et le milieu ont été utilisés comme effets fixes dans un modèle linéaire de régression multiple à effet mixte. L'individu a été introduit en tant qu'effet aléatoire puisque nous disposons de plusieurs surfaces de domaine pour un même individu en fonction des saisons. La variable dépendante, ne présentant pas une distribution normale, a subi une transformation de type racine carrée. Nous avons utilisé le critère d'information d'Akaike (AIC) afin de choisir le modèle le plus parcimonieux. Ainsi, les modèles testés ont été rangés par ordre d'AIC et nous avons calculé la variation d'AIC entre le meilleur modèle et chacun des modèles. Un test ANOVA a permis de choisir le modèle qui était à la fois le plus parcimonieux et celui qui améliorerait significativement le pourcentage de variance expliquée. La significativité des effets aléatoires a été testée par le test de rapport de vraisemblance. Enfin, le test de Shapiro-Wilks nous a permis de tester la normalité des résidus du modèle sélectionné. Le modèle final a été interprété en calculant les odds ratio et les intervalles de confiance à 95%, ce qui nous a permis de mesurer la relation entre chaque variable et la racine carrée de la surface des domaines vitaux. Les tests statistiques ont été réalisés à l'aide du logiciel R 2.4.0.

Estimation de la stabilité spatio-temporelle des domaines vitaux

Nous avons caractérisé la stabilité spatio-temporelle des individus au sein des deux types de milieux (forestier et semi-ouvert) sur la base de deux critères : l'espace utilisé et la distribution de leurs activités, d'une saison sur l'autre. Pour ce faire, nous avons mis en œuvre deux types d'indices qui permettent de rendre compte des deux informations, à partir des estimations des domaines vitaux par la méthode kernel 95%.

Afin de caractériser la stabilité d'un individu dans l'espace entre les saisons, nous avons calculé l'indice de Sorensen (Dekker *et al.* 2001, Henry *et al.* 2005). Cet indice, I_{Ov} , permet d'estimer le recouvrement surfacique entre deux domaines vitaux saisonniers successifs et se calcule selon la formule :

$$I_{Ov} = 2HR_{Ov} / (HR_t + HR_{t+1})$$

Où HR_t et HR_{t+1} sont les surfaces des domaines vitaux successifs

HR_{Ov} , leur surface de recouvrement

L'indice varie entre 0 et 1, c'est-à-dire entre aucun recouvrement et un recouvrement complet d'une saison à l'autre. La première situation doit caractériser des individus instables dans leur mode d'utilisation de l'espace et la deuxième, les individus stables.

Ensuite, pour estimer la similarité des distributions d'activité d'un individu d'une saison à l'autre, nous avons calculé l'indice de recouvrement d'activité. Développé par Bodin (2005) pour appréhender les rencontres potentielles entre deux individus, cet indice est ici utilisé afin de rendre compte de la réutilisation d'un même espace par un individu entre deux saisons successives. Pour chaque animal, une grille est mise en place sur la surface couverte par l'ensemble des domaines vitaux saisonniers. Elle est ensuite utilisée pour calculer une matrice d'activité correspondant au domaine vital de l'individu à la saison I . Chaque cellule de cette matrice, de 5 x 5 m, représente le niveau d'activité locale $A_{r,c}(I)$ estimé par la méthode du kernel, comme la proportion de temps (*i.e.* activité) passé à la saison I au point (r,c) ($\sum_r \sum_c A_{r,c}(I) = 1$). Le domaine vital étant défini comme la surface minimale contenant 95% de l'activité totale d'un individu, les cellules appartenant à plus de 95% d'activité sont supprimées de l'analyse. Ensuite, le degré de similarité entre deux distributions d'activité est estimé à partir du croisement des matrices d'activité de deux domaines vitaux saisonniers successifs J et K . Ces matrices sont comparées cellule par cellule pour construire une troisième matrice dont chaque cellule (r,c) prend la valeur $M_{r,c}(J,K)$, égale à l'activité minimale de l'individu pendant les deux saisons en ce point :

$$M_{r,c}(J,K) = M_{r,c}(K,J) = \text{Minimum}[A_{r,c}(J), A_{r,c}(K)]$$

Ces valeurs minimales reflètent la vraisemblance de réutilisation d'un espace précis d'une saison à l'autre. L'indice de recouvrement d'activité $O(J,K)$ correspond à la somme des valeurs des cellules de cette dernière matrice (matrice des minimum), divisée par 0.95. Il varie de 0 (aucune surface partagée d'une saison à l'autre) à 1 (l'individu présente exactement le même schéma d'utilisation de l'espace d'une saison à l'autre).

$$O(J,K) = O(K,J) = \sum_r \sum_c M_{r,c}(J,K) / 0.95$$

Enfin, nous avons analysé l'effet du sexe et du milieu sur les deux indices afin de comparer la stabilité d'occupation de l'espace des individus dans les deux types de milieu, à l'aide du test non paramétrique de Mann-Whitney. Ces analyses sont réalisées sous le logiciel StatView.

Résultats

Caractéristiques de la population de martres

Sur environ 6000 nuits-pièges, 26 martres ont été piégées et équipées d'un collier émetteur. Grâce à l'aide des piégeurs des Ardennes et de la Meuse, nous avons pu en équiper 10 autres. Sur ce total, 23 étaient des mâles et 13 des femelles.

Vingt-cinq martres ont été piégées en milieu semi-ouvert (14 en bois et bosquets, 9 dans des haies, 2 en bordure d'un étang) et 11 en milieu forestier. Le déséquilibre des taux de capture reflète celui de l'effort de piégeage, particulièrement dirigé sur le milieu semi-ouvert (80% des nuits-pièges).

La sexe-ratio des animaux piégés dans les deux types de milieux ne diffère pas puisqu'elle est de 1.78:1 en milieu semi-ouvert et de 1.75:1 en milieu forestier (χ^2 , $\chi^2 = 0.1265$, p-value = 0.722). En revanche, le nombre de mâles piégés est toujours largement supérieur au nombre de femelles piégées. Avec une grande réserve, étant donné la difficulté d'estimation de l'âge des individus, nous avons également rapporté leur âge-ratio (juvéniles:adultes) dans les deux milieux. Il est de 0.92:1 en milieu semi-ouvert et 0.2:1 en milieu forestier. La proportion de juvéniles est donc plus forte en milieu semi-ouvert qu'en milieu forestier.

Lors de la capture, le poids corporel moyen d'un mâle est de 1.6 ± 0.3 kg (N=23) et celui d'une femelle, de 1.1 ± 0.1 kg (N=13). La longueur moyenne du corps (sans la queue) est de 51.6 ± 2.8 cm chez le mâle et de 47.2 ± 2.3 cm chez la femelle. Ainsi, les martres présentent un dimorphisme sexuel marqué, les mâles étant 1.5 fois plus gros que les femelles (Mann-Whitney, U = 19.5, p corrigé pour ex-aequo <0.0001). La seule période pendant laquelle les poids et les tailles se recouvrent entre mâles et femelles est juillet-août, lors de la capture des juvéniles.

Nous avons ensuite calculé la moyenne des poids corporels des individus adultes dans les deux milieux et pour les deux sexes. Ainsi, la moyenne du poids des femelles est de 1.0 ± 0.2 kg (N=3) en milieu semi-ouvert et 1.2 ± 0.1 kg (N=3) en milieu forestier et la moyenne du poids des mâles est de 1.6 ± 0.2 kg (N=10) en milieu semi-ouvert et de 1.8 ± 0.2 kg (N=6) en milieu forestier. Ces valeurs ne diffèrent statistiquement pas en fonction du milieu (Mann-Whitney ; pour les femelles : U=0.5, p=0.072, pour les mâles : U=12.5, p=0.054). Toutefois, étant donnée la faible quantité d'information, ainsi que la présence des individus subadultes dans la classe d'âge des adultes, ces résultats sont à prendre avec beaucoup de précautions.

Variation de la surface des domaines vitaux annuels et saisonniers

Vingt-trois des 36 individus équipés d'un collier émetteur ont été suivis suffisamment longtemps pour estimer leur domaine vital. Leur suivi réunit environ 3000 points de localisation, avec une moyenne de 130 ± 50 points par animal (entre 50 et 210 points) et une durée moyenne de télémétrie par individu d'environ 9 mois (entre 5 et 16 mois).

La surface moyenne des domaines annuels de mères, estimée par la méthode des MCP 100%, est de 376 ha pour les mâles et de 164 ha pour les femelles, alors que par la méthode Kernel 95%, elle est de 292 ha pour les mâles et de 130 ha pour les femelles (Tableau 1.1, Figure 1.2).

Tableau 1.1. Surfaces des domaines vitaux des mères suivies (moyenne \pm écart-type) présentées en fonction du sexe, de la méthode d'estimation utilisée et du milieu de vie

Méthode d'estimation	Mâles			Femelles		
	N	Surface (ha)	Min-max	N	Surface (ha)	Min-max
MCP 100%	17	376.3 ± 125.1	184.3 - 676.3	6	163.8 ± 86.4	78.0 - 296.2
Kernel 95%	17	292.0 ± 142.4	62.6 - 560.4	6	129.9 ± 104.0	41.8 - 307.6
Kernel 50%	14	49.9 ± 26.7	5.53 - 90.6	5	12.7 ± 11.4	4.3 - 32.5
Milieu (kernel 95%)						
Semi-ouvert	12	190.4 ± 85.1	25.4 - 357.7	3	49.7 ± 18.6	10.6 - 68.8
Forestier	6	345.9 ± 190.3	108.5 - 871.6	3	121.8 ± 48.7	69.9 - 198.8

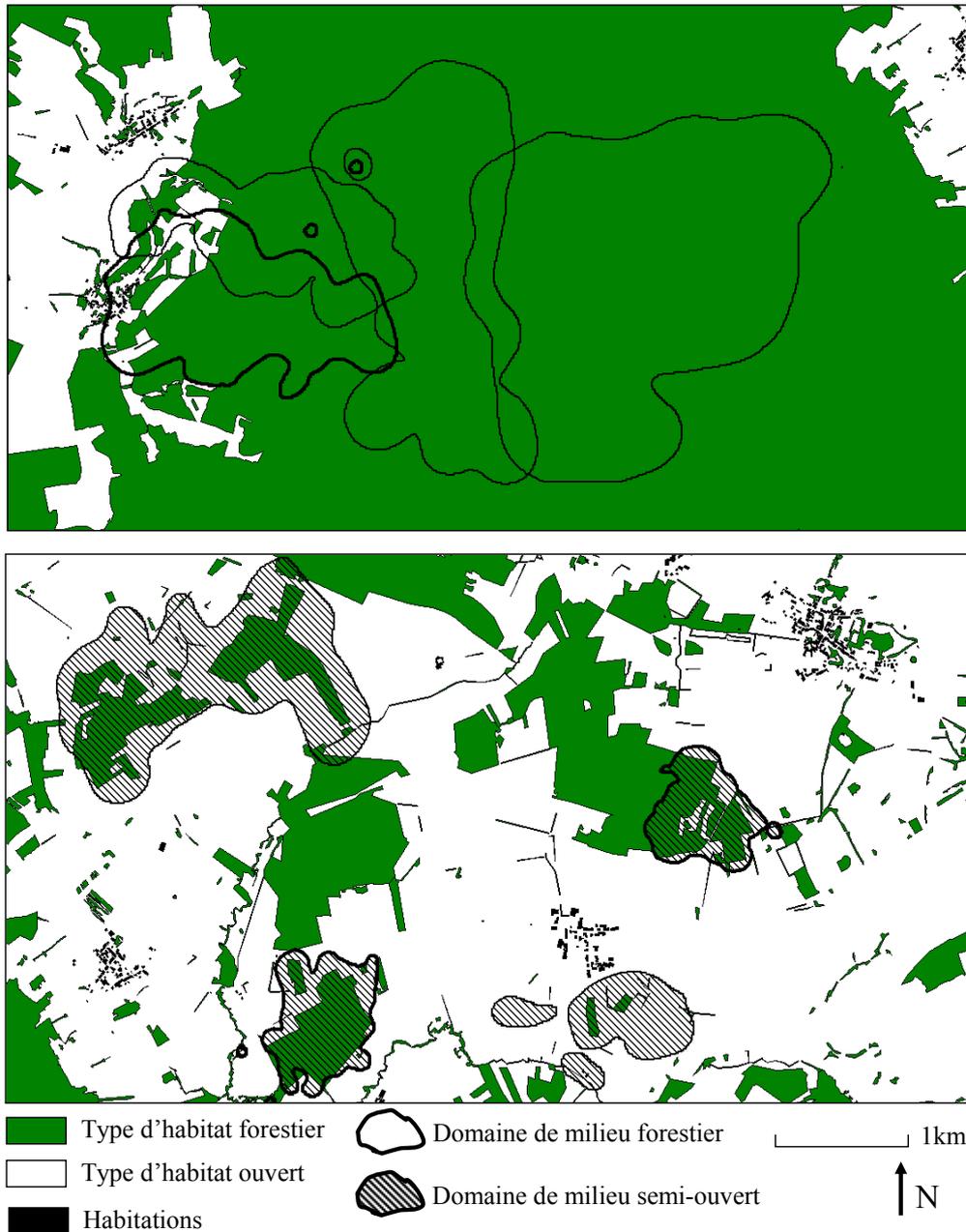


Figure 1.2. Exemples de domaines vitaux annuels de quatre mères en milieu forestier (en haut) et de quatre mères en milieu semi-ouvert (en bas) (les domaines de femelles sont représentés par des contours plus épais)

En revanche, dans les deux cas, nous observons le même rapport de surface entre les sexes, c'est-à-dire des domaines de mâles environ 2.3 fois plus grands que ceux des femelles. Les centres d'activité de ces domaines, estimés par la méthode Kernel 50%, couvrent en moyenne 50 ha (soit 14% du domaine vital annuel) pour les mâles et 13 ha (soit 10% du domaine vital) pour les femelles. Il semble que la moitié de l'activité annuelle d'une martre soit concentrée dans un espace réduit par rapport à l'espace total utilisé au cours de l'année. Quelle que soit la méthode d'estimation des domaines vitaux annuels (MCP et kernels), le

sexe a un effet très significatif sur la surface (Mann-Whitney, MCP100% : $U=6$, $n_1=17$ et $n_2=6$, $p=0.001$; Kernel 95% : $U=19$, $n_1=17$ et $n_2=6$, $p=0.025$; Kernel 50% : $U=8$, $n_1=14$ et $n_2=5$, $p=0.012$) (Figure 1.3).

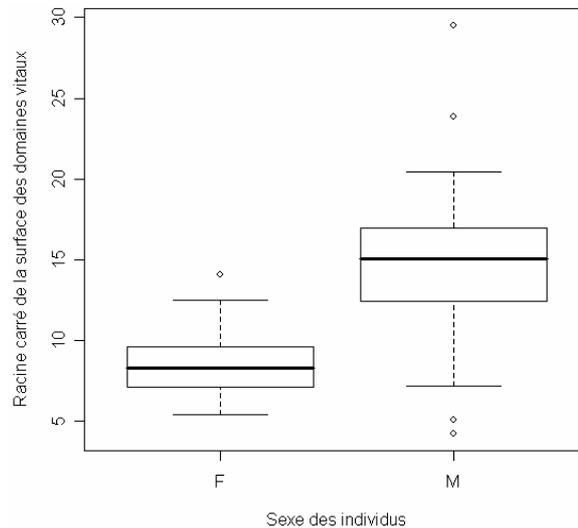


Figure 1.3. Influence du sexe des individus suivis sur la racine carrée de la surface (en hectares) des domaines vitaux saisonniers (F : femelles ; M : mâles)

A partir du suivi de ces 23 individus, nous avons pu calculer 54 domaines vitaux saisonniers. Contrairement à nos attentes, ceux-ci ne présentent pas de variation significative de surface entre les saisons (LME, p -value = 0.088, Figure 1.4). Les activités caractéristiques d'une saison donnée, comme la reproduction et l'élevage des jeunes (la dispersion n'en fait pas partie puisque les domaines sont estimés pour des animaux sédentaires), n'occasionnent donc pas de variations majeures, en terme de surface, dans l'espace utilisé par les animaux.

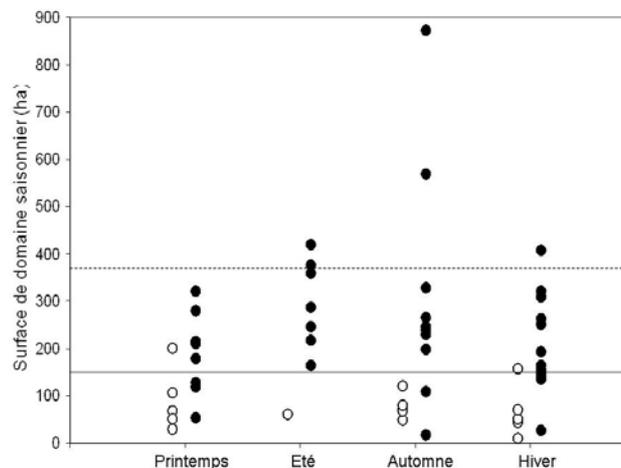


Figure 1.4. Variations de surface des domaines vitaux saisonniers (estimés à partir de la méthode kernel 95%) en fonction du sexe et de la saison (Les points blancs sont les femelles et les noirs, les mâles ; la ligne pleine symbolise la surface moyenne des domaines annuels de femelles et la ligne en pointillé, celle des mâles)

En revanche, le sexe, le poids des animaux et le milieu d'occupation ont un effet significatif sur la surface du domaine vital saisonnier. Ainsi, nous avons entré ces trois variables dans un modèle complet (Tableau 1.2). Le modèle final présentant la plus petite valeur d'AIC, le moins de paramètres et différant significativement du précédent (LRT, $p=0.0120$) est celui qui présente un effet de l'interaction entre le poids des individus et leur milieu sur la racine carrée de la surface des domaines.

Tableau 1.2. Jeu de modèles linéaires à effet mixtes rangés par AIC décroissants pour choisir les variables expliquant au mieux les variations de surfaces du domaine vital de martres

	AIC	Δ AIC
Modèle nul	298.1	31.7
Sexe	291.6	25.2
Poids * Sexe	286.2	19.8
Sexe + Poids	284.7	18.3
Poids	282.7	16.3
Milieu	278.8	12.4
Milieu + Sexe * Poids	272.6	6.2
Sexe * Poids * Milieu	271.7	5.3
Poids + Milieu	271.5	5.1
Sexe + Poids + Milieu	271.3	4.9
Poids + Sexe * Milieu	271.2	4.8
Sexe * Milieu	270.8	4.4
Sexe + Milieu	270.7	4.3
Sexe + Poids * Milieu	267.8	1.4
Poids * Milieu	266.4	0

Malgré le dimorphisme sexuel précédemment mis en évidence, l'influence du sexe sur la surface des domaines ne fait pas partie du modèle final retenu. Dans ce modèle, le poids des animaux est corrélé à la surface de leur domaine vital et varie en fonction du milieu dans lequel ils sont installés (Tableau 1.3). En effet, la surface du domaine vital augmente en fonction du poids des individus et ce, selon une pente plus forte en milieu forestier qu'en milieu semi-ouvert (Figure 1.5). Par ailleurs, le modèle linéaire à effet mixte est significativement meilleur que le modèle linéaire simple (LRT, $p= 0.0002$). L'interaction entre le poids et le milieu exerce donc un effet sur les domaines vitaux saisonniers qui diffère en fonction des individus. Enfin, nous avons pu vérifier que les résidus du modèle final étaient bien distribués selon une loi normale (Shapiro-Wilks, $p=0.382$).

Tableau 1.3. Estimation des coefficients des effets fixes et aléatoires du modèle final, leur intervalle de confiance à 95% et leur probabilité

Effets	Estimation	Intervalle de confiance à 95 %	P-value
Fixes			
Ordonnée à l'origine	-8.37	[-20.19 ; 3.45]	0.1749
Poids	15.81	[8.80 ; 22.81]	0.0001
Milieu – semi-ouvert	12.09	[-1.42 ; 25.6]	0.0893
Milieu – semi-ouvert * Poids	-10.96	[-19.06 ; -2.85]	0.0126
Aléatoire			
Effet aléatoire de l'individu sur l'Ordonnée à l'origine	2.71	[1.73 ; 4.24]	0.0002

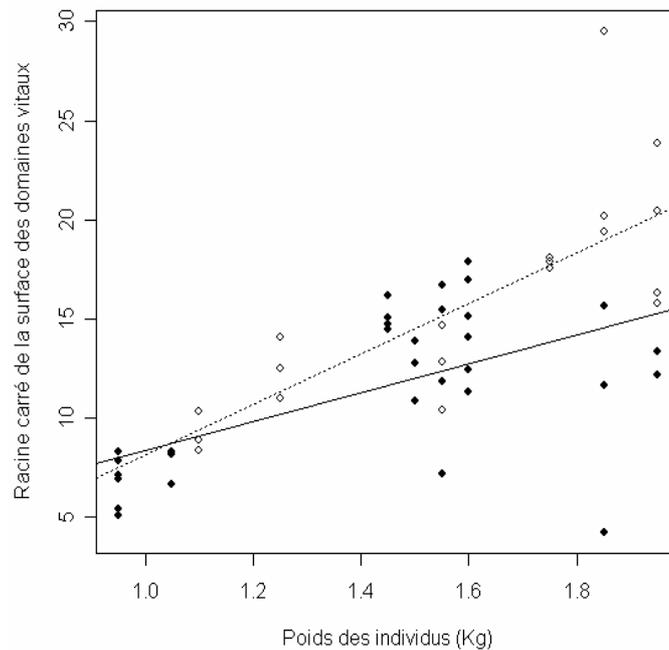


Figure 1.5. Influence du poids (en kg) des individus suivis sur la racine carrée de la surface de leur domaine vital saisonnier (en hectares) selon le milieu de vie. Les cercles pleins et la courbe en trait plein correspondent au milieu semi-ouvert ; les cercles vides et la courbe en pointillés correspondent au milieu forestier.

Stabilité spatio-temporelle des domaines vitaux et de l'activité en fonction du milieu

Dans un premier temps, l'estimation de l'indice de Sorensen montre que les martres suivies, quel que soit le milieu, présentent une stabilité spatio-temporelle importante d'une saison à l'autre avec un indice moyen de 0.63 ± 0.16 ($N=37$). Ce résultat indique que les domaines des individus se recouvrent sur plus de la moitié de leur surface entre deux saisons successives. Ainsi, à une saison donnée, les individus réutilisent plus de la moitié de l'espace occupé à la saison précédente. Contrairement à nos hypothèses, cet indice n'est influencé ni par le sexe des individus (Mann-Whitney, $n_1=25$ et $n_2=12$, $U=125$, $p=0.4173$) ni par le milieu dans lequel ils sont installés (Mann-Whitney, $n_1=25$ et $n_2=12$, $U=101$, $p=0.1119$). Au cours

des saisons, les mâles sont aussi stables dans l'espace que les femelles et les individus de milieu semi-ouvert sont aussi stables que ceux présents en milieu forestier.

Tableau 1.4. Indices de recouvrement d'activité dans les domaines vitaux saisonniers successifs des martres en milieu semi-ouvert et en milieu forestier (grisés).

Martre	2005		2006		2007	
	automne - hiver	hiver-printemps	printemps-été	été-automne	automne-hiver	hiver-printemps
F5	12.9	53.7
F7	49.1	52.6	57.1	.	.	.
F12	38.4	45.1
M3	52.6
M7	23.2	56.3	2.4	.	.	.
M9	.	47.2
M10	.	52.9	64.6	.	.	.
M12	.	.	26.7	33.1	.	.
M15	.	.	.	54.4	45.1	51.8
M16	.	.	.	51.8	46.0	27.0
M17	.	.	.	23.7	30.9	52.9
M21	29.0	42.6
F1	53.1	47.4	46.8	.	.	.
F13	25.7	61.0
M1	32.0
M18	46.8	56.6
M14	.	.	.	26.0	43.8	.
M22	62.5	55.0
Moyenne	37.2 (± 17.0)	51.7 (± 3.6)	39.5 (± 25.2)	37.8 (± 14.4)	40.9 (± 11.4)	49.0 (± 10.6)

Par ailleurs, l'estimation de l'indice de recouvrement d'activité entre les domaines de martres pour deux saisons consécutives montre que les individus suivis présentent au contraire une distribution d'activité relativement peu similaire d'une saison à l'autre, avec un indice moyen de 0.43 ± 0.14 ($N=37$, Tableau 1.4). Les différentes zones qui constituent le domaine vital sont utilisées avec une fréquence qui varie d'une saison à l'autre. De même que pour l'indice de Sorensen, l'indice de recouvrement d'activité ne varie ni en fonction du sexe (Mann-Whitney, $n_1=25$ et $n_2=12$, $U=27$, $p=0.4555$) ni selon le milieu de vie (Mann-Whitney, $n_1=25$ et $n_2=12$, $U=136$, $p=0.6497$). A l'année, il n'existe donc pas plus de zones d'utilisation préférentielle conservées d'une saison à l'autre chez les femelles ou chez les mâles, ni plus en milieu forestier qu'en milieu semi-ouvert.

Discussion

On constate que les surfaces de domaines vitaux, estimées à partir de la méthode MCP100%, sont très variables d'une étude à l'autre (Balharry 1993). Cependant, il est toujours délicat de comparer ces résultats, qui sont dus en grande partie à la définition que

l'on donne au domaine vital et au protocole que l'on met en œuvre pour le caractériser. Pour palier à ce problème, nous avons choisi de ne comparer nos résultats qu'avec ceux d'études basées sur des données de radiotélémétrie et récoltées à partir d'un protocole proche du nôtre, telles que les ont sélectionnées Zalewski et Jedrzejewski (2006). On relève alors que, même à l'issue de cette sélection, les surfaces de domaines vitaux de martres varient sur une très large échelle avec 140 à 980 ha pour les femelles et 180 à 2860 ha pour les mâles. Il est très probable que les surfaces de plus de 1000 ha concernent des individus peu stables, réalisant des sorties exploratoires régulières hors du domaine, comme il en existe chez de nombreuses espèces (Labrid 1986, Kokko et Sutherland 1998). Toutefois, nos estimations se positionnent dans les valeurs inférieures de cette gamme, avec 160 ha pour les femelles et 380 ha pour les mâles.

La grande majorité de ces travaux ont pris place dans des paysages dont l'habitat forestier couvrait plus de la moitié des sites d'étude. Si l'on considère uniquement les études dans lesquelles les surfaces de domaines sont comparables aux nôtres, le pourcentage de forêt sur les différents sites s'étend de 75% à 100% (Stier 1998 en Allemagne, Halliwell 1997 en Ecosse, et Pucek *et al.* 1993 et Zalewski et Jedrzejewski 2006 en Pologne) alors que notre site en contient 12%. On pourrait ainsi penser que le pourcentage de forêt n'a pas d'effet sur la surface des domaines. Néanmoins, on peut imaginer que de nombreux paramètres sont en jeu et il est donc difficile de savoir quelle part de cette variation est expliquée par des changements de méthodologie et quelle autre part est expliqué par des paramètres intrinsèques à la population étudiée (densité, disponibilité alimentaire, organisation sociale) (Buskirk et McDonald 1989). Nous avons donc analysé la présence et le mode d'occupation de l'espace par la Martre dans deux milieux différents contigus, les milieux forestier et semi-ouvert.

Age et stabilité des individus

Contrairement aux hypothèses soutenues par les théories sur la stabilité des individus en habitats suboptimaux (Lindseth *et al.* 1986, Winker *et al.* 1995, Kokko et Sutherland 1998, Renner *et al.* 2006), dans notre étude, les martres présentes en milieu semi-ouvert ne sont pas uniquement, ni principalement, des individus subadultes occupant un espace temporaire, en attente d'un site en milieu forestier. En effet, des individus, de toutes les catégories de sexe et d'âge, sont installés sur des domaines stables dans le milieu semi-ouvert et ce, au moins à l'échelle d'une année. Des observations ultérieures nous ont permis de vérifier que certains des individus étaient encore présents sur leur domaine après la fin de leur suivi. Dès lors, on

peut affirmer que, dans les Ardennes, le milieu semi-ouvert ne constitue pas uniquement une zone de transition entre deux massifs forestiers mais bien un milieu de vie dans lequel les martres se sont montrées capables de s'alimenter et de gîter à l'échelle d'une année entière.

Par ailleurs, une fois l'animal installé sur un domaine, le mode d'utilisation de l'espace observé ne diffère pas en fonction du milieu de vie. En milieux semi-ouvert et forestier, les martres occupent un espace qui varie peu d'une saison à l'autre (plus de la moitié du domaine est réoccupée) mais présentent une fréquence d'utilisation des différentes zones composant le domaine qui change entre les saisons. Ainsi, malgré un certain attachement à l'espace, on observe qu'il n'existe pas réellement de zones d'utilisation privilégiée à l'échelle d'une année dans cet espace. A partir de ces résultats, on peut penser que les martres témoigneraient d'une acto-spatialité peu prononcée. En effet, une étude des déplacements spontanés de martres (Pereboom *et al.* soumis, Annexe I) montre que les individus n'utilisent pas de zones particulières. Ces résultats viennent corroborer la théorie de Pulliainen (1981), reprise ensuite par Clevenger (1993), qui considère que la martre suit un mode d'utilisation de l'espace très caractéristique, qu'il a qualifié de « martélisme » : les individus se déplacent au gré des ressources et non sur des zones d'alimentation particulières.

Variations de surfaces des domaines vitaux en fonction des milieux

Toutefois, on observe que la surface des domaines vitaux est plus faible en milieu semi-ouvert qu'en milieu forestier. Ces résultats vont à l'encontre de la théorie de la supplémentation qui prédit qu'un individu, en milieu de faible qualité, augmente la surface de son domaine afin de réunir une surface équivalente d'habitat (Ims *et al.* 1993). Wauters *et al.* (1994) avaient montré les mêmes tendances sur l'Ecureuil roux (*Sciurus vulgaris*) avec des domaines vitaux plus petits en milieu forestier fragmenté qu'en milieu forestier continu.

Une augmentation de la disponibilité alimentaire en milieu semi-ouvert pourrait alors expliquer ce résultat. En effet, la composition spécifique en espèces animales et végétales d'un type d'habitat donné peut changer considérablement d'un milieu à l'autre. Ainsi, dix hectares d'habitat forestier, isolés dans une matrice agricole, ne présentent pas les mêmes caractéristiques que dix hectares d'habitat forestier en plein massif. Cependant, nous avons aussi observé que l'effet du poids d'un individu sur la surface de son domaine est modulé par le milieu dans lequel il est installé. La surface du domaine d'un individu par rapport à son poids augmente moins vite dans le milieu semi-ouvert que dans le milieu forestier. Dans l'hypothèse où le milieu semi-ouvert serait plus riche en ressources alimentaires, nous aurions

dû observer une pente relativement identique entre poids et surface dans les deux milieux. Nous suggérons donc qu'il existe une autre explication.

La densité d'une population est un paramètre connu pour influencer la surface des domaines vitaux des individus (Madison 1985, Ims *et al.* 1993). Plusieurs auteurs traitent, d'ailleurs, de la relation entre ces deux variables comme un lien de cause à effet qui peut se suffire dans cette explication : plus la densité d'une population est élevée et plus les domaines sont petits (Schoener et Schoener 1982). En réalité, l'effet de la disponibilité alimentaire est sous-jacent et joue un rôle central dans cette relation (Sandell 1989). Présentant une plus grande disponibilité alimentaire, un milieu permet aux individus d'augmenter leur taux de reproduction d'une part (augmentation de la densité) et de diminuer leur surface d'habitat minimum d'autre part (réduction de la surface du domaine). Ce dernier effet contribue alors à augmenter les capacités d'accueil de ce milieu et conduit, à son tour, à une augmentation de la densité. Chez la Martre, comme chez d'autres Carnivores, ce paramètre est très difficile à évaluer et nous n'avons donc pas pu l'estimer. Cependant, étant donné la quantité d'habitat disponible et la territorialité intrasexuelle connue chez la Martre (Powell 1979, Buskirk et McDonald 1989, Marchési 1989, Clevenger 1993), nous supposons qu'il est peu vraisemblable que le milieu semi-ouvert accueille une population de martres plus importante que le milieu forestier. D'ailleurs, sur les 23 individus suivis, seuls deux recouvrements entre les domaines vitaux (mâle-femelle et mâle-mâle) ont été observés et ce, en milieu forestier. Malgré le piégeage intensif mené en milieu semi-ouvert, aucun recouvrement n'a été constaté entre les domaines des individus suivis. Il paraît donc peu vraisemblable que la réduction de surface des domaines soit liée à une augmentation de la densité. Afin de conforter cette idée, il paraît primordial d'obtenir une estimation de la densité de population. Pour ce faire, il est envisagé, dans une étude ultérieure, de mettre en œuvre une procédure de type capture-marquage-recapture basée sur la génétique, qui semble être la méthode la mieux appropriée pour cette espèce puisqu'elle n'exige pas d'observation directe des individus.

Les variations de surfaces de domaines sont bien expliquées dans la littérature, en terme de besoins énergétiques (Harestad et Bunnell 1979). Cependant, d'après la relation entre poids et surface modélisée pour les Carnivores (Lindsedt *et al.* 1986), il apparaît que les martres ont des besoins spatiaux supérieurs à ceux auxquels on pourrait s'attendre étant donné leur morphologie. Ainsi, il semble que les besoins énergétiques n'expliquent pas, à eux seuls, la surface de leur domaine vital en milieu forestier.

Ces constatations permettent de mettre en évidence l'existence d'un autre comportement qui agirait en plus d'une simple réponse aux besoins énergétiques. Nous

proposons qu'il puisse s'agir d'un comportement de déplacement qui trouverait des limites en milieu semi-ouvert sous l'effet des contraintes spatiales, celle de la structure du paysage (les limites des domaines devraient refléter celles des taches du paysage). En effet, la Martre américaine, très proche de la Martre européenne, est réputée pour être une espèce à mobilité importante (Buskirk et Ruggiero 1994). La surface du domaine en milieu semi-ouvert serait alors limitée à la surface d'habitat nécessaire pour satisfaire ses besoins alimentaires alors qu'en milieu forestier, les contraintes spatiales quasi-inexistantes permettraient aux martres d'avoir de plus grands domaines. En revanche, en l'absence de telles contraintes, les domaines vont être contigus et ce sont des contraintes sociales qui vont alors prendre le dessus.

Réponse des martres à la fragmentation de l'habitat en terme d'utilisation de l'espace

A partir de résultats expérimentaux, Ims *et al.* (1993) prédisent trois types de réponses à la fragmentation des habitats, en terme de mode d'utilisation de l'espace : la fission (réduction de la surface des domaines vitaux si la surface de la tache d'habitat approche le minimum requis pour les besoins d'un individu, accompagnée d'un faible recouvrement entre domaines), la fusion (réduction de la surface des domaines accompagnée cette fois d'une augmentation du recouvrement entre les domaines) et l'expansion (les taches d'habitat sont plus petites que la surface minimum requise et les individus doivent agrandir leur domaine). D'après nos résultats, nous pouvons envisager que dans le milieu semi-ouvert de notre site d'étude, la surface d'habitat utilisée est proche du minimum nécessaire et la réponse la plus vraisemblable des martres à la fragmentation de l'habitat forestier semble donc être une réponse de type fission.

A la lumière de ces résultats, nous suggérons que fragmentation et qualité de l'habitat forestier sont corrélées, dans le sens où la réduction de surface des taches d'habitat va entraîner des contraintes spatiales fortes pour les martres. La réduction de surface des domaines serait alors le signe d'un confinement des individus au sein des taches d'habitat forestier. Cette hypothèse est à confirmer par une analyse de sélection de l'habitat dans le paysage et dans les domaines vitaux.

Références

- Balharry D. 1993. Social organization in martens: an inflexible system? *Symposium of the Zoological Society of London* **65**: 321-345.
- Bodin C. 2005. Partage de l'espace et relations de voisinage dans une population continentale de Blaireaux européens (*Meles meles*). PhD Thesis, Université Montpellier II. 133 p.
- Burt W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of mammalogy* **24**(3): 346-352.
- Buskirk S.W. & McDonald L.L. 1989. Analysis of variability in home-range size of the American marten. *Journal of Wildlife Management* **53**(4): 997-1004.
- Buskirk S.W. & Ruggiero L.F. 1994. The American marten. pp. 7-37. in: Ruggiero L.F., Aubry K.B., Buskirk S.W., Lyon L.J. & Zielinski W.J. (eds) *American marten, fisher, lynx, and wolverine in the western United States*. General Technical Report, RM-254. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station.
- Cargnelutti B., Reby D., Desneux L., Angibault J.-M., Joachim J. & Hewison A.J. 2002. Space use by roe deer in a fragmented landscape some preliminary results. *Revue d'écologie* **57**(1): 29-37.
- Choquenot D. & Ruscoe W.A. 2003. Landscape complementation and food limitation of large herbivores: habitat-related constraints on the foraging efficiency of wild pigs. *Journal of Animal Ecology* **72**: 14-26.
- Clevenger A.P. 1993. Pine marten (*Martes martes* L.) home-range and activity patterns on the island of Minorca, Spain. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **58**: 137-143.
- Dekker J.J.A., Stein A. & Heitkönig I.M.A. 2001 A spatial analysis of a population of red fox (*Vulpes vulpes*) in the Dutch coastal dune area. *Journal of Zoology (London)* **255**: 505-510.
- Dunning J.B., Danielson B.J. & Pulliam H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **65**(1): 169-175.
- Dykstra P.R. 2004. *Thresholds in habitat supply: a review of the literature*. Wildlife Report R-27. Ministry of Sustainable Resource Management, Victoria BC.
- Flood B.S., Sangster M.E., Sparrowe R.D., Baskett T.S. 1977. *A handbook for habitat evaluation procedures*. U.S. Fish Wildlife Service Resource Publication 132. 77 p.
- Gittleman J.L., Funk S.M., MacDonald D.W. & Wayne R.K. 2001. Why 'Carnivore Conservation'? pp.1-7. in : Gittleman J.L., Funk S.M., MacDonald D.W. & Wayne

- R.K (eds) *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 640 p.
- Gittleman J.L. & Harvey P.H. 1982. Carnivore home-range size, metabolic needs and ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **10**(1): 57-63.
- Hall L.S., Krausman P.R. & Morrison M.L. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* **25**(1): 173-182.
- Halliwell E.C. 1997. The ecology of red squirrels in Scotland in relation to pine marten predation. PhD Thesis, University of Aberdeen.
- Hanski I. & Ovaskainen O. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* **404**: 755-758.
- Harestad A.S. & Bunnell F.L. 1979. Home range and body weight: A reevaluation. *Ecology* **60**(2): 389-402.
- Hargis C.D., Bissonette, J.A. & Turner D.L. 1999. The Influence of forest fragmentation and landscape pattern on American martens. *Journal of Applied Ecology* **36**(1): 157-172.
- Harris S.W.J., Cresswell P.G., Forde W.J., Trehwella T., Woodlard T. & Wray S. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review* **20**: 97-123.
- Henry C., Poulle M.-L. & Roeder J.-J. 2005. Effect of sex and female reproductive status on seasonal home range size and stability in rural red foxes (*Vulpes vulpes*). *Ecoscience* **12**(2): 2002-2009.
- Holmes T. & Powell R. 1994. Morphology, ecology, and the evolution of sexual dimorphism in North American *Martes*. pp.72-84. in: Buskirk S.W., Harestad A.S., Raphael M.G. & Powell R.A. (eds) *Martens, Sables, and Fishers: biology and conservation*. Comstock, Ithaca, New York. 496 p.
- Ims R.A., Rolstad J. & Wegge P. 1993. Predicting space use responses to habitat fragmentation: can voles *Microtus oeconomus* serve as an experimental model system EMS for capercaillie grouse *Tetrao urogallus* in boreal forest? *Biological Conservation* **63**: 261-268.
- Kokko H. & Sutherland W.J. 1998. Optimal floating and queuing strategies: consequences for density dependence and habitat loss. *The American Naturalist* **152**(3): 354-366.
- Labrid M. 1986. La martre (*Martes martes*, Linnaeus, 1758). *Encyclopédie des Carnivores de France*, vol. 9. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris. 22 p.

- Lévêque C. & Mounolou J.C. 2001. *Biodiversité. Dynamique biologique et conservation*. Dunod. Masson Sciences, Paris. 248 p.
- Lindsedt S.B., Miller B.J. & Buskirk S.W. 1986. Home range, time and body size in mammals. *Ecology* **67**: 413-418.
- Madison D.M. 1985. Activity rhythms and spacing. pp.373-419 in: Tamarin R. (Ed) *Biology of New World Microtus*. Special Publication, American Society of Mammalogists, no. 8.
- Marchési P. 1989. Ecologie et comportement de la martre (*Martes martes* L.) dans le Jura Suisse. PhD Thesis, Université de Neuchatel. 185 p.
- Mohr C.O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist* **37**: 223-449.
- Moilanen A. & Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* **79**: 2503-2515.
- Newton I. 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press, London, UK. 597 p.
- Powell R.A. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. pp.65-110. in: Boitani L. & Fuller T.K. (eds) *Research Techniques in Animal Ecology. Controversies and Consequences*. Columbia University Press, New York. 442 p.
- Powell R.A. 1979. Mustelid spacing patterns: variations on a theme by Mustela. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **50**: 153-165.
- Pucek Z., Jedrzejewski W, Jedrzejewska B. & Pucek M. 1993. Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Bialowieza National Park) in relation to weather, seed crop, and predation. *Acta Theriologica* **38**: 199-232.
- Pulliam H.R. 1981. Winter habitat selection, home range, and movements of the pine marten (*Martes martes*) in a Finnish Lapland forest. pp. 1068-1087. in: Chapman J.A. & Pursley D. (eds) *Proceedings of the Worldwide Furbearer Conference, Frostburg, Maryland*. Johns Hopkins Press, Baltimore, MD.
- Pulliam H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* **132**: 652-661.
- R Development Core Team. 2005. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Redpath S.M. 1995. Habitat fragmentation and the individual: Tawny Owls, *Strix aluco*, in woodland patches. *The Journal of Animal Ecology* **64**(5): 652-661.

- Reig S. 1992. Geographic variation in pine marten (*Martes martes*) and beech marten (*M. foina*) in Europe. *Journal of Mammalogy* **73**(4): 744-769.
- Renner S.C., Waltert M. & Mühlenberg M. 2006. Comparison of bird communities in primary vs. young secondary tropical montane cloud forest in Guatemala. *Biodiversity and Conservation* **15**:1545-1575.
- Sandell M. 1989. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. pp.164-183. in : Gittleman J.A. (ed). *Carnivore behaviour ecology and evolution*. Chapman & Hall, London, UK. 620 p.
- Schoener T.W. & Schoener A. 1982. Intraspecific variation in home-range size in some Anolis lizards. *Ecology* **63**(3): 809-823.
- Seaman D.E., Millsbaugh J.J., Kernohan B.J., Brundige G.J., Raedeke K.J. & Gitzen R.A. 1999. Effects of sample size on kernel home range estimates. *Journal of Wildlife Management* **63**(2): 739-747.
- Stier N. 1998. Home range and social system by the pine marten (*Martes martes* L., 1758) in small-scale woodlands of Mecklenburg (Germany). *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* **23**: 179-192.
- Thomas J.A., Bourn N.A.D., Clarke R.T., Stewart K.E., Simcox D.J., Pearman G.S., Curtis R. & Goodger B. 2001. The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **268**: 1791-1796.
- Thompson I.D. 1994. Marten populations in uncut and logged boreal forests in Ontario. *Journal of Wildlife Management* **58**(2): 272-280.
- Tufto J., Andersen R. & Linnell J. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the Roe deer. *The Journal of Animal Ecology* **65**(6): 715-724.
- Van Horne B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *The Journal of Wildlife Management* **47**: 893-901.
- Van Winkle W. 1975. Comparison of several probabilistic home-range models. *Journal of Wildlife Management* **39**: 118-123.
- Vickery P.D., Hunter Jr. M.L. & Wells J.V. 1992. Is density an indicator of breeding success? *The Auk* **109**(4): 706-710.
- Wauters L., Casale P. & Dhondt A.A. 1994. Space Use and Dispersal of Red Squirrels in Fragmented Habitats. *Oikos* **69**(1): 140-146.

- Whealtes M., Larsen K.W. & Boutin S. 2002. Does density reflect habitat quality for north American red squirrels during a spruce-cone failure? *Journal of Mammalogy* **83**(3): 716–727.
- White G.C. & Garrot R.A. 1990. *Analysis of wildlife radio-tracking data*. Academic Press. 383 p.
- Winker K., Rappole J.H. & Ramos M.H. 1995. The use of movement data as an assay of habitat quality. *Oecologia* **101**: 211-216.
- Wootton J.T. & Bell D.A. 1992. A metapopulation model of the peregrine falcon in California: viability and management strategies. *Ecological Applications* **2**: 307-321.
- Worton B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilisation distribution in home range studies. *Ecology* **70**: 164-168.
- Zalewski A. & Jedrzejewski W. 2006. Spatial organisation and dynamics of the pine marten *Martes martes* population in Bialowieza Forest (E Poland) compared with other European woodlands. *Ecography* **29**: 31-43.

Annexes

Annexe 1 : Surfaces des domaines vitaux annuels (en hectares) des martres suivies en milieu semi-ouvert et en milieu forestier (en grisé) à partir de trois méthodes : MCP 100%, Kernel 95% et Kernel 50%. Le kernel 50% n'a pas été estimé pour les individus disposant de moins de 50 points.

Animal	Nombre de jours de suivi	Nombre points	MCP100	Kernel95	Kernel50
F5	314	151	209.8	41.8	4.3
F7	361	183	90.3	57.3	6.2
F12	313	165	78.0	68.9	10.9
M3	259	101	394.0	194.5	20.9
M6	252	52	242.4	327.5	.
M7	297	145	407.5	62.6	5.5
M9	173	87	317.5	168.9	17.6
M10	319	148	513.1	201.2	35.5
M11	147	40	552.0	512.5	.
M15	384	209	287.0	235.4	36.5
M16	311	166	3328.9	331.7	53.5
M17	332	174	336.1	203.6	39.0
M21	289	149	300.0	219.5	12.1
M23	176	52	324.3	269.2	.
F1	449	194	105.6	97.9	9.8
F9	273	75	296.2	307.6	.
F13	289	146	203.0	205.7	32.5
M1	325	79	674.3	560.4	38.1
M12	272	136	331.8	205.3	38.8
M14	293	136	367.3	395.1	90.6
M18	309	154	288.5	356.3	76.9
M20	125	63	347.0	543.5	84.8
M22	288	146	184.3	177.2	22.6

Annexe 2 : Surfaces des domaines vitaux saisonniers (en hectares) des martres suivies en milieu semi-ouvert et en milieu forestier (en grisé) à partir de la méthode Kernel 95%.

