

Université
de Liège



UNIVERSITE DE LIEGE
FACULTE DES SCIENCES
Institut de Zoologie
Généétique de la conservation



Hélène Hürner

Thèse présentée en vue de l'obtention du grade de docteur en Sciences
Promoteur : Dr. J. Michaux
Année 2012



« Il faut sauver les espèces en voie de disparition, pas uniquement parce que nous avons besoin d'elles, mais parce que nous avons besoin de développer les qualités humaines nécessaires pour les sauver. Car ce seront celles-là mêmes dont nous avons besoin pour nous sauver nous-même. »

Mac Millan, ornithologue, XIXième siècle

REMERCIEMENTS

Huit années...c'est long... Un peu plus d'1/3 d'une vie... c'est très long... Ce parcours, quasi initiatique, je ne l'ai pas fait toute seule. Ce voyage semé d'embûches, je l'ai accompli grâce à de nombreuses personnes qui ont toutes eu un rôle important et qui me permettent de dire aujourd'hui : c'est fini ! C'est donc avec un immense plaisir que je remercie chaleureusement...

... **Johan Michaux** qui m'a repêché des eaux troubles dans lesquelles je m'étais perdue, qui m'a redonné confiance et qui m'a fait confiance ! Sans lui, il n'y aurait pas eu de thèse. Il m'a permis de poursuivre cette thèse dans les meilleures conditions possibles et a toujours cru en moi malgré la longévité record de ce travail. Merci aussi pour ton enthousiasme, ton soutien, tes encouragements et ta présence continue.

... **Messieurs Bouqueniaux, Vandewalle et Thomé** de m'avoir permis LE changement qui me fut salutaire ainsi qu'à ma thèse.

... **Claire Remacle** pour sa compréhension et son accueil des « enfants perdus ».

... tous les collaborateurs de ce travail. Je pense tout particulièrement à **Christine Meynard** (CBGP) qui a pris de son précieux temps pour m'apprendre la modélisation en quelques jours ; à **Jean-François Martin** (CBGP) grâce à qui la banque de microsattellites a pu être faite ; à **Boris Krystukek, Maurizio Sarà, Pat morris et à tous les autres « dormousers »** qui m'ont fourni échantillons et précieux conseils ; **Alexis Ribas** qui m'a accueilli dans « son » musée l'espace d'une après-midi et qui a aussi largement contribué à l'étude génétique de ce travail ; à **Sabrina Renaud** qui a sauté à pieds joints dans l'aventure et qui nous a apporté ses précieuses connaissances ; à **Alexandre de Selliers de Moranville** pour sa généreuse contribution qui permit la création de notre banque de microsattellites.

... l'ingénieur **Bernard Van Doren** du cantonnement de Virton et tous ses agents forestiers qui m'ont permis de trouver du loir et de me promener librement dans leur forêt. Je pense tout particulièrement à **Philippe Toussaint** pour ses visites des nichoirs, sa gentillesse, le partage de sa passion pour son métier et sa forêt, le remorquage de ma voiture!

... mes collègues « dormousers » : **Tanja Ruch, Vica Vekhnik, Anja** avec lesquelles j'ai partagé le même rêve et qui ont aussi contribué à ce travail au travers échantillons, présentations, informations.

... mes collègues de laboratoire : **Virginie, Laurent, Delphine, Fred, Marie...** et plus récemment **Alice Mouton, Alice Latinne, Nathalie, Marie, Maité** que j'aurais aimé avoir comme collègues au début de ma thèse, ça aurait fait une sacrée différence.

... mes collègues de terrain : **Vinciane Schockaert, Goedele Verbeylen, Hugues Fanal** qui m'ont accompagné lors de mes visites aux loirs.

... tous ceux qui m'ont apporté une grande aide logistique lorsque j'étais en mission. Je pense à **Sylvain Piry et Yannick Chaval** qui m'ont hébergé mais aussi à **Johan, Sandrina et à leurs deux enfants** qui m'ont accueillis à bras ouverts. Je n'oublierai pas non plus le berger de Py et l'allemand de Saint-Maxime avec lesquels nous avons partagé de beaux moments.

... les courageux qui m'ont accompagné l'espace de plusieurs nuits dans les forêts gaumaises bravant les papillons de nuit, les hurlements des chevreuils et la fatigue. Un immense merci à **Jonathan** le courageux, à **ma mère** toujours partante pour accompagner sa fille dans ses « folies », à la **soeurette** intrépide et à tous ceux qui m'ont téléphoné pour me soutenir dans cette épreuve comme **Vincent** mon frère, **Florence, Maité, Evelyne, Stef, Eric & Cecilia...**

... **mes amis** qui n'ont pas toujours compris mais qui étaient tout le temps là. Ils peuvent dormir sur leurs deux oreilles maintenant, ils n'auront plus à me demander inlassablement mais toujours avec entrain et sollicitude « Alors, cette thèse ? C'est bientôt fini ? ».

... **ma famille** (Bonne Maman, Marianne, Pierre,...) toujours présente également surtout **ma sœur** et **mon frère** qui ont été, sont et seront toujours là pour moi. Merci à vous deux du fond du cœur ! Et puis, bien sûr **ma mère**, présente, attentionnée, inquiète aussi, parfois à côté mais avec un soutien sans faille qui m'a permis d'en arriver là où j'en suis maintenant. Et puis, **mon père** bien sûr, discret mais tout aussi présent, toujours au courant, « jamais de problèmes, que des solutions ». Ce coup-ci, sans toi, je n'y serais vraiment jamais arrivée ! Merci pour ton sponsor, ton soutien, tes conseils, ton éternel positivisme et ta présence.

... **Jonathan** ! The last but not the least. Merci, merci, merci! Pour ton amour, ton soutien, tes encouragements, ton enthousiasme, ta présence indfectible tant pendant la rédaction que sur le terrain à porter échelle, nichoirs, à affronter les tiques, les puces, le froid, la pluie, la fatigue, les missions sur le terrain à courir après ce qui n'est plus... ça devient redondant mais sans toi, rien n'aura été possible. Que l'aventure continue !

...Pour finir, un merci à mes deux garçons, **Elric** et **Matthew**, qui m'ont permis de relativiser, d'avancer et qui me font grandir un peu tous les jours.

AVANT PROPOS

Actuellement, l'érosion de la biodiversité n'est plus à démontrer. La conservation de la biodiversité est devenue un motif de préoccupation mondiale. La plupart des observateurs admettent la disparition de nombreuses espèces, et considèrent essentiel que cette diversité soit préservée selon le principe de précaution. L'élément clé de ce processus de conservation est le choix décisif concernant quelles espèces protéger.

Les espèces présentant un grand risque d'extinction dans un futur proche, et les endroits où elles se trouvent, sont largement reconnues pour être les cibles principales des efforts de conservation.

Bien que de nombreuses espèces rares ne soient pas proches d'une extinction imminente, les espèces menacées sont typiquement rares (c-à-d de petites populations et/ou une distribution réduite). Par conséquent, en pratique, la conservation des espèces concerne principalement les espèces rares.

Les espèces communes, par contre, celles présentant un grand nombre d'individus comparé aux autres espèces du même groupe taxonomique reçoivent beaucoup moins d'attention. Loin de vouloir créer un conflit entre les espèces menacées et communes, des études récentes ont montré qu'il serait urgent de réduire cette disparité. D'une part, il devient de plus en plus évident que les espèces communes sont fondamentales à la structure et à l'équilibre de la plupart des écosystèmes. D'autre part, il apparaît que de nombreuses espèces auparavant communes sont en train de subir une réduction drastique des populations, sans toutefois aller jusqu'à être menacées d'extinction imminente.

Le présent travail porte sur l'écologie, la génétique et la conservation d'une de ces espèces répandues présentant un déclin de leurs populations sur une partie de leur aire de distribution. Plus particulièrement ce travail a pour objectif d'étudier le loir gris, *Glis glis*. Celui-ci représente en effet un modèle biologique particulièrement extrême de cette problématique : rare au Nord, nuisible au Sud.

Nous tenterons de mieux comprendre comment de telles différences de densité ont pu se mettre en place et nous nous interrogerons sur la pertinence de la conservation de ce genre d'espèces et des moyens pour y arriver.

Il nous a semblé utile de replacer d'abord le travail dans le contexte plus général de la Biologie de la conservation et d'expliquer les différents concepts abordés plus avant dans ce document.

A cette fin, une introduction relativement extensive vise à :

- i) présenter une synthèse des problématiques de recherche de la conservation de la biodiversité afin de situer l'étude dans son contexte,
- ii) développer les « outils » (écologiques et génétiques) utilisés dans le domaine de la biologie de la conservation afin de présenter les différentes disciplines abordées dans ce travail,
- iii) exposer les connaissances disponibles sur le loir gris afin d'identifier l'originalité de ce modèle d'étude.

SOMMAIRE

| | |
|--|-----------|
| INTRODUCTION..... | 8 |
| 1. La biologie de la conservation..... | 8 |
| 1.1 La sixième extinction..... | 8 |
| 1.2 Biologie de la conservation..... | 8 |
| Qu'est ce qu'une espèce ?..... | 10 |
| Qu'est ce qu'une espèce en danger ? Qu'est ce qu'une espèce rare ?..... | 11 |
| A quel niveau la conservation devrait-elle s'exercer ?..... | 14 |
| Une approche multidisciplinaire..... | 15 |
| 2. Outils pour la conservation..... | 17 |
| 2.1 Approche écologique..... | 17 |
| 2.1.1 La taille des populations..... | 17 |
| 2.1.2 L'occupation spatiale et les mouvements..... | 17 |
| 2.1.3 La spécificité écologique..... | 18 |
| 2.1.4 La modélisation de la niche écologique, un outil prometteur..... | 18 |
| 2.2 Approche génétique..... | 19 |
| 2.2.1 La phylogéographie au service de la biologie de la conservation..... | 20 |
| Les glaciations du Quaternaire en Europe..... | 20 |
| Les régions refuges..... | 22 |
| Les recolonisations post-glaciaires..... | 22 |
| Les implications en biologie de la conservation : ESU et MU..... | 24 |
| 2.2.2 La génétique des populations au service de la biologie de la conservation..... | 24 |
| 3. Présentation du modèle biologique..... | 26 |
| 3.1 Taxonomie, distribution et biologie du loir gris..... | 29 |
| 3.2 Eco-éthologie générale du loir gris..... | 30 |
| 3.2.1 Habitat..... | 30 |
| 3.2.2 Densité des populations..... | 31 |
| 3.2.3 Mouvements et domaine vital..... | 32 |
| 3.2.4 Régime alimentaire..... | 33 |
| 3.2.5 Comportement..... | 33 |
| 3.3 Génétique de l'espèce..... | 34 |
| 4. Objectifs de l'étude..... | 35 |
| MATERIEL & METHODES..... | 38 |
| 1. Approche écologique..... | 39 |
| 1.1 Etude de la modélisation de la distribution d'une espèce..... | 39 |
| 1.2 Sites d'étude..... | 42 |
| 1.3 Méthode de capture..... | 43 |
| 1.3.1 Piégeage..... | 43 |

| | |
|---|-----------|
| 1.3.2 Nichoirs..... | 44 |
| 1.4 Distribution du loir gris en Belgique..... | 46 |
| 1.5 Etude du domaine vital et des mouvements..... | 47 |
| 1.5.1 Matériel..... | 47 |
| 1.5.2 Capture et manipulation..... | 48 |
| 1.5.3 Méthode de collecte des données..... | 49 |
| 1.5.4 Echantillonnage..... | 50 |
| 1.5.5. Analyses statistiques..... | 51 |
| 1.6 Etude du régime alimentaire..... | 52 |
| 1.7 Etude de l'habitat..... | 53 |
| | |
| 2. Approche génétique..... | 54 |
| 2.1 Collecte d'échantillons..... | 54 |
| 2.2 Marqueurs moléculaires..... | 54 |
| 2.2.1 ADN mitochondrial et cytochrome b..... | 54 |
| 2.2.2 ADN nucléaire et microsatellites..... | 56 |
| 2.3 Techniques moléculaires | 58 |
| 2.3.1 Extraction de l'ADN..... | 58 |
| 2.3.2 Amplification et séquençage de l'ADN..... | 58 |
| 2.4. Analyses statistiques utilisées avec le cytochrome b..... | 59 |
| 2.4.1 Reconstructions phylogénétiques et réseaux haplotypes..... | 59 |
| 2.4.2 Structure génétique..... | 61 |
| 2.4.3 Histoire démographique..... | 62 |
| 2.4.4 Datation moléculaire..... | 62 |
| 2.4.5 Test de sélection..... | 63 |
| 2.5 Analyses statistiques utilisées avec les marqueurs microsatellites..... | 63 |
| 2.5.1 Variabilité génétique intra-populationnelle..... | 63 |
| 2.5.2 Variabilité génétique inter-populationnelle..... | 64 |
| 2.5.3 Clustering et inférence ABC..... | 64 |
| | |
| RESULTATS..... | 67 |
| | |
| Chapitre I. : ANALYSE DES BESOINS ECOLOGIQUES DE L'ESPECE..... | 68 |
| | |
| <u>Article 1</u> : Modélisation de la niche écologique de trois gliridés européens : Etude préliminaire..... | 69 |
| Synthèse de l'article..... | 69 |
| Article (en préparation)..... | 71 |
| <u>Article 2</u> : Habitat du loir gris en limite Nord-ouest de son aire de répartition (Gaume, Belgique)..... | 94 |
| Synthèse de l'article..... | 94 |
| Article (en préparation)..... | 96 |
| <u>Article 3</u> : Ecologie du loir gris en limite nord-ouest de son aire de répartition (Gaume, Belgique)..... | 122 |
| Synthèse de l'article..... | 122 |
| Article..... | 124 |
| | |
| Chapitre II. HISTOIRE EVOLUTIVE DU LOIR GRIS..... | 132 |

| | |
|---|-----|
| Article 4 : Phylogéographie du Loir gris en région paléarctique..... | 133 |
| Synthèse de l'article..... | 133 |
| Article..... | 135 |
| Article 5 : Création d'une banque de microsattellites pour le Loir gris..... | 145 |
| Synthèse de l'article..... | 145 |
| Article..... | 146 |
| Article 6 : Différenciation génétique du loir gris : reflet d'une fragmentation forestière passée..... | 149 |
| Synthèse de l'article..... | 149 |
| Article (en soumission)..... | 150 |

DISCUSSION & PERSPECTIVES..... 175

| | |
|--|-----|
| 1. Des différences d'abondance au sein d'une même espèce ?..... | 176 |
| Autrefois abondant, maintenant rare ?..... | 177 |
| Abondant en présence de caractéristiques environnementales favorables ?..... | 178 |
| Grandes différences d'abondance liée à la spécificité de l'espèce ?..... | 180 |
| Lien entre abondance et grande diversité génétique due à des facteurs spatiaux et/ou temporels ?..... | 181 |
| Rareté liée à la sensibilité de l'espèce face à la fragmentation de son habitat ?..... | 183 |
| 2. Faut-il considérer ces espèces au statut ambigu comme des espèces sensibles à protéger ou pas ? Si oui, comment ?..... | 184 |
| Une espèce commune non dénuée d'intérêt et sensible..... | 184 |
| Un avenir peu reluisant..... | 186 |
| Un futur inquiétant pour certaines espèces communes, particulièrement les spécialistes..... | 187 |
| Comment protéger ?..... | 187 |
| 3. Conclusions & Perspectives..... | 189 |

GLOSSAIRE..... 192

BIBLIOGRAPHIE..... 194

ANNEXES..... 211

RESUME

INTRODUCTION



Loir gris dans un nichoir, Torgny, Belgique (S. Vanderlinden)

INTRODUCTION

1. La biologie de la conservation

1.1 Sixième extinction

Le concept de “diversité biologique” fut utilisé pour la première fois en 1980 en référence au nombre d’espèces vivant ensemble dans une communauté. Depuis lors, l’intérêt scientifique et public de ce concept n’a plus cessé de croître ! Récemment, en Juin 2012, s’est tenu le dernier sommet de la Convention sur la Diversité Biologique au Brésil, le **Rio+20**. Les scientifiques présents ont fait le point sur les avancées et les échecs dans la mise en œuvre des Conventions signées à Rio en 1992. Cette Convention avait 3 objectifs : la conservation de la biodiversité ; l’utilisation durable de ses éléments et le partage juste et équitable des avantages découlant de l’exploitation des ressources génétiques. En 2002, à Johannesburg, un objectif plus précis avait été décidé, à savoir *assurer d’ici 2010 une forte réduction du rythme actuel de perte de diversité biologique aux niveaux mondial, national et régional*. Ce fut un échec ! Aucun des pays présents à la conférence de Nagoya en 2010 n’a rempli cet objectif. Un nouveau rapport sur la biodiversité publié en 2010 (Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique 2010) révèle que de multiples signes indiquent une poursuite du déclin de la diversité biologique :

- ⇒ Les espèces dont le risque d’extinction a été évalué se sont globalement rapprochées des catégories les plus à risque. Les amphibiens sont exposés au risques d’extinction le plus élevé et le statut des espèces coralliennes est celui qui se détériore le plus rapidement. On estime que près d’un quart des espèces végétales sont menacées d’extinction ([Encadré 1](#));
- ⇒ En moyenne, l’abondance des espèces de vertébrés dont les populations ont été évaluées a chuté de près d’un tiers entre 1970 et 2006 et elle continue de baisser à l’échelle mondiale, avec des déclins particulièrement importants dans les régions tropicales et parmi les espèces dulçaquicoles ;
- ⇒ L’étendue et l’intégrité des habitats naturels de la plupart des régions du monde continuent de diminuer ; Les zones humides continentales, les habitats de glace de

mer, les marais salants, les récifs coralliens, les herbiers marins et les récifs de coquillages connaissent tous de graves déclin ;

- ⇒ Le morcellement et la dégradation substantiels des forêts, des rivières ainsi que d'autres écosystèmes ont aussi entraîné une érosion de la diversité biologique et une diminution de la qualité des services écosystémiques ;
- ⇒ La diversité génétique des cultures et des animaux d'élevage des agrosystèmes continue de diminuer ;
- ⇒ Les cinq principales pressions contribuant directement à l'érosion de la diversité biologique (modification des habitats, surexploitation, pollution, espèces exotiques envahissantes et changements climatiques) sont restées constantes ou ont vu leur intensité augmenter ;
- ⇒ L'empreinte écologique de l'humanité dépasse la capacité biologique de la terre de manière plus importante que lors de l'acceptation de l'Objectif 2010 pour la biodiversité.

De nouveaux objectifs ont donc été mis sur pied pour 2020 : réduire de moitié au moins et, si possible, ramener à près de zéro le rythme d'appauvrissement des habitats naturels, y compris les forêts ; établir un objectif de conservation de 17% des zones terrestres et d'eaux intérieures et 10% des zones marines et côtières ; restaurer au moins 15% des zones dégradées grâce aux mesures de conservation et de restauration.

L'extinction massive des espèces se déroulant actuellement sous nos yeux a été appelée « la sixième extinction » en référence aux cinq grandes extinctions qui se sont déroulées tout au long de l'histoire de la Terre (Leakey & Lewin 1995). Une étude de 2011 (Barnosky *et al.*) apporte une lumière nouvelle quant à la justesse de cette appellation. Il s'avère que les vitesses d'extinction observées actuellement sont anormalement élevées (par rapport aux vitesses auxquelles on s'attendrait en se basant sur l'étude des fossiles) mais qu'on ne peut pas dire pour l'instant que la 6^{ième} extinction s'est déjà produite. Barnosky *et al.* ont conclu que si l'on perdait toutes les espèces actuellement listées comme étant menacées (selon l'UICN) au cours des 100 prochaines années, l'équivalent de la 6^{ième} extinction serait atteint d'ici 240 ans. Dans un autre article paru en 2010, Pereira *et al.* ont effectué une revue des études permettant de prévoir les extinctions futures, et ont montré que le niveau d'incertitude associé à ces projections est très élevé, mais que certaines de ces

études indiquent des vitesses d'extinction supérieures aux prévisions de Barnosky *et al.* En conclusion, si la 6^{ième} extinction est à nos portes, des mesures peuvent encore être prises pour influencer le cours des choses.

1.2 Biologie de la conservation

La réponse des scientifiques face à la crise d'extinction actuelle s'est manifestée vers la fin des années 1960 sous la forme d'une discipline hybride : la biologie de la conservation. Son ambition est d'associer science et gestion pour le maintien de la diversité du vivant sur la planète (Soulé 1986). Elle repose principalement sur l'analyse des processus de maintien de la biodiversité, à différents niveaux spatio-temporels. Son objectif est de fournir des éléments tangibles pour la gestion conservatoire et durable des espèces et des milieux.

Un des gros problèmes de la biologie de la conservation est le concept même de l'espèce qui est largement utilisé dans cette discipline. Les régions à protéger sont sélectionnées sur base des espèces qu'elles abritent (comme les hotspots de biodiversité) ; les programmes de conservation sont établis sur le nombre d'espèces à protéger ; des listes d'espèces en danger sont créées ; et les lois et les politiques de conservation sont centrées sur la protection des espèces (Mann & Plummer 1992, Karl & Bowen 1999, Soltis & Gitzendanner 1999). Ce concept d'espèce est pourtant loin d'être clair !

Qu'est ce qu'une espèce ?

Les concepts d'espèce sont classiquement regroupés en quatre grandes classes : (i) les concepts biologiques, basés sur l'isolement reproducteur, (ii) les concepts de ressemblance, (iii) les concepts phylogénétiques, basés sur le partage de caractères dérivés* et, (iv) les concepts écologiques, basés sur l'utilisation de niches écologiques différentes. Ces quatre catégories majeures se déclinent en plus d'une vingtaine de concepts d'espèces différents (Mayden 1997 – [Encadré 2](#)).

Ces concepts sont incompatibles entre eux puisqu'ils mènent à la reconnaissance d'un nombre différent d'espèces selon celui préconisé. La plupart de ces définitions pourraient pourtant se rejoindre autour du même phénomène naturel, à savoir que les populations d'un organisme diffèrent les unes des autres avec le temps en l'absence de flux génique*. Tenant compte de cette finalité commune, il a été récemment proposé un « concept unifié d'espèce » (de

Queiroz 2007) qui considère les espèces comme des lignées de métapopulations* évoluant indépendamment. Les autres propriétés biologiques sur lesquelles s'appuient les différents concepts d'espèce restent des propriétés importantes, mais elles ne sont pas nécessaires dans la définition même ; elles deviennent des critères permettant la délimitation d'espèces. Durant le processus de spéciation, les métapopulations divergentes vont devenir distinctes en termes de traits quantitatifs et dans leur écologie. Elles vont atteindre l'isolement reproducteur. Elles vont aussi passer par des phases polyphylétiques*, paraphylétiques* et monophylétiques* en regard de leurs gènes. Tous ces changements n'arrivent pas au même moment au cours de la spéciation, ni dans le même ordre (de Queiroz 1998). Choisir l'un ou l'autre de ces critères comme un élément central dans une définition d'espèce reviendrait selon de Queiroz (2007) à placer la limite de l'espèce plus ou moins tôt dans le processus de spéciation.

Avec ce concept unifié d'espèce, le problème de l'espèce est passé du niveau conceptuel à celui méthodologique, c'est-à-dire non plus à savoir quelle est la meilleure propriété biologique pour définir l'espèce, mais plutôt comment en déterminer les limites. Cette tendance se reflète dans les études actuelles de spéciation où la définition même de l'espèce semble peu importante par rapport aux méthodes pour les délimiter (Hart 2010). On semble ainsi s'éloigner graduellement du critère unique pour délimiter les espèces (Hey 2006).

Qu'est ce qu'une espèce en danger ? Qu'est ce qu'une espèce rare ?

Les regards des conservationnistes sont généralement tournés en priorité sur les espèces en déclin et menacées. L'UICN (2001) a défini des critères pour classer les espèces en différentes catégories suivant le risque et la menace d'extinction : en danger critique d'extinction, en danger, vulnérable et de préoccupation mineure. Ces critères sont basés sur l'évolution de l'effectif, l'évolution de la superficie de l'aire de répartition, le degré de fragmentation des populations et de l'habitat ([Encadré 3](#)).

Pour établir le statut de conservation d'une espèce, il est important de rassembler les connaissances disponibles dans la littérature sur la taxonomie, la distribution et l'habitat de l'espèce. Cependant, afin de mettre en évidence un éventuel état de menace, cette étape de compilation de la littérature nécessite souvent un complément d'étude sur le terrain sur d'autres données écologiques importantes comme la niche écologique, la démographie, le régime de reproduction de l'espèce ou encore ses capacités de mouvements.

Les facteurs responsables du déclin de l'espèce peuvent être de nature écologique (arrivée d'un nouveau compétiteur, prédateur, virus, pathologie), génétique (dépression de consanguinité, dérive génique...) ou anthropique (destruction de l'habitat, surexploitation des

ressources naturelles, invasion biologique). Il s'agit d'identifier parmi toutes les causes possibles, les facteurs compromettant la viabilité de la population (Soulé 1985).

Les risques d'extinction sont plus importants chez les espèces rares (Pimm *et al.* 1988, Simberloff 1998, Purvis *et al.* 2000). Il est donc essentiel d'associer l'étude de la biologie des espèces rares à la biologie de la conservation. L'étude de la rareté a pour objectif de comprendre ce qui limite l'abondance et la distribution d'une espèce rare. Différents types de rareté ont été mis en évidence par Rabinowitz (1981) sur base de critères écogéographiques et démographiques comme l'étendue de l'aire de distribution, la spécificité de l'habitat et la taille des populations ([Encadré 4](#)). Une espèce peut devenir rare suite à des changements de n'importe lequel de ces trois paramètres, mais l'espèce la plus rare sera celle qui combinera une petite aire de distribution géographique, une grande spécificité d'habitat et une petite taille des populations (Pullin 2002).

De nombreuses espèces présentent un type de rareté associé à la spécificité de leur habitat. Ceci est d'autant plus marqué que les espèces rares présentent souvent une faible plasticité écologique (Gomulkiewicz & Holt 1995). C'est le cas par exemple de la paruline de Kirtland (*Dendroica kirtlandii*) au Michigan dont la reproduction dépend d'un milieu soumis aux feux de forêts (Mayfield 1983).

D'autres théories ont été suggérées pour expliquer la rareté naturelle de certaines espèces : leur âge (Willis 1922), leur compétitivité (Griggs 1940), leur faible aptitude à la dispersion (Seifert & Fisher 2010), leur histoire évolutive et leur diversité génétique (Stebbins 1980). La biologie de la conservation d'une espèce rare inclut donc un grand nombre de paramètres comme l'analyse de la distribution des populations, la niche écologique de l'espèce, son histoire évolutive, la santé génétique de ses populations ou encore l'impact de l'activité humaine.

Si la notion d'espèce rare semble au premier abord évidente et instinctive, à savoir une espèce difficile à trouver, peu fréquente, représentée par un petit nombre d'individus. Celle-ci peut s'avérer plus complexe dans certaine situation : une espèce rare à l'échelle d'un pays peut en effet apparaître localement abondante dans une région particulière. A plus large échelle, une espèce peut apparaître rare dans une certaine partie de son aire de distribution et commune dans une autre.

Cette discontinuité peut entre autre s'expliquer par la théorie de l' « *abundant centre* » : une espèce est typiquement plus abondante au centre de son aire géographique et

uniformément moins abondante vers ses frontières (Hengeveld & Haeck 1982). L'hypothèse sous-jacente associe l'abondance des espèces à un gradient environnemental (Andrewartha & Birch 1954, Cox & Moore 1985). Les densités de l'espèce seraient les plus grandes là où elle rencontre son optimum écologique et elles diminueraient au fur et à mesure qu'elle s'en éloigne (Brown 1984).

De cette théorie découle la problématique des populations périphériques souvent moins abondantes, plus petites, fragmentées et donc plus enclines à l'extinction car présentant une faible variabilité génétique due à des effets fondateurs* et à une forte dérive génétique*. Les conservationnistes souhaitent généralement axer leurs efforts sur les populations centrales plus « stables ». Cependant, les populations périphériques, souvent adaptées à des conditions environnementales marginales et extrêmes, possèdent un potentiel évolutif très intéressant pour l'avenir de l'espèce et mériteraient d'être préservées de manière adéquate (Lesica & Allendorf 1995, Channell & Lomolino 2005).

Quelles mesures préconiser avec les espèces plus « communes » présentant une rareté à certains endroits de leur aire de distribution et une abondance dans d'autres. Un exemple parlant est le putois d'Europe, *Mustela putorius*. Cette espèce est encore considérée comme nuisible et donc en bonne santé dans certains pays, comme la France par exemple. Il peut également être chassé et détruit en Belgique. Pourtant un déclin de ses populations est avéré dans plusieurs autres pays comme l'Allemagne, le Danemark, la Suisse et le Royaume-Uni où il bénéficie d'ailleurs de programmes de réintroduction (Birks & Kitchener 1999).

Certaines espèces autrefois communes et répandues qui n'étaient pas considérées comme "à risque" ont ainsi subi un déclin rapide et sont maintenant menacées. Il y a à peine un demi-siècle, le souslik d'Europe, *Spermophilus citellus*, était encore considéré comme une espèce nuisible en agriculture. Cependant, des changements des pratiques agricoles ont dégradé l'habitat steppique et ont fragmenté les populations de l'espèce à un tel point que cette dernière est classée maintenant comme vulnérable par l'UICN (Hulova & Sedlacek 2008). L'histoire se répète pour le hamster commun, *Cricetus cricetus*. Autrefois classé comme nuisible dans la grande Europe, il a maintenant quasiment disparu d'Europe occidentale à cause de l'intensification de l'agriculture mais aussi de la chasse (Weinhold 2008). Les exemples d'espèces dont les populations étaient autrefois riches et abondantes mais dont une partie maintenant périclite ne manquent pas.

L'UICN reconnaît le maintien de la diversité génétique comme une des trois priorités en conservation (UICN 2002), une espèce abondante pourrait être considérée fragile sur le

plan génétique et se voir de la sorte octroyer le statut d'espèce en danger. Le pin parasol, *Pinus pinea*, par exemple, présente une diversité génétique extrêmement faible (1 seul haplotype* fixé dans presque 34 des populations investiguées) malgré sa large répartition méditerranéenne (Vendramin *et al.* 2008). Il a été démontré chez les plantes, que les espèces communes pouvaient être plus sensibles aux conséquences génétiques de la fragmentation, par rapport aux espèces plus rares et en déclin (Van Rossum *et al.* 2004, Honnay & Jacquemyn 2006). Ce dernier résultat est alarmant car il signifierait qu'un nombre beaucoup plus important d'espèces pourrait être vulnérable à la perte de la diversité génétique étant donné l'augmentation constante du processus de fragmentation. Chez les animaux, alors que Frankham *et al.* (2002) ont montré que les espèces en danger présentaient une diversité génétique plus faible par rapport aux espèces non menacées, une analyse récente de Garner *et al.* (2004) a démontré que cette érosion de la diversité génétique pouvait aussi toucher de nombreuses autres espèces considérées comme communes mais dont les populations sont fragmentées et les densités diminuent.

Comme la perte de la variabilité génétique augmente la vulnérabilité aux variations environnementales, démographiques et stochastiques et, par conséquent, la probabilité d'extinction (Mills & Smouse 1994, Lacy 1997, Frankham *et al.* 2002), les populations d'espèces animales communes et répandues pourraient donc également entrer dans une spirale d'extinction (Gilpin & Soulé 1986) et augmenter considérablement les estimations du nombres d'espèces menacées.

A quel niveau la conservation devrait-elle s'exercer ?

La plupart des efforts de conservation se concentrent au niveau de l'espèce. Pourtant, chaque population a le potentiel d'évoluer en une espèce différente avec le temps. Ne pas intervenir au niveau des populations menacées, c'est ignorer le potentiel évolutif unique à long terme des populations et donc de l'espèce.

Les taux d'extinctions au niveau des populations sont considérés comme 3 à 8 fois supérieurs à ceux observés au niveau des espèces (Hugues *et al.* 1997). Par conséquent, des pertes substantielles de diversité génétique se produisent plus que probablement au niveau populationnel avant que les actions de conservation ne commencent à s'intéresser au niveau de l'espèce.

Les efforts de conservation reconnaissent rarement la valeur des populations en tant que telles, à moins qu'il n'en reste plus que quelques unes. Lorsqu'elles sont menacées d'extinction, les populations d'espèces communes reçoivent rarement l'attention des

conservationnistes sous le seul prétexte qu'il en reste beaucoup d'autres (Pullin 2002). Ce comportement ignore leurs potentiels évolutifs uniques et ne vise pas le long terme. Par conséquent, de plus en plus, les politiques de conservation préconisent de développer des actions au niveau populationnel afin de préserver au maximum la diversité existant au sein des espèces et par là, de donner les meilleures chances pour leur survie (Garner *et al.* 2004).

C'est dans cet état d'esprit que les sous-espèces ont été largement utilisées en conservation. L'hypothèse sous jacente est qu'un ensemble de populations renferme plus de variabilité lorsque différentes sous-espèces sont concernées que s'il n'y en a qu'une (Franckham *et al.* 2002). Face aux indéterminations du concept même de sous-espèce, Ryders (1986) a créé le concept des Unités Evolutives Significatives (ESU = «Evolutionary Significant Unit »), basé sur des aspects plus objectifs que ceux beaucoup plus flous définissant la population* ([Encadré 5](#)). Les ESU se définissent comme étant des populations isolées historiquement, significativement divergentes des autres au niveau de l'ADN mitochondrial et nucléaire et présentant des lignées monophylétiques. Même si des questions subsistent concernant le degré de distinction d'une lignée, ce concept a obtenu les faveurs de la communauté scientifique et est maintenant couramment utilisé en génétique de la conservation (bien que rarement de manière appliquée).

Si les ESUs sont des unités identifiées qu'il est important de conserver, elles ne représentent pas toujours l'unité de base sur laquelle les actions de gestion doivent se porter pour assurer la conservation d'une l'espèce. En effet, une ESU peut être constituée de plusieurs populations présentant suffisamment de différences génétiques pour constituer chacune des sous-unités de gestion. Ce concept d'unité de gestion (MU = « management unit ») a été défini en premier par Moritz (1994). Elles constituent des populations démographiquement indépendantes divergeant au niveau de un ou de plusieurs marqueurs moléculaires. Elles se basent sur la structure actuelle des populations (fréquences alléliques) et non sur la structure phylogénique (dimension historique) de l'espèce. Ces populations sont sans doute connectées par un faible flux génique et fonctionnent donc comme des populations indépendantes (Moritz *et al.* 1995). Ce concept-ci est utilisé de plus en plus fréquemment dans le domaine de la génétique de la conservation.

Une approche multidisciplinaire

Globalement, la survie d'une population est liée à deux grands types de facteurs : évolutif et écologique. Il y a à peine 20 ans, la contribution des facteurs génétiques était

considérée comme mineure. A l'époque, Lande (1988) avait résumé l'opinion générale en suggérant que les fluctuations démographiques et environnementales (stochastiques) et les catastrophes entraînaient l'extinction avant que la détérioration génétique ne devienne une menace sérieuse pour les populations sauvages. Saccheri *et al.* ont démontré le contraire en 1998 en mettant en évidence une importante contribution de la dépression de consanguinité dans l'extinction d'une métapopulation de méliée du plantain, *Melitaea cinxia*, en Finlande. Le débat quant au rôle relatif des processus démographiques, génétiques et reproducteurs dans les mécanismes d'extinction est toujours en cours. Toutefois, peu de scientifiques remettent maintenant en cause leur rôle combiné sur les processus d'extinction comme l'illustre parfaitement la spirale d'extinction de Gilpin & Soulé 1986 (Figure 1). Un consensus général apparaît ainsi sur l'intérêt des approches pluridisciplinaires pour appréhender la viabilité d'une population.

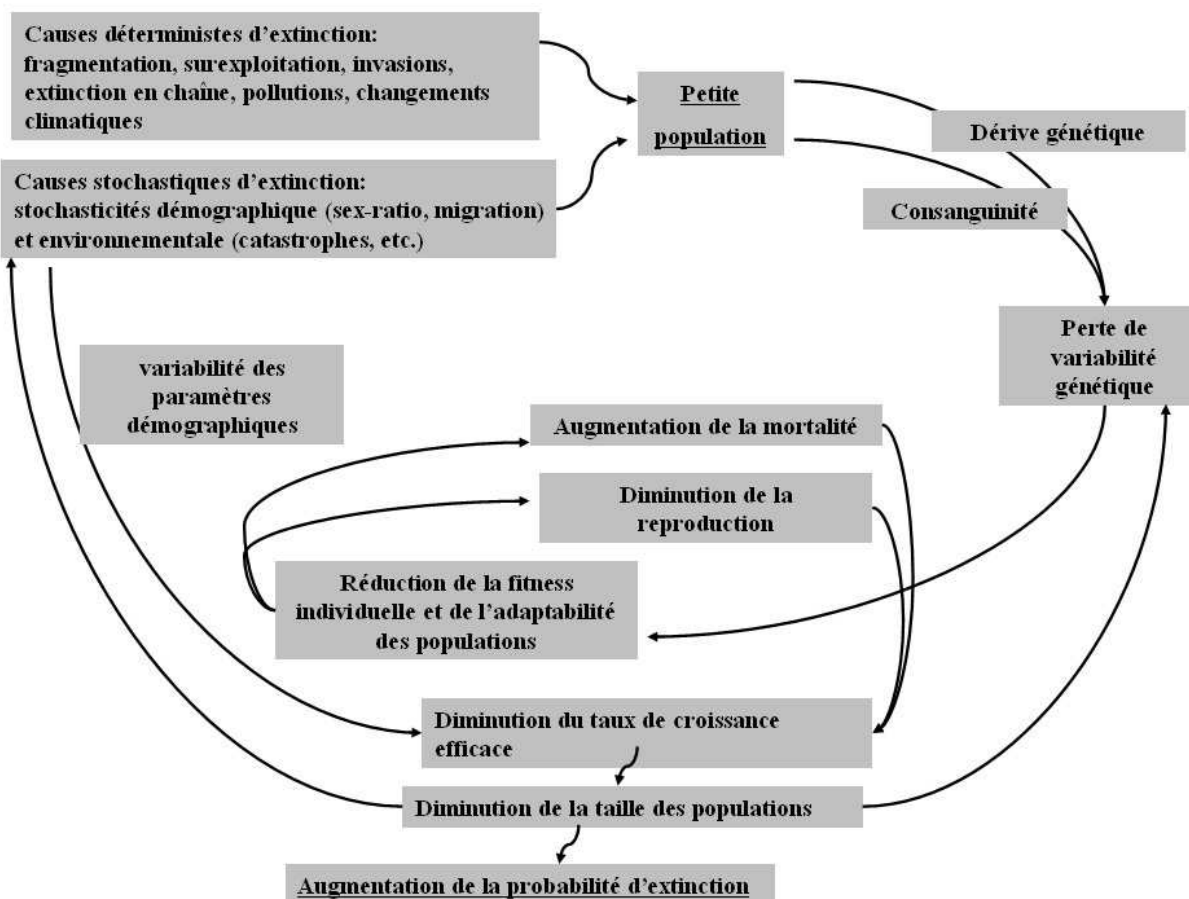


Figure 1 – Spirale d'extinction de Gilpin & Soulé (1986)

2. Outils pour la conservation

Le précédent chapitre clôturait sur l'intérêt de la multidisciplinarité dans le domaine de la biologie de la conservation. Ce chapitre expose différents concepts et domaines d'études utilisés dans ce travail.

2.1 *Approche écologique*

L'étude du comportement des animaux en relation avec leur environnement permet de déterminer quels sont les mécanismes ayant entraîné le déclin d'une espèce.

2.1.1 *La taille des populations*

Une meilleure compréhension des facteurs régulant la taille des populations est essentielle pour développer des mesures de conservation des espèces. Cette compréhension commence par la connaissance empirique du nombre d'individus présents dans la population. Comme une diminution du nombre d'individus se reflète souvent par une diminution de l'aire de répartition de l'espèce, il est important de s'intéresser non seulement aux effectifs mais aussi à l'étendue des aires de répartition et à ce qui les structure (Ricklefs & Miller 2005). En effet, tant les facteurs biotiques (prédation, compétition,...) que les facteurs abiotiques (température,...) peuvent influencer la taille des populations en périphérie d'aire de distribution (Hoffmann & Blows 1994). La compréhension de ces facteurs limitant une espèce géographiquement peut donc donner des indications quant à sa vulnérabilité face aux changements globaux actuels et à sa façon d'y répondre.

2.1.2 *L'occupation spatiale et les mouvements*

De manière générale, l'étendue du domaine vital et les capacités de mouvements de l'espèce (et donc de dispersion) ont un impact élevé sur la structure génétique. Celle-ci aura elle-même un impact sur la conservation des espèces. Le mode de dispersion va en effet grandement déterminer le nombre d'individus passant d'une population à l'autre ainsi que la distance reliant les populations. De ces aspects va dépendre d'une part le degré de divergence génétique entre populations et d'autre part le taux d'hétérozygotie* et d'adaptation locale à l'intérieur des populations. Ces deux facteurs auront eux-mêmes un impact sur les capacités de

survie aussi bien de l'espèce en général que des populations individuelles qui la constituent (Meffe & Carroll 1997). Il est donc important d'intégrer une étude des capacités de mouvements et de l'utilisation de l'espace vital d'une espèce pour comprendre un éventuel déclin. Comprendre et connaître les besoins spatiaux des espèces est également essentiel pour la mise en place de programmes de conservation incluant par exemple corridors biologiques, réservoirs de biodiversité, etc.

2.1.3 *La spécificité écologique*

Depuis 10 ans, de nombreuses études suggèrent un déclin chez les espèces spécialistes à travers le monde : chez les plantes (Rooney *et al.* 2004), les papillons (Warren *et al.* 2001), les insectes (par exemple les carabes - Kotze & O'Hara 2003), les poissons associés aux coraux (Munday 2004), les oiseaux (Julliard *et al.* 2004), les mammifères (par exemple les marsupiaux - Fisher *et al.* 2003). Ces recherches ont montré que les principales perturbations étaient les modifications du climat et de l'habitat. La destruction de l'habitat peut amener à la disparition de l'espèce tandis que sa dégradation entraînera une plus grande compétition avec les espèces généralistes, jusqu'à parfois l'extinction ou la contraction de l'aire de distribution des spécialistes, incapables de s'adapter aux changements des conditions environnementales (Clavel *et al.* 2010).

Déterminer la spécificité écologique éventuelle d'une espèce en déclin est donc crucial dans le cadre de la conservation de cette espèce afin de mieux anticiper son évolution future notamment dans le cadre des changements globaux actuels (McKinney 1997, Colles *et al.* 2009).

2.1.4 *La modélisation de la niche écologique, un outil prometteur*

Pour répondre à cette demande, de nouvelles approches ont été développées permettant de modéliser la distribution d'une espèce.

Comprendre ce qui limite la distribution et l'abondance des espèces a été depuis toujours un objectif principal en écologie (Andrewartha & Birch 1954). L'importance du climat pour expliquer la distribution des plantes et des animaux a été reconnue depuis bien longtemps déjà (de Candolle 1855). Mais ce n'est que depuis 20 ans que l'avènement des systèmes d'information géographique (SIG) et des cartes digitales à haute résolution sur le climat ou sur le terrain a permis aux écologistes de développer des outils puissants et sophistiqués pour

étudier ces associations, donnant le jour au domaine de la modélisation de la distribution des espèces. Des progrès majeurs ont été particulièrement réalisés dans le développement des modélisations associant la distribution d'occurrence d'une espèce ou son abondance à des données environnementales (Guisan & Zimmerman 2000, Elith *et al.* 2006). Ainsi, depuis quelques années, la modélisation de la distribution des espèces est devenue un outil majeur utilisé notamment pour simuler les réponses des espèces aux facteurs du milieu, projeter les futures distributions des organismes sous diverses modifications environnementales (dont les changements du climat), prédire les habitats colonisables par des espèces invasives, trouver des sites - non prospectés - ayant un haut potentiel d'occurrence pour les espèces rares ou encore pour déterminer des sites potentiellement adéquats pour la ré-introduction d'espèces (voir Guisan & Thuiller 2005 pour une revue). De plus, si les modélisations de la distribution d'espèces sont d'excellents outils pour résoudre des questions pratiques liées à l'écologie appliquée ou à la biologie de la conservation, elles sont également pertinentes en sciences fondamentales, comme en biogéographie et en phylogéographie (e.g. Waltari *et al.* 2007, Cordellier & Pfenninger 2009, Makowsky *et al.* 2010).

2.2 Approche génétique

S'il est essentiel d'identifier les causes du déclin des espèces ainsi que les moyens de le ralentir, le stopper ou l'inverser, il est tout aussi important d'identifier et de protéger les processus évolutifs responsables de la création et du maintien de la biodiversité sur la Terre (Ferrière *et al.* 2004). Dans cette optique, la préservation du potentiel évolutif et adaptatif des espèces en déclin prend tout son sens. Une nouvelle discipline, la génétique de la conservation, est récemment apparue pour répondre à ces derniers aspects. Ce domaine de recherche a pour objectif de minimiser les risques d'extinction et de préserver les espèces en tant qu'entité dynamique possédant suffisamment de potentiel évolutif pour s'adapter et faire face aux changements environnementaux (Frankham *et al.* 2002).

Concrètement, un des enjeux majeur de cette nouvelle discipline est de minimiser la consanguinité et la perte de diversité génétique des populations qui affectent directement la survie des individus et la capacité d'évolution de la population. Par conséquent, elle s'intéresse aussi à la fragmentation des populations et à la réduction du flux génique tout comme aux processus aléatoires tel que la dérive génétique. Elle inclut en outre également la

résolution des incertitudes taxonomiques et des unités de gestion, l'utilisation d'analyses moléculaires dans l'expertise et la compréhension de la biologie des espèces (Franckham 2005). Ses deux domaines d'étude essentiels sont la phylogéographie et la génétique des populations.

2.2.1 La phylogéographie au service de la biologie de la conservation

Si l'on désire mettre en place une stratégie de conservation pour le futur en tenant compte des aspects évolutifs, il est essentiel de comprendre les processus ayant eu lieu dans le passé (Pullin 2002). La phylogéographie permet justement d'apporter des informations à ce propos en étudiant la répartition géographique des lignées évolutives au sein des espèces (Avisé 2000). Dans cette optique, elle se base sur divers événements historiques tels que les événements paléoclimatiques et la géomorphologie pour les associer ensuite aux données issues de la biologie moléculaire.

Les glaciations du quaternaire en Europe

Entre 2,4 et 0,9 millions d'années, les calottes glaciaires Arctique et Antarctique s'avancèrent et se retirèrent selon un cycle approximatif de 100.000 ans. Par après, ce cycle s'est raccourci à 41.000 ans avec des épisodes glaciaires de plus en plus intenses (Webb & Bartlein 1992). Selon la théorie de Croll-Milankovitch, ces cycles seraient dus entre autres à des excentricités orbitales de la terre par rapport au soleil, causant des changements majeurs de l'insolation (Hays *et al.* 1976).

Ces fluctuations climatiques constituèrent l'événement historique le plus significatif pour la structuration génétique des espèces actuelles (Avisé & Walker 1998, Hewitt, 2000). La dernière glaciation (-23.000 à -18 000 ans) a notamment été déterminante dans l'explication de la répartition actuelle des espèces. La calotte glaciaire Arctique est descendue jusqu'à 52°N et son permafrost environnant jusqu'à 47°N en Europe (Figure 2). Les monts cantabriques, les Pyrénées, les Alpes, les Carpates et le Caucase ont été couverts de glaciers plus localisés. Entre ces montagnes et la calotte arctique s'étendait un paysage de toundra et de steppe.

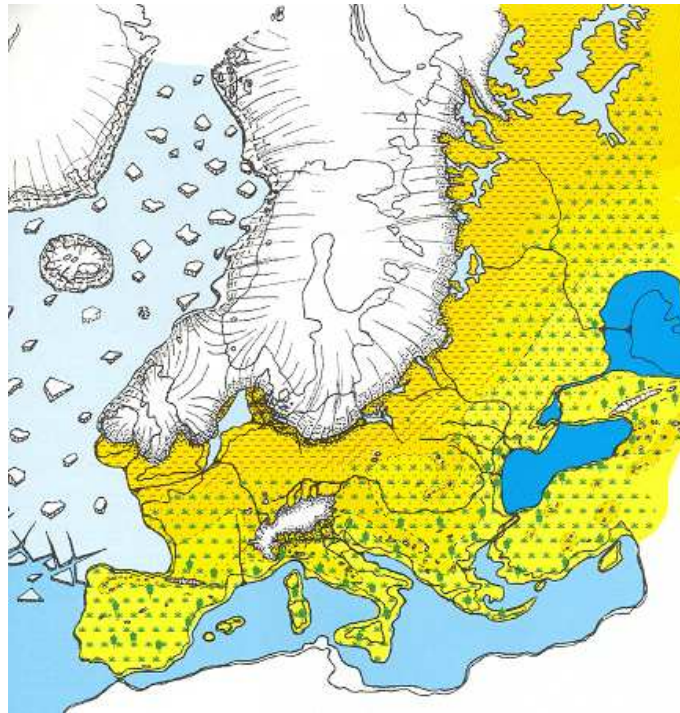


Figure 2. Représentation schématique de l'extension de la calotte glaciaire Arctique en Europe il y a 18.000 ans. La calotte glaciaire continentale est représentée en blanc ; la calotte glaciaire marine en bleu clair ; la végétation forestière et buissonnantes en jaune et points verts ; la végétation toundra en jaune et pointillés oranges (Lamb & Sington 1998).

Entre les cycles, les changements des températures moyennes s'élevaient parfois très rapidement, de 7 à 15°C sur quelques décennies seulement (Hewitt 2001). Ces alternances de périodes froides et chaudes provoquèrent d'importants bouleversements dans la distribution géographique des espèces (Hewitt 2000).

Les diagrammes polliniques, les études sur les fossiles d'organismes terrestres ainsi que des données au niveau des sédiments marins ont montré des modifications de la distribution de nombreux organismes suivants ces alternances de périodes glaciaires et de réchauffements des températures (Woillard & Mook 1981, Webb & Bartlein 1992). Pendant les périodes glaciaires, certaines espèces ajustaient de fait leur aire de distribution en suivant entre autre le déplacement des grandes ceintures de végétation vers le sud. Contrairement aux régions au dessus de 47°N de latitude sous l'influence du permafrost, les régions méditerranéennes bénéficiaient d'une diversité d'habitats fragmentés (forêts boréales, forêts décidues, végétations méditerranéennes, steppe, etc. - Juvigné, communication personnelle) qui ont pu servir de régions refuges pour de nombreux taxa. Les Alpes, les Pyrénées et la Mer Méditerranée constituaient de véritables barrières aux mouvements des populations, favorisant les phénomènes de spéciation. La baisse du niveau des eaux créa d'un autre côté

des ponts entre certaines régions et facilita les flux géniques entre les populations. Pendant les périodes de réchauffements des températures et donc de retrait glaciaire, des populations étendaient leur aire de répartition à partir des régions refuges pour recoloniser l'ensemble de l'Europe.

Les régions refuges

Le nombre et la position des refuges glaciaires varient en fonction des caractéristiques écologiques des espèces considérées. La position des zones refuges est en conséquence différente pour les espèces tempérées, méditerranéennes, montagneuses ou périarctiques. Il a été montré que la plupart des espèces tempérées ont utilisé des aires refuges dans les péninsules méditerranéennes durant les glaciations du quaternaire. La péninsule ibérique, l'Italie et les Balkans, ainsi que des régions proches du Caucase et de la mer Caspienne sont classiquement considérés comme zones refuges (Taberlet *et al.* 1998, Hewitt 1999). Néanmoins, d'autres refuges plus orientaux ou septentrionaux ont été également suggérés : dans les Carpates pour l'ours brun (*Ursus arctos* – Taberlet & Bouvet 1994, Sommer & Benecke 2005), en Europe centrale ou dans les Monts de l'Oural pour certains campagnols (*Microtus agrestis* et *Microtus oeconomus* pour Jaarola & Searle 2002, Brunhoff *et al.* 2003 ; *Myodes glareolus* pour Deffontaine *et al.* 2005 ; *Clethrionomys glareolus* pour Kotlik *et al.* 2006) et le grand hamster (*Cricetus cricetus*, Neumann *et al.* 2005).

Ces refuges glaciaires, quels qu'ils soient, ont permis la survie des espèces à long terme et donc la persistance d'une partie de leur biodiversité génétique. Les populations établies dans ces anciens refuges glaciaires présentent ainsi généralement une diversité génétique élevée, plus importante que les populations qui ont recolonisé le nord de l'Europe. L'avancée vers le Nord n'étant le fait que de populations plus restreintes, elle se traduit en effet par un échantillonnage génétique de la population, d'où une diversité moindre (phénomène « d'effet fondateur ») (Hewitt 1999, 2001).