Animal	printemps	été	automne	hiver
F5	28.9		47.6	10.6
F7	50.8	61.3	68.3	50.5
F12	66.4		68.8	44.4
M3			245.4	135.3
M7	51.8		238.5	25.4
M9	178.9			147.8
M10	117.4	162.7		192.9
M12			17.7	
M15	210.2	216.8	227.5	261.6
M16		286.6	229.4	319.3
M17	127.9	357.7	197.7	154.9
M21	278.9		239.0	139.4
F1	107.0	109.3	78.6	69.9
F9				
F13	198.8		121.3	155.4
M1			871.6	405.9
M12	244.6	375.2		
M14		419.2	265.7	249.8
M18	319.6		327.2	308.6
M20			568.8	
M22	214.4		108.5	164.0

Annexe 3 : Récapitulatif des captures de martres en milieu semi-ouvert et en milieu forestier (en grisé) sur le site d'étude des Ardennes

Code	Individus	Date	Milieu vie	Piégé en	Age	Signes de reproduction	ECP	Dents	Poids	Longueur (C + Q)	Durée de suivi (mois)	Causes fin suivi
M1	Kwak	26/04/2005	forêt	forêt	adulte	Testicules apparents	Bon	J - C/U	1.85	80	11	Arrêt collier
F1	Hydromel	27/04/2005	forêt	bosquet	adulte	Allaitante	Moyen	J - C/U	1.15	75	16	-
M2	Urbi	24/07/2005	forêt	forêt	adulte	PSR	Bon	J - C/U	1.10	76	-	Arrêt collier
M3	Niol	06/05/2005	semi-ouvert	bord d'étang	adulte	Testicules apparents	Bon	J - C/U	1.55	74.5	6	Disfonc collier
F2	Get	28/06/2005	semi-ouvert	bosquet	adulte	Testicules apparents	Bon	B	1.85	78	9	Arrêt collier
F3	Armagnac	09/07/2005	semi-ouvert	haie	jeune	PSR	Bon	B	0.95	68	4	Perdue pdt disp
F4	Karel	10/07/2005	semi-ouvert	bosquet	jeune	PSR	Bon	B	1.00	70	15 jours	Piégé
M4	Millo	18/07/2005	forêt	forêt	jeune	PSR	Bon	B	1.05	66	2	Perdue pdt disp
M5	Sami	25/07/2005	forêt	forêt	jeune	PSR	Bon	B	1.25	74	1	Délocalisée
F5	Doll	27/07/2005	semi-ouvert	bosquet	(sub)adulte	PSR	Bon	J	1.45	76	1	Délocalisée
M6	Chirini	02/08/2005	semi-ouvert	bosquet	(sub)adulte	PSR	Bon	B	0.95	71.5	11	-
M7	Ninja	02/02/2006	semi-ouvert	grenier	adulte	PSR	Mauvais	J - C/U	1.15	.	-	Piégé
M8	Rochefort	02/08/2005	semi-ouvert	bosquet	(sub)adulte	PSR	Moyen	J - C/U	0.85	70	2	Délocalisée
F7	Griboulle	04/08/2005	semi-ouvert	bosquet	jeune	PSR	Bon	B - st	1.20	76	9	Arrêt collier
F8	Mimi	08/08/2005	semi-ouvert	bosquet	jeune	PSR	Bon	B	0.95	65	14	Arrêt collier
M9	Delirium	10/05/2006	forêt	bosquet	(sub)adulte	Testicules apparents	Bon	B - st	1.55	.	-	Arrêt collier
F9	Wanted	10/08/2005	semi-ouvert	bosquet	(sub)adulte	PSR	Bon	B	0.95	70	12	Arrêt collier
M10	Fürst	18/08/2005	semi-ouvert	haie	(sub)adulte	PSR	Bon	B	1.05	70	3	Perdue pdt disp
F10	Arboise	26/10/2005	semi-ouvert	haie	(sub)adulte	PSR	Bon	B	1.05	73.5	4	Empoisonné
F11	Ubera	11/11/2005	forêt	haie	(sub)adulte	PSR	Bon	B	1.35	71	9	Arrêt collier
M11	Oc	09/12/2005	semi-ouvert	bosquet	adulte	PSR	Bon	B - st	1.95	80	6	Perte du collier
M12	Williams	13/12/2005	semi-ouvert	haie	jeune	PSR	Bon	B	1.50	74	11	Arrêt collier
M13	Mourmelon	15/12/2005	semi-ouvert	haie	jeune	PSR	Bon	B	1.05	69	1	Délocalisée
M14	Yernat	03/02/2006	semi-ouvert	haie	jeune	PSR	Moyen	B	1.05	69	5 jours	Morte
M15	Kenavo	10/03/2006	semi-ouvert	haie	(sub)adulte	Testicules apparents	Moyen	B	1.65	77	6	Disfonc collier
M16	Glenn	17/03/2006	forêt	bosquet	adulte	Testicules apparents	Bon	B - st	1.85	77	10	Arrêt collier
M17	Fischer	25/04/2006	forêt	bosquet	adulte	Testicules apparents	Bon	J - C/U	1.50	75	1 jour	Délocalisée
F12	Chouffe	17/03/2006	forêt	haie	(sub)adulte	Testicules apparents	Bon	B	1.95	79	11	Arrêt collier
F13	Elea	25/04/2006	semi-ouvert	bosquet	(sub)adulte	Testicules apparents	Bon	B	1.45	76	13	Arrêt collier
M18	Païkan	02/06/2006	semi-ouvert	bosquet	(sub)adulte	Testicules apparents	Bon	B	1.60	75	10	Perdue pdt disp
M19	Grimm	03/07/2006	semi-ouvert	bosquet	adulte	Testicules apparents	Moyen	B	1.60	80	11	Fin terrain
M20	Bukowski	22/07/2006	semi-ouvert	bosquet	(sub)adulte	Vulve gonflée	Moyen	B	1.05	67	11	Fin terrain
M21	Ardwen	26/07/2006	forêt	forêt	adulte	Vulve gonflée	Moyen	B - st	1.25	73.5	10	Fin terrain
M22	Hemingway	26/07/2006	forêt	forêt	adulte	Testicules apparents	Bon	B - st	1.75	81	10	Fin terrain
M23	Westmalle	28/08/2006	semi-ouvert	haie	jeune	PSR	Bon	B	1.05	69	1	Perdue pdt disp
							Moyen	B	1.95	77	5	Disfonc collier
							Moyen	J	1.55	76	10	Fin terrain
							Moyen	B - st	1.55	78.5	10	Fin terrain
							Moyen	B	1.20	77	6	Piégé

(Age : nous avons précisé les individus soupçonnés subadultes mais classés parmi les adultes ; PSR : pas de signe de reproduction ; Dents : J –jaune, B –blanche, St –striées, C/U –cassée/usée ; Poids en kg ; Longueur corps+queue en cm).

CHAPITRE 2 - Approche multi-échelle du mode de sélection de l'habitat par la Martre en milieu forestier fragmenté

Résumé du chapitre

Le comportement de sélection de l'habitat par un individu est défini par le choix qu'il réalise en s'installant sur un espace donné. L'analyse de ce comportement peut permettre de mieux comprendre le mode d'utilisation de l'espace observé chez une espèce. Nous avons donc analysé le mode de sélection de l'habitat par les martres en milieu semi-ouvert à trois échelles (paysage, domaine vital et gîte) afin de savoir si la réduction de la surface des domaines vitaux de martres en milieu semi-ouvert pouvait être expliquée par une complémentarité des ressources en utilisant les types d'habitat ouvert disponibles. Dans un paysage fragmenté, composé à hauteur de 12% d'habitat forestier, nous n'avons pas observé de modification majeure du mode de sélection de l'habitat par les martres et ce, aux trois échelles d'observation. Les types d'habitat arborés sont préférés à tous les autres et ceux-ci sont utilisés sans discrimination de surface. De plus, aucune différence dans la nature des gîtes n'a été trouvée quel que soit le milieu dans lequel l'individu est installé, quelle que soit la surface de la tache d'habitat. Les arbres restent la structure principale de sélection. La Martre est donc une espèce inféodée à l'*Arbre*. Par ailleurs, nous avons montré que la lisière, réputée comme riche en ressources alimentaires, n'est pas utilisée davantage que l'intérieur des taches, excepté pour les gîtes. Celle-ci ne présente pas une zone particulièrement attractive pour la Martre pendant ses déplacements mais semble offrir des conditions favorables pour des sites de repos. Toutefois, à l'échelle du domaine vital seulement, nous avons mis en évidence deux patrons de sélection de l'habitat en milieu semi-ouvert : des martres de bois qui utilisent très peu les haies et des martres de haies qui évitent les bois. La présence d'individus plus jeunes dans ce dernier groupe donne à penser que la composition et la configuration d'une haie n'est peut-être pas suffisante pour une installation à long terme.

Introduction

Le mode de sélection de l'habitat par un individu est défini par le choix potentiel qu'il réalise lorsque, à l'issue de la dispersion, il s'installe sur un espace donné (Huntingford 1984). Rettie et Messier (2000) suggèrent l'existence d'un lien direct entre les facteurs impliqués dans la distribution des populations et le niveau auquel les individus sélectionnent leur habitat afin de limiter l'effet de ces facteurs. Ainsi, analyser ce comportement peut permettre de mieux comprendre une partie des facteurs qui influencent le mode d'utilisation de l'espace par une espèce.

Les mécanismes comportementaux qui peuvent avoir une influence dans la sélection de l'habitat sont nombreux et, même s'ils sont non exclusifs, ils divergent en fonction de l'approche choisie par les auteurs. Cependant, au-delà de l'approche théorique, les différents mécanismes proposés opèrent à des échelles différentes. Ils vont de l'attraction par la présence de conspécifiques et l'empreinte de l'habitat de naissance (Stamps 2001) à la répartition selon la distribution des ressources alimentaires et l'évitement de prédateurs (Hildén 1965, Wywiałowski 1987). Ainsi, Hutto (1985) suggère que la sélection de l'habitat à l'échelle de la distribution géographique est sous l'influence d'un déterminisme génétique, alors qu'à des échelles plus fines, selon Wiens (1972), c'est l'empreinte de l'habitat à la naissance qui va avoir un effet prépondérant. Sans créer de polémique, on peut simplement suggérer que le mode de sélection de l'habitat relève d'une décision de l'animal qui vise à satisfaire tous ses besoins vitaux, pour la nourriture, les gîtes et la reproduction (Bond *et al.* 2002). On considère alors qu'en paysage hétérogène, tous les types d'habitat ne vont pas avoir la même propension à réunir les conditions de vie propres à une espèce (Johnson 1980).

Ainsi apparaît le terme de qualité de milieu et, par lui, un moyen d'accéder au succès reproducteur des individus (selon Fretwell 1972). Ancrés dans la théorie de « l'optimal foraging » (Stephens et Krebs 1986), les auteurs interprètent généralement le mode de sélection des habitats comme un indicateur de leur qualité pour les individus d'une espèce donnée, qui visent, à travers ce choix, à maximiser leur succès reproducteur (Buskirk et Powell 1994). Nous proposons d'aborder ce comportement, non pas comme le choix réalisé par un individu dans le but de maximiser sa survie et son taux de reproduction, mais plutôt comme le résultat des capacités d'accommodation de cet individu face à des modifications importantes de son environnement. Dans ces conditions, le choix qui est fait n'est pas nécessairement révélateur de la qualité d'un type d'habitat et de ce qu'il peut apporter de plus à l'individu par rapport à un autre habitat. Sans rejeter le terme de qualité d'habitat, nous

considérons qu'il existe pour des individus des habitats préférés ou évités, et non optimaux ou suboptimaux, termes qui sous-entendent la mise en place d'une stratégie. Dans ce contexte, nous avons choisi d'analyser le mode de sélection de l'habitat par la Martre des pins d'Europe (*Martes martes*) en milieu forestier fragmenté, soit dans un milieu jugé comme peu approprié à l'espèce.

La Martre des pins est depuis toujours considérée comme spécialiste dans son mode de sélection de l'habitat. Quand Labrid rédige une revue sur la biologie de la Martre en 1986, très peu d'études scientifiques ont alors été réalisées sur son mode d'utilisation de l'espace et de sélection de l'habitat. Celles-ci sont souvent basées sur des observations rares et éparées ou bien uniquement sur le suivi de pistes dans la neige (Schmidt 1943, Grakov 1972, Pulliainen 1981, Wabbaken 1985) qui rapportent la présence de l'espèce en massifs forestiers. Aucune donnée empirique n'est réellement disponible et Labrid se base alors sur celles d'une espèce très proche, la Martre américaine (*Martes americana*). Depuis, quelques études ont été réalisées en Pologne (Zalewski *et al.* 1995, 2004, Zalewski et Jedrzejewski 2006), en Scandinavie (Brainerd *et al.* 1995, Brainerd et Roldstadt 2002), Suisse (Marchési 1989) et en Allemagne (Schröpfer *et al.* 1989, Stier 2000). Ces études montrent toutes que la Martre est un animal forestier. Si, dans un premier temps, elle est décrite comme spécialiste des parcelles de forêts âgées de conifères, il semble finalement que l'espèce soit spécialiste des forêts, sans distinction du type ni de l'âge du peuplement. En réalité, comme le soulignent Stier (2000) et Pereboom *et al.* (Annexe I), l'ensemble des travaux a été mis en place dans de grands massifs forestiers. Marchési (1989) suggère, pour la première fois, que les martres sont capables de traverser les zones ouvertes, observations corroborées par Balharry (1993) en Ecosse. Par la suite, Stier (2000) a réalisé une étude en milieu agricole où l'habitat forestier est fragmenté en deux taches principales de bois qui sont connectées par au moins une des martres suivies. Enfin, Pereboom *et al.* (Annexe I) montrent que la martre peut réaliser des déplacements en habitat ouvert même si celui-ci reste la plupart du temps évité.

Dans l'état actuel de nos connaissances, la Martre des pins est toujours considérée, dans la littérature, comme une espèce spécialiste dans son mode de sélection de l'habitat, associée aux massifs forestiers. Notre étude vise à actualiser nos connaissances de l'espèce et de ses capacités d'accommodation face aux modifications de l'habitat forestier.

Par ailleurs, les conclusions émergent d'études de sélection de l'habitat ont un impact majeur sur l'élaboration des plans d'aménagement des paysages et des indices de qualité de l'habitat (Garshelis 2000). Or, l'échelle d'observation d'un phénomène biologique, ou d'un comportement, a une influence majeure sur les conclusions que l'on en tire (Wiens 1989,

Levin et Pacala 1997). Entre les échelles considérées, une hiérarchie s'instaure, reposant sur des taux différents de réalisation des processus (O'Neill *et al.* 1989). Le mode de sélection de l'habitat par un animal peut être considéré comme un processus spatial hiérarchique (Hildén 1965, Johnson 1980, Senft *et al.* 1987, Schaefer et Messier 1995, Rolstad *et al.* 2000). Ce processus peut être détecté à une première grande échelle, celle de la répartition géographique de l'espèce, puis à une échelle plus faible qui est celle du domaine vital d'un individu (à l'intérieur duquel il conduit ses activités), ensuite à l'échelle fine de sites spécifiques dans le domaine et enfin, à l'échelle à laquelle il se procure les différentes ressources, à l'intérieur de microsites. Ainsi, de nombreuses études ont montré l'importance d'analyser le mode de sélection de l'habitat à plusieurs niveaux afin de comprendre les effets de la fragmentation du paysage sur les populations (Bissonette *et al.* 1989, Brainerd 1990, Chapin *et al.* 1998, Hargis *et al.* 1999, Nams et Bourgeois 2004). La plupart de ces travaux ont été réalisés sur la Martre américaine et bien qu'elle soit proche de la Martre des pins d'Europe, on sait encore peu de choses sur l'impact de la perte et de la fragmentation des habitats forestiers sur cette dernière.

Les objectifs de cette étude sont donc d'identifier le mode de sélection de l'habitat par la Martre à trois échelles différentes, celles du paysage, du domaine vital et des gîtes. L'échelle la plus fine, celle du microsite, ne pouvait pas être étudiée à partir de données télémétriques, dont la précision est moins importante que le niveau requis pour l'analyse. Des martres sont bien installées en milieu forestier fragmenté, sur des domaines vitaux stables, plus petits qu'en milieu forestier (*cf.* Chapitre 1). Nous avons donc cherché à savoir si cette réduction de surface des domaines pouvait être expliquée par une modification du mode de sélection de l'habitat. Les domaines vitaux calculés englobent des habitats de type ouvert. Etant donné la surface plus petite sur laquelle les martres évoluent, on aurait pu s'attendre soit à une utilisation des habitats ouverts, soit, dans le cas contraire, à une surexploitation des habitats de type arboré, notamment les plus riches, comme la lisière. En effet, une des conséquences de la fragmentation du paysage est d'augmenter la proportion de lisières dans le paysage. Or, celles-ci sont des zones où la productivité et la biodiversité sont supérieures à celles des habitats qu'elles séparent (Lidicker 1999). C'est ce que l'on appelle l'effet de bordure (*i.e.* « edge effect »). Nous avons donc cherché à déterminer si la lisière représente réellement une zone attractive pour la Martre et, si oui, à en définir les caractéristiques permettant son exploitation par l'espèce.

Matériel et Méthodes

Site d'étude

Les données ont été récoltées sur une partie du site d'étude présenté en Chapitre 1. Nous nous sommes intéressés ici au milieu semi-ouvert uniquement. Afin de définir le niveau de perte et fragmentation de l'habitat forestier dans ce milieu, nous avons mesuré, sous FRAGSTAT, plusieurs indices de cet habitat, déjà utilisés par Hargis *et al.* (1999) dans une étude sur la Martre américaine (*Martes americana*) : le pourcentage d'habitat (12 %), la taille moyenne des taches (2.4 ha), le coefficient de variation de la taille des taches (2530 ha), la densité de lisière (60 m/ha), l'indice de proximité moyenne (2897) et la distance moyenne à la tache voisine la plus proche (36 m).

Suivi des individus et collecte de données

Sur les vingt-cinq martres suivies par radio-télémetrie en milieu semi-ouvert de mars 2005 à août 2006, nous avons pu utiliser les données collectées sur 15 individus (12 mâles et 3 femelles). Des 10 martres pour lesquelles le suivi était insuffisant, trois sont mortes moins d'un mois après la capture (une tuée par un piègeur ; deux mortes de cause inconnue), trois colliers étaient défectueux et trois, en phase de dispersion lors de leur capture, n'ont pas pu être suivies jusqu'à leur sédentarisation.

Les animaux ont été localisés quatre fois par semaine, autant le jour que la nuit, avec un intervalle minimum de 12 h entre chaque point. Chaque localisation d'un animal marqué est relevée selon la méthode de triangulation (White & Garrott 1990) puis estimée grâce à l'estimateur au maximum de vraisemblance avec le logiciel LOAS v.3.03 (Ecological Software Solution™, 1998-2005). Les domaines vitaux ont été déterminés à partir de la méthode des kernels 95% (Van Winkle 1975, Worton 1989) et construits à l'aide du logiciel ArcView v3.2. Nous avons fixé un minimum de 50 points par individu pour l'estimation d'un domaine vital.

Les gîtes ont été identifiés en suivant la méthode appelée « Homing-in ». Celle-ci consiste à suivre le signal émis par le collier jusqu'à trouver la position exacte de l'animal. Toutes les recherches de gîtes ont eu lieu de jour. Afin de déterminer au mieux le mode de sélection des gîtes, nous avons réalisé ces recherches à des moments différents de la journée, sous des conditions météorologiques variées et tout au long de l'année. Les recherches qui n'ont pas abouti à une observation directe de l'animal n'ont pas été enregistrées. En effet, la méthode en question permet de délimiter une zone plus ou moins étroite (un cercle d'environ

50 m de diamètre) mais ne permet pas de trouver la position exacte de l'individu et donc de déterminer les caractéristiques d'un gîte. Les gîtes de neuf martres installées en milieu forestier ont également été identifiés afin de servir de points de comparaison.

Caractérisation des types d'habitat dans le paysage

Selon Hall *et al.* (1997), l'*habitat* est un terme qui définit les conditions et ressources présentes dans un espace donné qui entraînent l'occupation de celui-ci par un organisme donné. Dans une analyse de sélection de l'habitat, nous nous intéressons à tous les types de végétation présents dans le paysage. Nous avons donc préféré le terme « type d'habitat » introduit par Daubenmire (1968), qui fait référence au type d'association végétale dans un espace donné.

Ainsi, quatre types d'habitat ont été caractérisés pour l'analyse à l'échelle du paysage et cinq pour l'analyse à l'échelle du domaine vital (Tableau 2.1):

- deux types d'habitat arboré : les bois et les haies. Les bois ont été distingués des massifs forestiers, qui représentent des taches d'habitat considérées comme non fragmentées pour la Martre. Pour définir le seuil de surface au-dessous duquel une tache forestière est fragmentée, nous avons choisi d'utiliser la surface du plus petit domaine vital de martre mâle en milieu forestier, c'est-à-dire 200 hectares (Labrid 1986, Zalewski 1997, Zalewski et Jedrzejewski 2006, *cf.* Chapitre 1). Les haies sont représentées par des taches de forêt linéaires qui, sur notre site, correspondent à des haies de bocage et des ripisylves. Elles peuvent être associées aux éléments paysagers de type corridor biologique (Burel et Baudry 1999).

- deux types d'habitat ouvert : les cultures d'un côté, les pâtures et prairies de fauche de l'autre. Pour l'analyse à l'échelle du paysage, nous avons réuni cette catégorie d'habitat en une seule, car la caractérisation des parcelles était indisponible sur toute la surface du site d'étude (900km²).

- le type d'habitat anthropisé : il comprend toutes les zones d'habitation (villages et pourtours, fermes isolées).

Tableau 2.1 : Composition (en taux de chaque habitat) du paysage et du domaine vital des martres

A l'échelle du paysage		A l'échelle du domaine vital	
Bois	0.110	Bois	0.219
Haie	0.021	Haie	0.032
Anthropisé	0.002	Anthropisé	0.018
Ouvert	0.867	Cultures	0.280
		Pâtures	0.451

L'ensemble du site d'étude a été cartographié à partir de cartes IGN au 25 000^{ème} et de photos aériennes, avec le logiciel ArcView 3.2, puis converti en grille de cellules de 4 m² (2x2 m).

Analyses statistiques

Les analyses de sélection de l'habitat sont souvent basées sur la comparaison de la disponibilité et de l'utilisation des ressources, soulignant ainsi les types d'habitat les plus utilisés (Manly *et al.* 2003). Nos deux échelles d'observation les plus larges, celle du paysage et celle du domaine vital, correspondent respectivement aux analyses de design II et III de Manly *et al.* (*op. cit.*). Ces deux méthodes sont basées sur une estimation individuelle de l'*Utilisé* et diffèrent dans l'estimation du *Disponible*, qui est globale dans l'analyse de design II et individuelle dans celle de design III.

A l'échelle du paysage

Le point critique de ces analyses est l'estimation de la disponibilité en habitats. Dans un paysage très hétérogène, tel qu'un milieu semi-ouvert, celle-ci va varier fortement en fonction des limites choisies. Une échelle d'observation, aussi large que celle du paysage, est donc très sensible au choix du cadre d'étude puisque la disponibilité en habitats est estimée précisément dans cette surface. Afin d'obtenir une estimation la moins subjective possible, le cadre choisi était un polygone recouvrant la totalité des localisations des individus suivis dans le milieu forestier fragmenté.

Afin de savoir si les domaines vitaux étaient positionnés de façon aléatoire par rapport aux types d'habitat présents dans le paysage, nous avons calculé la mesure de sélectivité proposée par Manly *et al.* (2003), qui est un rapport de l'utilisé sur le disponible. La matrice d'habitats utilisés correspond au nombre de localisations par individu dans chacun des types d'habitat. Le disponible est un vecteur qui contient les proportions de ces types d'habitat. La significativité du rapport de sélectivité a ensuite été analysée par un test classique de Chi² avec le logiciel R 2.4.0.

A l'échelle du domaine vital

Dans cette analyse, les limites du disponible sont définies par les limites du domaine lui-même, ce qui permet de s'affranchir du problème de subjectivité dans le choix du cadre d'étude. Le disponible est désormais représenté par un tableau (ou matrice) qui contient les

proportions des types d'habitats dans le domaine de chacun des individus. L'utilisé est a priori le même que dans l'analyse précédente mais travailler sur des localisations comporte un biais méthodologique important, étant donnée l'erreur de radiotéléométrie associée à ces points. Nous avons donc élaboré une autre méthode pour estimer la proportion des types d'habitat utilisés.

Par définition, la méthode du kernel permet d'estimer la distribution d'activité d'un individu dans l'espace. Ainsi, la grille fournie par le kernel représente l'intensité d'utilisation des différentes régions dans l'espace par un animal. Cette grille est composée de cellules appartenant, dans l'absolu, à 100 couronnes, chacune délimitant un espace englobant de 1 % à 100% de l'activité. Le plus petit pourcentage correspond à la plus forte intensité d'utilisation et inversement. Nous avons donc estimé l'utilisé à partir de cette grille de distribution d'activité. La première étape consistait à relever le nombre de cellules associé à chaque pourcentage d'utilisation, pour chaque type d'habitat dans le domaine. Ce pourcentage était ensuite inversé pour servir de coefficient d'utilisation en le multipliant par le nombre de cellules qu'il comportait. Le résultat de l'opération était ensuite converti en surface, en le multipliant par la surface d'une cellule, *i.e.* par 4 m². Ainsi, en additionnant les surfaces de chaque pourcentage, nous avons obtenu une surface totale de type d'habitat, en rapport avec son intensité d'utilisation pour un individu (Figure 2.1).

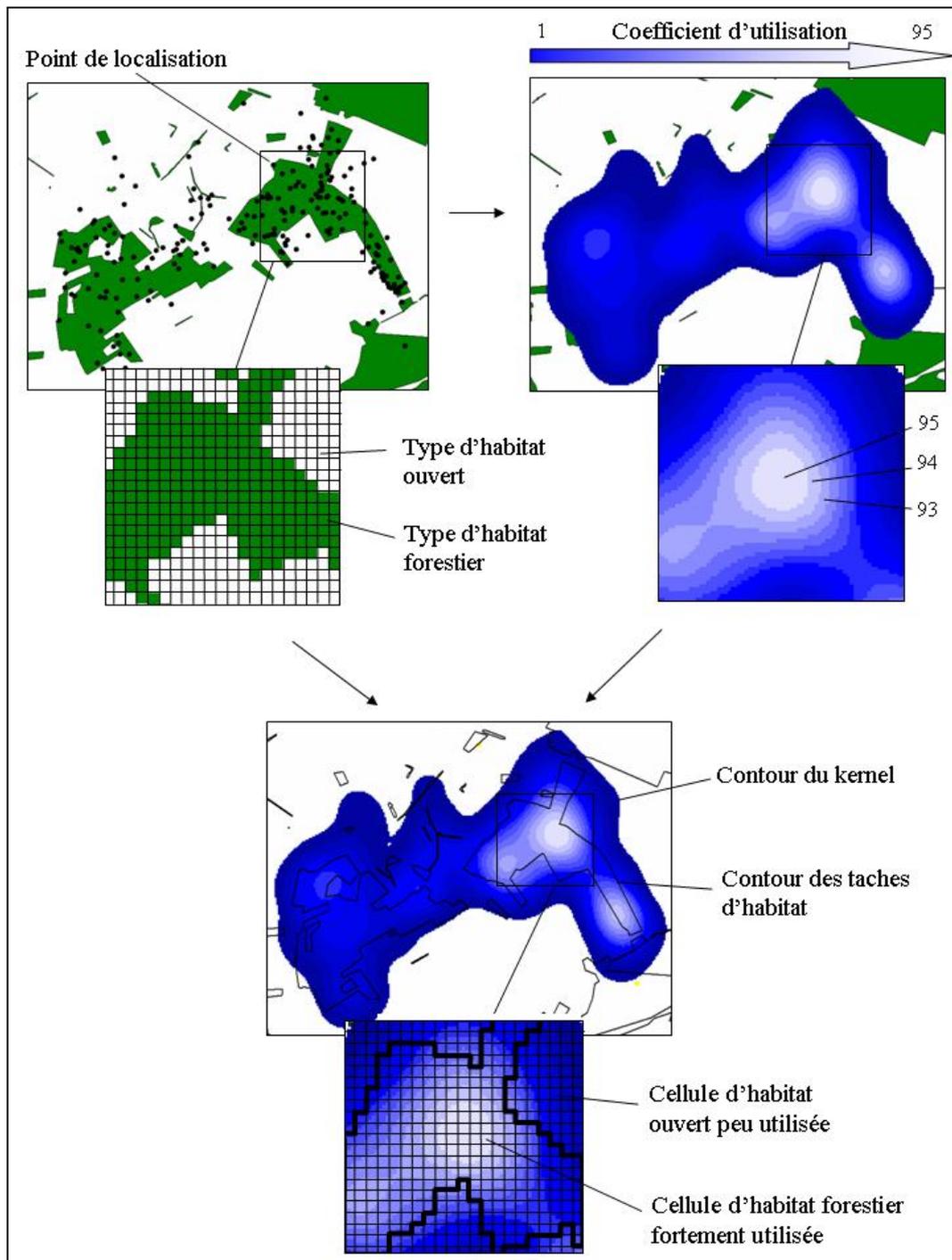


Figure 2.1. Principe de calcul des surfaces des types d'habitat utilisés

La sélection de l'habitat a été testée à partir de l'analyse compositionnelle proposée par Aebischer *et al.* (1993) avec R. Cette analyse fournit la significativité du patron de sélection pour la population globale puis la comparaison des rapports de sélection des types d'habitat.

En outre, afin de mieux comprendre le rapport de sélection obtenu pour les individus, nous avons complété ces tests en analysant la position relative des individus dans le paysage, à partir de la distance de chaque localisation à chaque type d'habitat (Doncaster *et al.* 2001,

Rondinini et Boitani 2002). Pour chaque individu, les distances aux quatre types principaux d'habitat ont été mesurées puis comparées à celles de 1000 points, générés aléatoirement dans le domaine vital, par le test non paramétrique de Mann-Whitney avec StatView 5.0.

Enfin, nous avons testé l'effet de bordure en étudiant la position des martres par rapport à la lisière. Alors que l'écotone entre une pâture et un étang est facile à identifier, il est parfois plus délicat de trouver les limites entre une pâture et un bois car les propriétés de chaque type d'habitat sont modifiées au-delà de leur limite physique. La structure de cette zone est toujours relative à une espèce donnée, notamment en terme de largeur. On peut s'attendre à ce qu'une lisière, pour la Martre, soit asymétrique, c'est-à-dire comprenant une bande de pâture plus large que de bois. Dans un premier temps, nous avons donc testé la position des martres par rapport à la lisière quand elles étaient présentes dans les taches de bois. Si l'effet de bordure existe, nous nous attendons à ce que les martres soient plus proches de l'habitat ouvert qu'aléatoirement. Ensuite, nous avons déterminé leur position par rapport à la lisière lorsqu'elles étaient localisées en habitat ouvert. Les tests réalisés sont les mêmes que précédemment, c'est-à-dire que nous avons utilisé, comme points de comparaison, les mêmes points simulés que précédemment, ceux situés dans les bois pour la première analyse, puis ceux situés en habitat ouvert pour la deuxième. La différence entre les jeux de distances observés et simulés a été analysée par un test de Mann-Whitney avec StatView 5.0. Nous avons également cherché à identifier la structure de la lisière pour la population de martres suivies, en analysant la distribution des distances dans les deux types d'habitat. Les analyses statistiques ont été réalisées grâce à un test de Chi².

A l'échelle des gîtes

Pour cette analyse, nous avons caractérisé d'autres variables, mieux adaptées à cette échelle d'observation. Pour commencer, nous avons décrit la nature des gîtes utilisés. Dans un souci de continuité avec des travaux précédents, nous avons réutilisé les trois termes employés par Brainerd *et al.* (1995) : structure arboricole (fourche dans les arbres, plateforme ménagée par la séparation de grosses branches), cavité arboricole, et structure au sol (amas de branches, tas de bois). En revanche, nous avons ajouté les « nids », qui semblaient constituer une catégorie à part entière, et les bâtiments, deux catégories utilisées par Birks *et al.* (2005). Ensuite, nous avons relevé la hauteur de l'arbre accueillant le gîte (<5m, 5-10m, 10-15m, >15m), son état (mort ou vivant) et son essence (résineux ou feuillu).

Dans un premier temps, dans le but de tester la modification d'un mode de sélection des gîtes dans le milieu semi-ouvert, nous avons comparé leurs caractéristiques à celles des gîtes

de martres de milieu forestier. Les différences entre les deux types de gîtes ont été testées à partir d'un test de Chi². Enfin, ces tests ont été complétés en analysant la position des gîtes dans le domaine vital et par rapport au type d'habitat ouvert, ainsi qu'en analysant la surface des taches dans lesquelles ils étaient localisés.

Résultats

Sélection de l'habitat à l'échelle du paysage

Il existe une différence significative entre les proportions d'habitats qui composent le domaine vital des martres suivi en milieu fragmenté et les proportions d'habitats qui composent le milieu semi-ouvert ($\chi^2 = 3172.394$, $p < 0.001$; Figure 2.2). Ainsi, les domaines vitaux de martres ne sont pas positionnés de façon aléatoire dans le paysage.

Ces domaines vitaux englobent, plus fréquemment qu'attendu, des taches d'habitat arboré, des haies comme des bois. Le rapport de sélection attribué à la haie est supérieur à celui du bois avec toutefois un intervalle de confiance très large.

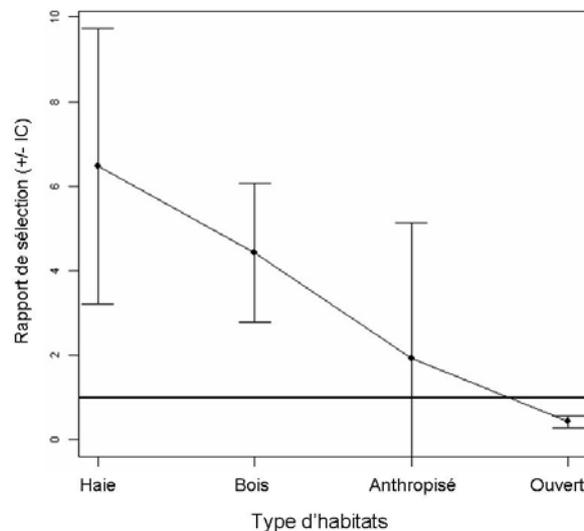


Figure 2.2. Rapport de sélection des types d'habitats, à l'échelle du paysage, par les martres suivies en milieu semi-ouvert (à chaque rapport est associé l'intervalle de confiance à 95%)

En premier lieu, cela peut signifier que les individus présentent des patrons de sélection très différents, avec des martres témoignant d'une forte attractivité pour la haie et d'autres l'utilisant peu par rapport à sa disponibilité. Cependant, cela peut également relever de biais méthodologiques dus, d'une part, aux erreurs de localisation de la télémétrie (qui s'expriment plus facilement sur les types d'habitat dont la surface est faible) et d'autre part, à

la surface elle-même qui, lorsqu'elle est en faible proportion (la haie représente une surface de 0.02% du site), génère une estimation peu précise du rapport de sélection. Le même intervalle de confiance a été estimé sur l'habitat anthropisé (0.002% de la surface du site). Le rapport de sélection du type d'habitat anthropisé paraît peu généralisable à la population entière puisque, en réalité, seules deux martres sur 15 ont été localisées en villages et fermes isolées, l'une à deux reprises dans une ferme et l'autre, dans une grange et un grenier, fréquemment pendant l'hiver 2006. Il convient donc d'interpréter ces indices avec précaution. En revanche, le type d'habitat ouvert représente une catégorie dont l'estimation du rapport de sélection est précise. Le faible intervalle de confiance de ce rapport, associé à la surface importante de ce type d'habitat, nous permet d'en déduire que sa sous-utilisation est un patron de sélection commun à la population de martres étudiée. A l'échelle du paysage, les martres sélectionnent donc bien les types d'habitat arboré, et ce quelle que soit leur surface, et évitent les types d'habitat ouvert.

Sélection de l'habitat à l'échelle du domaine vital

A l'échelle du domaine vital, les martres ne présentent pas de patron de sélection de l'habitat significatif ($N=15$, $\lambda=0.401$, $p=0.094$). Afin de mieux comprendre ces résultats, nous avons porté, sur un graphique, les rapports de sélection des types d'habitat pour chacun des individus (Figure 2.3). Nous avons alors pu mettre en évidence qu'il n'existe pas un seul patron de sélection de l'habitat mais deux.

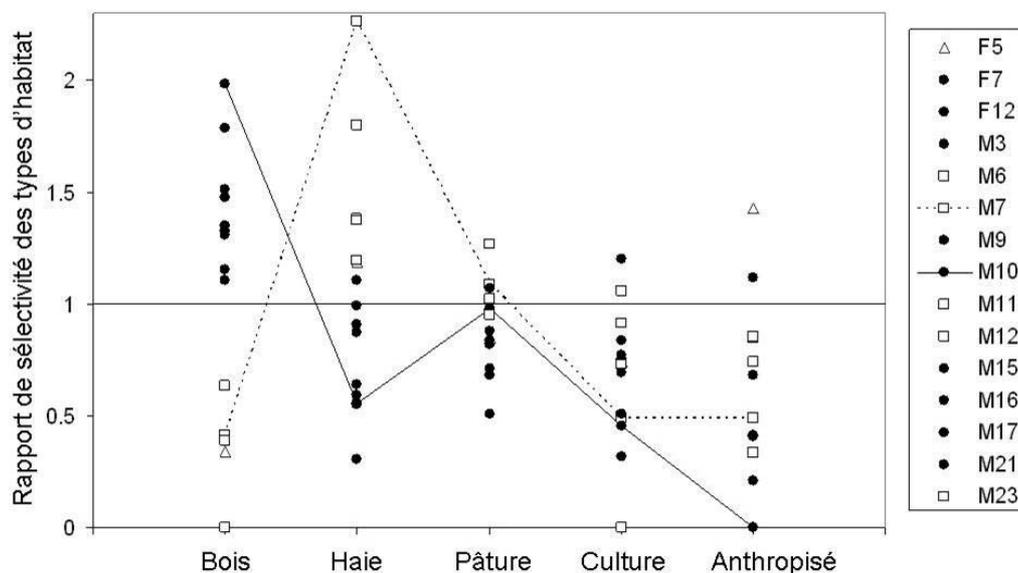


Figure 2.3. Rapport de sélection des différents types d'habitat par individu. La ligne continue représente le profil d'une martre installée dans des taches de bois et les points noirs correspondent aux individus de ce profil ; la ligne pointillée et les carrés blancs représentent les martres installées en haies. Un troisième type se dégage, symbolisé par le triangle, mais ne correspond qu'à un seul individu, installé dans un village.

Deux groupes de martres semblent émerger des profils de sélection des types d'habitat arboré. Ainsi, on a observé neuf martres installées dans les bois, qui sous-fréquentent les haies disponibles dans leur domaine, et six martres installées dans les haies, qui soit n'ont pas de bois disponible dans leur domaine, soit ne les utilisent pas. Néanmoins, ainsi que les analyses précédentes le montrent, les types d'habitat ouvert (*i.e.* pâtures et cultures) semblent presque toujours sous-utilisés quel que soit le groupe des individus. La séparation en deux de cette catégorie d'habitat n'a pas permis de montrer une différence marquée dans l'exploitation des pâtures et des cultures. Le rapport de sélection du type d'habitat anthropisé présente également la même tendance, à l'exception de celui d'un individu qui s'est installé dans un village pendant les mois d'hiver 2006. Nous avons considéré que, par rapport aux 14 autres individus, il s'agit d'un cas exceptionnel. Sur les neuf martres installées dans les bois, adultes comme subadultes des deux sexes sont présents. Sur les six martres installées en haie, une seule femelle est présente (celle qui est ensuite entrée dans le village) et il s'agit uniquement de subadultes.

Les analyses de sélection de l'habitat ont donc été réitérées en séparant les individus selon leur groupe. De cette façon, les martres installées en bois présentent un patron de sélection significatif (N=9, $\lambda=0.026$, $p\text{-value}=0.006$), avec une forte exploitation des bois par rapport à tous les autres types d'habitat (Tableau 2.2.A). En revanche, les martres installées dans les haies ne présentent pas de patron de sélection significatif (N=6, $\lambda=0.077$, $p\text{-value}=0.192$). Les haies sont tout de même significativement surexploitées par rapport aux autres types d'habitat (Tableau 2.2.B). Dans ce groupe, les pâtures, bien qu'associées à un rapport de sélection faible, sont significativement préférées aux cultures.

Tableau 2.2. : Comparaison des rapports de sélection entre les différents types d'habitat, fournie par l'analyse compositionnelle (le signe de la différence est triplé quand cette dernière est significative). Tableau 2.1.A pour le groupe de martres installé en bois et tableau 2.1.B pour le groupe installé en haie.

A) Martres installées en bois					B) Martres installées en haie				
	haie	pâture	culture	anthropisé		haie	pâture	culture	anthropisé
bois	+++	+++	+++	+++	bois	---	---	-	-
haie		-	+	+	haie		+++	+++	+++
pâture			+	+	pâture			+++	+
culture				+	culture				+

Compte tenu des biais méthodologiques possibles ayant trait aux types linéaires d'habitat de faible surface, nous avons tenu à renforcer ces résultats en étudiant la position

relative des martres dans leur domaine par rapport aux quatre types d'habitat principaux. (Tableau 2.3). Ces analyses ont confirmé nos premiers résultats dans le sens où les martres de bois sont plus distantes des haies qu'aléatoirement. De même, les martres en haie sont localisées à une distance des bois plus importante qu'aléatoirement, installées et se déplaçant à environ 600 mètres des bois, en moyenne. Dans les deux groupes de martres, les domaines sont choisis à environ 650 et 550 mètres de moyenne des habitations. A l'exception de la femelle F2, les martres évitent les zones anthropisées.

Tableau 2.3. Position relative des individus des deux groupes par rapport aux quatre principaux types d'habitat (*Obs* : moyenne des distances observées en mètres, *Sim* : moyenne des distances simulées en mètres, *Diff* : différence entre les distances observées et simulées, le signe des différences significatives est triplé)

	Distance bois			Distance haie			Distance ouvert			Distance anthropisé		
	Obs	Sim	Diff	Obs	Sim	Diff	Obs	Sim	Diff	Obs	Sim	Diff
Martres installées en bois												
F7	10.4	37.2	+++	193.5	177.9	---	74.9	56.0	---	495.7	512.0	+
F12	9.6	171.1	+++	177.6	128.6	---	46.4	11.9	---	1018.9	844.8	---
M3	42.5	214.2	+++	168.4	115.2	---	41.6	7.9	---	532.4	467.2	---
M9	34.8	200.3	+++	243.7	131.5	---	44.6	10.3	---	389.3	313.5	---
M10	148.1	290.2	+++	208.5	198.4	---	24.0	9.4	---	444.2	672.7	---
M15	31.8	166.0	+++	224.2	157.3	---	31.3	11.7	---	950.8	866.1	---
M16	103.2	213.4	+++	320.3	278.3	-	18.4	2.2	---	739.8	864.3	+++
M17	80.1	171.1	+++	121.7	128.6	+	35.0	11.9	---	934.2	844.8	---
M21	20.0	54.0	+++	225.0	194.5	---	37.0	32.8	---	543.2	533.0	-
Moyenne	53.4	168.6		209.2	167.8		39.2	17.1		672.1	657.6	
Martres installées en haie												
F5	NA	NA	NA	65.2	77.9	+++	3.2	0.9	---	154.2	140.9	---
M6	803.1	763.1	-	34.1	75.3	+++	4.3	0.9	-	569.6	564.0	---
M7	443.6	483.7	+	105.0	107.4	+++	4.9	1.2	---	410.3	266.9	---
M11	965.3	657.6	---	36.2	145.7	+++	1.7	3.2	+++	493.8	362.1	---
M12	391.0	338.6	-	90.0	243.6	+++	29.9	15.5	---	830.1	866.4	-
M23	372.6	349.4	-	43.7	123.0	+++	2.5	2.4	-	722.3	710.9	-
Moyenne	595.1	518.5		68.7	139.0		8.7	4.6		605.2	554.1	

Enfin, à partir de la même méthode, nous avons mis en évidence que les martres n'utilisent pas davantage la lisière intérieure des bois que l'intérieur du bois lui-même (Wilcoxon, $p=0.5337$, Tableau 2.4). Par ailleurs, la différence entre la distribution des distances de localisation de martres et des points simulés met en relief l'attractivité des taches de bois et de haie pour les martres (Wilcoxon, $p=0.008$).

Tableau 2.4. Effet de la lisière sur la position relative des martres présentes en bois (*Obs* : moyenne des distances observées en mètres, *Sim* : moyenne des distances simulées en mètres, *Diff*: différence entre les distances observées et simulées, le signe des différences significatives est triplé)

	Distance à la lisière		
	Obs	Sim	Diff
F7	92.9	92.8	-
F12	62.2	55.1	--
M3	59.6	70	+
M9	66.7	55.1	--
M10	30.4	25.4	--
M15	39.7	34.5	-
M16	48.7	54	+
M17	72.4	61.6	-
M21	64.2	57	-

En outre, la distribution des distances des localisations de martres aux bois et haies, lorsqu'elles sont en pâtures et cultures, c'est-à-dire l'effet de la lisière, présente une rupture aux alentours de 30 mètres (Figure 2.4). L'identification de la largeur de la lisière, à l'aide d'un test de Chi², indique que la plus grande valeur de vraisemblance est atteinte à 25 m de distance des types d'habitat arboré (Figure 2.5). Cette valeur correspond à une largeur de bande de pâture ou culture significativement plus exploitée par les martres que le reste des surfaces de ces deux types d'habitat ouvert.

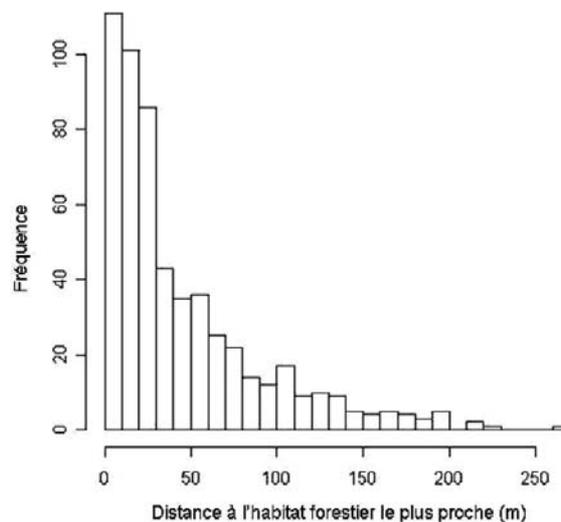


Figure 2.4. Distribution en fréquence des distances à l'habitat forestier le plus proche, pour les localisations des martres suivies lorsqu'elles sont dans les types d'habitat ouvert (pâtures et cultures)

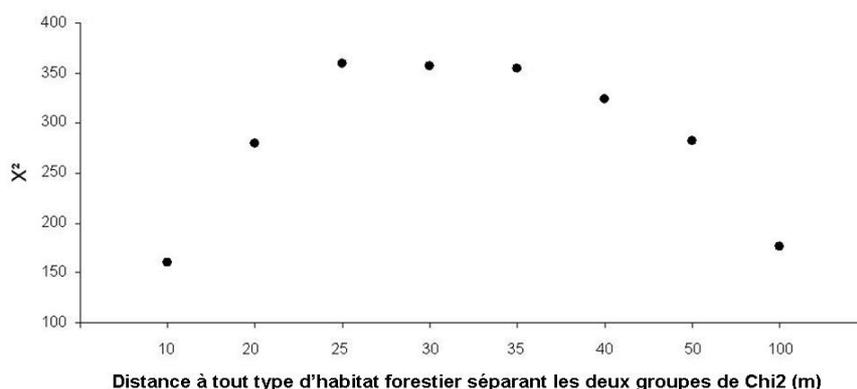


Figure 2.5. Valeur du test de Chi² selon la distance à tout type d’habitat forestier, pour les localisations des martres suivies lorsqu’elles sont dans les types d’habitat ouvert (pâtures et cultures)

Sélection de l’habitat à l’échelle du gîte

A l’issue d’environ 200 recherches, nous avons pu identifier le gîte à 95 reprises avec certitude. Trente d’entre ces cas sont des gîtes utilisés à plusieurs reprises. Nous avons donc réalisé nos analyses sur 65 sites de repos différents : 42 en milieu semi-ouvert et 23 en milieu forestier.

Sur la totalité des gîtes identifiés, 88% sont situés dans les arbres en milieu semi-ouvert, pour 95% en milieu forestier. En effet, les tas de bois (structures au sol) et les bâtiments ne sont utilisés qu’occasionnellement par les martres des deux milieux. Par ailleurs, nous n’avons pas observé de différence majeure dans la nature des gîtes sélectionnés en milieu semi-ouvert et forestier (Tableau 2.5), que ce soit pour l’état de l’arbre (Tableau 2.6) ou pour le type d’arbre choisi (Tableau 2.7). Seule la hauteur du gîte semble différer (Tableau 2.8). En milieu semi-ouvert, la moitié des gîtes a été identifiée à une hauteur inférieure à 5 m alors que plus de la moitié des gîtes, en milieu forestier, se situe entre 10 et 15 m de haut.

Tableau 2.5. Nombre et pourcentage (entre parenthèses) de gîtes utilisés par les martres, selon leur nature et selon le milieu

	structure arboricole	cavité arboricole	nid	structure au sol	bâtiment	Total
forestier	10 (43)	7 (30)	5 (22)	1 (4)	0 (0)	23
semi-ouvert	19 (45)	12 (29)	6 (14)	1 (2)	4 (10)	42
Total	29 (45)	19 (29)	11 (17)	2 (3)	4 (6)	65

Tableau 2.6. Nombre et pourcentage (entre parenthèses) de gîtes utilisés par les martres, selon l’état de l’arbre et selon le milieu

	mort	vivant	Total
forestier	5 (23)	17 (77)	22
semi-ouvert	7 (19)	30 (81)	37
Total	12 (20)	47 (80)	59

Tableau 2.7. Nombre et pourcentage (entre parenthèses) de gîtes utilisés par les martres, selon le type de l'arbre et selon le milieu

	conifère	feuillu	Total
forestier	8 (36)	14 (64)	22
semi-ouvert	7 (18)	32 (82)	39
Total	15 (25)	46 (75)	61

Tableau 2.8. Nombre et pourcentage (entre parenthèses) de gîtes utilisés par les martres, selon la hauteur du gîte et selon le milieu

	<5m	5-10m	10-15m	>15m	Total
Forestier	1 (4)	5 (22)	13 (57)	2 (9)	23
semi-ouvert	20 (48)	7 (17)	9 (21)	2 (5)	42
Total	21 (32)	12 (18)	22 (34)	3 (5)	65

De plus, les gîtes ne tiennent pas de position particulière à l'intérieur du domaine vital. Ils ont été identifiés autant au centre de celui-ci qu'au niveau des bordures, et ce quelles que soient les analyses (globales ou par groupe, Tableau 2.9). En revanche, ces gîtes sont significativement plus proches des types d'habitat ouvert que les points de gîte simulés, c'est-à-dire que les martres choisissent des gîtes situés plutôt en lisière (*i.e.* à 30 m de l'habitat ouvert) qu'au cœur des taches de bois. Ce résultat est bien entendu trivial pour les martres installées en haie, qui n'avaient de toute façon accès qu'à des sites à faible distance de l'habitat ouvert. Enfin, les taches d'habitat arboré dans lesquelles les martres gîtent couvrent en moyenne 30 hectares environ pour les martres en bois et 3 hectares pour les martres en haies. Pour les martres installées en bois, cela correspond aux surfaces disponibles dans les domaines. Au contraire, les martres en haie gîtent dans des taches plus petites qu'aléatoirement, ce qui était attendu étant donné que ce groupe n'utilise pas les bois disponibles de leur domaine.

Tableau 2.9. Position relative des gîtes de martres par rapport aux bordures des domaines vitaux, aux parcelles d'habitat ouvert et surface (en hectares) des taches d'habitat utilisées pour les gîtes (** : p-value < 0.01 ; *** : p-value < 0.001).

	Total			Groupe bois			Groupe haie		
	Obs (N=43)	Sim (N=1000)	Test	Obs (N=21)	Sim (N=815)	Test	Obs (N=22)	Sim (N=185)	Test
Bordure	210.6 (118.2)	204.1 (120.3)	NS	230.7 (126.0)	203.7 (123.0)	NS	208.5 (131.4)	205.9 (108.3)	NS
Ouvert	17.9 (24.9)	51.2 (52.8)	***	32.7 (31.2)	56.4 (53.5)	**	7.7 (10.5)	9.7 (14.7)	NS
Surface	12.3 (18.4)	26.7 (20.2)	***	27.4 (20.1)	32.2 (18.3)	NS	1.6 (2.6)	2.7 (2.8)	**

Discussion

Sélection de l'habitat en milieu forestier fragmenté

Dans un paysage fragmenté où l'habitat forestier n'est pas l'élément principal (12% du milieu semi-ouvert), contrairement à nos attentes, nous n'avons pas observé de modification majeure du mode de sélection de l'habitat par les martres suivies. En effet, les types d'habitat arboré sont préférés à tous les autres. En revanche, tous les types d'habitat arboré sont utilisés et surexploités, sans discrimination de surface. Etant donné les caractéristiques d'une haie, c'est-à-dire occasionnant un taux de prédation important et offrant une disponibilité en ressources (alimentaires et de gîtes) moins grande qu'en bois, il est étonnant de constater qu'elle fournit un habitat suffisant pour l'installation d'individus, au moins à moyen terme.

Des études sur la Martre américaine ont montré que cette espèce est très intolérante à la fragmentation de l'habitat forestier, puisqu'elle est totalement absente des paysages où les types d'habitat ouvert dépassent 25% (Hargis et Bissonette 1997), et qu'elle sélectionne des domaines vitaux dans lesquels les proportions de coupes claires n'excèdent pas 30% (Potvin *et al.* 2000) et les taches forestières sont au minimum de 15 ha (Bissonette *et al.* 1989). Selon Thompson et Harestad (1994), la présence de types d'habitat ouvert est favorable à la Martre jusqu'à une proportion de 20-30%, seuil au-delà duquel les populations déclinent rapidement. Dans notre site d'étude, les proportions des types d'habitat ouvert dépassent largement les seuils annoncés. La Martre d'Europe semble donc beaucoup moins intolérante à la fragmentation de l'habitat forestier que son homologue américaine, s'installant dans des paysages où le pourcentage d'habitats ouverts est d'environ 85%, occupant des domaines vitaux qui comprennent jusqu'à 70% de pâtures et cultures et se limitant à des taches forestières allant jusqu'à 0.01 hectare.

Plusieurs études avaient déjà souligné une grande plasticité de l'espèce, dans ce qu'il est convenu d'appeler leurs habitudes de vie (Buskirk et McDonald 1989, Balharry 1993) et il semblerait que le mode de sélection de l'habitat présente, lui aussi, une certaine souplesse. Clevenger (1993) a en effet montré que, dans l'île de Minorque où la Martre n'a aucun prédateur, les individus exploitent des zones buissonnantes et même des espaces ouverts. Dans les Ardennes, les prédateurs potentiels de la Martre sont le Renard (*Vulpes vulpes*) et le Chat forestier (*Felis silvestris*) et ceux-ci sont bien présents sur notre site d'étude (Guislain 2006, Germain *comm. pers.*). Ce n'est donc pas l'absence de prédateurs qui permet d'expliquer cette plus grande tolérance à la fragmentation du paysage. Toutefois, en sept ans d'étude, nous n'avons observé aucun cas de prédation par le Renard ou le Chat forestier

(Pereboom comm. pers. et cette étude). De même, dans les forêts du Parc National de Bialowieza où de nombreux prédateurs (renards, lynx, ours) sont présents, Zalewski (1997) a montré qu'aucun cas de prédation n'a été observé sur la population de martres étudiée. Nous pensons donc que la prédation est ici anecdotique comparée à celle relevée dans les pays scandinaves (Korpimäki et Norrdahl 1989, Lindström *et al.* 1995, Kurki *et al.* 1998). Il est ainsi possible que la baisse du taux de prédation, par une modification des interactions entre la Martre et ses prédateurs potentiels, permette une colonisation plus large des milieux forestiers fragmentés.

Par ailleurs, nous savons que le régime alimentaire des martres est généraliste (Marchési et Mermod 1989, Storch *et al.* 1990). Or, du fait de son hétérogénéité, un milieu semi-ouvert tel que notre site d'étude présente probablement une diversité spécifique animale et végétale supérieure à celle d'un milieu forestier. Il est donc fortement vraisemblable qu'une même unité de surface offre une disponibilité en ressources alimentaires supérieure en milieu semi-ouvert. Les martres pourraient alors se suffire de types d'habitat arboré de faible surface, ce qui permettrait leur confinement dans les taches de bois et les haies.

Enfin, l'étude des interactions entre l'animal et son micro-habitat permet d'accéder au mécanisme du choix de l'habitat à une échelle supérieure. Buskirk et Ruggiero (1994) suggèrent que la disponibilité en sites de repos, pour la Martre, est un facteur limitant de la distribution des populations. Or, la sélection des gîtes de martres est décrite dans la littérature comme influencée principalement par deux facteurs : le risque de prédation et les contraintes énergétiques (Lindström *et al.* 1995, Buskirk *et al.* 1989). Nous avons mis en évidence, quel que soit le milieu, qu'une très large majorité des gîtes est choisie en hauteur, dans les arbres. Ce comportement de sélection des gîtes peut en partie expliquer l'absence de cas de prédation recensé dans notre étude. En effet, en Scandinavie, il semble que ce soit le choix de gîtes souterrains (afin de se protéger du froid) qui entraîne une forte prédation notamment par le Renard. Dans les Ardennes, nous n'avons observé aucun gîte de ce type. Ce résultat est toutefois à prendre avec précaution, étant donné le nombre important de gîtes qui n'ont pas pu être identifiés. Nous constatons donc que le milieu semi-ouvert est capable de fournir des sites de repos qui permettent à la Martre de se tenir à l'abri des prédateurs. Cependant, ces gîtes doivent avoir également les caractéristiques requises pour répondre à de fortes contraintes énergétiques, c'est-à-dire une isolation thermique suffisante face aux températures extrêmes. Dans notre étude, aucune différence dans la nature des gîtes n'a été trouvée ni entre les deux milieux, ni entre les deux types d'habitat arboré et, dans le milieu semi-ouvert, des gîtes ont été observés dans des bois et dans les haies. Les arbres restent donc la structure principale de

sélection. Seule la hauteur du gîte varie et reflète vraisemblablement une différence de disponibilité. Ainsi, la présence de sites de repos en milieu semi-ouvert, en quantité non limitante et aux caractéristiques équivalentes à ceux du milieu forestier, constitue un élément supplémentaire capable d'expliquer l'occupation de ce milieu par les martres et leur installation à moyen terme.

La Martre reste donc une espèce inféodée à l'*Arbre*. Nous proposons donc de parler d'une espèce arboricole plutôt que forestière, avec des individus capables de s'installer, à l'échelle d'un cycle annuel, dans des taches arborées de très petites surfaces telles que les haies.

Effet de bordure

L'effet de bordure varie beaucoup selon les espèces (Lane *et al.* 2003). Néanmoins, on s'attend à ce que pour une espèce prédatrice, comme la Martre, la lisière représente une zone attractive dans laquelle il est plus facile d'accéder aux ressources alimentaires. En effet, de nombreux auteurs ont montré qu'en plus d'une richesse spécifique importante, le succès de prédation est bien supérieur dans cette zone qu'à l'intérieur des bois (Paton 1994, Marini *et al.* 1995, Kurki *et al.* 1998, Graham et Blake 2001, Chalfoun *et al.* 2002). Par ailleurs, les martres de milieu semi-ouvert, étant installées sur des domaines vitaux plus petits qu'en forêt, devraient surexploiter les zones les plus riches dans l'espace disponible afin de subvenir à leurs besoins énergétiques.

Contre toute attente, les martres ne présentent pas d'exploitation privilégiée des lisières. Il semble que bordure et intérieur de taches arborées soient utilisées de façon homogène. Quand une martre est présente en bois, la lisière ne semble pas représenter une zone particulièrement attractive. Cela correspond à la description que plusieurs auteurs font de la Martre américaine, c'est-à-dire une espèce « d'intérieur de bois » (Schultz et Joyce 1992, Forsey et Baggs 2001, Lane *et al.* 2003). Néanmoins, dans une étude comparant l'abondance des mammifères en lisière et en intérieur de taches forestières, Heske (1995) a montré que l'effet de bordure est peu apparent dans les paysages très fragmentés et qu'il est donc difficile de mettre en évidence l'existence d'un tel effet.

Cependant, ce résultat est contradictoire avec celui obtenu sur la position des gîtes au sein des taches arborées puisque ceux-ci sont plus proches des types d'habitat ouvert qu'aléatoirement, et ce sur l'ensemble des domaines. On peut penser que la localisation des gîtes, à une distance comprise entre 20 et 30 mètres de la lisière, offre un bon compromis pour

répondre aux contraintes énergétiques. Saunders *et al.* (1991) rapportent que les lisières témoignent d'un microclimat particulier. A ce niveau, la couverture arborée, moins dense qu'à l'intérieur du bois, fournit ainsi une meilleure exposition au soleil et les températures y sont donc plus élevées dans la journée. Les lisières sont également sujettes à une exposition importante au vent, entraînant une augmentation de l'évapotranspiration. On observe donc une humidité ambiante moins importante qu'en intérieur de bois. Il est donc possible que ces deux éléments soient déterminants dans le choix des sites de repos.

Par ailleurs, il apparaît qu'une martre localisée en pâture ou en culture se tient, à une distance faible des types d'habitat arboré. Ce résultat révèle tout simplement l'attractivité des taches forestières. La rupture dans la distribution des distances, à partir de 30 m des types d'habitat arboré, permet de mettre en évidence une bande surexploitée dans l'espace ouvert globalement évité. A l'inverse des bois, la sous-exploitation de la surface des pâtures et cultures n'est donc pas homogène avec une nette préférence tournée vers une bande d'une largeur d'environ 30 m de large, longeant les bois et les haies. Ceci peut correspondre à l'effet de bordure. Nous pensons que les types d'habitat ouvert, globalement sous-fréquentés par les martres, sont tout de même utilisés car attractifs du fait d'une forte diversité en proies et ce, à une distance des taches forestières leur permettant de conserver un niveau de protection suffisant. Sur la Martre américaine, Robinson (1953), cité par Buskirk et Ruggiero (1994), présentait les mêmes types de résultats avec des individus qui évitaient de se déplacer à plus de 23 m à l'extérieur des forêts.

Par conséquent, nous pouvons envisager que la lisière est perçue par les martres comme un espace distinct des deux d'habitats qu'elle sépare et dont la structure est asymétrique, avec une proportion plus importante d'habitat ouvert qu'arboré.

Deux patrons de sélection de l'habitat en milieu semi-ouvert

Plus l'échelle d'observation est large, plus les réponses individuelles sont traitées comme une moyenne (Bowers *et al.* 1996). L'approche du mode de sélection de l'habitat, à des échelles d'observations large à fine, nous a ainsi permis de mieux comprendre le fonctionnement d'une population de martres en milieu semi-ouvert. Nous avons ainsi pu distinguer la présence de deux patrons de sélection de l'habitat et ce, uniquement à l'échelle du domaine vital. En effet, nous avons montré que les martres sont toutes installées sur des domaines dont la composition en types d'habitat diffère significativement de celle du paysage, avec une préférence largement tournée vers les types d'habitat arboré. De plus, toutes les

martres suivies semblent présenter les mêmes critères de sélection des gîtes. La scission entre les deux groupes s'opère donc essentiellement sur le choix du type d'habitat de prédilection, c'est-à-dire les bois pour l'un et les haies pour l'autre, chacun évitant alors l'autre type d'habitat arboré. Du reste, les mêmes caractéristiques de sélection ont été retrouvées sur les pâtures et cultures et sur les structures anthropisées, à savoir des types d'habitat globalement évités.

Le milieu semi-ouvert, tel que dans notre site d'étude, est caractérisé par une proportion relativement faible de types d'habitat arboré, par rapport au milieu forestier. Etant donné les critères globaux de sélection de l'habitat chez les martres, il est facile d'imaginer que la capacité d'accueil du milieu semi-ouvert est faible, entraînant des contraintes sociales importantes, et qu'une haie représente un type d'habitat de moins bonne qualité qu'un bois. Or, selon la littérature, en présence de deux types d'habitat de qualité différente et de capacité d'accueil réduite, les individus les plus jeunes se trouvent relégués dans les types d'habitat de moins bonne qualité. Les résultats exposés précédemment (Chapitre 1) montrent que la sous-population de martres en milieu semi-ouvert présente les mêmes caractéristiques (en terme de sexe et d'âge des individus) que celle en milieu forestier. Cependant, cette sous-population est désormais séparée en deux. Ainsi, le groupe des individus installés en haie est constitué uniquement de subadultes alors que le groupe de ceux installés en bois comptait des adultes et des subadultes. Il est donc possible que les théories sur l'occupation des types d'habitat de moindre qualité par de jeunes individus en attente trouvent ici des arguments qui les renforcent. Cependant, le nombre de ces individus est insuffisant et leur suivi, trop bref. On peut ajouter toutefois que cinq des six martres du deuxième groupe se sont installées en haie après leur dispersion, dans les premiers temps de leur suivi. Cette information permet de relever que l'occupation de ces taches est récente et appuie le fait qu'il s'agit bien d'individus subadultes. Par ailleurs, il est à noter que le même type de résultat a été trouvé chez la Martre américaine, au Canada, où des forêts de début de succession végétale sont occupées par une population de structure d'âge très jeune, comprenant très peu de femelles adultes (Paragi *et al.* 1996).

Références

- Aebischer N.J., Robertson P.A. & Kenward R.E. 1993. Compositional analysis of habitat use from radio-tracking data. *Ecology* **74**: 1313-1325.
- Balharry D. 1993. Factors affecting the distribution and population density of pine martens (*Martes martes* L.) in Scotland. PhD Thesis, University of Aberdeen.
- Birks J.D.S., Messenger J.E. & Halliwell E.C. 2005. Diversity of den sites used by pine martens *Martes martes*: a response to the scarcity of arboreal cavities? *Mammal Review* **35**(3-4): 313–320.
- Bissonette J., Fredrickson R. & Tucker B. 1989. American marten: a case for landscape-level management. *Transactions of 54th North American Wildlife and Nature Research Conferences* **54**: 89-100.
- Bond M.L., Gutierrez R.J., Franklin A.B., LaHaye W.S., May C.A. & Seamans M.E. 2002. Short-Term Effects of Wildfires on Spotted Owl Survival, Site Fidelity, Mate Fidelity, and Reproductive Success. *Wildlife Society Bulletin* **30**(4): 1022-1028.
- Bowers M.A., Gregario K., Brame C.J., Matter S.F. & Dooley Jr.J.L. 1996. Use of space and habitats by meadow voles at the home range, patch and landscape scales. *Oecologia* **105**: 107-115.
- Brainerd S.M. 1990. The pine marten and forest fragmentation: a review and general hypothesis. *Transactions of the International Union Game Biologist Congress* **19**: 421-434.
- Brainerd S.M., Helldin J.-O., Lindström E.R., Rolstad E., Rolstad J. & Storch I. 1995. Pine marten (*Martes martes*) selection of resting and denning sites in Scandinavian managed forests. *Annales Zoologici Fennici* **32**: 151–157.
- Brainerd S.M. & Rolstad J. 2002. Habitat selection by Eurasian pine martens *Martes martes* in managed forest of southern boreal Scandinavia. *Wildlife Biology* **8**: 289-297.
- Burel F. & Baudry J. 1999. *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. TEC & DOC, Paris, 362 p.
- Buskirk S.W. & Powell R.A. 1994. Habitat ecology of fisher and American marten. pp. 283-296. in: Buskirk S.W., Harestad A.S., Raphael M.G. & Powell R.A. (eds) *Martens, Sables, and Fishers: biology and conservation*. Comstock, Ithaca, New York. 496 p.
- Buskirk S.W. & Ruggiero L.F. 1994. American Marten. pp. 7-37. in: Ruggiero L.F., Aubry K.B., Buskirk S.W., Lyon L.J. & Zielinski W.J. (eds) *The scientific basis for conserving forest carnivores: American marten, fisher, lynx, and wolverine in the*

- western United States*. General Technical Report RM-254. Fort Collins, CO, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. 184 p.
- Buskirk S.W., Forrest S.C., Raphael M.G. & Harlow H.J. 1989. Winter resting site ecology of marten in the Central Rocky Mountains. *Journal of Wildlife Management* **53**(1): 191-196.
- Buskirk S.W. & McDonald L.L. 1989. Analysis of variability in home-range size of the American marten. *Journal of Wildlife Management* **53**(4): 997-1004.
- Chalfoun A.D., Thompson F.R. & Ratnaswamy M.J. 2002. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology* **16**: 306-318.
- Chapin T.G., Harrison D.J. & Katnik D.D. 1998. Influence of landscape pattern on habitat use by American marten in an industrial forest. *Conservation Biology* **12**(6): 1327-1337.
- Clevenger A.P. 1993. Spring and summer food habits and habitat use of the European pine marten (*Martes martes*) on the island of Minorca, Spain. *Journal of Zoology* **229**: 153-161.
- Daubenmire R. 1968. *Plant communities: a textbook of plant synecology*. Harper & Row, New York, USA. 300p.
- Doncaster C.P., Rondinini C. & Johnson P.C.D. 2001. Field test of correlates of dispersal in hedgehogs (*Erinaceus europaeus*). *Journal of Animal Ecology* **70**: 30-46.
- Forsey E.S. & Baggs E.M. 2001. Winter activity of mammals in riparian zones and adjacent forests prior to and following clear-cutting at Copper Lake, Newfoundland, Canada. *Forest Ecology and Management* **145**(3): 163-171.
- Fretwell S.D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 224 p.
- Garshelis D.L. 2000. Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection and importance. pp. 111-164. in: Boitani L. & Fuller T.K. (Eds) *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. Columbia University Press, New York, USA. 464 p.
- Graham C.H. & Blake J.G. 2001. Influence of patch- and landscape-level factors on bird assemblages in a fragmented tropical landscape. *Ecological Applications* **11**(6): 1709-1721.
- Grakov N.N. 1972. Effect of concentrated clearfellings on the abundance of pine marten (*Martes martes* L.). *Otdielenie Biologii* **77**: 311-316.

- Guislain M.-H. 2006. Étude à différentes fenêtres de perception, des facteurs impliqués dans la transmission d'*Echinococcus multilocularis*, parasite responsable d'une maladie émergente : l'échinococcose alvéolaire. PhD Thesis, Université de Franche-Comté, 160 p.
- Hall L.S., Krausman P.R. & Morrison M.L. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* **25**(1): 173-182.
- Hargis C.D., Bissonette J.A. & Turner D.L. 1999. The influence of forest fragmentation and landscape pattern on American martens. *Journal of Applied Ecology* **36**: 157-172.
- Hargis C.D. & Bissonette J.A. 1997. Effects of forest fragmentation on populations of American martens in the intermountain West. pp. 437-451. in: Proulx G., Bryant H.N. & Woodard P.M. (eds) *Martes: taxonomy, ecology, techniques and management*. Provincial Museum of Alberta, Edmonton, Canada. 474 p.
- Heske E.J. 1995. Mammalian Abundances on Forest-Farm Edges versus Forest Interiors in Southern Illinois: Is There an Edge Effect? *Journal of Mammalogy* **76**(2): 562-568.
- Hildén O. 1965. Habitat selection in birds: a review. *Annales Zoologici Fennici* **2**: 53-75.
- Huntingford F. 1984. *The study of animal behaviour*. Chapman & Hall, London.
- Hutto R.L. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. pp. 455-476. in: Cody M.L. (Ed) *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando, Floride. 558 p.
- Johnson D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61**: 65-71.
- Korpimäki E. & Norrdahl K. 1989. Avian predation on mustelids in Europe 1: occurrence and effects on body size variation and life traits. *Oikos* **55**: 205-215.
- Kurki S., Nikula A., Helle P. & Lindén H. 1998. Abundances of red fox and pine marten in relation to the composition of boreal forest landscapes. *Journal of Animal Ecology* **67**: 874-886.
- Labrid M. 1986. La martre (*Martes martes*, Linnaeus, 1758). *Encyclopédie des Carnivores de France*, vol. 9. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris. 22 p.
- Lane C.L., Carr C. & Perry E. 2003. *Background paper: Relationships between forest spatial patterns and plant and animal species in northern Minnesota*. Ecological Strategies, LLC. Minnesota Forest Resources Council Report LT-1203f. 109 p.
- Levin S.A. & Pacala S.W. 1997. Theories of simplification and scaling of spatially distributed processes. pp. 271-295. in: Tilman D. & Kareiva P. (Eds) *Spatial ecology: the role of*

- space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 386 p.
- Lidicker W.Z.Jr. 1999. Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology* **14**(4): 333-343.
- Lindström E.R., Brainerd S.M., Helldin J.O. & Overskaug K. 1995. Pine marten – red fox interactions: a case of intraguild predation? *Annales Zoologici Fennici* **32**: 123-130.
- Manly B.F.J., McDonald L.L. & Thomas D.L., McDonald T.L. & Erickson W.P. 2003. *Resource selection by animals - Statistical design and Analysis for field studies*. 2nd edition. Kluwer academic publishers, London.
- Marchési P. & Mermod C. 1989. Régime alimentaire de la Martre (*Martes martes* L.) dans le Jura suisse (*Mammalia: Mustelidae*). *Revue Suisse de Zoologie* **96**(1): 127-146.
- Marchési P. 1989. Ecologie et comportement de la martre (*Martes martes* L.) dans le Jura Suisse. PhD Thesis, Université de Neuchatel. 185 p.
- Marini M.A., Robinson S.K., Heske E.J. 1995. Edge effects on nest predation in the shawnee national forest, southern Illinois. *Biological Conservation* **74**(3): 203-213.
- Nams V.O. & Bourgeois M. 2004. Fractal analysis measures habitat use at different spatial scales: an example with American marten. *Canadian Journal of Zoology* **82**: 1738-1747.
- O'Neill R.V., Johnson A.R. & King A.W. 1989. A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape Ecology* **3**(3-4): 193-205.
- Paragi T.F., Johnson W.N., Katnik D.D. & Magoun A.J. 1996. Marten selection of postfire seres in the Alaskan taiga. *Canadian Journal of Zoology* **74**: 2226-2237.
- Paton P.W.C. 1994. The Effect of Edge on Avian Nest Success: How Strong Is the Evidence? *Conservation Biology* **8**(1): 17-26.
- Potvin F., Bélanger L. & Lowell K. 2000. Marten habitat selection in a clearcut boreal landscape. *Conservation Biology* **14**(3): 844-857.
- Pulliamin E. 1981. Winter habitat selection, home range, and movements of the pine marten (*Martes martes*) in a Finnish Lapland forest. pp. 1068-1087. in: Chapman J.A. & Pursley D. (eds) *Proceedings of the Worldwide Furbearer Conference, Frostburg, Maryland*. Johns Hopkins Press, Baltimore, MD.
- R Development Core Team. 2005. R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.

- Rettie W.J. & Messier F. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* **23** (4): 466–478.
- Rolstad J., Loken B. & Rolstad E. 2000. Habitat selection as a hierarchical spatial process: the green woodpecker at the northern edge of its distribution range. *Oecologia* **124**: 116-129.
- Rondinini C. & Boitani L. 2002. Habitat use by beech martens in a fragmented landscape. *Ecography* **25**: 257-264.
- Saunders D.A., Hobbs R.J. & Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**(1): 18-32.
- Schaefer J.A. & Messier F. 1995. Habitat selection as a hierarchy: the spatial scales of winter foraging by muskoxen. *Ecography* **18**:333–344.
- Schmidt F. 1943. Naturgeschichte des Baum- und des Steinmarders. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **9**: 392-403.
- Schröpfer R., Briedermann W. & Szczesniak H. 1989. Saisonale Aktionsraumveränderungen beim Baumarder *Martes martes* L. 1758. Populationsökologie marderartiger Säugetiere – *Wiss. Beitr. Univ. Halle* **37**: 433–442.
- Schultz T.T. & Joyce L.A. 1992. A spatial application of a marten habitat model. *Wildlife Society Bulletin* **20**:74-83.
- Senft R.L., Coughenour M.B., Bailey D.W., Rittenhouse L.R., Sala O.E. & Swift D.M. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience* **37**:789–799.
- Stamps J.A. 2001. Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches. pp. 230-242. in: Clobert J., Danchin E., Dhondt A.A. & Nichols J.D. (Eds) *Dispersal*. Oxford University Press, New York. 480 p.
- Stephens D.W. & Krebs J.R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press. 262 p.
- Stier N. 2000. Habitat use of the pine marten *Martes martes* in small-scale woodlands of Mecklenburg (Germany). *Lutra* **43**: 185-203.
- Storch I., Linström E. & de Jonge J. 1990. Diet and habitat selection of the pine marten in relation to competition with the red fox. *Acta Theriologica* **35**(3-4): 311-320.
- Thompson I.D. & Harestad A.S. 1994. Effects of logging on American martens, and models for habitat management. pp. 355-367. in: Buskirk S.W., Harestad A.S., Raphael M.G. & Powell R.A. (eds) *Martens, Sables, and Fishers: biology and conservation*. Comstock, Ithaca, New York. 496 p.
- Van Winkle W. 1975. Comparison of several probabilistic home-range models. *Journal of Wildlife Management* **39**: 118-123.

- Wabbaken P. 1985. Vinternæring, habitatbruk og jaktadferd hos mår (*Martes martes*) i sørøstnorsk barskog. M.Sc. Thesis, University of Oslo, 85p. in: Brainerd S.M. & Rolstad J. 2002. Habitat selection by Eurasian pine martens *Martes martes* in managed forest of southern boreal Scandinavia. *Wildlife Biology* **8**: 289-297.
- White G.C. & Garrot R.A. 1990. *Analysis of wildlife radio-tracking data*. Academic Press. 383 p.
- Wiens J.A. 1989. Spatial scaling of ecology. *Functional Ecology* **3**(4): 385-397.
- Wiens J.A. 1972. Anuran habitat selection: early experience and substrate selection in *Rana cascadae* tadpoles. *Animal Behaviour* **20**: 218-220.
- Worton B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilisation distribution in home range studies. *Ecology* **70**: 164-168.
- Wywiałowski A.P. 1987. Habitat structure and predators: choices and consequences for rodent habitat specialists and generalists. *Oecologia* **72**: 39-45.
- Zalewski A. & Jedrzejewski W. 2006. Spatial organisation and dynamics of the pine marten *Martes martes* population in Białowieża Forest (E Poland) compared with other European woodlands. *Ecography* **29**: 31-43.
- Zalewski A., Jedrzejewski W. & Jedrzejewska B. 2004. Mobility and home range use by pine martens (*Martes martes*) in a Polish primeval forest. *Ecoscience* **11**(1): 113-122.
- Zalewski A. 1997. Factors affecting selection of resting site type by pine marten in primeval deciduous forests (Białowieża National Park, Poland). *Acta Theriologica* **42**(3): 271-288.
- Zalewski A., Jedrzejewski W. & Jedrzejewska B. 1995. Pine marten home ranges, numbers and predation on vertebrates in a deciduous forest (Białowieża National Park, Poland). *Annales Zoologici Fennici* **32**: 131-144.

DEUXIEME PARTIE

Génétique des populations

ANALYSES PAYSAGERES PRELIMINAIRES

La partie *Génétique des populations* a été menée sur trois sites d'étude (Figure VII), situés dans l'est et le nord-est de la France : en Bresse (496 km²), dans les Ardennes (2410 km²) et en Isère (4479 km²). Une grande partie des analyses qui vont suivre a été réalisée sur la base d'une comparaison des réponses des individus à différents niveaux de perte et fragmentation de leur habitat. Il convient donc de définir ces niveaux au préalable.

Les indices paysagers, développés dans le but de décrire la configuration du paysage, sont de plus en plus nombreux mais sont aussi souvent mal utilisés : faible intérêt des indices par rapport au processus à analyser, confusion entre échelles d'observation et d'analyse, complexité des indices (Li et Wu 2004¹). Ainsi, nous proposons de nous focaliser sur cinq indices relevés par Fahrig (2003²) comme des mesures simples de la perte et de la fragmentation de l'habitat et donc faciles à interpréter : quantité d'habitat, nombre de taches, surface moyenne des taches, distribution des distances à la tache la plus proche et surface de la plus grande tache (Tableau I).

Tableau I. Valeurs des différents indices de mesure des niveaux de perte et de fragmentation de l'habitat forestier dans les trois sites d'étude

Indices	Bresse	Ardennes	Isère
Surface totale de la zone d'échantillonnage (ha)	49 623	241 054	447 910
Pourcentage de bois sur la zone	18.6	28.4	45.6
Nombre de taches /100 hectares	24	9	8
Surface moyenne des taches (ha)	78.1	320.9	523.5
Surface de la plus grande tache (ha)	843	8 864	49 982
Classe la plus représentative des distances à la plus proche tache (en m)	200-250	100-150	50-100

Nous constatons que, dans le sens Bresse→Ardennes→Isère, le pourcentage de bois, la surface moyenne des taches et la surface de la plus grande tache augmentent alors que le nombre de taches aux 100 hectares et les distances à la plus proche tache diminuent. Nous pouvons conclure que les niveaux de perte et de fragmentation de l'habitat diminuent dans le même sens, c'est-à-dire Bresse→Ardennes→Isère. Le site en Bresse représente donc la zone

¹ Li H. & Wu J. 2004. Wu, Use and misuse of landscape indices. *Landscape Ecology* **19**(4): 389-399.

² Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**: 487-515.

d'échantillonnage la plus fragmentée et la moins riche en habitat forestier alors que celui en Isère est le moins fragmenté et le plus riche en habitat forestier. Le site dans les Ardennes témoigne d'un niveau intermédiaire entre les deux.

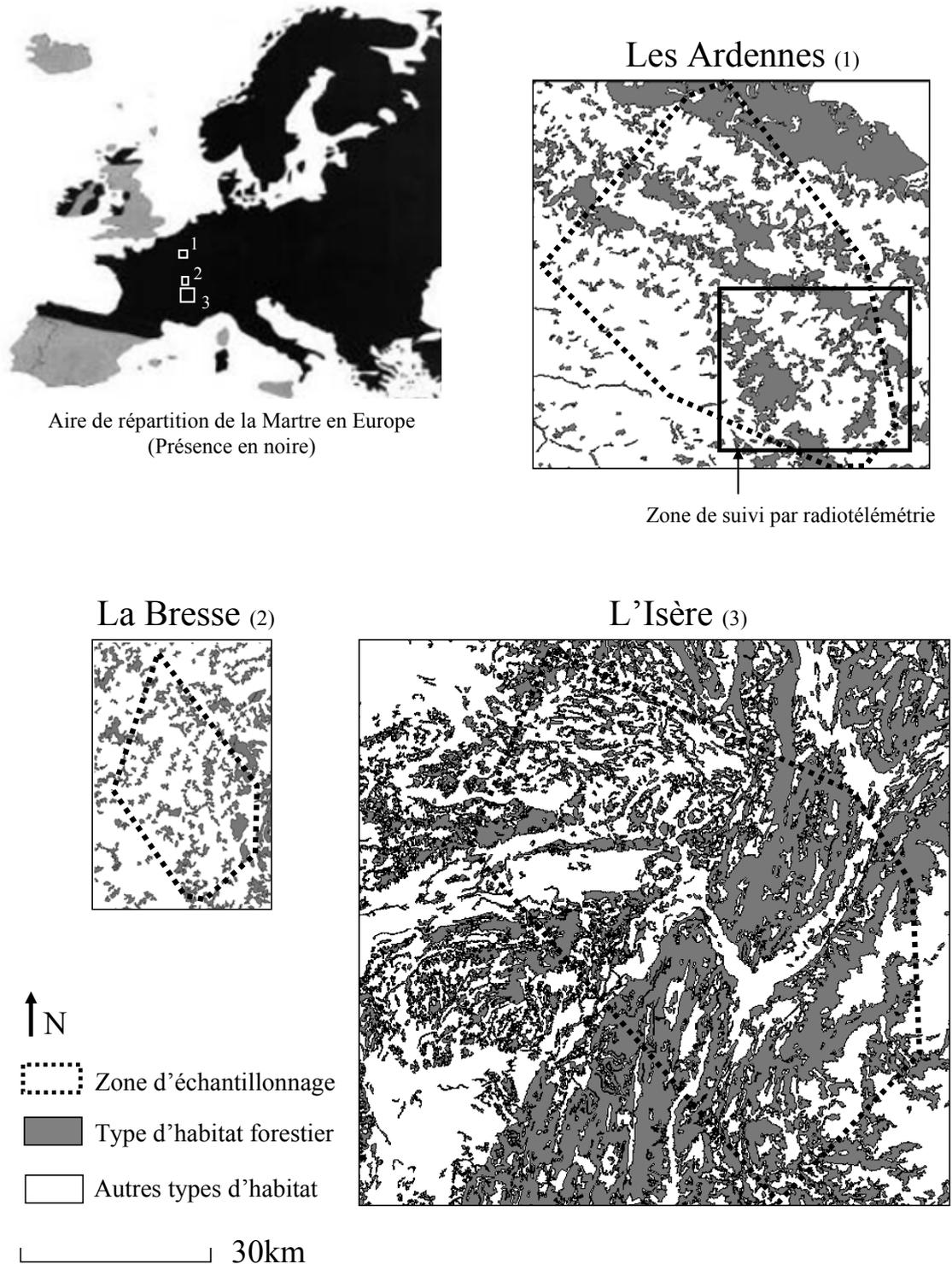


Figure VII. Situation des trois zones d'échantillonnage par rapport à l'aire de répartition de la Martre en Europe et configuration de l'habitat forestier sur ces zones

(Carte réalisée à partir de données Corine Land Cover, résolution 50m)

CHAPITRE 3 - Variabilité génétique chez la Martre et comparaison avec d'autres Mustélidés

Résumé du chapitre

Selon les théories actuelles, la variabilité génétique a un impact majeur sur la persistance des populations dans un environnement donné, sa diminution pouvant réduire les capacités d'accommodation d'une population face aux contraintes environnementales. La fragmentation de l'habitat en réduisant les effectifs des populations dans les milieux peut entraîner une diminution du polymorphisme génétique. Nous avons cherché à savoir si la perte et la fragmentation de l'habitat avaient une influence sur le niveau de variabilité génétique chez la Martre d'Europe. Pour ce faire, nous avons estimé le niveau de variabilité génétique de trois populations présentes sur des sites aux niveaux de perte et de fragmentation de l'habitat croissants et l'avons comparé entre elles puis à celui d'autres populations continentales de martres. Ainsi, nous avons observé que les populations de martres du nord-est de la France présentent un niveau de variabilité plutôt faible par rapport à ce à quoi on peut s'attendre en travaillant à partir de microsatellites. Ce niveau ne diffère pas de celui observé chez d'autres populations continentales de martres. Des populations ont été échantillonnées dans des paysages très différents, il ne semble donc pas que le pourcentage d'habitat forestier et sa fragmentation, joue un rôle majeur dans le niveau de variabilité génétique mesuré. On peut supposer que celui-ci relève davantage d'un phénomène global soit d'ordre biologique, tel que l'effet de la dernière période glaciaire comme évoqué par de nombreux auteurs, soit d'ordre méthodologique, tel que l'utilisation de microsatellites non spécifiques. A partir d'une revue d'études génétiques sur les Mustélidés, nous avons montré que l'utilisation de ce type de marqueurs avait un effet significatif sur l'estimation de la variabilité génétique. Cependant, on remarque que les populations de martres en Europe se situent toujours un peu au-dessous du niveau moyen de polymorphisme recensé chez les Mustélidés, eux-mêmes inférieurs au niveau moyen obtenu sur les Carnivores toutes espèces confondues. Cette constatation peut refléter une perte de variabilité génétique chez les Mustélidés, plus prononcée encore chez la Martre d'Europe.

Introduction

La diversité du monde vivant est observable à toutes ses échelles d'organisation et la variabilité génétique en est la source ultime (Orians 1997). Dans le contexte historique actuel, 6^{ème} crise d'extinction massive des espèces (Erlich et Erlich 1981, Wilson 1992, Gould 1993, Leakey 1996, Lovejoy 1996, Eldredge 1998), et donc dans un cadre de biologie de la conservation, de nombreux auteurs se sont tournés vers l'étude de cette variabilité génétique. Les théories actuelles en génétique des populations, soutenues par des études empiriques, postulent qu'elle a un impact majeur sur la persistance des populations dans un environnement donné, et ce en jouant sur le succès de reproduction et la survie des individus (Lacy 1997, Hansson et Westerberg 2002, Reed et Frankham 2003). La diminution de la variabilité génétique d'une population, engendrée par un déclin important des effectifs, réduit ses capacités d'accommodation face à des facteurs environnementaux tels que l'apparition de maladies, la prédation et le parasitisme, et peut ainsi augmenter ses risques d'extinction (Amos et Hardwood 1998). Orians (1997) rapporte même que le taux potentiel évolutif, dans une population, est proportionnel à la quantité d'information génétique disponible. Dans ces conditions, il apparaît de première importance d'améliorer nos connaissances sur la diversité génétique des populations et des espèces.

La diversité génétique d'une population, combinaison de la variabilité et de la structure génétique, est façonnée par différents facteurs : son effectif efficace (Lacy 1993, Frankham 1995), le taux de migration des individus, son aire de répartition (Gibbs 2001). L'influence de l'effectif efficace joue d'ailleurs un rôle particulier puisqu'il est rétroactif, la diminution de la diversité génétique contribuant à la diminution de l'effectif de la population. Ces différents paramètres sont eux-mêmes influencés par un facteur commun, reconnu comme la plus grande menace pesant sur la biodiversité : la destruction des habitats (Erlich et Erlich 1981, Soulé *et al.* 1992, Wilcove *et al.* 1998, Tilman *et al.* 2002, Drinnan 2005). Il s'agit en réalité de la combinaison de deux processus, la perte et la fragmentation des habitats. La perte d'un habitat entraîne la diminution de sa capacité d'accueil et sa fragmentation, une diminution de la connectivité entre les tâches d'habitat résiduelles. Il s'ensuit une diminution de la densité des populations inféodées à cet habitat, ainsi que du taux et des distances de migration entre les populations alors plus ou moins isolées (Amos et Hardwood 1998). La diminution des effectifs entraîne ainsi une perte de la variabilité génétique dans les sous-populations qui, sous l'effet de la dérive génétique, se différencient peu à peu de la population d'origine, mais aussi les unes des autres. Kawata (1997) a montré que cet effet peut apparaître

dès les premières générations dans les populations distribuées de façon continue. On s'attend donc à observer rapidement un effet de la destruction des habitats sur la variabilité génétique des populations des espèces les plus sensibles à ce processus, notamment les espèces spécialistes dans leur mode de sélection de l'habitat.

La Martre d'Europe (*Martes martes*) est un carnivore de taille moyenne, de la famille des Mustélidés, réputé strictement forestier. Elle est largement répartie à travers l'ouest de l'Europe, Scandinavie comprise, mais se raréfie dans le sud. Elle est présente un peu partout en France (Labrid 1986) excepté dans le Sud-Est. Piégée massivement dans les années 1950 pour sa fourrure, il semble que l'espèce ait connu de fortes réductions d'effectifs sur de nombreux départements. Aujourd'hui inscrite sur la liste des espèces susceptibles d'être classées nuisibles en France, elle est encore piégée sur une bonne partie du territoire. A l'heure actuelle, on connaît encore peu de choses sur l'histoire de ses populations et sur l'impact potentiel des différents facteurs qui peuvent les influencer, tels que la pression de piégeage, la perte et la fragmentation de l'habitat forestier. Très peu d'études ont été réalisées sur la diversité génétique des populations de martres en Europe. Il existe donc très peu d'information sur la variabilité génétique de ces populations. Etant donné les caractéristiques de l'espèce, la Martre d'Europe est susceptible d'être menacée par la destruction de l'habitat forestier, d'autant plus qu'elle exploite de grands domaines vitaux et qu'elle se disperse sur faibles distances, deux facteurs pouvant aggraver l'effet de la fragmentation de l'habitat (Kawata 1997). Par conséquent, nous nous attendons à ce que la variabilité génétique d'une population de martres soit décroissante avec le niveau de fragmentation de l'habitat forestier dans lequel elle est installée. D'après la seule étude disponible (Kyle *et al.* 2003), le niveau de variabilité génétique des populations de martres d'Europe semble relativement faible comparé à celui d'autres espèces du genre *Martes*. Les auteurs n'ont pas testé l'effet de la perte et de la fragmentation de l'habitat sur la variabilité génétique de ces populations mais proposent que cet effet puisse expliquer le faible niveau observé. Ils suggèrent également l'existence de deux autres facteurs possibles : un degré de philopatrie élevé et un effet fondateur post-glaciaire (avec introgression historique de *Martes zibellina* en Scandinavie).

Néanmoins, en matière de prédictions pour le devenir de l'espèce, il conviendra d'interpréter ces informations avec précaution car l'effet de la diversité génétique sur la persistance des populations fait encore aujourd'hui débat et la diminution de la diversité génétique d'une espèce n'annonce pas toujours le déclin de ses populations. Des espèces sont en déclin alors que leurs populations présentent des niveaux importants de variabilité génétique et l'inverse est également observé (Amos et Hardwood 1998). De plus, il existe peu

d'études qui font état de la survie d'une population après une forte réduction d'effectifs (goulot d'étranglement). Pour contourner ce problème, une stratégie intéressante est de comparer la situation d'espèces proches dans des environnements semblables (Amos 1999). La comparaison des niveaux de variabilité portés par différentes populations d'une même espèce, mais également entre populations d'espèces différentes, peut apporter des informations plus fiables sur l'histoire démographique de ces populations et sur leur devenir potentiel.

Ainsi, les objectifs de cette étude sont : i) de déterminer la variabilité génétique de trois populations de martres dans le nord-est de la France, ii) de comparer ce niveau de variabilité à celui d'autres populations de martres en Europe puis à celui d'autres espèces de Mustélinés et de Carnivores afin de donner une interprétation correcte du niveau de variabilité génétique observé et enfin, iii) de tester l'influence de la perte et de la fragmentation forestière sur la variabilité génétique des populations de martres étudiées.

Matériel et Méthodes

Sites d'étude

Pour être en mesure de tester l'effet de la perte et la fragmentation de l'habitat sur les populations de martres, des échantillons ont été récoltés sur trois sites d'étude, choisis pour leur différence de caractéristiques paysagères. Chaque site témoigne d'un niveau distinct de perte et fragmentation de l'habitat forestier, allant de faible à élevé. Il s'agit de sites situés en Bresse, dans les Ardennes et en Isère.

En Bresse, à l'est de la France, la zone concernée représente une superficie de 49 700 hectares. Il s'agit d'une grande plaine vallonnée très rurale, d'altitude variant entre 100 et 300 mètres. La forêt y est peu présente, occupant moins de 20% du territoire et les grands massifs forestiers sont peu nombreux. On note, en revanche, une quantité importante de bois et de bosquets accompagnée d'un réseau de haies plus ou moins lâche selon les endroits (Gayet 2005).

Dans les Ardennes, au nord-est de la France, le site d'étude se trouve sur le massif de l'Argonne-Ardennoise. La zone de collecte couvre une surface de 241 000 hectares. C'est également un milieu rural vallonné avec une altitude variant entre 100 et 300 mètres. Ce site est caractérisé par une faible densité de population humaine (moins de 10 habitants/km²) dispersée dans de petits villages et fermes isolées. L'habitat forestier couvre environ 27% du site d'étude avec deux grands massifs (plus de 1000 ha chacun) et une multitude de bosquets

et boqueteaux présents dans une matrice agricole principalement composée de pâtures et cultures. Cette matrice représente 70% du site.

En Isère, au sud de la Bresse, la zone d'étude s'étend sur 447 910 hectares, c'est-à-dire une grande partie du département. Il s'agit d'un site très contrasté, qui comprend à la fois des grands massifs forestiers et des grandes villes comme Grenoble. Situé dans le piémont alpin, il présente de plus fortes variations d'altitude, entre 200 et 700 mètres. La forêt représente plus de 50% du site.

Collecte des échantillons

Les échantillons de poils et de tissus (morceaux d'oreille) ont été collectés, entre 2002 et 2006, dans les trois sites d'étude. Une partie des échantillons a été prélevée sur des animaux victimes du trafic routier. L'autre partie provient d'individus piégés pour des études de suivi des animaux en Bresse et dans les Ardennes et par les piégeurs présents sur les différents sites. Tous les échantillons ont été conservés au congélateur dans l'alcool à 70% ou 90%.

Technique d'amplification de l'ADN et lecture des génotypes

Les échantillons ont subi un traitement contre l'alcool, inhibiteur d'extraction d'ADN. Ensuite, l'ADN a été extrait en suivant un protocole standard d'extraction au phénol-chloroforme et amplifié par la réaction de polymérisation en chaîne (PCR) à partir de 14 microsattellites. Parce qu'il n'existe, à l'heure actuelle, aucun microsattellite spécifique de la Martre européenne, nous avons utilisé des marqueurs initialement développés sur la Martre américaine, *Martes americana* (Ma1, Ma2, Ma3, Ma5, Ma8, Ma9, Ma10, Ma11, MA15, Ma18, Ma19) et le Glouton, *Gulo gulo* (Gg7, Ggu454) par Davis et Strobeck (1998) et sur la Loutre, *Lutra lutra* (Lut604) par Dallas et Piertney (1998). Le génotypage des individus a été réalisé sur séquenceur automatique ABI 310 (Applied Biosystems) et analysé avec les logiciels GENESCAN et GENOTYPER. Pour minimiser les erreurs de génotypage, chaque profil a été lu indépendamment par deux personnes et vérifié manuellement.

Analyses statistiques standard

Une première série de tests a été réalisée afin d'identifier les microsattellites pouvant être retenus pour les analyses. Dans un premier temps, la présence d'un déséquilibre de liaison entre les paires de loci a été testée à partir d'un test exact de Fisher basé sur la méthode

de la chaîne de Markov (valeurs des paramètres : dememorization number = 10000, number of batches = 100, number of iterations of batches = 5000) sous le logiciel Genepop (Raymond et Rousset 1995). Ensuite, nous avons testé l'équilibre de Hardy-Weinberg pour tous les loci et pour les trois populations en utilisant à nouveau le test exact de Fisher avec une estimation des probabilités à partir de la méthode de la chaîne de Markov (mêmes valeurs de paramètres).

Estimation de la variabilité génétique

Nous avons estimé la variabilité génétique à partir de deux paramètres : le taux d'hétérozygotie attendue à l'équilibre d'Hardy-Weinberg non biaisée (Nei 1987) et la richesse allélique sur chacun des loci et sur les trois populations. Le taux d'hétérozygotie est moins influencé par le nombre d'échantillons collectés et la surface d'échantillonnage que les paramètres de diversité allélique (Garner *et al.* 2005). La richesse allélique est une mesure alternative de la variabilité génétique, qui peut s'avérer intéressante à analyser notamment lorsque la population a subi un goulot d'étranglement, auquel le taux d'hétérozygotie est moins sensible (Amos et Balmford 2001). La richesse allélique a été préférée ici au nombre d'allèles par locus étant donné les différences d'effectifs des échantillons dans les trois régions (Leberg 2002).

De plus, disposant de très peu d'informations sur les populations de martres en France, nous avons également cherché à savoir si une variabilité du taux de polymorphisme pouvait provenir d'un goulot d'étranglement démographique dans l'histoire des trois populations étudiées, en utilisant le logiciel Bottleneck v.5.1. (Cornuet et Luikart 1996). Nous avons réalisé ce dernier test à partir de deux modèles extrêmes de mutation : le modèle de mutation pas à pas et le modèle à nombre infini d'allèles.

Comparaison de la variabilité génétique des trois populations françaises

Afin de tester l'effet de la fragmentation du paysage sur les populations de martres, nous avons comparé la variabilité génétique sur les trois sites d'étude. La différence de taux d'hétérozygotie et de richesse allélique dans les trois populations a été testée avec R à partir d'un test de Friedman. D'après les niveaux de fragmentation de l'habitat forestier sur les sites, nous nous attendons à ce que la variabilité génétique augmente dans le sens Bresse → Ardennes → Isère.

Comparaison avec d'autres études et analyse des facteurs influençant la variabilité génétique

Dans le but de situer le niveau de variabilité génétique des populations françaises de martres, nous avons comparé leur taux d'hétérozygotie attendu et leur richesse allélique avec ceux d'autres populations de martres en Europe. Ensuite, nous avons confronté ces valeurs avec celles obtenues pour d'autres espèces de Mustélinés et de Carnivores. Etant donné la grande variabilité des résultats réunis, nous avons analysé l'effet de plusieurs facteurs d'ordre méthodologique sur le taux d'hétérozygotie attendu. Dans un tableau bibliographique, nous avons relevé, pour chaque étude, plusieurs types d'information : la spécificité des microsatellites amplifiés et leur nombre, le nombre d'échantillons analysés, le nombre moyen d'allèles par locus (à défaut de la richesse allélique qui est moins souvent mentionnée), le taux d'hétérozygotie attendu et son écart-type. Le contexte démographique de ces populations a également été précisé quand l'information était disponible. Afin que les résultats soient comparables, les taux d'hétérozygotie ont été calculés uniquement à partir des loci polymorphes.