Les recolonisations post-glaciaires

L'expansion post-glaciaire depuis les zones refuges a pu être influencée par différents facteurs, telles la présence de barrières géographiques et la fragmentation des habitats, mais aussi par les capacités de dispersion et de reproduction des espèces (Nichols & Hewitt 1994, Hewitt 2004). Une grande complexité est donc observée au niveau des routes de recolonisation au fil de l'analyse des patrons de recolonisation de différentes espèces, ce qui suggère que les taxa ont répondu indépendamment aux oscillations climatiques (Taberlet *et al.*

1998, Michaux *et al.* 2004). Les cas principalement étudiés par Hewitt (1996, 1999, 2000), la sauterelle *Chorthippus parallelus*, les hérissons *Erinaceus europaeus* et *E. concolor*, et l'ours brun *Ursus arctos*, témoignent de ces routes différentes (Figure 3).

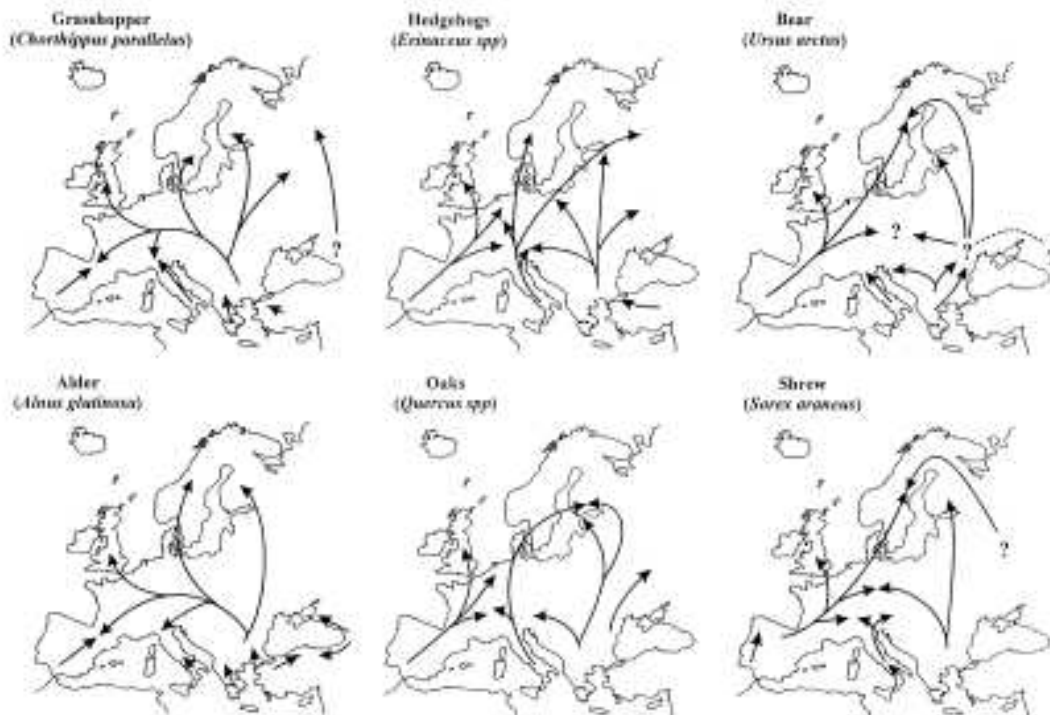


Figure 3 – Trois patrons de colonisation postglaciaire, la sauterelle, le hérisson et l'ours, et trois patrons similaires, l'aulne, le chêne et la musaraigne (Hewitt 1999).

Des barrières géographiques naturelles, telles les Alpes ou les Pyrénées, ont pu empêcher les mouvements de populations, comme cela a été montré chez la sauterelle *C. parallelus* (Cooper *et al.* 1995, Hewitt 1996). De même, la rencontre de deux flux de migration provenant de zones refuges différentes peut provoquer le blocage de l'un par l'autre au niveau de ce qu'on appelle une zone de contact (ou de suture). Des hybridations entre génomes des différentes lignées ont parfois eu lieu chez certaines espèces (Hewitt 2004). Des similarités ont été mises en évidence en Europe à l'emplacement de ces zones de contact. Les Alpes, les Pyrénées, le nord-est de la France ainsi que la Scandinavie (Taberlet *et al.* 1998) mais aussi les Balkans (Hewitt 2000) ont souvent été considérés comme zones de contact entre routes de migration (Figure 4). Ces zones de suture semblent souvent situées au niveau de barrières géographiques, en particulier des montagnes, mais elles peuvent aussi être créées au point de rencontre des voies de colonisation issues de zones refuges distinctes. C'est le cas par exemple pour l'ours brun *Ursus arctos* chez qui les voies de migration provenant de l'ouest

de l'Europe et de l'Est de l'Europe se rencontrent en Scandinavie (Taberlet *et al.* 1998). Comme les lignées génétiques qui s'y rencontrent ont auparavant évolué séparément, les zones de contact sont considérées comme des zones de diversité génétique maximale (Petit *et al.* 2003).

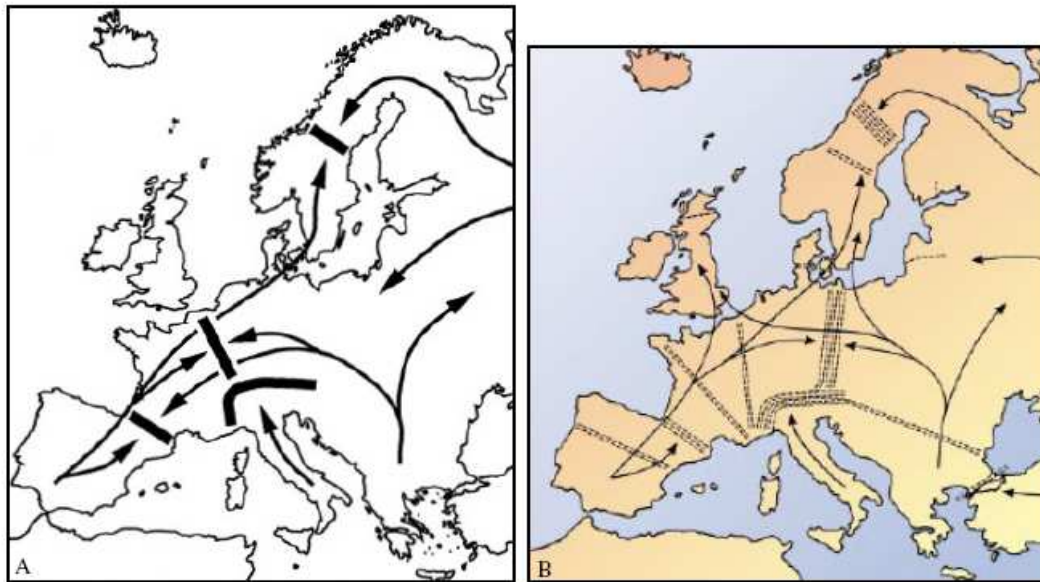


Figure 4 -Position générale des principales zones de suture entre les différentes routes de recolonisation post-glaciaire en Europe. A : Zones de suture définies par Taberlet *et al.* (1998). B : Carte complétée par Hewitt (2000), incluant des subdivisions des zones de suture dans les régions les plus au sud.

Les implications en biologie de la conservation

Pour conserver le potentiel évolutif d'une espèce et maximiser la diversité intra-spécifique, il est nécessaire d'identifier les différentes unités évolutives qui la constituent (Avice 1994). C'est d'ailleurs dans ce but que les concepts d'ESU et de MU ont été créés. En étudiant les différentes lignées évolutives d'une espèce, la phylogéographie peut permettre cette identification.

2.2.2 La génétique des populations au service de la biologie de la conservation

La génétique des populations traite de l'impact des différentes forces évolutives (sélection, mutation, migration) sur la répartition de la diversité génétique entre les populations et dans les populations. Une des applications majeures de cette discipline consiste à comprendre les mécanismes de conservation et de disparition des populations et des espèces, ce qu'on appelle la génétique de la conservation.

La génétique des populations a ainsi montré qu'une perte de diversité génétique pouvait exister particulièrement dans le cas de phénomènes de dérive génétique, de populations de petite taille, de système de reproduction fermé, ou encore suite à des phénomènes de consanguinité (Frankham 2005).

La taille des populations est donc une composante centrale de la biologie de la conservation des populations. Elle est corrélée positivement avec la diversité génétique des populations (Frankham 1996, Hartl & Clark 1997) et constitue un paramètre clef des processus de microévolution et de la survie des populations (Meffe & Carroll 1997). En effet, plus la population est petite, plus grande est la probabilité que des événements stochastiques (imprévisibles) et/ou déterministes (découlant en partie des activités humaines) mènent à son extinction.

La « dérive génétique » constitue un des effets stochastiques d'ordre génétique les plus importants chez les petites populations. Ce phénomène peut s'expliquer comme suit : chez une espèce diploïde* à reproduction sexuée, les gamètes participant effectivement à une conjugaison représentent un échantillon aléatoire de la diversité génétique de la population. Par conséquent, il se peut que certains allèles* ne soient pas transmis aux descendants et s'éteignent au sein de la population. Ce phénomène sera d'autant plus marqué si certains individus de la population ne se reproduisent pas. Dès lors, il induit une érosion de la diversité génétique de la population (Lande 1988, Frankham 2005). Dans une population modèle, de taille constante au cours du temps, le taux auquel la variabilité génétique est perdue est inversement proportionnel à la taille de cette population (Frankham 1996). Chez les populations présentant un faible effectif, la dérive génétique aboutit donc à une baisse de la diversité génétique des populations affectant ainsi leur potentiel évolutif et adaptatif (Frankham & Kingslover 2004).

La dérive génétique conduit à l'augmentation ou à la diminution de la fréquence dans la population de l'un de ses allèles pouvant correspondre exceptionnellement à une mutation délétère. Dans le cas d'une augmentation aléatoire de fréquence de l'allèle délétère, celui-ci peut se fixer dans la population et ainsi affecter la valeur sélective moyenne (Frankham 2005). Ce phénomène correspond au « fardeau génétique ». De même, la dépression de consanguinité peut affecter la valeur sélective moyenne de la population. Elle augmente la fréquence d'homozygotes au sein d'une population favorisant l'expression d'allèles récessifs délétères et diminue ainsi la valeur sélective* moyenne de la population (Frankham *et al.* 2002).

Depuis les années 80, des indices ont été développés pour déterminer l'état de santé d'une population du point de vue génétique, par exemple à l'aide de l'hétérozygotie multilocus reflétant la proportion d'hétérozygote* dans la population, de la richesse allélique moyenne, qui représente la diversité allélique à l'intérieur de la population ou encore du coefficient de consanguinité qui évalue le pourcentage de loci homozygotes* dus aux relations de parenté de leurs ascendants. Ces analyses permettent ainsi de déterminer la variabilité génétique d'une population et le taux d'échange entre les populations constituant l'espèce.

3. Présentation du modèle biologique

Les mammifères constituent le groupe d'espèces présentant le taux d'extinction le plus élevé depuis 1600 apr. J.-C.

Vingt et un pourcents des espèces de ce groupe sont actuellement considérées comme étant en danger d'extinction. Parmi les espèces en régression, certaines familles sont plus touchées que d'autres. C'est notamment le cas de la famille des Gliridés.

La famille des Gliridés est considérée, selon les données paléontologiques, comme l'une des familles les plus primitives de l'ordre des *Rodentia*. Les premiers fossiles de Gliridés datent d'il y a 45 MYA tandis que ceux des autres espèces de rongeurs apparaissent il y a 35 MYA (Hartenberger 1981). Les Gliridés sont une famille monophylétique originaire d'Europe qui se serait développée à partir de la branche ischyromyoïde des rongeurs pendant la grande radiation qui suivit l'ouverture de l'Atlantique Nord au début de l'Eocène. La diversification des Gliridés ([Encadré 6](#)) commença au début de l'Eocène et continua pendant l'Oligocène pour culminer jusqu'à la fin du Miocène inférieur en Europe. Ils occupaient alors de nombreuses niches écologiques et constituaient la famille de rongeurs dominante de l'époque. Le déclin des Gliridés en terme de diversité et d'abondance commença au terme du Miocène Moyen et semble être due non seulement à la crise climatique du Vallesian mais aussi à l'arrivée massive des Muridés (Daams & De Bruijn 1994, Casanovas-Vilar *et al.* 2005).

Il ne reste actuellement que 10 genres et 28 espèces au sein des Gliridés (Wilson & Reeders 2005) ([Encadré 7](#)). Près de la moitié d'entre elles (Genre *Graphiurus*) vit en Afrique tandis que les autres se retrouvent dans le paléarctique, de l'Espagne au Japon. D'après la liste rouge de l'UICN (2010) et la littérature (McPhee & Sues 1999, Nowak 1999, Krystufek 2010, Krystufek & Vohralik 2008) :

- 2 espèces de Gliridés (*Hypnomys morphaeus*, *Hypnomys mahonensis*) sont éteintes ;
- 1 espèce (*Chaetocauda sichuanensis*) est passée de la catégorie en danger, en 2004, à celle des données insuffisantes en 2010, 1 espèce (*Glirulus japonicus*) est classée en danger en 2006 par l'UICN puis en préoccupation mineure en 2010 alors que le ministère de l'environnement japonais la considère quasi-menacée (Ministry of environment 2002) ;
- 3 sont rares au nord de leur aire de répartition (*Glis glis*, *Dryomys nitedula*, *Muscardinus avellanarius*) ;
- 4 sont vulnérables (*Myomimus roachi* ; *Dryomys niethammeri* ; *Myomimus personatus* ; *Selevinia betpakdalaensis*) ;
- 2 sont quasi-menacées (*Elyomys quercinus*, *Elyomys melanurus*) ;
- 6 présentent des données insuffisantes pour être classées (*Dryomys laniger*, *Graphiurus kelleni*, *Graphiurus surdus*, *Graphiurus crassicaudatus*, *Graphiurus monardi*, *Myomimus setzeri*).

Dans l'ensemble, la famille des Gliridés est donc une famille sensible présentant un nombre important d'espèces rares ou en danger nécessitant des mesures de conservation.

Les Gliridés sont naturellement rares, beaucoup moins abondants que les rongeurs des sous familles de Murinae (mulots, souris, rats..) ou Arvicolinae (campagnols..) par exemple. Une partie de cette rareté pourrait s'expliquer par des problèmes de compétition avec les autres espèces de rongeurs ou par de moins bonnes facultés d'adaptation aux changements de l'environnement. Cependant, peu de réponses claires sont actuellement disponibles pour expliquer cet état de fait.

La plupart d'entre eux hibernent en hiver et tous sont adaptés à un mode de vie arboricole ([Encadré 8](#)). Leur sensibilité au climat et leur spécificité écologique (habitat typiquement forestier pour la plupart) leur a été défavorable dans le contexte actuel des

changements globaux. Leur comportement nocturne et leur faible densité en font également une famille difficile à étudier.

C'est le cas notamment des Gliridés européens encore peu connus et sensibles d'un point de vue de la conservation. Seules quatre espèces sont présentes en Europe : le loir gris (*Glis glis*), le muscardin (*Muscardinus avellanarius*), le lérot (*Eliomys quercinus*) et le lérotin (*Dryomys nitidela*).

Le lérotin occupe principalement l'Eurasie tandis que les trois autres espèces cohabitent en Europe occidentale ([Encadré 9](#)). La distribution atypique du lérotin semble s'expliquer par une possible compétition avec le lérot. Le lérotin apparaît comme rare dans le nord de son aire de répartition (Krystufek & Vohralik 2008) et occupe préférentiellement les forêts matures, tout comme le loir gris. Le lérot passe plus de temps au sol et est en régression, classé quasi-menacé par l'UICN (2010). Le muscardin est tout particulièrement associé aux habitats riches en strates arbustives et buissonnantes avec une forte présence de noisetiers. Il semble rare dans le Nord de son aire de répartition (UICN 2010).

Le loir gris fait figure d'exception chez les Gliridés. Autant il apparaît rare dans le Nord de son aire de répartition où les populations sont fragmentées et de faibles densités (Krystufek 2010). Il nécessite d'ailleurs des mesures de conservation en Lituanie (Juskaitis 1995), en Lettonie (Pilats 1995) et en Pologne (Jurczyszyn 2001) où il bénéficie, entre autres, de programmes de réintroduction. Autant il est abondant dans le sud. Il peut d'ailleurs pulluler certaines années, occasionnant des dégâts aux plantations et aux habitations. Il est alors qualifié de nuisible nécessitant des mesures de régulation (Morris 1997, UICN 2007). Pourtant, Mortelliti *et al.* (2008) ont montré que cette espèce était particulièrement sensible à la disparition et à la fragmentation de son habitat forestier. Cependant, comme il peut être abondant localement jusqu'à devenir nuisible à certains moments, peu d'efforts de conservation lui ont été alloués jusqu'ici.

Comment expliquer de telles différences de densité entre le Nord et le Sud en sein d'une même espèce ? Sont-elles dues à des facteurs environnementaux et/ou historiques ?

Que doit-on faire d'un point de vue conservation avec ces cas ambigus d'espèces à la fois sensibles dans une partie de leur aire de distribution et peu préoccupantes dans l'autre ?

Quel avenir les changements globaux leur réservent-elles ?

Avec le loir gris comme modèle biologique, nous allons tenter de répondre à ces questions et apporter notre contribution à cette problématique. Nous commencerons par une revue des connaissances écologiques et génétiques actuelles de l'espèce que nous jugeons pertinentes dans le cadre de ce travail avant d'aborder plus concrètement les objectifs visés et les angles d'attaque choisis pour répondre à ces questions.

3.1 Taxonomie, Distribution et biologie du loir gris

Le loir gris, *Glis glis* (Linnaeus, 1766) est le plus gros représentant de la famille des Gliridés - entre 70 et 250gr - et la seule espèce du genre *Glis*. Une dizaine de sous-espèces aux frontières géographiques non définies ont été proposées (Corbet 1978). Elles sont communément utilisées dans la littérature mais n'ont pas été validées ([Encadré 10](#)).

Actuellement, la distribution du loir gris coïncide principalement avec la couverture forestière décidue d'Europe et des régions adjacentes du Proche-Orient (Figure 5) (Krystufek & Zavodnik 2003). Il est présent depuis la France et les Pyrénées jusqu'à la Volga, le nord de l'Iran et la Lettonie mais aussi dans le Caucase et les rivages occidentaux de la mer Caspienne. Il a été reporté dans 19 îles méditerranéennes (Sardaigne, Corse, Sicile, Crète, Corfu, etc.) ainsi que sur des îles de la Mer Baltique (voir Krystufek 2010). Sa présence en Angleterre se limite à une région de 50 km², dans les collines de Chiltern, où il fut introduit en 1902 (Thompson 1952). Il est absent du Danemark, de la bordure atlantique de la France ainsi que des grandes plaines d'Allemagne du nord. Il est également absent de la majorité de la péninsule ibérique. Sa répartition est continue dans l'Ouest, le centre et l'Est de l'Europe mais elle se dessine en mosaïque dans les régions touchées par la déforestation d'Europe centrale ainsi que dans la zone de steppe forestière de la Moldavie, d'Ukraine et de Russie.

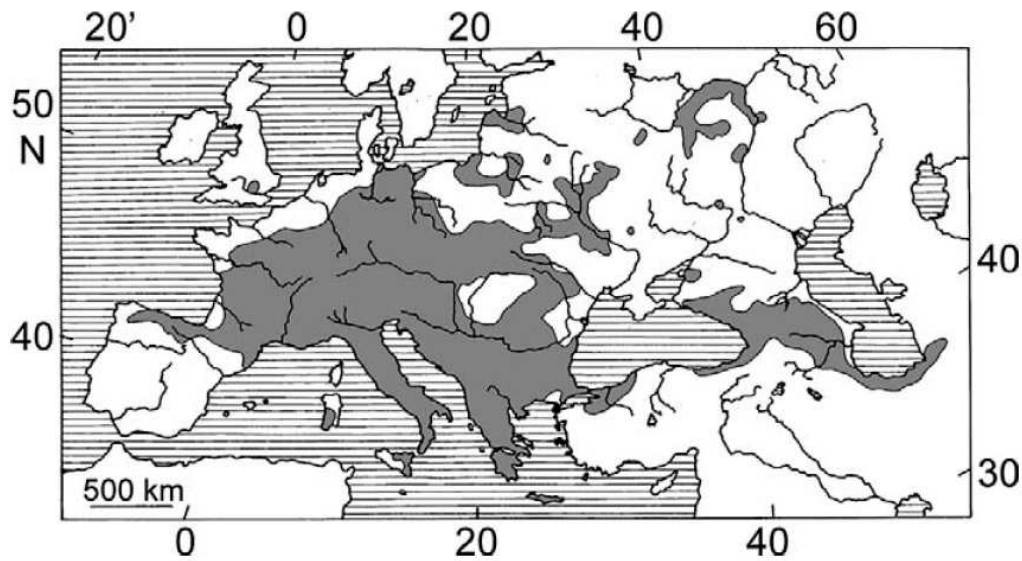


Figure 5 – Distribution de *Glis glis*. Basé sur les études de Castièn (2002), Krystufek (1999), Krystufek et Vohralík (2005), Lay (1967), Likhachev (1972), et Shidlovskiy (1962).

Il semblerait que ce rongeur adopte une stratégie de vie de type K avec un faible succès reproductif et une grande longévité, entre 6 et 12 ans dans le milieu naturel (Krystufek 2010). La maturité sexuelle des adultes apparaît vers 10-11 mois (Gaisler *et al.* 1977, Vietinghoff-Riesch 1960). Tous ne se reproduisent cependant pas la première année, ni même chaque année (Kahmann 1965, Pilastro 1990, Storch 1978b).

La gestation dure à peu près 30 jours (Koenig 1960). Les femelles mettent bas sur une période de 3 à 5 semaines généralement dans le courant de la première quinzaine d'août (Müller-Stiess 1996, Pilastro 1992, Pilastro *et al.* 1994). Le nombre de jeunes par portée est le plus souvent de 4 à 6 et il n'y aurait qu'une portée par an (voir Krystufek 2010). Le sevrage du jeune arrive lorsque ce dernier a un peu plus d'un mois ; il quitte alors le nid (Koenig 1969).

3.2 Eco-éthologie générale du loir gris

3.2.1 Habitat

Son habitat principal semble être les forêts décidues (Jones-Walters & Corbet 1991, Rossolimo *et al.* 2001). Ses habitats préférés sont les forêts aux arbres épars avec une importante strate herbacée et buissonnante (Gaisler *et al.* 1977) ; les forêts structurées aux

grands arbres et à la forte végétation arbustive (Milazzo *et al.* 2003) et les forêts denses avec une canopée très connectée (Juskaitis & Siozinyté 2008). Plus précisément, les hêtraies (*Fagus*) mixtes avec *Castanea sativa*, *Ostrya*, *Abies* et *Picea* sont occupées par le loir gris au sein de son aire de répartition (Krystufek & Vohralik 2005, Ognev 1963, Storch 1978). Sous le climat Méditerranéen, il se retrouve dans les forêts à feuilles persistantes et le haut maquis (Tvrtkovic *et al.* 1995). Au contraire, dans le Nord de son aire de répartition, les chênaies (*Quercus*) semblent être l'habitat principal de l'espèce, du moins en Lituanie (Juskaitis 1995) et en Russie (Ivashkina 2006).

Les arbres clés dans la plupart des forêts décidues (*Quercus* et *Fagus*) sont les arbres à fruits secs à l'origine de grosse production de fruits tous les 2-6 ans. Les années intermédiaires, les productions peuvent être faibles ou même parfois nulles. Le loir gris présente la particularité de répondre à ces fluctuations annuelles de disponibilité en nourriture en évitant de se reproduire totalement pendant les années de faible production en fruits secs (Pilastro *et al.* 2003).

3.2.2 Densité des populations

La fluctuation de la reproduction entraîne une absence de nouvelles recrues certaines années et d'importante variabilité de densité interannuelle (Burgess *et al.* 2003 – Figure 6).

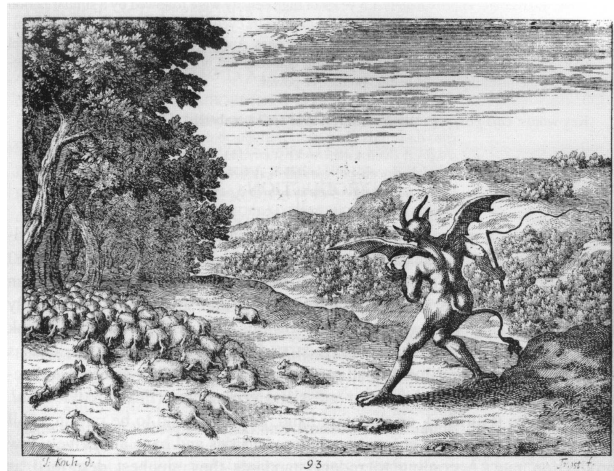


Figure 6 - Les énormes oscillations de densité automnale de loir gris en Slovénie alimentaient d'ailleurs la croyance populaire qui faisait du diable leur berger (Krystufek & Zavodnik 2003).

Illustration reproduite à partir de Valvasor 1689).

De manière générale, les densités de loir gris fluctuent également de manière importante en fonction des pays. Différentes densités ont ainsi été estimées pour l'espèce: 0,6-1,8/ha en Angleterre (Hoodless & Morris 1993), entre 1/ha (Pilastro 1990) et 3,0 - 34,4/ha en

Italie (Properzi *et al.* 2002), ≥ 1 /ha en Moravie (République Tchèque) (Gaisler *et al.* 1977), entre 0,7 - 5/ha (Vietinghoff-Riesch 1955) et 5 – 22/ha en Allemagne (Müller-Stiess 1996), 1-11/ha en Pologne (Jurczyszyn 1995), 0.6-36 adultes/ha en Slovénie (Krystufek *et al.* 2003), 30/ha dans le Caucase (Ognev 1963), 80,7/ha (dont 40 adultes/ha) en Croatie (Tvrtkovic *et al.* 1996). Les densités varient aussi en fonction de si l'on tient compte du recrutement des jeunes en automne ou non : ainsi, en Croatie, Tvrtkovic *et al.* (1996) observent 40 adultes/ha mais 80,7 adultes et jeunes/ha au même endroit et moment. D'importantes densités sont également remarquées à certains endroits spécifiques comme dans les vergers par exemple où 247 loirs/ha ont été dénombrés un jour de juillet en Italie (Ghirardi *et al.* 2011).

3.2.3 *Mouvements et domaine vital*

Müller (1989) et Hönel (1991) ont montré, grâce au radio-pistage, que le loir gris évitait de traverser les routes et les endroits dégagés. Hönel (1991) précise d'ailleurs que l'animal ne traversera un endroit dégagé que s'il existe une chance qu'il le fasse en se déplaçant de branches en branches. Des résultats similaires ont été observés sur le muscardin en Angleterre (Bright & Morris 1989). Cependant, une étude réalisée en Allemagne, basée sur la technique de Capture-Marquage-Recapture (CMR), propose des résultats contradictoires où les loirs étudiés traversaient des champs cultivés (Bieber 1994). Malgré l'étude de Bieber, il semble malgré tout que le loir aurait dû mal à traverser des espaces ouverts. Il se montre ainsi réticent à descendre au sol ; 63% des positions d'une étude de radio-pistage se trouvaient entre 3 et 5m au dessus du sol (Morris & Hoodless 1992). Ce comportement les rendrait donc particulièrement sensibles à la fragmentation des habitats et au réseau routier de plus en plus développé. Des projets de « ponts verts » (*green bridges*) sont d'ailleurs en cours en Allemagne et au Japon pour aider les loirs et les muscardins à traverser les routes (Müller-Stiess & Büchner 2005).

Plusieurs études de radio-pistage ont montré des déplacements moyens de 111m pour une femelle et de 523m pour un mâle en Angleterre (Morris & Hoodless 1992) ainsi que 230 à 320m pour des mâles et 80m à 320m pour des femelles en Pologne (Jurczyszyn & Zgrabczynska 2007). Les distances maximales parcourues par rapport au nid ne s'élevaient pas, quant à elles, à plus de 210 m pour les femelles et de 430 m pour les mâles (Morris & Hoodless 1992, Jurczyszyn & Zgrabczynska 2007). La fidélité d'habitat est grande et les passages entre forêts éloignées de plus d'1 km sont rares (Ruf *et al.* 2006).

Les domaines vitaux sur le continent se situent entre 0,15-0,76 ha pour les femelles et entre 0,82-7,0 ha pour les mâles (Jurczyszyn 2006, Schincki & Borowski 2008). Le recouvrement moyen des domaines vitaux (en %) est plus grand chez les mâles (57,2-74,9) que chez les femelles (0-25,7) (Schinski & Borowski 2008). Cependant, ces dernières études ont toutes été effectuées en Pologne et peu de données existent sur le domaine vital du loir gris dans d'autres pays. Morris (2004) a pisté deux loirs en Angleterre et a estimé un domaine vital moyen de 6 ha tandis que 200m de diamètre ont été estimé en République Tchèque (Gaisler *et al.* 1977) et 171m de diamètre en Allemagne (Vietinghoff-Riesch 1960).

3.2.4 Régime alimentaire

Les études sur le régime alimentaire du loir gris sont peu nombreuses et viennent principalement d'Italie (Franco 1990, Kahmann 1965, Rodolfi 1994), de Pologne (Nowakowski & Godlewska 2006), d'Espagne (Castroviejo *et al.* 1974, Gigirey & Rey 1999), de Russie (Ivashkina & Dyuzhaeva 2007) et de République Tchèque (Holisova 1968). D'après ces études, le loir gris est principalement végétarien. De manière générale, dès sa sortie d'hibernation en mai/juin, le loir gris va se nourrir de plantes, de bourgeons et d'insectes. En juillet, des feuilles, des insectes et des fruits charnus constitueront la majorité de son alimentation tandis qu'en août ce sont les fruits charnus et les fruits secs qui l'emporteront. A la fin de la saison d'activité, en automne, ce sont les fruits secs qui constitueront l'essentiel du régime alimentaire du Loir gris.

3.2.5 Comportement

Le loir gris montre un cycle d'activité annuel de 5 mois, de début juin à début novembre avec des variations de quelques semaines en fonction du pays (Bieber 1998, Gaisler *et al.* 1977, Koppmann-Rumpf *et al.* 2003, Milazzo *et al.* 2003, Pilastro 1992, Rodolfi 1994, Ivashkina 2006). Les mâles adultes entrent en hibernation les premiers, suivis des femelles, puis des jeunes (Pilastro 1992). Les loirs hibernent souvent en groupes de plusieurs individus dans des nids d'hibernation généralement situés dans le sol à 15-60 cm de profondeur (Morris & Hoodless 1992, Vietinghoff-Riesch 1960). Lorsqu'il hiberne, le loir peut faire tomber son rythme cardiaque de 350 battements par minute à environ 4-5 par minute. Il abaisse également sa température, qui d'habitude est de 33-35°C, à quelques degrés au dessus de celle du milieu

ambient (Wyss 1932). L'hibernation est couramment interrompue par des périodes d'activité, variant de quelques heures à plusieurs jours (Scott & Fisher 1976).

Il semble que le loir gris soit une espèce partiellement sociale (Morris 2004). D'après Koenig (1960), l'animal n'est agressif qu'en période de reproduction et est parfaitement capable de développer de véritables rangs sociaux. Ils ont des glandes odorantes sur les pieds et à la base de leur queue, et sont capables de suivre la piste d'un de leur congénère même dans la plus complète obscurité (Morris 2004). Ils ont également l'habitude de déposer de grandes quantités de fèces sous forme de « latrines », notamment sur les nichoirs, qui pourraient faire partie de leur communication sociale (Morris 2004). Les loirs sont également très prolifiques en sons qui semblent avoir un caractère social selon Nowakowski *et al.* (2000). Une autre démonstration de leur caractère social est la présence courante de plusieurs femelles dans le même nichoir au début et même pendant la période de reproduction (Kahmann 1965, Marin & Pilastro 1994, Pilastro 1992, Pilastro *et al.* 1994, Storch 1978, Vietinghoff-Riesch 1960, Hürner *comm. pers.*). Une étude a montré que ces femelles étaient généralement fortement apparentées (mère et filles ou sœurs) (Marin & Pilastro 1994, Pilastro *et al.* 1996). Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer ce phénomène : la sélection de la parentèle (Hamilton 1964), une dispersion retardée des jeunes femelles en pauvre condition physique et un nombre limité de sites de reproduction dû à une forte densité. Ces nids communautaires de loirs sont les seuls exemples dans la famille des Gliridés.

3.3 Génétique de l'espèce *Glis glis*

Jusqu'il y a peu, seules quelques études sur la systématique de cette famille étaient disponibles. Celles-ci ont principalement été basées sur des marqueurs cytogénétiques (Civitelli *et al.* 1994, Zima *et al.* 1994), allozymiques (Filipucci *et al.* 1988) ou des séquences nucléaires (Montgelard *et al.* 2003).

A un niveau intraspécifique, avant nos premiers travaux débutés en 2004, aucune étude n'avait été réalisée sur la phylogéographie ou la génétique des populations des gliridae et particulièrement celles du loir gris en Europe.

4. Objectifs de l'étude

Certaines espèces communes présentent de grandes différences de densités au sein de leur aire de répartition au point d'être considérée comme rares et/ou menacées à certains endroits.

D'un point de vue fondamental, il est intéressant de comprendre quels sont les processus écologiques et évolutifs responsables de ce patron de répartition des populations. Il est important de comprendre ce qui différencie, écologiquement et évolutivement, ce type d'espèce au statut de conservation ambigu, des autres espèces ne présentant pas de telles différences de densités. Sont-elles plus spécialistes d'un point de vue écologique ? Présentent-elles une histoire évolutive différente et particulière ?

D'un point de vue appliqué, de nombreuses questions demeurent concernant l'impact d'une telle répartition des populations : quels sont les risques d'extinction des populations aux densités plus faibles, particulièrement dans le cadre des changements globaux actuels ? Quel est l'état de sensibilité écologique et génétique de ces populations ? Une question éthique de conservation se pose alors. Faut-il s'occuper de ces espèces au statut ambigu à la fois rares et communes ? Si oui, comment les préserver ? Au niveau de l'espèce ou des populations ?

Afin d'apporter une contribution à ces différentes réflexions, nous avons choisi le loir gris, *Glis glis*. Cette espèce apparaît comme un excellent modèle biologique pour ce genre de question étant donné sa rareté au nord et son caractère commun au sud. Dans le cadre des questions posées, nos efforts de recherches se sont donc concentrés à définir les exigences écologiques de l'espèce particulièrement dans les régions périphériques où ses densités sont faibles, mais aussi à définir son histoire évolutive et son état de santé génétique global.

Le travail est structuré selon une thèse à articles. Les parties suivantes constitueront la suite du document de thèse :

La partie **Matériel & Méthodes** donne une série d'informations supplémentaires, non contenues dans les articles publiés, concernant les différents outils et moyens ayant permis d'obtenir nos résultats.

La partie **Résultats** est structurée en deux grands chapitres suivant les deux approches utilisées, l'une écologique, l'autre génétique. Chacun des deux chapitres sera composé de leurs publications respectives qui seront agrémentées d'une brève synthèse des principaux résultats.

- Le **chapitre 1** consiste en une analyse générale des besoins écologiques de l'espèce sur l'ensemble de son aire de répartition, au moyen d'une approche de modélisation de la distribution. Ce travail a aussi permis de visualiser les effets potentiels du changement climatique actuel sur la distribution future de l'espèce.

A une échelle plus régionale, nous avons effectué une modélisation de la distribution d'une population de loirs située en limite Nord-Ouest de son aire de répartition où l'espèce est rare. Ce travail a permis de comprendre pourquoi l'espèce y est rare et semble incapable de coloniser des territoires situés dans des régions plus nordiques.

Enfin, nous avons développé une analyse de terrain plus approfondie sur cette population afin de mieux cerner ses spécificités écologiques.

Article 1: Hürner H, Mouton A, Meynard C & Michaux J (2012) Potential impact of climatic change on the distribution of European Glirids: a preliminary study. *In preparation*

Article 2: Hürner H, Meynard C & Michaux J (2012) Distribution and habitat requirements of the edible dormouse (*Glis glis*) in the north-western limit of its distribution area (southern Belgium). *In preparation*.

Article 3: Hürner H & Michaux J (2009) Ecology of the edible dormouse (*Glis glis*) in a western edge population in southern Belgium. *Life and Environment*, 59(2), 243-250.

- Le **chapitre 2** consiste en une analyse phylogéographique et de génétique des populations du loir gris effectuées sur base de marqueurs nucléaires microsatellites et

mitochondriaux. Ces travaux ont pour objectif de comprendre l'influence des événements historiques sur la structuration actuelle des populations de loirs. Ces analyses ont nécessité la création d'une banque de marqueurs microsatellites spécifique à *Glis glis*. Cet aspect technique est également développé dans ce chapitre.

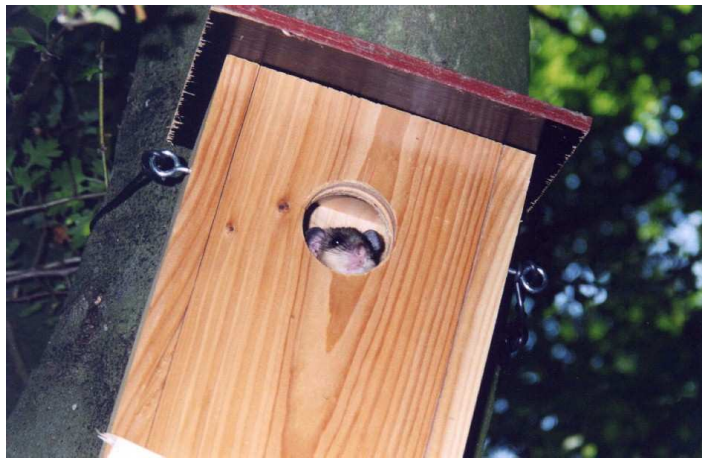
Article 4: Hürner H, Krystufek B, Sarà M, Ribas A, Ruch T, Sommer R, Ivashkina V & Michaux J (2010) Mitochondrial phylogeography of the edible dormouse (*Glis glis*) in the Western Palaearctic region. *Journal of mammalogy*, 91(1), 233-242.

Article 5: Hürner H, Martin JF, Ribas A, Arrizabalaga A & Michaux J (2009) Isolation, characterization and PCR multiplexing of polymorphic microsatellite markers in the edible dormouse, *Glis glis*. *Molecular Ecology resources*, 9(3), 885-887.

Article 6: Hürner H, Renaud S, Krystufek B, Sarà M, Cornuet J-M, Ribas A, Ruch T, Vekhnik V & Michaux J (2012) Genetic differentiation of the edible dormouse (*Glis glis*) reflects past forest fragmentation. *Submitted in Molecular Ecology*

Enfin, une **discussion générale** replace les résultats des différents articles dans un contexte plus large afin de répondre aux objectifs de cette thèse.

Matériel et Méthodes



Le premier loir gris aperçu dans cette étude, Torgny (H. Hürner)

MATERIEL & METHODES

1. Approche écologique

1.1 Etude de la modélisation de la distribution du loir gris

1.1.1 Données d'occurrence

Les données d'occurrence des trois espèces de gliridés ont été collectées à partir d'échantillons génétiques données par de nombreux collaborateurs et par notre travail de terrain (voir Hürner & Michaux 2009; Hürner *et al.* 2010, Mouton *et al.* 2011) mais aussi via le portail du GBIF (<http://data.gbif.org>) et la littérature (Pilastro 1992, Amori *et al.* 1994, Bieber 1994, Rodolfi 1994, Peshev & Delov 1995, Pilats 1994, Andera 1994, Jurczyszyn & Wolk 1998, Juskaitis 1994, Tvrtkovic *et al.* 1998, Berg & Berg 1999, Kashtalian 1999, Sarà 2000, Sarà *et al.* 2000, Jurczyszyn 2001, Capizzi *et al.* 2003, Hecker *et al.* 2003, Juskaitis 2003, Koppmann-Rumpf *et al.* 2003, Christiansen 2005, Bako & Hecker 2006, Juskaitis & Siozinyte 2008, Zajtseva A, pers. comm., Henttonen H, pers. comm.). Au total, 1514 localisations de *Glis glis*, 3892 localisations d'*Eliomys quercinus* et 6677 localisations de *Muscardinus avellanarius* ont été rassemblées (voir article 1 pour la répartition des occurrences). En ce qui concerne l'étude de modélisation à plus petite (en Belgique), les données d'occurrence proviennent de notre travail sur le terrain.

1.1.2 Théorie écologique et postulats de départ de la modélisation de la distribution d'une espèce

Une caractéristique frappante de la modélisation de la distribution des espèces est sa dépendance au concept de niche écologique (Guisan & Zimmerman 2000). Ce dernier a été utilisé et défini de façon déconcertante un très grand nombre de fois ([Encadré 11](#)) (Chase &

Leibold 2003). Dans le contexte qui nous intéresse, c'est la niche d'Hutchinson qui est prise en compte, à savoir un hypervolume multidimensionnel dans lequel chaque dimension représente un paramètre biotique ou abiotique conditionnant la présence de l'espèce.

Les modèles empiriques utilisés dans cette thèse se basent sur la niche réalisée (voir encadré 11) d'Hutchinson parce que les observations des distributions sont déjà contraintes par les interactions biotiques et les ressources limitées (Guisan & Thuiller 2005). Le développement d'une modélisation de la distribution d'une espèce peut donc être vu comme une création d'un modèle de niche écologique suivi ensuite de sa projection dans l'espace afin d'inférer la distribution potentielle de l'espèce (Kearney & Porter 2009). Les modèles utilisent des données décrivant la distribution observée d'espèces et y associent des variables mesurées du milieu telles que le climat, la végétation, ou la topographie afin de modéliser statistiquement les enveloppes écologiques dans lesquelles les espèces peuvent vivre (Guisan & Zimmerman 2000, Guisan & Thuiller 2005). Ces enveloppes peuvent ensuite être projetées dans le futur ou dans d'autres zones géographiques en modifiant les valeurs des variables du milieu utilisées (Pearson & Dawson 2003, Jeschke & Strayer 2008).

Lorsque cet outil est utilisé dans le contexte du changement climatique, les modèles sont dits bioclimatiques et ont pour principal objectif de projeter les impacts du changement climatique sur les aires de distribution des espèces dans le futur. Comme tous les modèles, les modèles bioclimatiques sont basés sur une série d'hypothèses qui ne sont pas, à proprement parler, rencontrées dans la nature (voir Jeschke & Strayer 2008).

La première considère que les interactions biotiques sont peu importantes ou qu'elles sont constantes dans le temps et l'espace, ce qui n'est évidemment pas le cas ne fut-ce par exemple pour les populations de compétiteurs, de mutualistes et de prédateurs qui varient dans le temps et l'espace (e.g. Begon *et al.* 2005).

La deuxième hypothèse repose sur un équilibre supposé entre les espèces et leur environnement. Les données utilisées pour construire des modèles sont généralement récoltées sur un laps de temps relativement court et une étendue géographique restreinte. Ces données constituant un « instantané » de la distribution actuelle des espèces, les modèles ignorent donc les perturbations environnementales (e.g. pollution, utilisation des sols, sécheresse) ainsi que les événements historiques (e.g. glaciations) pouvant conduire à des situations où l'équilibre n'est pas atteint (e.g. espèces invasives récemment introduites).

La troisième hypothèse considère l'absence de limites à la dispersion : les espèces évoluent dans tous les endroits où le climat leur est favorable et nulle part ailleurs. Or, bon nombre

d'espèces n'ont pas les moyens d'atteindre des habitats adéquats distants, et certaines espèces, comme les arbres par exemple, ont besoin de longues périodes pour étendre leur distribution à des endroits relativement proches (Pearson 2006).

Ces trois postulats ignorant des principes biologiques fondamentaux, cela empêche la modélisation de la distribution d'une espèce de fournir des prédictions précises quant aux réponses des organismes face aux changements climatiques futurs (Jeschke & Strayer 2008). Une alternative serait l'utilisation de modèles de simulation dynamique (Korzukhin *et al.* 1996) qui simulent les distributions sur un pas de temps donné en tenant compte des interactions biotiques et des capacités de dispersion des espèces, comme par exemple les modèles globaux de dynamique de la végétation (Cramer *et al.* 2001, Schwager *et al.* 2008). Cependant, ces derniers nécessitent de grandes quantités d'informations sur les espèces et sur leurs habitats, limitant ainsi leur application.

En conclusion, les modélisations d'enveloppes bioclimatiques peuvent fournir un point de départ utile et sont considérés actuellement comme le meilleur outil disponible pour apporter une information spécifique de l'espèce nécessaire aux plans de conservation (Hannah *et al.* 2002). L'importance de ces modélisations ne doit donc pas être sous-estimée. Cependant, il faut interpréter leurs résultats avec précaution et comme une première approximation de l'amplitude potentielle des impacts futurs, plus qu'une simulation aigüe de la distribution future de l'espèce (Jeschke & Strayer 2008).

1.1.3 Aspects méthodologiques de la modélisation de la distribution d'une espèce

Dans le cadre de cette étude, le programme MaxEnt (Philips *et al.* 2006), couramment utilisé pour la modélisation de distributions d'espèces, a été sélectionné. Ce programme estime la variable réponse (distribution d'une espèce) en trouvant la distribution de l'entropie maximale sous la contrainte que la valeur attendue de chaque variable environnementale sous cette distribution corresponde à sa moyenne empirique.

Des études comparatives ont démontré que MaxEnt était un des programmes les plus performant notamment dans le cas de faibles échantillons mais aussi pour modéliser des relations complexes et des interactions entre les variables (Hernandez *et al.* 2006, Elith *et al.* 2006). Il semble que ce programme soit également peu sensible à la corrélation éventuelle entre les variables environnementales (Elith *et al.* 2011). Il n'est donc pas nécessaire de retirer les variables corrélées du pool de variables environnementales ni de procéder à des tests

préalables de corrélations en réalisant une analyse en composantes principales par exemple. Un autre avantage de ce modèle est qu'il repose sur des données de présences (ou de pseudo-présences) et ne requièrent pas de données d'absences, ce qui est un atout dans notre étude vu la discrétion du loir gris et la difficulté de déterminer, avec certitude, son absence d'un site.

Les approches modélisation ont permis de donner une idée générale des exigences écologiques de l'espèce à l'échelle globale et régionale. Une approche de terrain a ensuite été réalisée pour vérifier ces hypothèses.

1.2 Sites d'étude

Dans le cadre de notre étude écologique de terrain, nos efforts de recherches se sont concentrés sur l'étude d'une population de loir gris en Belgique, située en limite Nord-Ouest de son aire de répartition.

Six sites d'étude différents (Figure 7) situés dans les trois massifs forestiers divisant la Gaume et correspondant à trois cuestas ([Encadré 12](#)) (la cuesta sinémurienne, charmoutienne et bajocienne) ont été sélectionnés: Camus, Torgny, Meix-devant-Virton, Pignaumont, Muno et Anlier.

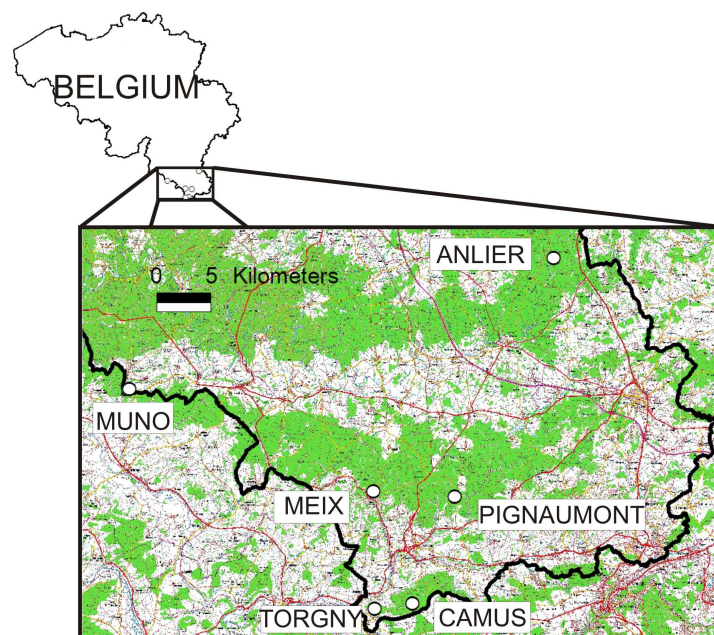


Figure 7 – Carte du Sud de la Belgique représentant la localisation des 6 sites d'étude.

Les terrains d'étude de Torgny (21 ha) et de Camus (8 ha) sont situés sur la pente sud de la cuesta bajocienne. La forêt est composée principalement d'espèces décidues (*Quercus* ssp., *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Acer* ssp., *Fraxinus excelsior*). La strate arbustive est riche, diversifiée et formée principalement de *Corylus avellana*, *Rubus* ssp., *Crataegus* sp., *Cornus sanguinae*, *Viburnum lantana*.

Les sites de Meix-devant-Virton (13 ha), Pignaumont (19 ha) et Muno (5 ha) sont situés sur la cuesta charmoutienne. Le terrain d'étude de Meix-devant-Virton est dominé par une strate arbustive comprenant principalement *Fagus sylvatica* et *Quercus* ssp. La forêt présente une couverture arbustive et buissonnante faible et peu diversifiée consistant presque exclusivement en des ronciers (*Rubus* ssp.). Plusieurs parcelles de *Pinus* sp sont également présentes. La forêt de Pignaumont est mixte, composée de *Fagus sylvatica* et de *Pinus* ssp. La strate arbustive et buissonnante y est peu développée et principalement représentée par les espèces *Vaccinium myrtillus* et *Pteridium aquilinum*. Le site de Muno consiste en une forêt mixte décidue de *Quercus* sp. et de *Fagus sylvatica* avec une strate arbustive et buissonnante riche formée de *Rubus* ssp., *Corylus avellana*, *Crataegus* sp.

Le site d'Anlier est à la limite de la région gaumaise et se trouve sur la troisième cuesta (sinumérienne). La forêt est dominée par *Fagus sylvatica* et ne présente quasiment aucune strate arbustive et buissonnante laquelle est uniquement composée de jeunes *Fagus* et de quelques *Rubus*.

Les sites de Torgny, Camus et Muno sont considérés comme des habitats optimaux pour l'espèce au contraire des sites d'Anlier et de Pignaumont.

1.3 Méthode de capture

1.3.1 Piégeage

Dans le cadre de ce travail, la capture d'individus était un point essentiel et nécessaire tant dans l'approche écologique (étude de dynamique des populations, calcul des densités, pose du collier émetteur pour le radio-pistage, ...) que dans l'approche génétique (prélèvement d'échantillons).

Le piégeage de Gliridés au moyen de pièges traditionnels (de type sherman par exemple) est une tâche ardue. Si ce type de capture a été couronné de succès avec *Glis glis* en

Pologne (Schinski & Borowski 2008) et en Russie (Ivaskina 2006), il a échoué dans d'autres pays (Hoodless & Morris 1993). *Glis glis* étant essentiellement arboricole (Morris & Hoodless 1992), il est préférable d'accrocher les pièges aux branches ou aux troncs pour augmenter les chances de capture (Sidorowicz 1958, pers.comm.), ce qui complexifie l'opération.

Dans le cadre de ce travail, 438 nuits-pièges au moyen de pièges de type sherman (8 x 9 x 23 cm) ont été réalisées en Belgique et 360 dans le sud de la France. Les pièges étaient à chaque fois installés, entre 1,5 et 2 m de hauteur, sur les troncs à l'aide de porte-pièges artisanaux ou sur les branches.

1.3.2 Nichoirs

L'utilisation de nichoirs à oiseaux est une autre méthode de capture ayant fait l'unanimité dans les études sur le loir gris. L'espèce utilise ces « maisons » artificielles pendant la saison active de Juin à Novembre, tant pour se reproduire que pour y dormir la journée. De nombreux chercheurs ont exploité cette attirance particulière avec un succès d'occupation des nichoirs variant de 24 à 80 % (Vietinghoff-Riesch 1955, 1960, Gaisler *et al.* 1977, Pilastro 1990, Tvrtkovic *et al.* 1996, Morris 1997, Bako *et al.* 1998, Juskaitis 2000, Sarà 2000, Özkan 2002, Schmidt *et al.* 2002, Krystufek *et al.* 2003). En plus d'être un excellent moyen de capture, les nichoirs permettent des études à long terme et fournissent des informations très utiles concernant le cycle de vie de l'espèce, sa biologie des populations et sa densité relative. Les seuls désavantages sont leur coût de fabrication et leur installation.