Nous avons testé l'effet de l'utilisation de microsatellites non spécifiques sur le taux d'hétérozygotie car selon Primmer *et al.* (1996), ceux-ci peuvent réduire de façon importante l'estimation de la variabilité génétique. Dans ce cas, le choix des microsatellites amplifiés est important et l'utilisation d'un petit nombre de microsatellites non adaptés à l'espèce peut également réduire artificiellement le taux d'hétérozygotie. Nous avons également testé l'existence d'une corrélation entre le taux d'hétérozygotie et son écart-type afin de savoir si le niveau de variabilité génétique mesuré est fiable et non pas dû à un effet de moyenne à cause de quelques microsatellites peu polymorphes. Les tests statistiques utilisés sont une analyse de variance sur régression linéaire avec R.

Enfin, étant donné les théories existantes sur l'effet de la dernière période glaciaire sur la variabilité génétique des espèces en Europe, nous avons également comparé les niveaux de polymorphisme génétique par rapport au continent d'origine des espèces par un test de Mann-Whitney avec R. Selon ces théories, l'effet fondateur global post-glaciaire en Europe pourrait entraîner une diminution de la variabilité génétique des espèces.

Résultats

Nous avons collecté 154 échantillons de poils et de tissus (morceaux d'oreilles), entre 2002 et 2006, sur les trois sites d'étude : 37 en Bresse, 82 dans les Ardennes et 35 en Isère.

Analyses standard

Aucun déséquilibre de liaison n'a été détecté entre les microsatellites. De même, aucun des loci sur les trois populations ne présentait d'écart à l'équilibre d'Hardy-Weinberg excepté Gg7 et Ma19 dans les Ardennes qui présentaient un léger déficit en hétérozygotes. Etant donné qu'il s'agissait d'une seule population sur les trois, pour deux des loci, tous les microsatellites amplifiés ont été retenus pour les analyses.

Estimation de la variabilité génétique

Trois des 14 loci amplifiés étaient monomorphes (Ma5, Ma11 et Ma15) et n'ont donc pas été utilisés dans les calculs d'hétérozygotie et de richesse allélique.

Le taux d'hétérozygotie attendue sans biais sur les populations étudiées en Bresse, dans les Ardennes et en Isère, est respectivement de 0.55 (± 0.20), 0.51 (± 0.25) et 0.53 (± 0.22), pour un nombre moyen d'allèles par locus de 4.00, 4.55 et 4.36. La richesse allélique calculée sur ces trois sites est respectivement de 3.9, 4.07 et 4.15 (Tableau 3.1).

Tableau 3.1. Taux d'hétérozygotie attendu sans biais (Nei 1987) et richesse allélique de la population de martres suivie sur nos trois sites d'étude: Bresse, Ardennes et Isère, calculés à partir de 11 microsatellites.

	Taux d'hétérozygotie attendu				Richesse allélique			
	Bresse	Ardennes	Isère	Total	Bresse	Ardennes	Isère	Total
Ma1	0.76	0.76	0.76	0.76	5.00	5.24	5.90	5.38
Ma2	0.80	0.73	0.76	0.76	7.00	6.34	7.20	6.85
Ma3	0.30	0.10	0.13	0.18	2.00	1.96	2.00	1.99
Ma8	0.34	0.45	0.47	0.42	2.00	3.07	3.00	2.69
Ma9	0.36	0.50	0.43	0.43	2.71	2.31	3.72	2.92
Ma10	0.37	0.28	0.39	0.35	2.00	2.98	3.00	2.66
Gg7	0.79	0.77	0.83	0.80	6.97	6.40	6.00	6.46
Ggu454	0.58	0.72	0.62	0.64	4.57	4.30	4.70	4.53
Lut604	0.57	0.49	0.40	0.49	3.00	2.95	2.00	2.65
Ma18	-	0.11	0.30	0.20	-	-	-	-
Ma19	0.68	0.69	0.67	0.68	3.71	5.10	3.94	4.25
Moyenne	0.56	0.51	0.52	0.52	3.90	4.07	4.15	4.04
Ecart-type	0.20	0.25	0.22	0.22	1.94	1.64	1.77	1.73

La condition nécessaire pour tester la présence d'un goulot d'étranglement dans les populations de martres sur les trois sites d'étude était que les loci ne présentent pas d'écart à l'équilibre de Hardy-Weinberg, afin que les résultats ne soient pas biaisés par une sous-structure des populations ou par des allèles nuls (Cornuet et Luikart 1996). A l'exception de Gg7 et Ma19 dans les Ardennes, la condition est remplie. Le taux d'hétérozygotes basé sur un équilibre entre dérive et mutation ne présente de déficit ou d'excès significatif.

Comparaisons inter-sites

Aucune différence de polymorphisme n'a été trouvée entre les trois sites d'étude (taux d'hétérozygotie, $\text{Chi}^2=0.359$, $p=0.840$; richesse allélique, $\text{Chi}^2=1.9$, $p=0.390$). Le taux de polymorphisme génétique est relativement similaire entre les trois populations, quel que soit le niveau de perte et fragmentation de l'habitat forestier sur le site.

Comparaison des résultats entre études et analyse de facteurs influençant la variabilité génétique

Le taux d'hétérozygotie n'est pas influencé par le nombre de microsatellites amplifiés (ANOVA, $p=0.567$). En revanche, le type de microsatellites amplifiés (spécifiques à l'espèce ou non) a bien un effet négatif sur le taux d'hétérozygotie (Mann-Whitney, $U=21$, $n_1=7$, $n_2=15$, $p=0.026$). Les niveaux de variabilité génétique estimés à partir de microsatellites spécifiques sont bien supérieurs à ceux estimés sur la base de microsatellites non spécifiques (Figure 3.1).

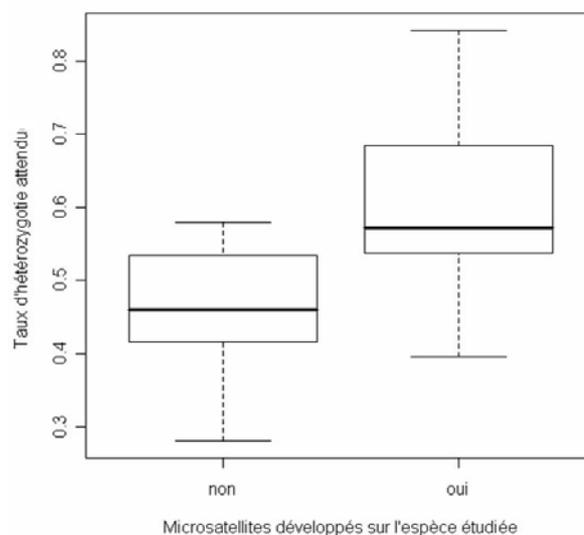


Figure 3.1. Effet du type de microsatellites amplifiés sur le taux d'hétérozygotie attendu des populations de Mustélidés.

Par ailleurs, nous avons observé que l'écart-type du taux d'hétérozygotie attendu est élevé sur nos données, ce qui témoigne d'une grande variabilité des valeurs d'hétérozygotie. En effet, ces valeurs s'échelonnent de 0.18 pour Ma3 à 0.8 pour Gg7 (Tableau 3.1). L'analyse des résultats entre études a permis de montrer qu'il existe une corrélation négative entre la valeur du taux d'hétérozygotie et son écart-type (ANOVA, $p=0.005$, Figure 3.2). Un niveau faible d'hétérozygotie pour une espèce est accompagné majoritairement d'une grande variance sur les loci et un niveau élevé, d'une faible variance. Aucune des espèces recensées ne présente de faible hétérozygotie sur tous les loci et ce quel que soit le type d'étude, sur microsatellites spécifiques ou non.

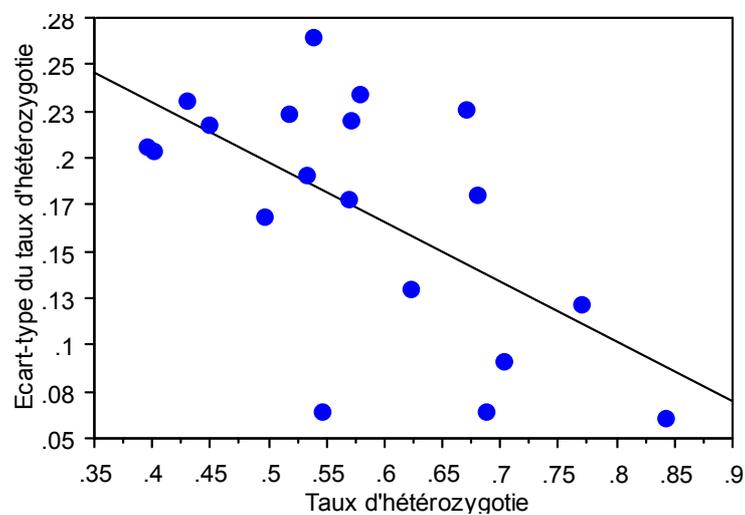


Figure 3.2. Corrélation entre le taux d'hétérozygotie attendu et son écart-type chez des populations de Mustélidés.

Enfin, nous n'avons pas trouvé de différence significative du taux d'hétérozygotie entre les populations de Mustélidés en Europe et celles en Amérique du Nord (Mann-Whitney, $U=39$, $n_1=11$, $n_2=12$, $p=0.097$).

Discussion

Selon Goldstein et Pollock (1997), on peut s'attendre, en travaillant à partir de microsatellites, à observer un taux d'hétérozygotie moyen de 0.60. De même, DeWoody et Avise (2000) rapportent que sur 46 espèces de Vertébrés non aquatiques, le taux moyen d'hétérozygotie est de 0.60 (± 0.16) pour un nombre moyen d'allèles par locus de 7.7. La variabilité génétique des populations de martres étudiées est caractérisée par un nombre moyen d'allèles de 5.09, une richesse allélique moyenne de 4.22 et un taux d'hétérozygotie

attendu de 0.52 ± 0.22 . Sur les 14 microsatellites, alors que ces marqueurs moléculaires sont habituellement caractérisés par un niveau élevé de polymorphisme, trois étaient monomorphes (Ma5, Ma11, Ma15) et cinq présentaient seulement deux ou trois allèles (Ma3, Ma8, Ma9, Ma10, Lut604). Ainsi, les populations de martres du nord-est de la France présentent un niveau de variabilité relativement modéré.

Niveau de variabilité génétique des populations de martres en Europe

A notre connaissance, une seule étude sur la diversité génétique chez la Martre d'Europe a été publiée dans un journal international à ce jour, celle de Kyle *et al.* (2003). C'est dans l'optique d'une comparaison inter-populations que nous avons choisi d'amplifier les mêmes microsatellites (trois autres microsatellites ont été ajoutés afin d'obtenir une meilleure puissance : Ma3, Ma8 et Ma9). Sur l'ensemble des populations de martres, les auteurs ont relevé un taux moyen d'hétérozygotie attendu de 0.53 ± 0.20 . Nous constatons donc que le niveau de variabilité génétique est similaire à celui que nous avons obtenu.

Afin de renforcer ces résultats, nous avons réalisé un tableau comparatif, uniquement à partir des microsatellites en commun dans les deux études (Tableau 3.2). La lecture de ce tableau confirme globalement le fait que les populations continentales de martres ont un niveau de variabilité génétique identique. En revanche, comme l'ont relevé Kyle *et al.* (2003), celles-ci diffèrent des populations présentes sur les Iles Britanniques, lesquelles semblent subir les effets de leur isolement. Il est à noter que la forte réduction des effectifs des populations en Angleterre et en Irlande a pu également aggraver leur situation.

Tableau 3.2. Taux d'hétérozygotie calculés sur des populations de martres de notre étude, en France et en Europe (Iles Britanniques comprises ou non).

	Cette étude	Kyle <i>et al.</i> 2003	
	France	Populations continentales	Iles Britanniques comprises
Ma1	0.76	0.64	0.56
Ma2	0.76	0.74	0.73
Ma18	0.20	0.58	0.57
Ma19	0.68	0.69	0.56
GG7	0.80	0.74	0.72
Ggu 454	0.64	0.74	0.67
Lut 604	0.49	0.37	0.32
Moyenne	0.62	0.64	0.59
Ecart-type	0.21	0.13	0.14

Les populations continentales ont été échantillonnées dans des paysages aux caractéristiques forestières bien distinctes : la Hollande, l'Allemagne, l'Italie, la Lettonie, la Finlande et la Suède. De plus, sur ces populations, il n'est soupçonné aucun évènement démographique majeur qui aurait pu entraîner un goulot d'étranglement. On peut donc supposer que cette homogénéité dans le niveau de variabilité génétique relève davantage d'un phénomène global. De nombreuses études ont mis en exergue l'effet de la dernière période glaciaire sur la diversité génétique des populations animales (Hewitt 1999), et le polymorphisme observé dans les populations de martres en Europe pourrait relever, en priorité, d'un effet fondateur suite à cet évènement. Ainsi, la composition et la configuration des paysages, propres à chaque site de collecte, semblent avoir un effet modéré, s'il existe, sur leur variabilité génétique.

Cependant, la faiblesse de ce polymorphisme est difficile à interpréter car, dans ces deux études, nous avons utilisé des marqueurs moléculaires non spécifiques à la Martre d'Europe. Primmer *et al.* (1996) ont mis en évidence la perte de variabilité génétique due à l'utilisation de microsatellites développés initialement sur une autre espèce (procédure appelée amplification croisée). Plus l'espèce étudiée est génétiquement distante de l'espèce sur laquelle sont développés les microsatellites, plus on s'expose à des risques de mutation ponctuelle survenue sur les loci analysés et donc à une modification du taux de mutation du motif répété (Garza et Freimer 1996). Il en résulte une diminution du polymorphisme sur les loci, qui croît avec la distance génétique entre l'espèce d'origine et les espèces testées. Une des conséquences de ce phénomène peut être une variance importante du polymorphisme sur les loci. Cette conséquence peut s'avérer problématique dans la mesure où la diversité génétique, calculée à partir d'un échantillon de marqueurs, est censée représenter la diversité du génome de l'individu, la population ou l'espèce, dans son entier (Hansson et Westerberg 2002). Ainsi, dans le cas d'un taux d'hétérozygotie très variable sur les loci, les résultats obtenus et les conclusions associées vont dépendre fortement du choix effectué des marqueurs moléculaires.

Nous avons donc comparé nos résultats à ceux obtenus chez la Martre américaine, sur laquelle a été développée une grande partie des microsatellites utilisés. Les taux d'hétérozygotie attendu diffèrent de façon beaucoup plus nette, avec 0.67 dans l'étude de Davis et Strobeck (1998) et 0.70 dans celle de Broquet *et al.* (2004). À partir d'un tableau comparatif des taux d'hétérozygotie sur les microsatellites communs à notre étude et à celle de Davis et Strobeck (*op. cit.*), nous constatons que les loci monomorphes Ma5, Ma11 et

Ma15 illustrent bien les problèmes d'amplification croisée (Tableau 3.3). En revanche, Ma10 et Ma18 semblent être des cas plus difficiles à mettre en évidence. Nous pouvons préciser ici que ce sont justement des microsatellites pour lesquels l'amplification a parfois été difficile. Par exemple, Ma18 n'a pas pu être amplifié sur les individus appartenant au site d'étude de la Bresse. Dans ces conditions, nous ne pouvons pas exclure des risques importants de diminution du polymorphisme liés à l'utilisation de microsatellites non spécifiques. Néanmoins, le niveau de variabilité génétique des populations françaises de martres est très inférieur à celui des populations de martres américaines. Il est donc envisageable qu'il existe tout de même un phénomène global de diminution de la diversité sur l'espèce que nous avons étudiée.

Tableau 3.3. Taux d'hétérozygotie attendu (sans biais, Nei 1987) par locus et nombre d'allèles par locus sur 11 microsatellites analysés chez une population de Martre d'Europe (cette étude) et chez une population de Martre américaine (Davis et Strobeck 1998)

	He <i>M.martes</i> (cette étude)	He <i>M.americana</i> (Davis et Strobeck 1998)	Allèles <i>Mm</i>	Allèles <i>Ma</i>
Ma1	0.76	0.86	6	10
Ma2	0.76	0.77	9	5
Ma3	0.18	0.16	2	4
Ma5	0.00	0.77	1	8
Ma8	0.42	0.84	4	8
Ma9	0.43	0.69	5	4
Ma10	0.35	0.81	3	6
Ma11	0.00	0.42	1	3
Ma15	0.00	0.51	1	3
Ma18	0.20	0.78	4	7
Ma19	0.68	0.76	6	6
Moyenne	0.34	0.67	3.8	5.8
Ecart-type	0.30	0.22	2.4	2.2
Sans Ma5, Ma11, Ma15 :				
Moyenne	0.47	0.71	4.9	6.3
Ecart-type	0.24	0.23	2.2	2.1

Dans le but de conforter cette interprétation, nous avons relevé les résultats d'études de populations de Mustélidés portant uniquement sur des microsatellites non spécifiques. Seules six études sont dans ce cas dont deux seulement portent sur des populations présumées non affaiblies par des réductions d'effectifs drastiques du type goulot d'étranglement (Tableau 3.4). L'une d'entre elles est l'étude de Kyle *et al.* (2003, He = 0.53 ± 0.20) sur la Martre d'Europe, l'autre est l'étude de Pertoldi *et al.* (2006, He = 0.58 ± 0.23) sur le Putois. Encore une fois, la Martre semble tenir une position un peu inférieure à celle du Putois mais étant

donné l'écart-type associé au paramètre, cela donne à penser que la situation des deux espèces est relativement comparable.

Dans ces conditions, il apparaît indispensable de développer rapidement des microsatellites propres à la Martre d'Europe afin de pouvoir donner des conclusions fiables sur le niveau de variabilité génétique de cette espèce.

Niveau de variabilité génétique des populations de Mustélidés à travers le monde

Nous avons pu répertorier 15 espèces de Mustélidés, dont trois dans le genre *Martes* (*M.martes*, *M.americana* et *M.pennanti*), sur lesquelles ont été réalisées des analyses génétiques à partir de microsatellites. Nous avons classé les résultats de 24 études sur les continents américains, européens et asiatiques dans un tableau bibliographique (Tableau 3.4). Le taux d'hétérozygotie moyen des 15 espèces de Mustélidés sur les trois continents est de 0.57 ± 0.17 . Garner *et al.* (2005) présentaient, dans leur étude bibliographique, une moyenne de variabilité génétique chez les Mustélidés de 0.60 ± 0.03 , la plus faible parmi les Mammifères. Si le niveau de polymorphisme de ces 15 espèces est légèrement inférieur à celui présenté par Garner *et al.* (*op. cit.*), il est à noter que la variation autour de cette valeur est bien plus grande. Le niveau de diversité génétique, chez les Mustélidés, semble donc différer de façon importante entre les espèces.

Plusieurs études ont montré que les Mammifères sont une classe qui présente une variabilité génétique relativement faible par rapport aux autres classes d'animaux, aussi bien à l'échelle de l'individu, de la population et de l'espèce (Wooten et Smith 1985, Garner *et al.* 2005). Les causes invoquées par Ceballos et Ehrlich (2002) sont la diminution de moitié des aires de répartition des différentes espèces par rapport aux aires historiques de répartition. Par ailleurs, il semble que les populations européennes de Carnivores aient également subi des perturbations anthropiques d'un niveau et d'une durée plus importants que sur les autres continents (Kyle *et al.* 2003). L'élimination des grands prédateurs (ours, loups, lynx) en France en est un exemple flagrant. Walker *et al.* (2001) ont aussi montré qu'en Scandinavie, ces campagnes d'éliminations, couplées au commerce de la fourrure, ont fortement réduit les populations de Glouton au début des années 1900. Cependant, même si nous remarquons des niveaux de variabilité génétique supérieurs pour les populations d'Amérique du Nord par rapport aux populations européennes, nous n'avons pas pu mettre en évidence de différence significative entre les deux.

Dans tous les cas, les populations de martres en Europe se situent toujours un peu au-dessous du niveau moyen de polymorphisme recensé chez les Mustélidés, eux-mêmes inférieurs au niveau moyen de polymorphisme obtenu sur les Carnivores toutes espèces confondues (Tableau 3.4, $H_e = 0.708 \pm 0.121$). Cette constatation peut refléter une perte de variabilité génétique chez les Mustélidés, plus prononcée encore chez la Martre d'Europe.

Fragmentation du paysage et variabilité génétique des populations de martres

A l'échelle de notre étude, et bien que les trois sites présentent des caractéristiques de fragmentation de l'habitat forestier très différentes, les trois populations de martres ne différaient pas dans leur taux de variabilité génétique. Contrairement à la prédiction de Kawata (1997), les niveaux de fragmentation de l'habitat forestier semblent ne pas avoir d'effet sur les niveaux de variabilité génétique observés sur les différents sites.

La perte et la fragmentation du paysage en France sont des processus complexes et non linéaires à travers les âges. Du néolithique jusqu'en 1800, la forêt n'a fait que régresser sur le territoire français, puis sa surface a recommencé à augmenter à partir de la deuxième moitié du XIX^e siècle. En 1830, on estime que la surface boisée en France était d'environ 9 millions d'hectares (Cinotti 1996) alors qu'actuellement, elle atteint 15,5 millions d'hectares (IFN 2006). Néanmoins, perte et fragmentation de l'habitat forestier suivent des progressions différentes. La politique de remembrement dans les années 1970 a conduit à une diminution spectaculaire de la surface d'habitats boisés de type haie et arbres épars (Pointereau 2002). Ainsi, la forêt française n'est pas dans un processus de perte de surface mais bien de fragmentation. Il est donc possible que celle-ci soit encore trop récente dans l'histoire des populations de martres pour que l'on puisse observer une différence de variabilité génétique. Cependant, selon Kawata (1997), suite à la fragmentation de son habitat, la diminution du taux d'hétérozygotie d'une population apparaît dès les premières générations. En une vingtaine d'années, nous devrions être en mesure de constater une différence si un tel effet existait chez les populations de martres. Afin de renforcer ces conclusions, il serait intéressant de multiplier les sites de collecte ainsi que le nombre d'échantillons prélevés par site.

Tableau 3.4. Variabilité génétique de populations de Mustélinés et autres Carnivores.

Espèce	Auteurs	Continent	Microsatellites		Effectif	Nombre moyen d'allèles	Taux He	SD He
			Microsatellites spécifiques	Nombre microsatellites				
<i>Martes pennanti</i> * ^Φ	Wisely et al. 2004	Amérique du Nord	non	8	112	2.00	0.280	.
<i>Mustela nigripes</i> *	Wisely et al. 2002	Amérique du Nord	non	14	20	4.00	0.401	0.203
<i>Enhydra harris</i> *	Larson et al. 2002	Amérique du Nord	non	7	174	3.20	0.430	0.231
<i>Mustela lutreola</i> *	Michaux et al. 2005	Europe	non	6	155	3.92	0.422	0.136
<i>Martes martes</i>	cette étude	Europe	non	11	154	5.09	0.518	0.223
<i>Martes martes</i>	Kyle et al. 2003	Europe	non	8	153	3.73	0.532	0.203
<i>Mustela putorius</i>	Pertoldi et al. 2006	Europe	non	9	250	3.35	0.579	0.234
<i>Martes pennanti</i> *	Jordan et al. 2007	Amérique du Nord	oui	21	10	3.23	0.498	0.168
<i>Mustela vison</i>	O'Connell et al. 1996	Amérique du Nord	oui	9	49	5.00	0.623	0.130
<i>Martes americana</i>	Davis et Strobeck 1998	Amérique du Nord	oui	14	30	6.07	0.671	0.226
<i>Lontra canadensis</i> *	Beheler et al. 2004	Amérique du Nord	oui	10	56	7.2	0.680	0.180
<i>Martes americana</i>	Fleming et al. 1999	Amérique du Nord	oui	7	65	6.57	0.688	0.064
<i>Mustela vison</i>	Broquet et al. 2004	Amérique du Nord	oui	7	191	.	0.704	0.091
<i>Mustela erminea</i>	Fleming et al. 1999	Amérique du Nord	oui	7	56	11.71	0.842	0.061
<i>Mustela sibirica</i>	Huang et al. 2007	Asie	oui	9	35	8.78	0.770	0.122
<i>Gulo gulo</i> *	Walker et al. 2001	Europe	oui	17	169	3.24	0.396	0.206
<i>Meles meles</i> *	Bijlsma et al. 2000	Europe	oui	7	105	4.29	0.450	0.218
<i>Meles meles</i>	Carpenter et al. 2003	Europe	oui	39	33	3.51	0.534	0.191
<i>Mustela lutreola</i> *	Cabria et al. 2007	Europe	oui	8	41	5.25	0.539	0.265
<i>Lutra lutra</i> *	Dallas & Pierney 1998	Europe	oui	13	32	6.69	0.547	0.064
<i>Meles meles</i>	Pope et al. 2006	Europe	oui	22	432	4.38	0.570	0.178
<i>Meles meles</i>	Domingo-Roura et al.	Europe	oui	5	43	3.6	0.572	0.22
<i>Gulo gulo</i> *	Kyle et Strobeck 2001	Amérique du Nord	oui †	12	461	4.85	0.624	0.141
<i>Taxidea taxus</i>	Kyle et al. 2004	Amérique du Nord	oui †	12	133	9.90	0.750	0.115
Moyenne						5.198	0.568	0.168

* population en déclin, ou qui ont subi une réduction drastique d'effectif
^Φ population en périphérie d'aire de distribution
† des microsatellites non spécifiques ont été également été amplifiés

Autres espèces de Carnivores :

Autres espèces de Carnivores :	Auteurs	Continent	Microsatellites		Effectif	Nombre moyen d'allèles	Taux He	SD He
			Microsatellites spécifiques	Nombre microsatellites				
<i>Cystophora cristata</i> (Phocidae)	Coltman et al. 2007	Atlantique Nord	non	17	300	12.00	0.729	0.155
<i>Lynx lynx</i> (Felidae)	Hellborg et al. 2002	Europe	non	11	276	4.70	0.577	0.199
<i>Ursus arctos</i> (Ursidae)	Paetkau et al. 1998	Europe	non	8	1366	6.03	0.642	0.090
<i>Felis silvestris</i> (Felidae)	Beaumont et al. 2001	Europe	non	9	225	10.90	0.739	0.110
<i>Vulpes vulpes</i> (Canidae)	Wandeler et al. 2003	Europe	non	11	30	7	0.750	0.110
<i>Cyrioprocra ferox</i> (Verridae)	Pierthey et al. 2000	Afrique	oui	5	41	5.00	0.772	0.081
<i>Canis lupus</i> (Canidae)	Flagstad et al. 2003	Europe	oui	15	22	6.40	0.720	0.090
<i>Felis catus</i> (Felidae)	Beaumont et al. 2000	Europe	oui	9	74	10.60	0.735	0.129
Moyenne						7.83	0.708	0.121

Références

- Amos W. & Balmford A. 2001. When does conservation genetics matter? *Heredity* **87**: 257-265.
- Amos W. 1999. Two problems with the measurement of genetic diversity and genetic distance. pp.75-100 in: Landweber L.F. & Dobson A.P. (eds) *Genetics and the extinction of species*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 212 p.
- Amos W. & Harwood J. 1998. Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London series B* **353**: 177-186.
- Beaumont M.A., Barratt E.M., Gottelli D., Kitchener A.C., Daniels M.J., Pritchard J.K. & Bruford M.W. 2001. Genetic diversity and introgression in the Scottish wildcat. *Molecular Ecology* **10**: 319-336.
- Beheler A.S., Fike J.A., Murfitt L.M., Rhodes O.E. Jr. & Serfass T.S. 2004. Development of polymorphic microsatellite loci for North American river otters (*Lontra canadensis*) and amplification in related mustelids. *Molecular Ecology Notes* **4**: 56-58.
- Bijlsma R., van de Vliet M., Pertoldi C., van Apeldoorn R.C. & Van de Zande L. 2000. Microsatellite primers from the Eurasian badger, *Meles meles*. *Molecular Ecology* **9**: 2216-2217.
- Broquet T. 2004. Structure génétique, connectivité du paysage et dispersion de la martre américaine (*Martes americana*) en forêt boréale exploitée. PhD Thesis, Université de Rennes 1. 111 p.
- Cabria M.T., González E.G., Gómez-Moliner B.J. & Zardoya R. 2007. Microsatellite markers for the endangered European mink (*Mustela lutreola*) and closely related mustelids. *Molecular Ecology Notes* <http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1471-8286.2007.01825.x>.
- Carpenter P.J., Dawson D.A., Greig C., Parham A., Cheeseman C.L. & Burke T. 2003. Isolation of 39 polymorphic microsatellite loci and the development of a fluorescently labelled marker set for the Eurasian badger (*Meles meles*) (Carnivora: Mustelidae). *Molecular Ecology Notes* **3**: 610-615.
- Ceballos G. & Ehrlich P.R. 2002. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science* **296**: 904-907.
- Cinotti B. 1996. Évolution des surfaces boisées en France: proposition de reconstitution depuis le début du XIXe siècle. *Revue forestière française* **48(6)** : 547-562.

- Coltman D.W., Stenson N.G., Hammill M.O., Haug T., Davis C.S. & Fulton T.L. 2007. Panmictic population structure in the hooded seal (*Cystophora cristata*). *Molecular Ecology* **16**: 1639–1648.
- Cornuet J.M. & Luikart G. 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* **144**: 2001-2014.
- Dallas J.F. & Piertney S.B. 1998. Microsatellite primers for the Eurasian otter. *Molecular Ecology* **7**: 1247-1263.
- Davis C.S. & Strobeck C. 1998. Isolation, variability, and crossspecies amplification of polymorphic microsatellite loci in the family *Mustelidae*. *Molecular Ecology* **7**: 1771-1788.
- DeWoody J.A. & Avise J.C. 2000. Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous fishes compared with other animals. *Journal of Fish Biology* **56**: 461–473.
- Domingo-Roura X., Macdonald D.W., Roy M.S., Marmi J., Terradas J., Woodroffe R., Burke T. & Wayne R.K. 2003. Confirmation of low genetic diversity and multiple breeding females in a social group of Eurasian badgers from microsatellite and field data. *Molecular Ecology* **12**: 533-539.
- Drinnan I.N. 2005. The search for fragmentation thresholds in a Southern Sydney suburb. *Ecological Modelling* **124**: 339–349.
- Eldredge N. 1998. *Life in the Balance Humanity and the Biodiversity Crisis*. Princeton University Press. 224 p.
- Erlich P.R. & Erlich A.H. 1981. *Extinction: The causes and consequences of the disappearance of species*. Random house, New York. 305 p.
- Flagstad O., Walker C.W., Vilë C., Sundqvist A.-K., Fernholm B., Hufthammer A.K., WüiG O., Koyola I. & Ellegren H. 2003. Two centuries of the Scandinavian wolf population: patterns of genetic variability and migration during an era of dramatic decline. *Molecular Ecology* **12**: 869-880.
- Fleming M.A., Ostrander E.A. & Cook J.A. 1999. Microsatellite markers for American mink (*Mustela vison*) and ermine (*Mustela erminea*). *Molecular Ecology* **8**: 1351-1362.
- Frankham R. 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetical Research* **66**: 95-107.
- Garner A., Rachlow J.L. & Hicks J.F. 2005. Patterns of genetic diversity and its loss in mammalian populations. *Conservation Biology* **19**(4): 1215-1221.

- Garza J.C. & Freimer N.B. 1996. Homoplasy for size at microsatellite loci in humans and chimpanzees. *Genome Research* **6**:211-217.
- Gayet G. 2005. Caractéristiques paysagères et habitat diurne de la martre (*Martes martes*) et de la fouine (*M. foina*) en Bresse. Rapport de maîtrise, Université de Franche-Comté. 37 p.
- Gibbs J.P. 2001. Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biological Conservation* **100**: 15-20.
- Goldstein D.B. & Pollock D.D. 1997. Launching microsatellites: a review of mutation processes and methods of phylogenetic inference. *Journal of Heredity* **88**: 335-342.
- Gould S.J. 1993. Prophet for the Earth. *Nature* **361**: 311-312.
- Hansson B. & Westerberg L. 2002. On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Molecular Ecology* **11**: 2467-2474.
- Hellborg L., Walker C.W., Ruess E.K., Stacy J.E., Kojola I., Valdmann H., Vilà C., Zimmermann B., Jakobsen K.S. & Ellegren H. 2002. Differentiation and levels of genetic variation in northern European lynx (*Lynx lynx*) populations revealed by microsatellites and mitochondrial DNA analysis. *Conservation Genetics* **3**: 97-111.
- Hewitt G.M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* **68**: 87-112.
- Huang C.-C., Lin R.-C., Li S.-H. & Lee L.-L. 2007. Characterization of polymorphic tetranucleotide microsatellite loci from the Siberian weasel (*Mustela sibirica*). *Molecular Ecology Notes* **7**: 483-485.
- IFN. 2006. *Rapport d'activité 2006*. Inventaire Forestier National. 56 p.
- Jordan M.J., Higley J.M., Matthews S.M., Rhodes O.E., Scwhartz M.K., Barrett R.D. & Palsboll P.J. 2007. Development of 22 new microsatellite loci for fishers (*Martes pennanti*) with variability results from across their range. *Molecular Ecology Notes*, in press.
- Kawata M. 1997. Loss of genetic variability in a fragmented continuously distributed population. *Researches on Population Ecology* **39**(2): 227-237.
- Kyle C.J., Davison A. & Strobeck C. 2003. Genetic structure of European pine martens (*Martes martes*) and evidence for introgression with *M. americana* in England. *Conservation Genetics* **4**: 179-188.
- Kyle C.J. & Strobeck C. 2001. Genetic structure of North American wolverine (*Gulo gulo*) populations. *Molecular Ecology* **10**: 337-348.

- Labrid M. 1986. La martre (*Martes martes*, Linnaeus, 1758). *Encyclopédie des Carnivores de France*, vol. 9. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Paris. 22 p.
- Lacy R.C. 1997. Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations. *Journal of Mammalogy* **78**: 320-335.
- Lacy R.C. 1993. Impact of inbreeding in natural and captive populations of vertebrates: implications for conservation. *Perspectives in Biology and Medicine* **36**: 480-496.
- Larson S.E., Jameson R., Bodkin J., Staedler M. & Bentzen P. 2002. Microsatellite DNA and mtDNA variation in remnant and translocated sea otter (*Enhydra lutris*) populations. *Journal of Mammalogy* **83**(3): 893-906.
- Leakey R. 1996. *The sixth extinction*. Doubleday, UK. 271 p.
- Leberg P.L. 2002. Estimating allelic richness: effects of sample size and bottlenecks. *Molecular Ecology* **11**: 2445-2449.
- Lovejoy T.E. 1996. How much is an elephant worth? *Nature* **382**: 594-594.
- Michaux J.R., Hardy O.J., Justy F., Fournier P., Kranz A., Cabria M., Davison A., Rosoux R. & Libois R. 2005. Conservation genetics and population history of the threatened European mink *Mustela lutreola*, with an emphasis on the West European population. *Molecular Ecology* **14**: 2373-2388.
- Nei M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York.
- O'Connell M., Wright J.M. & Farid A. 1996. Development of PCR primers for nine polymorphic American mink *Mustela vison* microsatellite loci. *Molecular Ecology* **5**: 311-312.
- Orians G.H. 1997. Global Biodiversity I: Patterns and process. In: Meffe G.K. & Carroll C.R. (eds) *Principles of conservation biology*. 2nd edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 673 p.
- Paetkau D., Waits L.P., Clarkson P.L. Craighead L., Vyse E., Ward R. & Strobeck C. 1998. Variation in genetic diversity across the range of North American brown bears. *Conservation Biology* **12**:418-429.
- Pertoldi C., Breyne P., Cabria M.T., Halfmaerten D., Jansman H.A.H., Van Den Berge K., Madsen A.B. & Loeschcke V. 2006. Genetic structure of the European polecat (*Mustela putorius*) and its implication for conservation strategies. *Journal of Zoology* **270**: 102-115.
- Piertney S.B., Dallas J.F., Hawkins C.E. & Racey P.A. 2000. Microsatellite markers for the fossa (*Cryptoprocta ferox*). *Molecular Ecology* **9**(4): 489-490.

- Pointereau P. 2002. Les haies: évolution du linéaire en France depuis quarante ans. *Courrier de l'environnement de l'INRA* **46**: <http://www.inra.fr/dpenv/pointc46.htm>.
- Pope L.C., Domingo-Roura X., Erven K. & Burke T. 2006. Isolation by distance and gene flow in the Eurasian badger (*Meles meles*) at both local and broad scale. *Molecular Ecology* **15**: 371-386.
- Primmer C.R., Møller A.P. & Ellegren H. 1996. A wide-range survey of cross-species microsatellite amplification in birds. *Molecular Ecology* **5**: 365-378.
- Raymond M. & Rousset F. 1995. Genepop version 1.2. population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* **86**: 248-249.
- Reed D.H. & Frankham R. 2003. Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* **17**: 230-237.
- Soulé M.E., Alberts A.C. & Bolger D.T. 1992. The Effects of Habitat Fragmentation on Chaparral plants and Vertebrates. *Oikos* **63**(1): 39-47.
- Tilman D., May R.M., Lehman C.L. & Nowak M.A. 2002. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* **371**: 65-66.
- Walker C., Vila C., Landa A., Linden M. & Ellegren H. 2001. Genetic variation and population structure in Scandinavian wolverine *Gulo gulo* populations. *Molecular Ecology* **10**: 53-63.
- Wandeler P., Funk S.M., Largiader C.R., Gloor S. & Breitenmoser U. 2003. The city-fox phenomenon: genetic consequences of a recent colonization of urban habitat. *Molecular Ecology* **12**: 647-656.
- Wilcove D.S., Rothstein D., Dubow J., Phillips A. & Losos E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience* **48**: 607-615.
- Wilson E.O. 1992. *The diversity of life*. Belknap Harvard University Press, Cambridge, MA. 423 p.
- Wisely S.M., Buskirk S.W., Russell G., Aubry K. & Zielinski W. 2004. Genetic diversity and structure of the fisher (*Martes pennanti*) in a peninsular and peripheral metapopulation. *Journal of Mammalogy* **85**(4): 640-648.
- Wisely S.M., Fleming M., McDonald D.B. Buskirk S.W. & Ostrander E. 2002. Genetic diversity and fitness in black-footed ferrets before and during a bottleneck. *Journal of Heredity* **93**: 231-237.
- Wooten M.C. & Smith M.H. 1985. Large mammals are genetically less variable? *Evolution* **39**: 210-212.

CHAPITRE 4 - Influence de l'habitat sur la structure génétique de populations de martres en France

Résumé du chapitre

La dispersion est un concept central en biologie des populations et biologie évolutive. Le flux des individus étant aussi celui de leurs gènes, le mode de dispersion est un facteur qui va façonner la distribution spatiale de la variabilité génétique des populations, autrement dit leur structure génétique. L'analyse de cette structure doit permettre de mieux comprendre le processus de dispersion lui-même et notamment l'influence du paysage sur ce processus. Plus particulièrement, on souhaite déterminer les capacités de dispersion des individus lorsque leur habitat est altéré. Nous avons mis en évidence trois populations de martres dans notre échantillonnage, correspondant aux trois sites d'étude, sur lesquelles nous avons testé deux modèles d'isolement : par la distance et par le coût des trajets. Aucun signal de structure génétique n'a été détecté dans les populations de Bresse et d'Isère (pour lesquelles l'effectif d'échantillons disponible était trop faible). En revanche, les distances génétiques inter-individuelles de la population des Ardennes présentent une corrélation significative avec les distances écologiques entre individus, ainsi qu'une corrélation plus puissante encore avec le coût des trajets entre individus. Si le test d'isolement par la distance révèle l'existence d'un effet combiné de la distance parcourue et de la structure de l'habitat forestier, le test d'isolement par le coût des trajets révèle un effet du coût net de la structure de l'habitat qui explique mieux encore les distances génétiques inter-individuelles. Le mode de dispersion des martres semble donc être un processus sous l'influence cumulée de la distance spatiale et de la structure de l'habitat forestier dans le paysage, sur la base d'un évitement important de la matrice. Par ailleurs, chez de nombreux Mammifères, il est fréquemment rapporté un biais de dispersion en faveur des mâles, qui ont tendance à se disperser plus loin que les femelles, sous l'hypothèse que la compétition entre mâles pour accéder aux femelles est plus importante que celle entre femelles pour accéder aux ressources alimentaires nécessaires à l'élevage des jeunes. Or, nous n'avons pas trouvé de différence significative entre les distances génétiques inter-individuelles des mâles et celles des femelles, les mâles étant même légèrement plus distants entre eux que les femelles. Ainsi, nous suggérons que la fragmentation de l'habitat forestier entraîne une augmentation de la compétition pour les ressources et une diminution de la compétition pour les partenaires sexuels et par là même, une inversion de tendances de dispersion entre les sexes.

Introduction

La dispersion est un concept central en biologie des populations et biologie évolutive (Ross 2001). Ce concept décrit, chez la plupart des espèces, le mouvement qu'un individu réalise à partir de son site (ou population) de naissance, avant ou à l'âge de la maturité sexuelle (Krebs et Davis 1997), vers un site (ou population) de reproduction (Johnson et Gaines 1990). Par conséquent, le flux des individus étant aussi celui de leurs gènes, le mode de dispersion est un facteur qui va façonner la distribution spatiale de la variabilité génétique des populations, autrement dit leur structure génétique.

Dès que les individus se dispersent de façon non uniforme dans le paysage, lors d'une rupture ou d'une orientation privilégiée du flux d'individus, on observe la mise en place progressive d'une distribution hétérogène des gènes. L'issue de ce phénomène peut être une différenciation génétique de la population globale en sous-populations. Cela peut amener, à terme et dans le cas d'isolement total, à des phénomènes de spéciation dans les sous-populations ou encore à des extinctions locales (Mayr 1969, Turelli *et al.* 2001). Un des objectifs de l'étude du mode de dispersion est de décrire les patrons qu'il génère (Nathan 2001). L'analyse de ces patrons doit permettre de mieux comprendre le processus de dispersion lui-même et, plus particulièrement, les capacités de dispersion des individus.

Les premiers modèles spatiaux de structure génétique, développés par Wright (1943, 1946) et par Malécot (1948), s'appuient sur l'hypothèse forte qu'ils sont générés par des événements de dispersion symétriques (nombre identique d'individus échangés entre deux populations) et isotropes (mouvements dans toutes les directions). Cependant, on sait aujourd'hui qu'il existe de nombreux exemples de mode de dispersion asymétrique (Vuilleumier et Possingham 2006). Parmi ces exemples, on distingue les individus qui se dispersent de façon passive, *i.e.* selon les courants océaniques, fluviaux ou aériens (Honnay *et al.* 2001, Frazer *et al.* 2004), de ceux qui se dispersent activement. De plus, la plupart des modèles, tels que ceux issus de la théorie de la biogéographie insulaire, les modèles source-puits ou encore les métapopulations, ne se focalisent que sur les populations de départ et d'arrivée et sur la distance qui les sépare. Dans ce type d'études n'est alors retenue que la distance parcourue et non la composition du paysage traversé (Grubb et Doherty 1999, With 1999). Pourtant, de nombreuses études ont montré que les individus se dispersant de façon active sont influencés par l'hétérogénéité du paysage qu'ils traversent (Pulliam 1988, Koenig *et al.* 1996, Holderegger et Wagner 2006). Un environnement réel est hétérogène et cette caractéristique détermine, d'une part, la probabilité qu'un individu se disperse, et d'autre part,

le trajet qu'il va emprunter (Wiens 2001). Ainsi, c'est à partir de ces considérations que sont développés des modèles plus réalistes de structure génétique spatiale des populations (Arnaud 2003, Coulon *et al.* 2004).

L'hétérogénéité d'un paysage, relative à la composition et la configuration en habitats, est sous l'influence d'au moins deux processus importants : la perte et la fragmentation des habitats. Tandis que la perte d'un habitat engendre surtout une diminution de sa capacité d'accueil et donc de densité des populations dans le paysage, la fragmentation d'un habitat peut être, à elle seule, responsable de la diminution des flux d'individus, c'est-à-dire de la connectivité (Burel et Baudry 1999). Le concept de connectivité est relatif à une espèce donnée et caractérise la perméabilité d'un paysage aux mouvements des individus. L'hypothèse sous-jacente est que la connectivité d'un paysage est la même pour tous les individus de la population considérée. Selon la configuration des habitats et leur niveau de fragmentation, apparaissent des barrières aux mouvements mais aussi des couloirs de déplacement. Les limites d'une tache d'habitat peuvent ainsi jouer le rôle de barrière pour certaines espèces (Stamps *et al.* 1987) et les haies, le rôle de corridor (Diamond 1975, Wilson et Willis 1975). On observe alors des flux d'individus, dirigés ou interrompus, qui vont entraîner progressivement une différenciation génétique des populations alors isolées. Cependant, la réponse des espèces aux processus de perte et fragmentation est variable et dépend également de son mode de sélection de l'habitat. Les espèces dites spécialistes pour un type d'habitat sont ainsi décrites comme très sensibles à la fragmentation de leur habitat (Mader 1984, Bright 1993). La Martre des pins, *Martes martes*, est une espèce considérée comme strictement forestière. Carnivore à tendance nocturne et aux densités de population peu élevées, elle a longtemps été mise de côté en tant que modèle d'étude. Aujourd'hui, malgré des travaux plus nombreux, on sait encore relativement peu de choses sur cette espèce. D'après son mode de sélection de l'habitat, on s'attend à ce que la fragmentation de l'habitat forestier ait un impact majeur sur le mode de dispersion des individus et donc sur la structure spatiale des populations. Nous avons donc étudié l'influence de la structure de l'habitat forestier sur le mode de dispersion des martres.

Etant donné les caractéristiques de l'espèce, l'estimation directe du comportement de dispersion présente de nombreux inconvénients. En effet, cela nécessite un taux de capture important et un suivi télémétrique intensif, tous deux très coûteux en temps et en énergie. D'autre part, il est également nécessaire de pouvoir déterminer l'origine des individus, ce qui dépasse, très souvent, la réalité du terrain. Ces conditions sont rarement réunies lorsque l'on travaille sur des animaux sauvages, et encore moins sur des espèces dont les densités de

population sont peu élevées. C'est dans le but de pallier à ces difficultés que, depuis quelques années, on a vu apparaître des approches s'appuyant sur une estimation indirecte du mode de dispersion notamment à partir de distances génétiques entre individus ou populations. Ainsi, nous avons choisi d'utiliser des marqueurs moléculaires tels que les microsatellites, qui constituent une approche intéressante afin d'obtenir une estimation indirecte des taux, des distances et des trajets de dispersion (Waser *et al.* 2001).

Ces estimations sont basées sur la distance génétique entre deux entités, individus ou populations (Slatkin 1993). Dans les populations distribuées de façon continue, comme c'est le cas pour la Martre, le modèle spatial de structure génétique principalement mis en avant est l'isolement des individus par la distance spatiale (Wright 1943). On s'attend donc à ce que la distance génétique entre deux individus soit fonction de la distance spatiale qui les sépare. Afin de tester l'influence du paysage sur le flux de gènes chez la Martre (connectivité fonctionnelle), nous avons cherché à estimer la corrélation entre les distances génétiques inter-individuelles et l'arrangement spatial des différentes taches d'habitat dans le paysage (connectivité structurelle). Une méthode recommandée pour estimer ce dernier paramètre est de calculer la longueur d'un trajet écologique entre deux individus, encore appelé trajet de moindre coût (Adriaensen *et al.* 2003). Sur la base d'un évitement des habitats résistants au mouvement, le trajet retenu entre deux individus est celui qui minimise le coût apporté par la traversée des différents éléments du paysage. Cette mesure permet donc de prendre en considération la structure du paysage. Ainsi, en environnement hétérogène, chez des espèces spécialistes, on s'attend à ce que la distance écologique explique mieux les distances génétiques inter-individuelles que la distance en ligne droite.

L'analyse de différenciation génétique sous l'hypothèse d'un isolement par la distance nécessite de travailler sur des individus appartenant à une même unité génétique (Rousset 2000). Nous avons donc commencé par tester l'existence de sous-populations génétiques au sein des sites d'étude et vérifié si celles-ci correspondaient à des discontinuités dans le paysage.

Dans un second temps, une fois les unités panmictiques identifiées, nous avons analysé l'effet de la structure du paysage sur les flux d'individus au sein de ces unités. Ces analyses ont été menées de manière à tester, en même temps, la force de résistance de la matrice paysagère et le mode de rapport au paysage des individus. La distance de dispersion pouvant varier en fonction des sexes (Greenwood 1980, Lawson Handley et Perrin 2007), nous avons testé la présence d'un biais de dispersion en faveur d'un des sexes et l'effet de la structure de l'habitat sur chacun.

Matériel et méthodes

Sites d'étude

La récolte des échantillons s'est faite sur trois sites en France, choisis pour leur différence de caractéristiques paysagères, en Bresse, dans les Ardennes et en Isère. Chaque site témoigne d'un niveau distinct de fragmentation de l'habitat forestier, allant de faible à élevé.

En Bresse, à l'est de la France, la zone concernée représente une superficie de 49 700 hectares. Il s'agit d'une grande plaine vallonnée très rurale, d'altitude variant entre 100 et 300 mètres. La forêt y est peu présente, occupant moins de 20% du territoire et les grands massifs forestiers sont peu nombreux. On note, en revanche, une quantité importante de bois et de bosquets accompagnée d'un réseau de haies plus ou moins lâche selon les endroits (Gayet 2005).

Dans les Ardennes, au nord-est de la France, le site d'étude se trouve sur le massif de l'Argonne-Ardennoise. La zone de collecte couvre une surface de 241 000 hectares. C'est également un milieu rural vallonné avec une altitude variant entre 100 et 300 mètres. Ce site est caractérisé par une faible densité de population humaine (moins de 10 habitants/km²) dispersée dans de petits villages et fermes isolées. L'habitat forestier couvre environ 27% du site d'étude avec deux grands massifs (plus de 1000 ha chacun) et une multitude de bosquets et boqueteaux présents dans une matrice agricole principalement composée de pâtures et cultures. Cette matrice représente 70% du site.

En Isère, au sud de la Bresse, la zone d'étude s'étend sur 447 910 hectares, c'est-à-dire une grande partie du département. Il s'agit d'un site très contrasté, qui comprend à la fois des grands massifs forestiers et des grandes villes comme Grenoble. Situé dans le piémont alpin, il présente de plus fortes variations d'altitude, entre 200 et 700 mètres. La forêt représente plus de 50% du site.

Collecte des échantillons

Les échantillons de poils et de tissus (morceaux d'oreille) ont été collectés, entre 2002 et 2006, sur les trois sites d'étude. Une partie des échantillons a été prélevée sur des animaux victimes du trafic routier. L'autre partie provient d'individus piégés pour des études de suivi des animaux en Bresse et dans les Ardennes et par les piègeurs présents sur les différents sites. Tous les échantillons ont été conservés au congélateur dans l'alcool à 70% ou 90%.

Technique d'amplification de l'ADN et lecture des génotypes

Les échantillons ont subi un traitement contre l'alcool. Ensuite, l'ADN a été extrait en suivant un protocole standard d'extraction au phénol-chloroforme et amplifié par la réaction de polymérisation en chaîne (PCR) à partir de 11 microsatellites polymorphes. Il s'agit de Ma1, Ma2, Ma3, Ma8, Ma9, Ma10, Ma18 et Ma19 initialement développés sur la Martre américaine (*Martes americana*), Gg7 et Ggu454 développés sur le Glouton (*Gulo gulo*) par Davies et Strobeck (1998) et Lut604 développé sur la Loutre (*Lutra lutra*) par Dallas et Piertney (1998). Le génotypage des individus a été réalisé sur séquenceur automatique ABI 310 (Applied Biosystems) et analysé avec les logiciels GENESCAN et GENOTYPER. Pour minimiser les erreurs de génotypage, chaque profil a été lu indépendamment par deux personnes et vérifié manuellement.

Analyses statistiques standard

Une première série de tests a été réalisée afin d'identifier les microsatellites pouvant être retenus pour les analyses. Dans un premier temps, la présence de déséquilibre de liaison entre les paires de loci a été testée à partir d'un test exact de Fisher basé sur la méthode de la chaîne de Markov (valeurs des paramètres : dememorization number = 10 000, number of batches = 100, number of iterations of batches = 5 000) avec le logiciel Genepop (Raymond et Rousset 1995). Ensuite, nous avons testé l'équilibre de Hardy-Weinberg pour tous les loci et pour les trois populations en utilisant à nouveau le test exact de Fisher, avec une estimation des probabilités à partir de la méthode de la chaîne de Markov (mêmes valeurs de paramètres).

Délimitation des unités génétiques

Estimation de la structure génétique des populations de martres

Nous avons estimé les valeurs de structure génétique entre les trois sites, par paire de sites et dans les sites, à partir des indices de fixation de Wright (1965) : F_{ST} et F_{IS} d'après les formules de Weir et Cockerham (1984), avec leur intervalle de confiance à 95% calculé par 10 000 bootstraps sur les loci avec FSTAT (Goudet 1995).

Par ailleurs, nous avons vérifié l'absence de structure génétique dans le temps. Le test a été réalisé en recalculant les mesures F_{ST} et F_{IS} en utilisant l'année de récolte comme population statistique.

Estimation du nombre d'unités génétiques dans les sites

Nous avons testé la présence de sous-populations dans les sites avec les logiciels STRUCTURE v2.1 (Pritchard *et al.* 2000) et TESS v1.1 (François *et al.* 2006, Chen *et al.* 2007). Ils s'appuient tous les deux sur des algorithmes de groupement bayésien. La différence essentielle entre les deux logiciels est la prise en compte de l'information spatiale des données génétiques.

Le premier test a été réalisé sans utiliser l'information géographique des échantillons, avec STRUCTURE. L'algorithme fournit la vraisemblance d'un modèle à K sous-populations. Il s'agit de répéter la procédure pour des K différents afin d'obtenir le nombre de sous-populations le plus vraisemblable sur le site. Etant donné l'échelle d'étude sur les trois sites, il était peu probable de se trouver en présence d'un nombre de sous-populations supérieur à cinq. Nous avons donc testé la présence de 1 à 5 sous-populations sur les trois sites. Afin d'obtenir un intervalle de confiance de la vraisemblance des modèles, nous avons répété la procédure dix fois pour chaque K testé. Comme il est peu probable que les martres collectées sur chaque site soient issues d'une population unique, nous avons utilisé un modèle dit de type « admixture » : les individus peuvent avoir hérité des portions de leur génome de plusieurs populations ancestrales. La longueur de Burn-in a été fixée à 1 000 pour un nombre total de permutations de 100 000.

Nous avons ensuite réalisé le même type de procédure, avec les mêmes paramètres, avec TESS. En intégrant les coordonnées géographiques des échantillons à l'algorithme, ce logiciel permet de détecter la présence de discontinuités spatiales entre les individus présents sur un site. Un paramètre supplémentaire était à définir : le paramètre d'interaction, ϕ , qui caractérise l'influence de la position des échantillons sur le nombre de sous-populations estimé. Un ϕ de 0 est équivalent au test implémenté par STRUCTURE. Comme conseillé par les auteurs, nous avons utilisé plusieurs valeurs du paramètre de 0.6 à 1.

Modèles d'isolement des populations sur les sites

Estimation des distances génétiques entre les paires d'individus

Nous avons calculé les distances génétiques des paires d'individus de même site uniquement. La structure génétique à laquelle nous faisons référence ici est donc une structure intra-populationnelle. Nous avons utilisé la mesure a_r (Rousset 2000), implémentée sous Genepop.

Estimation des distances spatiales et de leurs coûts

L'existence d'un patron d'isolement par la distance dans les populations est fondée sur l'hypothèse d'un mode de dispersion des individus inversement proportionnel à la distance spatiale. Il s'agit d'analyser la distribution de l'information génétique des individus qui se sont déjà dispersés. Nous avons donc retenu, dans notre échantillonnage, uniquement les individus considérés comme collectés après dispersion. Chez la Martre, d'après la littérature et le suivi des individus menés sur le site des Ardennes (Chapitres 1 et 2), la période de dispersion s'étale du mois de juillet au mois d'octobre. Par conséquent, nous avons éliminé les échantillons prélevés pendant cette période. De plus, les coordonnées géographiques des individus suivis par télémétrie ont été corrigées en utilisant, non pas leur point de capture, mais le barycentre du domaine sur lequel ils étaient installés.

A partir de ces points de localisation, nous avons mesuré la distance euclidienne entre individus. Celle-ci correspond à la distance en ligne droite qui sépare deux individus. L'hypothèse sous-jacente est que le trajet de dispersion des individus est indépendant de la structure du paysage.

Ensuite, des trajets écologiques ont été calculés, à partir de la méthode dite de moindre coût, en utilisant l'extension Pathmatrix du logiciel ArcView v.3.2 (Ray 2005). A l'inverse des trajets euclidiens, ceux-ci sont basés sur l'hypothèse que les mouvements de dispersion sont influencés par la structure du paysage.

L'estimation de trajets de moindre coût fait appel à la réalisation d'une carte écologique à partir d'une carte d'habitats. Cette dernière a été réalisée sur la base de données Corine Land Cover (www.ifen.fr). Nous avons traité l'information en mode binaire : habitat ouvert et habitat fermé. Les habitats fermés correspondent aux couverts végétaux de type arboré et arbustif et les habitats ouverts à tout autre élément, représentant ainsi la matrice paysagère (i.e. le *non-habitat*). Ensuite, nous avons transformé cette carte en grille de cellules (50x50m) dont la valeur correspondait à la résistance de la cellule au passage de l'individu, ce que l'on appellera par la suite la force de friction. Nous avons obtenu alors une carte écologique, ou carte de friction, sur laquelle les distances de moindre coût ont été calculées. Le trajet retenu entre deux individus est celui qui minimise la somme des valeurs des cellules le long de ce trajet, c'est-à-dire celui qui offre le coût de résistance le plus faible (Adriaensen *et al.* 2003). Pour chaque trajet, nous disposons donc de sa longueur (distance écologique) et de son coût. Le coût des distances euclidiennes a également été calculé sur chacune des cartes écologiques à partir d'une nouvelle version 3.1 de Pathmatrix (Ray comm. pers).

Nous avons élaboré plusieurs cartes écologiques dans le but de tester deux paramètres : la force de résistance de la matrice et le rapport à l'habitat forestier chez la Martre (Figure 4.1). Trois hypothèses ont été testées pour chacun des paramètres. Nous avons donc utilisé trois jeux de forces de friction : 1-5, 1-10 et 1-50 dans le but de tester une résistance croissante de la matrice. Le coefficient 1 a été attribué aux habitats fermés, les coefficients 5, 10 ou 50, aux habitats ouverts. Ensuite, pour chacune de ces versions, nous avons testé trois types de rapport au paysage dans le but d'analyser la plasticité des martres pendant la phase de dispersion. Nous avons analysé leur sensibilité à la présence/absence d'habitat forestier (ouvert/fermé), à la fermeture du paysage et à la distance au bois.

Le scénario ouvert/fermé consiste simplement à utiliser la carte de friction telle quelle. Pour les deux autres types de cartes, nous avons utilisé des classes de fermeture du paysage et de distances, plutôt que les valeurs elles-mêmes, afin de pouvoir comparer les modes de perception entre eux. En effet, les trajets de moindre coût sont largement influencés par les coefficients de friction, il fallait donc rester dans une même gamme de valeurs. Les cartes de fermeture ont été réalisées à partir d'une fenêtre de voisinage qui somme le nombre de cellules d'habitat fermé dans une fenêtre carrée de 196 ha autour de la cellule d'intérêt (196 ha, surface seuil au-dessous de laquelle une tache d'habitat forestier est considérée comme fragmentée). Ensuite, nous avons fait 5, 10 et 50 classes de fermeture du paysage en attribuant une force de friction décroissante avec la fermeture du paysage. De la même manière, pour les cartes de distances au bois, nous avons travaillé à partir de classes de distances de 500 m pour le jeu de forces 1-5, de 200 m pour celui en 1-10 et de 40 m pour celui en 1-50. La première classe de distance, à laquelle a été attribuée une force de friction de 1, correspondait à l'habitat forestier, donc 0 m de distance au bois. La dernière classe correspondait à toutes les distances au bois supérieures à 1 600 m.

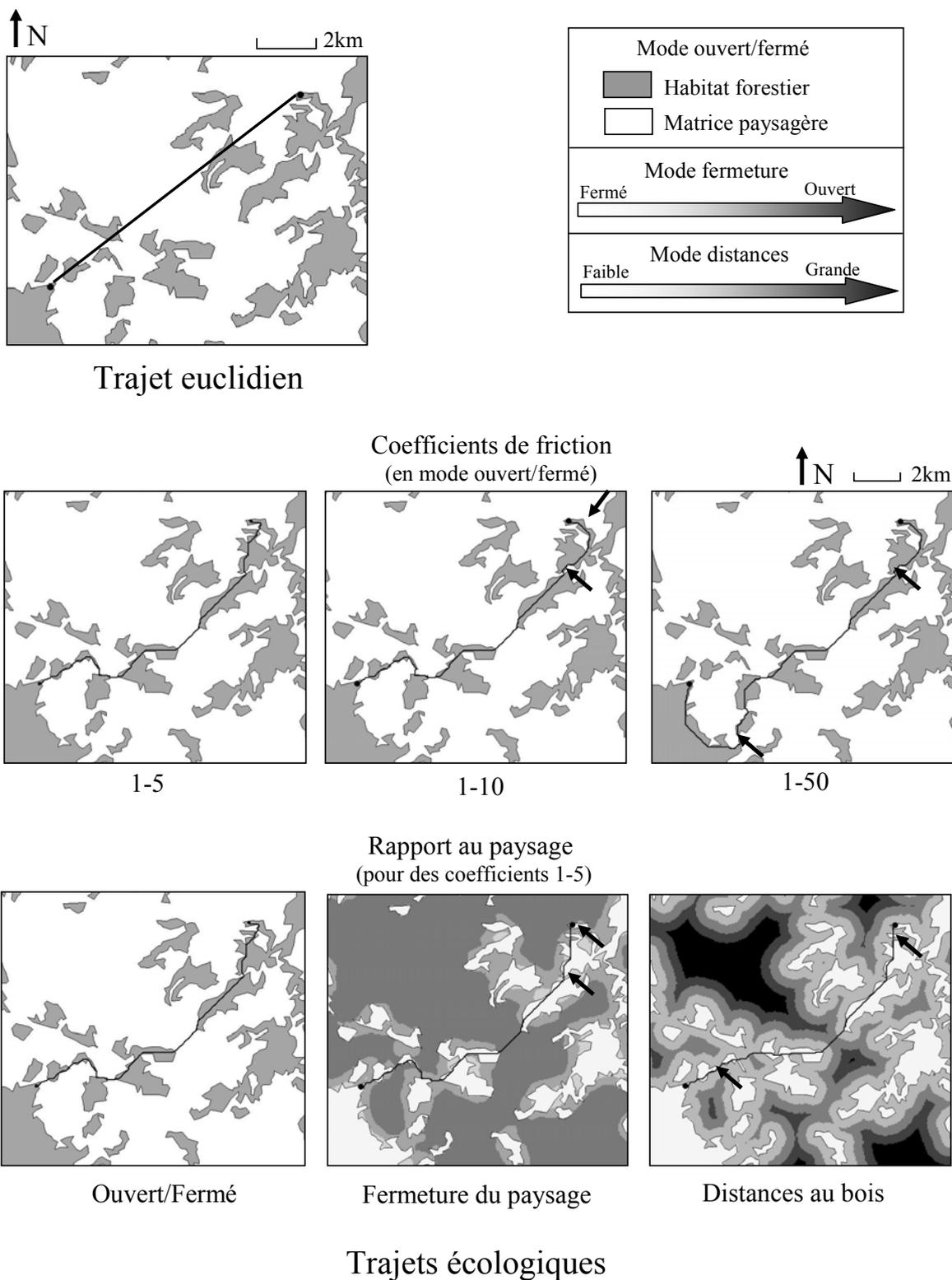


Figure 4.1. Illustration de l'effet de la valeur des coefficients de friction et du mode de rapport au paysage sur les trajets écologiques entre deux individus (les individus sont représentés par les points noirs, les flèches pointent les changements dans les trajets par rapport aux premiers représentés, respectivement 1-5 et ouvert/fermé).

En définitive, nous avons élaboré neuf types de cartes par site d'étude.

Des graphiques de distribution des classes de distances écologiques par rapport à celles des distances euclidiennes ont été réalisés dans le but de visualiser la connectivité structurelle des paysages selon le type de rapport au paysage et la résistance de la matrice.

Longueur et coût des trajets

En paysage hétérogène, à distances spatiales égales, les coûts des trajets diffèrent en fonction de la distance traversée dans chacun des habitats. Par conséquent, nous nous attendons à ce que l'effet du coût des distances spatiales puisse également s'exprimer sur les distances génétiques. Ainsi, dans le but d'approfondir notre compréhension de l'interaction entre les effets de l'habitat et de la distance spatiale sur les distances génétiques entre individus, nous avons testé l'association entre distances génétiques et longueurs des trajets (calculés en ligne droite ou sur les cartes de friction) d'une part, et entre distances génétiques et coûts de ces trajets d'autre part.

Calcul de l'effet net et du coût net de l'habitat

Afin de s'affranchir de l'effet de la distance, nous avons testé l'effet net de l'habitat sur les distances génétiques. Pour ce faire, nous avons utilisé les résidus de la régression linéaire des distances écologiques sur les distances euclidiennes, qui expriment donc l'effet de la structure du paysage indépendamment de celui de la distance. Il s'agit, en réalité, d'une autre façon de tester la résistance de la matrice (Verbeyleen *et al.* 2003, Broquet *et al.* 2006). Plus la valeur d'un résidu est importante, plus la matrice a exercé une résistance importante au déplacement d'un individu, c'est-à-dire plus le paysage qui sépare deux individus comprend un pourcentage élevé de matrice. Si la structure de l'habitat exerce, seule, une influence sur le mode de dispersion des martres, on s'attend à ce que les distances génétiques soient plus grandes qu'attendu pour des valeurs importantes de résidus.

De la même façon, étant donné que l'effet de la distance est sous-jacent dans celui du coût, nous avons testé l'effet du coût net de l'habitat à partir des résidus d'une régression linéaire entre le coût des distances écologiques et celui des distances euclidiennes (calculés sur chaque carte écologique).

Analyse statistique de l'association entre matrices de similarité

Afin de tester l'existence d'un patron d'isolement par la distance dans les populations de martres, nous avons réalisé des tests de Mantel à partir des matrices de distances

génétiques et géographiques inter-individuelles (Smouse *et al.* 1986). Ce modèle donne les valeurs attendues du paramètre a_r pour des populations continues évoluant dans un paysage en deux dimensions. Le test est basé sur une régression linéaire entre les distances génétiques et le logarithme des distances géographiques inter-individuelles (Rousset 2000). L'hypothèse nulle est l'absence de relation entre les deux demi-matrices. Le principe du test est donc basé sur une permutation au hasard des individus dans une des deux demi-matrices, et non des distances qui ne sont pas indépendantes les unes des autres. La probabilité associée au test est donnée par le nombre de cas où la covariance entre a_r et la distance géographique est supérieure à la covariance effectivement observée sur nos données. Pour ce faire, nous avons utilisé des tests unilatéraux sur la base de 10 000 permutations avec le logiciel Genepop.

A la suite de ces tests, étant donné le faible nombre d'échantillons disponibles, un test de puissance a également été réalisé sur nos jeux de données à partir d'un programme écrit dans R. Nous avons testé le pourcentage de détection d'un schéma type isolement par la distance pour les nombres d'échantillons disponibles dans les différents jeux de données. Les valeurs d'ordonnée à l'origine et de pente de la relation-test entre distances génétiques et spatiales ont été choisies d'après celles mises en évidence dans une population dont le schéma d'isolement par la distance était significatif.

Modèles de différenciation génétique entre individus selon le sexe

Nous avons calculé la distance génétique, a_r , entre les individus d'un même sexe, et répété les analyses présentées ci-dessus pour chaque sexe afin de vérifier si mâles et femelles présentent la même sensibilité à la structure de leur habitat.

Ensuite, afin de tester la présence d'un biais en faveur d'un sexe dans le mode de dispersion, nous avons testé la différence entre les moyennes des distances génétiques entre les deux sexes. Étant donné que les données ne sont pas indépendantes, nous avons réalisé un programme, dans R, qui permet de faire ce test en suivant la procédure proposée par Coulon *et al.* (2006). Cette procédure a été réalisée 10 000 fois et consiste à réaliser un sous-échantillonnage aléatoire sans remise des données initiales, en veillant à ce qu'un individu ne puisse apparaître plus d'une fois dans chaque sous-échantillon. La significativité du test était donnée par le nombre de fois où la moyenne de distance génétique d'un sexe était supérieure à l'autre. Nous avons choisi l'ordre des termes de sorte que la p-value du test, qui se rapporte au nombre de différences positives, teste l'existence d'un biais dans le mode de dispersion en

faveur des mâles, comme prévu dans la littérature. On s'attend donc à ce que les distances génétiques entre femelles soient supérieures à celles entre mâles. Parallèlement, nous avons utilisé le même programme afin de tester la présence d'un biais dans la collecte des échantillons, en vérifiant que les distances euclidiennes entre individus n'étaient pas différentes entre les deux sexes.

Résultats

Sur 154 échantillons de poils et de tissus (morceaux d'oreilles), collectés entre 2002 et 2006, sur les trois sites d'étude (Figure 4.2), nous en avons retenu 120 considérés comme des points de localisation après dispersion (Tableau 4.1).

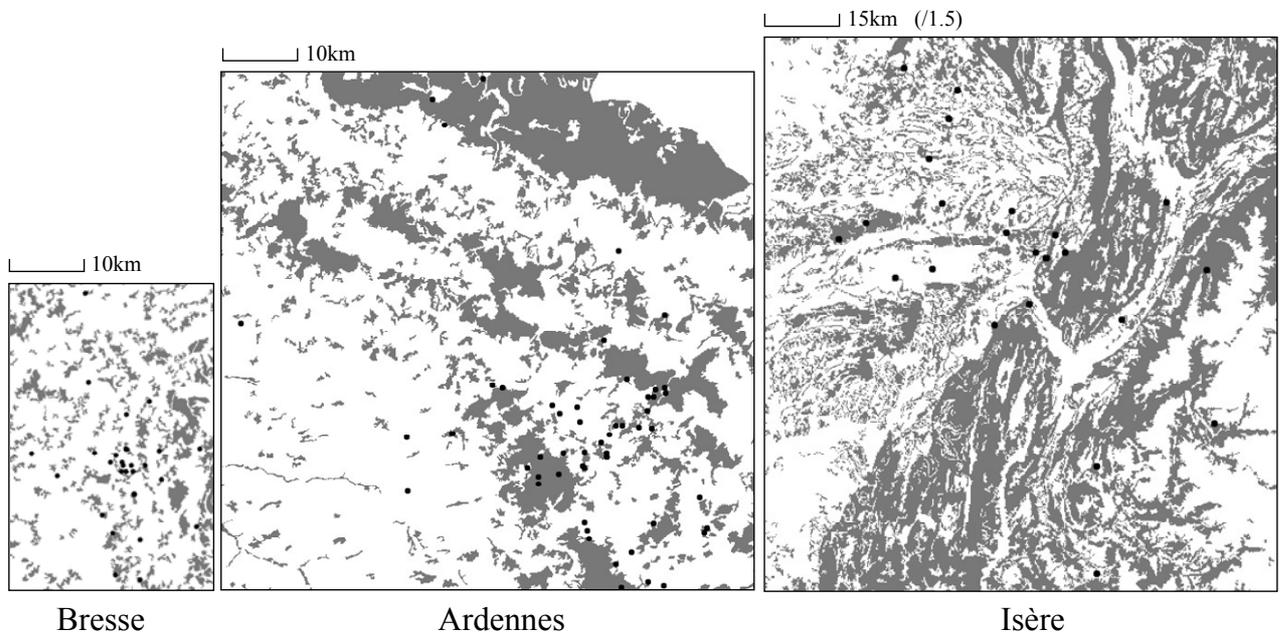


Figure 4.2. Répartition des échantillons de martres sur les trois sites d'étude. L'habitat forestier est représenté en gris et la matrice paysagère en blanc ; à noter : l'échelle de la carte de l'Isère différente des autres (/1.5)

Tableau 4.1. Nombre d'échantillons considérés post-dispersion en fonction du sexe sur les trois sites d'étude

	Bresse	Ardennes	Isère	Total
Mâles	21	39	9	69
Femelles	13	19	8	40
Non identifiés	0	3	8	11
Total	34	61	25	120

Analyses standard

Aucun déséquilibre de liaison n'a été relevé entre les sites microsatellites. De même, aucun des loci sur les trois populations ne présente d'écart à l'équilibre d'Hardy-Weinberg excepté Gg7 et Ma19 dans les Ardennes qui présentent un léger déficit en hétérozygotes. Ne s'agissant que d'une seule population sur les trois pour deux des loci, tous les microsatellites amplifiés ont été retenus pour les analyses.

Délimitation des unités génétiques

Estimation de la structure génétique des populations de martres

Le jeu de données ne présente pas de structure génétique temporelle significative ni dans les années ni entre les années (Annexe 4.1), sauf en Isère. Cependant, la valeur de cette mesure étant relativement faible, nous n'en avons pas tenu compte.

Les valeurs de F_{ST} entre les sites d'étude, par paire de sites et les valeurs de F_{IS} au sein des sites sont résumées dans le tableau 4.2.

Tableau 4.2. Mesures F_{ST} globales et par paires de site, et mesures F_{IS} au sein des sites (les intervalles de confiance à 95% sont entre crochets [-] et un astérisque * est placé derrière chaque estimation significativement différente de 0).

Population globale			
F_{ST} [IC 95%]	0.050 * [0.035; 0.063]		
	Bresse-Isère	Bresse-Ardennes	Ardennes-Isère
Distance	130km	380km	450km
F_{ST} par paire	0.047 * [0.031; 0.057]	0.052 * [0.031; 0.068]	0.052 * [0.029; 0.075]
	Bresse	Ardennes	Isère
F_{IS} [IC 95%]	0.065 [-0.035; 0.129]	0.061 * [0.002; 0.101]	0.039 [-0.073; 0.101]

La valeur de F_{ST} sur l'échantillonnage global a révélé une différenciation génétique significative entre les trois populations. D'après le classement de Wright (1978) et celui de Hartl et Clark (1997), cette estimation se situe à la limite entre une différenciation génétique faible et modérée. Cependant, son interprétation est difficile et peut parfois prêter à confusion (Balloux et Lugon-Moulin 2002). Ainsi, sans interpréter la valeur de différenciation génétique, nous pouvons seulement déduire de cette estimation que les trois populations sont relativement isolées les unes des autres et que nous avons donc trois unités génétiques distinctes. De même, d'après les valeurs F_{ST} par paire de sites, les trois populations diffèrent

également deux à deux. Malgré la proximité des sites de Bresse et d'Isère (120 km), et bien que la valeur de F_{ST} est un peu moins importante que celles calculées par rapport au site dans les Ardennes, il y a bien trois populations génétiques.

Enfin, la valeur significative de F_{IS} pour les Ardennes signale un écart significatif à la panmixie. Ce résultat indique l'existence potentielle d'un effet Wahlund dans cette région, c'est-à-dire la présence de subdivisions à l'intérieur de la population. Pour les deux autres sites, les valeurs de F_{IS} ne diffèrent pas significativement de 0 mais sont, cependant, du même ordre de grandeur. Etant donné le faible nombre d'échantillons, il est possible que les tests aient pâti d'un manque de puissance. Compte tenu de ces résultats, nous avons vérifié la présence de sous-populations dans les trois sites d'étude.

Estimation du nombre d'unités génétiques dans les sites

Le logarithme de probabilité des modèles est maximum pour $K=3$ pour la Bresse (Figure 4.3), $K=5$ pour les Ardennes (Figure 4.4) et $K=4$ pour l'Isère (Figure 4.5).

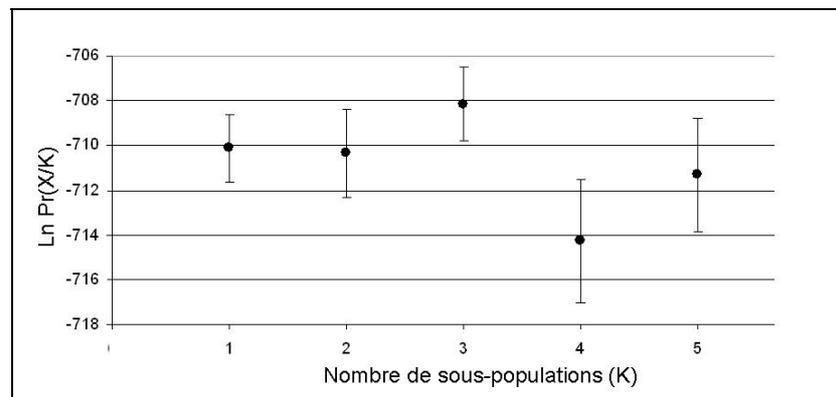


Figure 4.3. Logarithme de probabilité des données ($\ln \Pr(X/K)$) pour un nombre estimé de sous-populations K , obtenu avec le logiciel STRUCTURE, pour le site de la Bresse. L'intervalle de confiance est calculé à 95% sur 10 répétitions de l'estimation.

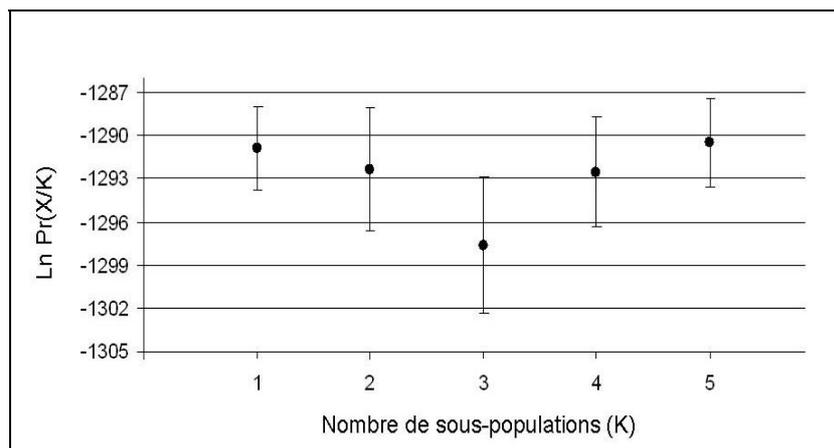


Figure 4.4. Logarithme de probabilité des données ($\text{Ln Pr}(X/K)$) pour un nombre estimé de sous-populations K , obtenu avec le logiciel STRUCTURE, pour le site des Ardennes. L'intervalle de confiance est calculé à 95% sur 10 répétitions de l'estimation.

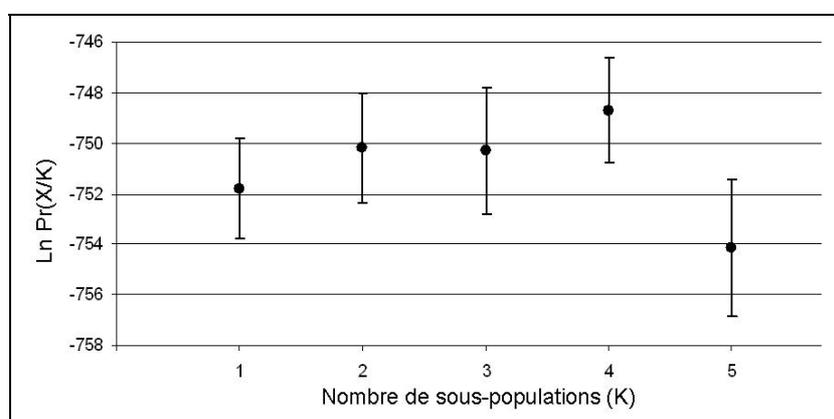


Figure 4.5. Logarithme de probabilité des données ($\text{Ln Pr}(X/K)$) pour un nombre estimé de sous-populations K , obtenu avec le logiciel STRUCTURE, pour le site de l'Isère. L'intervalle de confiance est calculé à 95% sur 10 répétitions de l'estimation.

Cependant, les intervalles de confiance de chacune des estimations recouvrent celui obtenu pour une seule population. Or, parmi les K non significativement différents les uns des autres qui présentent la plus forte probabilité, on ne retient que le nombre de sous-populations le plus faible. Ainsi, dans chacun des trois sites, l'absence de sous-populations est l'hypothèse la plus probable.

L'estimation du nombre de sous-populations sous TESS, c'est-à-dire en intégrant l'information spatiale, donne le même type de résultats. Pour K_{max} fixé à 5, le maximum de vraisemblance est atteint pour une seule population. Nous pouvons donc conclure qu'il n'existe qu'un seul groupe génétique d'individus sur chacun des trois sites d'étude. C'est pourquoi nous avons traité chaque site d'étude, lors des analyses ultérieures, comme une population génétique unique.

Influence de la structure du paysage sur les flux d'individus

Distances euclidiennes et longueurs des trajets de moindre coût

Au seuil de 5%, la distance géographique (euclidienne) n'a pas d'effet significatif sur les distances génétiques entre individus (tests de Mantel ; Bresse : $p=0.1346$; Ardennes : $p=0.0607$; Isère : $p=0.0977$; Tableau 4.3).

Tableau 4.3. Valeurs, pour les trois sites d'étude, des paramètres a et b dans la relation ' $a_r = a + b \ln(\text{distance})$ ', mesurant l'effet des distances euclidiennes et écologiques sur les distances génétiques inter-individuelles. Le pourcentage en face des noms de sites correspond à la puissance de test ; $P(C > C_{obs})$ est la p-value du test unilatéral ; O/F fait référence à un rapport au paysage de type ouvert/fermé, *voisinage* à la fermeture du paysage et *dbois* à la distance au couvert végétal ; * pour p-value < 0.05, † pour p-value à la limite du seuil de 0.05.

		Bresse (N=35, 33%)			Ardennes (N=61)			Isère (N=25, 28%)		
		a	b	P(C>C obs)	a	b	P(C>C obs)	a	b	P(C>C obs)
Distance euclidienne		-0.096	0.019	0.1346	-0.112	0.019	0.0607	-0.355	0.039	0.0977
Distances écologiques :										
Friction	Rapp paysage									
forces1-5	O/F	-0.089	0.017	0.1195	-0.117	0.019	0.0718	-0.350	0.037	0.1428
forces1-10	O/F	-0.091	0.018	0.1236	-0.111	0.018	0.0714	-0.375	0.039	0.1287
forces1-50	O/F	-0.145	0.023	0.0941	-0.124	0.019	0.0461 *	-0.400	0.041	0.0531 †
forces1-5	voisinage	-0.102	0.019	0.0991	-0.115	0.018	0.0628	-0.356	0.038	0.1455
forces1-10	voisinage	-0.114	0.020	0.1079	-0.111	0.018	0.0689	-0.358	0.038	0.1423
forces1-50	voisinage	-0.135	0.022	0.0972	-0.115	0.018	0.0676	-0.411	0.042	0.0545 †
forces1-5	dbois	-0.107	0.020	0.1174	-0.115	0.018	0.0708	-0.366	0.039	0.1177
forces1-10	dbois	-0.125	0.021	0.1046	-0.115	0.018	0.0667	-0.376	0.040	0.1205
forces1-50	dbois	-0.110	0.019	0.1111	-0.120	0.019	0.0638	-0.375	0.039	0.1446

En revanche, l'utilisation des distances écologiques améliore les modèles expliquant les distances génétiques entre les individus dans les trois populations. La distance écologique en mode ouvert/fermé pour un jeu de forces de frictions 1-50 a un effet significatif sur les distances génétiques inter-individuelles sur le site des Ardennes (Mantel, $p=0.0461$). Pour la même distance écologique, les résultats sont non significatifs dans les deux autres sites (Isère, $p=0.053$; Bresse, $p=0.094$), mais il est notable que les pentes des régressions sont supérieures dans ces deux sites par rapport aux Ardennes. La faible quantité d'échantillons disponibles en Bresse (N=35) et en Isère (N=25) engendre un manque évident de puissance. En utilisant la relation mise en évidence dans les Ardennes (en mode ouvert/fermé, pour des forces 1-50), nous avons montré que ce signal n'est détecté que dans 33% des cas pour un effectif d'échantillons de 35 et dans 28% des cas, pour un effectif d'échantillons de 25.

Cependant, à partir des résultats obtenus dans les Ardennes, il semble que l'habitat, distance incluse, ait une influence sur le mode de dispersion des martres. De plus, cette

distance écologique (ouvert/fermé, 1-50) est la seule à présenter une influence significative sur les distances génétiques entre individus. Ce résultat suggère que la matrice exerce une résistance importante aux déplacements des individus.

Par ailleurs, en prenant les précautions nécessaires pour les traiter étant donnée la faible puissance des tests associés, il est à noter que les pentes des courbes d'isolement par la distance ne suivent pas le niveau de fragmentation de l'habitat forestier mis en évidence sur les trois sites. Nous avons donc réalisé un graphique de l'évolution des distances écologiques sur les distances euclidiennes qui rendent compte du niveau de connectivité structurelle du paysage entre les individus échantillonnés (Figure 4.6.).

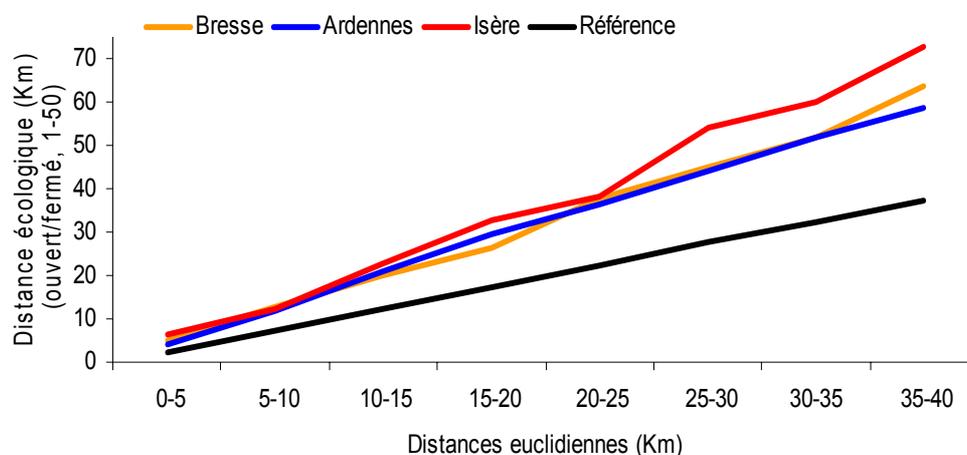


Figure 4.6. Courbes d'évolution de la distance euclidienne (classes de 5km) en fonction de la distance écologique en mode ouvert/fermé pour un jeu de forces de friction de 1-50, représentant les niveaux de connectivité des trois sites d'étude. La courbe de référence est celle de l'évolution des distances euclidiennes par rapport à elles-mêmes c'est-à-dire dans un paysage sans résistance au déplacement.

A partir de cette figure, nous avons mis en évidence que la connectivité structurelle sur les sites ne correspond pas aux niveaux de fragmentation mesurés. Ainsi, le paysage en Isère, qui est le moins fragmenté des trois sites, est celui qui présente le niveau de connectivité le plus faible. De même, malgré l'écart existant entre les niveaux de fragmentation en Bresse et dans les Ardennes, la connectivité structurelle semble relativement similaire sur les deux sites. Il existe donc un décalage entre le niveau de fragmentation que l'on peut mesurer sur un site et son degré de connectivité structurelle. Nous avons ainsi pu mettre en évidence que les pentes d'isolement par la distance écologique des trois sites, *i.e.* 0.023 pour la Bresse, 0.019 pour les Ardennes et 0.041 pour l'Isère (Tableau 4.3), suivent le gradient de connectivité du paysage dans les sites.

Afin de renforcer ces résultats, nous avons cherché à savoir si l'habitat pouvait avoir un effet net (*i.e.* distance exclue) sur les distances génétiques entre individus. Cependant, aucun des types de résidus n'est corrélé avec les distances génétiques (Annexe 4.2).

Modèles d'isolement par le coût du paysage

Quelle que soit la carte écologique utilisée, le coût du trajet euclidien ne présente pas d'effet sur les distances génétiques entre les individus (Tableau 4.4).

Tableau 4.4. Valeurs, pour les trois sites d'étude, des paramètres a et b dans la relation ' $a_i = a + b \ln(\text{distance})$ ', mesurant l'effet des coûts des distances spatiales sur les distances génétiques inter-individuelles. Seules figurent les distances spatiales calculées sur la carte écologique en mode ouvert/fermé avec un jeu de forces 1-50. Le pourcentage en face des noms de sites correspond à la puissance de test ; $P(C > C_{obs})$ est la p-value du test unilatéral ; * p-value < 0.05.

Bresse (N=35, 33%)	a	b	P(C>Cobs)
Trajet euclidien	-0.098	0.013	0.162
Trajet écologique	-0.064	0.012	0.1900
Ardennes (N=61)	a	b	P(C>Cobs)
Trajet euclidien	-0.090	0.012	0.0589
Trajet écologique	-0.130	0.017	0.0248 *
Isère (N=25, 28%)	a	b	P(C>Cobs)
Trajet euclidien	-0.273	0.023	0.3095
Trajet écologique	-0.391	0.037	0.1673

En revanche, les coûts des trajets écologiques ont tous un effet significatif sur la structure génétique de la population des Ardennes. Aucun de ces effets n'est retrouvé dans les populations des deux autres sites. Etant donné le manque de puissance sur ces données, nous n'avons pas interprété cette absence d'effet. Par conséquent, nous retrouvons la même tendance que lors des tests sur les distances des trajets, c'est-à-dire que les coûts des trajets écologiques expliquent mieux les distances génétiques entre individus que ceux des trajets euclidiens. Le modèle d'isolement par le coût des trajets semble mieux décrire la structure génétique de la population de martres dans les Ardennes que le modèle d'isolement par la distance.

Enfin, le coût net de distance apporté par la structure de l'habitat forestier présente un effet significatif sur les distances génétiques inter-individuelles dans les Ardennes (Tableau 4.5).

Tableau 4.5. Valeurs, pour la population des Ardennes (N=61), des paramètres a et b dans la relation ' $a_r = a + b \ln(\text{distance})$ ', mesurant l'effet des coûts des trajets et des coûts nets de la structure de l'habitat forestier sur les distances génétiques inter-individuelles. O/F fait référence à un rapport au paysage de type ouvert/fermé, *voisinage* à la fermeture du paysage et *dbois* à la distance au couvert végétal. $P(C > C_{obs})$ est la p-value du test unilatéral, * p-value < 0.05.

Friction	Rap paysage	Coût des trajets euclidiens			Coût des trajets écologiques			Résidus de régression des coûts des trajets écologiques sur euclidiens		
		a	b	P(C>Cobs)	a	b	P(C>Cobs)	a	b	P(C>Cobs)
forces1-5	O/F	-0.111	0.016	0.0634	-0.146	0.021	0.0396 *	0.058	0.0000024	0.0462 *
forces1-10	O/F	-0.103	0.014	0.0591	-0.148	0.020	0.0330 *	0.052	0.0000014	0.0647
forces1-50	O/F	-0.090	0.012	0.0589	-0.130	0.017	0.0248 *	0.051	0.0000003	0.0720
forces1-5	voisinage	-0.106	0.016	0.0620	-0.143	0.020	0.0408 *	0.063	0.0000020	0.0361 *
forces1-10	voisinage	-0.096	0.014	0.0671	-0.146	0.020	0.0352 *	0.057	0.0000014	0.0342 *
forces1-50	voisinage	-0.081	0.011	0.0700	-0.128	0.017	0.0288 *	0.050	0.0000003	0.0677
forces1-5	dbois	-0.107	0.016	0.0668	-0.143	0.021	0.0456 *	0.064	0.0000032	0.0103 *
forces1-10	dbois	-0.095	0.015	0.0714	-0.149	0.021	0.0358 *	0.059	0.0000025	0.0103 *
forces1-50	dbois	-0.074	0.012	0.0692	-0.146	0.020	0.0289 *	0.065	0.0000006	0.0340 *

Ce résultat confirme l'influence du coût de la structure d'un paysage sur la structure génétique des populations de martres. En revanche, nous ne pouvons comparer des p-values entre elles. Ces tests statistiques ne nous permettent donc pas de savoir quel type de trajet est le mieux corrélé aux distances génétiques.

Influence sur la différenciation génétique entre individus selon les sexes

Etant donné le faible nombre d'échantillons par sexe en Isère et en Bresse, nous avons limité l'analyse du modèle spatial de structure génétique en fonction du sexe au site des Ardennes.

Distances de dispersion en fonction des sexes

Notre premier objectif était de tester la présence d'un biais dans le mode de dispersion en faveur d'un des sexes. La comparaison des distances génétiques entre individus, sur le site des Ardennes, a révélé qu'il n'existait pas de différence significative entre mâles et femelles (Figure 4.7).

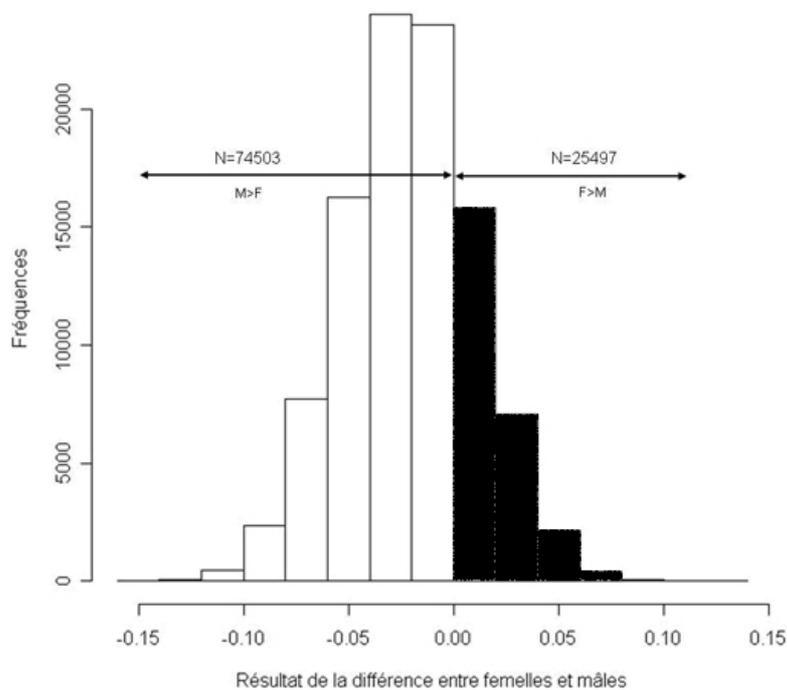


Figure 4.7. Distribution (en fréquence) des différences entre les moyennes des distances génétiques des femelles et des mâles, sur le site des Ardennes (les barres en noir représentent les différences positives entre la moyenne des femelles et celle des mâles)

Modèle d'isolement par la distance en fonction des sexes

Les tests d'isolement par la distance n'ont révélé de corrélation significative entre distances génétiques et distances euclidiennes ni chez les mâles ($p=0.0759$) ni chez les femelles ($p=0.9005$). De même, aucune des distances écologiques n'est significativement corrélée avec les distances génétiques ni entre mâles, ni entre femelles (Tableau 4.6). Le signal observé sur la population entière disparaît en séparant les individus par sexe. Dans le cas des mâles, pour lesquels l'effet des distances euclidiennes est proche du seuil de significativité de 5%, il est possible que l'on puisse attribuer ce résultat à une perte de puissance (36% de puissance seulement pour un effectif de 39 échantillons).

De plus, l'analyse de l'effet net de la structure de l'habitat n'a révélé aucune corrélation positive entre les distances génétiques et la résistance de la matrice sur les trajets. Ainsi, bien que les mâles semblent réagir davantage aux distances euclidiennes que les femelles, aucune des variables testées ici n'a d'effet significatif sur les distances génétiques inter-individuelles et ce, pour les deux sexes.

Tableau 4.6. Valeurs, pour les deux sexes dans les Ardennes, des paramètres a et b dans la relation ' $a_r = a + b \ln(\text{distance})$ ', mesurant l'effet des distances spatiales et l'effet net de la structure de l'habitat sur les distances génétiques entre individus. Seules figurent les distances spatiales calculées sur la carte écologique en mode ouvert/fermé avec un jeu de forces 1-50 ; le pourcentage en face des sexes correspond à la puissance de test ; $P(C > Cobs)$ est la p-value du test unilatéral, * p-value < 0.05.

Mâles (N=39, 36%)	a	b	P(C > Cobs)
distance euclidienne	-0.1577	0.0253	0.0759
distances écologiques (1-50 ; O/F)	-0.1227	0.0208	0.1017
effet net de la structure de l'habitat (1-50 ; O/F)	0.0725	0.0000003	0.7750
Femelles (N=19, 24%)	a	b	P(C > Cobs)
distance euclidienne	0.1955	-0.0163	0.9005
distances écologiques (1-50 ; O/F)	0.1038	-0.0065	0.7938
effet net de la structure de l'habitat (1-50 ; O/F)	0.0903	-0.0000056	0.1137

Modèle d'isolement par le coût des trajets en fonction des sexes

Encore une fois, aucun des coûts de trajets euclidiens n'est corrélé significativement avec les distances génétiques entre individus pour les deux sexes (Tableau 4.7).

Tableau 4.7. Valeurs, pour les deux sexes dans les Ardennes, des paramètres a et b dans la relation ' $a_r = a + b \ln(\text{distance})$ ', mesurant l'effet du coût des distances spatiales et du coût net de la structure de l'habitat sur les distances génétiques entre individus. Seules figurent les coûts calculés sur la carte écologique en mode distance au bois avec un jeu de forces 1-5 ; le pourcentage en face des sexes correspond à la puissance de test ; $P(C > Cobs)$ est la p-value du test unilatéral, * p-value < 0.05.