Dans le cadre de ce travail, 200 nichoirs en bois (30 x 15 x 15 cm avec un diamètre du trou d'entrée de 50 à 55 mm) ont été fabriqués et placés (Figure 8) dans les six sites d'étude. Ils étaient installés à plus de 3 m de haut contre le tronc, pour éviter les vols et dérangements par d'éventuels promeneurs, et espacés approximativement de 50 m.



Figure 8 – Pose de nichoirs dans la forêt d’Anlier.

Une alternative moins coûteuse consiste en l’utilisation de « Nichoirs en tube » (Morris 2004). Ceux-ci sont fabriqués à l’aide de « protège arbre » en plastique de type « Akyplant » (abri-serre). Dans le cadre de ce travail, 100 « Nichoirs en tubes » (15 x 15 x 70 cm) ont été fabriqués (Figure 9) et installés à Torgny, Meix-devant-Virton et Camus. Ils étaient placés à plus de 3 m de hauteur sur des branches et espacés approximativement de 50m.

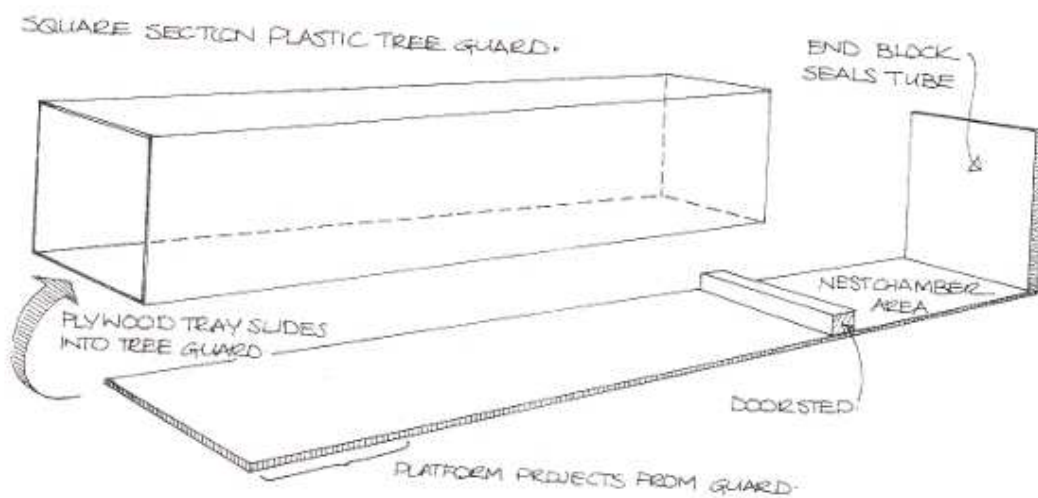




Figure 9 – Plan de construction d'un nichoir en tube (d'après Morris) et installation dans les arbres.

1.4 Distribution du loir gris en Belgique

Afin de mettre à jour les données sur la distribution du loir gris en Belgique, des appels à témoin ont été lancés dans différents magazines de vulgarisation de protection de la nature:

- Hürner, H. (2005) Le Loir, « loup dormant », de nos contrées. *L'Homme et l'Oiseau*, 2, 100-105. (**Annexe I**)
- Bronne, L. (2005) La bête au bois dormant. *Natagora*, 7, 12-15. (**Annexe II**)
- Hürner, H. & Libois, R. (2006) Le loir gris, *Glis glis*, en Belgique, un animal discret et méconnu. *Forêt wallonne*, 81, 3-7. (**Annexe III**)

Des sessions de piégeages ont également été réalisées dans des habitats susceptibles d'abriter l'espèce ou ayant abrité l'espèce avec certitude dans le passé sur base d'observations antérieures.

Une autre méthode ayant démontré son efficacité dans la récolte de données de présence/absence d'une espèce est l'utilisation de « Pièges à poils ». Cette méthode est non destructive, peu coûteuse (tant en argent qu'en temps) et son efficacité a déjà été prouvée pour de nombreuses espèces arboricoles (Suckling 1978, Lindenmayer *et al.* 1994) ainsi que pour *Muscardinus avellanarius* (Capizzi *et al.* 2002). Cette technique détermine la présence d'une

espèce en l'appâtant dans un tube dont les surfaces intérieures recouvertes de papier collant double-face retiennent quelques poils identifiables par la suite.

Dans le cadre de cette thèse, une étude de faisabilité de cette méthode des « pièges à poils » a ainsi été réalisée suivant Capizzi *et al.* (2002). Trente pièges à poils ont été fabriqués (tube de polystyrène de 35 mm de diamètre sur 25 cm) et installés dans six quadrats différents (5 pièges/quadrat) dans le site d'étude de Torgny: 3 quadrats ont été choisis à proximité immédiate d'un nichoir abritant un loir, 3 quadrats ont été choisis aléatoirement en dehors de la zone d'étude comprenant les nichoirs mais toujours dans un habitat propice à l'espèce (Figure 10).

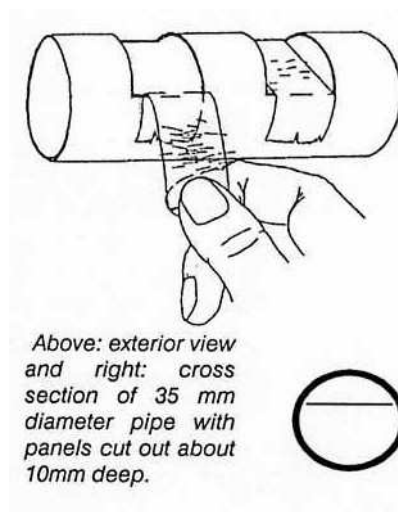


Figure 10 – Plan de construction d'un piège à poils (d'après Bright & Morris).

1.5 Etude du domaine vital et des mouvements

Compte tenu du comportement arboricole (utilisant principalement les strates végétatives hautes de la canopée) et nocturne du loir gris, nous avons opté pour la méthode du radio-pistage.

1.5.1 Matériel

Les individus ont été équipés de colliers émetteurs (BIOTRACK, Wareham, Dorset, Angleterre) (Figure 11, Kenward 2001). Ces colliers comprennent une batterie prévue pour fonctionner 3 à 4 mois, un radio-émetteur TW4, une antenne interne au collier et le collier proprement dit. Les signaux sont émis sur une fréquence comprise entre 138 et 230 MHz,

avec au moins 10 kHz d'écart entre chaque fréquence afin d'éviter les phénomènes de parasitisme entre deux émetteurs trop proches. Les colliers pesaient en moyenne 3,5g, ce qui représente moins de 5% du poids total de l'animal.



Figure 11 – Collier émetteur.

Un récepteur de type TRX1000 (WILDLIFE MATERIAL, Illinois, USA) a été utilisé dans cette étude ainsi qu'une antenne directionnelle yagi à 3 éléments.

1.5.2 Capture et manipulation

Chaque animal capturé était pesé et identifié sexuellement. Un petit morceau d'oreille était prélevé sur chaque individu pour les analyses génétiques ultérieures. Après la pose du collier, l'animal restait en observation dans une boîte en plastique pendant une heure. A la fin de la session de radio-pistage d'un animal, ce dernier était re-capturé si possible afin de lui enlever l'appareillage (Figure 12).



Figure 12 – Pose d'un collier émetteur.

1.5.3 Méthode de collecte des données

Dans le cadre de cette étude, nous avons opté pour la méthode classique de triangulation. L'opérateur choisit ses points de réception de façon à être au plus près de l'animal, tout en s'assurant que trois directions se recoupent le plus perpendiculairement possible afin de former le plus petit triangle et limiter l'imprécision. Lorsque ce n'était pas possible, seule une biangulation était réalisée avec un angle approximatif de 90° entre les deux directions.

Les coordonnées de chaque point de réception sont relevées à l'aide d'un récepteur GPS. Afin de limiter les erreurs dues au déplacement de l'animal, le temps qui sépare la première direction de la dernière ne doit pas être supérieur à 15 minutes. L'animal étant presque exclusivement nocturne, le suivi s'effectuait du coucher au lever du soleil (approximativement de 22 à 5h - Figure 13).



Figure 13 – Pistage nocturne.

La précision des localisations a été estimée à l'aide du logiciel de triangulation LOAS. Ce dernier se base sur une estimation de maximum de vraisemblance, ce qui permet de calculer les coordonnées GPS de la position de l'animal en lui attribuant une surface d'erreur. Il s'agit d'une aire de confiance à 95%, elliptique, calculée en fonction des angles d'erreur, de la distance entre émetteur-récepteur et des angles formés par le recoupement des trois directions relevées. Lorsque seule une biangulation était réalisée, un polygone d'erreur était calculé pour estimer la précision de la localisation. Lorsque la surface d'erreur dépassait 10%

du domaine vital estimé, la localisation n'était pas considérée comme suffisamment précise pour être prise en compte. Les localisations de chaque animal étaient ensuite visualisées sur une carte à l'aide du logiciel de cartographie Arcview GIS 3.2.

1.5.4 Echantillonnage

Pour avoir une bonne estimation de la superficie d'un domaine vital, le radio-pistage discontinu semble être la technique la plus appropriée. Elle est aussi la plus pratique pour permettre le suivi de plusieurs individus en même temps (Harris *et al.* 1990). Pour cela, il est nécessaire d'avoir des localisations indépendantes et réparties de manière régulière sur l'ensemble de la période définie. En effet, lorsque les localisations sont auto-corrélées, c'est-à-dire quand la position de l'animal au temps t est dépendante de sa position au temps $t-1$, une sous-estimation de la taille du domaine en résulte (Swihart & Slade 1985). Cependant, Otis & White (1999) soulignent que l'auto-corrélation des localisations n'est pas trop grave si l'intervalle de temps entre deux localisations successives est suffisant pour que l'animal traverse son domaine vital. De plus, de Solla *et al.* (1999) prouvent l'utilisation de toutes les localisations, même à des intervalles de temps très courts, en démontrant que les estimations de domaines vitaux sont meilleures avec toutes les localisations qu'avec un sous-échantillonnage de celles-ci. Les localisations des loirs gris utilisées dans ce travail étant effectuées au mieux toutes les heures, l'auto-corrélation est considérée comme négligeable.

Le nombre de positions nécessaires pour décrire le domaine vital de l'animal étudié doit être également calculé préalablement à toute étude de radio-pistage. La taille du domaine vital augmente en effet généralement avec le nombre d'observations, ce qui rend statistiquement difficile la comparaison des tailles de domaines vitaux entre différents individus (Winter & Ross 1982). Il faut donc définir un nombre-seuil de localisations nécessaires au-delà duquel la taille du domaine vital pourra être considérée comme stable. Cela est réalisé via un graphique représentant l'aire du domaine vital en fonction du nombre de localisations (Harris *et al.* 1990). Lorsque la courbe atteint une asymptote horizontale, la stabilité du domaine vital à laquelle on peut faire correspondre un nombre minimum de points à échantillonner est atteinte. Dans le cadre de notre étude, le nombre-seuil de localisations a été obtenu avec 50 positions (Figure 14).

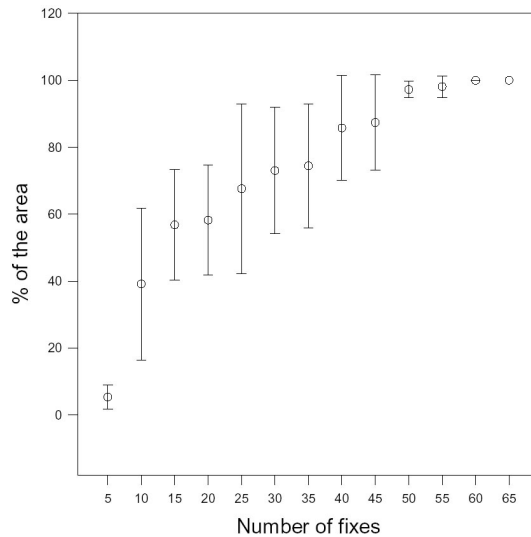


Figure 14 – Détermination du nombre seuil de localisations au-delà duquel le domaine vital reste stable.

Compte tenu des objectifs (étudier l'évolution du domaine vital et des mouvements de l'espèce tout au long de sa saison d'activité) et des contraintes (courte saison d'activité, autres impératifs de la thèse, etc.), des courtes sessions de radio-pistage de plusieurs individus, d'une durée approximative d'une semaine (nécessaire à la collecte des 50 localisations) et ce, pour chaque changement saisonnier de comportement ont été mises en place.

1.5.5 Analyses statistiques

La méthode du Polygone Convexe Minimum (*Minimum Convex Polygon = MCP*), utilisée dans ce travail, est l'une des méthodes les plus utilisées pour estimer la superficie et la forme du domaine vital d'un animal à partir de données de radio-pistage (Harris *et al.* 1990). Elle a de plus l'avantage de ne pas être soumise à l'indépendance des données. La surface du domaine est déterminée en reliant les localisations les plus extérieures de manière à former le plus petit polygone possible à angles convexes (Mohr 1947). Le désavantage de cette méthode est d'être fortement dépendante des points périphériques. Le domaine peut par exemple inclure de larges zones qui ne sont jamais fréquentées et sa taille peut être surestimée lorsque des excursions en dehors de l'aire principale d'activité sont réalisées (Harris *et al.* 1990). Pour limiter ce biais, la méthode des MCP a aussi été appliquée sur 95% des localisations où les points les plus éloignés du centre arithmétique du domaine sont exclus.

Une méthode probabiliste a également été utilisée dans nos travaux afin de donner des indications quant à la répartition spatiale de l'activité de l'animal considéré. La méthode du kernel repose sur une grille, dans laquelle il s'agit d'estimer à chaque maille la valeur d'une fonction d'activité correspondant à la densité des localisations. Chaque localisation est pour cela considérée comme le centre d'une distribution normale bivariée circulaire (ou elliptique), c'est-à-dire qu'une localisation donnée ne correspond pas à un emplacement particulier mais à une variable aléatoire, dont la probabilité d'occurrence la plus élevée se situe au niveau de la localisation effectivement enregistrée. La valeur de l'activité attribuée à chaque quadrat est estimée comme la moyenne des valeurs (au centre du quadrat) des distributions centrées sur toutes les localisations. Il est finalement possible de calculer les contours des aires minimales comprenant un pourcentage donné de l'activité, classiquement 95% et 50% respectivement pour le domaine vital et les aires d'intense activité (Worton 1989, Seaman *et al.* 1999, Powell 2000). Un des avantages de cette méthode est qu'elle ne nécessite pas un très grand nombre de localisations (Seaman *et al.* 1999). Cette méthode ne semble pas non plus être sensible à l'indépendance des données lors de l'estimation du domaine vital (de Solla *et al.* 1999).

1.6 Etude du régime alimentaire

Les méthodes de détermination du régime alimentaire sont multiples. L'observation directe des individus en train de s'alimenter n'est malheureusement pas applicable aux espèces de petite taille comme le loir gris et plus malaisée encore pour les espèces nocturnes et arboricoles. L'analyse des contenus stomacaux est une des meilleures méthodes pour déterminer les habitudes alimentaires des vertébrés (Drozdz 1975) mais elle implique le sacrifice des animaux (Holisova 1968, Franco 1990). Malgré une certaine imprécision possible, l'analyse des fèces constitue une méthode efficace (Butet 1987): méthode non-invasive, pas de perturbation comportementale, échantillonnage illimité dans le temps et dans l'espace, matériel nécessaire réduit, méthode utilisable pour les espèces nocturnes.

Une nouvelle méthode plus efficace et plus résolutive que les méthodes traditionnelles a été mise au point récemment par Deagle *et al.* en 2007. Elle consiste en l'analyse ADN des fèces en utilisant des amorces spécifiques. Valentini *et al.* (2009) ont amélioré cette technique en utilisant le concept du *DNA barcoding*. Après avoir collecté les fèces sur le terrain et en avoir extrait l'ADN, les fragments d'ADN chloroplastique des espèces végétales consommées

sont amplifiés par des amorces universelles. Ces fragments sont ensuite séquencés. Les plantes dont ces fragments proviennent sont ensuite identifiées selon le concept du *DNA barcoding* consistant à comparer les séquences obtenues soit avec une banque de données publiques (GenBank, EMBL, etc.) et/ou avec une banque de données réalisées expressément dans ce but. Actuellement, cette technique connaît un essor grâce à l'utilisation du séquençage à haut débit (Soininen *et al.* 2009, Deagle *et al.* 2010, Bohmann *et al.* 2011, Murray *et al.* 2011).

Dans le cadre de cette thèse, pour des raisons budgétaires, de temps et de priorité alloués à cette étude du régime alimentaire du loir gris en Belgique, la méthode d'analyse des fèces a été sélectionnée.

1.7 Etude de l'habitat

Il existe différents moyens pour déterminer les préférences d'habitat d'une espèce comme le loir gris. Les méthodes directes consistent à noter la présence des animaux dans des pièges ou des nichoirs et à relever différents facteurs environnementaux dans un quadrat délimité autour du piège/nichoir. Les résultats d'une campagne de piégeage peuvent être cependant biaisés par l'attrait de l'appât utilisé dans le piège, ce qui semble être moins le cas pour le nichoir (Bright & Morris 1990).

Il existe également des méthodes indirectes comme la recherche de traces de présence. La recherche des nids et des restes de noisettes grignotées de muscardins a déjà été utilisée dans ce but (Bright *et al.* 1994, Hurrell & McIntosh 1984, Berg & Berg 1998). Cependant, la recherche de traces de présence peut être biaisée par une analyse limitée aux strates végétatives uniquement accessibles aux observateurs comme les strates sous-arbustives et arbustives, délaissant celle de la canopée. Or, dans notre cas, le loir gris évolue généralement dans les strates plus élevées que celles du muscardin. Une autre méthode indirecte consiste à utiliser des pièges à poils (Bright & Morris 1989, Capizzi *et al.* 2002).

Vu l'installation d'une série de nichoirs pour remplir d'autres objectifs de la thèse, c'est cette méthode qui fut choisie pour mettre en évidence des paramètres environnementaux importants pour l'espèce.

2. Approche génétique

2.1 Collecte d'échantillons

Les échantillons récoltés proviennent de collaborations internationales et de mission de prélèvements effectués en Belgique et en France : Juillet 2005 (Pyrénées orientales, Pyrénées catalanes), Mai/Juin 2006 (Pyrénées catalanes, Montpelliérais, Pyrénées espagnoles), Septembre 2007 (Cévennes, Montpelliérais). Au final, près de 400 échantillons auront été collectés (voir article 4).

2.2 Marqueurs moléculaires

2.2.1 ADN mitochondrial et cytochrome b

Le génome mitochondrial animal est une molécule circulaire de 15-20 kb de long qui comprend, chez les vertébrés, des loci pour 22 ARN de transfert, 2 ARN ribosomiaux et 13 ARN messagers intervenant dans la formation des sous unités polypeptidiques des protéines impliqués dans le transport des électrons et la phosphorylation oxydative de la membrane mitochondriale. Elle est aussi constituée d'une partie non codante contenant l'origine de réplication du brin H et portant le nom de D-loop (Figure 15) (Avisé 2000).

La séquence codante pour le Cytochrome b est la plus utilisée et la mieux connue (Irwin *et al.* 1991). Les séquences codantes pour des ARN-r sont utiles pour des comparaisons entre taxons éloignés et sont très fréquemment utilisées en phylogénétique (Hillis & Dixon 1991). La région non codante ou D-loop contient des parties extrêmement variables, ce qui permet une étude assez fine au niveau spécifique ou populationnel. En contrepartie, l'alignement peut être délicat (Sbisa *et al.* 1997).

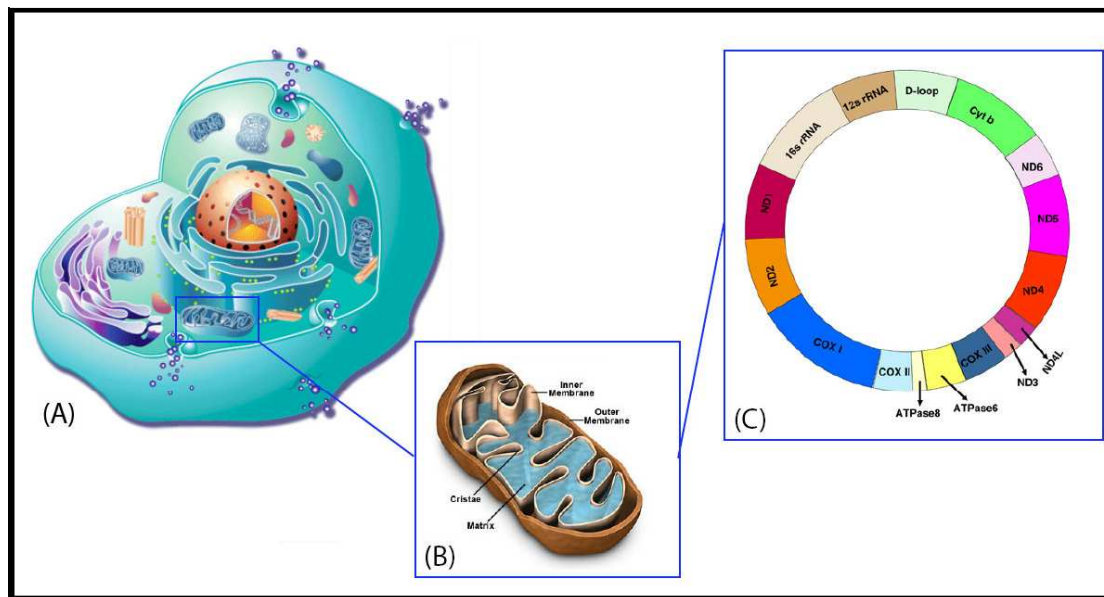


Figure 15 - A: organisation structurale d'une cellule animale; B: structure d'une mitochondrie; C: génome mitochondrial avec chacun des gènes notifié par une couleur spécifique.

L'ADN mitochondrial (ADNmt) présente de nombreux avantages comme celui d'être presque exclusivement hérité maternellement, ce qui sous-entend un taux de recombinaison très faible et permet la reconstruction de la phylogénie maternelle à partir de nombreux clones moléculaires appelés haplotypes (Awise *et al.* 1979). De plus, l'ADNmt est connu pour évoluer plus vite que l'ADN nucléaire (Brown *et al.* 1979, Awise *et al.* 1983) et, de par son haploïdie* et son mode de transmission, il présente également une taille efficace de population réduite (Curolle & Kocher 1999). L'ADNmt est facile à extraire d'un échantillon biologique et présente l'avantage d'être en beaucoup plus grand nombre de copies que l'ADN nucléaire. Cela signifie que pour des tissus ayant subi des dégradations (eau, lumière, traitements chimiques notamment), il est souvent possible d'amplifier l'ADNmt. Ces propriétés ont contribué à faire de l'ADNmt un marqueur de choix pour les études phylogéographiques.

En ce qui concerne les désavantages, il peut y avoir hétéroplasmie* de séquence et de longueur, mais dans la pratique, le polymorphisme individuel est à peu près nul (Stoneking & Soodyall 1996). En revanche, des copies nucléaires de fragments d'ADN mitochondrial sont fréquemment observées chez les mammifères. Ces copies peuvent nuire à la lecture des séquences ciblées, voire être amplifiées à sa place et donner lieu à la comparaison de gènes non homologues (Arctander 1995). L'ADNmt est déconseillé dans le cas de dispersion totalement asymétrique des individus mâles et femelles, car il ne reflète que la distribution des individus femelles. Pour les espèces où ce sont les mâles qui se dispersent, comme chez les macaques, la transmission de l'ADNmt se fait essentiellement au sein d'une même population

et les échanges entre populations sont limités, alors que l'ADN nucléaire est dispersé de façon assez homogène (Melnick & Hoelzer 1993).

Dans le cadre de cette thèse, vu ses nombreux avantages, le segment du cytochrome b de l'ADNmt a été utilisé pour déterminer la phylogéographie du loir gris.

2.2.2 ADN nucléaire et microsatellites

Le génome nucléaire est un génome diploïde dont l'héritage est biparental: les descendants héritent pour moitié du génome paternel et pour moitié du maternel. Chez les Mammifères, la taille de ce génome varie de 1692 Mpb (*Miniopterus schreibersi*, chauve-souris) à 8215 Mbp (*Tympanoctomys barrerae*, rongeurs) (Gregory 2005). Le génome est organisé en chromosomes qui fonctionnent par paires et qui sont homologues, excepté la paire de chromosomes sexuels qui sont hétérologues chez les mâles. Les génomes sont constitués d'une grande partie d'ADN non-codant dont le rôle exact est encore mal compris (Check 2006). Contrairement au génome mitochondrial, le génome nucléaire évolue en moyenne moins vite et présente un temps de coalescence des gènes environ quatre fois supérieur à celui des gènes mitochondriaux.

Plusieurs types de marqueurs nucléaires existent dont le rôle est de mettre en évidence la présence de polymorphisme chez différents individus au niveau de séquences génomiques codantes ou non. Les plus connus sont les marqueurs RFLP, RAPD, AFLP, microsatellites et SNP ([Encadré 13](#)).

Découverts dans les années 1980, les microsatellites sont de courtes répétitions d'ADN composées d'un motif répété de 2 à 6 nucléotides. La répétition du motif est peu élevée : elle varie en moyenne de 10 à 30 pour des fragments qui peuvent faire de 10 à 200 pb (Estoup & Angers 1998). Ces marqueurs, retrouvés dans tout le génome des eucaryotes, sont extrêmement abondants chez la plupart des organismes (Estoup & Angers 1998, Tóth *et al.* 2000). Leur fréquence peut varier suivant les espèces (Jarne & Lagoda 1996). Le polymorphisme des microsatellites porte sur la taille des allèles pour un locus* considéré, les allèles étant caractérisés par le nombre de répétitions du microsatellite étudié.

Leur distribution sur l'ensemble du génome, leur polymorphisme extrêmement élevé, leur spécificité de locus, leur caractère co-dominant* et leur simplicité d'utilisation une fois

leur mise au point effectuée couplé au fait qu'ils ne nécessitent que de petites quantités d'ADN (Edwards *et al.* 1996), fait d'eux d'excellents marqueurs génétiques.

Toutefois, les marqueurs microsatellites sont spécifiques à chaque espèce et plusieurs loci doivent être utilisés afin d'effectuer des analyses représentatives. Le coût et le temps requis pour leur développement sont une limitation importante. La procédure traditionnelle d'isolement de microsatellites implique le clonage de petits fragments d'ADN génomique et le criblage des clones par hybridation avec des sondes contenant des répétitions. Ce procédé fonctionne bien pour les espèces ayant beaucoup de microsatellites mais pas pour celles qui en sont pauvres. Dans le but d'augmenter les chances de succès, l'utilisation de banques enrichies a été proposée. Celles basées sur l'hybridation sélective ont été les plus réussies (Karagoyozov *et al.* 1993, Edwards *et al.* 1996).

Malgré ce désavantage, leurs diverses caractéristiques font qu'ils sont souvent considérés comme les marqueurs les plus utiles et les plus fins pour les études intraspécifiques à petite échelle. Ils permettent en particulier de mettre en évidence la structuration des populations et les flux de gènes, domaines où les marqueurs traditionnels ont un pouvoir plus limité. En ce qui concerne leur utilité en phylogéographie, ils ont quelque fois été critiqué (Beaumont & Brufford 1999), des études empiriques ayant suggéré que l'information évolutive qu'ils fournissaient n'était plus probantes au delà de 3.000 à 30.000 années, sans doute suite à des phénomènes d'homoplasies d'allèles plus fréquentes (Paetkau *et al.* 1997). D'autres études suggèrent, au contraire, que les microsatellites peuvent être utilisés pour résoudre des phylogénies intraspécifiques de plus de 200.000 ans de divergence (Angers & Bernatchez 1998, Harr *et al.* 1998, Richard & Thorpe 2001). De la même façon, dans une étude sur les populations de saumons, Koskinen *et al.* (2002) ont montré que les microsatellites avaient fourni une résolution phylogéographique supplémentaire à l'ADNmt, alors que la plupart des lignées avaient divergé depuis plus de 400.000 ans. L'utilité des microsatellites en phylogéographie a ainsi été prouvée à maintes reprises et ils sont maintenant couramment utilisés en complément de l'ADNmt (Angers & Bernatchez 1998, Brito 2007, Heuertz *et al.* 2004, Rossiter *et al.* 2007, Marshall *et al.* 2002).

Son mode différent de transmission, son taux de mutation élevé et son efficacité démontrée ont fait des microsatellites un second marqueur de choix pour étudier plus finement l'histoire évolutive du loir gris dans notre étude.

2.3 Techniques moléculaires

2.3.1 Extraction de l'ADN

L'extraction de l'ADN génomique a été réalisée à partir de tissus de *G. glis* préalablement conservés dans de l'éthanol 96°. Le kit d'extraction Dneasy Tissue kit (QIAGEN) a été utilisé pour extraire l'ADN des individus. Cette technique est basée sur des colonnes à centrifuger contenant une membrane gel de silice. Dans un premier temps, l'échantillon est digéré par de la protéinase K, puis les tissus sont lysés et le lysat est chargé sur la colonne. La centrifugation des colonnes permet de fixer l'ADN sur la membrane et d'éliminer le surnageant. L'ADN est ainsi fixé et rincé par deux tampons successifs. Enfin, l'ADN est élué à l'aide d'un tampon d'élution et de conservation de l'ADN.

La qualité de l'ADN extrait est ensuite visualisée sur gel d'agarose (1%) où les bandes sont révélées par fluorescence sous lumière UV (grâce à l'ajout d'un agent intercalant de l'ADN, le bromure d'éthidium). En fonction de sa qualité, l'ADN est ensuite dilué (ou pas) avec de l'eau pure afin d'être utilisé efficacement pour la PCR.

2.3.2 Amplification et séquençage de l'ADN

La réaction en chaîne de la polymérase (ou PCR, *Polymerase Chain Reaction*) est utilisée pour amplifier les fragments d'ADN ([Encadré 14](#)).

Pour le marqueur cytochrome b, dans le cas où aucune séquence disponible n'est connue pour une espèce, il est courant d'utiliser des amorces dites « universelles » pour amplifier le gène désiré. On les dit « universelles » car elles sont présentes dans des régions très conservées entre espèces très éloignées. Cependant, dans le cas du loir gris, des expériences préliminaires ont montré que l'amplification PCR à l'aide de ces amorces « universelles » n'était pas assez efficace. Par conséquent, des amorces spécifiques à l'espèce ont été créées afin d'augmenter l'efficacité des amplifications et diminuer les risques de pseudogènes nucléaires* (Zhang & Hewitt 1996). Les amorces spécifiques à *Glis glis* ont été définies en alignant les séquences pour le cytochrome b de 1 individu trouvé dans la base de données *Genbank* et de 10 individus amplifiés efficacement par les amorces « universelles », et en recherchant manuellement les régions conservées. Les conditions d'amplification sont

reportées dans l'article 4. Les fragments d'ADN amplifiés ont été envoyés puis séquencés ([Encadré 15](#)) par la société MACROGEN.

Afin de corriger les éventuelles erreurs de séquençage, les séquences ont ensuite été vérifiées et corrigées sur base de leur électrophérogramme. Enfin, les séquences ont été alignées (avec le programme BIOEDIT) afin de spécifier l'homologie entre chacun des nucléotides du groupe de séquences. Une dernière vérification quant à la présence éventuelle de pseudogènes a été réalisée en traduisant les séquences nucléotidiques en séquences d'acides aminés afin de détecter d'éventuels codons stop signalant la présence de pseudogènes (Zhang & Hewitt 1996).

En ce qui concerne les marqueurs microsatellites, une fois leur création effectuée, une série d'analyses a permis de déterminer leurs conditions d'amplification optimales. Pour les besoins du séquençage automatique, les amorces microsatellites ont ensuite été resynthétisées et couplées à un fluorochrome (FAM-jaune, NED-noir, HEX-bleu) afin que les produits PCR soient détectés par le laser du séquenceur. Les conditions d'amplification des loci microsatellites sont détaillées dans l'**article 5**.

Afin d'optimiser l'analyse des loci microsatellites des « multiplexes d'amplification » ont été mis au point. Cela consiste à amplifier simultanément dans une même réaction PCR plusieurs loci microsatellites. Le choix des marqueurs microsatellites pouvant être associés s'effectue sur base de leurs tailles, préférentiellement différentes. Il est aussi possible de les distinguer par un fluorochrome différent.

Le typage microsatellite consiste à déterminer la taille des fragments qui représentent les allèles d'un individu au locus analysé ([Encadré 16](#)).

2.4. Analyses statistiques utilisées avec le cytochrome b

2.4.1 Reconstructions phylogénétiques et réseaux haplotypes

Quatre grandes méthodes sont aujourd'hui employées en phylogénie moléculaire :

- La méthode des distances se propose de reconstruire des arbres en partant des ressemblances observées entre chaque paire d'unités évolutives. Plus la ressemblance

globale entre deux unités est importante, plus les liens de parenté sont étroits. Cette méthode convertit initialement les séquences alignées en valeurs de distance arrangées en matrice qui servira, elle-même, dans l'algorithme de création de l'arbre.

- Le principe de la méthode du maximum de parcimonie est de minimiser les événements de transformations (çàd les substitutions en terme moléculaire) au cours du temps dans l'inférence d'un arbre phylogénétique. Cela sous-entend que les phénomènes de convergences évolutives et de réversions sont minimisés. En pratique, un grand nombre d'arbres sont produits et explorés et seuls les arbres les plus courts sont retenus.
- Une troisième méthode est celle du maximum de vraisemblance (*Maximum Likelihood*, ML) qui est une méthode probabiliste. Le principe général est de calculer la probabilité d'observer les données (matrice de caractères) sachant l'arbre. Ainsi, la méthode va retenir l'arbre qui correspond le mieux aux données (matrice de départ et paramètres du modèle d'évolution) c'est-à-dire celui qui présente la plus grande vraisemblance. Les méthodes probabilistes nécessitent toujours l'utilisation d'un modèle évolutif particulier. Une des critiques de cette méthode de ML est justement sa forte dépendance à ce modèle évolutif et comment le choisir (Page & Holmes, 1998).
- La dernière méthode est celle de l'inférence bayésienne dont le principe général est d'évaluer la probabilité de l'arbre sachant les données. La probabilité postérieure des arbres est calculée via une technique de simulation de type MCMC (Markov Chain Monte Carlo). La chaîne markovienne est une séquence de valeurs prises au hasard dont les probabilités à un intervalle de temps donné dépendent du nombre de ces valeurs au temps précédent (Huelsenbeck *et al.* 2002). L'incorporation de modèles d'évolution des séquences, dont les paramètres peuvent être calculés en cours d'analyse, confère aux méthodes probabilistes la capacité d'estimer de façon simultanée la phylogénie et le mode d'évolution des séquences. Une telle propriété rend ces méthodes particulièrement prometteuses étant donné qu'elles sont capables d'incorporer, dans des modèles de plus en plus complexes, les processus d'évolution des séquences au fur et à mesure qu'ils sont découverts.

La phylogénie traite de taxons terminaux bien identifiés et dont on suppose qu'il n'y a plus d'échange génétique entre eux. La phylogéographie, quant à elle, se place dans un contexte plus « dynamique » où l'on explicite les flux de gènes entre des taxons non encore bien identifiés. De cela va découler des représentations bien différentes dans les deux

disciplines : une vision dichotomique en phylogénie qui se schématise par des arbres, contre une vision réticulée en phylogéographie qui se schématise par des réseaux et qui correspond à la réalité biologique des échanges génétiques existants entre individus d'une même espèce ou d'espèce très proches. Ces "réseaux des haplotypes" sont des arbres généalogiques reliant les haplotypes les plus proches entre eux, plutôt qu'un arbre phylogénétique (Templeton *et al.* 1992, Crandall 1996). Ce type de réseau reflète mieux les relations entre les séquences dans le cas de populations à faible diversité génétique (Crandall & Templeton 1993). De plus, cette représentation n'est pas sujette aux artefacts liés à l'utilisation d'un groupe extérieur à l'espèce pour polariser l'arbre. Enfin, ce réseau d'haplotypes permet de visualiser facilement une éventuelle population en expansion traduite par une topologie en étoile des gènes avec peu d'haplotypes ancestraux de grandes fréquences ainsi que de nombreux allèles de faibles fréquences séparés des ancestraux par seulement quelques pas mutationnels (Mila *et al.* 2000, Slatkin & Hudson 1991).

2.4.2 Structure génétique

La structure génétique des populations est déterminée par l'analyse de la variance moléculaire (ou AMOVA) et par le calcul de ϕ_{ST} (donnant le flux génique entre les populations) (Excoffier *et al.* 1992). Elle permet d'estimer la distribution de la variabilité génétique présente aux différents niveaux hiérarchiques d'une espèce. Cette méthode se base sur la distribution géographique des haplotypes et sur la distance génétique les séparant deux à deux. Elle peut être réalisée à trois niveaux hiérarchiques : entre groupes (groupes majeurs mis en évidence au cours des reconstructions phylogénétiques), entre populations au sein de chaque groupe et, enfin, au sein des populations.

Les analyses de diversité se calculent pour chacune des sous-populations mises en évidence. La diversité génétique est quantifiée par un certain nombre de paramètres: le nombre d'haplotypes, la diversité haplotypique qui reflète le nombre d'haplotypes et leurs fréquences relatives dans la population, la diversité nucléotodique qui mesure le degré de divergence des séquences entre les différents haplotypes ainsi que des mesures plus classiques de distances génétiques.

2.4.3 Histoire démographique

Plusieurs tests statistiques ont comme finalité la détection d'expansion de la population (voir Ramos-Onsins & Rozas 2002). Les statistiques F_s utilisent la distribution des haplotypes pour tester une éventuelle croissance des populations : un F_s fortement négatif significativement suggérera une population en expansion (Fu 1997). Le test R_2 (Ramos-Onsins & Rozas 2002), quant à lui, est plus adapté pour un faible échantillonnage. Il calcule la différence entre le nombre de mutations uniques par rapport à la moyenne du nombre de différences partagées par deux individus : une population récente en expansion conduira à une faible valeur de cet indice.

L'analyse en mismatch distribution calcule la distribution des différences entre paires de séquences appartenant à un même groupe génétique. Cela permet d'inférer l'histoire démographique des populations échantillonnées et de savoir si le groupe génétique considéré correspond plutôt à une population en phase d'expansion (graphique unimodal) ou au contraire à une population dont l'effectif démographique est constant dans le temps (graphique multimodal) (Harpending *et al.* 1998).

La date d'expansion démographique peut être estimée grossièrement par le mode de *mismatch distribution* τ exprimé par $\tau = 2\mu t$ où t est le temps d'expansion en nombre de générations et μ est le taux de mutation pour la séquence entière (Rogers 1995).

2.4.4 Datation moléculaire

La vitesse d'évolution des séquences est liée aux contraintes fonctionnelles qui portent sur elles. Il est donc raisonnable de penser que des séquences homologues, qui subissent des contraintes fonctionnelles comparables, évoluent approximativement à la même vitesse et que cette vitesse est constante au cours du temps. Cette hypothèse est dite celle de l'horloge moléculaire (Zuckerkindl & Pauling 1962). Suivant cette hypothèse, il est possible de dater la divergence entre deux espèces en divisant la quantité d'événements évolutifs qui séparent leurs séquences moléculaires par la vitesse d'évolution de ces séquences. En effet, sous cette hypothèse, la vitesse d'évolution de ces séquences, peut être estimée à partir de séquences homologues présentes chez des espèces pour lesquelles la date de divergence est déjà connue. La datation moléculaire consiste donc à coupler un arbre phylogénétique décrivant les relations de parenté entre espèces, reconstruit à partir de séquences d'ADN ou de protéines,

avec des points de calibration (ou étalonnages) paléontologiques afin d'estimer des âges absolus de divergence entre organismes. Les inévitables erreurs sur ces points de calibration vont ainsi affecter les âges mesurés (Douzery *et al.* 2003).

Depuis, l'hypothèse d'horloge moléculaire a été revue et corrigée considérant que les taux d'évolution ne sont pas nécessairement constants au cours du temps ni au sein des différentes lignées évolutives (voir Ho *et al.* 2005). Il a notamment été démontré l'existence de grandes différences entre les taux d'évolution des différents gènes mitochondriaux chez différents mammifères (Avisé 2004). Cette découverte a remis en cause les nombreuses études qui ont utilisé le taux d'évolution conventionnel de 2% de divergence par million d'années estimé par Brown *et al.* (1979). L'idée d'horloge moléculaire universelle a donc été abandonnée à la faveur de l'hypothèse d'« horloge relâchée » n'exigeant pas un taux constant d'évolution à travers les lignées. Ce type d'hypothèse est implémenté dans un nombre restreint de programmes dont le programme BEAST (Drummond & Rambaut 2007) qui est le logiciel développé le plus récemment pour inférer des dates de divergence.

2.4.5 Test de sélection

Plusieurs études ont démontré une influence certaine de la sélection sur l'ADNmt dans plusieurs groupes incluant les mammifères (Ruiz-Pesini *et al.* 2004), les insectes (Rand & Kann 1996), les poissons d'eau douce (Moyer *et al.* 2005) et d'eau de mer (Grant *et al.* 2006). Ruiz-Pesini *et al.* (2004) ont notamment démontré que des mutations de l'ADNmt ont permis à nos ancêtres de s'adapter à des climats plus nordiques. Le test de sélection McDonald-Kreitman (McDonald & Kreitman 1991) compare l'évolution des sites silencieux et de sites de remplacement sur la séquence du même gène, en prenant une espèce proche comme référence pour le test de mutation.

2.5 Analyses statistiques utilisées avec les marqueurs microsatellites

2.5.1 Variabilité génétique intra-populationnelle

La variabilité génétique à l'intérieur des populations peut être mesurée par le nombre moyen d'allèles par locus, l'hétérozygotie observée (H_o , pourcentage d'individus

hétérozygotes dans l'échantillon) et théorique (H_e , hétérozygotie attendue sous l'hypothèse de l'équilibre de Hardy-Weinberg).

La fréquence allélique est le paramètre de base caractérisant une population, elle est d'une grande importance dans le processus d'évolution (Berg & Hamrick 1997), puisque les changements génétiques d'une population sont habituellement décrits par des changements des fréquences alléliques. Si l'étude présente un nombre d'échantillons différents par population, il est préférable d'utiliser le paramètre de la richesse allélique (R_s) qui tient compte de la taille des échantillons (Foulley & Ollivier 2006).

Le principe de Hardy-Weinberg est un principe de base de la génétique de populations. Les suppositions originales de l'équilibre étaient que l'organisme en considération soit diploïde, qu'il existe un croisement aléatoire dans la population, que la taille de la population soit assez grande pour diminuer l'effet de la dérive génétique et qu'il ne subit pas de sélection, mutation, migration. Quand les hypothèses du principe de Hardy-Weinberg ne sont pas réunies, ceci peut causer une déviation significative, c'est à dire que les fréquences génotypiques observées seront différentes des attendus théoriques. L'écart potentiel à l'équilibre de Hardy-Weinberg a été testé en estimant la valeur du coefficient de consanguinité : $F_{is} = (H_e - H_o) / H_e$. La valeur de F_{is} est comprise entre -1 et 1 . Une population panmictique aura un $F_{is} = 0$ alors qu'une population possédant un excès ou un déficit d'individus hétérozygotes sera caractérisée par un $F_{is} < 0$ ou > 0 respectivement.

2.5.2 Variabilité génétique inter-populationnelle

La quantification des divergences génétiques entre les populations est estimée par le calcul d'un indice de fixation nommé F_{st} (Wright 1978). Sa valeur reflète en fait l'action conjuguée des deux forces évolutives que sont la dérive génétique et les migrations. L'indice de fixation (F_{st}) traduit le déficit en hétérozygotes dû à la subdivision de la population en sous populations et mesure le niveau de différenciation génétique entre les sous populations.

2.5.3 Clustering et inférence ABC

Un paramètre essentiel en génétique des populations est de regrouper les individus en populations génétiquement distinctes. Récemment, l'accroissement de la puissance de calcul des ordinateurs a permis le développement de méthodes d'assignation des individus par l'utilisation de principes de statistiques bayésiennes (Pritchard *et al.* 2000, Falush *et al.* 2003)

ou de maximum de vraisemblance (Paetkau *et al.* 1995, Rannala & Mountain 1997). Elles reposent sur l'hypothèse qu'il existe K populations (K étant inconnu) dans la zone étudiée. Chaque population est considérée comme une unité panmictique caractérisée par ses propres fréquences alléliques aux loci analysés. Chaque individu est affecté avec une certaine probabilité aux différentes populations inférées sur la base de son génotype multilocus. Ces approches utilisent le fait que l'existence d'une structure génétique au sein d'un échantillonnage induit nécessairement un écart à l'équilibre d'Hardy-Weinberg et un déséquilibre de liaison entre loci. De manière simplifiée, le modèle prend en compte la présence de ces déséquilibres en introduisant une structure de populations qui minimise autant que possible ces déséquilibres (Pritchard *et al.* 2000).

Le logiciel STRUCTURE a été utilisé pour définir le nombre de populations car il est le plus utilisé et que son efficacité a déjà été prouvée à maintes reprises (Evanno *et al.* 2005, Chen *et al.* 2007). Dans des cas complexes de structuration génétique, avec des multiples populations ou un isolement par la distance, le logiciel semble avoir du mal à trouver le bon nombre de clusters à partir uniquement des logarithmes de probabilités conditionnelles. Dans ce cas, le Delta K d'Evanno *et al.* (2005) est utilisé car il permet de détecter de manière plus précise le bon nombre de clusters.

Il existe d'autres logiciels d'assignation d'individus comme par exemple GENELAND qui a la particularité d'intégrer les coordonnées spatiales de chaque individu (Guillot *et al.* 2005).

Afin d'analyser plus profondément les relations entre les populations mises en évidence par STRUCTURE et estimer les époques de séparations existant entre-elles, une approche ABC (*Approximate Bayesian Computation*) a été suivie par le biais du logiciel récent DIYABC (Cornuet *et al.* 2008) permettant l'analyse de scénarios complexes et la comparaison statistique de différents scénarios.

Les méthodes ABC proposent d'estimer les paramètres d'un modèle par simulation, en étudiant la ressemblance entre le jeu de données observé et les jeux de données simulés suivant le modèle choisi. L'idée est simple : plus les données simulées sont semblables aux données observées, plus les paramètres utilisés pour les simulations sont probables.

Le principal intérêt des méthodes ABC est leur généralité. Développées dans le cadre de la théorie de la coalescence, elles ont été appliquées pour des problèmes multiples de la génétique des populations. Parmi eux voici quelques exemples d'application : l'étude des événements d'admixture (Excoffier *et al.* 2005), l'estimation de la taille efficace de la population (Tallmon *et al.* 2004), la détection de diminution de la taille de la population

(Thornton & Andolfatto 2006), etc. Bien qu'il y ait eu des débats concernant l'utilisation des méthodes ABC en phylogéographie (reposant sur les tests de modèles phylogéographiques complexes via des simulations informatiques, e.g. Templeton 2010 vs. Beaumont *et al.* 2010), ABC est considérée comme un outil efficace pour inférer l'histoire des populations (revue dans Bertorelle *et al.* 2010, Bryja *et al.* 2010), et la technique a déjà prouvée sa robustesse et son haut degré d'information (e.g. Verdu *et al.* 2009).

Résultats



Loir gris, Py, France (J. Steuve)

RESULTATS

Chapitre I :

ANALYSE DES BESOINS ECOLOGIQUES DE L'ESPECE

Article 1 : Modélisation de la niche écologique de trois gliridés européens : Etude préliminaire

Hürner, H, Meynard, C, Mouton, A, Michaux, J (2012) Potential impact of climatic change on the distribution of European Glirids: a preliminary study. *In preparation*

Synthèse :

Présentation de l'article :

Le loir gris présente de grandes différences de densité au sein de son aire de répartition, laquelle s'étend du Nord de l'Espagne jusqu'à la Volga à l'Est, et jusqu'en Lettonie au Nord. Ces différences sont telles que cette espèce est considérée comme menacée au Nord de sa distribution et nuisible au sud de celle-ci. Ce patron pourrait s'expliquer, entre autre, par l'éloignement de l'espèce de son optimum écologique dans les régions plus au Nord.

Cette étude vise à explorer cette hypothèse par la modélisation de distribution de l'espèce afin de déterminer quelles sont les variables conditionnant l'étendue de son aire de distribution. De plus, de façon à pouvoir comparer nos résultats et à englober cette étude dans une problématique plus large, deux autres espèces de gliridés européens ont été inclus dans la recherche : le muscardin, *Muscardinus avellanarius*, et le lérot, *Eliomys quercinus*. Finalement, afin d'avoir une vue globale et à long terme de la situation dans laquelle se trouve le loir gris et les deux autres espèces de gliridés, l'impact potentiel du réchauffement climatique sur ces 3 espèces a été également modélisé dans cette étude.

Conclusions :

La distribution du loir, à l'échelle européenne, semble principalement influencée par l'habitat du hêtre, *Fagus sylvatica*, et les précipitations tandis que la température conditionnerait principalement la distribution du muscardin et du lérot. L'importance de la variable précipitation dans la distribution du Loir gris pourrait expliquer pourquoi ce dernier est absent des côtes françaises, belges et allemandes et des Pays-bas, ces régions étant soumises à un climat de type océanique entraînant notamment des étés pluvieux. La limitation de l'espèce au Nord-est de sa répartition pourrait s'expliquer par l'absence d'habitat propice au hêtre.

Dans le futur, un déplacement de l'aire de distribution vers l'Est est attendu pour les populations nordiques de loir gris et de muscardin. Leurs populations du Sud migreraient vers le nord. La disparition d'un habitat optimal dans les Balkans est aussi mise en évidence pour ces deux espèces ainsi qu'en Italie, pour le muscardin. D'après nos résultats, le lérot, semblerait moins touché par le réchauffement climatique et pourrait même coloniser l'Europe centrale. Ce dernier résultat doit cependant être interprété avec prudence car notre étude ne tient pas compte de la distribution du lérotin, *Dryomys nitedula*, considéré comme un compétiteur direct du lérot. De nouvelles régions potentiellement adéquates pour le loir et le muscardin ont également été mises en évidence en Europe centrale, et dans le Sud de la France pour le muscardin.

Ces résultats sont préliminaires et devront être complétés notamment :

- par l'étude de variables environnementales supplémentaires plus spécifiques au muscardin,
- par la modélisation de la niche écologique du lérotin,
- par la modélisation de l'habitat du hêtre dans le futur,
- par des informations sur la fragmentation de l'habitat forestier.

Ces analyses permettront une modélisation plus fine encore de la distribution des trois gliridés au présent et dans le futur.

Potential impact of climatic change on the distribution of European Glirids: a preliminary study

Hélène Hürner¹, Christine Meynard², Alice Mouton¹ & Johan Michaux^{1,2}

¹ Génétique des micro-organismes, Institut de Botanique, Boulevard du rectorat, 27, 4000 Liège, Belgium.

² UMR 1062 CBGP, Campus international de Baillarguet, CS30016, F-34988 Montferrier sur Lez cedex, France

Correspondance: Johan Michaux, Email: Johan.Michaux@ulg.ac.be, Fax: 0032(0)43663840

Key-words: *Glis glis*, *Eliomys quercinus*, *Muscardinus avellanarius*, Gliridae, habitat suitability, species distribution modelling, climate change, conservation

Abstract

In this study, we will study the potential range of three European glirids - the edible dormouse (*Glis glis*), the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*) and the garden dormouse (*Eliomys quercinus* - under new environmental conditions determined by current climate change.

The specific objectives of this study are to: (1) identify the predictor variables that had the highest predictive power in the potential distribution models of the three glirids species; (2) generate potential distribution models for the three glirids species using the current climatic and other potentially more specific environmental variables; (3) project the future potential distribution of the three glirids using the projected year 2080 climatic variables.

This preliminary study gives useful results in revealing difference concerning important environmental variables mostly between *Glis glis* on one side, which distribution seems more constrained by *Fagus sylvatica* habitat suitability and precipitations and between *Eliomys quercinus* and *Muscardinus avellanarius* on the other side, which distribution seems more determined by temperature.

The future contraction of the *Glis glis* and *Muscardinus avellanarius* range's revealed in Italian and Balkan peninsulas appeared dramatic for these species as these areas are at the present time very important in term of genetic diversity for both species. Both species having limited dispersal ability due among others to their arboreal specificity and the fragmentation

of their habitat, it is more than likely that these southern populations experience extinction implying a dramatic loss of the genetic pool of both species.