Mâles (N=39, 36%)	a	b	P(C > Cobs)
trajet euclidien	-0.12	0.0193	0.0905
trajet écologique (1-5, Dbois)	-0.132	0.0217	0.0989
Coût net de l'habitat (1-5, Dbois)	0.0761	0.0000025	0.2745
Femelles (N=19, 24%)	a	b	P(C > Cobs)
trajet euclidien	0.1141	-0.0071	0.7820
trajet écologique (1-5, Dbois)	0.0639	0.0026	0.7488
Coût net de l'habitat (1-5, Dbois)	0.0581	0.0000018	0.0315 *

En revanche, le coût net de la structure de l'habitat est significativement corrélé aux distances génétiques entre femelles, ce qui n'est pas le cas entre mâles. Ce résultat révèle une influence différente de la structure de l'habitat entre les sexes. Ainsi, les flux d'individus femelles semblent influencés, non pas par la longueur du trajet, mais plutôt par le coût que représente la traversée de la matrice paysagère. Quant aux mâles, malgré l'absence d'effet des différentes variables, le coût du trajet euclidien reste le mieux corrélé aux distances génétiques entre individus. Ce résultat va dans le sens de celui obtenu lors de la comparaison des moyennes génétiques entre mâles et femelles, c'est-à-dire une tendance pour les mâles à se disperser moins loin que les femelles, puisque, contrairement à l'attendu, les différences de

distances génétiques entre femelles et mâles étaient plutôt négatives (sans pour autant parler de biais dans le mode de dispersion).

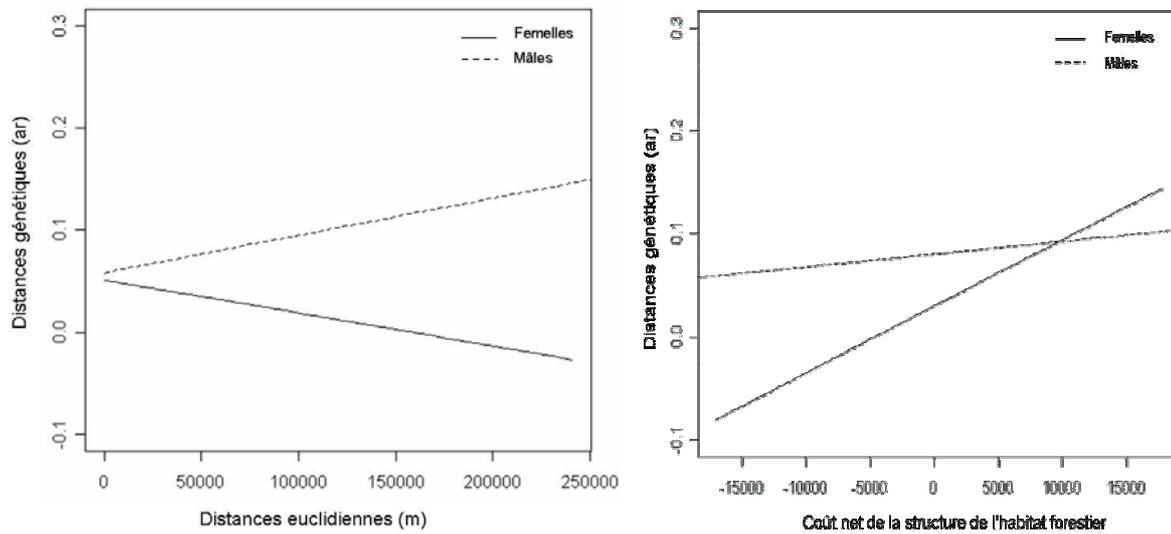


Figure 4.8. Courbes d'évolution des distances génétiques en fonction de la distance euclidienne (à gauche) et du coût net de la structure de l'habitat forestier (à droite). Les mâles sont en pointillés et les femelles en trait plein.

Par conséquent, en milieu forestier fragmenté, la structure génétique entre mâles tend vers un modèle d'isolement par la distance alors que celle entre femelles tend plutôt vers un modèle d'isolement par le coût des distances (Figure 4.8).

Discussion

La première partie de ce chapitre constituait une étape préliminaire dans l'étude de la structure génétique à l'échelle des individus, nous permettant de délimiter les unités génétiques sur les trois sites d'étude. Ainsi, nous avons mis en évidence trois populations dans notre échantillonnage (correspondant aux trois sites d'étude) sur lesquelles nous avons testé deux modèles d'isolement : par la distance et par le coût des trajets. Aucun signal de structure génétique n'a été détecté dans les populations de Bresse et d'Isère. En revanche, les distances génétiques inter-individuelles de la population des Ardennes présentent une corrélation significative avec les distances écologiques entre individus, ainsi qu'une corrélation plus puissante encore avec le coût des trajets entre individus. Alors que le test d'isolement par la distance révèle un effet combiné de la distance parcourue et de la structure de l'habitat, le test d'isolement par le coût des trajets révèle un effet du coût net de la structure de l'habitat

forestier. Enfin, l'analyse de la structure génétique de cette population a montré qu'il n'existe pas de biais dans le mode de dispersion en faveur d'un sexe. Seul le coût net de la structure de l'habitat forestier a un effet significatif sur les distances génétiques entre femelles.

Absence de structure génétique significative en Bresse et en Isère

L'absence de signal significatif en Bresse et en Isère est vraisemblablement due au manque de puissance de notre jeu de données. En effet, les effectifs disponibles, soit 35 individus post-dispersion en Bresse et 25 en Isère sont faibles et la probabilité de détecter un signal ne se situe qu'autour de 33% et 28%.

Les tests d'isolement par la distance à l'échelle individuelle sont également confrontés à des signaux beaucoup plus faibles que ceux d'études réalisées à l'échelle populationnelle (Coulon *et al.* 2004). En effet, les modèles d'isolement par la distance font l'hypothèse que la population étudiée est en équilibre génétique quant à l'action des différentes forces évolutives. Cependant, à l'échelle individuelle, l'action stochastique de la dérive apporte un bruit important, qui contrebalance l'effet de la dispersion, rendant alors plus délicat sa mise en évidence (Hutchison et Templeton 1999).

Par ailleurs, pour mener à bien ce type d'analyse, l'échantillonnage doit être réalisé sur une surface adéquate à la détection de modèles spatiaux de structure génétique des populations. Selon Rousset (2000), cette surface doit englober plusieurs fois la distance moyenne de dispersion des individus. Dans le cas contraire, il est toujours possible de détecter un signal mais celui-ci est alors peu puissant. A notre connaissance, étant donné la difficulté de la tâche chez la Martre d'Europe, aucune étude n'a jamais été réalisée sur l'étude de la dispersion par suivi direct des individus, et les distances de dispersion ne sont pas connues. Cependant, si l'on suit la relation établie par Sutherland *et al.* (2000), la distance de dispersion moyenne, pour une Martre, se situerait entre 4 et 5 km et la distance maximale, entre 40 et 60 km (Tableau 4.8). Au cours de notre étude, les onze individus qui se sont dispersés ont parcouru de 5 à 40 km, ce qui semble confirmer ces estimations.

Tableau 4.8. Médianes et maxima attendus des distances de dispersion chez la Martre en fonction du sexe, en suivant une relation poids-distance proposée par Sutherland *et al.* (2000).

en Km	médiane	maximum
mâles	5.2	59.6
femelles	3.8	44.0

Ainsi, la surface d'échantillonnage sur laquelle nous avons travaillé en Bresse (*i.e.* 7 km de distance moyenne entre les individus et 39 km de distance maximale) était peu appropriée à ce type d'analyse.

Malgré ces constatations, nous avons pu observer que la pente de régression mesurée sur le site des Ardennes, est équivalente (en Bresse) voire plus forte (en Isère) dans les deux autres sites. Il serait donc intéressant de recommencer ces analyses en renforçant les effectifs sur chacun des sites et en agrandissant la surface de récolte sur le site d'étude en Bresse.

Influence du paysage sur les flux d'individus

Nous avons mis en évidence une corrélation entre les distances génétiques et les distances spatiales au sein de la population de martres dans les Ardennes. Cependant, cette corrélation n'apparaît qu'avec les distances des trajets écologiques et non avec celles des trajets euclidiens. Ce résultat corrobore notre hypothèse selon laquelle la structure de l'habitat forestier a une influence sur le flux des individus chez la Martre d'Europe. Conformément à nos prédictions, la connectivité structurelle d'un paysage peut avoir un impact sur la différenciation génétique des populations de martres. Ainsi, nous observons le même type de patron d'isolement que chez la Martre américaine, *Martes americana* (Broquet *et al.* 2006), pour laquelle la réaction des individus à la structure du paysage apparaît clairement : en environnement homogène (milieu forestier non exploité) les distances génétiques sont significativement corrélées aux distances euclidiennes, et uniquement aux distances écologiques en environnement hétérogène (habitat forestier fragmenté). Une étude réalisée sur un autre animal forestier, le Chevreuil, *Capreolus capreolus* (Coulon *et al.* 2004) présente des tendances identiques. Par ailleurs, la structure du paysage n'a pas d'effet net significatif sur les distances génétiques entre individus. Par conséquent, il semble que la différenciation génétique des populations de martres soit influencée à la fois par la distance et par la structure de l'habitat forestier. Dans ces conditions, il semble donc que la composition et la configuration du paysage soient deux éléments importants à prendre en compte dans des modèles spatiaux de structure génétique.

En outre, la comparaison des tests sur différents trajets écologiques nous a permis d'évaluer plus finement l'influence du paysage sur le mode de dispersion des martres. La connectivité structurelle du paysage a été estimée en prenant en compte deux paramètres : la force de résistance de la matrice et le rapport au paysage. Ainsi, le seul trajet écologique pour lequel la distance a un effet significatif, a été calculé sur un jeu de forces de friction 1-50 et un rapport au paysage de type ouvert/fermé. Il semble donc que la matrice paysagère exerce une

force de résistance importante aux déplacements des martres et elle apparaît d'autant plus comme un facteur non négligeable d'isolement des individus. De plus, le rapport au paysage en mode ouvert/fermé a un effet plus puissant que celui de type fermeture du paysage et distance au couvert végétal. Ainsi, les déplacements des martres semblent orientés en fonction de la présence/absence de couvert végétal, plutôt que par rapport à une quantité de couvert ou à une distance de ce couvert. La distribution des individus paraît donc organisée sur la base d'un évitement important de la matrice paysagère et d'un attachement à l'habitat forestier.

Pour conclure, le mode de dispersion des martres semble être un processus sous l'influence cumulée de la distance spatiale et de la structure de l'habitat forestier dans le paysage, sur la base d'un évitement important de la matrice.

Niveaux de fragmentation, gradient de connectivité et différenciation génétique

Lorsque l'on teste un modèle spatial de structure génétique tel que celui d'isolement par la distance, le premier objectif est bien de détecter la corrélation entre distances génétiques et distances géographiques et le second est de décrire la force de cette corrélation, c'est-à-dire sa pente. Etant donné l'influence de la structure du paysage sur les distances génétiques entre martres (connectivité fonctionnelle), on s'attend à ce que celle-ci décroisse avec la connectivité structurelle du paysage, c'est-à-dire que les distances génétiques entre individus augmentent avec le niveau de fragmentation de l'habitat forestier. Nous avons donc comparé la valeur de la corrélation entre distances génétiques et spatiales sur les trois sites, qui témoigne de trois niveaux de fragmentation distincts.

Dans un premier temps, il faut noter que la faible significativité obtenue pour les tests (entre 5 et 10% pour les sites en Bresse et en Isère) nous contraint à interpréter ces résultats avec une grande précaution. Ainsi, la valeur des pentes de la relation entre distances génétiques et écologiques (en mode ouvert/fermé pour un jeu de force 1-50, qui donne les meilleurs résultats pour les trois sites) indique des distances génétiques croissantes dans le sens Ardennes-Bresse-Isère, c'est-à-dire selon le gradient inverse de connectivité structurelle mis en évidence entre les individus sur les sites. La connectivité fonctionnelle semble donc corrélée positivement à la connectivité structurelle du paysage. Ce résultat confirme encore l'influence de la structure de l'habitat forestier sur le flux des martres. On peut donc s'attendre à un impact négatif de la fragmentation du paysage sur les populations de martres, ainsi que l'avaient décrit plusieurs études sur la présence/absence de l'espèce (Hargis *et al.* 1999, Payer et Harrison 2000, Potvin *et al.* 2000).

Cependant, contrairement à la relation à laquelle on pourrait s'attendre selon Burel et Baudry (1999), le gradient de connectivité structurelle ne suit pas celui des niveaux de fragmentation sur les sites. Cette observation correspond aux effets de seuil bien décrits dans la littérature (Keitt *et al.* 1997). En effet, à partir d'un certain niveau de fragmentation de l'habitat, au lieu d'une chute de la connectivité fonctionnelle, on observe la mise en place d'un plateau qui ne s'effondrerait que pour des valeurs extrêmes de connectivité structurelle. En terme biologique, cela peut traduire également une certaine plasticité dans le comportement d'utilisation des habitats par les individus. Ceux-ci seraient contraints de traverser des zones de matrice bien présentes dans le paysage, ce qui n'en resterait pas moins coûteux pour eux. Ce type de paysage serait associé à une forte mortalité mais, quelques individus suffisant à homogénéiser deux populations génétiques, la connectivité fonctionnelle serait maintenue.

Modèles d'isolement des populations de martres

Le modèle d'isolement par le coût des trajets dans le paysage explique mieux les distances génétiques entre individus, dans la population des Ardennes, que celui d'isolement par la distance. Le coût cumulé lors d'un trajet a plus d'effet sur la structure génétique d'une population que la distance parcourue lors du trajet. Ce résultat apporte des précisions sur les conclusions précédentes et suggère que l'effet de la structure du paysage sur les distances génétiques est supérieur à celui de la distance spatiale. Par conséquent, il semble que les martres ne se dispersent pas seulement en fonction du coût qui peut être engendré par la longueur d'un trajet mais aussi et surtout en fonction du coût de la traversée des différents types d'habitats (Figure 4.9). Plus les individus vont devoir traverser des zones de matrices et plus courts seront les trajets de dispersion.

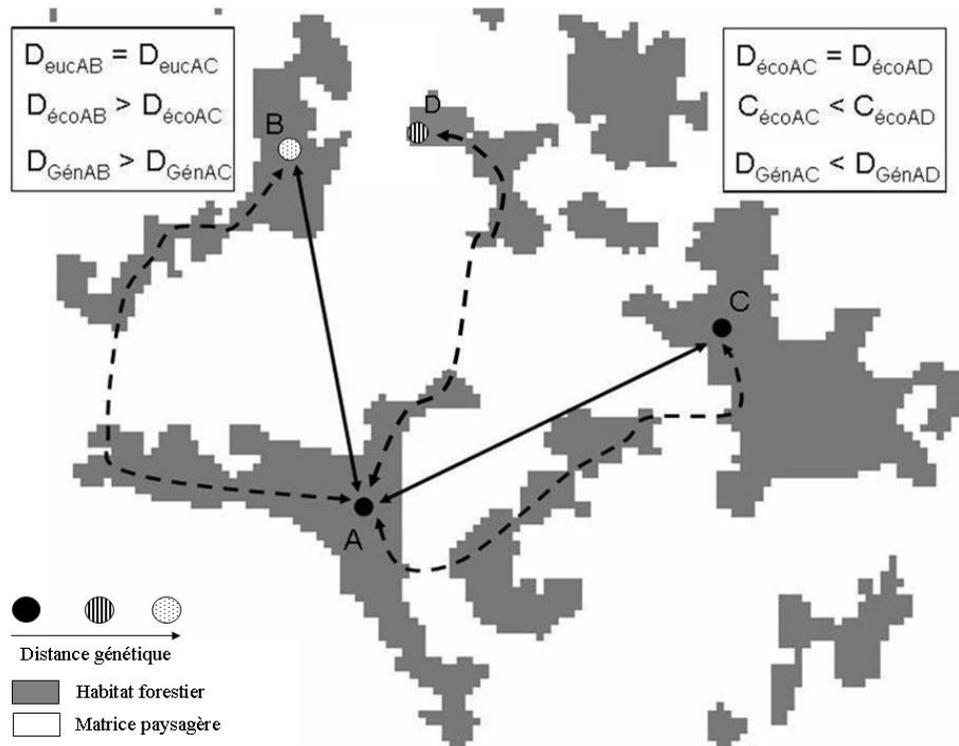


Figure 4.9. Illustration de l'influence de la structure du paysage sur les distances génétiques entre quatre individus A, B, C et D (les lignes pleines représentent les trajets euclidiens, les lignes interrompues, les trajets écologiques ; D_{euc} pour distance euclidienne, $D_{éco}$ pour distance écologique et $C_{éco}$ pour coût des trajets écologiques)

De plus, les coûts des trajets se rapportant au jeu de forces de friction 1-50 sont toujours mieux corrélés aux distances génétiques que les autres. Ceci nous permet de renforcer nos conclusions selon lesquelles la matrice est un élément du paysage qui apporte une forte contrainte aux déplacements des individus. En revanche, aucun des modes de rapport au paysage n'améliore particulièrement le modèle. La façon d'appréhender la structure de son habitat n'apporte pas d'information sur le coût d'un trajet de dispersion chez la Martre. La seule considération de la structure de l'habitat forestier dans le paysage suffit à exprimer le coût d'un trajet d'un point à un autre dans ce paysage. Encore une fois, le coût apporté par la structure d'un paysage augmentant avec la proportion de matrice à traverser, on peut s'attendre à ce que le processus de différenciation génétique des populations de martres soit croissant avec le niveau de fragmentation de l'habitat forestier dans un paysage.

Pour finir, Hansson (1991) schématisait deux types d'isolement des populations, principalement considérés dans les études de mode de dispersion : le modèle d'isolement par rupture de connectivité décrit par Lefkovitch et Fahrig (1985) et le modèle d'isolement par

distance maximale de dispersion de Fahrig et Paloheimo (1988). A la suite de nos résultats, nous proposons un troisième modèle qui est un compromis entre les deux précédents et dans lequel on intègre la composition et configuration des habitats du paysage (Figure 4.10). Ces modèles peuvent être interprétés aussi bien à l'échelle des populations qu'à celle des individus. Chez la Martre, le modèle d'isolement que nous proposons prend donc en considération deux effets : le gradient de distance et celui de la connectivité structurelle du paysage, dans lequel l'arrangement entre les deux types d'habitat tient une place de première importance.

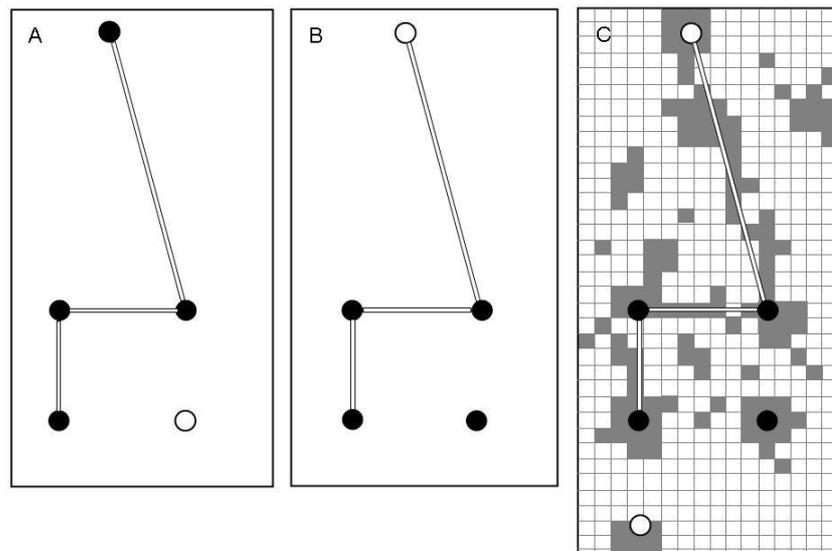


Figure 4.10. Schémas d'isolement des populations (A) par rupture de connectivité, (B) par distance maximale de dispersion selon Hansson (1991) et (C) par un effet combiné de la distance et de la connectivité structurelle du paysage, tempérée par l'arrangement entre habitats forestier et ouvert. Les cercles pleins représentent des taches d'habitat connectées et les cercles vides les taches isolées, les barres blanches matérialisent les corridors présents dans le paysage.

Mode de dispersion en fonction des sexes

Chez de nombreuses espèces de Mammifères, il existe souvent un biais de dispersion en faveur des mâles (Greenwood 1980, Dobson 1982), qui ont tendance à se disperser plus loin que les femelles, davantage philopatriques. La dispersion présente des coûts (risque de mortalité accru lors de la traversée d'habitats « suboptimaux », Hobbs 1992) et des bénéfices (expansion de l'aire de répartition de l'espèce par colonisation de nouveaux sites, évitement de la consanguinité). Selon la plupart des auteurs, un biais dans le mode de dispersion entre les sexes peut être le résultat d'une asymétrie entre coûts et bénéfices et celle-ci est alors expliquée par le système de reproduction de l'espèce considérée. Ainsi, les mammifères polygynes présentent un mode de dispersion biaisé en faveur des mâles, sous l'hypothèse que

la compétition entre mâles pour accéder aux femelles est plus importante que celle entre femelles pour accéder aux ressources alimentaires nécessaires à l'élevage des jeunes (Greenwood 1980, Dobson 1982).

Encore une fois, nos résultats sont peu puissants en raison du faible nombre d'échantillons disponibles. Cependant, les tendances présentées ne vont pas dans le sens auquel on aurait pu s'attendre. Pour commencer, il n'y a pas de différence significative entre les distances génétiques inter-individuelles des mâles et celles des femelles. Qui plus est, environ 75% des moyennes de distances génétiques entre mâles sont supérieures à celles entre femelles. Par conséquent, il semble que les mâles soient légèrement plus distants entre eux que les femelles, ce qui suggère des taux et des distances de dispersion un peu plus importants chez les femelles que chez les mâles. Par ailleurs, la force de la corrélation entre distances génétiques et distances spatiales est plus forte chez les mâles (pente de 0.025 avec la distance euclidienne) que chez les femelles (pente de -0.016 avec la distance euclidienne). Ce résultat corrobore la tendance soupçonnée que les taux et les distances de dispersion sont supérieurs chez les femelles. Enfin, suivant les deux modèles d'isolement testés, nous retrouvons encore des différences entre mâles et femelles dans leur réponse à la structure du paysage. Bien que non significative (tendance à 7%), la longueur des trajets euclidiens est la variable qui explique le mieux les distances génétiques entre mâles. En revanche, le seul effet significatif sur les distances génétiques entre femelles est apporté par le coût net de la structure de l'habitat forestier. Dans leurs travaux sur la Martre américaine, Steventon et Major (1982) suggéraient que mâles et femelles étaient affectés différemment par les coupes claires en milieu forestier. Nos résultats semblent confirmer une différence selon les sexes dans la réaction des individus à la structure du paysage. Lors de la dispersion, les mâles semblent peu influencés par la configuration des habitats dans leur environnement et donc par la fragmentation de leur habitat. Les femelles, au contraire, semblent subir un effet très négatif de la perte de connectivité structurelle du paysage. En milieu forestier fragmenté, les distances génétiques entre femelles augmentent beaucoup plus rapidement avec la proportion d'habitat ouvert à traverser.

Ce résultat ne correspond ni à la relation établie par Sutherland *et al.* (2000) entre le poids d'un individu et la distance de dispersion, ni à l'hypothèse d'une compétition plus forte entre mâles qu'entre femelles. A la lumière des résultats obtenus, nous pouvons proposer que la fragmentation du paysage entraîne une modification des rapports entre individus. Etant donné la tendance inverse de l'effet du sexe sur les taux et distances de dispersion, on peut penser qu'en milieu forestier fragmenté, pour les martres, la compétition pour les ressources

est un peu plus intense que celle pour les partenaires sexuels. En effet, en milieu semi-ouvert, les individus sont installés sur les taches d'habitat forestier et, compte tenu de l'évitement des types d'habitat ouverts, ils sont vraisemblablement peu recouvrants entre eux (Chapitre 2). Il est donc probable que la compétition pour l'accès aux femelles soit moins forte qu'en milieu forestier continu, même si cela nécessite pour chaque mâle d'avoir accès à moins de femelles. Par ailleurs, la capacité d'accueil du milieu semi-ouvert étant bien inférieure à celle du milieu forestier, la quantité de ressources est donc plus faible en milieu semi-ouvert qu'en forêt. On s'attend donc à ce que la fragmentation de l'habitat forestier entraîne une augmentation de la compétition pour les ressources et une diminution de la compétition pour les partenaires sexuels et par là même, à une inversion des tendances de dispersion entre les sexes.

Références

- Adriaensen F., Chardon J.P., De Blust G., Swinnen E., Villalba S., Gulinck H. & Matthysen E. 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and urban planning* **64**: 233-247.
- Arnaud J.-F. 2003. Metapopulation genetic structure and migration pathways in the land snail *Helix aspersa*: influence of landscape heterogeneity. *Landscape Ecology* **18**: 333-346.
- Balloux F. & Lugon-Moulin N. 2002. The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology* **11**: 155-165.
- Bright P.W. 1993. Habitat fragmentation - Problems and predictions for British mammals. *Mammal Review* **23**(3-4): 101-111.
- Broquet T., Ray N., Petit E., Fryxell J.M. & Burel F. 2006. Genetic isolation by distance and landscape connectivity in the American marten (*Martes americana*). *Landscape Ecology* **21**(6): 877-889.
- Burel F. & Baudry J. 1999. *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. TEC & DOC, Paris. 392 p.
- Chen C., Durand E., Forbes F. & François O. 2007. Bayesian clustering algorithms ascertaining spatial population structure: A new computer program and a comparison study. *Molecular Ecology Notes*, in press.
- Coulon A., Cosson J.-F., Morellet N., Angibault J.-M., Cargnelutti B., Galan M., Aulagnier S. & Hewison A.J.M. 2006. Dispersal is not female biased in a resource-defence mating ungulate, the European roe deer. *Proceedings of the Royal Society of London B* **273**: 341-348.

- Coulon A., Cosson J.F., Angibault J.M., Cargnelutti B., Galan M., Morellet N., Petit E., Aulagnier S. & Hewison A.J.M. 2004. Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology* **13**: 2841-2850.
- Dallas J.F. & Piertney S.B. 1998. Microsatellite primers for the Eurasian otter. *Molecular Ecology* **7**: 1247-1263.
- Davis C.S. & Strobeck C. 1998. Isolation, variability, and crossspecies amplification of polymorphic microsatellite loci in the family *Mustelidae*. *Molecular Ecology* **7**: 1771-1788.
- Diamond J.M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of nature reserves. *Biological Conservation* **7**:129-146.
- Dobson F.S. 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour* **30**: 1183-1192.
- Fahrig L. & Paloheimo J. 1988. Effects of spatial arrangement of habitat patches on local population size. *Ecology* **69**: 468-475.
- François O., Ancelet S. & Guillot G. 2006. Bayesian clustering using hidden Markov random fields in spatial population genetics. *Genetics* **174**: 805-816.
- Fraser D.J., Lippé C. & Bernatchez L. 2004. Consequences of unequal population size, asymmetric gene flow and sex-biased dispersal on population structure in brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Molecular Ecology* **13**: 67-80.
- Gayet G. 2005. Caractéristiques paysagères et habitat diurne de la martre (*Martes martes*) et de la fouine (*M. foina*) en Bresse. Rapport de maîtrise, Université de Franche-Comté. 37 p.
- Goudet J. 1995. Fstat version 1.2: a computer program to calculate Fstatistics. *Journal of Heredity* **86**: 485-486.
- Greenwood P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* **28**: 1140-1162.
- Grubb T.C.Jr & Doherty P.F.Jr. 1999. On home-range gap-crossing. *Auk* **116**: 618-628.
- Hansson L. 1991. Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**: 89-103.
- Hargis C.D., Bissonette J.A. & Turner D.L. 1999. The influence of forest fragmentation and landscape pattern on American martens. *Journal of Applied Ecology* **36**: 157-172.
- Hartl D.L. & Clark A.G. 1997. *Principles of Population Genetics*. 3rd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 519 p.

- Hobbs R.J. 1992. The role of corridors in conservation: solution or bandwagon? *Trends in Ecology and Evolution* **7**: 389-392.
- Holderegger R. & Wagner H.H. 2006. Preface - A brief guide to Landscape Genetics. *Landscape Ecology* **21**: 793-796.
- Honnay O., Verhaeghe W. & Hermy M. 2001. Plant community assembly along dendritic networks of small forest streams. *Ecology* **82**: 1691-1702.
- Hutchison D. & Templeton A. 1999. Correlation of pairwise genetic and geographical distance measures: Inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability. *Evolution* **53**(6):1898-1914.
- Johnson M.L. & Gaines M.S. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**: 449-480.
- Koenig W.D., Van Vuren D. & Hooge P.N. 1996. Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 514-517.
- Krebs J.R. & Davies N.B. 1997. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 4th ed. University Press, Cambridge. 468 p.
- Lawson Handley L.J. & Perrin N. 2007. Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Molecular Ecology* **16**: 1559-1578.
- Lefkovitch L.P. & Fahrig L. 1985. Spatial characteristics of habitat patches and population survival. *Ecological Modelling* **30**: 297-308.
- Mader H.J. 1984. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. *Biological Conservation* **29**: 81-96.
- Malécot G. 1948. *Les mathématiques de l'hérédité*. Masson, Paris. 65 p.
- Mayr E. 1969. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, USA. 797 p.
- Nathan R. 2001. The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology and Evolution* **16**(9): 481-483.
- Payer D.C. & Harrison D.J. 2000. Structural differences between forests regenerating following spruce budworm defoliation and clear-cut harvesting: implications for marten. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 1965-1972.
- Potvin F., Belanger L. & Lowell K. 2000. Marten habitat selection in a clearcut boreal landscape. *Conservation Biology* **14**: 844-857.

- Pritchard J.K., Stephens M. & Donnelly P. 2000. Inference of population structure from multilocus genotype data. *Genetics* **155**: 945-959.
- Pulliam A.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* **132**: 652-661.
- Ray N. 2005. PATHMATRIX: a geographical information system tool to compute effective distances among samples. *Molecular Ecology Notes* **5**: 177-180.
- Raymond M. & Rousset F. 1995. Genepop version 1.2. population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* **86**: 248-249.
- Ross K.G. 2001. How to measure dispersal: the genetic approach. The example of fire ants. pp. 29-42. in: Gittleman J.L., Funk S.M., Macdonald D. & Wayne R.K. (eds) *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. 640 p.
- Rousset F. 2000. Genetic differentiation between individuals. *Journal of Evolutionary Biology* **13**: 58-62.
- Slatkin M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* **47**(1): 264-279.
- Smouse P.E., Long J.C. & Sokal R.R. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology* **35**: 627-632.
- Stamps J.A., Buechner M. & Krishnan V.V. 1987. The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. *American Naturalist* **129**: 533-552.
- Stevenson J.D. & Major J.T. 1982. Marten use of habitat in a commercially clear-cut forest. *Journal of Wildlife Management* **46**: 175-182.
- Sutherland G.D., Harestadt A.S., Price K. & Lertzman K.P. 2000. Scaling of Natal Dispersal Distances in Terrestrial Birds and Mammals. *Conservation Ecology* **4**(1): <http://www.consecol.org/vol4/iss1/art16>
- Turelli M., Barton N.H. & Coyne J.A. 2001. Theory and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 330-343.
- Verbeylen G., De Bruyn L., Adriaensen F. & Matthysen E. 2003. Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology* **18**: 791-805.
- Vuilleumier S. & Possingham H.P. 2006. Does colonization asymmetry matter in metapopulations? *Proceedings of the Royal Society B* **273**: 1637-1642.

- Waser P.M., Strobeck C. & Paetkau D. 2001. Estimating interpopulation dispersal rates. pp. 484-497. in: Gittleman J.L., Funk S.M., Macdonald D. & Wayne R.K. (eds) *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. 640 p.
- Weir B.S. & Cockerham C.C. 1986. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**: 1358-1370.
- Wiens J.A. 2001. The landscape context of dispersal. pp. 96-109. in: Clobert J., Danchin E., Dhondt A.A. & Nichols J.D. (eds) *Dispersal*. Oxford University Press, New York. 480 p.
- Wilson E.O. & Willis E.O. 1975. Applied biogeography. pp. 522-534. in: Cody M.L. & Diamond J.M. (eds) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 560 p.
- With K.A. 1999. Is landscape connectivity necessary and sufficient for wildlife management? pp. 97-115. in: Rochelle J.A., Lehmann L.A. & Wisniewski J. (eds) *Forest Fragmentation: wildlife management implications*. Brill Academic Publishers, Leiden, The Netherlands. 322 p.
- Wright S. 1978. *Evolution and the Genetics of Population, Variability Within and Among Populations*. The University of Chicago Press, Chicago. 590 p.
- Wright S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* **19**: 395-420.
- Wright S. 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics* **31**:39-59
- Wright S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* **28**: 114-138.

Annexes

Annexe 4.1. Valeurs et intervalle de confiance (IC) à 95% des F_{IS} et des F_{ST} , pour les populations de martres selon le site d'étude

	Bresse		Ardennes		Isère	
	Valeur	IC	Valeur	IC	Valeur	IC
F_{IS}	0.054	-0.01 - 0.093	0.008	-0.05 - 0.068	0.076	-0.04 - 0.191
F_{ST}	0.011	-0.014 - 0.047	0.009	-0.003 - 0.019	0.028	0.007 - 0.044

Annexe 4.2. Valeurs, pour les trois sites d'étude, des paramètres a et b dans la relation ' $a_r = a + b \ln(\text{distance})$ ', selon les forces de friction appliquées et le rapport au paysage utilisé, mesurant l'effet net de l'habitat sur les distances génétiques inter-individuelles. Le pourcentage en face des noms de sites correspond à la puissance de test ; $P(C > C_{obs})$ est la p-value du test unilatéral ; *OF* fait référence à un rapport au paysage de type ouvert/fermé, *vois* à la fermeture du paysage, *dbois* à la distance au couvert végétal, et *euc* à la distance euclidienne ; ‡ pour p-value entre 0.10 et 0.20.

La Bresse (N=35, 33%)

Friction	Résidus	a	b	P(C>C obs)
forces1-5	OF/euc	0.046	0.000026	0.376
forces1-10	OF/euc	0.046	0.000006	0.655
forces1-50	OF/euc	0.092	0.0000002	0.3954
forces1-5	Vois/euc	0.074	0.00001804	0.2306
forces1-10	Vois/euc	0.056	0.00000679	0.4918
forces1-50	Vois/euc	0.102	-0.00000092	0.3618
forces1-5	Dbois/euc	0.028	0.000054	0.2606
forces1-10	Dbois/euc	0.075	0.00001178	0.3051
forces1-50	Dbois/euc	0.070	0.0000011	0.5239

Les Ardennes (N=61)

Friction	Résidus	a	b	P(C>C obs)
forces1-5	OF/euc	0.059	0.0000032	0.688
forces1-10	OF/euc	0.058	0.00000201	0.6363
forces1-50	OF/euc	0.073	0.0000002	0.1898 ‡
forces1-5	Vois/euc	0.045	0.00000605	0.7142
forces1-10	Vois/euc	0.058	0.00000228	0.7228
forces1-50	Vois/euc	0.070	0.00000028	0.2207
forces1-5	Dbois/euc	0.045	0.00000605	0.7147
forces1-10	Dbois/euc	0.058	0.00000228	0.7189
forces1-50	Dbois/euc	0.070	0.00000028	0.2165

L'Isère (N=25, 28%)

Friction	Résidus	a	b	P(C>C obs)
forces1-5	OF/euc	0.054	-0.0000056	0.7414
forces1-10	OF/euc	0.021	0.0000026	0.4364
forces1-50	OF/euc	0.009	0.0000034	0.1317 ‡
forces1-5	Vois/euc	0.056	-0.0000077	0.7788
forces1-10	Vois/euc	-0.015	0.00000456	0.5998
forces1-50	Vois/euc	0.021	0.00000285	0.1047 ‡
forces1-5	Dbois/euc	0.087	-0.0000185	0.6648
forces1-10	Dbois/euc	0.043	-0.0000008	0.555
forces1-50	Dbois/euc	0.002	0.0000039	0.5742

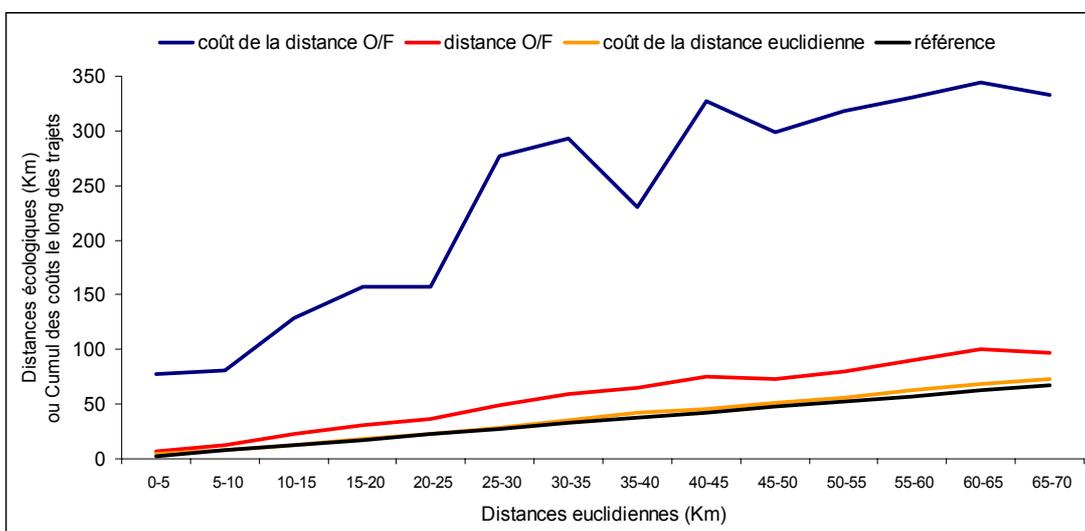
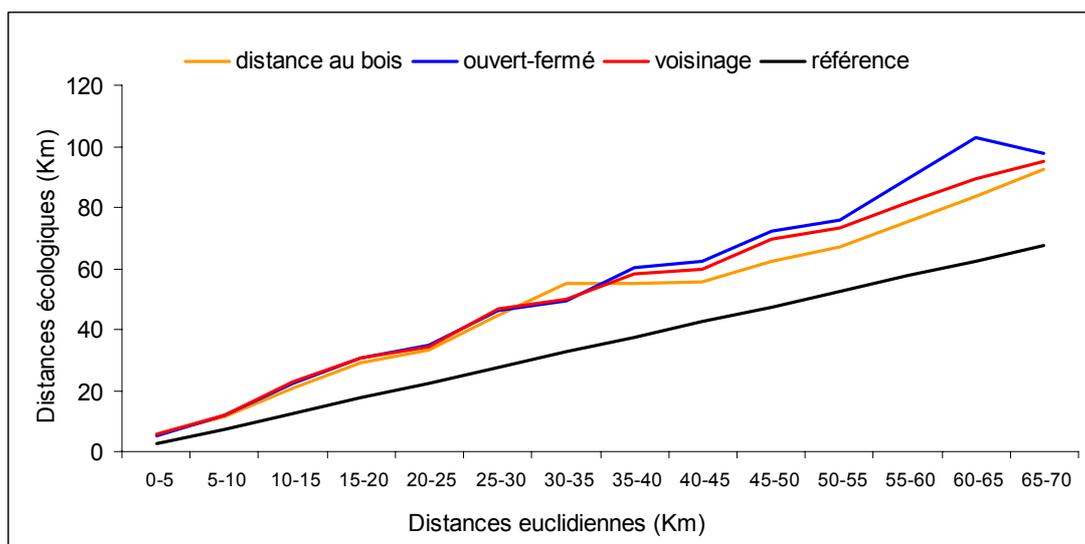
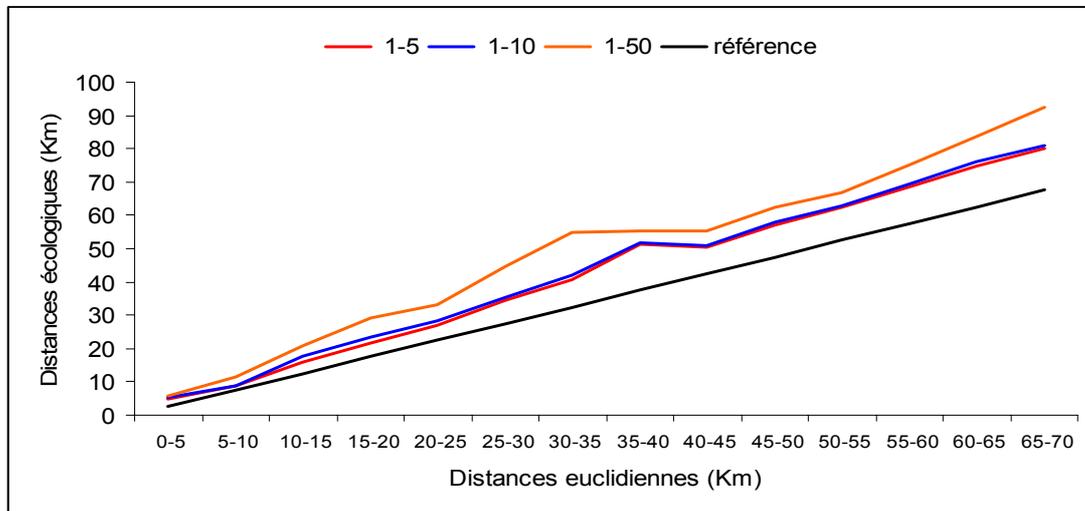
Annexe 4.3. Valeurs, dans les Ardennes et selon le sexe, des paramètres a et b dans la relation ' $a_r = a + b \ln(\text{distance})$ ', selon les forces de friction appliquées et le rapport au paysage utilisé, mesurant l'effet des distances spatiales sur les distances génétiques inter-individuelles. $P(C > Cobs)$ est la p-value du test unilatéral ; *OF* fait référence à un rapport au paysage de type ouvert/fermé, *vois* à la fermeture du paysage, *dbois* à la distance au couvert végétal, et *euc* à la distance euclidienne ; * p-value < 0.05.

Mâles (N=39)				Femelles (N=19)			
	a	b	P(C > Cobs)		a	b	P(C > Cobs)
distance euclidienne	-0.158	0.0253	0.0759	distance euclidienne	0.1955	-0.0163	0.9005
distances écologiques :				distances écologiques :			
<u>Friction</u>				<u>Friction</u>			
<u>Rapp paysage</u>				<u>Rapp paysage</u>			
forces1-5 O/F	-0.138	0.0227	0.1020	forces1-5 O/F	0.1293	-0.0092	0.8148
forces1-10 O/F	-0.125	0.0213	0.1094	forces1-10 O/F	0.1257	-0.0088	0.7941
forces1-50 O/F	-0.123	0.0208	0.1017	forces1-50 O/F	0.1038	-0.0065	0.7938
forces1-5 Vois	-0.133	0.0222	0.0985	forces1-5 Vois	0.1255	-0.0089	0.8113
forces1-10 Vois	-0.127	0.0215	0.1151	forces1-10 Vois	0.1189	-0.0081	0.7951
forces1-50 Vois	-0.106	0.0191	0.1234	forces1-50 Vois	0.0945	-0.0057	0.7724
forces1-5 dbois	-0.135	0.0225	0.0906	forces1-5 dbois	0.1607	-0.0125	0.8721
forces1-10 dbois	-0.135	0.0224	0.0913	forces1-10 dbois	0.1275	-0.0091	0.7905
forces1-50 dbois	-0.117	0.0204	0.1311	forces1-50 dbois	0.1164	-0.0078	0.7672
<u>Résidus</u>				<u>Résidus</u>			
forces1-5 Euc/OF	0.070	0.0000023	0.9607	forces1-5 Euc/OF	0.0523	-0.0000014	0.1484
forces1-10 Euc/OF	0.064	0.0000024	0.9584	forces1-10 Euc/OF	0.0686	-0.0000028	0.0498 *
forces1-50 Euc/OF	0.073	0.0000003	0.7750	forces1-50 Euc/OF	0.0903	-0.0000056	0.1137
forces1-5 Euc/Vois	0.070	0.0000002	0.9855	forces1-5 Euc/Vois	0.0495	-0.0000004	0.097
forces1-10 Euc/Vois	0.072	0.0000013	0.9289	forces1-10 Euc/Vois	0.0439	0.0000011	0.1291
forces1-50 Euc/Vois	0.067	0.0000005	0.8611	forces1-50 Euc/Vois	0.0612	-0.0000018	0.0812
forces1-5 Euc/Dbois	0.066	0.0000025	0.9690	forces1-5 Euc/Dbois	0.0182	0.0000024	0.5031
forces1-10 Euc/Dbois	0.057	0.0000066	0.9364	forces1-10 Euc/Dbois	0.04	0.0000023	0.2721
forces1-50 Euc/Dbois	0.078	0.0000007	0.7500	forces1-50 Euc/Dbois	0.0434	-0.0000003	0.2399

Annexe 4.5. Valeurs, dans les Ardennes et selon le sexe, des paramètres a et b dans la relation ‘ $a_r = a + b \ln(\text{distance})$ ’, selon les forces de friction appliquées et le rapport au paysage utilisé, mesurant l’effet du coût des distances spatiales, des distances écologiques et du coût net de la structure de l’habitat sur les distances génétiques entre individus. $P(C > Cobs)$ est la p-value du test unilatéral ; *OF* fait référence à un rapport au paysage de type ouvert/fermé, *vois* à la fermeture du paysage, *dbois* à la distance au couvert végétal, et *euc* à la distance euclidienne ; * p-value < 0.05.

Mâles (N=39)					Femelles (N=19)				
Friction	Rapp paysage	a	b	P(C>Cobs)	Friction	Rapp paysage	a	b	P(C>Cobs)
distances euclidiennes					distances euclidiennes				
forces1-5	O/F	-0.115	0.0181	0.0957	forces1-5	O/F	0.102	-0.0058	0.8091
forces1-10	O/F	-0.101	0.016	0.1022	forces1-10	O/F	0.081	-0.0037	0.7969
forces1-50	O/F	-0.082	0.0127	0.1026	forces1-50	O/F	0.059	-0.0016	0.7739
forces1-5	Vois	-0.108	0.0176	0.1032	forces1-5	Vois	0.094	-0.0051	0.7943
forces1-10	Vois	-0.093	0.0155	0.1107	forces1-10	Vois	0.070	-0.0028	0.7671
forces1-50	Vois	-0.071	0.012	0.1144	forces1-50	Vois	0.036	0.0001	0.7412
forces1-5	dbois	-0.120	0.0193	0.0905	forces1-5	dbois	0.114	-0.0071	0.782
forces1-10	dbois	-0.104	0.0173	0.0835	forces1-10	dbois	0.091	-0.0049	0.7389
forces1-50	dbois	-0.076	0.0137	0.0886	forces1-50	dbois	0.054	-0.0014	0.6967
distances écologiques					distances écologiques				
forces1-5	O/F	-0.115	0.0195	0.1341	forces1-5	O/F	-0.001	0.0037	0.6437
forces1-10	O/F	-0.096	0.017	0.1517	forces1-10	O/F	-0.090	0.0118	0.5025
forces1-50	O/F	-0.063	0.0127	0.1685	forces1-50	O/F	-0.224	0.0222	0.2894
forces1-5	Vois	-0.112	0.0193	0.1225	forces1-5	Vois	0.005	0.0031	0.6459
forces1-10	Vois	-0.096	0.0173	0.1528	forces1-10	Vois	-0.072	0.0102	0.5338
forces1-50	Vois	-0.061	0.0127	0.1738	forces1-50	Vois	-0.212	0.0215	0.2903
forces1-5	dbois	-0.132	0.0217	0.0989	forces1-5	dbois	0.064	0.0026	0.7488
forces1-10	dbois	-0.126	0.0208	0.1176	forces1-10	dbois	0.023	0.0013	0.6741
forces1-50	dbois	-0.094	0.017	0.1516	forces1-50	dbois	-0.088	0.0117	0.4849
Coût net de la structure de l'habitat					Coût net de la structure de l'habitat				
forces1-5	OF/Euc	0.064	0.0000031	0.4533	forces1-5	OF/Euc	0.092	-0.000004	0.0143 *
forces1-10	OF/Euc	0.046	0.0000023	0.4795	forces1-10	OF/Euc	0.080	-1.4E-06	0.0270 *
forces1-50	OF/Euc	0.058	0.0000004	0.4668	forces1-50	OF/Euc	0.054	0.0000002	0.0372 *
forces1-5	Vois/Euc	0.062	0.0000033	0.4779	forces1-5	Vois/Euc	0.073	-1.6E-06	0.0111 *
forces1-10	Vois/Euc	0.043	0.0000026	0.5031	forces1-10	Vois/Euc	0.069	-3E-07	0.0174 *
forces1-50	Vois/Euc	0.063	0.0000004	0.4363	forces1-50	Vois/Euc	0.044	0.0000004	0.0289 *
forces1-5	Dbois/Euc	0.076	0.0000025	0.2745	forces1-5	Dbois/Euc	0.058	0.0000018	0.0315 *
forces1-10	Dbois/Euc	0.068	0.0000026	0.2671	forces1-10	Dbois/Euc	0.052	0.0000034	0.0411 *
forces1-50	Dbois/Euc	0.051	0.0000011	0.3625	forces1-50	Dbois/Euc	0.026	0.0000036	0.0274 *

Annexe 4.6 : Courbes d'évolution des distances euclidiennes (en classes de distance de 5 km) selon les distances écologiques, (A) selon les forces de friction, (B) selon le rapport au paysage et (C) selon les coûts.