Introduction

Shifts in species ranges and species assemblages have been documented both for past climatic conditions (Hewitt 1996) as well as recent climate change in plants, insects and birds for example (see Hughes 2000 for a review, Walther *et al.* 2002, Hickling *et al.* 2006). One of the major impacts of climate change is the movement of populations from their original locations to new and unoccupied areas. In this process, local extinctions may occur and populations may become highly fragmented (Thomas *et al.* 2004). The degree to which a species will be affected by climate change depends on the change of climatic suitability in current locations, its environmental tolerance (Ohmüller *et al.* 2006b), its dispersal capacity to new areas that may become climatically suitable and its capacity to evolve or adapt to new environmental conditions. Species with a broader tolerance of climate conditions may be less vulnerable to climate change (Thuiller *et al.* 2005b).

If the climate change and its consequence for species (move or adapt) are integrated in a phylogeographic point of view, a dramatic pattern of general loss of genetic diversity could also be revealed for some species. During the last 2.4 millions years, temperate species underwent several contractions and expansions of range. This resulted in extinctions of the northern populations during ice ages followed by subsequent northward expansions from southern refugia (mainly the Mediterranean peninsulas) during interglacials (Taberlet *et al.* 1998). One of the major implications of this general scenario is the pattern of ‘southern richness and northern purity’ (Hewitt 1996, 1999, 2000): a prolonged demographic stability in the south implying high genetic diversity in southern populations and a progressive loss of genetic variation in northern populations due to serial bottlenecks during the process of rapid northward range expansions. If contraction of southern part of some species range due to incapacity to disperse or adapt is revealed in future projections, this could imply a loss of an important part of the pool of genetic diversity for species concerned by this problem. However, the integration of genetic diversity in the future potential species shift due to climate change is rarely taken into account on conservation plan.

In this study, we will study the potential range of three European glirids under new environmental conditions determined by current climate change. Glirids are one of the oldest

rodent families (Daams & De Bruijn 1994) that were once widespread and diverse. There are only six extant genera and most are monospecific. In recent times, natural scarcity has been exacerbated by anthropogenic environmental damage, and several species are now regarded as rare and endangered. Many dormouse species are arboreal and profound hibernators. This is the case for the three European dormice studied here: the edible dormouse (*Glis glis*), the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*) and the garden dormouse (*Eliomys quercinus*).

- ❖ The edible dormouse *Glis glis* is an arboreal species strongly associated to mature deciduous forest. Its distribution largely coincides with the distribution of deciduous forests of Europe and adjacent regions of the Near East. It occurs from France and the Spanish Pyrenees to the Volga River, northern Iran and Latvia (Krystufek 2010 – Figure 1). It is a selective feeder, concentrating on the most nutritious food sources available according to the season (Gigirey & Rey 1999, Holisova 1968, Nowakowsky & Godlewska 2006). Therefore its preferred habitat is composed of a high diversity of suitable plant species that ensure continuity of food supplies through the changing seasons. This species also responds to strong year-to-year fluctuations in food availability by skipping reproduction. As an arboreal species, it is reluctant to descend to the ground (Morris & Hoodless 1992) and is sensible to the habitat fragmentation, more than *Muscardinus avellanarius* for example (Mortelliti *et al.* 2008). Considered as a pest in the south of its distribution, it is however rare in the northern part of its range where it is considered of conservation concern (see Krystufek 2010).
- ❖ The common dormouse, *Muscardinus avellanarius*, is strongly associated with woodland edges, shrubs and scrub and particularly to Hazel *Corylus avellana*, Honey-suckle *Lonicera periclymenum* and Bramble *Rubus fruticosus* (Bright & Morris 1996). It occurs from France and southern Sweden to the European part of Russian and northern Asia Minor, as well as in southern Great Britain, Sicily and Corfu (Corbet 1978 – Figure 1). It is arboreal but usually does not ascend as high into the trees as does *Glis glis*. As *Glis glis*, the species is also considered a selective feeder that must concentrate on the most nutritious food sources available, namely flowers, fruits, insects and sometimes eggs and young birds (Richards *et al.* 1984, Bright & Morris 1993, Juskaitis 2007). It is protected in Europe and included in national red lists of many countries (e.g. UK, Nederland, Denmark, Belgium).
- ❖ The garden dormouse, *Eliomys quercinus*, is less arboreal than the two other dormice and colonizes much more diverse habitats, ranging from coniferous and mixed forest

to hilly and cultivated lands (Storch 1978, Amori *et al.* 1994). The diet consists of acorns, nuts, fruits, insects, small rodents and young birds. Although studies of their diet are scarce, Ognev (1963) suggested that *Eliomys quercinus* is primarily a predator. In spite of its ecological flexibility, it is a rare species in many parts of its range, listed as near threatened and locally declining (disappearance from as much as 50% of its former range during the last 30 years) overall in Eastern Europe (UICN 2010). It is now restricted to Western Europe, including numerous Mediterranean islands, with eastern populations having become scattered and fragmented (Figure 1).

The sensitivity of the three species to both climate and other environmental factors make of dormice good candidates to study potential effects of global climate changes. The degree of climatic suitability in potentially new areas can be deduced from relating current occurrence to current climate through correlation and related statistical techniques (Huntley *et al.* 2004, Pearson & Dawson 2003). The specific objectives of this study are thus to: (1) identify the predictor variables that had the highest predictive power in the potential distribution models of the three glirids species; (2) generate potential distribution models for the three glirids species using the current climatic and other potentially more specific environmental variables; (3) project the future potential distribution of the three glirids using the projected year 2080 climatic variables.

Materials & Methods

Species and eco-geographical data

Occurrences of the three species were collected from genetic samples given by numerous collaborators and field work (see Hürner & Michaux 2009; Hürner *et al.* 2010, Mouton *et al.* 2011) but also from the GBIF portal (<http://data.gbif.org>) and published literature (Pilastro 1992, Amori *et al.* 1994, Bieber 1994, Rodolfi 1994, Peshev & Delov 1995, Pilats 1994, Andera 1994, Jurczyszyn & Wolk 1998, Juskaitis 1994, Tvrtkovic *et al.* 1998, Berg & Berg 1999, Kashtalian 1999, Sarà 2000, Sarà *et al.* 2000, Jurczyszyn 2001, Capizzi *et al.* 2003, Hecker *et al.* 2003, Juskaitis 2003, Koppmann-Rumpf *et al.* 2003, Christiansen 2005, Bako & Hecker 2006, Juskaitis & Siozinyte 2008, Zajtseva A, pers. comm., Henttonen H, pers. comm.). In total, 1514 records of *Glis glis*, 3892 records of *Eliomys quercinus* and 6677 records of *Muscardinus avellanarius* were collected (see Figure 1 for the repartition of occurrences).

To determine which environmental variables are important for the distribution on the species, we considered thirty two environmental variables as potential predictors of the dormice habitat distribution (Table 1).

These variables were chosen based on their biological relevance. Nineteen bioclimatic variables derived from monthly temperature and precipitation values were obtained from WorldClim at a resolution of ~10 km² (URL: <http://worldclim.org>; Hijman *et al.* 2005). These climatic variables include annual values such as mean temperature and precipitation, measures of seasonality (e.g., annual range in temperature and precipitation) and extreme of limiting environmental factors (e.g., temperature of the coldest and warmest month, precipitation of the wettest and driest months). The normalized difference vegetation index (NDVI monthly global 1km) from June, July, August, September and October (activity months of the species besides hibernation) were taken from the Land Processes Distributed Active Archive Center (<https://lpdaac.usgs.gov/lpdaac/>). Continuous fields Tree cover products containing two separated files according to the broadleaf and needle leaf cover types were obtained from the Global Land Cover Facility (<http://glcf.umiacs.umd.edu/data/>) (Hansen *et al.* 1998). Habitat suitability of *Fagus sylvatica*, *Quercus* sp., *Acer* sp., *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior* and *Castanea sativa* were obtained from the European Forest data Centre (<http://efdac.jrc.ec.europa.eu/index.php/climate>) (Casalegno *et al.* 2010). Using Arcgis 9.3, we added the habitat suitability of *Quercus petrae* to that of *Quercus robur*, the two species of oak present in the country, to test the influence of the genus *Quercus* instead of the two species separately. The same addition was done to *Acer campestre* and *Acer pseudoplatanus* to obtain the genus *Acer*.

The variables corresponding to the habitat suitability of the tree species have a smaller extent (see Figure 1A) than the other variables. But as some of the tree species as *Fagus sylvatica* or *Quercus* can be really important for glirids (e.g. *Glis glis*; Krystufek 2010), we found useful to test their influence despite the small extent it implied. The extent should be the same for all variables. Therefore two analyses with two different extents were realized:

- **Current distribution, reduced extent:** comprising all the variables (including habitat suitability of tree species) but presenting a small extent,

- **Current distribution, full extent:** realized without the variables of the habitat suitability of the different tree species but presenting a bigger extent.

A third analysis called **Projections for 2080, climate variables** compared the habitat prediction between the present and the future. It was based only on climatic data from Worldclim as only these variables are also available for the future projection. Future climate

projections for this region for 2080 were retrieved from www.worldclim.org. Data were available as a raster dataset at a 30 arcsec resolution (about 1km). These projections are based on the IPCC's A1B climate change scenario, which assumes very rapid economic growth, a global population that peaks mid-century, substantial reductions in regional differences in per capita income, and a balance between fossil fuels and alternative energy sources (IPCC 2007). Unlike the A2 and B2 projections, this scenario predicts that carbon dioxide emissions will fall by 2100. Of a number of potential model runs, the A1B scenario suggests a more modest climate change overall, but slightly higher temperature increases by 2050. Thus, it was chosen as an overall intermediate temperature scenario.

All environmental variables were resampled to a 10 km spatial resolution.

Ecological distribution modelling

We used the maximum entropy distribution which has been found to perform best among many different modelling methods (Elith *et al.* 2006, Ortega-Huerta & Peterson 2008). In our case, its more relevant characteristic is that it is based on presence-only data. It estimates the probability distribution for a species' occurrence based on environmental constraints (Phillips *et al.* 2006). We used the freely available Maxent software (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>). Maxent outputs a continuous suitability value (cumulative values), which is an indicator of relative suitability for the species.

We followed the default settings: regularization multiplier, 1; maximum iterations, 500; convergence threshold, 10⁻⁵; maximum number of background points, 10 000. Additionally, we selected the following: random test percentage, 25%; replicates, five; replicated run type, cross-validate. Selection of 'features' (predictors thereof) was carried out automatically, following the default rules dependent on the number of presence records. We selected the logistic output format, making the model easier to interpret (Phillips & Dudík 2008), and carried out jackknife analyses of the regularized gain with training data to examine the importance of individual predictors.

Model accuracy was measured both with a binomial test of omission rates and the area under the curve (AUC). Maxent models automatically calculate the statistical significance of the prediction using test omission rates and fractional predicted area and provide the corresponding p-values, which can be used to directly evaluate the performance. A one tailed binomial test was used to determine whether the models predicted the test localities significantly better than random at the "MTSS (Maximu Training sensitivity plus specificity) threshold" following Jimenez-Valverde & Lobo (2007). AUC is a threshold-independent

measure of model accuracy and ranges from 0 to 1. In general, 0.5 represents the performance of a random model. Therefore values near or below 0.5 indicate very poor performance, and values near 1 indicate perfect performance. An AUC between 0.8 and 0.9 is considered good, and above 0.9 is excellent (Araujo & Guisan 2006). We evaluated model accuracy with the five-fold cross-validation AUC statistics. In the case of presence-only data, AUC is probably overestimated the absence predictions and can only evaluate realistically the presence.

Results & Discussion

Maxent seems to perform well in predicting potential distribution of dormice species under current climate conditions. Models show an AUC value very close to 1 for test and training data for the three dormice (see Table 2). The test omission rate for the MTSS threshold was significant for the three dormice ($p < 0.001$; see Table 2). Both results mean that the model prediction is better than randomness.

Current distribution, reduced and full extent: importance of environmental variables in the distribution of the three glirids in Europe

Some differences between species were observed when studying the importance of environmental variables in the distribution of the European dormice.

❖ Glis glis

The predicted potential suitable habitat of *Glis glis* was more realistic (e.g. more close to the actual distribution of the species) when all the variables were taken into account (Figure 1A). In this case, the suitable habitat of the species in the UK and along the Atlantic coast is smaller than the real distribution and the species habitat is less suitable in Scandinavia which is not the case when habitat suitability of tree species are omitted (Figure 1B).

When all the variables are used together (Annexe IA, Table 3A), jackknife analyses revealed that the habitat suitability of *Fagus sylvatica* (FAGUS), isothermality (BIO3), habitat suitability of *Acer* (ACER), temperature seasonality (BIO4) and annual precipitation (BIO12) were the five most effective predictors when used in isolation. The highest contributing variable for the *Glis glis* is habitat suitability of *Fagus sylvatica* which overcomes the influence of bioclimatic variables. This is not surprising given the fact that Beech woodland is inhabited throughout the range (Ognev 1963, Storch 1978) and that the species needs a high proportion of mast seeders in its habitat. However, it is the first time that such a link is demonstrated.

Because some bias could appear if not all the distribution of the species is taken into account which is the case in the **Current distribution, reduced extent** analysis, a closer look must be taken also to the analysis omitting habitat suitability of trees using a maximal extent. In such case, it appears that the species' range is influenced to a greater extent by the variable precipitation (than forest coverage) that fulfils the top 3 of the most important variables for the species (Annexe IB, Table 3B).

Moreover, at both extents, the predictor that decreased the training gain the most when omitted – meaning those to have the most information that is not present in the other variables - were precipitation variables (BIO17 - Precipitation of Driest Quarter, Annexe 1A and BIO19 - Precipitation of Coldest Quarter, Annexe 1B). Based on these results, it can be determined that precipitation has a large impact on the climate suitability model for the range of *Glis glis*. This is not surprising considering that we observed, by radio-tracking, that edible dormouse reduce drastically its activity when it is rainy (data not shown). Indeed, dormouse fur is very thin and poorly suited to repelling water droplets, so rain and drizzle are a danger to these animals, whereas mice and voles, for example, with a different fur structure, are better adapted to cope with rain. This could explain the absence of edible dormouse along the European Atlantic coast submitted to the Atlantic climate that involves in some years a majority of summer days dominated by cool, wet 'westerly' weather conditions, probably affecting the ability of female dormice to raise their young and also reducing the viability of independent juveniles.

❖ *Muscardinus avellanarius*

In contrast to *Glis glis*, , it seems that the distribution modelling as compared to the real distribution of the species (Figure 1) is better for *Muscardinus avellanarius* when the habitat suitability of tree species are omitted (Figure 1B). When all the variables are used, the distribution modelling of the species is indeed much reduced and non realistic with a quasi-complete absence of potential suitable habitat in southern, central and eastern Europe (Figure 1A). Thus, we should focus our analyses on the analysis omitting habitat suitability of different tree species. In this case, jackknife analyses revealed that Mean Temperature of Driest Quarter (BIO9), Temperature Annual Range (BIO7), Temperature Seasonality (BIO4), Precipitation of Driest Quarter (BIO17) and Mean Temperature of Coldest Quarter (BIO11) were the five most effective predictors when used in isolation (Annexe 2B and Table3B), which therefore appear to be more relevant for the common dormouse distribution. It seems that climate variables, especially temperature, are more important for the species' range than

other variables such as broadleaf/needleleaf cover or vegetation index that appear as the least contributors to the species distribution (Annexe 2B). The habitat suitability of *Fagus sylvatica* appeared in fifth position in the test comprising all the variables (Table 3A) but as the predicted potential range of the species is more realistic when habitat suitability of tree species is omitted, this result should be taken with caution. Other variables such as habitat suitability of *Corylus avellana* or *Lonicera* should be included in further study on *Muscardinus avellanarius* as these plants species may be important for the species. Unfortunately, such data do not exist at this moment. The species inhabited preferentially bushes and understorey which could explain the lesser contribution of Beech forest in the species distribution modelling contrary to *Glis glis*. Precipitation of driest month is among the top 5 which is not surprising in view of the radio-tracking study that revealed a reduction of species activity due to rainfall (Bright *et al.* 1996), suggesting a strong sensibility to precipitation as *Glis glis*. However, it seems that the highest contributing variable for *Muscardinus avellanarius* is temperature. This is reinforced by the fact that it is the Temperature seasonality (BIO4) that appears, in both tests, to have the most information that is not present in the other variables (Annexe2). Bright *et al.* (1996) also showed that low temperature reduced activity of the species and therefore their breeding success. The authors suggested besides that the maritime climate in Britain, with regularly wet and cold summers, should be responsible of the scarcity of dormice in Britain.

❖ *Eliomys quercinus*

The difference between the two distribution modelling analyses (i.e. all the variables and omission of habitat suitability of tree species) is not obvious for *Eliomys quercinus* (Figure 1A and B). Both maps are omitting the presence of the species in Scandinavia although it is still occurring in some little area (but far less than what is indicated by the IUCN map, Henttonen pers. comm.). Both analyses highlight the importance of temperature as important contributor to the species distribution (Table 3A and B): Isothermality (BIO3), Mean Temperature of Driest Quarter (BIO9), Mean Temperature of Coldest Quarter (BIO11), Temperature Seasonality (BIO4), Min Temperature of Coldest Month (BIO6) and Temperature Annual Range (BIO7), were the most effective predictors when used in isolation. Contrary to *Glis glis*, broadleaf cover and habitat suitability of *Fagus sylvatica* are among the less influential variables suggesting a less arboreal behaviour than *Glis glis* which has already been noticed in the literature (MacDonald & Barret 1993). *Eliomys quercinus* is

indeed frequently active on the ground (Vaterlaus 1998) and has a certain ecological flexibility colonizing different habitats from coniferous and mixed forests to hilly and cultivated land (Storch 1978, Amori *et al* 1994, Patriarca & Debernardi 1997). It has even been defined as a euryoecious species (see the review of inhabited biotopes in Storch 1978) for which the tree species composition and the presence of a forest at all is only of secondary importance (Kratochvil 1967, Storch 1978), which is confirmed by our results.

The restriction on the species' range to the western part of Europe could be due to competition with another close species, a glirid named the Forest dormouse, *Dryomys nitedula* which distribution extend from West Switzerland through eastern and southern Europe, Asia Minor and the Caucasus to central Russia and central Asia (Krystufek & Vohralik 2008). The distributions of both species are non-overlapping which possibly indicates competitive exclusion (Krystufek 2003). Because interspecific competition can affect species distributions through geographical and ecological separations (Case & Gilpin 1974), it would be interesting to use in further studies the distribution of *Dryomys nitedula* in the modelling to include all potential factors determinant for the garden dormouse distribution.

Projections for 2080, climate variables: influence of the climate change on the distribution of the three glirids species in Europe

Figures 2 reveal the projections of the habitat suitability for the three glirids in the present and the future according climate variables. The figure 3 shows the difference between the two projections and enable a better view of decrease and increase of habitat suitability in the future. The Balkans and the Anatolian regions in particular become unsuitable for *Glis glis* and *Muscardinus avellanarius* and a range contraction in these same areas is expected in the future (Figure 3). A decrease of the habitat suitability is also observed in Central Italy for both species although it is more pronounced in *Muscardinus avellanarius* where a range contraction is also observed in this area. The Iberian Peninsula seems less touched by the phenomenon - the areas that become unsuitable in the future are in fact already not suitable at the present time in view of the absence of occurrence recorded there. Concerning the northern population of the actual species' range, unsuitable habitat for *Glis glis* seems to appear in the future in the UK, in Atlantic coast and Norway but these areas are also already unsuitable for the species given the absence of recorded occurrences. Nevertheless, it seems that North Germany will become less suitable for *Glis glis* but also for *Eliomys quercinus*. On the other hand, some new areas will appear suitable in the future. It is notably the case in Eastern

Europe for *Glis glis* and in central-eastern Europe for *Muscardinus avellanarius* plus an area in south of France and Finland for this last species. Concerning *Eliomys quercinus*, all the southeastern Europe become more suitable.

Therefore, our results revealed in general a northward shift of the distribution and habitat suitability of *Glis glis* and *Muscardinus avellanarius* for the southern part of their actual distribution and an eastern shift for their central and Northern's ones. This north-eastern shift under the A2 scenario is the general trend observed by other scientist (IPCC 2007, Metzger *et al.* 2008). In contrast, for *Eliomys quercinus*, a southward shift is observed in the Balkans but that result must be taken with caution due to the potential competition with *Dryomys nitedula* that is not integrated in the model.

Conclusion

Maxent performs well in predicting potential spatial distribution of dormice species in view of the good results of statistical tests. Some differences between species were observed when studying the importance of environmental variables in the distribution of the European dormice. Principally, this preliminary study gives useful results in revealing difference concerning important environmental variables mostly between *Glis glis* on one side, which distribution seems more constrained by *Fagus sylvatica* habitat suitability and precipitations and between *Eliomys quercinus* and *Muscardinus avellanarius* on the other side, which distribution seems more determined by temperature. Despite the use of several trees habitat suitability, we recognize that the modelling may miss some other non-climatic factors that may be important range determinants: for example *Corylus avellana* or *Lonicera* species that may be important for *Muscardinus avellanarius* presence or the distribution of *Dryomys nitedula* that is known to be in direct competition with *Eliomys quercinus*. One of the greatest challenges in modelling species distributions is indeed accounting for biotic interactions such as predation and competition into range predictions (Kearney & Porter 2009). However, our results have highlighted important differences between species that could be important for future conservation plan, among others the important link between *Glis glis* and habitat suitability of *Fagus sylvatica*.

Current studies suggest that effective species environmental niches are conservative over time (Martinez-Meyer *et al.* 2004), meaning that when environmental conditions change dramatically outside of the ecological conditions to which populations are currently adapted, there is either migration towards new areas with suitable conditions or extinction is probable (Thomas *et al.* 2004, Hijmans & Graham 2006). The degree to which a species will be

affected by climate change depends thus of its dispersal capacity to new areas that may become climatically suitable. The future contraction of the *Glis glis* and *Muscardinus avellanarius* range's revealed in Italian and Balkan peninsulas appeared dramatic for these species as these areas are at the present time very important in term of genetic diversity for both species (Hürner *et al.* 2010, 2011, Mouton *et al.* 2011). Both species having limited dispersal ability due among others to their arboreal specificity and the fragmentation of their habitat, it is more than likely that these southern populations experience extinction implying a dramatic loss of the genetic pool of both species. It is indeed known that both species are reluctant to cross open ground (Bright & Morris 1991, 1992, Morris & Hoodless 1992). Moreover, Mortelliti *et al.* (2008) have compared the response of three arboreal rodents (*Glis glis*, *Muscardinus avellanarius*, *Sciurus vulgaris*) to habitat loss and fragmentation. They revealed that *Glis glis* is clearly the most sensitive species, since high probability of presence is found only in the largest and least isolated of habitat patches which denoted low dispersal capabilities.

The strong link between *Glis glis* with deciduous trees could also penalize this species when migrating to new climatically suitable habitat because it is known that past migration rates of tree species are far below the rates required under projected climate change, e.g. less than 100 km/yr (Davis & Shaw 2001, McLachlan *et al.* 2005). It is not expected that large areas of mature broadleaf forest could develop in northern Europe until the end of the century (Mc Lachlan *et al.* 2005).

Matching phenology with future climatic conditions will also constitute one of the main pressures for dormouse populations, especially for example if temperature-driven gestation times become out of synchrony with food abundance (Thomas *et al.* 2004, Sanz *et al.* 2003). There are some indications that climatic changes are already affecting glirids in Europe. For example, the occurrence of *Glis glis* in nest-boxes (i.e. the awakening of hibernation) begin four weeks earlier than 33 years ago in Germany increasing by the way its predation of eggs or juvenile birds of the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca* (Koppmann-Rumpf *et al.* 2003). If changes in phenology and ecology are already being detected when the world has only warmed by an average of 0.6°C, many more far-reaching effects will probably occur in response to levels predicted by the IPCC (Root *et al.* 2003).

References

- Amori G, Cantini M, Rota V (1994) Distribution and conservation of Italian dormice. *Hystrix*, **6**, 331-336.
Andera M (1994) The present status of dormice in the Czech Republica. *Hystrix*, **6**, 155-160.

- Araujo MB, Guisan A (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, **33**, 1677–1688.
- Bako B, Hecker K (2006) Factors determining the distribution of coexisting dormouse species (Gliridae, Rodentia). *Pol. J. Ecol.*, **54**, 379–386.
- Benito BM, Martinez-Ortega MM, Munoz LM, Lorite J, Penas J (2009) Assessing extinction-risk of endangered plants using species distribution models: a case study of habitat depletion caused by the spread of greenhouses. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 2509–2520.
- Berg L, Berg A (1998) Nest-site selection by the dormouse *Muscardinus avellanarius* in two different landscapes. *Annals Zoologici Fennici*, **35**, 115–122.
- Bieber C (1994) Dispersal behaviour of the edible dormouse (*Myoxus glis* L.) in a fragmented landscape in Central Germany. *Hystrix*, **6**, 205–216.
- Bright PW, Morris PA (1991) Ranging and nesting behaviour of the Dormouse *Muscardinus avellanarius*, in diverse low-growing woodland. *Journal of Zoology*, **224**, 177–190.
- Bright PW, Morris PA (1992) Ranging and nesting behaviour of the Dormouse (*Muscardinus avellanarius*) in coppice-with-standards woodland. *Journal of Zoology*, **226**, 589–600.
- Bright PW, Morris PA (1993) Foraging behaviour of dormice *Muscardinus avellanarius* in two contrasting habitats. *Journal of Zoology London*, **230**, 69–85.
- Bright PW, Morris PA (1996) Why are Dormice rare? A case study in conservation biology. *Mammal Review*, **26**, 157–187.
- Cappizzi D, Battistini M, Amori G (2003) Effects of habitat fragmentation and forest management on the distribution of the edible dormouse *Glis glis*. *Acta Theriologica*, **48(3)**, 359–371.
- Casalegno S, Amatullia G, Camiaa A, Nelsonc A, Pekkarinenb A (2010) Vulnerability of *Pinus cembra* L. in the Alps and the Carpathian mountains under present and future climates. *Forest Ecology and Management*, **259**, 750–761.
- Case TJ, Gilpin ME (1974) Interference competition and niche theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **71**, 3073–3077.
- Christiansen TS (2005) Island Biogeography of small mammals in Denmark: Effects of area, isolation and habitat diversity. Thesis.
- Corbet GR (1978) *The Mammals of the Palearctic Region, A Taxonomic Review*. Brit. Mus. Nat. Hist. Cornell University Press, London.
- Daams R, De Bruijn H (1994) A classification of the gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology. *Hystrix*, **6**, 3–50.
- Davis MB, Shaw RG (2001) Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science*, **292**, 673–679.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudik M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JM, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberon J, Williams S, Wisz MS, Zimmermann NE (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129–151.
- Gigirey A, Rey JM (1999) Faecal analysis of the edible dormouse (*Glis glis*) in the northwest Iberian Peninsula. *Z Säugetierkunde*, **64**, 376–379.
- Hansen M, DeFries R, Townshend JRG, Sohlberg R (1998) UMD Global Land Cover Classification, 1 Km, 1.0, Department of Geography, University of Maryland, College Park, 1981–94. <http://gklf.umiacs.umd.edu/data/landcover/data.shtml>
- Hecker K, Bako B, Csorba G (2003) Distribution, ecology of the Hungarian dormouse species, based on the national biodiversity monitoring system. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **49**, 45–54.
- Hernandez PA, Graham CH, Master LL, Albert DL (2006). The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, **29**, 773–785.
- Hewitt GM (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **58**, 247–276.
- Hewitt GM (1999) Post-glacial recolonization of European Biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**, 87–112.
- Hewitt GM (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages, *Nature*, **405**, 907–913.
- Hickling R, Roy DB, Hill JK, Fox R, Thomas CD (2006) The distribution of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, **12**, 450–455.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very High Resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965–1978.
- Hijmans RJ, Graham CH (2006) The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, **12**, 2272–2281.
- Holisova V (1968) Notes on the food of dormice (Gliridae). *Zool Listy*, **17**, 109–114.

- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 56-61.
- Huntley B, Green RE, Collingham YC, Hill JK, Willis SG, Bartlein PJ, Cramer W, Hagemeyer WJM, Thomas CJ (2004) The performance of models relating species geographical distributions to climate is independent of trophic level. *Ecol. Lett.*, **7(5)**, 417-426.
- Hürner H, Michaux JR (2009) Ecology of the edible dormouse (*Glis glis*) in a western edge population in southern Belgium. *Life and Environment*, **59**, 243-250.
- Hürner H, Krystufek B, Sarà M, Ribas A, Ruch T, Sommer R, Ivashkina V, Michaux JR (2010) Mitochondrial phylogeography of the edible dormouse (*Glis glis*) in the western palaeartic region. *Journal of Mammalogy*, **91(1)**, 233-242.
- Hürner H, Krystufek B, Sarà M, Renaud S, Ribas A, Ruch T, Ivashkina V, Michaux JR (2010) Evidence of Holocene anthropogenic change on the genetic differentiation of European mammal. Ecology Letters, In submission.
- IPCC (2007) Climate change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Cambridge: Cambridge University Press, p18.
- Jimenez-Valverde A, Lobo JM (2007) Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica*, **31**, 361-369
- Jurczyszyn M, Wolk K (1998) The present status of dormice (Myoxidae) in Poland. *Natura Croatica*, **7(1)**, 11-18.
- Jurczyszyn M (2001) Reintroduction of the edible dormouse (*Glis glis*) in Sieralowski landscape park (Poland). Preliminary results. *Trakya University Journal of Scientific Research, Series B*, **2**, 111-114.
- Juskaitis R (1994) Distribution, abundance and conservation status of dormice (Myoxidae) in Lithuania. *Hystrix*, **6(1-2)**, 181-184.
- Juskaitis R (2003) New data on distribution, habitats and abundance of dormice (Gliridae) in Lithuania. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **49(1)**, 61-68.
- Juskaitis R (2007) Feeding by the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*): a review. *Acta Zool. Lituonica*, **17**, 151-159.
- Juskaitis R, Siozinyte V (2008) Habitat requirements of the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*) and the Fat dormouse (*Glis glis*) in mature mixed forest in Lithuania. *Ekologia*, **27(2)**, 143-151.
- Kashtalian A (1999) Dormice of Belarus: ecology, distribution and history study. IVth International Conference on Dormice (Rodentia, Gliridae) – Turkey.
- Kearney M, Porter W (2009) Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology letters*, **12**, 334-350.
- Koppmann-Rumpf B, Heberer C, Schmidt KH (2003) Long term study of the reaction of the edible dormouse *Glis glis* (Rodentia: Gliridae) to climatic changes and its interactions with hole-breeding passerines. *Acta Zool. Hung.*, **49**, 69-76.
- Kratochvil J (1967) Der Baumschlafer, *Dryomys nitedula* und andere Gliridae-Arten in der Tschechoslovakei. Eine Zoogeographisch-ökologische Studie. *Zoologické Listy*, **16**, 99-110.
- Krystufek B (2003) First record of the garden dormouse (*Eliomys quercinus*) in Slovenia. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **49**, 77-84.
- Krystufek B, Vohralik V (2008) Distribution of the forest dormouse *Dryomys nitedula* (Pallas 1779) (Rodentia, Myoxidae) in Europe. *Mammal review*, **24(4)**, 161-177.
- Krystufek B (2010) *Glis glis* (Rodentia: Gliridae). *Mammalian Species*, **48(1)**, 195-206.
- MacDonald DW, Barrett P (1993) *Mammals of Britain and Europe*. Collins, London, UK.
- MacLachlan JS, Clarck JS, Manis PS (2005) Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology*, **86**, 2088-2098.
- Martinez-Meyer E, Peterson AT, Hargrove WW (2004) Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 305-314.
- Metzger MJ, Bunce RGH, Leemans R, Viner D (2008) Projected environmental shifts under climate change: European trends and regional impacts. *Environ Conserv*, **35**, 64-75.
- Morris PA, Hoodless A (1992) Movements and hibernaculum site in the fat dormouse (*Glis glis*). *J Zool*, **118**, 685-687.
- Mortelliti A, Sanzo GS, Boitani L (2008) Species' surrogacy for conservation planning: caveats from comparing the response of three arboreal rodents to habitat loss and fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 1131-1145.
- Mouton A, Grill A, Sara M, Krystufek B, Randi E, Amori G, Juskaitis R, Aloise G, Mortelliti A, Pachetti F, Michaux J (2011) Mitochondrial phylogeography of the common dormouse, *Muscardinus avellanarius* (Rodentia: Gliridae). Accepted.

- Nowakowski WK, Godlewska M (2006) The importance of animal food for *Dryomys nitedula* and *Glis glis* (L) in Bialowieza forest (East Poland): analysis of faeces. *Pol J Ecol*, **54**, 359-367.
- Ognev SI 1963. Mammals of the USSR and adjacent regions. Rodents Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 741 p.
- Ohlemüller R, Gritti ES, Sykes MT, Thomas CD (2006a) Towards European climate risk surfaces: the extent and distribution of analogous and non-analogous climates 1931-2100. *Glob Ecol Biogeogr*, **15**, 395-405.
- Ohlemüller R, Gritti ES, Sykes MT, Thomas CD (2006b) Quantifying components of risk for European Woody species under climate change. *Glob Change Biol*, **12**, 1788-1799.
- Ortega-Huerta MA, Peterson AT (2008). Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: a test of six presence-only methods. *Revista Mexicana De Biodiversidad*, **79**, 205-216.
- Patriarca E, Debernardi P (1997) Insectivora, Chiroptera, lagomorpha, Rodentia and Carnivora of the Gran Paradiso National Park; checklist and preliminary ecological characterization. *Ibex J.M.E.* **4**, 17-32.
- Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Glob Ecol Biogeogr*, **12**, 361-371.
- Peshev D, Delov V (1994) Chromosome study of three species of Dormice from Bulgaria. *Hystrix*, **6(1-2)**, 151-153.
- Phillips SJ, Dudik M, Schapire RE (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning. ACM Press, New York pp. 655–662.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Modell.*, **190**: 231-259.
- Pilastro A (1992) Communal nesting between breeding females in a free-living population of fat dormouse (*Glis glis* L.). *Bolletino Di Zoologia*, **59(1)**, 63-68.
- Pilats V (1994) Dormice – their present status in Latvia. *Hystrix*, **6(1-2)**, 185-194.
- Pompe S, Hanspach J, Badeck F, Klotz S, Thuiller W, Kühn I (2008) Climate and land use change impacts on plant distributions in Germany. *Biol Lett*, **4(5)**, 564-567.
- Richards CGJ, White AC, Hurrell E, Price FEF (1984) The food of the Common dormouse, *Muscardinus avellanarius*, in south Devon. *Mammal Review*, **14**, 19-28.
- Rodolfi G (1994) Dormice *Glis glis* activity and hazelnut consumption. *Acta theriologica*, **39(2)**, 215-220.
- Root TL, Price JT, Hall KR et al. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57-60.
- Sarà M (2000) Glirids in Sicily. Eds. DoraMarkus, Palermo. 122 pp.
- Sarà M, Spinnato A, Casamento G, Romano S (2000) Conservazione del Moscardino *Muscardinus avellanarius* J. 1758 (Mammalia Myoxidae) nel Parco delle Madonie. *Naturalista Siciliano*, **24(1-2)**, 69-95.
- Sanz JJ, Potti J, Moreno J et al. (2003) Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, **9**, 461-472.
- Storch G (1978) *Eliomys quercinus* (Linnaeus, 1766) – Gartenschläfer. Pp 208-225. in Niethammer J & Krapp F (eds) *Handbuch des Säugetiere Europas. Bd. 1, Rodentia 1 (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae)*. Akademische verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Taberlet P, Fumagalli L, Wust-Saucy A-G, Cosson J-F (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, **7**, 453–464.
- Thomas CD, Cameron A, Green R et al. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145-148.
- Thuiller W, Lavorel S, Araújo MB, Sykes MT, Prentice IC (2005a) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proc Natl Acad Sci USA*, **102**, 8245-8250.
- Thuiller W, Lavorel S, Araújo MB (2005b) Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Glob Ecol Biogeogr*, **14**, 347-357.
- Tvrkovic N, Dulic B, Grubestic M (1994) Distribution and habitats of dormice in Croatia. *Hystrix*, **6(1-2)**, 199-208.
- Vaterlaus C (1998) der Gartenschläfer (*Eliomys quercinus*). Ökologie, Populationsstruktur und die Verbreitung in der Schweiz. PhD Thesis, University of Basel.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.

Figures

Figure 1 – Occurrence records of species (left) and species' distribution (right) according to Castièn (2002), Krystufek (1999), Krystufek and Vohralík (2005), Lay (1967), Likhachev (1972), and Shidlovskiy (1962) for *Glis glis* and IUCN (www.iucnredlist.org) for *Muscardinus avellanarius* and *Eliomys quercinus*. Predicted habitat suitability of the three glirids : (A) Current distribution, reduced extent (with all the variables; see Table 1) and (B) Current distribution, full extent (without the habitat suitability of the tree species).

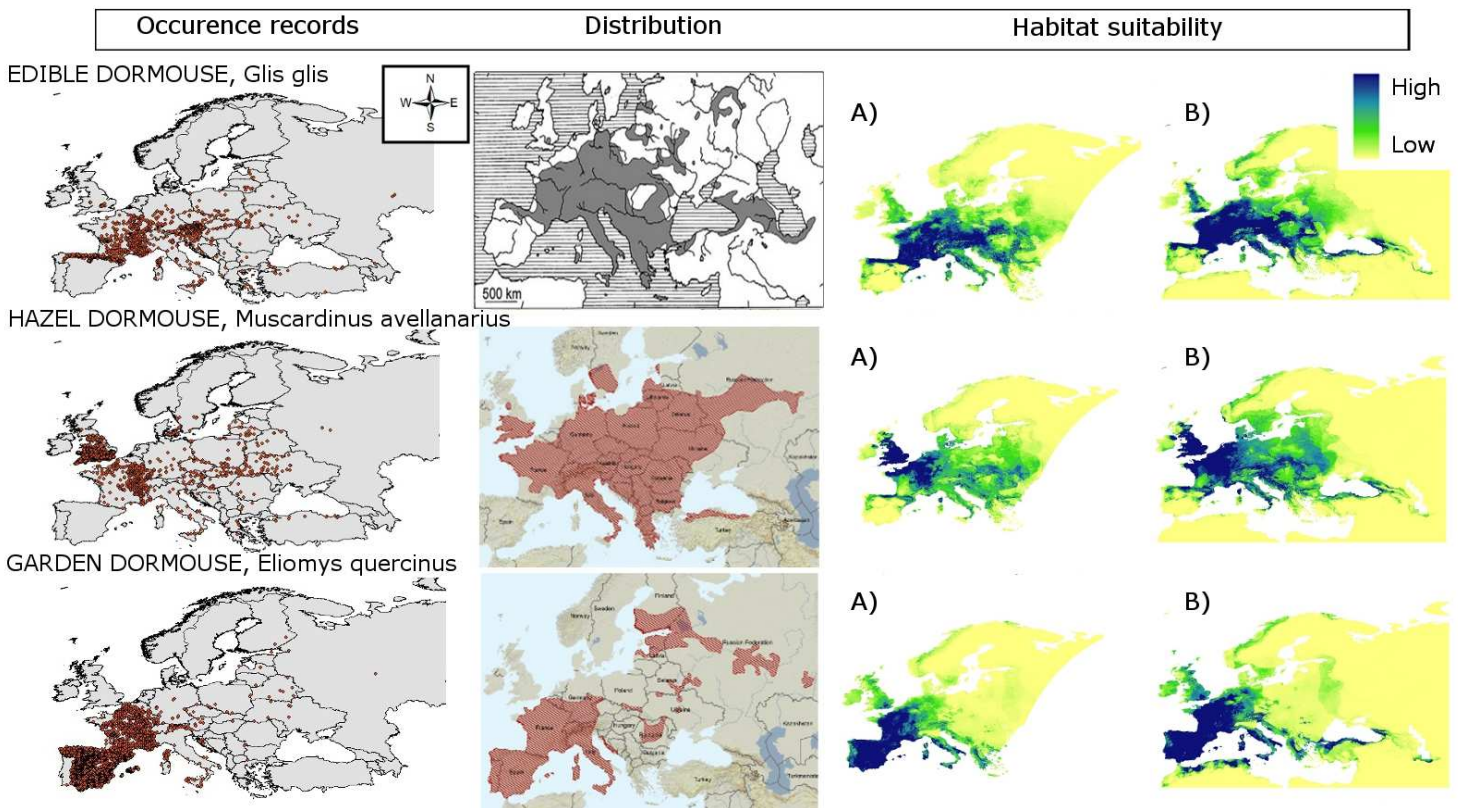


Figure 2 – Comparison between the present (A) and the future (B) prediction of potential suitable habitat of the three glirids in Europe. Both maps were realized using only bioclimatic variables.

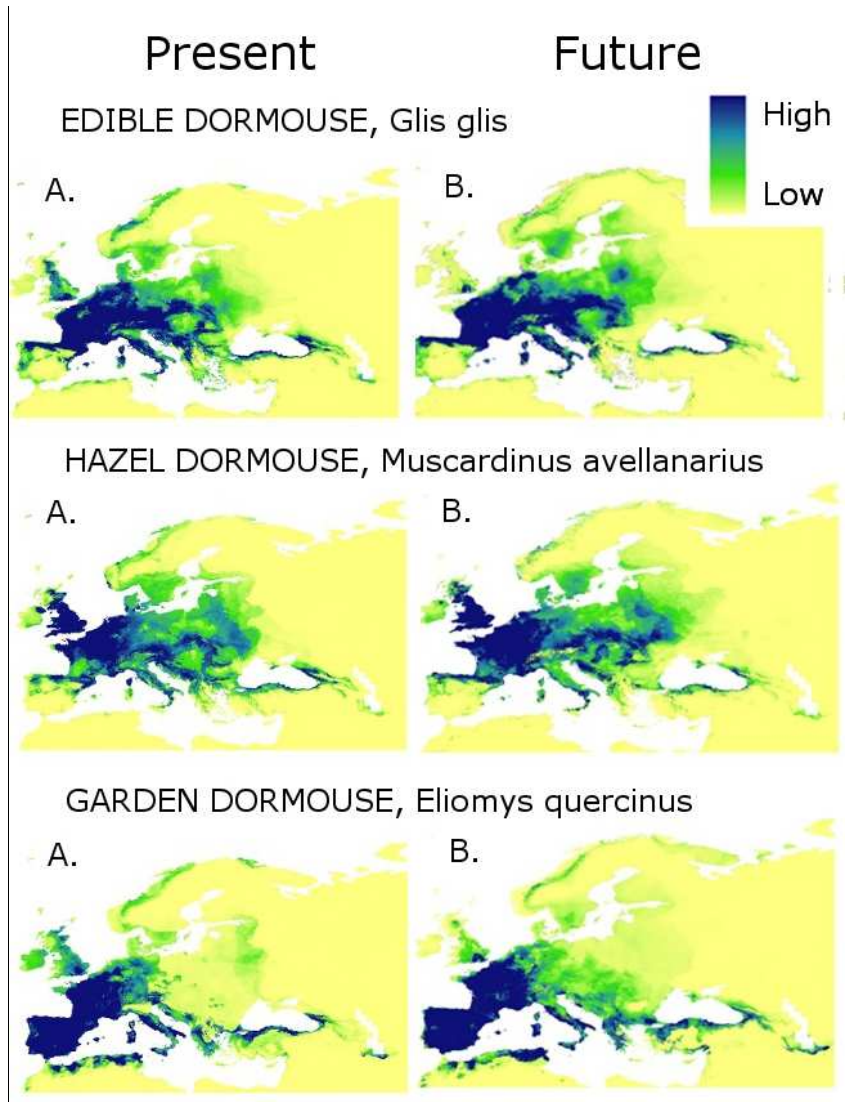
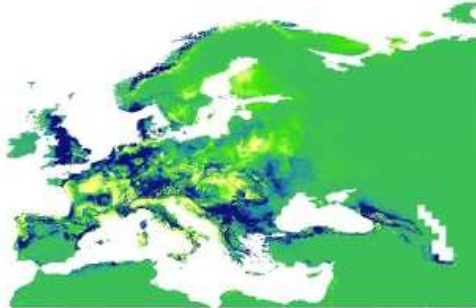


Fig 3 – Change of predicted potential suitable habitat for the three glirids in Europe.

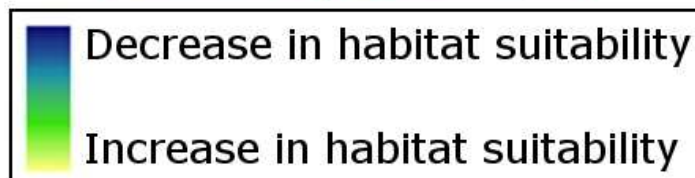
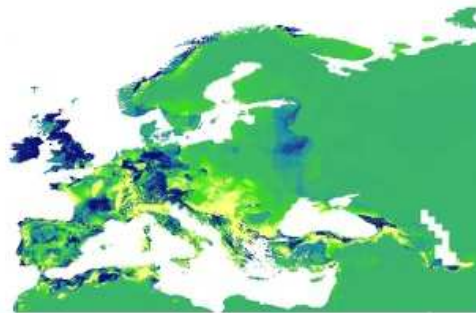
EDIBLE DORMOUSE, *Glis glis*



HAZEL DORMOUSE, *Muscardinus avellanarius*



GARDEN DORMOUSE, *Eliomys quercinus*



Tables

Table 1 - Environmental predictor variables used to model the potential distribution of the three glirids

| Code | Variable |
|--------|---|
| bio1 | Annual Mean Temperature |
| bio2 | Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp)) |
| bio3 | Isothermality (P2/P7) (* 100) |
| bio4 | Temperature Seasonality (standard deviation *100) |
| bio5 | Max Temperature of Warmest Month |
| bio6 | Min Temperature of Coldest Month |
| bio7 | Temperature Annual Range (P5-P6) |
| bio8 | Mean Temperature of Wettest Quarter |
| bio9 | Mean Temperature of Driest Quarter |
| bio10 | Mean Temperature of Warmest Quarter |
| bio11 | Mean Temperature of Coldest Quarter |
| bio12 | Annual Precipitation |
| bio13 | Precipitation of Wettest Month |
| bio14 | Precipitation of Driest Month |
| bio15 | Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation) |
| bio16 | Precipitation of Wettest Quarter |
| bio17 | Precipitation of Driest Quarter |
| bio18 | Precipitation of Warmest Quarter |
| bio19 | Precipitation of Coldest Quarter |
| ndvi06 | Normalized difference vegetation index of June |
| ndvi07 | Normalized difference vegetation index of July |
| ndvi08 | Normalized difference vegetation index of August |
| ndvi09 | Normalized difference vegetation index of September |
| ndvi10 | Normalized difference vegetation index of October |
| carp | Habitat suitability of <i>Carpinus betula</i> |
| frax | Habitat suitability of <i>Fraxinus excelsior</i> |
| quer | Habitat suitability of <i>Quercus robur</i> and <i>Quercus petrae</i> |
| acer | Habitat suitability of <i>Acer campestre</i> and <i>Acer pseudoplatanus</i> |
| casta | Habitat suitability of <i>Castanea sativa</i> |
| fagus | Habitat suitability of <i>Fagus sylvatica</i> |
| broad | Broadleaf coverage |
| needl | Needleleaf coverage |

Table 2 – AUC tests and test omission rate for the MTSS threshold. *** = $p < 0.001$

| | Current distribution, reduced extent (All variables) | | | Current distribution, full extent (Variables without habitat suitability of trees) | | |
|---------------------------------|---|-----------|--------------------|---|-----------|--------------------|
| | training data | test data | test omission rate | training data | test data | test omission rate |
| <i>Glis glis</i> | 0.916 | 0.899 | 0.133*** | 0.934 | 0.923 | 0.195*** |
| <i>Muscardinus avellanarius</i> | 0.905 | 0.93 | 0.082*** | 0.895 | 0.928 | 0.154*** |
| <i>Eliomys quercinus</i> | 0.886 | 0.903 | 0.088*** | 0.883 | 0.9 | 0.09*** |

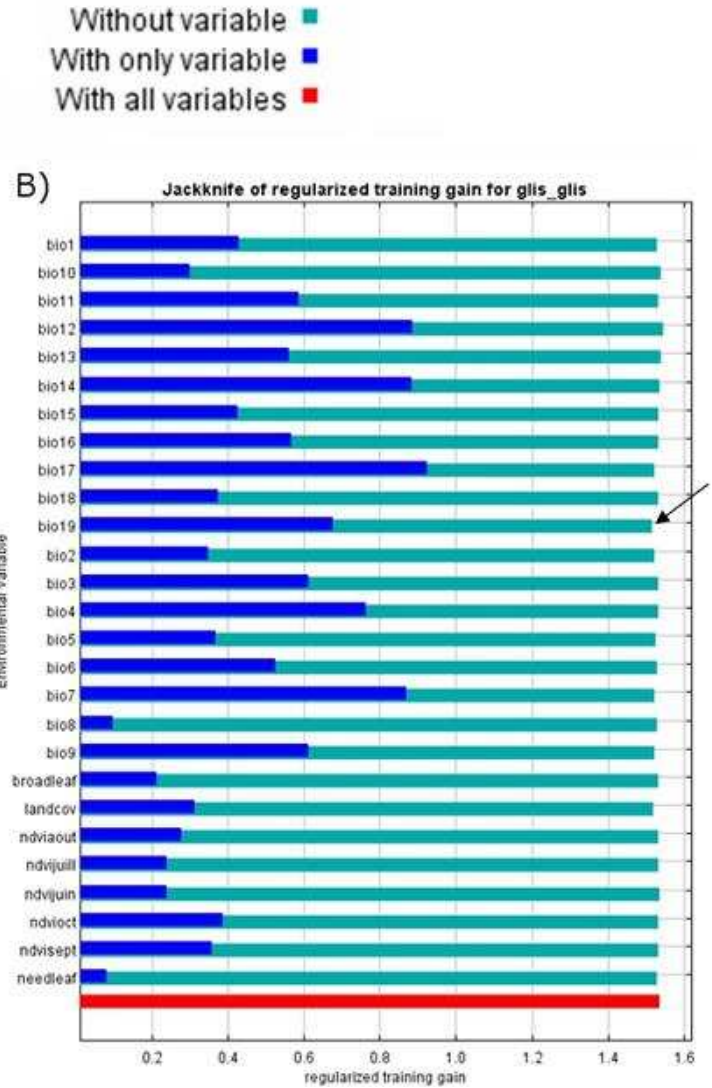
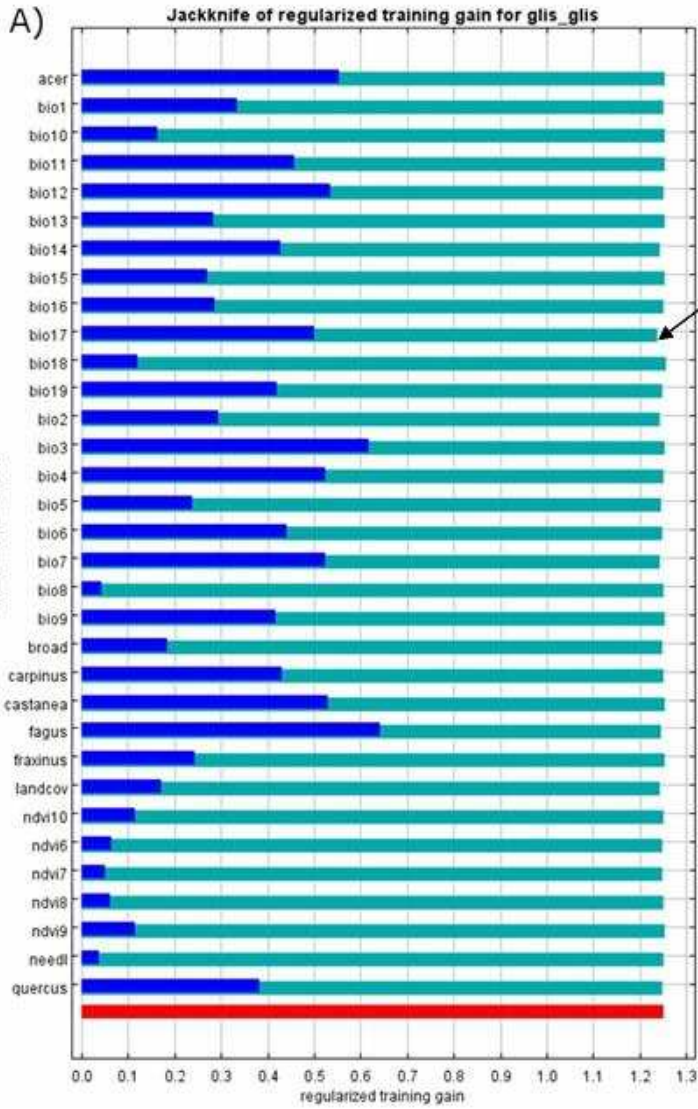
Table 3 – Top five of the important variables for the distribution of the three glirids. a) Current distribution, reduced extent (All variables); b) Current distribution, full extent (All variables except habitat suitability of *Fagus*, *Castanea*, *Carpinus*, *Acer*, *Quercus*, *Fraxinus*).

| a) | <i>Glis glis</i> | <i>Muscardinus avellanarius</i> | <i>Eliomys quercinus</i> |
|----|--------------------------------------|--|--|
| 1 | Fagus = habitat suitability du Hêtre | Bio9 = Mean Temperature of Driest Quarter | Bio3= Isothermality |
| 2 | Bio3 = Isothermality | Bio4 = Temperature Seasonality | Bio9 = Mean Temperature of Driest Quarter |
| 3 | Acer = habitat suitability du Erable | Bio11= Mean Temperature of Coldest Quarter | Bio11= Mean Temperature of Coldest Quarter |
| 4 | Bio4 = Temperature Seasonality | Bio1= Annual Mean Temperature | Bio4 = Temperature Seasonality |
| 5 | Bio12 = Annual Precipitation | Fagus = habitat suitability du Hêtre | Bio6 = Min Temperature of Coldest Month |

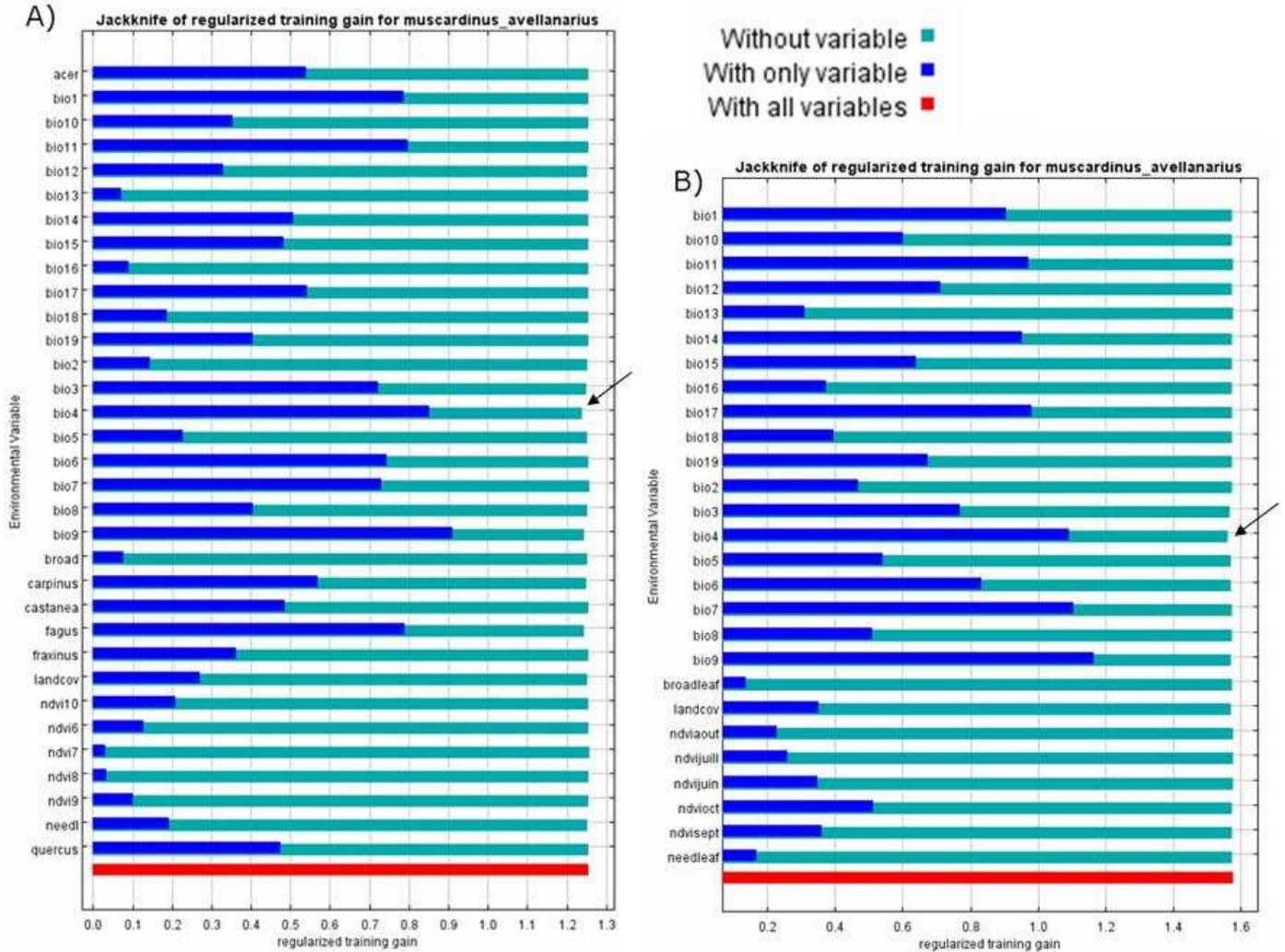
| b) | <i>Glis glis</i> | <i>Muscardinus avellanarius</i> | <i>Eliomys quercinus</i> |
|----|---|---|---|
| 1 | Bio17 = Precipitation of Driest Quarter | Bio9 = Mean Temperature of Driest Quarter | Bio4 = Temperature Seasonality |
| 2 | Bio12 = Annual Precipitation | Bio7 = Temperature Annual Range | Bio3 = Isothermality |
| 3 | Bio14 = Precipitation of Driest Month | Bio4 = Temperature Seasonality | Bio9 = Mean Temperature of Driest Quarter |
| 4 | Bio7 = Temperature Annual Range | Bio17 = Precipitation of Driest Quarter | Bio11 = Mean Temperature of Coldest Quarter |
| 5 | Bio4 = Temperature Seasonality | Bio11 = Mean Temperature of Coldest Quarter | Bio7 = Temperature Annual Range |

Annexes

Annexe 1 - Jackknife analyses of individual predictor importance in the development of the full model in relation to the overall model quality of the 'total gain' (red bar below) at ~10 x 10 km for *Glis glis*. A) All variables, B) All variables except habitat suitability of *Fagus*, *Castanea*, *Carpinus*, *Acer*, *Quercus*, *Fraxinus*. Arrows show the predictor that decreased the training gain the most when omitted.