SYNTHESE ET PERSPECTIVES

Ce travail de thèse a été conduit dans le but de décrire et comprendre les effets de la fragmentation de l'habitat sur des populations de martres dans le nord-est de la France. Pour ce faire, nous avons combiné deux approches : le suivi radiotéléométrique et l'analyse de données génétiques. La première nous a permis de comparer le mode d'utilisation de l'espace par la Martre dans deux types de milieux, forestier continu et forestier fragmenté, et son mode de sélection de l'habitat en condition d'habitat forestier fragmenté. La deuxième approche nous a permis de décrire la variabilité génétique de trois populations de martres établies dans des paysages aux niveaux distincts de fragmentation de l'habitat, d'identifier leur structure génétique et d'analyser les flux de gènes au sein de ces populations. Ainsi, nous avons abordé le mode de sélection de l'habitat et le processus de dispersion comme des mécanismes permettant de mieux comprendre les réponses adaptatives des martres à la fragmentation de l'habitat.

Ce travail a permis également d'améliorer nos connaissances, d'une part sur l'impact de la fragmentation de l'habitat forestier en France, où les études sur les Carnivores sont encore trop peu nombreuses et d'autre part, sur la Martre des pins d'Europe qui reste un animal peu utilisé en tant que modèle, compte tenu de la difficulté que représente la collecte de données sur cette espèce.

En procédant à la synthèse des résultats obtenus au cours des quatre chapitres précédents, nous avons pu mettre en évidence, chez la Martre, quatre grandes réponses à la fragmentation de l'habitat forestier : l'occupation de sites affectés par des niveaux importants de fragmentation de l'habitat forestier, la réduction de l'amplitude des mouvements quotidiens des individus au sein du milieu semi-ouvert, l'influence de la structure du paysage sur les mouvements de dispersion et enfin, une réponse différente entre les sexes. Ces réponses ont alors été analysées globalement dans le but de déterminer l'impact potentiel de la fragmentation du paysage sur les populations de martres.

Quatre grandes réponses des martres à la fragmentation de l'habitat

Occupation de sites affectés par des niveaux importants de fragmentation de l'habitat forestier

D'après plusieurs auteurs, les populations de martres américaines déclinent rapidement lorsque les niveaux de fragmentation dépassent 20 à 40% (Thompson et Harestad 1994, Chapin *et al.* 1998, Potvin *et al.* 2000). Hargis *et al.* (1999) ajoutent que ce n'est pas nécessairement le nombre total d'individus qui diminue mais plus précisément le nombre d'individus sédentaires. En effet, lors d'une étude sur la Martre américaine, Paragi *et al.* (1996) ont montré que des sites récemment incendiés et recolonisés par des communautés végétales boisées de début et milieu de succession représentent des zones suffisantes pour constituer des lieux de refuge mais non d'installation. Les individus capturés dans ces milieux sont principalement des mâles immatures, caractérisés par une faible fidélité au site.

Peu de données sont disponibles sur la Martre d'Europe en milieu forestier fragmenté puisque celle-ci a plus souvent été étudiée en massifs forestiers (Brainerd 1997, Marchési 1989, Zalewski et Jedrzejewski 2006). Cependant, les études de Balharry (1993) et de Stier (2000) évoquaient déjà une tendance différente à celle trouvée sur l'espèce américaine, avec des individus présents sur des sites où les niveaux de fragmentation sont importants. Ainsi, dans un milieu où le type d'habitat forestier n'est présent qu'à 12%, nous avons mis en évidence la présence de martres et leur installation au moins à l'échelle d'une année. D'après nos résultats de piégeage, nous n'avons pas trouvé de différences de sexe, d'âge, ni de stabilité entre les milieux forestier et semi-ouvert. Ce résultat est important car, selon la définition de la population proposée par Beklemishev en 1960 (un groupe d'individus qui interagissent entre eux et vivent sur un même espace plus ou moins isolé d'autres espaces occupés par d'autres populations de la même espèce), il nous permet de suggérer que les premiers éléments d'une population sont en place. Cependant, d'après Pulliam (1988), lorsque différents habitats sont occupés par une espèce, ceux-ci peuvent être généralement divisés en deux catégories : les habitats sources (au sein desquels le taux de reproduction est supérieur au taux de mortalité) et les habitats puits (au sein desquels la reproduction existe mais ne suffit pas à contrebalancer la mortalité). Une étude ultérieure devra donc s'attacher à déterminer si le groupe d'individus présents en milieu semi-ouvert fait partie d'une seule population comprenant aussi les individus présents en massifs forestiers, s'il s'agit d'un

groupe autonome et viable (émergeant à partir de caractéristiques propres) ou bien si celui-ci se maintient grâce au flux d'individus provenant des massifs forestiers.

Les martres semblent donc témoigner d'une tolérance plus importante qu'attendue à la fragmentation de leur habitat, et sont capables de s'installer sur des sites où cet habitat est largement minoritaire dans le paysage. Les résultats concernant la variabilité génétique viennent corroborer ces conclusions puisque nous n'avons pas trouvé de différence de variabilité génétique en fonction des niveaux de fragmentation de l'habitat, c'est-à-dire ni entre nos trois sites d'étude ni entre nos résultats et ceux de Kyle *et al.* (2003) à travers l'Europe. Rappelons que la variabilité génétique d'une population est le résultat de quatre forces évolutives majeures, la mutation, la sélection, la migration et la dérive, cette dernière entraînant une perte de variabilité génétique. Or, on observe des phénomènes importants de dérive sur des populations de faibles effectifs plus ou moins isolées des populations voisines (Young *et al.* 1996). Nous pouvons donc faire l'hypothèse que ces trois populations, et même les populations continentales de martres étudiées à travers l'Europe, ne semblent pas se trouver dans une situation d'isolement reproductif ni même ne semblent avoir subi de réduction drastique d'effectifs. Cette hypothèse est renforcée par l'observation d'un plus faible niveau de variabilité génétique sur les populations de martres des Iles Britanniques, isolées du fait de leur situation et ayant subi une grosse pression de piégeage entraînant l'extinction des populations anglaises (Kyle *et al. op. cit.*). On peut alors supposer qu'étant donné la différence de niveaux de fragmentation de l'habitat sur tous les sites, la Martre est une espèce qui présente une certaine plasticité. En effet, ses populations maintiennent une abondance qui peut varier mais ne franchit pas un seuil au-dessous duquel l'effet de dérive serait inévitable.

Cependant, on sait qu'il existe, dans l'aire de répartition de la Martre en France, des zones où l'absence de données de présence est historique, *i.e.* départements dans le nord et dans le sud-est (Figure VIII, Stahl *et al.* 1997, Ruelle *et al.* 2004). Dès lors, il serait intéressant de savoir si ces zones peuvent correspondre à une réelle absence de l'espèce, auquel cas nous pourrions tester un niveau de perte et fragmentation de l'habitat seuil pour son installation. D'après les résultats de suivi, nous avons pu observer que les individus occupent des taches de surfaces très variées qui ne semblent pas atteindre de limite inférieure puisque des individus résident même dans des haies, en bordure de rivière. Cependant, les martres installées en haie sont plus instables que celles résidant en bois et massifs. On peut donc facilement imaginer que ces zones de ripisylves, qui accueillent fréquemment des martres, ne

sont que des zones utilisées temporairement dans l'attente d'un site offrant une surface de bois plus importante qu'un élément linéaire boisé. Ces zones correspondraient à des espaces constamment réapprovisionnés en individus provenant de massifs et peut-être, de bois. Dans le cas de la Somme, où aucune présence de martre n'a été rapportée depuis longtemps, il pourrait s'agir d'un cas analogue. Les quelques zones boisées pourraient suffire en tant qu'espace temporaire mais aucun massif forestier situé à proximité ne permettrait leur approvisionnement.

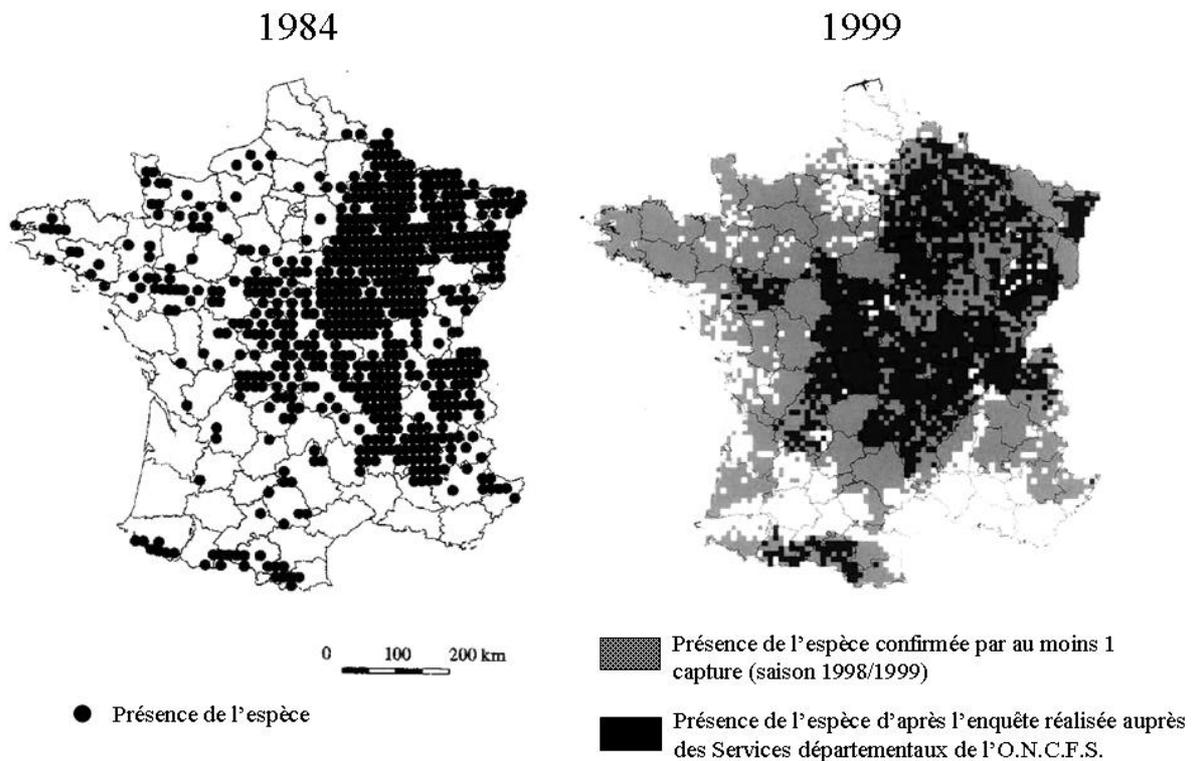


Figure VIII : Cartes de répartition de la Martre, réalisées en 1984 (d'après Fayard 1984, Stahl *et al.* 1997) et en 1999 (O.N.C.F.S., Ruelle *et al.* 2004).

Réduction de l'amplitude des mouvements quotidiens

D'après la théorie de la supplémentation (Dunning *et al.* 1992), confirmée par de nombreuses études (Ims *et al.* 1993, Redpath 1995, Tufto *et al.* 1996, Cargnelutti *et al.* 2002), on aurait pu s'attendre à ce que les domaines vitaux soient les plus grands en milieu semi-ouvert. Or, nous avons montré que les martres ont de plus petits domaines vitaux en milieu semi-ouvert (surface moyenne des domaines vitaux de mâles = 190 ha, des femelles = 50 ha) qu'en milieu forestier (surface moyenne des domaines vitaux de mâles = 350 ha, des femelles = 120 ha). Etant donné la stabilité des martres installées en bois, il semble que celles-ci

parviennent à restreindre leurs mouvements quotidiens dans des taches d'habitat très petites. Les activités sont menées principalement dans une ou deux taches de bois et seules quelques explorations sont réalisées en dehors de ces taches. Celles-ci restent anecdotiques, ce qui est confirmé par les rapports de sélection, inférieurs à 1, associés aux types d'habitat ouverts que sont les cultures et pâtures.

A la lumière des résultats obtenus lors de l'étude du mode de sélection de l'habitat, il est intéressant de s'interroger à nouveau sur les mécanismes qui peuvent expliquer la réduction de surface des domaines vitaux. Nous avons vu (Chapitre 1) que les facteurs qui peuvent moduler la surface des domaines vitaux, pour une espèce donnée, sont la productivité d'un site en ressources, la densité de la population et l'organisation sociale (Damuth 1981, Taitt 1981, Lindstedt *et al.* 1986, Sturtevant et Bissonette 1997, McLoughlin et Ferguson 2000). Le confinement apparent des martres au sein des taches de bois apporte un élément de réflexion sur l'influence de la productivité en ressources du milieu semi-ouvert. Les individus présents dans ce milieu ne modifient pas leur sélection de l'habitat puisqu'ils restent attachés aux éléments boisés en dépit de leur surface et évitent les types d'habitat ouverts. Il n'y a donc pas de modification majeure du régime alimentaire, qui aurait pu être largement complété par l'utilisation de pâtures et cultures, où l'abondance de micromammifères est beaucoup plus forte qu'en bois et forêts (Delattre *et al.* 1988). Dans ce sens, Balharry (1993) a montré d'une part que sur un site contenant seulement 3.5 % de bois, les domaines vitaux de martres étaient trois fois plus grands que sur un site contenant 27 % de bois et d'autre part, que l'installation d'individus dans le premier site s'accompagnait d'une complémentation du régime alimentaire par la consommation de carcasses en grande quantité (principalement cerfs puis moutons). Par ailleurs, nous avons montré que les zones de lisière, réputées comme des espaces où la productivité est toujours supérieure à celles dans les habitats qu'elles séparent, ne présentent pas un attrait particulier. En effet, nous avons mis en évidence que les lisières ne sont pas davantage utilisées par rapport à l'intérieur des taches de bois. Dans ces conditions, il semble peu probable que la réduction de l'amplitude des déplacements en milieu semi-ouvert puisse être attribuée à une fréquentation de lieux plus riches en ressources alimentaires. Enfin, la similitude des sites de repos utilisés dans les deux types de milieux laisse penser que les taches de bois sont capables d'offrir les mêmes conditions de gîtes que les massifs forestiers et qu'ainsi, de grands espaces de bois ne serait pas nécessaires pour réunir de bonnes conditions de gîtes. Buskirk et Ruggiero (1994) suggèrent que qualité et quantité des ressources en gîte sont déterminantes dans la distribution de la Martre américaine. Si la qualité des sites de repos ne semble pas différente entre bois et forêt, il semble assez logique

de s'attendre à ce que leur disponibilité varie avec la surface des taches d'éléments boisés. Cependant, Wilbert *et al.* (2000) ont montré que les gîtes sont utilisés de façon aléatoire mais sont aussi fréquemment réutilisés. Il semblerait alors que l'effet négatif d'une faible disponibilité en sites de repos dans les bois soit contrebalancé par un taux important de réutilisation de ces sites. Lors d'une future étude, il serait intéressant de comparer le taux de réutilisation des gîtes dans les deux milieux.

Densité et organisation sociale n'ont pas pu être évaluées au cours de notre étude. La suite de ces travaux s'attachera donc à estimer ces deux paramètres afin de connaître leur part d'influence sur les variations de surface des domaines vitaux.

En nous appuyant sur ces premiers résultats, nous suggérons que la fragmentation de l'habitat entraîne des contraintes spatiales fortes qui peuvent expliquer une partie importante des variations de surface des domaines vitaux. Selon la relation entre poids et surface de domaine (Lindsedt *et al.* 1986), la Martre semble être un animal particulièrement mobile, une particularité dont témoignent également Buskirk et Ruggiero (1994) au sujet de la Martre américaine. Ce comportement de déplacement entraînerait une augmentation « artificielle » de la surface des domaines en l'absence de contraintes spatiales. En effet, Bowman *et al.* (2002) mettent en lumière que chaque espèce est caractérisée par une mobilité propre et que celle-ci explique mieux la surface des domaines vitaux que le poids des individus. En 1981, Pulliainen s'était déjà interrogé à ce sujet et suggérait que la Martre est un animal qui n'établit pas de domaine au sens propre, se déplaçant au gré des ressources. Il avait qualifié ce comportement de « martélisme ». D'après nos observations, nous proposons plutôt que ce comportement ne soit pas dirigé directement vers la recherche de ressources alimentaires mais que les individus s'alimentent au cours de leurs déplacements. Le déplacement au gré des ressources proposé par Pulliainen (*op. cit.*) ne serait qu'une conséquence de cette importante mobilité. En milieu semi-ouvert, sous des contraintes spatiales trop fortes, celle-ci serait alors contenue au sein des taches de bois.

En milieu semi-ouvert, les individus évoluant sur des espaces réduits dans un environnement dont les caractéristiques sont très différentes de celles du milieu forestier, pourraient développer un mode d'utilisation de l'espace distinct de celui des individus forestiers. Un des mécanismes qui pourrait l'expliquer est l'empreinte natale de l'habitat sur un individu, qui peut avoir une influence considérable sur son mode de sélection de l'habitat pendant la dispersion et pour son installation. Ce phénomène, appelé NHPI (« Natal Hypothesis Post Induction », Immelmann 1975, Davis et Stamps 2004), est capable

d'entraîner une spéciation sympatrique sous l'effet d'une adaptation locale. Nous avons vu que trois groupes de martres étaient présents sur notre site d'étude : martres de forêt, martres de bois et martres de haie. Si nous ne savons pas où les martres de haie finissent par s'installer, nous pouvons dire, en revanche, que les deux autres groupes, forêt et bois, sont permanents sur le site. Dans ces conditions, mais sans aller jusqu'à une situation de spéciation, on aurait pu s'attendre à ce que les sous-populations de martres correspondent également à des sous-populations génétiques. Cependant, nous n'avons pu pas mettre en évidence de telles sous-populations ni dans les Ardennes, ni dans les deux autres sites d'étude (Bresse et Isère). Nous pouvons proposer deux explications à ce résultat : soit les martres ne répondent pas de façon marquée au phénomène d'empreinte, soit les tests utilisés ne sont pas adaptés pour détecter les groupes génétiques d'individus car ceux-ci ne correspondent pas à des groupes continus dans l'espace (Figure IX). Afin de confirmer ces résultats, il s'agira ultérieurement de mettre en application sur nos données des tests a priori (plus puissants) en utilisant les groupes soupçonnés (selon les milieux) comme groupes statistiques.

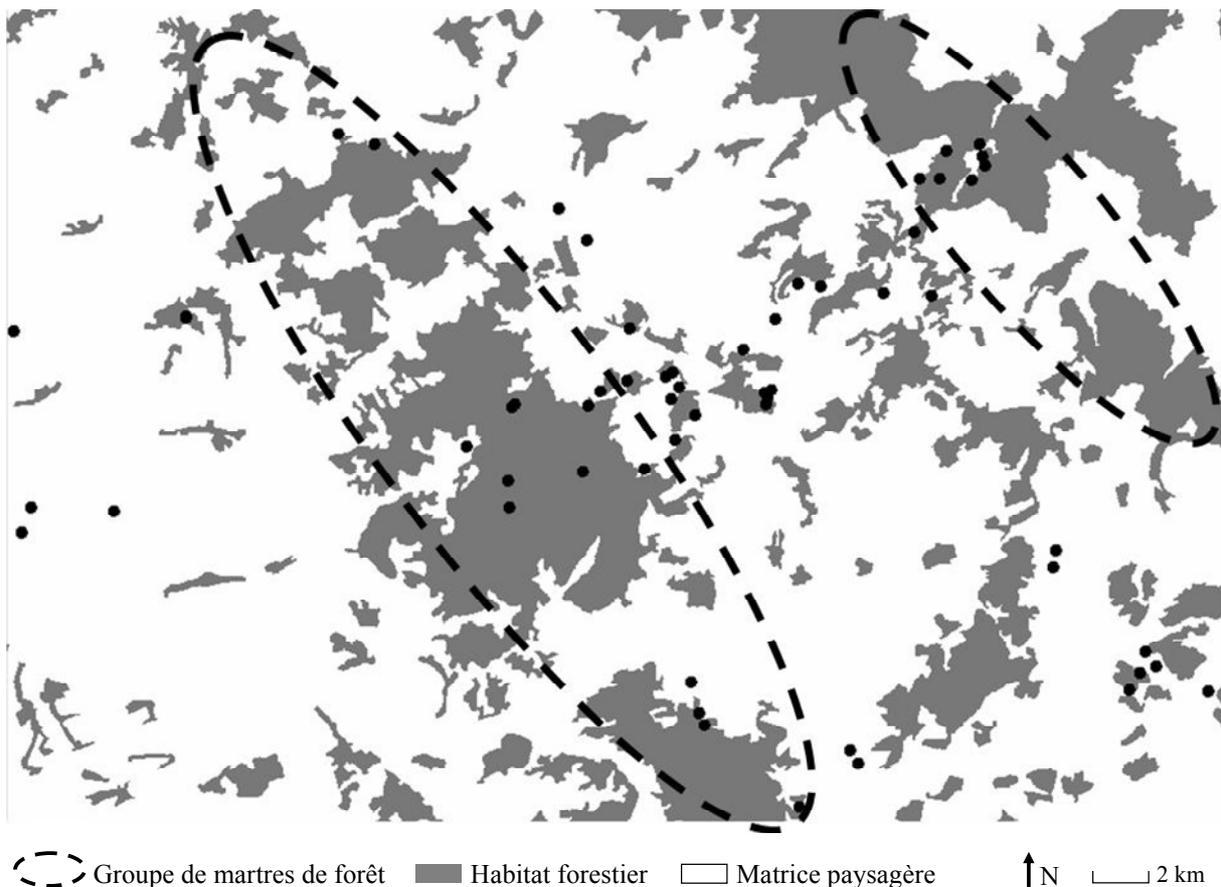


Figure IX : Position des groupes de martres dans le paysage (les martres de forêt sont entourées dans les cercles interrompus noirs et les martres de bois sont en dehors des cercles, fond de carte Corin Land Cover)

Influence de la structure du paysage sur les mouvements de dispersion

La dispersion est un processus qui tient une place majeure dans la détermination de la structure d'une population (Bowman *et al.* 2002), des patrons d'utilisation de l'habitat (Krebs *et al.* 1969), de la colonisation de sites (Bowman *et al.* 2001) et de l'extinction de populations (Fahrig 2001). Or, nous avons montré que les mouvements de dispersion efficaces, *i.e.* flux de gènes, sont influencés par la structure de l'habitat forestier dans le paysage. En effet, les distances et coûts des trajets écologiques expliquent mieux les distances génétiques inter-individuelles que celles et ceux des trajets euclidiens (Chapitre 4). Par conséquent, la connectivité structurelle du paysage apparaît de première importance dans le maintien de la connectivité entre populations. Par ailleurs, les distances génétiques entre individus semblent aussi mieux corrélées avec le coût des trajets écologiques qu'avec la distance de ces trajets. Il semble alors qu'en paysage hétérogène, les risques de mortalité associés à la traversée de la matrice ont une influence négative plus importante sur les distances de dispersion de martres que les dépenses énergétiques liées à la distance du trajet. Ces résultats montrent que chez la Martre, le niveau de fragmentation de l'habitat a un impact important sur le flux de gènes. Dans ces conditions, la présence de réseaux de haies dans un paysage semble le meilleur moyen d'amoindrir le coût d'un déplacement en milieux semi-ouverts ou ouverts.

D'après ces résultats, on aurait pu s'attendre à une différenciation génétique croissante entre individus en fonction du niveau de fragmentation de l'habitat. Or, aucune différence dans les mesures de structure génétique n'a pu être mise en évidence au sein des trois sites d'étude (F_{IS} non différents de 0 pour la Bresse et l'Isère et de 6 % pour les Ardennes). L'hypothèse la plus probable est l'homogénéisation du pool génétique via des flux de gènes à grande échelle. En effet, un petit nombre d'individus se dispersant à grande distance suffit à entraîner assez de flux génétiques pour fondre la structure génétique d'une population (Broquet *et al.* 2006). Ces auteurs ont montré que la distribution des distances de dispersion, chez la Martre américaine, est de type fortement leptokurtique, c'est-à-dire qu'une grande majorité des individus se dispersent sur de courtes distances (entre 0 et 5 km) et quelques individus réalisent de grands trajets (supérieurs à 50 km). Sur le site d'étude des Ardennes, le suivi de onze individus en dispersion nous permet de penser que la Martre d'Europe est également capable de parcourir de grandes distances (Figure X). Le plus grand trajet que nous ayons pu suivre comptait au moins 40 km de distance euclidienne. L'individu (une femelle) a été capturé sur son site de naissance mais n'a pas pu être suivi jusqu'à sa sédentarisation. Ainsi,

dans une population de martres, il existe bien des individus capables de réaliser de grandes distances de dispersion et ainsi d'homogénéiser le pool génétique de la population.

Au cours de leurs déplacements, les individus se dispersant sur de grandes distances vont être amenés à traverser des paysages très différents, et leur réponse à la fragmentation de l'habitat va avoir un impact fort dans le brassage de l'information génétique. Or, l'approche indirecte des mouvements de dispersion efficaces qu'est l'analyse des flux géniques trouve ici des limites. Elle nous renseigne bien sur l'influence de la structure du paysage sur la majorité des événements de flux géniques mais ne nous apporte pas d'information sur les capacités de la Martre à traverser de grandes zones sans éléments boisés. Les onze individus suivis en dispersion ont parcouru environ 6 à 40 km pour les femelles (N=6) et 5 à 20 km pour les mâles (N=5). A partir des deux plus grands trajets, *i.e.* 30 et 40 km, nous avons pu identifier une distance maximale entre deux taches de bois traversée par les martres de 1.2 km. A l'échelle d'un trajet de dispersion moyen, environ 5 km selon la relation entre poids et distance de dispersion de Sutherland *et al.* (2000), cette distance paraît importante et cela traduit bien le côté exceptionnel de ce type de déplacement. Il est à noter qu'entre chaque déplacement, les animaux continuaient de gîter dans les éléments boisés disponibles.

La mise en place d'une étude de suivi direct de martres en dispersion est donc à envisager afin de compléter ces informations.

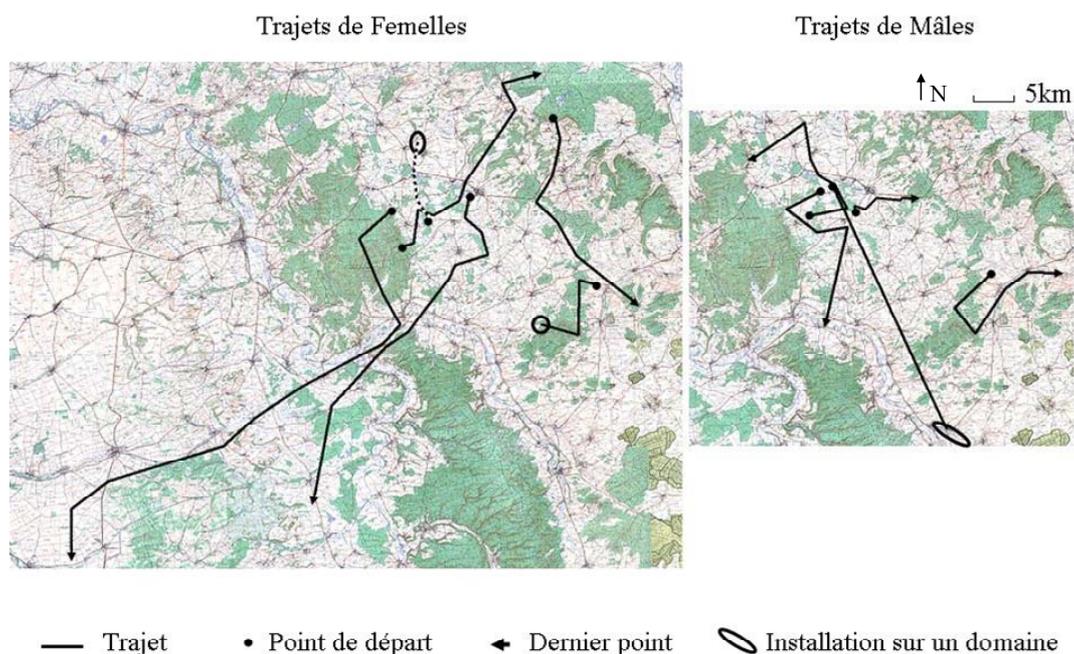


Figure X : Trajets de dispersion des martres suivies sur le site d'étude des Ardennes (les points noir sont les sites de départ, les cercles noirs sont les domaines vitaux après dispersion et les trajets terminés par une flèche représentent ceux pour lesquels les individus n'ont pas pu être suivis jusqu'à leur sédentarisation ; Fonds de carte IGN au 25000^{ème})

Ces observations ne remettent donc pas en cause l'estimation du coût de la traversée de zones ouvertes sur les distances de dispersion mais nous permettent de suggérer qu'un grand espace ouvert (dans lequel on trouve tout de même de rares boqueteaux) ne constitue pas une rupture totale de connectivité dans le paysage. Ceci permet de reconsidérer la définition de la matrice paysagère dans les modèles de métapopulation, lesquels l'ont trop souvent assimilée à un espace imperméable aux déplacements des individus.

Réponse différente à la fragmentation de l'habitat en fonction des sexes

L'existence d'un biais en faveur d'un sexe dans le processus de dispersion est à considérer, puisque celui-ci peut avoir des conséquences importantes sur la structure génétique des populations. Dans le cas d'un tel biais, l'homogénéisation des flux géniques va reposer davantage sur le sexe le plus dispersant d'une part, et d'autre part va entraîner un patron de structure génétique unique pour chaque sexe (Prugnolle et de Meeus 2002). Ceci peut mener, selon Prout (1981), à un excès d'hétérozygotie dans les descendants, pouvant à son tour contrebalancer les effets de dépression de consanguinité.

Dans les populations de Mammifères polygynes, le patron de dispersion classiquement observé est un déséquilibre des taux et distances de dispersion entre les sexes, en faveur des mâles (Greenwood 1980). Cependant, dans la population de martres des Ardennes, nous avons montré qu'il n'existe pas de différence significative entre les distances génétiques inter-individuelles des femelles et celles des mâles. La tendance était même inversée avec des femelles légèrement moins distantes entre elles que les mâles. Cette tendance est soutenue par les quelques individus suivis en dispersion montrant que les plus grands trajets de dispersion sont observés chez des femelles. Celle-ci est appuyée également par les résultats de nos modèles d'isolement par la distance, qui montrent une influence de la structure du paysage différente entre les sexes. En effet, les distances génétiques entre mâles sont le mieux corrélées aux distances des trajets euclidiens alors que les distances génétiques entre femelles étaient le mieux corrélées aux coûts des trajets écologiques. Ainsi, les flux géniques des femelles de martres ne semblent pas influencés par la distance mais par la connectivité d'un paysage. D'après la différence obtenue dans les réponses à la fragmentation de l'habitat selon les sexes, on peut s'attendre à ce que le patron de différenciation génétique varie aussi bien avec la proportion d'individus récoltés appartenant aux deux sexes qu'avec le niveau de fragmentation de l'habitat du site d'étude. Malheureusement, la faiblesse de l'échantillonnage

en Bresse et en Isère ne nous a pas permis de confirmer ni d'infirmer les résultats obtenus dans les Ardennes.

A notre connaissance, la différence dans les taux et distances de dispersion en fonction du sexe n'a jamais été testée sur les populations de martres, que ce soit en milieu forestier continu ou fragmenté. Il est donc difficile de savoir si ce résultat correspond à une réponse à la fragmentation de l'habitat ou si l'espèce présente un comportement divergent de la théorie de Greenwood (1980), qui considère une relation entre le système de reproduction et le taux de dispersion. Ce biais est attendu en faveur des mâles lorsque la compétition entre mâles pour l'accès aux partenaires sexuels est plus importante que celle entre femelles pour l'accès aux ressources (Dobson 1982). D'après nos données, il semblerait que la fragmentation de l'habitat affecte plus fortement la disponibilité en ressources que celle en partenaires sexuels. Ainsi, on pourrait se retrouver dans une situation de compétition pour les ressources qui prédomine et engendre un biais dans le taux de dispersion en faveur des femelles. C'est ce que l'on observe chez les espèces monogames, comme c'est le cas chez la majorité des Oiseaux ou encore chez la Musaraigne musette (*Crocidura russula*, Favre *et al.* 1997). Par ailleurs, la compétition pour les ressources conduit à une intolérance inter-individuelle qui se traduit souvent chez les Carnivores par une territorialité intrasexuelle (Powell 1979). La mise en place d'un comportement territorial, coûteux, peut entraîner une diminution de surface de l'espace utilisé. Cette hypothèse est corroborée par le mode d'utilisation et de sélection de l'habitat par les femelles de martres en milieu semi-ouvert. En effet, bien que le faible nombre de femelles par rapport au nombre de mâles ne nous a pas permis de traiter ces données, il s'avère que le domaine vital des femelles est plus fortement réduit que celui des mâles : 41% de la surface moyenne estimée en milieu forestier contre 55% pour les mâles, et ces domaines sont bien centrés sur les taches d'habitat. On remarque aussi qu'ils sont constitués à 64% en moyenne d'éléments boisés contre 23% en moyenne pour les mâles. Ainsi, compte tenu de l'hypothèse avancée de compétition forte pour les ressources, on peut suggérer que ce patron de dispersion des femelles correspond à la nécessité de trouver une tache d'habitat forestier de surface suffisante pour établir un domaine dans lequel elles pourront se reproduire. En effet, dans un paysage forestier fragmenté, la disponibilité de telles surfaces diminue avec le niveau de perte et de fragmentation de l'habitat et peut donc entraîner une augmentation des distances de dispersion. Ce type de réponse, spécifique au sexe, a déjà été montré sur de nombreux rongeurs (les mâles utilisant des zones plus hostiles que les femelles (Ims 1987, Lambin *et al.* 1992, Stenseth et Ims 1993)) et correspond bien à une distribution des femelles

en fonction des ressources alimentaires et des sites de repos (Osfteld 1985, Wolff 1993) et à une distribution des mâles en fonction des partenaires sexuels (Ims 1987).

Conclusion et perspectives

Le but fondamental d'une étude de l'impact d'un processus sur une population est de savoir si le processus en question est susceptible de nuire à la viabilité, ou à la persistance, de la population étudiée. Par ces travaux, nous avons donc cherché à apporter des éléments de réflexion sur l'effet de la fragmentation de l'habitat sur la persistance des populations de martres en milieu forestier fragmenté.

L'occupation (présence et installation) d'un site par des individus est un premier paramètre important à considérer puisque ce sont les bases de l'établissement d'une population. L'occupation du milieu semi-ouvert par les martres présente donc les premiers critères d'existence d'une population. La réduction des déplacements quotidiens des individus peut alors être interprétée comme une accommodation à ce milieu. Celui-ci semble capable de contenir les ressources nécessaires à leur maintien puisque les domaines vitaux de martres sont stables. Ce résultat fournit une explication possible au mécanisme d'implantation d'une population dans un tel milieu. Par ailleurs, même si les mouvements de dispersion efficaces sont influencés par la structure du paysage, aucune barrière importante dans le paysage des trois sites d'étude n'a pu être mise en évidence. Les trois populations analysées sont toutes susceptibles d'être réapprovisionnées en individus provenant de sites voisins. Il semble donc que le phénomène d'isolement reproductif ne puisse être rencontré, chez la Martre, que dans des conditions extrêmes de fragmentation de l'habitat. Enfin, les femelles sont plus affectées par ce processus que les mâles. D'après l'hypothèse selon laquelle elles ont besoin d'une tache d'une surface minimum d'habitat, on peut s'attendre à ce que le taux de femelles diminue fortement en milieu forestier fragmenté. Ceci peut avoir des conséquences importantes à terme sur la viabilité d'une population puisque la réduction du nombre de femelles aura un impact fort sur l'effectif efficace de la population en présence. Il s'agit alors de savoir si une telle population est capable de se maintenir par elle-même ou si elle nécessite un réapprovisionnement constant en individus par les massifs voisins.

La question de la reproduction reste donc un point essentiel pour savoir si le milieu forestier fragmenté présente les caractéristiques ou non d'un milieu puits (tel que l'entend Pulliam (1988), et dans lequel le taux de croissance d'une population est négatif). Dans la continuité de ce doctorat, une étude se met en place actuellement. Un de ses objectifs

principaux est de déterminer l'origine des martres installées en milieu semi-ouvert. Celles-ci peuvent provenir de massifs voisins qu'elles auraient quitté en raison d'une saturation du milieu, ou être nées en milieu semi-ouvert. Allen (1982) et Balharry (1993) suggèrent que les martres requièrent des taches d'habitat forestier d'au moins 230 ha pour établir des territoires de reproduction. Selon cette hypothèse, le milieu semi-ouvert ne devrait donc pas accueillir de femelles reproductrices puisque aucune tache d'élément forestier ne dépasse les 200 ha. Cependant, des informations collectées au cours de notre étude laissent penser que les femelles présentes dans ce milieu sont capables de se reproduire et d'élever des jeunes. Fin juillet 2006, nous avons capturé un jeune sur le domaine, stable, d'une femelle équipée et il s'avère que celui-ci partageait plus de la moitié de ses gènes avec elle. Il est donc probable qu'il soit issu d'une portée de cette femelle. Dans une autre tache de bois, nous avons capturé un jeune, trop petit pour être équipé, en mai de cette même année et certainement trop petit pour s'être déjà dispersé. Il paraît donc fortement probable que les martres se reproduisent et élèvent des jeunes en milieu semi-ouvert. Dans ces conditions, la surface seuil de tache d'habitat permettant la reproduction paraît beaucoup plus faible que celle précédemment décrite pour la Martre. Une fois la reproduction confirmée dans ce milieu, il s'agira alors de déterminer si le taux de reproduction des individus présents est suffisant pour permettre à la population de se maintenir.

La notion de viabilité d'une population est bien souvent mise en parallèle avec la qualité du milieu qui l'accueille. Un milieu forestier fragmenté est classiquement considéré, pour une espèce forestière, comme un milieu de qualité moyenne à faible, selon le niveau de perte et fragmentation de l'habitat. Ce concept est né de l'hétérogénéité des milieux qui accueillent les populations d'une même espèce. Ainsi, il est universellement reconnu que les différents types de milieux n'ont pas la même capacité à satisfaire les besoins d'une espèce, et font varier considérablement les paramètres démographiques des populations en présence. Les prochaines études devraient s'attacher à définir la qualité d'un milieu en fonction de son niveau de fragmentation pour la Martre d'Europe.

Références

- Allen A.W. 1982. *Habitat suitability index models: marten*. U.S. Fish and Wildlife Services. Washington D.C. 9 p.
- Balharry D. 1993. Factors affecting the distribution and population density of pine marten (*Martes martes* L.) in Scotland. PhD Thesis, University of Aberdeen.

- Beklemishev V.N. 1960. Spatial and Functional Structure of Populations. *Bulletin MOIP, section Biology* **65**(2): 41-50.
- Bowman J., Jaeger J.A.G. & Fahrig L. 2002. Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. *Ecology* **83**(7): 2049-2055.
- Bowman J., Forbes G.J. & Dilworth T.G. 2001. The spatial component of variation in small-mammal abundance measured at three scales. *Canadian Journal of Zoology* **79**: 137–144.
- Brainerd S.M. 1997. Habitat selection and range use by the Eurasian pine marten (*Martes martes*) in relation to commercial forestry practices in southern boreal Scandinavia. PhD Thesis, Agricultural University of Norway.
- Broquet T., Ray N., Petit E., Fryxell J.M. & Burel F. 2006. Genetic isolation by distance and landscape connectivity in the American marten (*Martes americana*). *Landscape Ecology* **21**(6): 877-889.
- Buskirk S.W. & Ruggiero L.F. 1994. American Marten. pp. 7-37. in: Ruggiero L.F., Aubry K.B., Buskirk S.W., Lyon L.J. & Zielinski W.J. (eds) *The scientific basis for conserving forest carnivores: American marten, fisher, lynx, and wolverine in the western United States*. General Technical Report RM-254. Fort Collins, CO, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. 184 p.
- Cargnelutti B., Reby D., Desneux L., Angibault J.-M., Joachim J. & Hewison A.J. 2002. Space use by roe deer in a fragmented landscape some preliminary results. *Revue d'Ecologie* **57**(1): 29-37.
- Chapin T.G., Harrison D.J. & Katnik D.D. 1998. Influence of landscape pattern on habitat use by American marten in an industrial forest. *Conservation Biology* **12**(6): 1327-1337.
- Damuth J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature* **290**: 699-700.
- Davis J.M. & Stamps J.A. 2004. The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends in Ecology and Evolution* **19**(8): 411-416.
- Delattre P., Pascal M., Le Pesteur M.-H., Giraudoux P. & Damange J.-P. 1988. Caractéristiques écologiques et épidémiologiques de l'*Echinococcus multilocularis* au cours d'un cycle complet des populations d'un hôte intermédiaire (*Microtus arvalis*). *Canadian Journal of Zoology* **66**: 2740-2750.
- Dobson F.S. 1982. Competition for mates and predominant juvenile dispersal in mammals. *Animal Behaviour* **30**: 1183-1192.

- Dunning J.B., Danielson B.J. & Pulliam H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **65**(1): 169-175.
- Fahrig L. 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* **100**: 65-74.
- Favre L., Balloux F., Goudet J. & Perrin N. 1997. Female-biased dispersal in the monogamous mammal *Crocidura russula*: evidence from field and microsatellite patterns. *Proceedings of the Royal Society B* **269**: 127-132.
- Fayard A. 1984. *Atlas des mammifères de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris, 299 p.
- Greenwood P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* **28**: 1140-1162.
- Hargis C.D., Bissonette J.A. & Turner D.L. 1999. The influence of forest fragmentation and landscape pattern on American martens. *Journal of Applied Ecology* **36**: 157-172.
- Immelmann K. 1975. Ecological significance of imprinting and early learning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **6**: 15-37.
- Ims R.A., Rolstad J. & Wegge P. 1993. Predicting space use responses to habitat fragmentation: can voles *Microtus oeconomus* serve as an experimental model system EMS for capercaillie grouse *Tetrao urogallus* in boreal forest? *Biological Conservation* **63**: 261-268.
- Ims R.A. 1987. Male spacing systems in microtine rodents. *American Naturalist* **130**: 475-484.
- Krebs C.J., Keller B.L. & Tamarin R.H. 1969. *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology* **50**: 587-607.
- Kyle C.J., Davison A. & Strobeck C. 2003. Genetic structure of European pine martens (*Martes martes*) and evidence for introgression with *M. americana* in England. *Conservation Genetics* **4**: 179-188.
- Lambin X., Krebs C.J. & Scott B. 1992. Spacing system of the tundra vole *Microtus oeconomus* during the breeding season in Canada's western Arctic. *Canadian Journal of Zoology* **70**: 2068-2072.
- Lindstedt S.B., Miller B.J. & Buskirk S.W. 1986. Home range, time and body size in mammals. *Ecology* **67**: 413-418.
- Marchési P. 1989. Ecologie et comportement de la martre (*Martes martes* L.) dans le Jura Suisse. PhD Thesis, Université de Neuchatel. 185 p.

- McLoughlin P.D. & Ferguson S.H. 2000. A hierarchical pattern of limiting factors helps explain variation in home range size. *Ecoscience* **7**(2): 123-130.
- Ostfeld R.S. 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *American Naturalist* **126**: 1-15.
- Paragi T.F., Johnson W.N., Katnik D.D. & Magoun A.J. 1996. Marten selection of postfire seres in the Alaskan taiga. *Canadian Journal of Zoology* **74**: 2226-2237.
- Potvin F., Bélanger L. & Lowell K. 2000. Marten habitat selection in a clearcut boreal landscape. *Conservation Biology* **14**(3): 844-857.
- Powell R.A. 1979. Mustelid spacing patterns: Variations on a theme by *Mustela*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **50**: 153-165.
- Prout T. 1981. A note on the island model with sex dependent migration. *Theoretical and Applied Genetics* **59**: 327-332.
- Prugnolle F. & de Meeus T. 2002. Inferring sex-biased dispersal from population genetic tools: a review. *Heredity* **88**(3): 161-165.
- Pulliam H.R. 1981. Winter habitat selection, home range, and movements of the pine marten (*Martes martes*) in a Finnish Lapland forest. pp.1068-1087. in: Chapman J.A. & Pursley D. (eds) *Proceedings of the Worldwide Furbearer Conference, Frostburg, Maryland*. Johns Hopkins Press, Baltimore, MD.
- Pulliam H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* **132**: 652-661.
- Redpath S.M. 1995. Habitat fragmentation and the individual: Tawny Owls, *Strix aluco*, in woodland patches. *The Journal of Animal Ecology* **64**(5): 652-661.
- Ruette S., Léger F., Albaret M., Stahl P., Migot P. & Landry P. 2004. Enquête sur la répartition de la Martre, de la Fouine, de la Belette, de l'Hermine et du Putois en France. *Faune sauvage* **263**: 28-34.
- Stahl P., Léger F. & Migot P. 1997. *Répartition des petits carnivores en France. Bibliographie et recommandations pour la poursuite du recueil des informations*. Office National de la Chasse, Saint-Benoist, 82 p.
- Stenseth N.C. & Ims R.A. 1993. *The biology of lemmings*. Academic Press, London, UK.
- Stier N. 2000. Habitat use of the pine marten *Martes martes* in small-scale woodlands of Mecklenburg (Germany). *Lutra* **43**: 185-203.
- Sturtevant B.R. & Bissonette J.A. 1997. Stand structure and microtine abundance in Newfoundland: implications for marten. pp.182-198. in: Proulx G., Bryant H.N. &

- Woodward P.M. (eds) *Martes: taxonomy, ecology, techniques, and management*. Provincial Museum of Alberta, Edmond, Canada.
- Sutherland G.D., Harestadt A.S., Price K. & Lertzman K.P. 2000. Scaling of Natal Dispersal Distances in Terrestrial Birds and Mammals. *Conservation Ecology* **4**(1): 16 <http://www.consecol.org/vol4/iss1/art16>.
- Taitt M. 1981. The Effect of Extra Food on Small Rodent Populations: I. Deermice (*Peromyscus maniculatus*). *Journal of Animal Ecology* **50**(1): 111-124.
- Thompson I.D. & Harestad A.S. 1994. Effects of logging on American martens, and models for habitat management. pp.355-367. in: Buskirk S.W., Harestad A.S., Raphael M.G. & Powell R.A. (eds) *Martens, Sables, and Fishers: biology and conservation*. Comstock, Ithaca, New York. 496 p.
- Tufto J., Andersen R. & Linnell J. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small Cervid: the Roe deer. *Journal of Animal Ecology* **65**(6): 715-724.
- Wilbert C.J., Buskirk S.W. & Gerow K.G. 2000. Effects of weather and snow on habitat selection by American martens (*Martes americana*). *Canadian Journal of Zoology* **78**: 1691-1696.
- Wolff J.O. 1993. Why are female small mammals territorial? *Oikos* **68**: 364-370.
- Young A.G., Boyle T. & Brown T. 1996 The population genetic consequences of habitat fragmentation in plants. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 413-418.
- Zalewski A. & Jedrzejewski W. 2006. Spatial organisation and dynamics of the pine marten *Martes martes* population in Bialowieza Forest (E Poland) compared with other European woodlands. *Ecography* **29**: 31-43.

ANNEXES

Annexe I : Movement patterns, habitat selection and corridor use of a typical woodland-dweller species, the pine marten (*Martes martes*) in fragmented landscape

Article soumis dans Canadian Journal of Zoology

Title

Movement patterns, habitat selection and corridor use of a typical woodland-dweller species, the pine marten (*Martes martes*) in fragmented landscape.

Authors

Vincent PEREBOOM^{1,2,3}, Marina MERGEY¹, Nicolas VILLERETTE^{1,4}, Rémi HELDER¹, Jean-François GERARD⁴ and Thierry LODÉ³

¹ Centre de Recherche et de Formation en Eco-Ethologie, 2C2A, F-08240 Boult-aux-Bois, France.

² Laboratoire Paysages et Biodiversité, Université d'Angers, 2 bd Lavoisier, F-49045 Angers cedex 01, France.

³ UMR 6552 UR1-CNRS EVE, Université de Rennes I, 263 avenue du général Leclerc, CS 74205, F-36042 Rennes cedex, France.

⁴ Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, INRA, BP 52627, F-31326 Castanet-Tolosan cedex, France.

Corresponding author

Name: Vincent PEREBOOM

Address: 920, rte 275; Frampton, Qué; G0R 1M0 Canada

Telephone/Fax number: + 1 418 479 26 06

E-mail: vincent.p@tele2.ch

Type of manuscript

Original paper

Title

Movement patterns, habitat selection and corridor use of a typical woodland-dweller species, the pine marten (*Martes martes*) in fragmented landscape.

Abstract

Woodland fragmentation through land consolidation practices is a recognised major threat to biodiversity in Europe. While its impact on the occurrence of species has frequently been the object of focus, its impact on movements of individuals has rarely been studied.

In this study we used paths of radio-tracked pine marten *Martes martes*, a forest-dwelling species, with fixes taken at very short (3 min.) intervals, to determine their habitat selection and use of corridors in fragmented landscape.

Our results are contrary to those generally found in the literature. Individuals are not confined to large forests but make use of small wood plots and hedgerows as well. The latter are not solely used as corridors for movements between large forests. Individuals even move faster in large forests than in all other habitat types studied, suggesting pine martens preferentially forage in small woods, edges and hedgerows than in large forests. Roads and buildings are not avoided but fields are, although not acting as barrier as martens cross them. Furthermore, when in fields, martens stay close to forest cover, which suggests that although they are not restricted to large forests they do exhibit a dependence on the presence of trees in the vicinity.