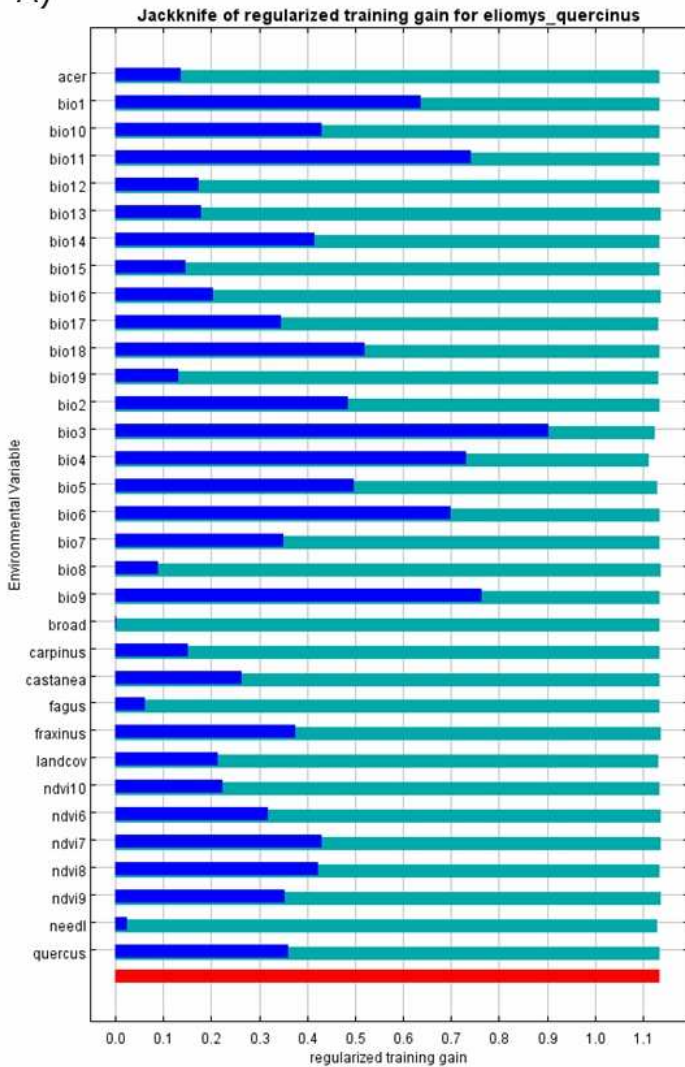


Annexe 2 - Jackknife analyses of individual predictor importance in the development of the full model in relation to the overall model quality of the 'total gain' (red bar below) at ~10 x 10 km for *Muscardinus avellanarius*. A) All variables, B) All variables except habitat suitability of *Fagus*, *Castanea*, *Carpinus*, *Acer*, *Quercus*, *Fraxinus*.

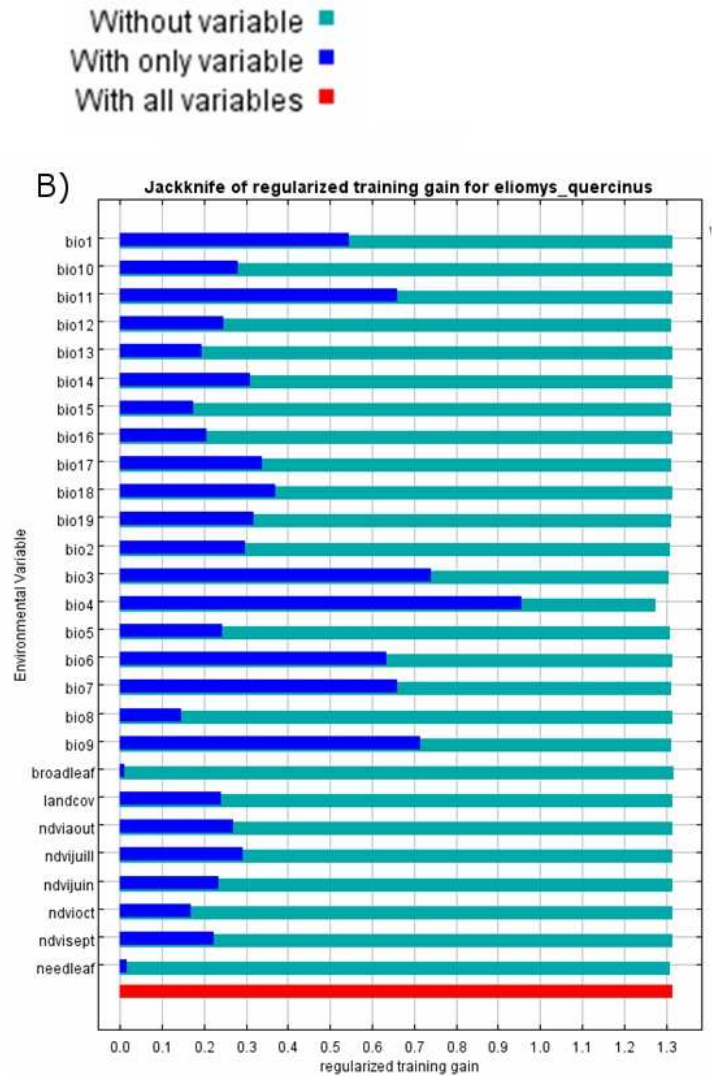


Annexe 3 – Jackknife analyses of individual predictor importance in the development of the full model in relation to the overall model quality of the ‘total gain’ (red bar below) at ~10 x 10 km for *Eliomys quercinus*. A) All variables, B) All variables except habitat suitability of *Fagus*, *Castanea*, *Carpinus*, *Acer*, *Quercus*, *Fraxinus*.

A)



B)



Article 2 : Habitat du loir gris en limite Nord-ouest de son aire de répartition (Gaume, Belgique)

Hürner, H, Meynard, C & Michaux, J (2012) Distribution and habitat requirements of the edible dormouse (*Glis glis*) in the north-western limit of its distribution area (southern Belgium). *In preparation*.

Synthèse :

Présentation de l'article:

Le loir gris est considéré comme rare au Nord de son aire de répartition. Une première explication de cette rareté a été donnée par l'article 1. Cette dernière étude ayant été faite à grande échelle, nous avons voulu déterminer les caractéristiques environnementales importantes pour la distribution de l'espèce en Belgique où l'espèce est considérée comme rare et son aire de répartition réduite à l'extrême sud-est du pays (une mise à jour de sa distribution sera notamment réalisée à ce propos).

Le second objectif de ce travail est d'étudier plus précisément si une spécificité écologique accrue chez une espèce, peut exacerber sa rareté. Une étude sur l'habitat de l'espèce dans cette région sub-optimale a donc été réalisée pour permettre de déterminer l'importance de la spécificité écologique du loir pour son habitat.

Conclusions :

La mise à jour et la modélisation de la distribution de l'espèce en Belgique a confirmé les données datant de 1977 révélant une limitation de la présence de l'espèce au sud-est du pays, en Gaume. Le loir gris est principalement présent dans les forêts décidues mais pas systématiquement dans les habitats considérés comme optimaux pour l'espèce au sein de ces forêts. Ses populations semblent s'organiser en patches plus ou moins éloignés les uns des autres. L'étude de terrain sur ses préférences d'habitat révèle un intérêt marqué pour les forêts décidues situées sur les pentes sud mais aussi pour les habitats structurés (5 strates) et diversifiés présentant une strate arbustive dense lui assurant un continuum de nourriture tout au long de sa période d'activité.

La variable « précipitation » semble avoir une forte influence sur la distribution du loir gris en Belgique comme le suggérait l'étude effectuée à large échelle. Cependant, ici, la variable « température estivale » apparaît également comme déterminante. Cela confirme l'importance

du climat atlantique sur la répartition de l'espèce au Nord-Ouest de son aire de répartition, induisant certaines années une majorité de jours pluvieux et froids.

La projection de la distribution du loir dans le futur, en 2080, en Belgique ne met pas en évidence un déplacement significatif de la distribution mais bien une réduction de celle-ci sur presque la moitié de sa surface actuelle.

En conclusion, cette étude révèle que les préférences d'habitat du loir gris décrites au centre de son aire de répartition persistent au Nord de celle-ci. Cette constatation ne met donc pas en évidence une potentielle adaptation de l'espèce à des habitats moins optimaux. Cette spécificité écologique pourrait jouer un rôle important dans la rareté de l'espèce au nord de son aire de répartition.

Distribution and Habitat requirement of the edible dormouse (*Glis glis*) in the north-western limit of its distribution area (southern Belgium)

Hélène Hürner¹, Christine Meynard² and Johan Michaux^{1,2}

¹ Génétique des micro-organismes, Institut de Botanique, Boulevard du rectorat, 27, 4000 Liège, Belgium.

² UMR 1062 CBGP, Campus international de Baillarguet, CS30016, F-34988 Montferrier sur Lez cedex, France

Correspondance: Johan Michaux, Email: Johan.Michaux@ulg.ac.be, Fax: 0032(0)43663840

Key-words: *Glis glis*, distribution, suitable habitat, species distribution modelling, climate change, peripheral population, conservation

Abstract

The edible dormouse (*Glis glis*) is rare in many parts of its distribution area, particularly in northern Europe where it is of conservation concern. The aim of this study is to provide an update of the species distribution in Belgium, to identify the habitat requirements of the species in this country and to understand which environmental factors are limiting its occurrence in this region which is situated at the north-western part of the distributional range of the species.

The results revealed that the species is still rare in Belgium and that it is mainly localized in Gaume (South-Eastern Belgium). The species occurs in rich and diversified deciduous forest. Considering the results of the species distribution modelling, precipitation and summer temperature are important factors for the distribution of the species. Under a scenario of future climate change, the species' range would experience a very slight shift northward and a contraction by 40% of its current area.

INTRODUCTION

Understanding the geographical distribution of a species is one of the most important aspects for the study of its populations, ecology and management (Guisan & Zimmermann 2000, Anderson & Martinez-Meyer 2004). The edible dormouse, *Glis glis* (Linnaeus 1766), is an

arboreal and nocturnal inhabitant of deciduous and mixed forests in Europe (Storch 1978). Although the edible dormouse is common in southern Europe, it is rare in northern Europe, where it has been classified as of conservation concern (Krystufek 2010). Along its northern range, populations are fragmented and densities are low in Lithuania (Juskaitis 1995), Latvia (Pilats 1994) and Poland (Jurczyszyn 1995). Belgium is situated in the north-western part of the distributional range of *Glis glis* (Figure 1). It is a naturally rare species in the country (Libois 1977) and its ecological requirements are not fully understood. Its distribution was described in 1977 by Libois who showed that the species occurrence was limited in the south-eastern part of the country. Despite the species conservation concerns in its northern distribution (Krystufek 2010), no other information on the species occurrence in Belgium has been published since 1977.

Genetic variability allows evolution and adaptation to changing environmental conditions, directly affecting the long-term survival of the species. It is of prime importance to protect the most genetically distinct populations to maintain a maximum of genetic diversity within a species (Beardmore 1983, Millar & Libby 1991). The periphery or margin is one of the most active regions of genetic differentiation because it is source of population isolation and differentiation (Mayr 1954, Gould 2002). Therefore, populations at the margin are keys to the conservation and maintenance of genetic diversity of a species (Soule 1973, Scudder 1989, Millar & Libby 1991, Lesica & Allendorf 1995). Recent studies indicated that the Belgian peripheral population of *Glis glis* appears small, fragmented and with low densities (Hürner & Michaux 2009, Hürner, unpublished). Previous genetic studies also revealed low mitochondrial diversity (Hürner *et al.* 2010) and low nuclear genetic diversity for this population (Hürner *et al.* 2012). Despite its low genetic variability, this population is valuable for the species' conservation because it appears to be highly genetically differentiated as compared to the other European populations (Hürner *et al.* 2012). To preserve the evolutionary potential of the species, it would thus be highly valuable to understand the ecological needs of *Glis glis* at the edge of its distribution.

The aim of this study is to provide an update for the edible dormouse's distribution in Belgium, to identify its habitat requirements in this country and to understand which environmental factors are limiting its presence in these regions. In addition, a prediction of the future range of the species in Belgium will be realised as it will enable to draw adequate conservation measures for this rare species.

MATERIAL & METHODS

Update of the distribution area

Our paper summarises records compiled up to the end of 2007. Several methods were used to collect the species' occurrences: trapping, hair-tubing, call to species observations. Trapping session (438 nights-traps) were carried out using Sherman traps fixed directly to the trunk of trees because the edible dormouse, being an arboreal animal, is reluctant to descend to the ground (Morris & Hoodless 1992).

The method of hair-tubing was also tested in this study. This method has proved to be suitable for Glirids, *Muscardinus avellanarius* (Capizzi *et al.* 2002) and other arboreal mammals (Suckling 1978, Lindemayer *et al.* 1994). To achieve this preliminary study, 30 hair-tubes were fixed to the trees in a woodlot where edible dormice were present for sure (Torgny, see Assessment of the habitat requirements for description of the study area): 5 were dispersed in 6 different plots of which 3 were known to shelter dormice (nest-boxes occupied by the animal) and 3 were taken randomly. Records were also given by ornithologists, other field naturalists and foresters, following a call to dormice's observations we published in three different naturalist journals (Hürner 2005, Bronne 2005, Hürner & Libois 2006). All localities were plotted on UTM (10x10km) grid maps.

Assessment of the habitat requirements

Study sites and sampling methods

The study of habitat requirements of *Glis glis* was carried out in Belgian Lorraine (south-eastern part of Belgium) in six different woodlots: Torgny, Camus, Meix, Pignaumont, Muno and Anlier (Fig. 2). The Belgian Lorraine is characterized by a milder climate. This is due to its calcareous sandstone soil and its border with the Ardennes Massif protecting the area from the north winds. The region is separated by three important forest strips situated on the top of the three "cuestas" (elongated hills with asymmetric slope) characterizing the area.

Torgny and Camus were both situated on the warm south-facing slopes of the southern forest strip and constitute optimal habitat for the species (Fig. 2A). Both sites are dominated by mixed broad leafed woodland consisting mainly of oak (*Quercus* ssp), beech (*Fagus sylvatica*), hornbeam (*Carpinus betulus*), maple (*Acer* ssp.) and ash (*Fraxinus excelsior*). The undergrowth was usually rich and dominated by *Corylus avellana*, *Rubus* ssp., *Crataegus* sp., *Cornus sanguinea*, *Viburnum lantana*. Meix, Pignaumont and Muno areas were situated on the second forest strip of the Belgian Lorraine (Fig. 2A). Meix area was dominated by an

arboreal strata consisting mainly of *Fagus sylvatica* and *Quercus* ssp. and presented little understorey diversity and density containing *Rubus* ssp in quantity. There were also small plots of *Pinus* sp in this area. Forest in Pignaumont was mixed with *Fagus sylvatica* and *Pinus* ssp. Understorey stratum was little developed and represented by *Vaccinium myrtillus* and *Pteridium aquilinum*. Muno area consisted of mixed broad leaved woodland composed of *Quercus* sp. and *Fagus sylvatica* with rich undergrowth formed by *Rubus* ssp., *Corylus avellana*, *Crataegus* sp. An old house stood in Muno area where dormouse sheltered since many years. Anlier area was considered as a sub-optimal habitat for *Glis glis* with a high forest dominated by *Fagus sylvatica* and almost no understorey stratum.

Wooden nest boxes were dispersed at average intervals of 50 m in the different woodlots (see Table 1 for details) and data were collected in 15m radius circular plot around each nest box. During 2006 and 2007, the nest boxes were checked every 2 weeks from May to September to assess presence or absence of dormice.

Site variables

The slopes and several variables representing the floristic composition and the structure of the forest fragment were measured at each transect in which nest boxes were placed. Considering the habitat variables used in previous analogous studies (Bright & Morris 1990; Berg & Berg 1998; Capizzi *et al.* 2002), the following parameters were recorded: (i) forest type (deciduous, mixed); (ii) number of vegetation strata (0.5m, 0.5-1m, 1-2m, 2-7m, >7m); (iii) vegetation strata layer extent (relative % cover of the strata herbaceous – shrub (0.5m) – low-understorey (0.5-1m) – high-understorey (1-2m) – arboreal (>7m) and brambles rubus); (iv) Total density (number of tree/m²) of tree; (v) Density (number of shrub/m²) of low shrub (<2m) and high shrub (>2m); (vi) Mean understorey height; (vii) Number of oak tree; (viii) Number of hazel tree; (ix) Total number of plants supplying “soft-mast” (Count of *Viburnum lantana*, *Cornus sanguinae*, *Crataegus* sp., *Sorbus aucuparia*, *Sambucus nigra*, *Taxus baccata*, *Prunus avium*); (x) Total number of plants supplying “hard-mast” availability (Count of *Fraxinus excelsior*, *Acer* sp., *Quercus* sp, *Fagus sylvatica*); (xi) Total number of tree supplying dormouse-edible flowers (Count of *Crataegus* spp., *Quercus* spp. and *Acer* spp.); (xii) Species diversity at each strata.

Statistical analysis

The *Shapiro-Wilk W test* used to test for normality was significant for all the variables (data not shown). Then the hypothesis that the respective distribution is normal was rejected.

The Pearson *Chi*-square was chosen to relate the binary ordinal dependant variable (presence/absence) to the categorical variables and interaction plots of frequency were used to visualize the results. Correspondence analysis was used as a second descriptive technique on each variable. A significance level of $p=0.05$ was used throughout the study. All statistical analyses were performed using STATISTICA 9.0 program package (StatSoft, 2001).

Habitat modelling of the species in Belgium

Species and eco-geographical data

Seventy occurrence records for the species were collected in total. To determine which environmental variables are important for the distribution on the species in Belgium, we considered thirty three environmental variables as potential predictors of the *G. glis* habitat distribution (Table 2). These variables were chosen based on their biological relevance to the edible dormouse distribution (Krystufek 2010). Altitude and nineteen bioclimatic variables derived from monthly temperature and precipitation values were obtained from WorldClim (Hijman et al. 2005) at a resolution of 1 km² (URL: <http://worldclim.org>). These climatic variables include annual values such as mean temperature and precipitation, measures of seasonality (e.g., annual range in temperature and precipitation) and extreme of limiting environmental factors (e.g., temperature of the coldest and warmest month, precipitation of the wettest and driest months). The normalized difference vegetation index (NDVI, monthly 1km grid) from June, July, August, September and October (activity months of the species besides hibernation) were taken from the USGS land Processes Distributed Active Archive Center (<https://lpdaac.usgs.gov/lpdaac/>). Tree cover was downloaded in two layers, broadleaf and needle leaf cover, obtained from the Global Land Cover Facility (<http://glcf.umiacs.umd.edu/data/>) (Hansen et al. 1998). Habitat suitability of *Fagus sylvatica*, *Quercus* sp., *Acer* sp., *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior* and *Castanea sativa* were obtained from the EFDAC (European Forest data Centre) (<http://efdac.jrc.ec.europa.eu/index.php/climate>) (Casalegno *et al.* 2010). Using Arcgis 9.3, we added the habitat suitability of *Quercus petrae* to that of *Quercus robur*, the two species of oak present in the country, to test the influence of the genus *Quercus* instead of the two species separately. The same addition was done to *Acer campestre* and *Acer pseudoplatanus* into the genus *Acer*.

To compare the habitat prediction between the present and the future, only climatic data from Worldclim were used to model the habitat in present time as only these variables are also available for the future projection. Future climate projections for this region for 2080

were retrieved from www.worldclim.org. Data were available as a raster dataset at a 30 arcsec resolution (about 1km). These projections are based on the IPCC's A1B climate change scenario, which assumes very rapid economic growth, a global population that peaks mid-century, substantial reductions in regional differences in per capita income, and a balance between fossil fuels and alternative energy sources (IPCC 2007). Unlike the A2 and B2 projections, this scenario predicts that carbon dioxide emissions will fall by 2100. Of a number of potential model runs, the A1B scenario posits a more modest climate change overall, but slightly higher temperature increases by 2050. Thus, it was chosen as an overall intermediate temperature scenario.

All environmental variables were resampled to 1 km spatial resolution. All layers were clipped to an area bounded by a rectangle encompassing all of Belgium and all the sampling points (latitude and longitude coordinates for this box are: 51.8169776 top, 51.8169776 right, 1.72992824 left and 48.6089776 bottom).

Species distribution modelling

We used the maximum entropy distribution which has been found to perform best among many different modelling methods (Elith *et al.* 2006, Ortega-Huerta & Peterson 2008). In our case, its more relevant characteristic is that it is based on presence-only data. It estimates the probability distribution for a species' occurrence based on environmental constraints (Phillips *et al.* 2006). We used the freely available Maxent software (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>). Maxent outputs a continuous suitability value (cumulative values), which is an indicator of relative suitability for the species.

We followed the default settings: regularization multiplier, 1; maximum iterations, 500; convergence threshold, 10⁻⁵; maximum number of background points, 10 000. Additionally, we selected the following: random test percentage, 25%; replicates, five; replicated run type, cross-validate. Selection of 'features' (predictors thereof) was carried out automatically, following the default rules dependent on the number of presence records. We selected the logistic output format, making the model easier to interpret (Phillips & Dudík 2008), and carried out jackknife analyses of the regularized gain with training data to examine the importance of individual predictors.

Model accuracy was measured both with a binomial test of omission rates and the area under the curve (AUC). Maxent models automatically calculate the statistical significance of the prediction using test omission rates and fractional predicted area and provide the corresponding p-values, which can be used to directly evaluate the performance. A one tailed

binomial test was used to determine whether the models predicted the test localities significantly better than random at the “MTSS threshold” following Jimenez-Valverde & Lobo, 2007. AUC is a threshold-independent measure of model accuracy and ranges from 0 to 1. In general, 0.5 represents the performance of a random model. Therefore values near or below 0.5 indicate very poor performance, and values near 1 indicate perfect performance. An AUC between 0.8 and 0.9 is considered good, and above 0.9 is excellent (Araujo & Guisan 2006). We evaluated model accuracy with the five-fold cross-validation AUC statistics. In the case of presence-only data, AUC is probably overestimated the absence predictions and can only evaluate realistically the presence.

RESULTS

Update of the distribution area

The edible dormouse is still a rare species in Belgium. Its occurrence was registered in a total of only nine grid squares (Figure 3B). Its distribution is limited in Belgian Lorraine as already observed in previous studies (Figure 3A; Libois 1977). The call survey was not successful with only 15 sightings of which only 6 corresponds effectively to *Glis glis* (data not shown). Trapping was not decisive as only 6 individuals were trapped on 438 nights-traps. None of the 15 hair-tubes fixed in randomness plots revealed the presence of dormouse although 8 of the 15 tubes fixed near occupied nest-boxes did. Foresters gave us the most valuable occurrences of *Glis glis*.

Assessment of the habitat requirements

Unfortunately, the hypothesis that the respective distribution is normal had to be rejected for all our variables because our samples were too small. We thus transformed our metric data in categorical data for statistical analyses. In several cases, the number of nest-boxes was not equal in each category (see Annexe 1 for the Observed frequencies) so our results must be taken with caution.

The variables that are statistically related to the occurrences of dormice are summarized in Table 3. On the contrary, the variable diameter of the tree ($\text{Chi}^2_{(2)} = 5.917746$; $p = 0.052$) and the number of oak trees ($\text{Chi}^2_{(1)} = 0.024$; $p = 0.87$) are not related to the occurrences of dormice. Only the significant variables were described. In conclusion, according to the interaction plots of frequency and the correspondence analysis (see Annexe 2), we observed that edible dormouse is more prevalent in deciduous forests with south slopes

and plots presenting the 5 vegetation strata, a medium (6-19%) shrub and low-understory coverage, an important high understory (6-19% and 50-100%) and arboreal (50-100%) coverage, a medium brambles coverage (11-30%), a medium (0.06-0.09 nbr/m²) density of trees, a high (0.05-1 nbr/m²) density of low- and high-understory, a medium (1-5m) understory height, a high number of hazel trees (6-30 trees), a medium (6-15 trees) number of ‘soft mast’ and ‘hard-mast’ trees and high species diversity in the herbaceous, shrub, understory and tree strata.

Habitat modelling of the species in Belgium

Importance of environmental variables in the distribution of the species in Belgium

Jackknife analyses revealed that mean temperature of the wettest quarter, precipitation of the coldest quarter, precipitation of the wettest quarter, precipitation of the driest quarter and precipitation of the wettest month were the five most effective predictors when used in isolation (Fig. 4), which therefore appear to be more relevant for the edible dormouse distribution. The broadleaf coverage as habitat suitability of tree species appears to have a medium participation in the distribution of the edible dormouse compared to bioclimatic variables. Maximum temperature of the warmest month, mean diurnal range, precipitation seasonality, isothermality, and needleleaf coverage made only small contributions towards model development.

The AUC for the training data was 0.991 and for test data was 0.997. The test omission rate for the MTSS threshold was 0.333 ($p < 0.0001$). Both results mean that the model prediction is better than randomness.

Influence of the climatic change on the distribution of the species in Belgium

The habitat suitability of *Glis glis* predicted through the projection of its bioclimatic niche on present climate is shown in Figure 5A. It revealed that the present habitat suitability of *G. glis* in Belgium is mainly situated in Gaume, south to the Ardennes, through the three cuestas. An additional potential suitable habitat for the species is detected near Spa, in the Liège district, eastern Belgium. In the future, the habitat suitability of the species will extend slightly in a northeastern direction although the best habitat will stay in gaume (Figure 5B). Following this projection, we estimated that the habitat of the edible dormouse will become in the future less suitable in 40% of its actual repartition.

DISCUSSION

The distribution of the edible dormouse in Belgium is small and mainly localized in Gaume. It seems to be absent from the “Arlon country”, situated more to the east. It inhabits mostly broad-leaved forests. The decrease of the number of grid occupied after 2000 (Fig. 3B) is probably due to the methods and the difficulty to capture the species (the occurrence data obtained before 2000 were coming mainly from owl pellets). Indeed, the fact that the species lives mostly in the canopies of trees and bushes (Morris & Hoodless 1992) complicated the trapping. Fixing traps above the ground helps and using nest-boxes increase the efficiency. However, the populations of edible dormouse in Belgium seem to be organized in patches more or less distant from one another which reduced the chance to trap them by chance, even in an optimal habitat (personal observation).

The habitat modelling study confirmed our previous findings by revealing a potential distribution localized in Gaume, except for a small potential suitable habitat localized in the Liège region (Spa (Figure 6A). Occurrences of edible dormouse in Liège forests have already been detected but they are date back to 1848 (Deby 1848). No other observations were collected since then. It would be interesting to do some trapping sessions in this region to check if this species still survives there.

Despite the small sample, our preliminary study has revealed interesting insights on the habitat requirements of the species in Belgium. Preferred habitat in Belgium seems to be deciduous forests in south-facing slopes, probably to benefit from the much sunnier and drier climatic conditions. The highest occurrence of edible dormouse in habitat comprising high species diversity is probably related to the occurrence of a continuous food supply. Dormice are known to forage selectively on different plant species during different periods (from May to October) and the continuity of food supply in areas with a diverse plant community is important (see Hürner & Michaux 2009). Brambles and hazel are two species that seem to be related to the presence of dormouse in Belgium and to their need of soft- and hard-mast during respectively early and late summer (Gigirey & Rey 1999, Holisova 1968). The higher occurrence of *G. glis* in forests with high vegetation structure comprising five strata with dense understorey and high trees probably relates to the fact that dormice are arboreal, horizontal branches and shrubs being used for movements (Morris & Hoodless 1992). However, to fully understand the detailed ecological requirements of the species in Belgium, further investigations needs to be conducted with larger samples and a larger extent of the study area.

Considering the results of the species distribution modelling, the broadleaf coverage is a factor important for the distribution of edible dormouse compared to needle leaf although the influence of forest coverage seems to be overpassed by those of climatic factors. More precisely, it seems that precipitation does have a great influence over the suitable climate areas for the species in Belgium. Indeed, four of the five most effective predictors concern precipitations. This is not surprising considering that our radio-tracking experiments (data not shown) evidenced that the edible dormouse reduce its activity when it is rainy. The same behaviour was revealed in *Muscardinus avellanarius* by radio-tracking with rainfall reducing its activity (Bright *et al.* 1996). Indeed, dormouse fur is very thin and poorly suited to water droplets, so rain and drizzle are a danger to these animals, whereas mice and voles, for example, with a different fur structure, are better adapted to rain.

Nevertheless, the more relevant factor for the edible dormouse distribution is the mean temperature of the wettest quarter which corresponds to the summer in Belgium (Institute Royal Météorologique). This result is not surprising as the species can enter in torpor even in summer when the temperature drop under a particular threshold. In view of the short activity period the species must face to reproduce, make a litter and take weight before the winter, it is thus essential for dormice to maximize the time during activity period. This could explain the absence of the species along the European Atlantic coast (Figure 1). Indeed, these areas are more submitted to the Atlantic climate that involves in some years a majority of summer days dominated by cool, wet ‘westerly’ weather conditions. These conditions probably affect the ability of female dormice to raise their young and also reducing the viability of independent juveniles.

The test about the importance of different deciduous tree species habitat suitability (*Carpinus betula*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus*, *Acer*, *Castanea sativa*, *Fagus sylvatica*) revealed that climatic factors surpassed the influence of these tree species on the distribution of the edible dormouse. The normalized difference vegetation index (NDVI) was chosen as an interesting factor to test if food supply from a summer month in particular was more important for the species but no trend was revealed, confirming the predominant role of the climatic factors on the distribution of *G. glis* in Belgium.

Future predictions revealed that habitat suitability of the edible dormouse will experience a slight range shift by the year 2080 which is in agreement with the general theory that species are expected to shift their range polewards in latitude in response to shifting climatic zones (Hugues 2000, Walther *et al.* 2002). However, the best habitat will stay in

Gaume and will even experience a range contraction with the disappearance of suitable habitat from a large part of the three cuestas. Our current model does not represent non-climatic factors such as impact of humans or biotic interactions. And given the strong sensibility of the species to fragmentation (Mortelliti *et al.* 2008), the potential habitat suitability of the species could be far smaller in the future than it is predicted if fragmentation of the habitat increase. In such environmental conditions, particular management measures such as forest connectivity and diversity will be probably necessary to preserve the edible dormouse in this country.

References

- Araujo MB, Guisan A (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, **33**, 1677–1688.
- Beardmore JA (1983) Extinction, survival, and genetic variation. Pages 125–151 in C.M. Schonewald-Cox, S.M. Chambers, B. MacBryde, and L. Thomas, editors. Genetics and conservation. Benjamin/Cummings Publishing, London, United Kingdom.
- Benito BM, Martinez-Ortega MM, Munoz LM, Lorite J, Penas J (2009). Assessing extinction-risk of endangered plants using species distribution models: a case study of habitat depletion caused by the spread of greenhouses. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 2509–2520.
- Berg L, Berg A (1998) Nest site selection by the dormouse *Muscardinus avellanarius* in two different landscapes. *Ann. Zool. Fennici*, **35**, 115-122.
- Bright PW, Morris PA (1990) Habitat requirements of Dormice *Muscardinus avellanarius* in relation to Woodland management in Southwest England. *Biological Conservation*, **54**, 307-326.
- Bright PW, Morris PA, Wiles NJ (1996) Effects of weather and season on the summer activity of dormice *Muscardinus avellanarius*. *Journal of Zoology*, **238**, 521-530
- Bronne L (2005) La bête au bois dormant. *Natagora*, **7**, 12-15
- Capizzi D, Battistini M, Amori G (2002) Analysis of the hazel dormouse, *Muscardinus avellanarius*, distribution in a Mediterranean fragmented woodland. *Italian Journal of Zoology*, **69**, 25-31.
- Casalegno S, Amatulli G, Camia A, Nelson A, Pekkarinen A (2010) Vulnerability of *Pinus cembra* L. in the Alps and the Carpathian mountains under present and future climates. *Forest Ecology and Management*, **259**, 750-761.
- Deby J (1848) Histoire naturelle de la Belgique. Tome II. Mammifères. Ajamar, Bruxelles, 192 pp.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudik M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JM, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberon J, Williams S, Wisz MS, Zimmermann NE (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**: 129-151.
- Gigirey A, Rey JM (1999) Faecal analysis of the edible dormouse (*Glis glis*) in the northwest Iberian Peninsula. *Z Säugetierkunde*, **64**, 376-379.
- Gould SJ (2002) The structure of evolutionary theory. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Hernandez PA, Graham CH, Master LL, Albert DL (2006). The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, **29**, 773-785.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very High Resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965-1978.
- Holisova V (1968) Notes on the food of dormice (Gliridae). *Zool. Listy*, **17**, 109-114.
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.* **15**, 56–61.
- Hürner H (2005) Le Loir, “loup dormant” de nos contrées. *L'Homme et l'Oiseau*, **2**, 100-105.
- Hürner H, Libois R (2006) Le loir gris, Glis glis, en Belgique, un animal discret et méconnu. *Forêt wallonne*, **81**, 3-7.
- Hürner H, Michaux J (2009) Ecology of the edible dormouse (*Glis glis*) in a western edge population in southern Belgium. *Life and environment*, **59**(2), 243-250.

- Hürner H, Krystufek B, Sarà M, Ribas A, Ruch T, Sommer R, Ivashkina V, Michaux JR (2010) Mitochondrial phylogeography of the edible dormouse (*Glis glis*) in the western palaeartic region. *Journal of Mammalogy*, **91**(1), 233-242.
- Hürner H, Krystufek B, Sarà M, Renaud S, Cornuet J-M, Ribas A, Ruch T, Ivashkina V, Michaux JR (2012) impact of past global changes on the genetic differentiation of European mammals?. *Ecology Letters*, **submitted**.
- Jimenez-Valverde A, Lobo JM (2007) Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica*, **31**, 361-369
- Jurczyszyn M (1995) Population density of *Myoxus glis* in some forest biotops. *Hystrix*, **6**, 265-271.
- Juskaitis R (1995) Distribution, abundance and conservation status of dormice (Myoxidae) in Lithuania. *Hystrix* **6**, 181-184.
- Krystufek B (2010) *Glis glis* (Rodentia: Gliridae). *Mammalian Species*, **48**(1), 195-206.
- Lesica P, Allendorf FW (1995) When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation biology*, **9**, 753-760.
- Libois R (1977) Note sur la répartition des Gliridae en Belgique. *Naturalistes belges*, **58**, 260-265.
- Lindemayer DB, Cunningham RB, Incoll RD, Pope ML, Donnelly CF, Triggs BE (1999) Comparison of hair-tube types for the detection of mammals. *Wildlife Research*, **26**, 745-753.
- Mayr E (1954) Change of genetic environment and evolution. Pages 157-180 in J. Huxley, A.C. Hardy, and E.B. Ford, editors. *Evolution as a process*. Allen and Unwin, London, United Kingdom.
- Millar CI, Libby WJ (1991) *Strategies for conserving clinal, ecotypic, and disjunct population diversity in widespread species*. Pp. 149-170 in D. A. Falk and K. E. Holsinger (eds.), *Genetics and conservation of rare plants*. Oxford University Press, New York, NY.
- Morris PA, Hoodless A (1992) Movements and hibernaculum site in the fat dormouse (*Glis glis*). *Journal of Zoology (London)*, **228**, 685-687.
- Mortelliti A, Sanzo GS, Boitani L (2008) Species' surrogacy for conservation planning: caveats from comparing the response of three arboreal rodents to habitat loss and fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 1131-1145.
- Ortega-Huerta MA, Peterson AT (2008). Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: a test of six presence-only methods. *Revista Mexicana De Biodiversidad*, **79**, 205-216.
- Phillips SJ, Dudik M, Schapire RE (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*. ACM Press, New York pp. 655-662.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Modell.*, **190**: 231-259.
- Pilats V (1994) Dormice – Their present status in Latvia. *Hystrix*, **6**, 185-194.
- Scudder GG (1989) The adaptive significance of marginal populations: a general perspective. Pp. 180-185 in C. D. Levings, L. B. Holtby, and M. A. Henderson, eds. *Proc. Of national workshop on effects of habitat alteration on salmonid stocks*. Can. Spec. Publ. of Fish. and Aquatic Sci. 105.
- Soulé M (1973) The epistasis cycle: a theory of marginal populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**, 165-187.
- StatSoft (2001) Statistica – Data Analysis Software System. Version 6. Available at: [www. Statsoft.com](http://www.Statsoft.com)
- Storch G (1978) *Glis glis* (Linnaeus, 1766)—Siebenschläfer. Pp. 243-258 in *Handbuch der Säugetiere Europas*. Bd. 1, Rodentia 1 (J. Niethammer and F. Krapp, eds.). Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, Germany.
- Suckling GC (1978) A hair sampling tube for the detection of small mammals in trees. *Australian Wildlife Research*, **5**, 249-252.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.

FIGURES

Figures

Figure 1 – Distribution de *Glis glis*. Based on Castièn (2002), Krystufek (1999), Krystufek and Vohralík (2005), Lay (1967), Likhachev (1972), and Shidlovskiy (1962).

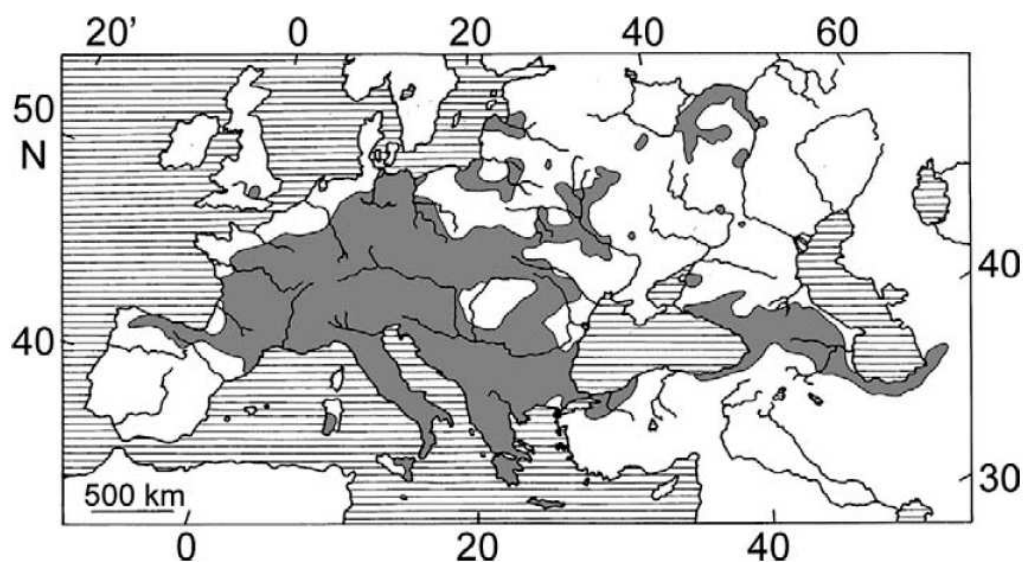


Figure 2 – A) Location of the six study sites in Belgian Lorraine, Belgium. B) Map of the occurrences records utilized in this study.

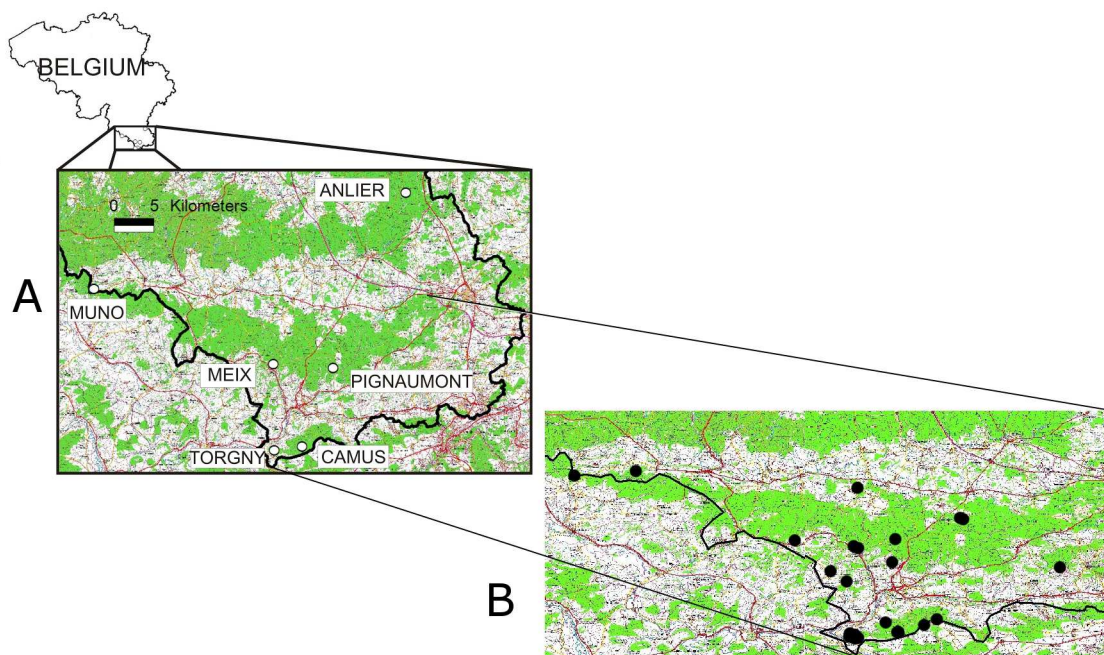


Figure 3 – A) Distribution of the edible dormouse in 1980 (Libois,). B) Update of the distribution of the edible dormouse in Belgium

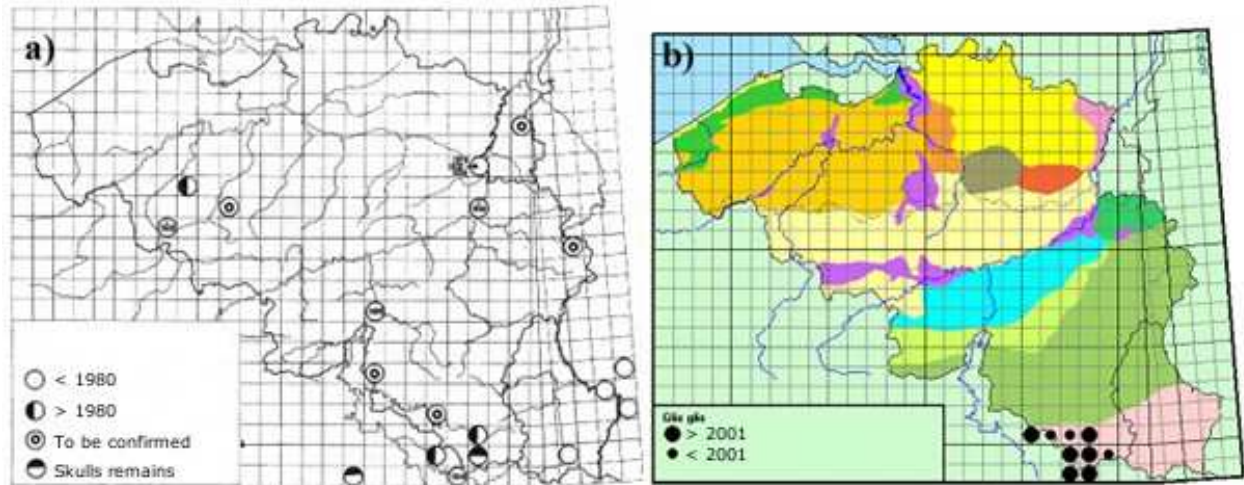


Figure 4 – Jackknife analyses of individual predictor importance in the development of the full model in relation to the overall model quality of the ‘total gain’ (dark grey bar below) at 1 x 1km.

Black bars indicate the gain achieved when including that predictor only and excluding the remaining predictors; light grey bars show how much the total gain is diminished without the given predictor. For the codes of the predictors, see Table 2.

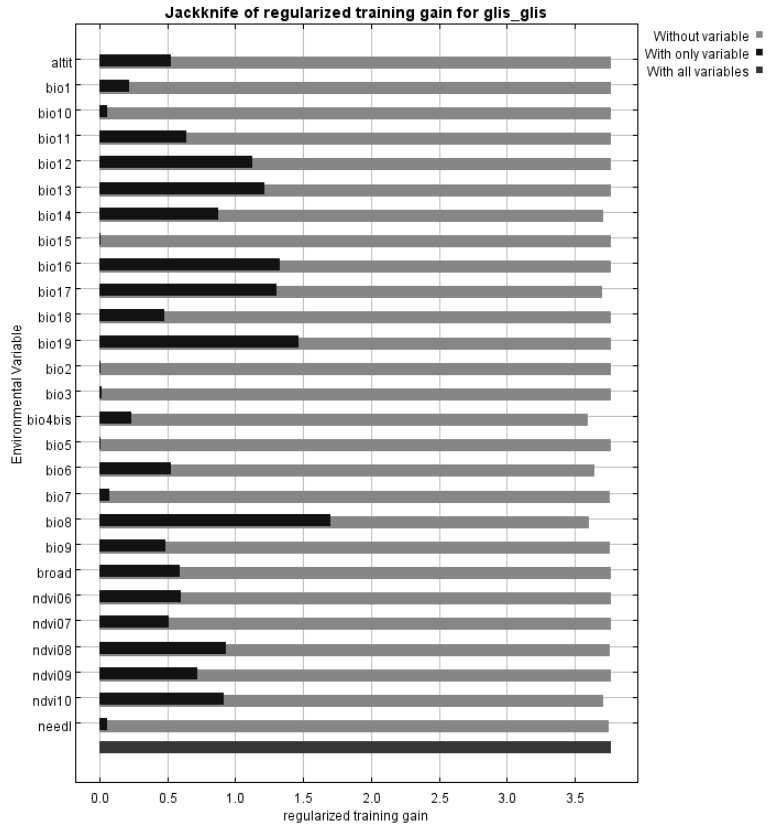
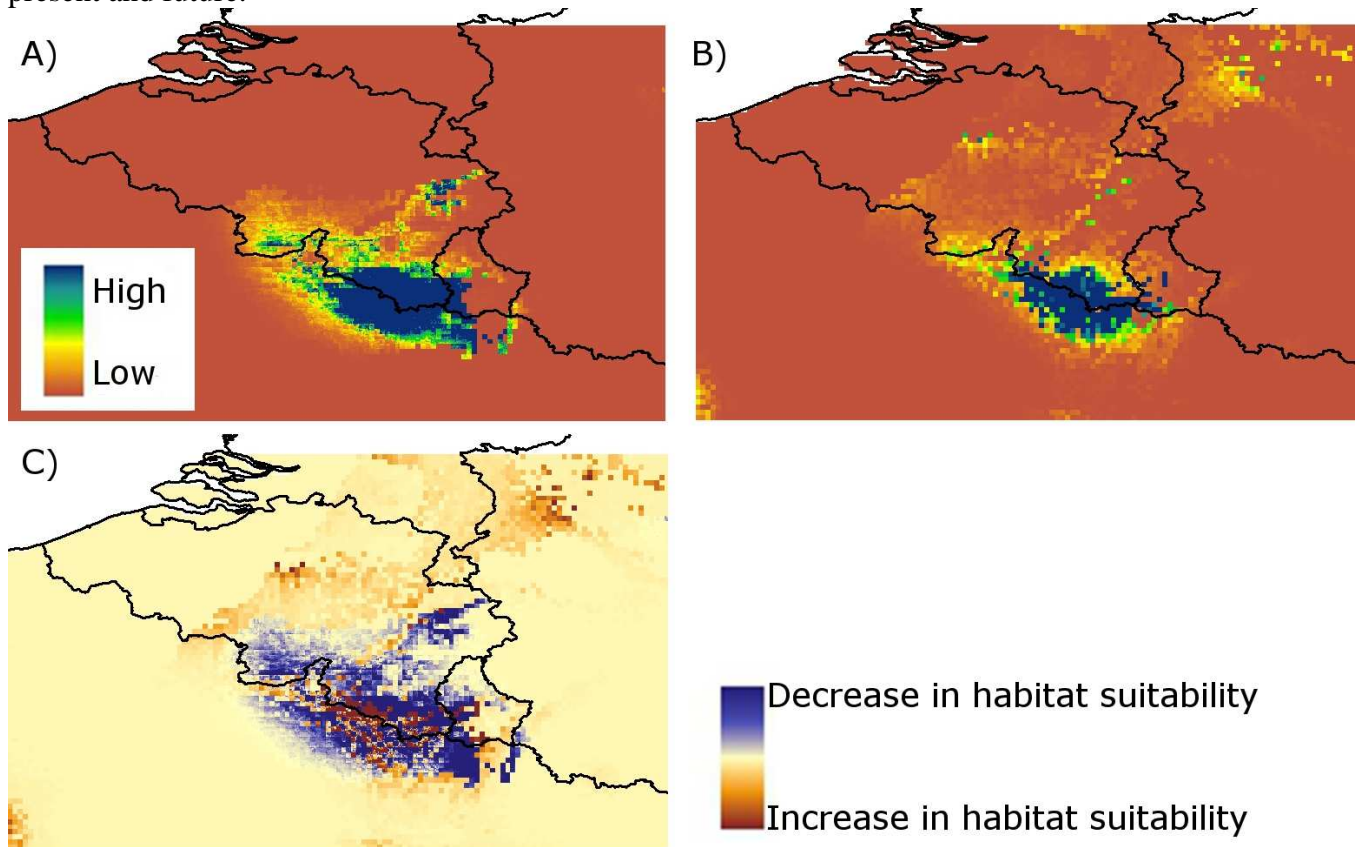


Figure 5 - Present (A) and future (B) habitat suitability of *Glis glis*, as inferred from respectively Worldclim and IPCC climatic sets. Differences of habitat suitability (C) between present and future.



TABLES

Table 1. – Details of number and coverage of nest-boxes used in this study and percentage of occupied nest-boxes by the edible dormouse

| Study sites | Number of nest boxes | Area covered by nest boxes (ha) | Percentage of occupied Nest-boxes (%) | |
|-------------|----------------------|---------------------------------|---------------------------------------|------|
| | | | 2006 | 2007 |
| Torgny | 52 | 21 | 50 | 44 |
| Camus | 26 | 8 | 42 | 58 |
| Meix | 22 | 13 | 5 | 14 |
| Pignamont | 28 | 19 | 0 | 0 |
| Muno | 22 | 5 | 9 | 27 |
| Anlier | 23 | 11 | 0 | 0 |

Table 2. – Environmental predictor variables used to model the potential distribution of *Glis glis*

| Code | Variable |
|---------|---|
| altit | Altitude |
| bio1 | Annual Mean Temperature |
| bio2 | Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp)) |
| bio3 | Isothermality (P2/P7) (* 100) |
| bio4bis | Temperature Seasonality (standard deviation *100) |
| bio5 | Max Temperature of Warmest Month |
| bio6 | Min Temperature of Coldest Month |
| bio7 | Temperature Annual Range (P5-P6) |
| bio8 | Mean Temperature of Wettest Quarter |
| bio9 | Mean Temperature of Driest Quarter |
| bio10 | Mean Temperature of Warmest Quarter |
| bio11 | Mean Temperature of Coldest Quarter |
| bio12 | Annual Precipitation |
| bio13 | Precipitation of Wettest Month |
| bio14 | Precipitation of Driest Month |
| bio15 | Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation) |
| bio16 | Precipitation of Wettest Quarter |
| bio17 | Precipitation of Driest Quarter |
| bio18 | Precipitation of Warmest Quarter |
| bio19 | Precipitation of Coldest Quarter |
| ndvi06 | Normalized difference vegetation index of June |
| ndvi07 | Normalized difference vegetation index of July |
| ndvi08 | Normalized difference vegetation index of August |
| ndvi09 | Normalized difference vegetation index of September |
| ndvi10 | Normalized difference vegetation index of October |
| carp | Habitat suitability of <i>Carpinus betula</i> |
| frax | Habitat suitability of <i>Fraxinus excelsior</i> |
| quer | Habitat suitability of <i>Quercus robur</i> and <i>Quercus petrae</i> |
| acer | Habitat suitability of <i>Acer campestre</i> and <i>Acer pseudoplatanus</i> |
| casta | Habitat suitability of <i>Castanea sativa</i> |
| fagus | Habitat suitability of <i>Fagus sylvatica</i> |
| broad | Broadleaf coverage |
| needl | Needleleaf coverage |

Table 3. – Environmental variables statistically related to the occurrences of dormice

| | Chi ² | degré de liberté | p |
|------------------------------|------------------|------------------|-----------|
| Forest type | 6.70983 | 1 | 0.01 |
| Slopes of the study area | 54.68133 | 4 | <0.000001 |
| Number of vegetation strata | 51.11 | 4 | <0.000001 |
| % of herbaceous stratum | 13.51 | 4 | 0.009 |
| % of shrub stratum | 38.22 | 4 | <0.000001 |
| % of low-understorey | 49.83 | 3 | <0.000001 |
| % of high understorey | 37.74 | 4 | <0.000001 |
| % of arboreal stratum | 17.95 | 3 | 0.0045 |
| % of brambles stratum | 37.22 | 2 | <0.000001 |
| Total density of trees | 7.42 | 2 | 0.025 |
| Density of low shrub | 47.27 | 3 | <0.000001 |
| Density of high shrub | 44.82 | 3 | <0.000001 |
| Number of hazel trees | 44.86 | 3 | <0.000001 |
| Number of 'soft-mast' trees | 33.02 | 2 | <0.000001 |
| number of 'hard-mast' trees | 6.32 | 2 | 0.042 |
| number of flower trees | 24.57 | 2 | 0.00002 |
| Herbaceous Species diversity | 9.87 | 2 | 0.0072 |
| Shrub species diversity | 15.31 | 1 | 0.0002 |
| Arboreal species diversity | 15.11 | 1 | 0.00009 |

Annexe 1

Tables: Observed frequencies for the all the variables

Forest type

| | Mixt forest | Deciduous forest | Total |
|----------|-------------|------------------|-------|
| absence | 65 | 51 | 116 |
| presence | 20 | 37 | 57 |
| Total | 85 | 88 | 173 |

Slopes

| | no slopes | north | south | east | west | Total |
|----------|-----------|-------|-------|------|------|-------|
| presence | 25 | 25 | 30 | 8 | 28 | 116 |
| absence | 3 | 2 | 48 | 3 | 1 | 57 |
| Total | 28 | 27 | 78 | 11 | 29 | 173 |

Number of vegetation strata

| | 1 to 2 strata | 3 to 4 strata | 5 strata | Total |
|----------|---------------|---------------|----------|-------|
| absence | 38 | 42 | 36 | 116 |
| presence | 0 | 7 | 50 | 57 |
| Total | 38 | 49 | 86 | 173 |

% of herbaceous strata

| | No herbaceous strata | 1-5% | 6-19% | 20-49% | 50-100% | Total | |
|----------|----------------------|------|-------|--------|---------|-------|-----|
| absence | | 24 | 43 | 23 | 18 | 8 | 116 |
| presence | | 2 | 30 | 8 | 15 | 2 | 57 |
| Total | | 26 | 73 | 31 | 33 | 10 | 173 |

% of shrub stratum

| | None | 1-5% | 6-19% | 20-74% | Total | |
|----------|------|------|-------|--------|-------|-----|
| absence | 58 | | 38 | 10 | 10 | 116 |
| presence | 3 | | 27 | 16 | 11 | 57 |
| Total | 61 | | 65 | 26 | 21 | 173 |

% of the low understorey stratum

| | None | 1-5% | 6-19% | 20-74% | Total | |
|----------|------|------|-------|--------|-------|-----|
| absence | 60 | | 28 | 18 | 10 | 116 |
| presence | 0 | | 18 | 27 | 12 | 57 |
| Total | 60 | | 46 | 45 | 22 | 173 |

% of the high understorey stratum

| | None | 1-5% | 6-19% | 20-49% | 50-100% | Total | |
|----------|------|------|-------|--------|---------|-------|-----|
| absence | 56 | | 17 | 9 | 22 | 12 | 116 |
| presence | 3 | | 10 | 12 | 17 | 15 | 57 |
| Total | 59 | | 27 | 21 | 39 | 27 | 173 |

% of the arboreal stratum

| | 1-19% | 20-49% | 50-74% | 75-100% | Total | |
|----------|-------|--------|--------|---------|-------|-----|
| absence | 2 | | 24 | 64 | 26 | 116 |
| presence | 0 | | 0 | 33 | 24 | 57 |
| total | 2 | | 24 | 97 | 50 | 173 |

% of brambles stratum

| | None | 1-10% | 11-30% | Total | |
|----------|------|-------|--------|-------|-----|
| absence | 59 | | 48 | 9 | 116 |
| presence | 3 | | 29 | 15 | 57 |
| Total | 62 | | 87 | 24 | 173 |

Relative density (number of tree/m²) of trees

| | 0.05 or less | 0.06 - 0.09 | 0.1 or more | Total |
|----------|--------------|-------------|-------------|-------|
| absence | 73 | 26 | 17 | 116 |
| presence | 28 | 24 | 5 | 57 |
| Total | 101 | 50 | 22 | 173 |

Density (number of shrub/m²) of low shrub

| | 0 | 0.01 | 0.02-0.04 | 0.05-0.1 | Total |
|----------|----|------|-----------|----------|-------|
| absence | 70 | 14 | 24 | 8 | 116 |
| presence | 5 | 8 | 26 | 18 | 57 |
| Total | 75 | 22 | 50 | 26 | 173 |

Density (number of shrub/m²) of high shrub

| | 0 | 0.01 | 0.02-0.04 | 0.05-0.1 | Total |
|----------|----|------|-----------|----------|-------|
| absence | 77 | 18 | 17 | 4 | 116 |
| presence | 8 | 15 | 25 | 9 | 57 |
| Total | 85 | 3 | 42 | 13 | 173 |

Mean understorey height

| | 0-1m | 1-2m | 3-5m | 6-10m | Total |
|----------|------|------|------|-------|-------|
| absence | 49 | 13 | 27 | 27 | 116 |
| presence | 0 | 12 | 26 | 19 | 57 |
| Total | 49 | 25 | 53 | 46 | 173 |

Number of oak trees

| | None | 1-15 | Total |
|----------|------|------|-------|
| absence | 39 | 77 | 116 |
| presence | 18 | 39 | 57 |
| Total | 57 | 116 | 173 |

Number of hazel trees

| | None | 1-5 | 6-15 | 16-30 | Total |
|----------|------|-----|------|-------|-------|
| absence | 68 | 23 | 21 | 4 | 116 |
| presence | 4 | 20 | 23 | 10 | 57 |
| Total | 72 | 43 | 44 | 14 | 173 |

Total number of plants supplying “soft-mast”

| | none | 1-5 | 6-15 | Total |
|----------|------|-----|------|-------|
| absence | 66 | 43 | 7 | 116 |
| presence | 7 | 38 | 12 | 57 |
| Total | 73 | 81 | 19 | 173 |

Total number of plants supplying “hard-mast” availability

| | 0-5 | 6-15 | 16-30 | Total |
|----------|-----|------|-------|-------|
| absence | 26 | 70 | 20 | 116 |
| presence | 4 | 41 | 12 | 57 |
| Total | 30 | 111 | 32 | 173 |

Total number of tree supplying dormouse-edible flowers

| | none | 1-5 | 6-15 | Total |
|----------|------|-----|------|-------|
| absence | 29 | 73 | 14 | 116 |
| presence | 0 | 37 | 20 | 57 |
| Total | 29 | 110 | 33 | 173 |

Herbaceous Species diversity

| | 0-2 | 03-10 | Total |
|----------|-----|-------|-------|
| absence | 80 | 36 | 116 |
| presence | 26 | 31 | 57 |
| Total | 106 | 67 | 173 |

shrub species diversity

| | 0-1 | 2-3 | Total |
|----------|-----|-----|-------|
| absence | 91 | 25 | 116 |
| presence | 26 | 29 | 57 |
| Total | 119 | 54 | 173 |

Understorey species diversity

| | 0-1 | 2-10 | Total |
|----------|-----|------|-------|
| absence | 91 | 25 | 116 |
| presence | 28 | 29 | 57 |
| Total | 119 | 54 | 173 |

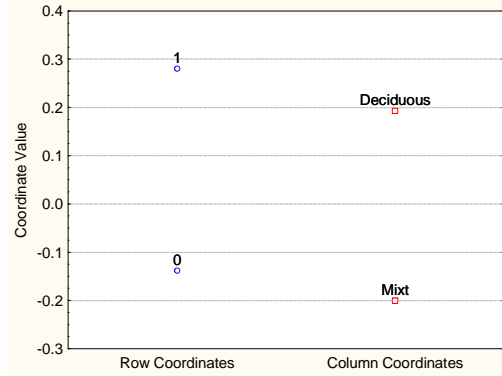
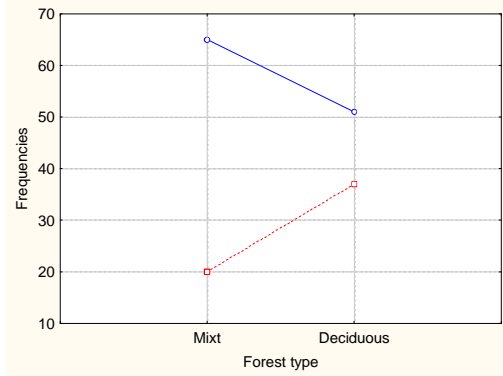
arboreal species diversity

| | 0-1 | 2-10 | Total |
|----------|-----|------|-------|
| absence | 75 | 41 | 116 |
| presence | 19 | 38 | 57 |
| Total | 94 | 79 | 173 |

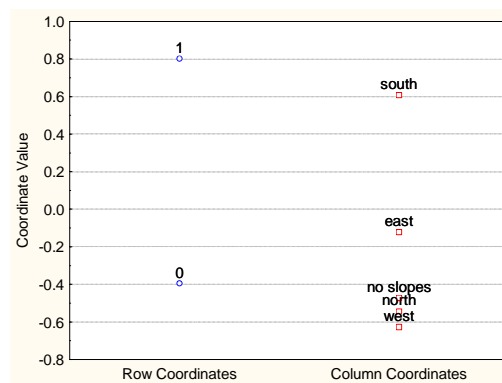
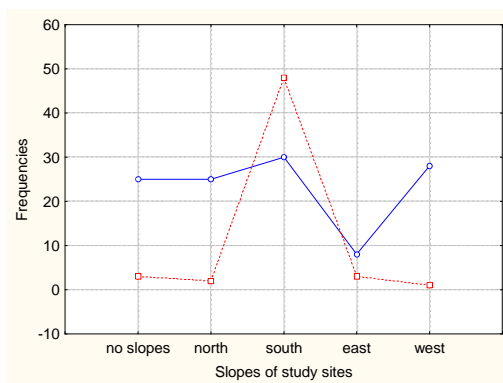
Annexe 2

Figures: Interaction plots of frequency and Correspondence analysis for all variables (dashed line = presence, solid line = absence)

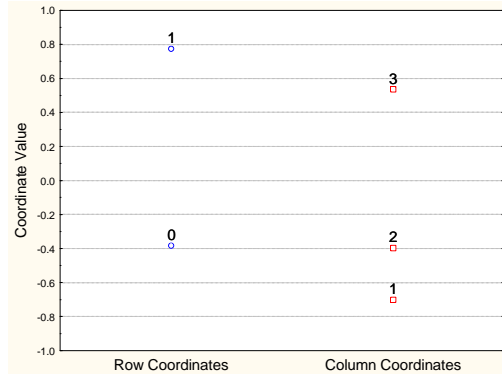
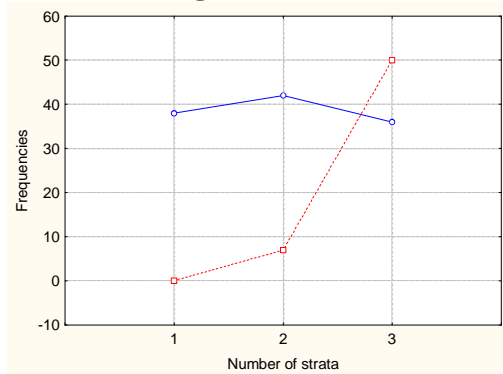
Forest type



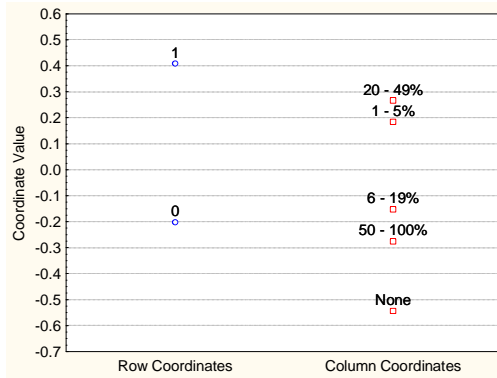
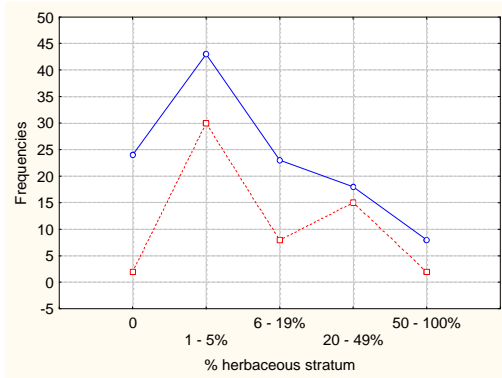
Slopes of study area



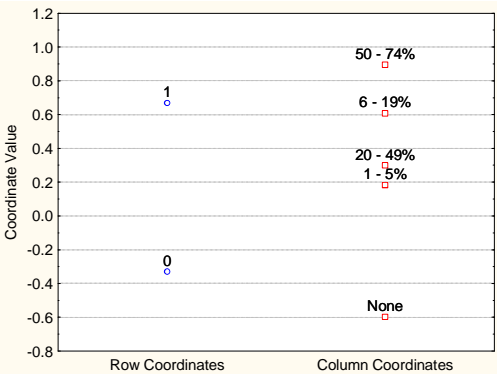
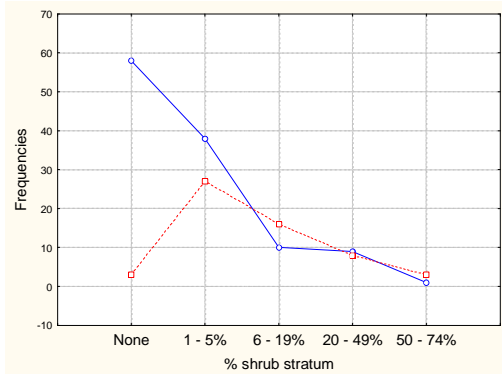
Number of vegetation strata



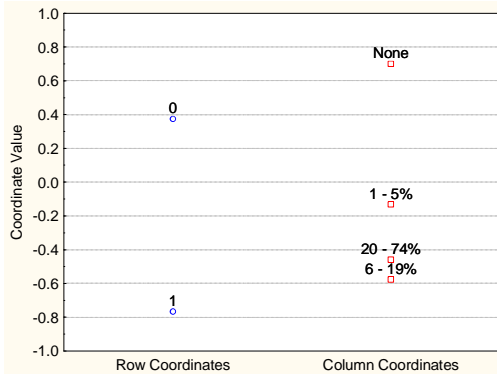
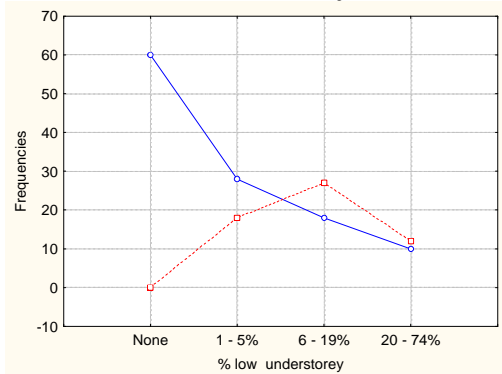
% of herbaceous strata



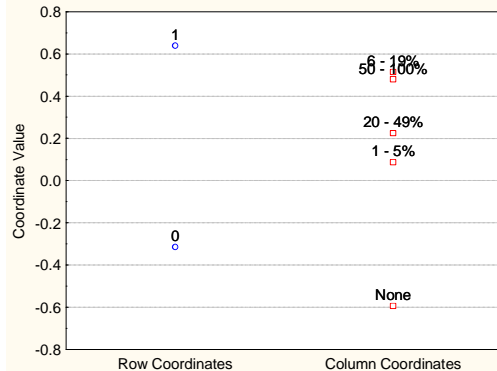
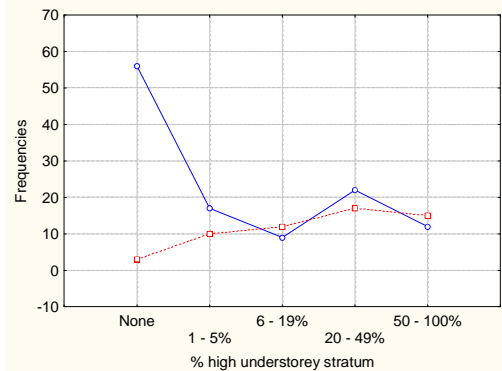
% of shrub stratum



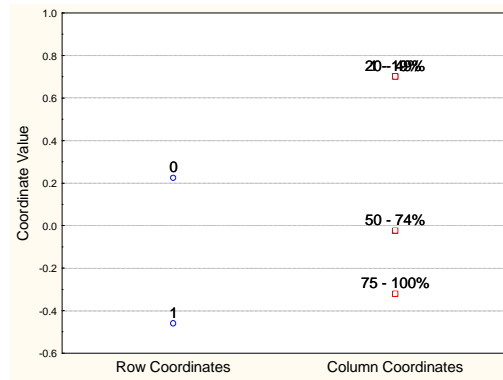
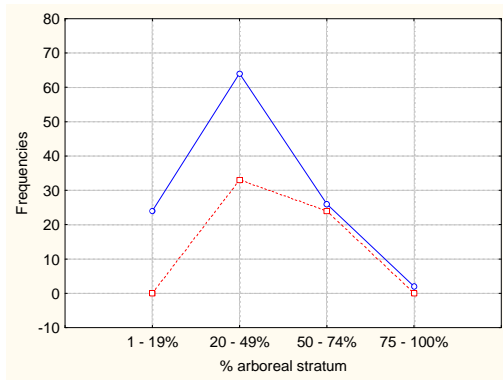
% of the low understory stratum



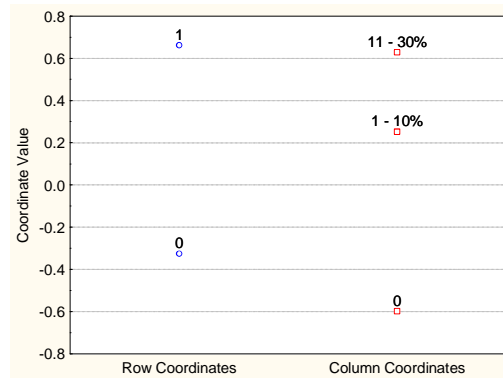
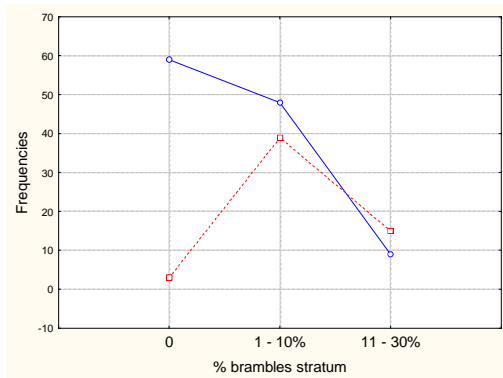
% of the high understory stratum



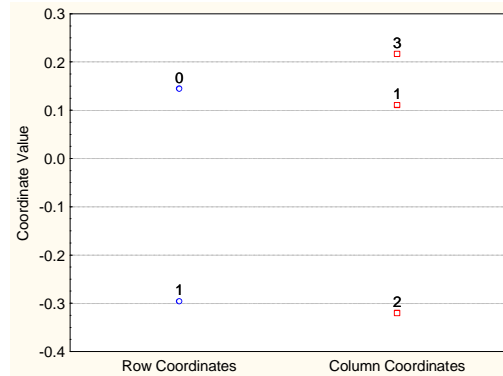
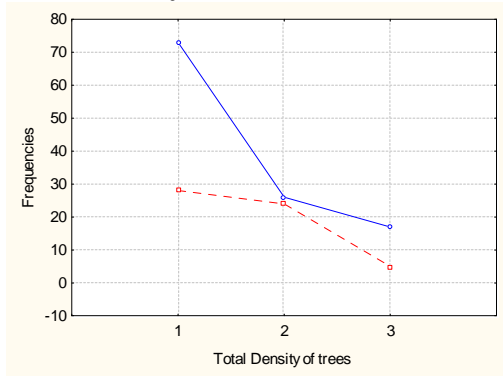
% of the arboreal stratum



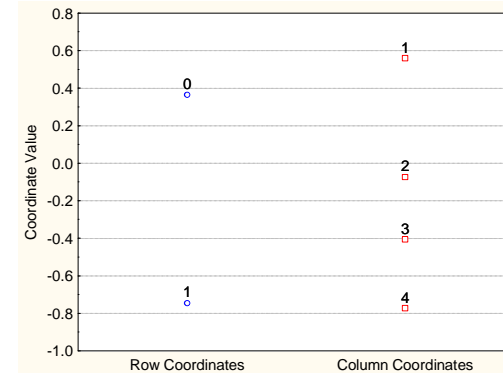
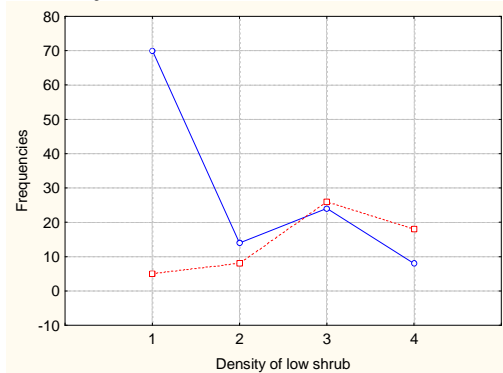
% of brambles stratum



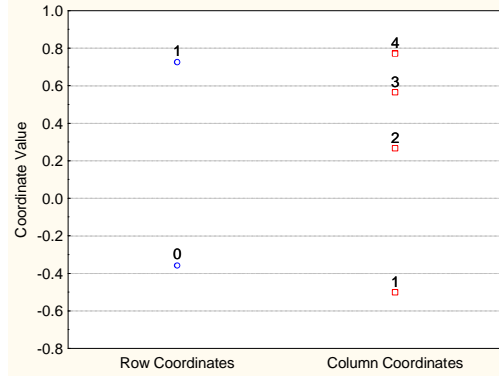
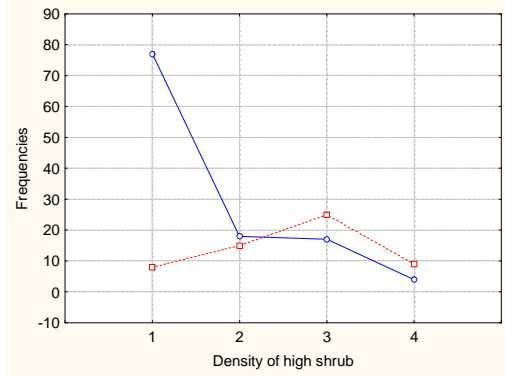
Total density (number of tree/m²) of trees (1= <0.05 ; 2= 0.06-0.09 ; 3= >0.1)



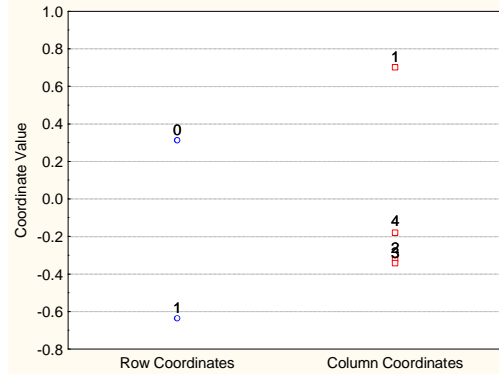
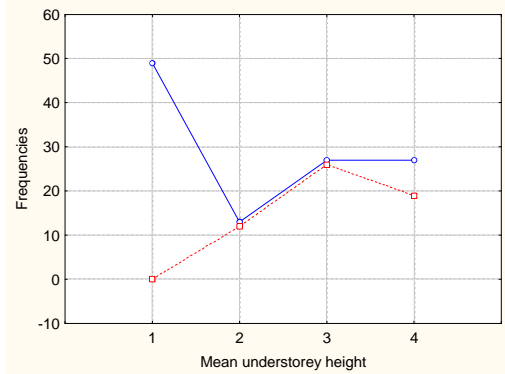
Density (number of shrub/m²) of low shrub (1= 0 ; 2= 0.01 ; 3= 0.02-0.04 ; 4= 0.05-1)



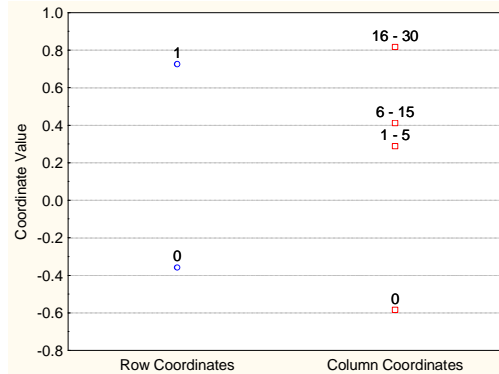
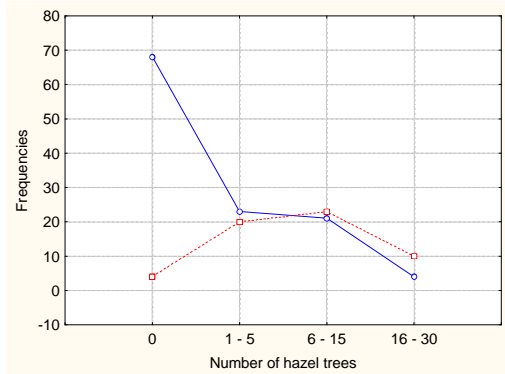
Density (number of shrub/m²) of high shrub (1= 0 ; 2= 0.01 ; 3= 0.02-0.04 ; 4= 0.05-1)



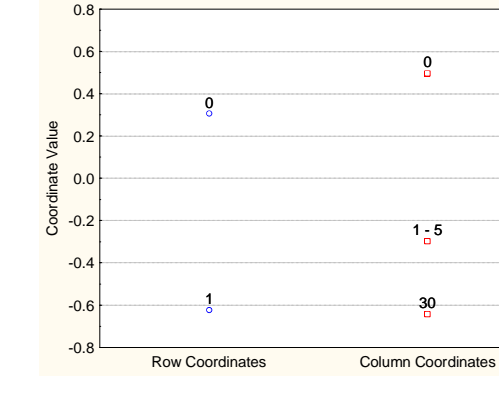
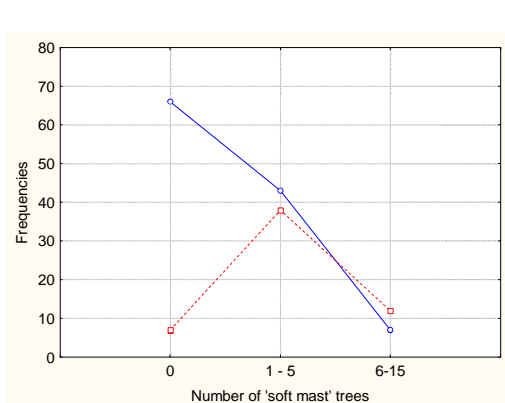
Mean understorey height (m) (1= 0 ; 2= 1-2 ; 3= 3-5 ; 4= 6-10)



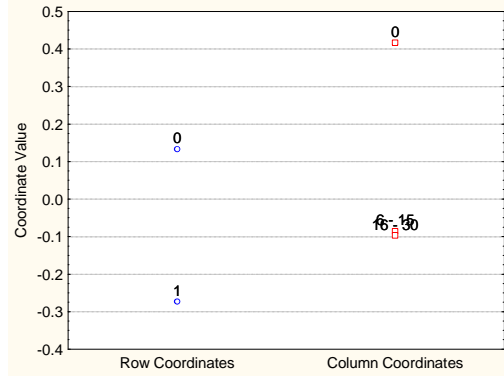
Number of hazel trees



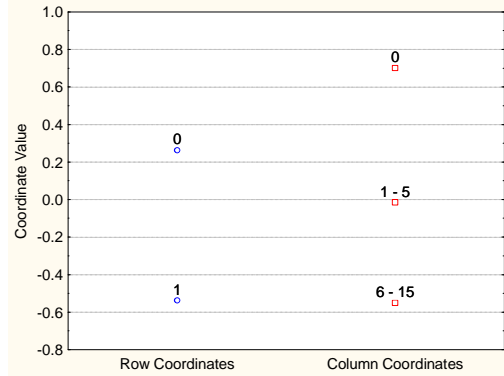
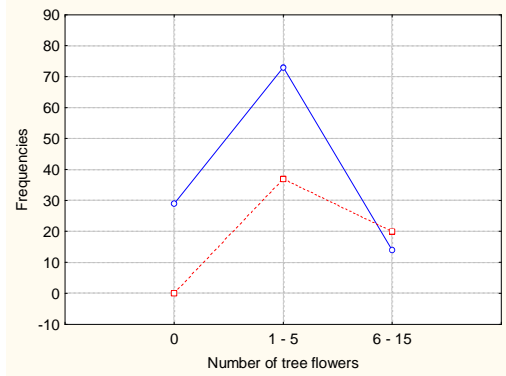
Total number of plants supplying "soft-mast"



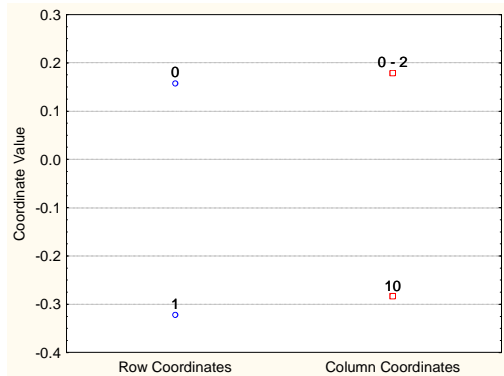
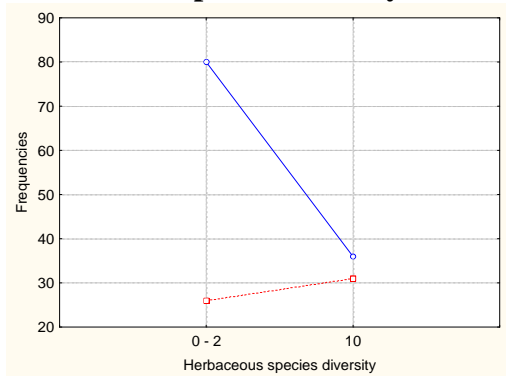
Total number of plants supplying “hard-mast” availability



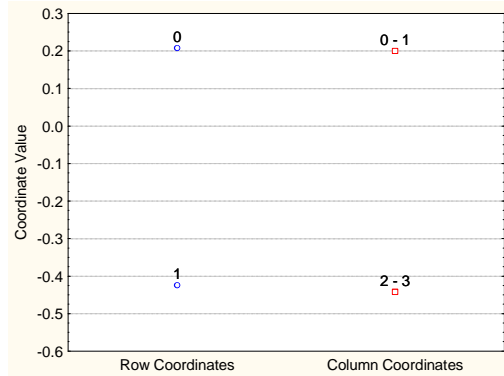
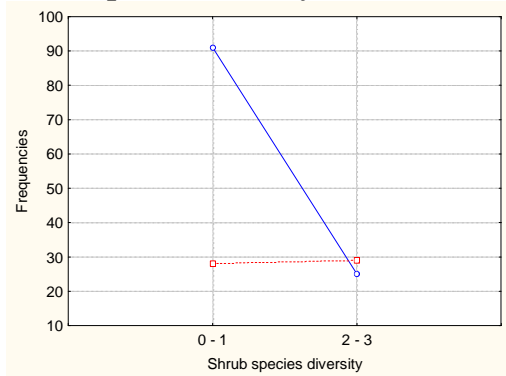
Total number of tree supplying dormouse-edible flowers



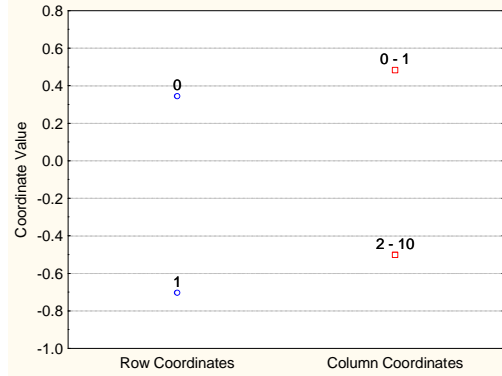
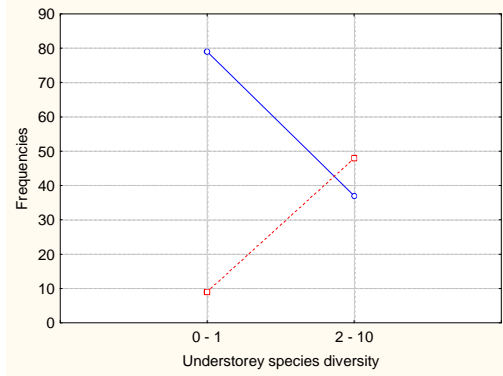
Herbaceous Species diversity



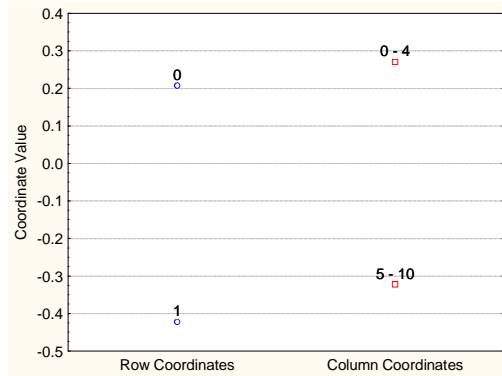
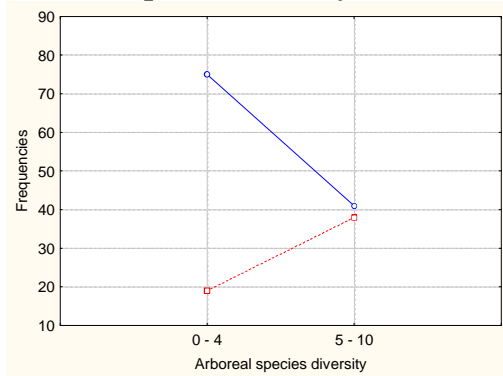
shrub species diversity



Understorey species diversity



arboreal species diversity



Article 3 : Ecologie du loir gris en limite nord-ouest de son aire de répartition (Gaume, Belgique)

Hürner, H. & Michaux, J. (2009) Ecology of the edible dormouse (*Glis glis*) in a western edge population in southern Belgium. *Life and Environment*, 59(2), 243-250.

Synthèse :

Présentation de l'article:

L'article 2 semblait indiquer que la spécificité écologique importante de l'espèce, pouvait jouer un rôle dans sa rareté au nord de son aire de répartition. Pour confirmer cette hypothèse, l'objectif de cette étude est de déterminer si le loir gris présente une écologie particulière en limite Nord-Ouest de son aire de répartition (Belgique) où il est considéré comme rare depuis 30 ans. Ce travail a permis de mieux comprendre s'il s'adapte ou non à ces régions en faisant preuve d'une certaine plasticité écologique. Dans cette optique, la densité, la reproduction, le régime alimentaire, l'utilisation de l'espace et les mouvements du loir gris dans cette région ont été étudiés.

Conclusions:

Tout comme dans les populations du centre et du Nord de l'Europe, les populations étudiées enregistrent des absences totales de reproduction lors des années à faibles production de glands ou autres fruits secs.

En comparaison des autres pays, les densités de loirs gris et leurs taux d'occupation dans les nichoirs sont généralement plus faibles en Belgique.

Le régime alimentaire y est principalement herbivore avec une toutefois une part non négligeable d'éléments animaux. Cette proportion non négligeable de nourriture animale (insectes, oiseaux) se retrouve également dans deux autres études situées en périphérie d'aire de distribution. L'environnement marginal et souvent extrême des régions périphériques pourrait ainsi augmenter relativement la part de carnivorie du loir gris.

Nous avons trouvé peu de différences quant à la taille du domaine vital et aux déplacements du Loir gris entre nos résultats et ceux des autres études réalisées dans d'autres pays. Cette remarque doit toutefois être nuancée vu le petit nombre d'individus suivis dans notre étude.

Nos résultats suggèrent que l'animal tend à chercher des habitats optimaux à la limite de son aire de répartition et ne semble pas avoir réussi à étendre sa niche écologique à d'autres habitats. Cette étude démontre une importante spécificité de l'espèce et une faible capacité d'adaptation exacerbant sans doute une rareté naturelle imposée par la limite de sa niche écologique.

ECOLOGY OF THE EDIBLE DORMOUSE (*GLIS GLIS*) IN A WESTERN EDGE POPULATION IN SOUTHERN BELGIUM

H. HÜRNER¹, J. MICHAUX^{1,2}

¹ Génétique des micro-organismes, Institut de Botanique, Boulevard du Rectorat 27, 4000 Liège, Belgium

² UMR 1062 CBGP, Campus international de Baillarguet, CS30016, F-34988 Montpellier-sur-Lez cedex, France

Corresponding author: Johan.Michaux@ulg.ac.be

GLIS GLIS
POPULATION DYNAMICS
NEST BOXES
DIET
HOME RANGE
RADIO-TRACKING
MOVEMENT
EDGE OF DISTRIBUTION

ABSTRACT. – Population dynamics, diet and spatial use of the edible dormouse *Glis glis* were studied in a peripheral population in Belgium, on the western limit of its distribution area. The main results showed that the proportion of occupied nest boxes varied between 2 and 44 %. The dormice occupied nest boxes approximately between June and October. The densities of adults varied between 0.6 and 2.3/ha. Reproduction was observed in 2006 and 2007 but not in 2005. The results of the diet study revealed a basically herbivorous diet. Home range (MCP) of males varied from 0.68 to 1.23 ha and that of females from 0.37 to 0.71 ha. Marked individuals moved on average 252 m/night (range = 60-497 m/night). In general, these results are in accordance with those observed in other countries. Only few differences appeared and they concern mainly a smaller number of occupied nest boxes, a smaller density and a higher proportion of birds in the diet of the species.

INTRODUCTION

According to Lesica & Allendorf (1995), geographically peripheral populations are more likely to be imperilled than central populations. Presumably, the central populations experience favorable, optimal environmental conditions, whereas at borders less suitable habitats are available, and populations are likely to experience more stressful conditions (Hoffmann & Blows 1994). In range-edge populations of species, the scarcity of suitable habitat may thus be reflected in small and isolated populations by increased inbreeding, genetic drift and reduced gene flow implying lower genetic diversity (Lesica & Allendorf 1995). In the present work, we have studied a population of the edible dormouse living at the western limit of the species' geographical range in order to find out whether these edible dormouse populations present a different ecology related of their geographical position, and how this species could be adapted to this marginal environment.

The edible dormouse, *Glis glis* (Linnaeus, 1766), is an arboreal and nocturnal inhabitant of deciduous and mixed forests in central, eastern and southern Europe, in the Caucasus, and in the Near East in Turkey and northern Iran (Krystufek 1999). Its hibernation behavior made it sensitive to climate (Koppmann-Rumpf *et al.* 2003). Edible dormice are selective feeders, which must concentrate on the most nutritious food sources available according to the season (Gigirey & Rey 1999, Holisova 1968, Nowakowski & Godlewska 2006). Its specific trophic requirements made it sensitive to habitat containing a high diversity of suitable plant species in order to ensure continuity of food supplies through the changing seasons. The species should therefore be a suitable model for studying its

adaptation to a marginal environment.

Although the edible dormouse is usually common in southern Europe, it is rare in many parts of this area, particularly in the north where it is of conservation concern (Krystufek 1999). In Belgium, edible dormouse populations reach the western limit of their distribution where they are small and isolated, implying particular conservation concern. However, there are neither data nor previous studies on this species in Belgium that could either confirm or refute a particular ecology of these peripheral populations. This study will thus provide the first data on the population dynamics and ecology of the edible dormouse in Belgium. Such knowledge is of primary importance in understanding the ecology of this rare species and to develop conservation programs.

MATERIALS & METHODS

Study area: The study focuses on data from two study areas (Torgny, 49°31'N - 5°28'E and Camus 49°31'N - 5°31'E) in Belgian Lorraine (southern part of Belgium). Both sites are situated at around 300 m a.s.l. on the warm south-facing slopes of the cuesta bajocienne (elongated hills with asymmetric slope). This region is characterized by a milder climate than in the rest of the country and presents soils on calcareous sandstone. Both sites are mainly under mixed broad leaved woodland consisting mainly of oak (*Quercus* sp.), beech (*Fagus sylvatica*), hornbeam (*Carpinus betulus*), maple (*Acer* sp.) and ash (*Fraxinus excelsior*). The undergrowth was usually rich and formed mainly by *Corylus avellana*, *Rubus* sp., *Crataegus* sp., *Cornus sanguinea*, *Viburnum lantana*.

Population dynamics: In May 2005, wooden nest boxes

Table I. – Summary statistics of the occurrence and sex-ratio of *G. glis* in nest boxes in Belgian Lorraine over three years. NB-number of nest boxes; NB*-number of nest boxes occupied by dormice; NB %-percentage of occupied nest boxes; NM-number of adult males; NF-number of adult females; NT-total number of adults (this number can be higher than the sum of adult males and females since some animals escaped before being sexed); NJ-number of juveniles. Nest boxes were not checked in October 2007.

| Year | Month | NB | NB* | NB% | NM | NF | NT | NJ | sex ratio (M:F) |
|------|-------|-----------------|-----|------|----|----|----|----|-----------------|
| 2005 | June | 85 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | July | 85 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Aug. | 85 | 12 | 14.1 | 5 | 7 | 12 | 0 | 5:7 |
| | Sept. | 85 | 2 | 2.3 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1:1 |
| 2006 | June | 83 | 3 | 3.6 | 3 | 0 | 3 | 0 | 3:0 |
| | July | 81 | 9 | 11.1 | 5 | 5 | 12 | 0 | 5:5 |
| | Aug. | 81 | 16 | 19.7 | 4 | 10 | 9 | 35 | 4:10 |
| | Sept. | 81 | 12 | 14.8 | 4 | 8 | 12 | 34 | 4:8 |
| | Oct. | 55 ¹ | 24 | 43.6 | 0 | 1 | 1 | 55 | 0:1 |
| 2007 | June | 81 | 2 | 2.5 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2:0 |
| | July | 81 | 8 | 9.9 | 5 | 3 | 8 | 0 | 5:3 |
| | Aug. | 81 | 17 | 21.0 | 3 | 13 | 16 | 14 | 3:13 |
| | Sept. | 81 | 24 | 29.6 | 4 | 16 | 20 | 26 | 4:16 |

¹ Only Torgny was checked in October 2006

(30 x 15 x 15 cm with 33 mm entrance holes) were dispersed at average intervals of 50 m over an area of 8 ha in Camus and 21 ha in Torgny. Average density of nest boxes per ha was 3.2 in Camus and 2.4 in Torgny. Their exact number is given in Table I. They were placed > 3 m above the ground, on suitable trees. During three years (2005, 2006 and 2007), the nest boxes were checked every 2 weeks from May to September (and to October in 2006). Dormice were sexed and weighed to the nearest gram. The number of young in a nest box was taken to be the litter size, provided all young were of a weight prior to dispersal (< 41 g) (Burgess *et al.* 2003). Body weight was used to identify independent juveniles and adults in the autumnal population.

Diet: The whole amount of faeces found during a check of a nest box was treated as a single sample. All droppings were collected inside or on top of nest boxes. 93 samples were thus collected from around 85 nest boxes (in Torgny and Camus) in years 2006 and 2007, every two weeks between June and September.

The method used for faecal analysis followed Nowakowski & Godlewska (2006). The collected material was conserved in 95 % ethyl alcohol. Faeces were dried on filter paper for 15 min, placed on a glass, soaked with water, and then delicately separated under a microscope with tweezers and preparation needle. Visible and recognizable food remains were segregated into the following groups: remains of arthropods, feathers, seeds, fleshy fruits, nuts and plant fibres. Remains of arthropods were collected, dried, counted and identified. In the remaining classes of food only presence in a sample was recorded.

Spatial activity: The results relate to data from 3 radio-tracking sessions in Torgny during activity seasons of dormice in

2005 and 2006. Together our results yielded 35 dormouse/nights of data (3 males and 2 females) (Table II). Dormice were captured in nest boxes. Each animal was weighed and sexed. Individuals were fitted with radio transmitters (from Biotrack, Wareham, Dorset, England) that weighed on average 3.5g, which represents less than 5 % of their body mass as recommended by Cochran (1969). Dormice were released at the capture site within 1 hour; during this time they were kept in glass boxes and their behavior was observed to see if any problems appeared following collar fitting. Every individual was radio-tracked using a TRX1000S receiver (Wildlife material Inc.), three-element Yagi antenna and headphones. Collars were removed from the dormice after approximately one week of tracking.

Positions of marked individuals were calculated through the triangulation method. Azimuths were recorded at < 5 min intervals at distances < 100 m from radio-collared individuals. These positions were used to calculate the individual's position using L.O.A.S. 3.4 (Ecological Software Solutions, CA, USA) that calculated error ellipse to 95 % confidence with a maximum likelihood estimator. Estimated locations with an error ellipse greater than 0.05 ha (approximately 10 % of the dormouse home range) were rejected. Animals were tracked during 6 to 8 nights, from sunset to sunrise, and fixes were taken approximately every hour. In total, a minimum of 50 positions were reached for each individual (Table II) which is the minimum number that should be collected for reliable kernel estimates (Seaman *et al.* 1999).

A number of locations ranging from 6 to 10 were taken each night for each animal. The sum of linear distances between successive radio fixes was used to estimate the total minimum distance dormice moved each night. Radio-tracking data were analyzed using an animal movement analysis extension (Hooge &

Table II. – Number of sampled nights, locations recorded, tracking period, home ranges (HR) calculated by minimum convex polygon (MCP) and kernel estimators, average distance travelled/night and longest distance travelled from the nest-site/night of five *G. glis* in Torgny. Standard error (S.E.) and range of distances are also shown.

| | Number of nights | Number of locations | Mean number of locations per night | 2005 | | | 2006 | | | MCP (ha) | | Kernel (ha) | |
|----------------|------------------|---------------------|------------------------------------|------|---|---|------|---|---|----------|------|-------------|------|
| | | | | J | J | A | J | J | A | 100 % | 95 % | 95 % | 50 % |
| Males | | | | | | | | | | | | | |
| B2 (a) | 8 | 66 | 8 | ■ | | | | | | 1.23 | 1.01 | 1.2 | 0.12 |
| B4 (a) | 7 | 56 | 8 | | ■ | | | | | 0.72 | 0.39 | 0.61 | 0.05 |
| B18 (b) | 6 | 52 | 8 | | | | ■ | | | 0.68 | 0.25 | 0.28 | 0.03 |
| Females | | | | | | | | | | | | | |
| B3 (a) | 7 | 50 | 7 | | ■ | | | | | 0.37 | 0.26 | 0.35 | 0.04 |
| B25 (a) | 7 | 60 | 8 | | | | ■ | | | 0.71 | 0.56 | 0.51 | 0.06 |
| TOTAL | | | | | | | | | | | | | |

| Distance travelled/night (m) | | | Furthest distance travelled from the nest-site/night (m) | | |
|------------------------------|------|-----------|--|------|----------|
| Mean | S.E. | Range | Mean | S.E. | Range |
| 312 | 50 | 60 - 497 | 98 | 13 | 79 - 140 |
| 224 | 33 | 103 - 394 | 50 | 6 | 26 - 69 |
| 189 | 34 | 104 - 265 | 63 | 9 | 31 - 87 |
| 166 | 19 | 93 - 233 | 43 | 5 | 16 - 59 |
| 328 | 26 | 201 - 398 | 98 | 5 | 81 - 119 |
| 252 | 19 | 60 - 497 | 72 | 6 | 16 - 140 |

Circumstances/fate of individuals that caused end of monitoring: (a) individual recaptured to after end of field study; (b) collar removed by the animal.