Résumé

La fragmentation du milieu forestier par le remembrement est reconnue comme mettant en péril la biodiversité. La mise en relation entre la présence d'une espèce et le degré de fragmentation a souvent été faite mais il est rare que les individus eux-mêmes à travers leurs déplacements aient été étudiés.

Notre étude a pour but d'éclaircir la sélection de l'habitat et l'utilisation de corridors en milieu fragmenté chez une espèce forestière, la martre *Martes martes*. Nous avons pour ce faire relevé les parcours d'individus équipés de collier-émetteur avec des relevés à très courts (3 min.) intervalles.

Nos résultats s'opposent à ceux généralement trouvés dans la littérature. Les martres ne sont pas confinées aux grands massifs forestiers, fréquentant également bosquets et haies, qui ne sont pas utilisés uniquement comme corridors de déplacements. Au contraire, ce sont dans les massifs que les martres se déplacent le plus rapidement, laissant supposer que la martre chasse préférentiellement dans les petits éléments forestiers. Le milieu ouvert est le seul à être évité (routes et bâtiments ne le sont pas), sans pour autant qu'il constitue une barrière. Les martres restent à proximité du couvert forestier lorsqu'elles s'aventurent en milieu ouvert, soulignant ainsi leur attachement au couvert forestier.

Key-words

GIS, Habitat Fragmentation, Mustelid, Path, Radio-tracking, Resource Selection Function, Segments, Step Selection Function.

1. Introduction

Artificial loss of natural habitats is one of the main reasons for the decline of biodiversity worldwide (Ramade 1995, Caughley and Gunn 1996, Myers 1997, Noss and Csuti 1997, Wilcove et al. 1998). Woodlands, however, have been increasing over the past fifty years in both Europe and North America. Nevertheless, these continents still face local droppings of number of species (FAO 1995, 2005, 2006). Therefore, rather than the reduction of woodlands, their fragmentation is pointed out as a factor of special importance in the surviving of inhabiting species.

Woodland fragmentation through land consolidation practices has occurred over much of Europe and North America due to the intensification of agricultural practices that drastically modified original landscapes (Merriam 1984, Saunders et al. 1991, FAO 1995, 2005, 2006). One of the main consequences is an increasing isolation of remnant wood plots. Such isolation seriously put in jeopardy the stability and survival of woodland-dweller populations (Pimm et al. 1988, Reed 2004). Indeed, connectivity between populations crucially depends on the ability of individuals to migrate between forested areas. For terrestrial woodland-dwellers, small woods, edges and hedgerows may be important ecological connectors between larger woodlands. In contrast, fields such as pastures and crops may constitute physical barriers. In addition, the modern landscape has become increasingly urbanised through roads and buildings construction. These may form physical barriers to movement as well and are furthermore sources of disturbances through associated human activities.

Habitat specialists are usually recognised as highly vulnerable to habitat fragmentation (Bright 1993). Many empirical studies on woodland-dweller species have been conducted in order to assess the impact of woodland fragmentation and urbanisation on the distribution of populations, e. g. red squirrel *Sciurus vulgaris* (Verboom and Van Apeldoorn 1990, Van Apeldoorn et al. 1994), wolf *Canis lupus* (Mladenoff et al. 1995), western grey kangaroo *Macropus fuliginosus*, euro *M. robustus* (Arnold et al. 1995), flying squirrel *Pteromys volans* (Mönkkönen et al. 1997), ungulates (Pearson et al. 1995) and snakes (Luiselli and Capizzi 1997). These studies however generally focus on the species occurrence in relation to landscape heterogeneity. Few studies are conducted at the level of individuals in order to determine how they move within such landscapes (but see Fortin et al. 2005). An interesting example of the impact of fragmentation is given by the European roe deer *Capreolus capreolus*, a typical forest-dweller species inhabiting most wooded landscapes of temperate

Europe. While populations of roe deer are mainly found within or close to wooded structures, at the local scale individuals have colonised crop fields on a long-term basis (Marchal et al. 1998, Hewison et al. 2001). Thus, the roe deer clearly exhibits an ability to live within very different habitats, making it a species with low sensitivity to woodland fragmentation. However, if roe deer had not colonised this new habitat as a consequence of a reduction of hunting pressure and the quasi absence of large predators, this species would probably still be considered a strictly woodland species.

In this context, it appears of special importance to understand to what extent woodland-dweller species are sensitive to woodland fragmentation, in particular species that did not yet or have just begun colonising new habitats. The pine marten *Martes martes* (Linnaeus, 1758) is a typical woodland-dweller mustelid particularly sensitive to modification of its original habitat (Bissonette et al. 1989, Brainerd 1990, Buskirk and Powell 1994) not only because of its habitat specialisation but because of traits frequently found in carnivores as well: it occurs in small densities, adults have low reproductive outputs, home ranges are generally larger than ca. 200 hectares and exclusive between males, and subadults usually disperse over long distances (Noss et al. 1996, Sunquist and Sunquist 2001).

However, the conclusion that pine martens are dependent on forests is based solely on studies on habitat selection undertaken within large forested areas and focusing mainly on differences between types and ages of forest patches (Pulliainen 1981, Zalewski 1997, Kleef 2000, Zalewski and Jedrzejewski 2006). Marchesi (1989) and Stier (2000) put this supposed vulnerability to question in the conclusion of their papers; and while pine martens mainly inhabit large forests (Balharry 1993, Brainerd and Rolstad 2002, Baltrūnaitė 2006), individuals are actually sighted in fragmented landscapes (Pereboom 2006, this study). We can therefore wonder how do pine martens move and use habitats within fragmented landscapes composed of both habitats of origin and *a priori* inhospitable habitats.

In order to challenge this question, our aim in the present paper was to investigate movement patterns and habitat selection of pine martens in fragmented landscape. Pine martens were radio-tracked by night while moving from one resting site to the next. We tested several predictions, based on the assumption that the pine marten is a woodland-dweller species strongly attached to wooded structures. We expected pine martens to preferentially use forests larger than 200 ha which is the male minimal home range reported in the literature (Labrid 1986, Zalewski 1997, Zalewski and Jedrzejewski 2006). We further expected pine martens to travel preferentially and with high movement-speed within groves, edges and hedgerows, since these habitats may be used as connectors between forests. Finally, we

expected pine martens to avoid non-wooded habitats, i. e. both fields and human constructions.

2. Materials and methods

2.1. Study area

The study was carried out in the Ardennes, a rural region in northeastern France. The area is situated on a clay plateau of woody hills, at an altitude varying between 100-300 m above sea-level, irrigated by 2 main rivers, the Aisne and the Meuse. It is characterized by a low density of human population (less than 10 inhabitants per km²) dispersed in isolated farms and very small villages. Climate is semi-continental with wet, cold winters and large variations of temperatures in the summer. Météo France (Belval Station) records per year about 64 days of frost and only 39 days of temperatures exceeding 25°C for the area. Rainfall is well spread over the year with an average of 900 mm. Woodlands, dominated by spruces (*Picea abies*), deciduous oaks (*Quercus* sp.) and beeches (*Fagus sylvatica*), cover 27% of the area and is embedded in a matrix of agricultural fields (cereals) and pastures that constitutes 72% of the area.

Using FRAGSTAT, we quantified the level of wood cover fragmentation of the study area (restricted to an area of 257 km² encompassing all location fixes) through indices already used by Hargis et al. (1999) in a study on the American Pine Marten, *Martes americana*, to wit: Percentage of Landscape (27 %); Mean Patch Size (1.2 ha); Patch Size Coefficient of Variation (3047 ha); Edge Density (72 m/ha); Mean Proximity Index (2411); and Mean Euclidian Nearest Neighbour Distance (30 m).

We further defined 6 habitat categories for our analyses on martens: 4 classes of woodlands, i.e. forests (>200 ha, 15% of study area), groves (between 0.5 and 200 ha, 8% of study area), hedgerows (linear elements, 2% of study area), and edges (15 m large band around forest and grove patches, 4% of study area), the other 2 categories being fields (pastures and crops, 70% of study area) and human constructions, including roads and buildings (1% of study area). The limit between groves and forests (200 ha) was established on the basis of pine marten territorial behaviour since 200 ha is the minimum home range size of male pine martens reported in the literature (Labrid 1986, Zalewski 1997, Zalewski and Jedrzejewski 2006). Habitat classification was made using GIS software Arcview 3.2 with

data derived from IGN maps (1: 25 000) as well as recent aerial photographs (precision of 50 cm) in order to attain higher precision in the fragmented parts of the study area.

2.2. Study animals

Eight pine martens were live-trapped between April 2002 and December 2005. They were caught in baited cage traps (100cm x 30cm x 30cm) placed all year round in fauna passages. Captured individuals were anaesthetised by intramuscular injection of ketamine hydrochloride (0.15 mg/kg) and Domitor (0.075 mg/kg) and fitted with activity/inactivity indicating radio-collars (Televilt, about 36 g, between 1.9 and 3.3% of pine marten body weight). Age was estimated by checking teeth but recapture of individuals showed that this method was not always reliable. Adults and sub-adults were therefore all pooled together.

Sex ratio of tracked animals was biased towards males with 5 males for 3 females. In accordance with the literature (Reig 1992, Holmes and Powell 1994), martens displayed a significant (Mann-Whitney: $U = 15$, $P = 0.0236$) sexual dimorphism in body weight with males (1.7 ± 0.3 kg) being on average 1.4 times heavier than females (1.2 ± 0.1 kg).

2.3. Data collection

Collared pine martens were radio-tracked by two or three field workers from vehicles equipped with 3-m high Yagi antennae. We tracked one pine marten at a time, all through one complete activity period. An activity period was defined as the movement of an individual from one resting site to the next. Animals were considered resting if inactive for more than 30 minutes. We located them by simultaneous biangulation or triangulation, at less than 500 m from the individual to minimize localisation errors, with a mean sampling frequency of one location per 3 min 36 sec \pm 4 min 54 sec. The large standard deviation is due to the fact that if the radio-tracked animal was active but staying in the same place, we only kept the first location in our analyses, discarding the following identical locations to prevent redundancy of data. Azimuths were recorded from 2 or 3 positions which could change in order to increase precision. Animal location was estimated using L.O.A.S. software with a bearing error of 5 degrees. Locations completely out of the way and obviously due to tracking errors were considered outliers and discarded. Finally, as recommended by Pace (2001) and applied by several authors (Dickson et al. 2005; Vokoun and Rabeni 2006), we applied a correction on

data to further increase precision, taking a moving window of 3 locations and obtaining a new position for each window based on average.

2.4. Data analysis

2.4.1. Movement patterns

Since pine martens were located at short time intervals in the course of a path, the length of the segment joining two successive locations could be considered as a good approximation of the distance really travelled by the monitored individual. Accordingly, we extracted four variables from each path: (1) time elapsed between beginning and end of path, (2) length of path, (3) Euclidian distance between first and last location of path, and (4) straightness of path calculated as the ratio between variables (2) and (3). Mixed-effect ANOVA's including the individuals as random factor were carried out to test for the effect of sex on these four variables (using R 2.4.0).

2.4.2. Habitat selection and corridor use

Pine marten habitat selection and corridor use were investigated in two ways. First, analyses were performed on the locations within the six habitats (cf. the Resource Selection Function, RSF; Manly et al. 2002). Second, analyses were carried out on the segments linking two successive locations in the course of a path in order to examine distances travelled within the six habitats (cf. the Step Selection Function, SSF; Fortin et al. 2005). In the two cases, as detailed below, habitat availability was estimated by generating random paths. Thereafter, habitat use and availability (as well as habitat selection by the two sexes) were compared using the log-likelihood χ^2 statistic, and associated P-value was obtained by the Monte Carlo method.

2.4.2.1. Random paths

We randomly permuted the order of the segments composing each path using the ArcView 3.x, v. 3.8.a extension developed by Jenness (2004). The first and last locations of paths were maintained so that we respected the global movement patterns of each path (i.e., variables (1) to (4) described above). This operation was carried out 99 times per path. Thereafter, on the basis of all the random paths so obtained (or of those corresponding to the

individuals of a single sex), we computed the expected total number of locations and the expected total distance travelled within each habitat.

2.4.2.2. Log-likelihood χ^2 statistic

The observed total numbers of locations (as well as the observed total distances travelled) within the six habitats were compared to the corresponding expected values, computing the log-likelihood χ^2 statistic (Manly et al. 2002):

$$L_{\chi^2} = 2 \sum_h O_h \cdot \ln(O_h / E_h), \quad [1]$$

where O_h is the observed value for habitat h , and E_h , the expected value for habitat h . If the value obtained for the log-likelihood χ^2 was found to be significant, we then compared observed and expected values within each possible pair of habitats.

In order to test for the effect of sex on habitat selection, we computed the statistic:

$$L_{\chi^2} = (L_{\chi^2}m + L_{\chi^2}f) - L_{\chi^2}mf \quad [2]$$

where $L_{\chi^2}m$, $L_{\chi^2}f$ and $L_{\chi^2}mf$ are the log-likelihood χ^2 statistics computed for males only, for females only and for the two sexes confounded, respectively. By the general theory of log-likelihood tests, L_{χ^2} is a log-likelihood χ^2 statistic, which in the present case measures the difference between the sexes in habitat selection (see Manly et al. 2002).

2.4.2.3. Monte Carlo method

In our case, the log-likelihood χ^2 values obtained did not follow a standard χ^2 distribution under the null hypothesis (of no habitat selection, or of no difference between the sexes), because they were computed on non-independent locations, or on distances (which are not frequencies but continuous variables). Accordingly, the P-value of each log-likelihood χ^2 value was obtained using the Monte Carlo method (Manly 1997). The principle of this method is the following. (i) Data are permuted in such a way that samples corresponding to the null hypothesis are generated. (ii) The log-likelihood χ^2 statistic is recalculated on each permuted

sample. (iii) The log-likelihood χ^2 values so obtained and the observed value are ranked together in decreasing order, and the P-value of the observed log-likelihood χ^2 value is given by its percentile.

In order to obtain the P-value for the effect of sex on habitat selection (statistic [2]), we simply permuted the sex of pine martens. This operation was carried out 55 times since data were collected on 5 males and 3 females, and the number of possible combinations including the one observed was in this case $8!/(5!3!) = 56$.

In order to obtain the P-value of the log-likelihood χ^2 statistic measuring habitat selection (statistic [1]), we permuted the habitats at random and independently for each monitored pine marten. This operation was carried out 500 times among the $8.(6!) = 5760$ possible permutations including the observed one.

Finally, in order to obtain the P-value for each of the 15 possible pair-wise comparisons between habitats, we permuted the two considered habitats at random, and independently for each pine marten. This operation was carried out 255 times since there were $2^8 = 256$ possible permutations including the observed one. Since the 15 comparisons involved the same set of data, the threshold of the P-values should be corrected following the Bonferroni procedure ($\alpha_{\text{cor}} = 0.05/15 = 0.0033$). However, as the smallest possible P-value was 0.004 (i.e., $1/256$) rather than 0.0033, we fixed α_{cor} at 0.004 rather than 0.0033 so that the experiment-wise error rate sets at 0.06 (i.e. 0.004×15) rather than 0.05.

2.4.3. Distance to wooded structures

As the pine marten is known to be a forest-dwelling species, we expect individuals to stay close to wood covers when located within fields. We therefore calculated for each path the mean distance between the locations situated in the fields and the nearest wood cover (i.e. edges of both forests and groves, and hedgerows). We did the same operation with the 99 corresponding random paths (see ‘Random paths’ above) in order to obtain the mean distance expected under the assumption that martens moved independently of wood cover. The difference between the observed and expected mean distances obtained per path was then compared to 0, by computing a mixed-effect ANOVA with only the intercept in the fixed-effect part of the model and the individuals as random factor. Another mixed-effect ANOVA with the individuals as random factor was performed to test for the effect of sex on mean distance to nearest wood cover.

2.4.4 Movement-speed within habitats

Analyses performed on distances travelled within the six habitats do not indicate whether pine martens exhibited the same movement-speed within the six habitats. Nevertheless, we might expect pine martens to move faster within corridors while the reverse might be expected in preferred habitats.

Since pine martens were located at regular intervals in the course of a path, the faster they were moving within a given habitat the lower was the chance to locate them within this habitat. We therefore approximated movement-speed within a given habitat for each path by computing the distance travelled within this habitat divided by the number of locations collected within this habitat plus 1 (the systematic addition of 1 to the number of locations allowed to compute the movement-speeds within each habitat crossed even though no location was collected within it during the path considered).

Mixed-effect ANOVA's including individuals and paths as nested random factors were carried out to test for the effects of sex, habitat and interaction between sex and habitat. Since mean and variance of movement-speeds were correlated, data were log-transformed before analysis.

3. Results

Each Pine marten was radio-tracked during a little more than 5 months (on average \pm SD, 160 \pm 127 days per marten). Paths were collected between June 2003 and May 2006 except from November to January of each year. A total of 45 paths (5.6 \pm 3.0 paths per marten) consisting of a total of 1,275 locations (28.3 \pm 19.6 locations per path) were recorded.

3.1. Movement patterns

Despite the body weight dimorphism recorded between males and females (see Materials and Methods), no significant effect of sex was found on time elapsed between beginning and end of path (mixed-effect ANOVA: $F_{[1,6]} = 4.211$, $P = 0.086$), length of path ($F_{[1,6]} = 0.160$, $P = 0.703$), Euclidian distance between first and last location of path ($F_{[1,6]} = 0.693$, $P = 0.437$), and straightness of path ($F_{[1,6]} = 0.474$, $P = 0.517$). During the night, pine martens moved from one resting site to the next on average (\pm SD) during 1h 38 min (\pm 59 min) while travelling along 2.1 km (\pm 1.7 km). Pine martens clearly tended to loop back as the mean

linear distance between first and last location of paths (421.5 ± 438.4 m) was about the fifth of the length travelled (straightness of paths: 0.24 ± 0.19). Nevertheless, pine martens never observed to come back to previous resting site.

3.2. Habitat selection

Despite the recorded sexual body weight dimorphism, males and females did not differ significantly in their use of the six habitats (Monte Carlo test: log-likelihood $\chi^2 = 46.177$, $P = 0.107$). The eight pine martens were therefore pooled in subsequent analyses.

The six habitats distinguished in the study site were not used as expected under the hypothesis that pine martens used the fragmented landscape at random (log-likelihood $\chi^2 = 74.729$, $P = 0.026$). Table 1 shows the results of the pair-wise comparisons between habitats (Monte Carlo test with $\alpha_{\text{cor}} = 0.004$). Edges, groves and human constructions were significantly preferred to fields. Hedgerows and forests tended to occupy an intermediate position since they were neither more nor less intensively used than edges, groves, human constructions, or fields.

The selection ratios (i.e. observed divided by expected number of locations) calculated for the six habitats are shown in Figure 1. With respect to the results cited above, habitats that did not differ significantly are underlined by the same line. It is worth noting that the selection ratios of the four wooded habitats were very different and that, compared to edges, groves and hedgerows, and contrary to our prediction, pine martens did not prefer forests. Furthermore, pine martens did not avoid human constructions. Finally, fields were the only habitat that was somewhat avoided by pine martens even though their usage intensity did not differ from both hedgerows and forests (Table 1).

3.3. Corridor use

No significant effect of sex was detected concerning the distances travelled within the six habitats (log-likelihood $\chi^2 = 2887.945$, $P = 0.107$). Furthermore, the distances travelled within the six habitats revealed that distances did not differ significantly from those expected by random use of the six habitats (log-likelihood $\chi^2 = 4010.384$, $P = 0.182$).

3.4. Distance to wooded structures

When pine martens were located within fields, they were significantly closer to nearest wood cover (whatever the size) or hedgerow than expected by chance ($F_{[1,34]} = 7.222$, $P = 0.011$). On average (\pm SD), they were located at 41.7 ± 31.8 m from the nearest wood cover habitat. This distance did not significantly depend on sex ($F_{[1,5]} = 0.584$, $P = 0.479$).

3.5. Movement-speed within habitats

With regards to movement-speeds of pine martens, while the backward selection procedure performed on the components of the mixed-effect ANOVA revealed neither significant effect of the interaction between sex and habitat ($F_{[5,94]} = 0.634$, $P = 0.675$), nor significant effect of sex ($F_{[1,6]} = 1.838$, $P = 0.224$), it revealed a very significant effect of habitat ($F_{[5,99]} = 26.706$, $P < 0.0001$). Actually (Table 2; Figure 2), pine martens moved substantially and significantly faster within forests than within the other habitats with the exception of fields. Moreover, they exhibited movement-speeds significantly lower within human constructions than within all other habitats.

4. Discussion

Our aim was to determine habitat selection by pine martens in fragmented landscape. The very few studies on the European pine marten in fragmented landscapes (Marchesi 1989, Stier 2000) had announced a habitat selection pattern less strict than described in previous works. Our results corroborate and strengthen this prediction. Our path analyses allowed us to highlight several aspects of martens behaviour, to wit: males and females do not differ in their habitat selection pattern; large forests are not used more than other habitat types, human constructions are used as much as woodlands and hedgerows, and open areas tend to be avoided; no difference was found between the different habitat types crossed; and speed of movement of pine martens differs with habitat type with individuals moving the fastest in forests and the slowest in human construction.

1- Sexual dimorphism

As found in the literature (Reig 1992, Holmes and Powell, 1994) and corroborated by our own results, martens exhibit a pronounced corporal dimorphism between sexes. This dimorphism

is expected to lead to differences in energetic requirements. The literature for example shows that home range size of male pine martens is larger than female's. Despite expected differences with regards to characteristics of paths and habitat selection pattern, our results did not show any significant difference between sexes. To understand how then males have larger home ranges than females one must look at all paths taken together. Even though both sexes have similar paths, females stay within the same area from night to night while males tend to shift from one place to the next, leading to larger home ranges for males. In a single night males and females have almost the same space use pattern but over many weeks and months males are more erratic, moving farther and exploring wider ranges.

2- Habitat selection

In accordance with our predictions, pine martens do not randomly use all available habitat types for their normal activities in fragmented agricultural landscape. Woodlands are preferred and fields constitute the less intensively used habitat. In accordance with many authors (Pulliainen 1981, Labrid 1986, Brainerd 1990, Selas 1990), our results indicate that martens are forest-dwelling animals. We found however that pine martens are not the forest specialist species usually described in the literature, i.e. restricted to large forests (*e.g.* Storch 1988, Schröpfer 1997), as we found no different use of the four wood cover types (hedgerows, edges, groves, and forests). Size of forest patches does therefore not seem to be a discriminating factor of habitat selection. Even though martens stay at a mean distance of 30 m from forest habitat types, confirming their attachment to forest cover, they are more concerned about the presence of trees as units of forest cover rather than about the extent of forest cover. Small wood plots and hedgerows are suitable for daily activities of foraging and even single trees may be used, at least as resting site.

However, contrary to what was expected, our results show that human constructions are not avoided. This can be due to the study area containing less than 1% of human construction. This weak percentage may make its use or avoidance difficult to highlight, our assessment of habitat availability being moreover very strict. The comparison between used and available habitat is actually strongly dependent on the presence of all habitats in the vicinity of paths because the null value of the frequentation index not only means equilibrium between use and availability of one habitat type but it may also mean the absence of this habitat type in the close vicinity of the animal's path. If a habitat type like the little represented human constructions does not appear in an observed path or in the associated simulated paths, the analysis can give erroneous conclusions indicating that this habitat type is

used as expected. We actually never observed pine martens visiting buildings or foraging in gardens or around farms. From the eight radio-tracked pine martens, only one crossed a village, and this over a very short period of time compared to the length of the path.

On the other hand, pine martens do not show any preference or avoidance when crossing the different habitat types. Our results indicate that all habitat types in the landscape are crossed: all types of forest cover, fields, and human constructions. This means that, at the spatial scale studied, we can state that none of the habitat type plays the role of corridor or of barrier for pine martens movement. As regards to fields, although pine martens avoid them, they frequently cross them, confirming Stier's (2000) results that these animals do not shrink back from crossing treeless areas.

Finally, speed of movement of pine martens varies with habitat type. Contrary to what was expected, individuals move faster in forests than in the other habitat types with the exception of fields. Taking their habitat selection pattern into account, this suggests that forests, as one of the preferred habitat type, facilitate their movements, which is in accordance with pine martens being forest-dwelling animals. On the other hand, fields do not constitute a real barrier for pine martens. As a matter of fact, we radio-tracked on several occasions a pine marten in maize fields where it was probably foraging.

3- Presence in fragmented landscapes

The radio-tracked pine martens were present in fragmented landscape over a period of time longer than a single night excursion or while in dispersal transit between two forest patches. We can therefore state that pine marten individuals are settled in this landscape. Their settling in fragmented landscape may derive from the capacity of individuals to lower their level of selectiveness while however keeping their characteristic of forest specialists. Most authors believe that habitat selection in pine martens is determined by predator avoidance, foraging success and/or thermoregulation (Pulliainen 1981, Thompson and Harestad 1994, Zalewski 1997, Stier 2000, Brainerd and Rolstad 2002). With regards to predator avoidance, we know that in boreal forests, where most studies on pine marten have taken place, there is an important biodiversity with numerous predators of pine martens such as wolves, lynx, owls, bears, and foxes (Pulliainen 1981, Lindström et al. 1995). Various authors suggested that predation is lower in mature forests than in clearcuts (Buskirk and Powell 1994, Chapin et al. 1998). Predation by foxes is well-known in Scandinavia and has a strong impact on pine marten populations (Brainerd et al. 1995, Lindström et al. 1995). Under these high latitudes, pine martens use to hide and rest under the ground to protect themselves from snow and low

temperatures which makes them vulnerable to red foxes and other large terrestrial predators. In France, on the other hand, these predators have almost completely disappeared, except foxes. Moreover, we have during our study never observed pine martens resting under the ground and in this way exposed to foxes. Predation pressure may consequently be much lower in France than in northern countries. With regards to foraging success, many studies have shown that open areas as clearcuts and meadows are characterised by a wide diversity of small mammals and provide high foraging opportunities (Thompson and Harestad 1994, Huggard 1999). Simon (1980) and Spencer et al. (1983) showed that American pine martens select meadow edges for foraging and although they avoid venturing in open areas interior, they frequently hunt up to 10 m from the forest edge. Thus, in the absence of predators, pine martens may tend to hunt in open areas where small mammals are much more abundant than under forest cover. This is what demonstrated Clevenger (1994) on the island of Minorca. Finally, with regards thermoregulation, pine martens are characterized by an elongated body and a highly conductive fur, which raises the energetic costs in thermoregulation (Buskirk et Powell 1994, Brainerd et al. 1995). Resting and denning sites are consequently selected to overcome this drawback, arboreal cavities and birds and squirrels nests being usually preferred (Pulliainen 1981, Marchesi 1989, Brainerd et al. 1995, Zalewski 1997). In our landscapes, hedgerows are constituted of trees (*Salix* sp., *Fraxinus* sp., *Quercus* sp., *Malus* sp., etc.) and shrubs (*Crataegus monogyna*, *Prunus* sp. and *Coryllus avellana* for the most part) which) that provide quantity of adequate elements for shelter both from cold temperatures and predators. All these confounded parameters bring a possible explanation for the pine marten space use behaviour observed in our study site with individuals using hedgerows and wood plots smaller than 200 ha more than what was expected.

Our work did not however show that pine martens can proliferate in fragmented landscapes without the presence of large forested areas. We therefore stress the need to undertake a long-term study to gain information on the capacity of populations to maintain themselves in hedged farmland. We may already hypothesise that to reproduce martens require an area of forest cover many times superior to the size of their home range, as is the case for area-sensitive forest birds (Robbins *et al.* 1989). We therefore conclude that there is a need for research on their home range and reproductive success in fragmented landscapes with further investigations as well in areas where forest cover is even sparser than found in our study site.

5. Acknowledgements

We thank the 'Conseil Régional de Champagne-Ardenne' and the 'Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise' for financial support to V. Pereboom, M. Mergey and N. Villerette.

6. References

- Arnold, G.W., Weeldenburg, J.R., and Ng, V.M. 1995. Factors affecting the distribution and abundance of western grey kangaroos (*Macropus fuliginosus*) and euros (*M. robustus*) in a fragmented landscape. *Landscape Ecol.* **10**: 65-74.
- Balharay, D. 1993. Social organization in martens: an inflexible system? *Symp. Zool. Soc. Lond.* **65**: 321-345.
- Baltrūnaitė, L. 2006. Diet and winter habitat use of the red fox, pine marten and raccoon dog in Dzūkija national park, Lithuania. *Acta Zool. Lituanica.* **16**(1): 46-60.
- Bissonette J.A., Frederickson R.J. and Tucker B.J. 1989. American marten: a case for landscape-level management. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference.* **54**: 89-101.
- Brainerd, S.M. 1990. The pine marten and forest fragmentation: a review and synthesis. In: Myrberget, S. ed. *Transaction of the 19th IUGB Congress; 1989 September 1989; Trondheim, Norway.* International Union of Game Biologist. pp. 421-434.
- Brainerd, S.M., and Rolstad, J. 2002. Habitat selection by Eurasian pine martens *Martes martes* in managed forests of southern boreal Scandinavia. *Wildlife Biology.* **8**(4): 289-297.
- Brainerd, S.M., Helldin, J.-O., Lindström, E.R., Rolstad, E., Rolstad, J., and Storch, I. 1995. Pine marten (*Martes martes*) selection of resting and denning sites in Scandinavian managed forests. *Ann. Zool. Fennici.* **32**: 151-157.
- Bright, P.W. 1993. Habitat fragmentation - problems and predictions for British mammals. *Mamm. Rev.* **23**: 101-111.
- Buskirk, S.W., and Powell, R.A. 1994. Habitat ecology of fishers and American martens. In: *Martens, sables, and fishers: biology and conservation.* S.W., Buskirk, A.S., Harestad A.S., Raphael, M.G., and R.A., Poxell Ed. Cornell University Press, Ithaca, New York. pp. 283-296.

- Caughley, G., and Gunn, A. 1996. Conservation Biology in Theory and Practice. Blackwell Science, Inc.
- Chapin, T.G., Harrison, D.J., and Katnik, D.D. 1998. Influence of Landscape Pattern on Habitat Use by American Marten in an Industrial Forest. *Cons. Biol.* **12**(6): 1327-1337.
- Clevenger, A.P. 1994. Habitat characteristics of European pine martens *Martes martes* in an insular Mediterranean environment. *Ecography*. **17**(3): 257-263.
- Dickson, B.G., Jenness, J.S., and Beier, P. 2005. Influence of vegetation, topography, and roads on cougar movement in southern California. *J. Wildl. Mgmt.* **69**(1): 264-276.
- FAO 1995. France: rapport de pays pour la conference technique internationale de la FAO sur les ressources phytogénétiques. FOA, Viale delle Terme di Caracalla, Rome, Italy 245pp. Available from www.fao.org.
- FAO 2005. Evaluation de ressources forestières modiales 2005. France. Rapport national. FOA, Viale delle Terme di Caracalla, Rome, Italy, 70pp. Available from www.fao.org/forestry/fra2005.
- FAO 2006. Global Forest Resources Assessment 2005. Progress towards sustainable forest management. FOA, Viale delle Terme di Caracalla, Rome, Italy. 348pp. Available at: www.fao.org
- Fortin, D., Beyer, H.L., Boyce, M.S., Smith, D.W., Duchesne, T., and Mao, S.J. 2005. Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone national park. *Ecology*. **86**: 1320-1330.
- Hargis, C.D., Bissonette, J.A., and Turner, D.L. 1999. The Influence of Forest Fragmentation and Landscape Pattern on American Martens. *J. App. Ecol.* **36**(1): 157-172.
- Hewison, M., Vincent, J.P., Joachim, J., Angibault, J.M., Cargnelutti, C., and Cibien, C. 2001. The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. *Can. J. Zool.* **79**: 679-689.
- Holmes, T., and Powell, R. 1994. Morphology, ecology, and the evolution of sexual dimorphism in North American Martes. In: *Martens, Sables, and Fishers, Biology and Conservation*, Comstock Publishing, Ithaca, New York. pp. 72-84.
- Huggard, D. 1999. Marten use of different harvesting treatments in high elevation forest at Sicamous Creek. Victoria B.C. British Columbia Ministry of Forests. Research Report 17.
- Jenness, J. 2004. Alternate animal movement routes extension for ArcView 3.x, v.2.1. Jenness Enterprises. Available from <http://www.jennessent.com/>.

- Kleef, H.L. 2000. Natal den attendance of two female pine martens *Martes martes* related to kitten development. *Lutra*. **43**: 137-149.
- Labrid, M. 1986. La martre (*Martes martes*, Linnaeus, 1758). *Encyclopédie des Carnivores de France*, vol. 9. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Paris.
- Lindström, E., Brainerd, S.M., Helldin, J.O., and Overskaug, K. 1995. Pine marten-red fox interactions: a case of intra-guild predation? *Annales Zoologici Fennici*. **32**: 123-130.
- Luiselli, L., and Capizzi, D. 1997. Influences of area, isolation, and habitat features on distribution of snakes in Mediterranean fragmented woodlands. *Biodivers. Conserv.* **6**: 1339-1351.
- Manly, B.F.J. 1997. Randomization, bootstrap and Monte Carlo method in biology. Second edition. Chapman and Chapman, London, England.
- Manly, B.F.J., McDonald, L.L., Thomas, A.D., McDonald, T.L., and Erickson W.E. 2002. Resource selection by animals, statistical design and analysis for field studies. Second edition. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.
- Marchal, C., Gerard, J.F., Delorme, D., Boisaubert, B., and Bideau, E. 1998. Space and habitat use by field roe deer (*Capreolus capreolus*) in mid-winter and mid-growing season. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildl.* **15**: 737-746.
- Marchesi, P. 1989. Écologie et comportement de la martre (*Martes martes* L.) dans le Jura suisse. Thèse de doctorat, Institut de zoologie - Uni. de Neuchâtel.
- Mladenoff, D.J., Sickley, T.A., Haight, R.G., and Wydeven, A.P. 1995. A regional landscape analysis and prediction of favorable gray wolf habitat in the northern Great Lakes region? *Cons. Biol.* **9**: 279-294.
- Merriam, H.G. 1984. Connectivity: a fundamental characteristic of landscape pattern. In *Methodology in landscape ecological research and planning*. J., Brandt, and P., Agger. Roskilde University Centre, Denmark. **1**: 5-15.
- Mönkkönen, M., Reunanen, P., Nikula, A., Inkeröinen, J., and Forsman, J. 1997. Landscape characteristics associated with the occurrence of the flying squirrel *Pteronomys volans* in old-growth forest of northern Finland. *Ecography*. **20**: 634-642.
- Myers, N. 1997. Global Biodiversity II: Losses and Threats In: *Principles of Conservation Biology*, 2nd ed. Meffe, G.K. and Carroll, C.R. eds Sinauer Associates, Inc.
- Noss, R.F., and Csuti, B. 1997. Habitat Fragmentation. In: *Principles of Conservation Biology*, 2nd ed. Meffe, G.K. and Carroll, C.R. eds Sinauer Associates, Inc. pp 269-304.

- Noss, R.F., Quigley, M.G., Hornocker, M.G., Merrill, T., and Paquet P.C. 1996. Conservation Biology and carnivore conservation on the Rocky Mountains. *Cons. Biol.* **10**: 949-963.
- Pace, R.M. 2001. Estimating and Visualizing Movement Paths from Radio-Tracking Data. In: *Radio Tracking and Animal Populations*, Millspaugh, J.J and Marzluff, J.M eds. Academic Press, Lond. pp. 189-206.
- Pearson, S.M., Turner, M.G., Wallace, L.L., and Romme, W.H. 1995. Winter habitat use by large ungulates following fire in northern Yellowstone National Park. *Ecol. Appl.* **5**: 744-755.
- Pereboom, V. 2006. Mode d'utilisation du milieu fragmenté par une espèce forestière aux habitudes discrètes, la Martre des pins *Martes martes*. Thèse de doctorat, Université d'Angers, France.
- Pimm, S.L., Jones H.L., and Diamond J. 1988. On the risk of extinction. *Am. Nat.* **132**: 757-785.
- Pulliainen, E. 1981. Winter habitat selection, home range, and movements of the pine marten (*Martes martes*) in a Finnish Lapland forest. In: *Worldwide Furbearer Conference Proceedings*. J.A. Chapman and D. Pursley, eds, Aug. 3-11, 1980 Frostburg, Maryland, USA. pp. 1068-1087.
- Ramade, F. 1995. *Éléments d'écologie: écologie appliquée*. 5ème édition, Ediscience international, 28, rue Beaunier, 75014 Paris
- Reed, D.H. 2004. Extinction risk in fragmented habitat. *Anim. Cons.* **7**: 181-191.
- Reig, S. 1992. Geographic variation in pine marten (*Martes martes*) and beech marten (*M. foina*) in Europe. *J. Mam.* **73**(4): 744-769.
- Robbins, C.S., Dawson, D.K., and Dowell, B.A. 1989. Habitat area requirements of breeding forest birds of the Middle Atlantic States. *Wildl. Monogr.* **103**: 1-34.
- Saunders, D.A., Hobbs R.J. and Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Cons Biol.* **5**(1): 18-32.
- Schröpfer, R. 1997. The implications of territoriality for the social system of the European pine marten *Martes martes* (L., 1758). *Z. Säugetierk.* **62**: 209-218.
- Selas, V. 1990. Den site in pine marten. *Fauna (Oslo)*. **43**: 27-325.
- Simon, T.L. 1980. Ecological study of the marten in the Tahoe National Forest, California. MS Thesis, Sacramento State University, Sacramento, CA. 187p.
- Spencer, W.D., Barrett, R.H., and Zielinski, W.J. 1983. Marten habitat preferences in the northern Sierra Nevada. *J. Wildl. Mgmt.* **47**: 1181-1186.

- Stier, N. 2000. Habitat use of the pine marten *Martes martes* in small-scale woodlands of Mecklenburg (Germany). *Lutra*. **43**: 185-202.
- Storch, I. 1988. Zur Raumnutzung von Baumardern. *Z. Jagdw.* **34**: 115-119.
- Sunquist, M.E., and Sunquist, F. 2001. Changing landscapes: consequences for carnivores. In: *Carnivore Conservation*. Eds J.L. Gittleman, S.M. Funk, McDonald D. and R.K. Wayne. pp. 399-418.
- Thompson, I.D., and Harestad, A.S. 1994. Effects of logging on American martens and models for habitat management. In: Buskirk S.W., Harestad A., Powell R. and Raphael M (Eds). *Proceedings of the Marten/Fisher Symposium*. Cornell University Press, Ithaca. pp. 355-367.
- Van Apeldoorn, R.C., Celada, C., and Nieuwenhuizen, W. 1994. Distribution and dynamics of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in a landscape with fragmented habitat. *Landsc. Ecol.* **9**: 227-235.
- Verboom, B., and Van Apeldoorn, R. 1990. Effects of habitat fragmentation on the red squirrel, *Sciurus vulgaris* L. *Landsc. Ecol.* **4**: 171-176.
- Vokoun, J.C., and Rabeni, C.F., 2006. Summer Diel Activity and Movement Paths of Flathead Catfish (*Pylodictis olivaris*) in Two Missouri Streams. *Am. Midl. Nat.* **155**(1): 113-122.
- Wilcove, D.S., Rothsein, D., Dubow, J., Phillips, A., and Losos, E. 1998. Quantifying threats to imperilled species in the United States. *Bioscience*. **48**: 607-615.
- Zalewski A. 1997. Factors affecting selection of resting site type by the pine marten in primeval deciduous forests (Bialowieza National Park, Poland). *Acta Theriol.* **42**(3): 271-288.
- Zalewski, A., and Jedrzejewski, W. 2006. Spatial organisation and dynamics of the pine marten *Martes martes* population in Bialowieza Forest (E Poland) compared with other European woodlands *Ecography*. **29**: 31-43.

Table 1: log-likelihood χ^2 and associated P-values of the differences between use of each pair of habitat by pine marten; significant P-values are in boldface type, and equal to the Bonferroni adjusted α of 0.004.

Habitat	Edges		Groves		Human Constr.		Hedgerows		Forests	
	$L\chi^2$	P	$L\chi^2$	P	$L\chi^2$	P	$L\chi^2$	P	$L\chi^2$	P
Groves	1.064	0.332	–	–	–	–	–	–	–	–
Human Constr.	0.790	0.305	0.205	0.531	–	–	–	–	–	–
Hedgerows	0.021	0.980	0.968	0.969	0.702	0.727	–	–	–	–
Forests	8.935	0.535	5.948	0.723	0.172	0.848	10.197	0.742	–	–
Fields	25.446	0.004	28.727	0.004	1.110	0.004	33.069	0.051	5.374	0.707

Table 2: t-values and associated P-values of the differences between movement-speeds of pine martens within habitats; P-values lower than the Bonferroni adjusted α of 0.0033 are shown in boldface type.

Habitat	Forests		Fields		Groves		Hedgerows		Edges	
	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P
Fields	2.584	0.011	–	–	–	–	–	–	–	–
Groves	3.304	0.001	1.425	0.157	–	–	–	–	–	–
Edges	4.111	<0.001	2.522	0.013	0.862	0.391	–	–	–	–
Hedgerows	4.642	<0.001	3.739	<0.001	1.834	0.070	1.043	0.300	–	–
Human Constr.	9.045	<0.001	10.421	<0.001	7.933	<0.001	7.464	<0.001	3.739	<0.001

Figure 1: Selection ratios calculated for the six habitats of the study site; habitats that did not differ significantly in their use by pine martens are underlined by the same line.

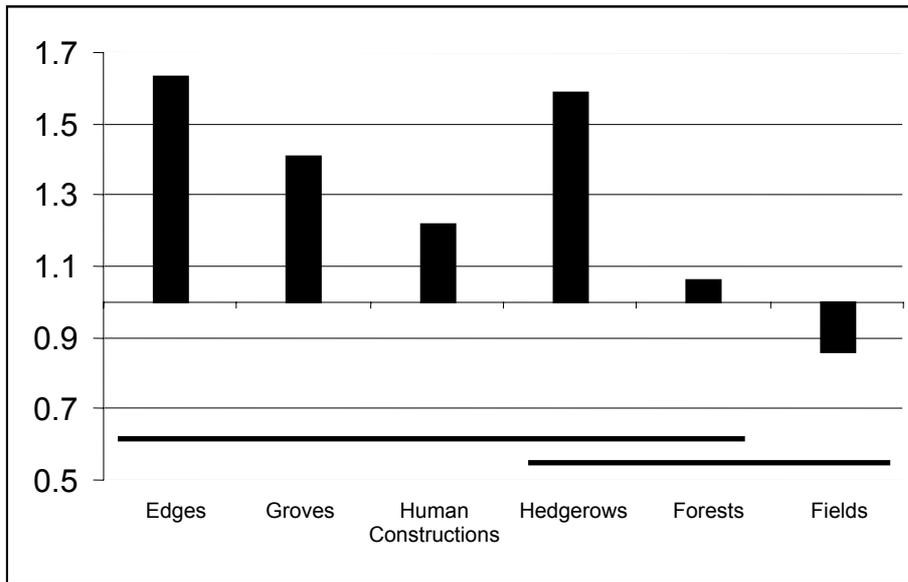
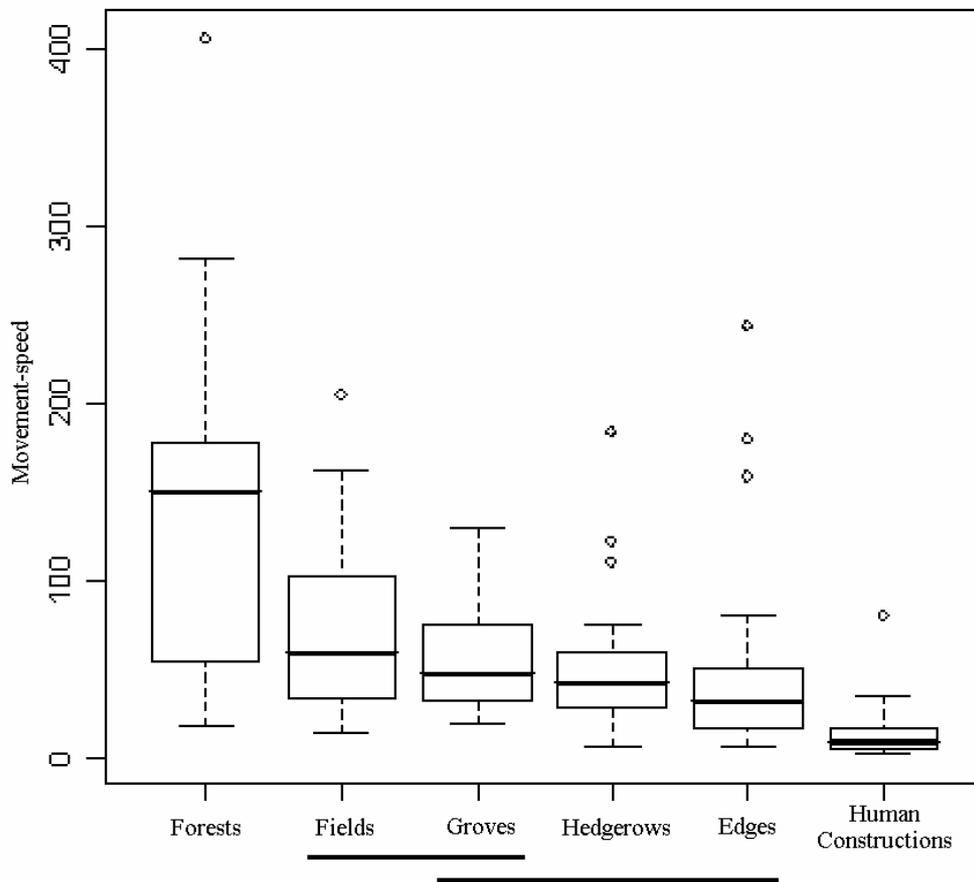


Figure 2: Box-plots and outliers (represented by open circles) of values of movement-speeds exhibited by pine martens; movement-speeds between habitats that did not differ significantly are underlined by the same line.



Annexe 2 : Déroulement d'une capture et d'une manipulation de martre



Annexe 3 : Matériel et techniques utilisés pour le suivi par radiotélémetrie



U.L.M.
équipé
d'une
antenne
de
télémetrie

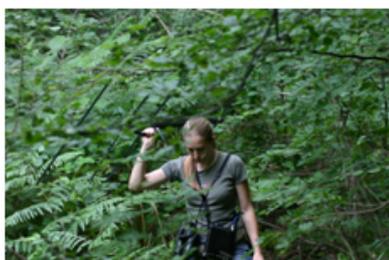


Véhicule
équipé
d'une
antenne
de
télémetrie



Tracé d'une localisation

Martres localisées par homing-in



Homing-in à l'aide d'une antenne à main



|

|

RESUME

La fragmentation de l'habitat est considérée comme une des principales menaces qui pèsent sur la biodiversité. Affectant le fonctionnement des populations, ce processus est responsable du déclin d'un nombre important d'espèces, en priorité celles dites spécialistes dans leurs traits d'histoire de vie. Cependant, les mécanismes de ce déclin ne sont pas encore complètement compris. Nous nous sommes attachés à étudier les réponses de populations de Martre d'Europe, espèce considérée comme exclusivement forestière, dans des paysages présentant différents niveaux de fragmentation de l'habitat. A partir d'un suivi télémétrique dans les Ardennes, nous avons comparé les modes d'utilisation de l'espace d'individus installés en milieux forestier et semi-ouvert puis avons analysé leur mode de sélection de l'habitat dans ce dernier milieu. Ensuite, nous avons mesuré la variabilité génétique de populations échantillonnées sur trois sites de niveaux de fragmentation distincts (la Bresse, les Ardennes et l'Isère) et l'avons comparée à celle d'autres populations européennes et d'autres Mustélidés. Enfin, nous avons étudié l'influence de la structure de l'habitat forestier sur les flux de gènes dans ces populations. Nous avons ainsi mis en évidence quatre grandes réponses des martres à la fragmentation de l'habitat forestier : i) l'occupation de sites présentant des niveaux importants de fragmentation, ii) la réduction de l'amplitude des déplacements quotidiens en milieu fragmenté, iii) l'influence de la structure de l'habitat forestier sur le mode de dispersion et iv) une réponse différente à la fragmentation de l'habitat en fonction des sexes.

Mots-clés : *Martes martes*, fragmentation de l'habitat, utilisation de l'espace, sélection de l'habitat, variabilité génétique, flux de gènes, microsatellites, télémétrie, carnivores

SUMMARY

Habitat fragmentation is one of the main causes of biodiversity loss. By disrupting population functioning, this process is responsible for a great species decline, especially the specialist ones. However, decline mechanisms are still not well understood. We studied the responses of European pine marten populations, a forest specialist species, in landscapes characterised by different levels of habitat fragmentation. Radiotracking individuals in the Ardennes, we first compared space use patterns in continuous and fragmented forests and then, we analysed the habitat selection patterns of the pine martens in the latter. Secondly, we measured the genetic variability of three populations sampled in sites with different levels of habitat fragmentation (Bresse, Ardennes and Isere) and we compared it to the variability of other European pine marten and Mustelids populations. Finally, we analysed the influence of forest structure on gene flow in these populations. We came out with the following four responses of pine martens to forest fragmentation: i) occurrence in highly forest fragmented areas, ii) reduced amplitude of daily movements in fragmented forests, iii) influence of forest structure on dispersion pattern and, iv) different response to habitat fragmentation according to sex.

Key-words: *Martes martes*, habitat fragmentation, space use, habitat selection, genetic variability, gene flow, microsatellites, radiotracking, carnivores