Eichenlaub 2000) in the Arcview 3.2 GIS program (Esri, CA, USA). We calculated home-range size using 100 % and 95 % minimum convex polygon (MCP; Mohr 1947) because only these methods provided data comparable to other studies (Harris *et al.* 1990). Moreover, to describe more accurately the shape and size of the home range, we choose the fixed-kernel estimator (Harris *et al.* 1990) with a level of smoothing selected by least-squares cross validation (Seaman *et al.* 1999). We used the 95 % kernel to describe the area actually used by the animals, and the 50 % kernel for the intensively used area. Autocorrelation of data, which assumes underestimation of home range sizes, was not taken into account because several recent studies refuted this principle (Blundell *et al.* 2001).

RESULTS

Population dynamics

Results of the nest box survey are summarized in Table I. The two localities have been pooled in order to increase sample size. The proportion of nest boxes found occupied on each visit varied between 0 and 44 %. It was lower during the non-reproductive year (2005) and higher in October 2006 and September 2007. On average, 13.2 %

of the nest boxes contained dormice (mean occupied nest boxes) although in autumn (September and October), one fifth of the nest boxes were occupied (mean = 22.6 %).

For comparative purposes between years and seasons, an index of abundance is given as the number of individuals (ind.) per 100 nest boxes (NB) (Fig. 1). Number of adults was lowest in October 2006 (1.8 ind. per 100 NB) and highest in September 2007 (24.7 ind. per 100 NB). Number of juveniles was highest in October 2006 (102 ind. per 100 NB).

We attempted to estimate adults' density in absolute terms for years 2006 and 2007 in both sites. These were calculated on the basis of the average number of adults found during each nest box checking session. These estimations give an adult density of 1.2/ha - 1.3/ha for Torgny and 0.6/ha - 2.3/ha for Camus (respectively in 2006-2007).

No dormice were found in nest boxes in May. First appearance of dormice occurred in June and they made extensive use of the nest boxes from July to end of September. Births occurred mainly during the two firsts weeks of August. Females were found currently with young until the end of September. We rarely found adults in October.

During the activity season, different sex ratios were

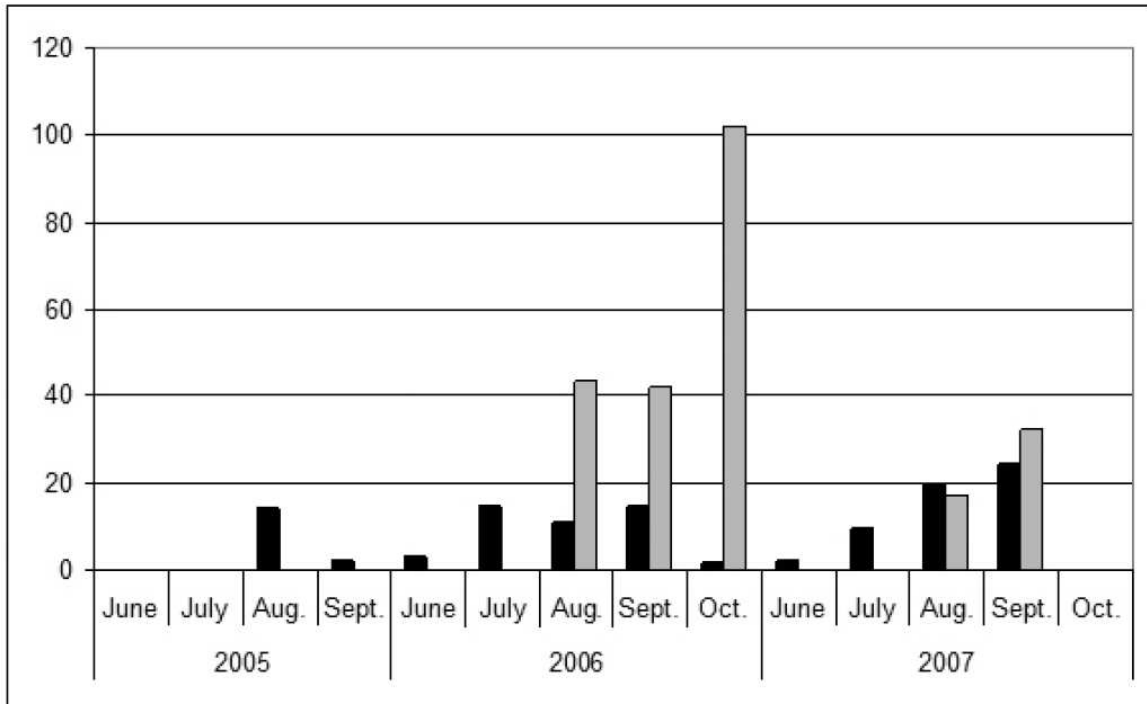


Fig. 1. – Changes in number of *G. glis* (per 100 nest boxes) according to month over three seasons. Adults are shown as black shaded columns and animals born in the same year as grey ones.

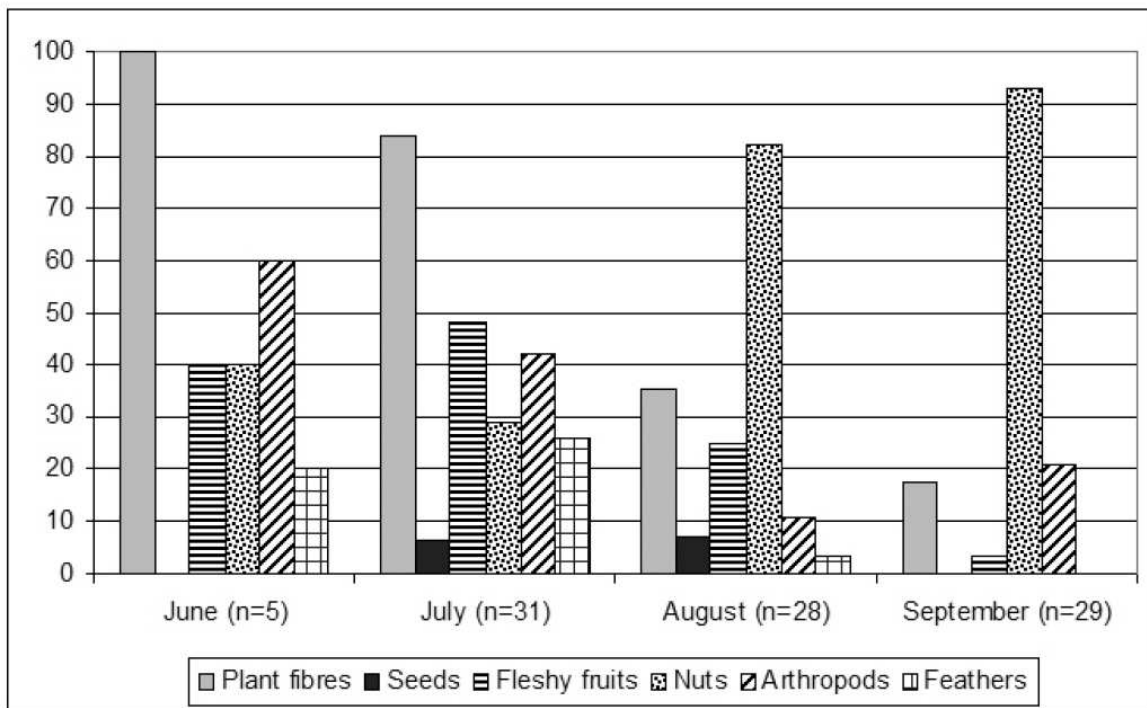


Fig. 2. – Percentage of samples of faeces (n = 93) of *G. glis* containing different types of food in successive months of the activity period.

observed among the non-juvenile edible dormice (Table I). It tended to be male biased in June and female biased in August and September. No reproduction was observed during 2005 (no litter found in nest-boxes). Average litter size over years 2006 and 2007 was 4.9 (N = 21, SD = 0.85, range = 4-6).

Diet

The results revealed a basically herbivorous diet. Samples consisted mainly of nut pulp (66 %) and plant fibres (49 %) while fleshy fruits were found in 27 % and seeds in 4 % of the total sample. Nevertheless, remains of arthropods were present in 27 % of the total sample while bird feathers were found in 11 % of the faecal samples.

There is a high proportion of samples that included plant fibres in June and July (100 % and 84 %) compared to August and September (36 % and 17 %) (Fig. 2). The proportion of samples that included fleshy fruits varied also from 48 % in July to 3 % in September, and those with nuts from 93 % in September to 29 % in July. Nut remains found in nest boxes belonged principally to hazel (*Corylus avellana*), oak (*Quercus* sp.), beech (*Fagus sylvatica*) and hornbeam (*Carpinus betulus*). As to animal remains, arthropods were found in samples during all the activity period with a peak in June (60 %) although this result must be taken with caution due to the small sample size of this month. Except for June, the proportion of samples that included arthropods varied from 42 % in July to 11 % in August. Feathers were mainly present at the beginning of the summer from 20 % in June to 26 % in July. The majority of recognizable remains of arthropods in faeces of the edible dormouse were parts of Coleoptera – they comprised 47 % of all these items.

Spatial activity

The incremental area (MCP method) analysis showed that 50 fixes were necessary to describe the home range of an edible dormouse (Fig. 3). This number of fixes was obtained for the 5 animals tested (Table III). Using all valid locations (MCP 100 %) the home range of males varied from 0.68 to 1.23 ha and female's from 0.37 to 0.71 ha. No clear differences of home range estimates were observed between males and females but small sample size hampered statistical comparison between sexes. However, we noticed a higher estimate for male B2. Except for male B4, kernel and MCP (both with 95 % of valid locations) produced comparable estimates. Kernel allowed visualization of the intensity with which each animal used its home range. Intensively used area estimates were similar for all animals (from 0.03 to 0.06 ha) except for male B2 (Table II).

Marked individuals moved on average 252 m/night (range = 60-497 m/night) (Table II) but significant differences were detected between animals (ANOVA;

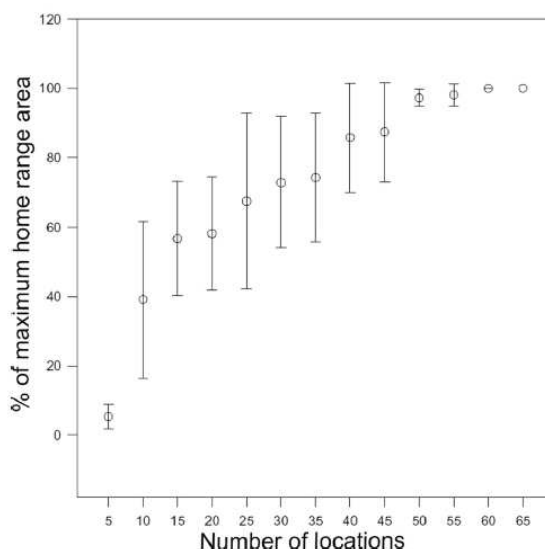


Fig. 3. – Incremental analysis of percentage maximum home range area against number of consecutive locations for convex polygons round all the locations (N = 5 animals). Bars correspond to 95 % confidence intervals.

F = 3.904, p = 0.012). No significant difference was observed between males and females (t Test; t = 0.0604, p = 0.952). The greatest mean distance travelled from the nest-site/night was 72 m/night (range = 16-140 m/night) (Table II). No difference was found between males and females (t Test; t = 0.197, p = 0.845).

DISCUSSION

Population biology of the edible dormouse

In the northern and central parts of its distribution area, the edible dormouse may generally face energetic problems that prevent yearly reproduction (Bieber 1998, Krystufek et al. 2003, Pilastro et al. 2003). It has been suggested that general reproductive failure could be associated with years of poor beech seed production (Bieber 1998). We have noticed a lack of reproduction in 2005 in Belgium. It is suspected that local failure of the beech crop was a primary factor causing the observed breeding failure, although seed production was not thoroughly monitored in this study.

The average proportion of occupied nest boxes (13.2 %) was low compared to other studies: in Slovenia (24.1 % - Krystufek et al. 2003), in Germany (25 % - Vietinghoff-Riesch 1955), in Moravia (25 % - Gaisler et al. 1977), in Lithuania (30-60 % - Juskaitis 2000) and in Sicily (34-80 % - Milazzo et al. 2002). The index of abundance varied from 1.8 to 24.7 ind. per 100NB, depending on the years. The higher adult abundance found in 2007 compared to 2006 could be due to new recruits from 2006.

The high number of juveniles in October 2006 compared to adults' can be explained by the early start of hibernation of adults, as is known to occur in other countries (Krystufek *et al.* 2003, Bieber & Ruf 2004). The estimates of adult density calculated in absolute terms (between 0.6 and 2.3 ha⁻¹) are comparable to those calculated in some places in Italy (1 ha⁻¹ - Pilastro 1990), in England (0.6-1.8 ha⁻¹ - Hoodless & Morris 1993) and in Moravia (> 1 ha⁻¹ - Gaisler *et al.* 1977) but, generally, smaller than in other studies (Slovenia - Krystufek & Zavodnik 2003, Germany - Vietinghoff-Riesch 1955, Poland - Jurczyszyn 1995 and Caucasus - Ognev 1963). However, this estimation is probably too low because only part of the dormice living in the study area can be found in nest boxes during single controls. In general terms, the length of the activity period is comparable to that from more central populations (Gaisler *et al.* 1977, Koppmann-Rumpf *et al.* 2003, Bieber 1998).

Diet of the edible dormouse

Nuts are a highly nutritious food that enables edible dormice to accumulate the body fat required to survive during the winter. Usually, nuts are found in autumn in edible dormouse diet (Gigirey & Rey 1999, Holisova 1968) but in our area last year's nuts are present in June, as is the case in the eastern edge of its range (Russia - Ivashkina pers comm).

The large amounts of arthropod remains detected in June (60 %) but also in July (40 %) and the part of samples containing feathers (from 20 to 24 %) during the same period could reflect a response to the high energy demand over the sexual activity, in view of the fact that no energy-rich plant foods are available at this time, as previously suggested by Franco (1990) and Gigirey & Rey (1999). The consumption of animal food during this period is also found in other studies (Castroviejo *et al.* 1974, Gigirey & Rey 1999, Nowakowski & Godlewska 2006) although detection of feathers is especially noticed in the north of the distribution area of the species (Adamik & Kral 2008a, 2008b, Juskaitis 2006, Koppman-Rumpf *et al.* 2003, Nowakowski & Golewska 2006). Might less favourable environmental conditions drive dormouse to have more carnivorous habits? This has already been suggested by Franco (1990) for a sub-optimal habitat consisting mainly of Norway Spruce. In the same manner, a very high proportion of fungi – as a source of proteins - is observed in dormouse diet in the eastern edge of their distribution (Russia - Ivashkina pers comm). However, a comparative study analyzing a higher sampling rate from peripheral and central populations is essential to confirm this kind of hypothesis.

Home ranges and movements of the edible dormouse

Our home range estimates for the males in Torgny are

similar to those of Jurczyszyn (2006) in Poland but smaller than the estimates in UK by Morris & Hoodless (1992). Our female home range is similar to those of Jurczyszyn (2006) in Poland and those of Morris & Hoodless (1992). It is very likely that differences in ecological parameters, such as forest structure and food resources, might account for the discrepancies observed in home range across studies. It is also likely that seasons, years of no reproduction and density of population could play a role in the space use of the species (Jurczyszyn & Zgrabczynska 2007). Individuals appeared to travel only as far as was necessary to find suitable food, as was the case in animals monitored by Morris & Hoodless (1992).

Conclusion

This study shows the first results obtained for the ecology of the edible dormouse in Belgium in the western limit of its distribution.

Differences in the ecology of the edible dormouse were expected in Belgian populations compared to more centrally populations because they are supposed to experience less favorable environmental conditions as they live in a peripheral situation. It has been shown that mean annual home range size of Tawny owl females, *Strix aluco*, was much larger in northern edge populations than reported in any other study (Sunde *et al.* 2001). In the same way, ranges of Mt. Graham red squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus*, in a peripheral population were nearly 10 times the size of red squirrels from other locations (Koprowski *et al.* 2008).

However, very small variations of dormouse ecology were found in Belgium as compared to more central populations. These differences appear mainly in a smaller number of occupied nest boxes, a smaller density and a higher proportion of birds in the diet of the species. Nevertheless, these differences are not straightforward and studies with a greater sampling effort are necessary to confirm this hypothesis. Therefore, in general, the ecology of the edible dormouse in Belgium is in accordance with features in other countries. At first sight, it seems that ecological factors on a small scale (habitat quality, food resources, nest-hole availability, etc.) explain the difference of results between studies more than easily large scale geographical position of the population (peripheral versus central distribution). However, due to the absence of beech – one of the main dormouse feeding plants – in the northern parts of the *G. glis* range, we could expect very different results in the northern part of *G. glis* distribution (Lithuania, Latvia, Belarus and Russia) in comparison to central parts of the range.

Nevertheless, edible dormouse populations in Belgium are scattered, of small density, fragmented and restricted to the southern edge of the country (Hürner H unpublished data). Moreover, recent genetic studies show a very low genetic diversity in Belgian populations (Hürner *et*

al. 2009; Hürner *et al.* in preparation). These facts tend to show that other factors than those taken into account in our study played a role in structuring ecologically and genetically peripheral populations of dormice in Belgium. Deforestation, the abandoning of fruit-tree cultivation, replacement of deciduous woodlands with coniferous ones, intensification of agriculture and habitat fragmentation are thus probably affecting *G. glis* populations in Belgium. However, there are suitable habitats for *G. glis* in the northern part of the country. In fact, the distribution of *G. glis* in Belgium is strongly related to the Belgian Lorraine region characterized by a milder climate due to its protection from the north winds by its border with the Ardennes Massif. Climate may be a factor strongly influencing dormouse distribution (Bright 1995). It has been shown that low temperatures and rain in summer reduce the activity of hazel dormouse, *Muscardinus avellanarius*, induce torpor and delay of reproduction (Bright *et al.* 1996, PW Bright unpublished data).

The study of these factors could help determine what traits are responsible for species borders at the ecological level and understand why these peripheral dormice populations are rare, isolated and genetically depauperated at the northern edge of their range.

ACKNOWLEDGEMENTS. – We thank all the persons who helped us during the field work by setting nest-boxes and radio-tracking animals. Thanks also to Ms E Tweedy who helped to improve the English of the manuscript. We are grateful to the LRBPO (Ligue Royale Belge pour la Protection des Oiseaux) for financial support in supplying 100 nest-boxes and to R Libois for financial support in radio transmitters. We kindly thank Mr B Van Doren, water and forest engineer of Virton, and all the forest guards who helped us during the field work. The study was carried out under the licence of the “Division de la Nature et des forêts – direction de la Nature”.

REFERENCES

Adamik P, Král M 2008a. Nest losses of cavity nesting birds caused by dormice (Gliridae, Rodentia). *Acta Theriol* 53: 185-192.

Adamik P, Král M 2008b. Climate and resource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds. *J Zool* 275: 209-215.

Bieber C 1998. Population dynamics, sexual activity, and reproduction failure in the fat dormouse (*Myoxus glis*). *J Zool* 244: 223-229.

Bieber C, Ruf T 2004. Seasonal timing of reproduction and hibernation in the edible dormouse (*Glis glis*). In *Life in the Cold: Evolution, Mechanisms, Adaptation, and Application*. Twelfth International Hibernation Symposium, Barnes BM, Carey HV eds, Biological Papers of the University of Alaska: 113-125.

Blundell GM, Maier JAK, Debevec EM 2001. Linear home ranges: Effects of smoothing, sample size, and autocorrelation on kernel estimates. *Ecol Monograph* 71: 469-489.

Bright PW 1995. Distribution of the dormouse *Muscardinus avellanarius* in Wales, on the edge of its range. *Mammal Rev* 25: 101-110.

Bright PW, Morris PA, Wiles N 1996. Effects of weather and season on the summer activity of dormice, *Muscardinus avellanarius*. *J Zool* 238: 521-530.

Burgess M, Morris P, Bright P 2003. Population dynamics of the edible dormouse (*Glis glis*) in England. *Acta Zool Hung* 49: 27-31.

Castroviejo J, Garzon J, Palacios F, Castroviejo S 1974. Sobre el Liron Gris (*Glis glis pyrenaicus*) en Espana. *Acta Vertebrata* 1: 121-142.

Cochran WW 1969. Wildlife telemetry. In *Wildlife Management Techniques manual*, Giles RH ed, Wildlife Society: 507-520.

Franco D 1990. Feeding habits of a dormouse population (*Myoxus glis*) of the Asiago Plateau (Venetian Prealps). *Hystrix* 2: 11-22.

Gaisler J, Holas V, Homolka M 1977. Ecology and reproduction of Gliridae (Mammalia) in northern Moravia. *Folia Zool* 26: 213-228.

Gigrey A, Rey JM 1999. Faecal analysis of the edible dormouse (*Glis glis*) in the northwest Iberian Peninsula. *Z Säugetierkunde* 64: 376-379.

Harris S, Cresswell, Forde PG, Trehwella WJ, Woollard 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 Rev* 20: 97-123.

Hoffmann AA, Blows MW 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends Ecol Evol* 9: 223-227.

Holisova V 1968. Notes on the food of dormice (Gliridae). *Zool Listy* 17: 109-114.

Hoodless A, Morris PA 1993. An estimate of population density of the fat dormouse (*Glis glis*). *J Zool* 230: 340.

Hooge PN, Eichenlaub B 2000. Animal movement extension to arcview ver. 2.0. Geological survey, Anchorage, AK, USA, Alaska Science Center - Biological Science Office US.

Hürner H, Krystufek B, Sarà M, Ribas A, Ruch T, Sommer R, Ivashkina V, Michaux J 2009. Mitochondrial phylogeography of the edible dormouse (*Glis glis*) in the Western Palaearctic region, *J Mammal* (In press).

Hürner H, Fontaine M, Krystufek B, Sarà M, Ribas A, Ruch T, Ivashkina V, Michaux J. Microsatellites data help to resolve phylogeographic patterns of edible dormouse (*Glis glis*) (In preparation).

Jurczyszyn M 1995. Population density of *Myoxus glis* (L) in some forest biotops. *Hystrix* 6: 265-271.

Jurczyszyn M 2006. The use of space by translocated edible dormice, *Glis glis* (L), at the site of their original capture and the site of their release: radio-tracking method applied in a reintroduction experiment. *Pol J Ecol* 54: 345-350.

Jurczyszyn M, Zgrabczynska E 2007. Influence of population density and reproduction on space use and spatial relations in the edible dormouse. *Acta Theriol* 52(2): 181-188.

Juskaitis R 2000. Abundance dynamics of common dormouse (*Muscardinus avellanarius*), fat dormouse (*Glis glis*) and yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) derived from nestbox occupation. *Folia Theriol Est* 5: 42-50.

Juskaitis R 2006. Nestbox grids in population studies of the common dormouse (*Muscardinus avellanarius* L): methodological aspects. *Pol J Ecol* 54: 351-358.

- Koppmann-Rumpf B, Heberer B, Schmidt H-H 2003. Long term study of the reaction of the edible dormouse *Glis glis* (Rodentia: Gliridae) to climatic changes and its interactions with hole-breeding passerines. *Acta Zool Hung* 49: 69-76.
- Koprowsky JL, King SRB, Merrick MJ 2008. Expanded home ranges in a peripheral population: space use by endangered Mt. Graham red squirrels. *Endanger Species Res* 4: 227-232.
- Krystufek B 1999. *Glis glis* (Linnaeus, 1766). In *The Atlas of European mammals*, Mitchell-Jones AJ *et al* eds, Poyser Natural history: 294-295.
- Krystufek B, Zavodnik M 2003. Autumn population density of the edible dormouse (*Glis glis*) in the mixed montane forest of central Slovenia over 33 years. *Acta Zool Hung* 49: 99-108.
- Krystufek B, Hudoklin A, Pavlin D 2003. Population biology of the edible dormouse *Glis glis* in a mixed montane forest in central Slovenia over three years. *Acta Zool Hung* 49: 85-97.
- Lesica P, Allendorf FW 1995. When are peripheral populations valuable for conservation? *Conserv Biol* 9: 753-760.
- Milazzo A, Falletta W, Sarà M 2003. Habitat selection of fat dormouse (*Glis glis italicus*) in deciduous woodlands of Sicily. *Acta Zool Hung*. 49: 117-124.
- Mohr CO 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *Am Mid N* 37: 223-249.
- Morris PA, Hoodless A 1992. Movements and hibernaculum site in the fat dormouse (*Glis glis*). *J Zool* 118: 685-687.
- Nowakowski WK, Godlewska M 2006. The importance of animal food for *Dryomys nitedula* and *Glis glis* (L) in Bialowieza forest (East Poland): analysis of faeces. *Pol J Ecol* 54: 359-367.
- Ognev SI 1963. *Mammals of the USSR and adjacent regions*. Rodents Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 741 p.
- Pilastro A 1990. Studio di una popolazione di ghiro (*Glis glis* Linnaeus) in un ambiente forestale dei Colli Berici. *Lavori Soc Ven Se Nat* 15: 145-155.
- Pilastro A, Tavecchia G, Marin G 2003. Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. *Ecology* 84: 1784-1792.
- Seaman DE, Millsaugh JJ, Kernohan BJ, Brundige GC, Raedeke KJ, Gitzen RA 1999. Effects of sample size on kernel home range estimates. *J Wildl Manage* 63: 739-747.
- Sunde P, Overskaug K, Bolstad JP, Oien IJ 2001. Living at the limit: ecology and behavior of tawny owls *Strix aluco* in a northern edge population in central Norway. *Ardea* 89: 495-507.
- Vietinghoff-Riesch A 1955. Neue Untersuchungen über die Biologie des Siebenschläfers, *Glis glis* (Linne, 1758), aufgrund von Freilandmarkierung im Deister, Niedersachsen, und Beobachtungen im Tierhaus in Hannoversch-Münden. *Säugetierkd Mitt* 3: 113-121.

Received March 10, 2009

Accepted June 5, 2009

Associate Editor: E Magnanou

Chapitre II :
HISTOIRE ÉVOLUTIVE DU LOIR GRIS

Article 4 : Phylogéographie du Loir gris en région paléarctique

Hürner H, Krystufek B, Sarà M, Ribas A, Ruch T, Sommer R, Ivashkina V & Michaux J (2010) Mitochondrial phylogeography of the edible dormouse (*Glis glis*) in the Western Palearctic region. *Journal of mammalogy*, 91(1), 233-242.

Synthèse :

Présentation de l'article :

La rareté d'une espèce au Nord de son aire de répartition peut également être due à des facteurs historiques tels que les glaciations du quaternaire. Si le loir gris s'est réfugié dans le sud de l'Europe pendant les maximums glaciaires et qu'il est remonté progressivement vers le Nord pendant les phases de réchauffement comme l'a fait la plupart de la faune européenne, un gradient latitudinale de diversité génétique peut être mis en évidence et expliquer partiellement une plus faible diversité génétique en front de recolonisation. Or, une faible diversité génétique implique souvent une moins bonne faculté d'adaptation face à des facteurs stochastiques et déterministes. Ceci peut impliquer une mauvaise santé génétique et favoriser une rareté de l'espèce.

Pour explorer cette hypothèse, nous avons donc réalisé une étude sur la phylogéographie du loir gris dans le but de comprendre son patron de distribution actuel, ce qui n'avait jamais été fait alors.

Conclusions :

Les résultats révèlent que les populations de loir gris sont majoritairement séparées en trois groupes génétiquement différenciés ne se recouvrant pas géographiquement : une lignée Sicilienne, une lignée Sud-Italie et une troisième grande lignée regroupant le centre et le Nord de l'Italie ainsi que le reste des populations européennes.

Les données paléontologiques indiquent que le Sud de l'Italie, les Balkans et la péninsule ibérique ont pu jouer le rôle de refuges glaciaires pendant le dernier maximum glaciaire. Cependant, la faible diversité génétique trouvée dans les trois refuges méditerranéens ne permet toutefois pas l'identification d'un refuge glaciaire en particulier sur base génétique.

L'analyse en réseaux et les indices de détection de population en expansion indiquent un signal d'expansion pour la grande lignée européenne. Vu la grande homogénéité de la

lignée européenne, il est plus que probable que la recolonisation post-glaciaire se soit effectuée à partir d'un seul refuge.

Une grande homogénéité génétique a été observée dans la lignée européenne. Différentes hypothèses liées à des contraintes écologiques ont été proposées pour expliquer ce patron comme par exemple une expansion particulièrement rapide ou une sélection du gène mitochondrial.

Mitochondrial phylogeography of the edible dormouse (*Glis glis*) in the western Palearctic region

HELENE HÜRNER, BORIS KRÝSTUFEK, MAURIZIO SARÀ, ALEXIS RIBAS, TANJA RUCH, ROBERT SOMMER, VICTORIA IVASHKINA, AND JOHAN R. MICHAUX*

Génétique des Micro-organismes, Institut de Botanique, Boulevard du Rectorat, 27, 4000 Liège, Belgium (HH, JRM)

University of Primorska, Science and Research Centre of Koper, Garibaldijeva 1, 6000 Koper, Slovenia (BK)

Dipartimento Biologia Animale, Via Archirafi, 18-90123 Palermo, Italy (MS)

Museu de Granollers–Ciències Naturals C/Francesc Macià, 51 08402 Granollers, Spain (AR)

INRA, UMR CBGP (INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Campus International de Baillarguet, CS 30016, F-34988

Montferrier-sur-Lez Cedex, France (AR, JRM)

Ecological Research Centre, Georg-Flemmig-Strasse 5, D-36381 Schlüchtern, Germany (TR)

Institute for Cell Biology and Neuroscience, Johann Wolfgang-Goethe Universität Frankfurt am Main, AK NCR,

Siesmayerstrasse 70, D-60054 Frankfurt am Main, Germany (TR)

Ecology Centre, University of Kiel, Olshausenstrasse 40, 24098 Kiel, Germany (RS)

445362 Zhiguli State Nature Reserve, Bakhilova Polyana Village, Samara Region, Russia (VI)

* Correspondent: johan.michaux@ulg.ac.be

This study describes in detail the phylogeographic pattern of the edible dormouse (*Glis glis*) a European rodent with pronounced hibernating behavior. We used sequences of 831 base pairs of the mitochondrial DNA cytochrome-*b* gene from 130 edible dormice collected at 43 localities throughout its distribution. Our results reveal presence of 3 main haplogroups: Sicilian, South Italian (restricted to the Calabrian region), and European (a widespread lineage corresponding to all remaining western, central, and eastern European populations). Examination of paleontological data confirms refugial regions for *G. glis* in the 3 Mediterranean peninsulas, although overall low genetic diversity is found. The low diversity of the European lineage is probably the result of a recent expansion (dated around 2,000 years ago) from a single refugium. Other factors, such as the ecological constraints on the species, may have caused genetic bottlenecks that reinforced the low genetic variability of *G. glis*. This work could have important implications for strategies to conserve the edible dormouse by defining important areas for their conservation. DOI: 10.1644/08-MAMM-A-392R1.1.

Key words: dormouse, Europe, glacial refugia, *Glis glis*, mitochondrial DNA, phylogeography, postglacial colonization

© 2010 American Society of Mammalogists

Quaternary climatic oscillations have played a major role in shaping the present geographical distribution of species, including their genetic structure and diversity (Avice 1994). This has resulted in the extinction of northern populations of many species during ice ages, followed by subsequent northward expansions from refugia during interglacial periods (Hewitt 1996, 1999, 2000; Taberlet et al. 1998). Refugia for European small mammals were located mainly in the Mediterranean, the Urals, and the Caucasus–Carpathian region (Hewitt 1996; Jaarola and Searle 2002; Taberlet et al. 1998), with additional refugia in central Europe (Bilton et al. 1998; Brunhoff et al. 2003). Avice (1994) and Hewitt (1996) postulated that rapid expansion from refugial populations involved periodic bottlenecking with progressive loss of allelic diversity. This would result in lower genetic diversity in

populations present in the more recently colonized places. In contrast, it is expected that populations that remain in the Mediterranean refugia would be affected less by climatic changes and more diverse genetically. Moreover, the isolation of populations of many species in separate southern regions during ice ages could have resulted in allopatric differentiation into several genetic groups that recolonized the western Palearctic region at the end of the last ice age 11,600 years ago. This model has been used extensively to interpret the history of various organisms during the Pleistocene glaciations. There are several large-scale phylogeographical studies

associated with the refugium theory in rodents of the Northern Hemisphere, including the field vole (*Microtus agrestis*—Jaarola and Searle 2002), the common vole (*Microtus arvalis*—Haynes et al. 2003), the root vole (*Microtus oeconomus*—Brunhoff et al. 2003), the bank vole (*Myodes glareolus*—Deffontaine et al. 2005), and the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*—Michaux et al. 2003).

Although glirids (dormice) represent 1 of the oldest rodent families (Daams and De Bruijn 1994) and were once widespread and diverse, they currently have a relatively limited distribution. Nine extant genera comprise the family. One species of dormouse (*Glirulus japonicus*) occurs in Japan, and several species of *Graphiurus* inhabit large areas of Africa; otherwise, dormice are essentially a Palearctic group (P. Morris, pers. comm.). In recent times natural scarcity has been exacerbated by anthropogenic environmental damage, and several species are now regarded as rare or endangered. Many dormouse species are profound hibernators. Their sensitivity to both climate and other environmental factors means that dormice are important bioindicators of environmental change (P. Morris, Ascot, United Kingdom, pers. comm.).

Despite their importance as potential bioindicators, glirids have been the focus of few phylogeographic studies to date. The impact of glacial cycles on rodent species and the ability of certain temperate species to persist in portions of their current range during cold periods depend on their physiological tolerance to climate change (Hewitt 2004). Obligatory thermophilous species are more affected by cold phases than are cold-tolerant organisms, thus the evolutionary history of glirids may show significant differences compared to other species.

The aim of this study is to infer the phylogeography of the edible dormouse (*Glis glis* Linnaeus, 1766). The distribution of this hibernating mammal coincides mainly with the deciduous forests of Europe and adjacent regions of the Near East. It occurs from France and the Spanish Pyrenees to the Volga River, northern Iran, and Latvia (Krystufek 1999). It is present on the islands of Sardinia, Corsica, Sicily, Crete, and Corfu, but also on small islands in the Thyrrenian (Elba, Asinara, and Salina), Adriatic, and Aegean seas (Sarà 1998). *G. glis* is rare over much of its geographic range, particularly in the north (Krystufek 1999). This study was conducted to investigate the following questions: Does the phylogeographical structure of *G. glis* match that of other European rodents? Is phylogeographical structure of *G. glis* in agreement with a late glacial or postglacial model of expansion and, if so, where were the glacial refugia?

MATERIALS AND METHODS

Samples and laboratory procedures.—A total of 130 *G. glis* taken from 43 localities (1–9 samples per population) from throughout its geographical range was analyzed (Fig. 1; Appendix I). These specimens were obtained from collaborators, museums, and our own fieldwork. All samples used in the present study were skin samples stored in ethanol, except for the Hungarian samples, which were dried hairs. Genomic

DNA was extracted using the DNeasy Tissue kit (Qiagen Inc., Valencia, California) following the manufacturer's instructions. The mitochondrial cytochrome-*b* (*Cytb*) gene was amplified using specific primers designed for *G. glis*: FGLIS1 (5'-CAGCTTGATGAAACTTTGG-3') and RGLIS1 (5'-CCAATTCATGTGAGGGTG-3'). Amplifications were carried out following the protocol of Michaux et al. (2003) and performed in a Labover PTC100 thermal cycler (MJ Research, Watertown, Massachusetts) employing 39 cycles (30 s at 94°C, 1 min at 52°C, and 2 min at 68°C) with a final extension cycle of 10 min at 68°C. All the sequencing procedures were performed by Macrogen Inc. (Seoul, Korea). Sequences were aligned using ClustalW algorithm in BioEdit 7.0.5.2 (Hall 1999).

Data analysis.—Phylogenetic reconstructions were performed to detect the relative positions of the observed lineages using the maximum-likelihood algorithm (Felsenstein 1981) implemented in the PHYLIP program (Guidon and Gascuel 2003). We used MODELTEST version 3.0 (Posada and Crandall 1998) to determine the most suitable model of DNA substitution for the *Cytb* data set. The robustness of phylogenetic trees was assessed by bootstrap resampling (Felsenstein 1985). A Bayesian phylogeny reconstruction approach (Yang and Rannala 1997) also was used, as implemented in MRBAYES 2.01 (Huelsenbeck et al. 2001). Metropolis-coupled Markov chain Monte Carlo sampling was performed with 5 chains run for 1 million iterations, using default model parameters as starting values. Bayesian posterior probabilities were taken from the 50% majority rule consensus of trees sampled every 100 generations, discarding the trees obtained before the chains became stationary.

Haplotype networks can portray more effectively relationships among sequences for populations with low sequence diversity (Crandall and Templeton 1993), so a minimum spanning network was constructed using the MINSNET algorithm available in the Arlequin 2.0 program (Schneider et al. 2000). Haplotype diversity (*h*), nucleotide diversity (π —Nei 1987), and their standard deviations (Tajima 1993) were estimated using DnaSP 4.0 program (Rozas et al. 2003). The genetic structure of populations was examined using an analysis of molecular variance (AMOVA) performed in Arlequin. The AMOVA was conducted at 3 hierarchical levels of population subdivisions: among genetic groups (corresponding to the observed lineages), among populations within each genetic group (24 populations were defined according to geographical data), and within each population. The significance of these parameters was estimated by 10,000 permutations of the distance matrix.

Demographic histories of different haplogroups of *G. glis* were inferred 1st by a pairwise mismatch distribution analysis between individuals (Rogers and Harpending 1992) computed under a population growth-decline model in DnaSP 4.0 (initial $\theta = 2$, final $\theta = 200$, $\tau = 3$). Multimodal distributions are consistent with demographic stability, whereas sudden expansion would generate a unimodal pattern (Slatkin and Hudson 1991). The timing of demographic expansion can be estimated

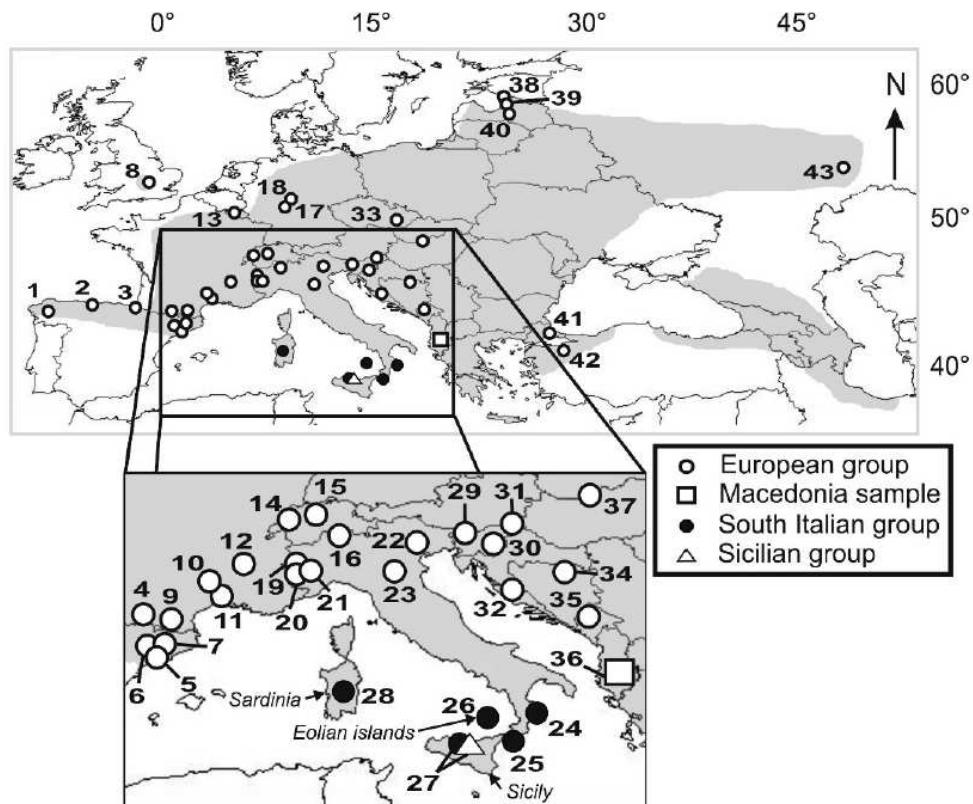


FIG. 1.—Geographical distribution of samples of edible dormouse (*Glis glis*) examined in this study. Symbols indicate the 4 genetic haplogroups identified in the analysis of mitochondrial cytochrome-*b* sequences. The shaded region indicates the known distribution of *G. glis* (Krystufek 1999; Morris 2004).

by the mode of mismatch distribution (τ) expressed as $\tau = 2\mu t$, where t is the expansion time in number of generations and μ is the mutation rate for the entire sequence (Rogers 1995). Population history also was inferred by testing departure from neutrality using R_2 (Ramos-Onsins and Rozas 2002) in DnaSP and Fu's F_S statistic (Fu 1997) in Arlequin. Both R_2 and F_S are powerful tests used to detect population expansion under assumptions of neutrality (Fu 1997; Ramos-Onsins and Rozas 2002).

We used the McDonald–Kreitman test (McDonald and Kreitman 1991) in DnaSP to explore if natural selection acted on our *Cytb* data set. We used a Fisher's exact test to determine whether the ratio of synonymous to nonsynonymous substitutions differs between 2 categories: polymorphisms that are variable within *G. glis* and the hazel dormouse (*Muscardinus avellanarius*), and polymorphisms that distinguish these 2 species (i.e., fixed differences).

Relative-rate tests and an approximate time of divergence between the observed mitochondrial DNA (mtDNA) lineages were calculated as explained in Michaux et al. (2003). The calibration point was derived from paleontological data reported by Montgelard et al. (2003), in which the divergence time between *Eliomys quercinus* and *E. melanurus* was estimated at approximately 7 ± 0.9 million years ago (mya).

RESULTS

Phylogenetic and phylogeographic analysis.—Sixteen haplotypes were identified among the 130 specimens of *G. glis* examined. All sequences have been deposited in GenBank (accession numbers FM160651–FM160665, FM160733, and FM160734). The complete data matrix consisted of these 16 haplotypes plus sequences from 3 specimens of *E. quercinus*, 2 of *E. melanurus*, and 1 specimen of *M. avellanarius* as outgroups. Outgroups were chosen on the basis of a molecular phylogenetic study of the Gliridae (Montgelard et al. 2003). The matrix included 831 base pairs for each specimen, of which 72 sites were variable and 19 were informative for parsimony. The average transition–transversion ratio was 3.9, and nucleotide frequencies were 31.9%, 27.1%, 28.4%, and 12.6% for T, C, A, and G, respectively. Maximum-likelihood analyses were performed using the GTR + Gamma model suggested for the data by the Akaike information criterion in MODELTEST, with the proportion of invariable sites equal to 5.3719 and the gamma distribution shape parameter equal to 0.3470.

The maximum-likelihood phylogenetic tree (Fig. 2) and Bayesian tree (not illustrated) showed identical topologies. The 16 haplotypes of *G. glis* fell into 3 major lineages: the 1st comprising some individuals from Sicily (lineage 1; maximum-likelihood bootstrap support = 100%; Bayesian posterior probability = 0.99), the 2nd corresponding to populations from

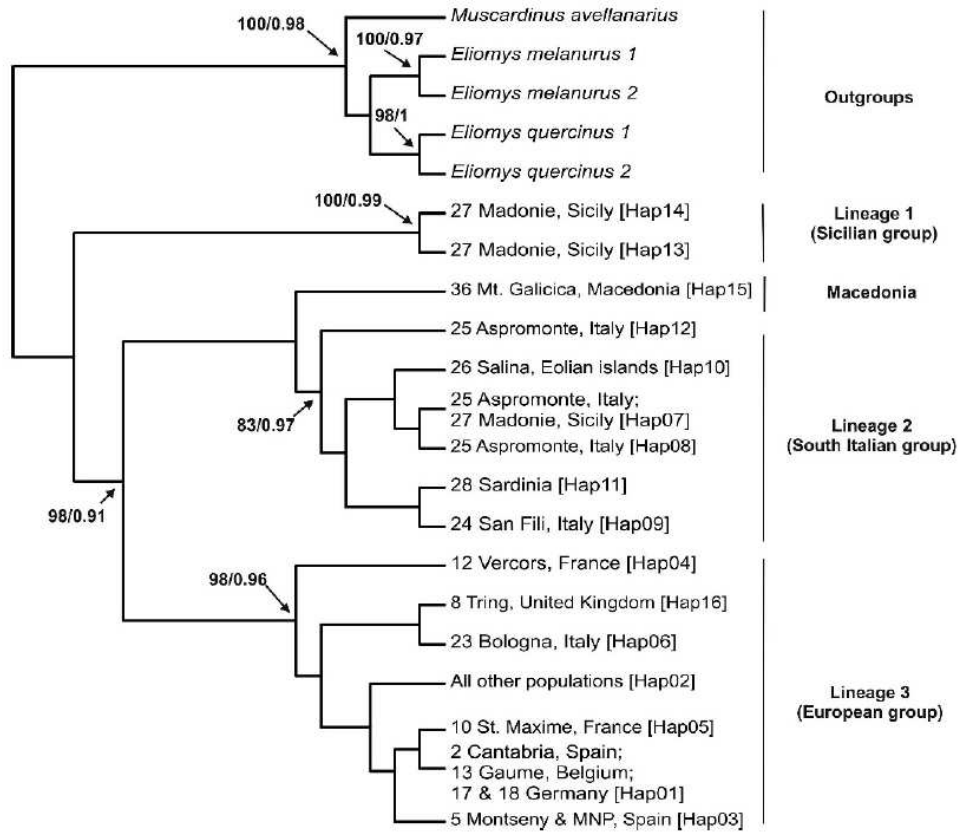


FIG. 2.—Maximum-likelihood tree for the 16 haplotypes identified in edible dormouse (*Glis glis*). Locality numbers (from Fig. 1 and Appendix I) are indicated before locality names, and haplotype designations (Appendix I) are indicated in brackets following locality names. Numbers at nodes indicate maximum-likelihood bootstrap values followed by Bayesian posterior probability values greater than 50% or 0.5, respectively.

southern Italy, including a few Sicilian specimens (lineage 2; maximum-likelihood bootstrap support = 83%; Bayesian posterior probability = 0.97), and the 3rd comprising populations from northern Italy and western, central, and eastern Europe (lineage 3; maximum-likelihood bootstrap support = 98%; Bayesian posterior probability = 0.96). The Macedonian specimen is separated from lineage 3, but with low support (maximum-likelihood bootstrap support = 48%; Bayesian posterior probability = 0.45). The genetic divergence among these 3 lineages is low, varying from 0.5% to 1.5% Kimura 2-parameter distance (Kimura 1980).

The minimum spanning network (Fig. 3) also showed these 3 main haplogroups, with the Macedonian specimen again separated from them. A minimum of 8 mutational steps is found between each of the 3 major groups. The South Italian group and the Sicilian group are highly differentiated (28 mutational steps; Fig. 3), and the European group shows a starlike topology (Fig. 3), characteristic of recently expanding groups (Avice 2000).

Analysis of genetic diversity and differentiation.—To assess whether genetic diversity was higher within putative glacial refugia, the European group (lineage 3) was divided into 4 subgroups (Table 1): the 1st corresponding to the Iberian and southern France populations (sublineage 3.1), the 2nd to the

Balkan populations (sublineage 3.2), the 3rd to northern Italy (sublineage 3.3), and the 4th to all other European populations (sublineage 3.4). All lineages and sublineages showed low nucleotide diversity (π between 0.0005 and 0.003). Animals from southern Italy (lineage 2) showed the highest level of genetic diversity ($\pi = 0.003$), and the AMOVA showed that most of the mtDNA variation (95.3%) was between, rather than within, the 3 main lineages (Table 1).

Analysis of demographic history and influence of selection.—The mismatch distribution showed no significant signature of population expansion or stability for the 3 major lineages. However, tests of neutrality were significant for the European group ($F_S = -6.83$, $P = 0.003$; $R_2 = 0.017$, $P = 0.000$), a strong indication of population expansion also indicated by the minimum spanning network. Tests of neutrality for the South Italian group were not significant ($F_S = -1.54$, $P = 0.09$; $R_2 = 0.113$, $P = 0.05$), suggesting demographic stability of this population. The time expansion for the European group was estimated at approximately 2,000 years ago. The McDonald-Kreitman test showed no significant evidence of selection on the *Cytb* gene of *G. glis*.

Divergence time.—The relative rate tests indicate no significant rate heterogeneity for both synonymous and nonsynonymous substitutions in the *Cytb* gene between the

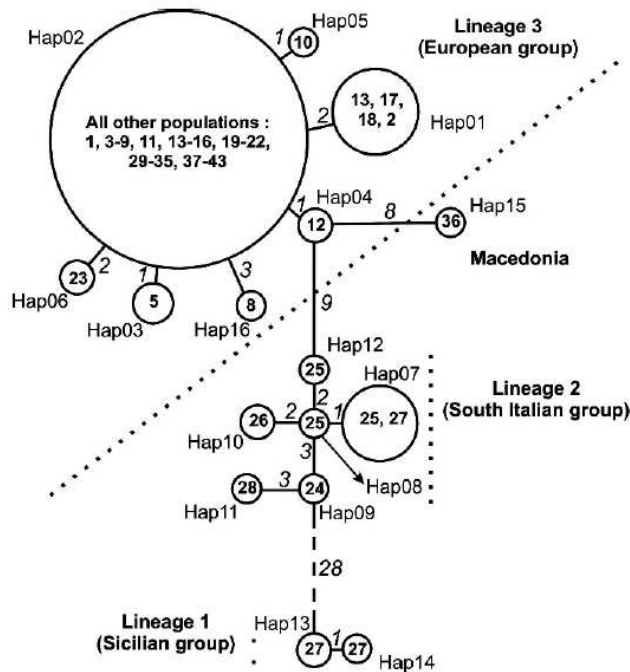


FIG. 3.—A minimum spanning network constructed using the 16 mitochondrial cytochrome-*b* haplotypes identified in edible dormouse (*Glis glis*). Haplotype designations (Appendix I) are indicated next to each circle. Locality numbers (see Fig. 1) for specimens possessing each haplotype are indicated inside the circles. Size of circles is proportional to number of individuals possessing that haplotype (smallest circle, $n = 1$; largest circle, $n = 95$). Length of lines between circles is roughly proportional to estimated number of mutational steps between the haplotypes (actual estimated number of steps indicated on the lines). Four of 7 specimens with the hap07 were from locality 27 and 3 were from locality 25 (see Fig. 1).

lineages of *E. quercinus*. The mean Kimura 2-parameter distance between *E. quercinus* and *E. melanurus*, which according to fossil evidence diverged 7 mya (Montgelard et al. 2003), is 7.2%. This value corresponds to a rate of 1% Kimura 2-parameter distance per million years. When this rate is applied to the major divergences within *G. glis* (taking into account the correction for ancestral mtDNA polymorphism), separation between the European and South Italian groups is

estimated to have occurred 0.48 mya, and separation between the South Italian and Sicilian groups is estimated at 0.97 mya.

DISCUSSION

Genetic structure of *G. glis*.—In contrast to the other studies of European rodents, which reported high levels of genetic divergence (Brunhoff et al. 2003; Cosson et al. 2005; Deffontaine et al. 2005, 2009; Dubey et al. 2007; Fink et al. 2004; Jaarola and Searle 2002, 2004; Kotlik et al. 2006; Michaux et al. 2003, 2005; Neumann et al. 2005), our results show very low genetic variability in *G. glis*. The evolutionary trees and haplotype network divide *G. glis* into 3 well-supported genetic lineages that have nonoverlapping geographical distributions (with the exception of Sicilian animals occurring in 2 different haplogroups). The European lineage is widespread from northern Spain, northern Italy, and Turkey in the south, to Latvia in the north, and to the Volga River (Russia) in the east. The South Italian group is limited to central and southern Calabria, the Eolian islands, Sardinia, and Sicily. The 3rd lineage corresponds to 3 individuals from Sicily.

Glacial refugia.—The South Italian group of *G. glis* shows higher nucleotide and haplotype diversity compared to populations in northern Italy, Iberia, the Balkans, and other European populations. Because fossil remains of *G. glis* have been reported from Calabria (Italy) during the late glacial periods (12,100 years ago—Fiore et al. 2004), it seems likely that this region played a role as a glacial refugium for this species. This refuge located close to the Mediterranean Sea is in agreement with the pattern of refugia that has been reported previously for other rodent species (Deffontaine et al. 2005; Haynes et al. 2003; Jaarola and Searle 2002; Michaux et al. 2003, 2005).

The Iberian and Balkans populations of *G. glis* are characterized by especially low genetic diversity, despite these 2 regions possibly having served as refugia during the culmination of the last glacial maximum (Sommer and Nadachowski 2006). It is possible that a genetic bottleneck occurred in *G. glis* during this period in the Iberian Peninsula (and perhaps the Balkans), which is thought to have occurred in *A. sylvaticus* (Michaux et al. 2003). Genetic bottlenecks

TABLE 1.—Genetic variability observed within the main genetic groups of edible dormouse (*Glis glis*).

| Lineages and their subgroups | <i>n</i> | No. haplotypes | Nucleotide diversity ($\pi \pm SD$) | Haplotype diversity ($h \pm SD$) |
|--|----------|----------------|---------------------------------------|------------------------------------|
| Sicilian group (lineage 1) | 3 | 2 | 0.001 \pm 0.001 | 0.67 \pm 0.31 |
| South Italian group (lineage 2) | 13 | 6 | 0.003 \pm 0.002 | 0.72 \pm 0.13 |
| European group (lineage 3) | 113 | 7 | 0.001 \pm 0.0006 | 0.29 \pm 0.05 |
| European sublineage 3.1 (southern France, Spain) | 29 | 4 | 0.0005 \pm 0.0005 | 0.31 \pm 0.11 |
| European sublineage 3.2 (Slovenia, Croatia, Turkey, Bosnia and Herzegovina, Macedonia, Montenegro) | 27 | 2 | 0.001 \pm 0.0009 | 0.07 \pm 0.07 |
| European sublineage 3.3 (northern Italy: Torino-Viu, Druento, Asti, Bologna, Asiago) | 12 | 2 | 0.001 \pm 0.0008 | 0.30 \pm 0.15 |
| European sublineage 3.4 (remainder of European group) | 45 | 4 | 0.001 \pm 0.0008 | 0.40 \pm 0.08 |

could have been associated with increased aridity during cold periods (Tzedakis 1994), which probably influenced the distribution of suitable habitat (woodlands) for *G. glis*, leading to fragmentation of populations. However, it also is possible that sampling bias in this study could have artificially depressed measures of genetic diversity in the Balkans. Most of our samples come from the northern Balkans (e.g., Croatia and Slovenia), but the southern Balkans (e.g., Greece) could actually be an undetected refugium with levels of genetic divergence and diversity as high as in southern Italy. This hypothesis is supported by evidence from the single individual from Macedonia, which is similarly divergent from both the European and the Italian clades. Additional sampling from the southern Balkans could reveal greater diversity and thus evidence for possible glacial refugia in this region.

The Italian and Sicilian populations of G. glis.—Our study showed slightly higher genetic diversity in populations of *G. glis* from the Italian peninsula, where populations from northern Italy are separated from the South Italian group (Fig. 1), and divergence seems to appear between central Calabria (locality 24) and southern Calabria (locality 25; Fig. 3). These results suggest possible refugia within refugia in Italy, and several studies (Canestrelli et al. 2006, 2007; Podnar et al. 2005; Santucci et al. 1996; Ursenbacher et al. 2006) have shed light on possible multiple glacial refugia in the Italian peninsula. One example involves the beech tree (*Fagus sylvatica*—Magri et al. 2006), which is a dominant species in several dormouse habitats and particularly important to *G. glis*. Paleogeographic studies suggest the separation of central and southern Calabria from the rest of Italy in the past (reviewed by Santucci et al. 1996). However, in our case, the hypothesis of refugia within refugia would need to be confirmed by better sampling in the Calabria region.

Sicilian populations of *G. glis* with haplotypes hap13 and hap14 show evidence of isolation from Italian mainland populations in the past (Fig. 2). The same was observed in the nematode *Heligmosomoides polygyrus* (Nieberding et al. 2005) and the woodmouse *A. sylvaticus* (Michaux et al. 2003). Our results showed 2 genetic lineages of *G. glis* in Sicily (1 from lineage 1 and 1 from lineage 2; Fig. 3), a pattern also observed in the green toad (*Bufo viridis*—Stöck et al. 2008). Because the 2 Sicilian lineages of *G. glis* are not sister groups (Fig. 2), the simplest hypothesis to explain their presence in Sicily would be to postulate an ancient ancestral population of *G. glis* (lineage 1, hap13 and hap14) isolated in Sicily, followed by more recent colonization by a mainland population (lineage 2, hap07). A similar hypothesis has been proposed for *A. sylvaticus* (Michaux et al. 2003) and *H. polygyrus* (Nieberding et al. 2005). The isolation of insular populations of *A. sylvaticus* and *H. polygyrus* appears to have occurred during the same period, around 1 mya (Nieberding et al. 2005). Similar estimations of isolation also were proposed for the green toad (Stöck et al. 2008), except that for this species, the ancestors probably originated in North Africa. Initial isolation of these animal lineages in Sicily could have been caused by geological phenomena, such as sea level

changes, that occurred in the early part of the middle Pleistocene. More recent human traffic between mainland Italy and Sicily could have facilitated introduction into Sicily of hap07, which is shared with Calabrian animals from Aspromonte (locality 27; Fig. 1). During the Neolithic, transportation of chert and obsidian across the Tyrrhenian Sea may have given dormice the opportunity to spread into the islands (Carpaneto and Cristaldi 1995). This hypothesis is supported by presence of mandibles of *G. glis* at a Neolithic site in Sicily (Sarà 2000), and a similar hypothesis of a recent invasion of Sicily by animals from the mainland was proposed for the green toad by Stöck et al. (2008).

Presence of an ancient lineage of *G. glis* in Sicily is not supported by available paleontological evidence (Petrucci 2000), but better paleontological (and genetic) sampling from the islands in this region should improve understanding of the phylogeographic history of the dormouse in this region. Regardless, our results indicate that the Calabria region of southern Italy and Sicily could be ‘hot spots’ of intraspecific biodiversity for *G. glis*. These regions would thus deserve attention when selecting Evolutionary Significant Units (Moritz 1994) for conservation of this species.

Postglacial expansion.—Expansion from a single refugium is the best explanation for the observed pattern of widespread genetic homogeneity in *G. glis* in Europe (Table 1). This scenario is supported by the starlike topology of the European lineage (Figs. 2 and 3) and by Fu’s F_S and R_2 neutrality tests. Paleontological evidence attests to presence of *G. glis* in the 3 Mediterranean peninsulas (Iberia, the Balkans, and southern Italy) at the appropriate time in the past. The high endemism of the South Italian group suggests that it did not contribute to the European postglacial recolonization. Instead, it appears that recolonization of Europe by *G. glis* came from populations in northern Italy, Iberia, or the Balkans. Nothing more precise can be concluded from our results.

Genetic homogeneity in G. glis in Europe.—In contrast to other phylogeographic studies of rodents, our results show widespread genetic homogeneity in the European lineage of *G. glis*. Low genetic diversity and absence of genetic structure in European populations of *G. glis* could be explained by serial bottlenecks and progressive loss of allelic diversity during a rapid range expansion (Avise 2000; Hewitt 1999). However, our dating of this expansion, estimated here at 2,000 years ago, is inconsistent with paleontological data, which show presence of *G. glis* in central Europe as much as 10,000 years ago (Boessneck 1978; Storch 1987). Nonetheless, dates based on rates of genetic divergence are subject to much variation and should be interpreted with caution (Ho et al. 2005). Recent and rapid expansion of *G. glis* into Europe may have been linked with the rapid spread of oak forests (approximately 380 m per year) into northern Europe during the Holocene (Kremer et al. 2002). It also is possible that humans contributed to the rapid spread of *G. glis* across Europe. Edible dormice were a delicacy for ancient Romans, and the Roman habit of introducing both domestic and wild animals throughout the empire is well documented (Carpaneto and Cristaldi 1995).

Ancestral populations of *G. glis* may have experienced a mitochondrial selective sweep leading to the invasion of northern Europe by animals more resistant to cold (Avice 2000; Maynard-Smith and Haigh 1974; Powers et al. 1991; Ruiz-Pesini et al. 2004). However, the McDonald–Kreitman test showed no evidence of selection on the present *Cytb* gene of *G. glis*. It is possible that selection acted on another gene or genes more directly linked to hibernation or cold resistance, as was observed in *Ochotona* (Yang et al. 2008). If so, this selection could have led to a European postglacial expansion from only a small number of cold-resistant animals, thereby resulting in the observed mitochondrial homogeneity.

The extremely low genetic diversity in *G. glis* suggests that this species may be vulnerable to rapid climatic shifts, as is thought to be the case for many other endangered species, such as mustelids (Michaux et al. 2004), the Tasmanian devil (*Sarcophilus harrisi*—Jones et al. 2004), and the cheetah (*Acinonyx jubatus*—O'Brien et al. 1986). Future work examining other glirids for concordant patterns may reveal a link between hibernation behavior and population structure in this family, and these studies should have important implications for conservation of *G. glis* and other potentially threatened glirid species. However, before reliable conservation-related conclusions can be drawn from this study, more intensive sampling of *G. glis* in Italy and examination of additional genetic markers, such as microsatellites (currently being examined in our laboratory), must be undertaken.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank those who provided tissue samples: P. Adamik, G. Aloise, A. Arrizabalaga, S. Bertolino, C. Gauberville, K. Hecker, I. Ivashkina, B. Krystufek, R. Libois, P. Morris, A. Ribas, T. Ruch, M. Sarà, and P. Vogel. We thank Prof. I. Horacek, Dr. J.-D. Vigne, and Dr. C. Callou for their great help and comments on the manuscript. We also are grateful to Montseny and Montnegre Natural Park (Spain) for financial support, and to the vertebrate scientific collection of Estación Biológica de Doñana, which provided some of the tissue samples. We thank 2 anonymous reviewers and M. Hafner, who provided valuable comments for improvement of the manuscript. Thanks also are extended to Dr. P. Morris and E. Tweedy for English revision of the manuscript. HH is supported by a Belgian research fellowship from the Fonds pour la Formation et la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture, and JRM (associate researcher) received support from the Fonds National pour la Recherche Scientifique (FNRS) and financial grants from the Belgian FNRS (funds for researchers to JRM).

LITERATURE CITED

- AVISE, J. C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman and Hall, New York.
- AVISE, J. C. 2000. Phylogeography: the history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- BENTZ, S., AND C. MONTGELARD. 1999. Systematic position of the African dormouse *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae) assessed from cytochrome *b* and 12S rRNA mitochondrial genes. *Journal of Mammalian Evolution* 6:67–83.
- BILTON, D. T., P. M. MIROL, S. MASCHERETTI, K. FREDGA, J. ZIMA, AND J. B. SEARLE. 1998. Mediterranean Europe as an area of endemism for small mammals rather than a source for northwards postglacial colonization. *Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 265:1219–1226.
- BOESSNECK, J. 1978. Steinzeitliche Tierknochenfunde aus der Bettelküche bei Sulzbach Rosenberg (Oberpfalz). *Tübinger Monographien zur Urgeschichte* 5:119–122.
- BRUNHOFF, C., K. E. GALBREATH, V. B. FEDOROV, J. A. COOK, AND M. JAAROLA. 2003. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes. *Molecular Ecology* 12:957–968.
- CANESTRELLI, D., R. CIMMARUTA, V. COSTANTINI, AND G. NASCETTI. 2006. Genetic diversity and phylogeography of the Apennine yellow-bellied toad *Bombina pachypus*, with implications for conservation. *Molecular Ecology* 15:3741–3754.
- CANESTRELLI, D., R. CIMMARUTA, AND G. NASCETTI. 2007. Phylogeography and historical demography of the Italian treefrog, *Hyla intermedia*, reveals multiple refugia, population expansions and secondary contacts within peninsular Italy. *Molecular Ecology* 16:4808–4821.
- CARPANETO, G. M., AND M. CRISTALDI. 1995. Dormice and man: a review of past and present relations. *Hystrix* 6:303–330.
- COSSON, J.-F., R. HUTTERER, R. LIBOIS, M. SARA, P. TABERLET, AND P. VOGEL. 2005. Phylogeographical footprints on the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia: Soricidae). *Molecular Ecology* 14:1151–1162.
- CRANDALL, K. A., AND A. R. TEMPLETON. 1993. Empirical tests of some predictions from coalescent theory with applications to intraspecific phylogeny reconstruction. *Genetics* 134:959–969.
- DAAMS, R., AND H. DE BRUIJN. 1994. A classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology. *Hystrix* 6:3–50.
- DEFFONTAINE, V., ET AL. 2005. Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Molecular Ecology* 14:1727–1739.
- DEFFONTAINE, V., ET AL. 2009. A relic bank vole lineage in the French Basque country highlights the biogeographic history of the Pyrenean region in Europe. *Molecular Ecology* 18:2489–2502.
- DUBEY, S., J.-F. COSSON, V. VOHRALIK, B. KRYSUFEK, E. DIKER, AND P. VOGEL. 2007. Molecular evidence of Pleistocene bidirectional faunal exchange between Europe and the Near East: the case of the bicoloured shrew (*Crocidura leucodon*, Soricidae). *Journal of Evolutionary Biology* 20:1799–1808.
- FELSENSTEIN, J. 1981. Evolutionary tree from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution* 17:368–376.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783–791.
- FINK, S., L. EXCOFFIER, AND G. HECKEL. 2004. Mitochondrial gene diversity in the common vole *Microtus arvalis* shaped by historical divergence and local adaptations. *Molecular Ecology* 13:3501–3514.
- FIGURE, I., B. PINO URIA, AND A. TAGLIACCOZZO. 2004. L'exploitation des petits animaux au Paléolithique supérieur–Mésolithique en Italie: l'exemple de la Grotta del Santuario della Madonna de Praia a Mare (Cosenza, Italie). Pp. 417–430 in *Petits animaux et sociétés humaines: du complément alimentaire aux ressources utilitaires*. Actes des rencontres 23–25 octobre 2003. APDCA, Antibes, France.
- FU, Y.-X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147:915–925.

- GUINDON, S., AND O. GASCUEL. 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology* 52:696–704.
- HALL, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41:95–98.
- HAYNES, S., M. JAAROLA, AND J. B. SEARLE. 2003. Phylogeography of the common vole (*Microtus arvalis*) with particular emphasis on the colonization of the Orkney archipelago. *Molecular Ecology* 12:951–956.
- HEWITT, G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58:247–276.
- HEWITT, G. M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68:87–112.
- HEWITT, G. M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405:907–913.
- HEWITT, G. M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences* 359:183–195.
- HO, S. Y. W., M. J. PHILLIPS, A. COOPER, AND A. J. DRUMMOND. 2005. Time dependency of molecular rate estimates and systematic overestimation of recent divergence times. *Molecular Biology and Evolution* 22:1561–1568.
- HUELSENBECK, J. P., F. RONQUIST, R. NIELSEN, AND J. P. BOLLBACK. 2001. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science* 294:2310–2314.
- JAAROLA, M., AND J. B. SEARLE. 2002. Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology* 11:2613–2621.
- JAAROLA, M., AND J. B. SEARLE. 2004. A highly divergent mitochondrial DNA lineage of *Microtus agrestis* in southern Europe. *Heredity* 92:228–234.
- JONES, M. E., D. PAETKAU, E. GEFFEN, AND C. MORITZ. 2004. Genetic diversity and population structure of Tasmanian devils, the largest marsupial carnivore. *Molecular Ecology* 13:2197–2209.
- KIMURA, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitution through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16:111–120.
- KOTLIK, P., ET AL. 2006. A northern glacial refugium for bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:40.
- KREMER, A., R. J. PETIT, AND A. DUCOUSSO. 2002. Biologie évolutive et diversité génétique des chênes sessile et pédonculé. *Revue Forestière Française* 54:111–130.
- KRYSTUFEK, B. 1999. *Glis glis* (Linnaeus, 1766). Pp. 294–295 in *The atlas of European mammals* (A. J. Mitchell-Jones et al., eds.). Poyser Natural History, London, United Kingdom.
- MAGRI, D., ET AL. 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* 171:199–221.
- MAYNARD-SMITH, J., AND J. HAIGH. 1974. The hitch-hiking effect of a favourable gene. *Genetical Research* 23:23–35.
- MCDONALD, J. H., AND M. KREITMAN. 1991. Adaptive protein evolution at the *Adh* locus in *Drosophila*. *Nature* 354:114–116.
- MICHAUX, J. R., R. LIBOIS, A. DAVISON, P. CHEVRET, AND R. ROSOUX. 2004. Is the western population of the European mink, (*Mustela lutreola*), a distinct management unit for conservation? *Biological Conservation* 115:357–367.
- MICHAUX, J. R., R. LIBOIS, AND M. G. FILIPPUCI. 2005. So close and so different: comparative phylogeography of two small mammal species, the yellow-necked field mouse (*Apodemus flavicollis*) and the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the western Palaearctic region. *Heredity* 94:52–63.
- MICHAUX, J. R., E. MAGNANOU, E. PARADIS, C. NIEBERDING, AND R. LIBOIS. 2003. Mitochondrial phylogeography of the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the western Palaearctic region. *Molecular Ecology* 12:685–697.
- MONTGELARD, C., C. A. MATTHEE, AND T. J. ROBINSON. 2003. Molecular systematics of dormice (Rodentia: Gliridae) and the variation of *Graphiurus* in Africa. *Proceedings of the Royal Society of London, B, Biological Sciences* 270:1947–1955.
- MORITZ, C. 1994. Defining ‘Evolutionary Significant Units’ for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 9:365–373.
- MORRIS, P. A. 2004. *Dormice*. British Natural History Series. Cromwell Press, Whitet Books Ltd., Linton, United Kingdom.
- NEI, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York.
- NEUMANN, K., J. R. MICHAUX, S. MAAK, H. A. H. JANSMAN, A. KAYSER, AND R. GATTERMANN. 2005. Genetic spatial structure of European common hamsters (*Cricetus cricetus*)—a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks. *Molecular Ecology* 14:1473–1483.
- NIEBERDING, C., R. LIBOIS, C. J. DOUADY, S. MORAND, AND J. R. MICHAUX. 2005. Phylogeography of a nematode (*Heligmosomoides polygyrus*) in the western Palaearctic region: persistence of northern cryptic populations during ice ages? *Molecular Ecology* 14:765–779.
- O'BRIEN, S. J., D. E. WILDT, AND M. BUSH. 1986. The cheetah in genetic peril. *Scientific American* 254:84–92.
- PETRUSO, D. 2000. I ghiri della Sicilia antica. Pp. 27–41 in *Ghiri in Sicilia—ecologia e conservazione* (M. Sarà, ed.). World Wild Fund Sicilia, DoraMarkus, Palermo, Italy.
- PODCHAR, M., W. MAYER, AND N. TVRTKOVIĆ. 2005. Phylogeography of the Italian wall lizard, *Podarcis sicula*, as revealed by mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology* 14:575–588.
- POSADA, D., AND K. A. CRANDALL. 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14:817–818.
- POWERS, D. A., T. LAUERMAN, D. CRAWFORD, AND L. DIMICHELE. 1991. Genetic mechanisms for adapting to a changing environment. *Annual Review of Genetics* 25:629–659.
- RAMOS-ONSINS, S. E., AND J. ROZAS. 2002. Statistical properties of new neutrality test against population growth. *Molecular Biology and Evolution* 19:2092–2100.
- ROGERS, A. R. 1995. Genetic evidence for a Pleistocene population explosion. *Evolution* 49:608–615.
- ROGERS, A. R., AND H. HARPENDING. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* 9:552–569.
- ROZAS, J., J. C. SANCHEZ-DELBARRIO, X. MESSEGUER, AND R. ROZAS. 2003. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics* 19:2496–2497.
- RUIZ-PESINI, E., D. MISHMAR, M. BRANDON, V. PROCACCIO, AND D. C. WALLACE. 2004. Effects of purifying and adaptive selection on regional variation in human mtDNA. *Science* 303:223–226.
- SANTUCCI, F., G. NASCETTI, AND L. BULLINI. 1996. Hybrid zones between two genetically differentiated forms of the pond frog *Rana lessonae* in southern Italy. *Journal of Evolutionary Biology* 9:429–450.

- SARÀ, M. 1998. I mammiferi delle isole del Mediterraneo. L'Epos, Palermo, Italy.
- SARÀ, M. (ED.) 2000. Ghiri in Sicilia—ecologia e conservazione. World Wild Fund Sicilia, DoraMarkus, Palermo, Italy.
- SCHNEIDER, S., D. ROESSLI, AND L. EXCOFFIER. 2000. Arlequin version 2.0: a software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, Department of Anthropology, University of Geneva, Geneva, Switzerland.
- SLATKIN, M., AND R. R. HUDSON. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial-DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* 129:555–562.
- SOMMER, R., AND A. NADACHOWSKI. 2006. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review* 36:251–266.
- STÖCK, M., ET AL. 2008. Post-Messinian evolutionary relationships across the Sicilian channel: mitochondrial and nuclear markers link a new green toad from Sicily to African relatives. *BMC Evolutionary Biology* 8:56.
- STORCH, G. 1987. Das spätglaziale und frühholozäne Kleinsäuger-Profil vom Felsdach Felsställe in Mühlen bei Ehningen, Alb-Donau-Kreis. Pp. 275–286 in *Das Felsställe, Forschungen und Berichte zur Vor- und Frühgeschichte in Baden-Württemberg* (C.-J. Kind, ed.). Konrad Theiss Verlag, Stuttgart, Germany.
- TABERLET, P., L. FUMAGALLI, A.-G. WUST-SAUCY, AND J.-F. COSSON. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7:453–464.
- TAJIMA, F. 1993. Measurements of DNA polymorphism. Pp. 37–59 in *Mechanisms of molecular evolution* (N. Takahata and A. G. Clark, eds.). Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- TZEDAKIS, P. C. 1994. Vegetation change through glacial–interglacial cycles—a long pollen sequence perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 345:403–432.
- URSENBACHER, S., ET AL. 2006. Phylogeography of the asp viper (*Vipera aspis*) inferred from mitochondrial DNA sequence data: evidence for multiple Mediterranean refugial areas. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38:546–552.
- YANG, J., ET AL. 2008. Natural selection and adaptative evolution of leptin in the *Ochotona* family driven by the cold environmental stress. *PLoS ONE* 3:e1472.
- YANG, Z. H., AND B. RANNALA. 1997. Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov chain Monte Carlo method. *Molecular Biology and Evolution* 14:717–724.

Submitted 19 December 2008. Accepted 5 May 2009.

Associate Editor was Mark S. Hafner.

APPENDIX I

Specimens examined.—Locality numbers (from Fig. 1), localities, number of animals (*n*), haplotype designations, voucher numbers, and GenBank accession numbers for animals analyzed in this study. GenBank numbers are provided for unique haplotypes only, and haplotypes downloaded from GenBank are indicated by an asterisk (*). Collections of tissue samples: Estación Biológica de Doñana

(Spain)—EBD 1265, 1136, 2992; University of Primorska (Slovenia)—GgCz 1, 2, GgTu 2–4, GgS 45–49, GgC 1–5, GgBH 1–7, GgI 5–8, GgMa 1, GgMo 1; Università di Palermo (Italy)—GgI 10, 11, 13, 14, 17–19, 23, 24, 28–32, 36–39, 41, 43, 44, GgLet 1–3; Universität Frankfurt (Germany)—GgA 7, 10, 12, 14–17. All other tissue samples are stored in the Botanic Institute of University of Liege.

| Locality no. | Locality | <i>n</i> | Haplotype designation | Voucher no. | GenBank no. |
|--|--|----------|-----------------------|---------------------------------|------------------------------|
| <i>Edible dormouse (Glis glis)</i> | | | | | |
| 1 | Spain: Lugo | 1 | Hap02 | EBD 1265 | FM160652 |
| 2 | Spain: Cantabria | 1 | Hap01 | EBD 1136 | FM160651 |
| 3 | Spain: Navarra | 1 | Hap02 | EBD 2992 | |
| 4 | Spain: Arties | 1 | Hap02 | GgE 50 | |
| 5 | Spain: Montseny and Montnegre Natural Park (MNP) | 9 | Hap02, 03 | GgE 1–3, 13, 14, 53–55 | FM160652, FM160653 |
| 6 | Spain: Gresolet (+StJulia) | 4 | Hap02 | GgE 17, 29, 30, 32 | |
| 7 | Spain: Vidra (+Grevulosa) | 6 | Hap02 | GgE 18–20, 33–35 | |
| 8 | United Kingdom: Tring | 5 | Hap02, 16 | GgT 4–8 | FM160652, FM160665 |
| 9 | France: Py | 1 | Hap02 | GgF 2 | |
| 10 | France: St-Maxime | 1 | Hap05 | GgF 18 | FM160655 |
| 11 | France: Montarnaud | 4 | Hap02 | GgF 12, 17, 21, 23 | |
| 12 | France: Vercors | 2 | Hap04 | GgF 9, 10 | FM160654 |
| 13 | Belgium: Gaume | 9 | Hap01, 02 | GgB 7, 8, 16, 22–24, 34, 35, 38 | |
| 14 | Switzerland: Lausanne | 1 | Hap02 | GgV 2 | |
| 15 | Switzerland: Sundlaenen | 1 | Hap02 | GgV 1 | |
| 16 | Switzerland: Lago Maggiore | 4 | Hap02 | GgV 3–6 | |
| 17 | Germany: Grumst | 2 | Hap01 | GgA 7, 10 | |
| 18 | Germany: Bellings-Sterbfritz-Weinberg | 5 | Hap01 | GgA 12, 14–17 | |
| 19 | Italy: Torino-Viu | 5 | Hap02 | GgI 7, 8, 28–30 | |
| 20 | Italy: Druento | 1 | Hap02 | GgI 5 | |
| 21 | Italy: Asti | 2 | Hap02 | GgI 6, 31 | |
| 22 | Italy: Asiago | 2 | Hap02 | GgI 10, 11 | |
| 23 | Italy: Bologna | 2 | Hap06 | GgI 13, 14 | FM160656 |
| 24 | Italy: San Fili | 1 | Hap09 | GgI 19 | FM160734 |
| 25 | Italy: Aspromonte | 5 | Hap07, 08, 12 | GgI 2–4, 17, 18 | FM160657, FM160733, FM160660 |
| 26 | Italy: Eolian Island (Salina) | 2 | Hap10 | GgI 23, 24 | FM160658 |
| 27 | Sicily: Madonie | 7 | Hap07, 13, 14 | GgI 36–39, 41, 43, 44 | FM160657, FM160661, FM160662 |
| 28 | Sardinia | 1 | Hap11 | GgI 32 | FM160659 |
| 29 | Slovenia: Mt. Krim | 5 | Hap02 | GgS 7–9, 29, 30 | |
| 30 | Slovenia: Semič | 3 | Hap02 | GgS 45–47 | |
| 31 | Slovenia: Mt. Pohorje | 2 | Hap02 | GgS 48, 49 | |
| 32 | Croatia: Mt. Svilaja | 5 | Hap02 | GgC 1–5 | |
| 33 | Czech Republic: Mt. Jeseniki | 2 | Hap02 | GgCz 1, 2 | |
| 34 | Bosnia and Herzegovina: Mt. Zelengora | 7 | Hap02 | GgBH 1–7 | |
| 35 | Montenegro: Šavnik-Nikšić | 1 | Hap02 | GgMo 1 | |
| 36 | Macedonia: Mt. Galičica | 1 | Hap15 | GgMa 1 | FM160664 |
| 37 | Hungary: Nanaly | 7 | Hap02 | GgH 1, 3–8 | |
| 38 | Latvia: Gaujas | 1 | Hap02 | GgLet 2 | |
| 39 | Latvia: Turaida | 1 | Hap02 | GgLet 1 | |
| 40 | Latvia: Skriveri | 1 | Hap02 | GgLet 3 | |
| 41 | Turkey: Istranca | 2 | Hap02 | GgTu 2–4 | |
| 42 | Turkey: Uludag | 1 | Hap02 | GgTu 1 | |
| 43 | Russia: Zhiguli Forest | 5 | Hap02 | GgR 5, 10–13 | |
| <i>Hazel dormouse (Muscardinus avellanarius)</i> —outgroup 1 (Bentz and Montgelard 1999) | | | | | |
| | | 1 | | | AJ225117* |
| <i>Garden dormouse (Eliomys quercinus)</i> —outgroup 2 (Bentz and Montgelard 1999) | | | | | |
| | | 1 | | | AJ225030* |
| | | 1 | | | FM164278 |
| <i>Asian garden dormouse (Eliomys melanurus)</i> —outgroup 3 | | | | | |
| | | 2 | | | FM164279, FM164280 |

Article 5 : Création d'une banque de microsatellites pour le Loir gris

Hürner H, Martin JF, Ribas A, Arrizabalaga A & Michaux J (2009) Isolation, characterization and PCR multiplexing of polymorphic microsatellite markers in the edible dormouse, *Glis glis*. *Molecular Ecology resources*, 9(3), 885-887.

Synthèse :

Présentation de l'article :

L'article 4 a permis d'obtenir de premiers éléments de réponses concernant l'histoire évolutive du loir gris en Europe. Cependant, il est nécessaire d'utiliser des marqueurs plus précis ayant un taux d'évolution plus rapide, comme des microsatellites, pour pouvoir éclaircir certaines questions apportées par notre première étude phylogéographique. Au début de ce travail, seuls Dabert *et al.* (2003) avaient tenté d'isoler des loci microsatellites chez *Glis glis* mais ils n'avaient pu aboutir à l'élaboration de clones adéquats pour la création des amorces. Vu l'inexistence de microsatellites propres aux loirs gris ainsi qu'aux autres espèces de Gliridés, nous avons dû créer une nouvelle banque de microsatellites spécifiques à l'espèce. De nouveaux loci ont donc été isolés par nos soins au cours de deux séjours (en 2005 et 2006) au Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP- Montpellier, France).

Conclusions :

Les 10 loci microsatellites sélectionnés se sont révélés polymorphes chez *G. glis* et présentent un nombre d'allèles variant de 1 à 5 chez les populations belge et espagnole. L'analyse du polymorphisme de ces mêmes loci à une plus grande échelle d'échantillonnage a permis de mettre en évidence un plus grand nombre d'allèles confirmant leur intérêt dans une étude de génétique des populations.

Isolation, characterization and PCR multiplexing of polymorphic microsatellite markers in the edible dormouse, *Glis glis*

H. HÜRNER,* J. F. MARTIN,† A. RIBAS,‡§ A. ARRIZABALAGA§ and J. R. MICHAUX*†

*Laboratoire de génétique des microorganismes, University of Liège, Bât. B22, 27 Boulevard du Rectorat, Sart Tilman, 4000 Liège, Belgium, †UMR 1062 CBGP, Campus international de Baillarguet, CS30016, F-34988, Montpellier sur Lez cedex, France, ‡INRA, UMR CBGP (INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Campus international de Baillarguet, CS 30016, F-34988 Montpellier-sur-Lez cedex, France, §Museu de Granollers-Ciències Naturals C/Francesc Macià, 51 08402 Granollers

Abstract

We isolated and characterized 10 dinucleotide microsatellite loci in the edible dormouse, *Glis glis* (Linnaeus). Four multiplex panels were developed. Loci were amplified in samples from two geographically distant populations (Torgny in Belgium and Montseny in Spain). All loci were polymorphic in Spain but four were monomorphic in Belgium. Individuals from Belgium and Spain exhibited an average allelic diversity of 1.9 and 3.3 and an observed heterozygosity ranging from 0.08 to 0.47 and from 0.04 to 0.72, respectively.

Keywords: dormouse, *Glis*, microsatellite, multiplex, rodentia

Received 6 June 2008; revision accepted 25 July 2008

The edible dormouse, *Glis glis* (Linnaeus, 1766), is an arboreal and nocturnal inhabitant of deciduous and mixed forests in central Europe (Storch 1978). It is rare in many parts of its distribution particularly in the north where it is of conservation concern (Krystufek 1999). Here we report a set of novel polymorphic microsatellites that will be useful to describe the levels of genetic diversity and differentiation within and between populations, thus providing an initial genetic framework useful to identify conservation priorities and develop management strategies. We optimized these loci into four polymerase chain reaction (PCR) multiplexes.

Microsatellite screening was performed following A. Estoup and J. Turgeon (personal communication, see <http://www.inapg.inra.fr/dsa/microsat/microsat.htm> for detailed protocol). Genomic DNA was extracted from a single individual and digested using *RsaI* restriction enzyme (Promega). A 500–900-bp fraction of the digested DNA was selected, purified and ligated to *Rsa*-21 and *Rsa*-25 linkers (*Rsa*-21 (5′–3′) CTCTTGCTTACGCGTGGACTA; *Rsa*-25 (5′–3′) phosphate-TAGTCCACGCGTAAGCAAGAG). The enrichment procedure followed the protocol from Kijas *et al.* (1994), based on streptavidin-coated magnetic particles (Magnesphere, Promega), with slight modifications. Both 5′-biotinylated (TC)₁₀ and (TG)₁₀ oligonucleotides were used as probes. Enrichment products were then amplified with *Rsa*-21, purified and ligated into pGEM-T Easy Vector

(Promega) then transformed into *Escherichia coli* competent cells (JM109, Promega). A total of 2103 recombinant clones were transferred on Hybond-N nylon membranes (Amersham). Colonies were hybridized at 46.5 °C with the mixture of oligonucleotide probes (TC)₁₀ and (TG)₁₀ labelled with the DIG oligonucleotide tailing kit (Roche). A total of 435 positives clones were detected, 96 of which were sequenced using a BigDye terminator (Applied Biosystems) sequencing kit on an ABI 310 (Applied Biosystems) automated sequencer. A total of 20 unique sequences containing clear repeated motifs were appropriate for designing primers. We designed pairs of primers using the Primer Designer Software (version 2.0, Scientific & Educational Software 1990, 1991).

The 20 selected loci were first tested using monolocus PCRs. Ten of them provided good quality and polymorphic amplification products and were thus retained for multiplex PCRs. The forward primer of each locus was 5′-end labelled with a fluorescent dye (FAM, HEX, NED). Based on size limitations and amplification specificity, we distributed the 10 microsatellites in four sets: set A (*Gg9*, *Gg13*, *Gg3*), set B (*Gg12*, *Gg14*, *Gg8*), set C (*Gg15*, *Gg11*) and set D (*Gg7*, *Gg16*) (Table 1). Amplification of the four PCRs was performed on a Mastercycler ep-gradient-S (Eppendorf) using the Multiplex PCR kit (QIAGEN). The multiplex PCRs were conducted following Gauffre *et al.* (2007). All multiplex PCRs started with an initial activation at 95 °C for 15 min, followed by 35 cycles (set A and set D) or 30 cycles (set B and set C) of 30 s at 94 °C, annealing at 58 °C (set A) or 63°

Correspondance: Johan Michaux. Fax: 0032(0)43663840; E-mail: Johan.Michaux@ulg.ac.be

Table 1 Characteristics of 10 microsatellite loci from *Glis glis* with primer sequences, size of cloned allele, number of alleles (A), size range of PCR product, expected (H_E) and observed (H_O) heterozygosities with deviation from Hardy–Weinberg proportions (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$) and null allele frequency (NAF) calculated by FreeNA software

| Locus Accession no. | Primer sequence (5'–3') includes fluoro-label dye | Repeat motif | Size (bp) | Belgium ($n = 36$) | | | | Spain ($n = 17$) | | | |
|------------------------|--|--------------------|--------------|----------------------|------------|------------|-------|--------------------|------------|-------------|-------|
| | | | | A | Size range | H_E/H_O | NAF | A | Size range | H_E/H_O | NAF |
| Gg9 AM930996 | F NED-GTTCAAATGTTTAGAGACTC R-GTAAAGATGCTGATGAAGG | (TG) ₁₈ | 189 | 2 | 188–194 | 0.21/0.22 | 0 | 3 | 194–200 | 0.25/0.16 | 0.169 |
| Gg13 AM930997 | F FAM-TCTATCCCTTGATCCTAG R-CATGAAATGGGACTTCTTC | (TG) ₂₀ | 191 | 4 | 188–194 | 0.16/0.17 | 0 | 4 | 188–196 | 0.74/0.55 | 0.061 |
| Gg3 AM930998 | F FAM-CACAACAGCCCATCATA R-GATGGACGCATAATAATCG | (CA) ₂₀ | 239 | 1 | 235 | – | 0.001 | 4 | 233–239 | 0.68/0.55 | 0.015 |
| Gg12 AM930999 | F HEX-CACAGCCCATCATGACAG R-GTATTAGTTAGGGGTTCCAGA | (CA) ₁₇ | 119 | 1 | 118 | – | 0.001 | 2 | 116–118 | 0.54/0.42 | 0.066 |
| Gg14 AM931000 | F FAM-ATTGGCTGGAGGTATAACTTG R-GGGTGTGAGGGGATGAAA | (CA) ₂₀ | 141 | 2 | 138–140 | 0.28/0.22 | 0.099 | 2 | 138–140 | 0.32/0.17 | 0.135 |
| Gg8 AM931001 | F NED-CTATCGGGACGGGTTTTG R-CTCCTGTTTCTTGCCAATTCC | (CA) ₁₈ | 205 | 1 | 211 | – | 0.001 | 3 | 207–213 | 0.44/0.50 | 0 |
| Gg15 AM931002 | F HEX-CCCCCTCTCAAATGTCTC R-GAATAAATAGGACTGGGGGT | (TG) ₂₁ | 146 | 1 | 145 | – | 0.001 | 4 | 141–147 | 0.74/0.67 | 0.062 |
| Gg11 AM931003 | F HEX-GCCAGTGTGTAACCTTAG R-GATTCATGTTGAGCTATTACC | (CA) ₂₀ | 258 | 2 | 258–260 | 0.18/0.08* | 0.056 | 5 | 252–260 | 0.74/0.39** | 0.215 |
| Gg7 AM931004 | F HEX-CCACATCTGACCCCCAAC R-GAGGATCACAGGTTGAGGA | (TG) ₂₁ | 205 | 3 | 202–210 | 0.50/0.33 | 0.064 | 4 | 202–210 | 0.66/0.72 | 0 |
| Gg16 AM931005 | F NED-CTTTCCTCCCTGTTTGCTC R-GGGGATGGTAGAATGCCTC | (TG) ₁₈ | 122 | 2 | 127–129 | 0.44/0.47 | 0 | 2 | 129–133 | 0.22/0.04** | 0.157 |

– not enough alleles to perform HW test.

(set B, set C and set D) for 90 s, extension at 72 °C for 60 s and final extension of 60 °C for 30 min. The PCR products were detected using a moncapillary ABI PRISM 310 Genetic Analyser (Applied Biosystems). Null allele frequency (NAF) was determined using the expectation maximum algorithm (EMA) (Dempster *et al.* 1977), and the F_{ST} values were then adjusted accordingly in FreeNA (Chapuis & Estoup 2007).

We tested the four microsatellite sets on 36 *G. glis* trapped in Torgny (southern Belgium) and on 17 *G. glis* trapped in Montseny National Park (northern Spain). All loci were polymorphic in the Spanish populations but four were monomorphic in Belgium (Table 1). Individuals from Spain and Belgium exhibited an average of 3.3 and 1.9 alleles per locus, ranging from two to five and one to four, respectively. The small number of alleles observed in Belgium may be due to genetic drift and inbreeding because these populations are fragmented and small in size. Exact tests performed using Arlequin 2.0 program (Schneider *et al.* 2000) revealed significant deviations from Hardy–Weinberg equilibrium for locus *Gg11* in Belgium and for two loci (*Gg11*, *Gg16*) in Spain. Both loci exhibited a deficit in heterozygotes, indicating the possibility of null alleles (Table 1). The values of NAF were always ≤ 0.2 (except for *Gg11*), indicating that null alleles are not expected to cause significant problems in the analysis (Chapuis & Estoup 2007). Therefore, we only considered locus *Gg11* (NAF = 0.215) to be potentially

problematic. When correcting allele frequencies for putative null alleles, we found that the presence of null alleles did not change the outcome of the statistical test of differentiation between two populations (F_{ST} not using EMA = 0.58 and F_{ST} using EMA = 0.57). After Bonferroni correction, no significant linkage disequilibrium was detected using Fisher's exact test conducted in GenePop (Raymond & Rousset 1995). In conclusion, these first microsatellite primers developed for *G. glis* will provide necessary and powerful molecular tools for management and conservation studies in the future.

Acknowledgements

We are grateful to Alec de Selliers de Morenville for his financial support. We thank the CBCP for welcoming us during the laboratory work. H. Hürner is supported by a Belgian research fellowship provided by the FRIA (FNRS). We are also grateful to Montseny Natural Park that provided financial and logistical support for the nestboxes in Spain.

References

- Chapuis M-P, Estoup A (2007) Microsatellites null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution*, **24** (3), 621–631.

- Dempster, AP, Laird NM, Rubin DB (1977) Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *Journal of the Royal Statistical Society B: Biological Sciences*, 39, 1–38.
- Gauffre B, Galan M, Bretagnolle V, Cosson JF (2007) Polymorphic microsatellite loci and PCR multiplexing in the common vole, *Microtus arvalis*. *Molecular Ecology Notes*, 7 (5), 830–832.
- Kijas J, Fowler J, Garbett C, Thomas M (1994) Enrichment of microsatellites from citrus genome using biotinylated oligonucleotide sequences bound to streptavidin-coated magnetic particles. *BioTechniques*, 16, 657–662.
- Krystufek B (1999) *Glis glis* (Linnaeus, 1766). In: *The Atlas of European Mammals* (eds Mitchell-Jones J *et al.*), pp. 294–295. Poyser Natural History, London.
- Raymond M, Rousset F (1995) GenePop: population genetic software for exact tests and ecumenism. *Journal of Heredity*, 86, 248–249.
- Schneider S, Roessli D, Excoffier L (2000) Arlequin, version 2.0. a software for population genetics data analysis. *Genetics and Biometry Laboratory*. Department of Anthropology. University of Geneva, Geneva, Switzerland.
- Storch C (1978) *Glis glis* (Linnaeus, 1766) – Siebenschläfer. In: *Handbuch der Säugetiere Europas* (eds Niethammer JB and Krapp F), pp. 243–258. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, Germany.
- doi: 10.1111/j.1755-0998.2008.02365.x
- © 2009 The Authors
Journal compilation © 2009 Blackwell Publishing Ltd

Article 6 : Différenciation génétique du loir gris : reflet d'une fragmentation forestière passée

Hürner H, Renaud S, Krystufek B, Sarà M, Cornuet J-M, Ribas A, Ruch T, Vekhnik V & Michaux J (2012) Genetic differentiation of the edible dormouse (*Glis glis*) reflects past forest fragmentation. *Submitted in Ecology Letters*

Synthèse :

Présentation de l'article:

Vu la grande homogénéité de la lignée européenne mise en évidence par l'ADN mitochondrial, il était nécessaire d'analyser nos échantillons avec des marqueurs moléculaires présentant un taux d'évolution plus élevé, afin d'affiner la recherche et de mieux comprendre l'histoire évolutive du loir gris ainsi que son pattern d'abondance actuel. Les microsatellites sélectionnés ont été utilisés à cet effet.

Conclusions :

Cette étude révèle une structure génétique chez le loir gris bien plus complexe que celle montrée précédemment par l'ADN mitochondrial. Pas moins de 8 lignées génétiques ont été mises en évidence sur l'ensemble de l'aire de distribution de cette espèce.

Le loir aurait recolonisé l'Europe à partir d'un seul refuge au terme de la dernière glaciation. Une différenciation progressive serait par la suite apparue dans le courant de l'Holocène. Trois épisodes majeurs de différenciation génétique auraient donné naissance aux huit lignées génétiques observées :

- premièrement, une séparation de quatre lignées principales remontant à 8000 ans ;
- deuxièmement, une différenciation de la région italo-balkanique il y a 7000 ans correspondant à l'avènement de l'agriculture en région méditerranéenne et donc à une modification anthropique intense de l'environnement ;
- enfin, une divergence locale des autres régions il y a 2000 ans provenant des pratiques agricoles et de la déforestation intense pratiquée à cette époque, particulièrement pendant l'empire romain.

Cet article révèle ainsi la première preuve d'un impact significatif d'une déforestation d'origine anthropique sur la structure génétique d'une espèce forestière.

Cet article sera disponible dès son acceptation...

Discussion & Perspectives



Meix-Dt-Virton, Belgique (J. Steuve)

DISCUSSION & PERSPECTIVES

Dans le cadre de la perte globale de la biodiversité entremêlée à un contexte économique difficile où la nature n'est pas toujours prioritaire, décider de ce qu'il faut préserver ou pas est au cœur du domaine de la conservation. En pratique, les projets de conservation concernent principalement les espèces rares. Les espèces communes sont quant à elles beaucoup moins ciblées par ces actions. Récemment, des voix se sont élevées pour tenter de réduire cette disparité dans le domaine de la conservation. C'est notamment le cas de Gaston & Fuller (2008). Les espèces communes apparaissent en effet fondamentales à la structure de la plupart des écosystèmes et bon nombre d'entre elles initialement communes subissent des déclinés importants.

Dans ce contexte d'interrogations quant aux espèces auxquelles il faut allouer des efforts de conservation, l'objectif de cette thèse est de s'intéresser à des espèces présentant un statut ambigu en conservation : en régression dans certaines régions, en surnombre dans d'autres. Une question éthique se pose en effet sur la nécessité ou pas de développer des efforts de conservation à ce type d'espèces.

1. Des différences d'abondances au sein d'une même espèce

Les espèces répandues géographiquement ont tendance à présenter de fortes densités tandis que les espèces restreintes ont tendance à être peu abondantes. Cette relation positive d'abondance-occupation est un des modèles les plus robustes de la macro-écologie (Gaston *et al.* 2000, Blackburn *et al.* 2006). Alors que le loir gris présente une large distribution européenne, ce principe n'est pourtant pas respecté par cette espèce qui montre à la fois d'abondantes densités à certains endroits de son aire de répartition mais aussi une rareté à d'autres. C'est également le cas du muscardin, *Muscardinus avellanarius*, un autre

représentant de la famille des Gliridés, dont les populations du Nord de son aire de répartition présentent une faible abondance (Foppen *et al.* 2002, Bright *et al.* 2006, Verbeyleen 2006). D'autres familles sont concernées par ce phénomène de disparité d'abondance au sein de leur aire de distribution. Ainsi, en Australie, des chercheurs ont déterminé qu'un grand nombre de plantes et d'oiseaux considérées comme localement rares pouvaient se retrouver abondantes dans d'autres localisations de leur aire de distribution ; c'est ce qu'on appelle une rareté diffuse (Murray *et al.* 1999, Schoener 1987).

Plusieurs facteurs peuvent expliquer ces différences d'abondance au sein d'une même espèce.

Autrefois abondant, maintenant rare ?

Une explication possible à ce patron est que les populations rares d'une espèce présentant une rareté diffuse ne l'étaient pas dans le passé. Autrefois abondantes, ces populations auraient subi une forte influence négative des activités humaines (surexploitation, destruction et dégradation d'habitat, etc,...) réduisant leurs tailles effectives. Mais ces activités n'auraient touché qu'une certaine partie de l'aire de distribution de l'espèce et non pas son ensemble. Pareille situation a notamment été révélée chez les oiseaux agricoles, en Europe, dont les populations déclinent de façon dramatique suite à l'intensification de l'agriculture, particulièrement dans les pays européens où se pratique la Politique Agricole Commune (PAC) ([Encadré 17](#), Donald *et al.* 2001, 2002). Peu d'oiseaux sont en effet capables de se reproduire dans les monocultures extrêmes caractérisant maintenant une grande partie des terres arables du Nord-Ouest de l'Europe. Au contraire, les oiseaux des états non européens du Centre et de l'Est de l'Europe se portent beaucoup mieux car les pratiques agricoles y sont moins intensives et donc, par conséquent, moins destructrices pour l'environnement. Cette situation semble malheureusement avoir changé au cours des dernières années, suite à l'intensification de l'agriculture sur l'ensemble de l'Europe.

Dans le cas du loir gris, deux cas de figure sont observés dans les régions où il est peu abondant. D'un côté, le loir gris était autrefois abondant en Lituanie (Juskaitis 1995, 2001) et en Lettonie (Valdis 2003) et il est devenu rare suite à la modification de son habitat forestier et au développement de l'agriculture. D'un autre côté, dans d'autres régions situées plus à l'Ouest comme en Belgique, l'espèce semble y avoir toujours été rare. Il était signalé comme absent du pays en 1842 (de Selys-Longchamps) puis présent en petit nombre dans la province de Liège en 1848 (Deby) avant d'être localisé à Dinant (1888) et buzénol (1937) puis à Torgny (1937) (Libois 1982). Nos récents recensements indiquent de petites populations

éparses et restreintes, cantonnées à la Lorraine belge. Ces résultats concordent avec les résultats de modélisation de la distribution de l'espèce révélant un habitat préférentiel dans cette région.

Ce deuxième cas de figure fait qu'une origine anthropique comme seule explication de la rareté du loir gris au Nord de son aire de répartition semble ne pas tenir.

Abondant en présence de caractéristiques environnementales favorables ?

Il se pourrait que les populations deviennent abondantes aux endroits où l'optimum de la niche écologique de l'espèce est rencontré. Cette hypothèse a déjà été vérifiée pour de nombreuses espèces : des plantes du Sud-est d'Australie (Austin *et al.* 1996), des poissons en Californie (Moyle & Vondracek 1985), des passereaux d'Amérique du Nord (Brown *et al.* 1995), des oiseaux forestiers au Royaume-Uni (Bengtsson *et al.* 1997). Si ces régions existent, il est fort probable qu'elles se situent au centre de l'aire de distribution de l'espèce (Brown 1984, Hengeveld 1994). C'est en tous cas ce qu'indique *l'abundant-center hypothesis* pronant une diminution de fréquence d'occurrence d'une espèce du centre vers la périphérie de son aire de distribution (Brown & Lomolino 1998), reflétant une diminution de la probabilité de trouver de bonnes conditions environnementales (Brown 1984). Cependant, depuis une dizaine d'années, cette hypothèse est contestée, notamment par Sagarin & Gaines (2002a, b). Ceux-ci ont montré notamment que sur 145 études indépendantes, censées démontrer cette théorie, seules 39% d'entre elles peuvent effectivement prétendre s'approcher du patron en question.

Dans le cas du loir, son abondance semble décliner depuis la zone Sud de son aire de répartition jusqu'à la zone Nord. Ce résultat semble ne pas correspondre à *l'abundant-center hypothesis*. Dans les études menées par Sagarin et Gaines (*unpublished data*), d'autres espèces montrent également une distribution déclinant uniformément depuis des pics d'abondance d'un côté d'une limite d'aire à de plus faibles abondances de l'autre côté. C'est aussi le cas de *Ursus arctos* dans le Nord-Ouest du continent Nord américain qui montre un tel patron de déclin d'abondance dans cette région (Ferguson & McLoughlin 2000).

Cependant, au-delà des considérations théoriques et du respect ou non de *l'abundant-center hypothesis*, nos résultats révèlent que les régions où le loir gris est rare correspondent à un moins bon habitat potentiel et donc à un certain éloignement de l'optimum écologique de l'espèce. D'après la modélisation de la distribution du loir, il semblerait en effet que l'espèce soit limitée par l'habitat potentiel du hêtre, *Fagus sylvatica*, et par les précipitations. Ces deux

facteurs environnementaux expliquent son absence et/ou sa rareté dans certaines régions de son aire de distribution:

- au Nord-Est de l'Europe où les grandes forêts de feuillus ont disparu et, au-delà, en Scandinavie typiquement occupée par les forêts boréales ;
- le long des côtes au Nord-Ouest et à l'Ouest de l'Europe où domine un climat de type atlantique avec des étés pluvieux et froids compromettant les succès de reproduction. L'espèce étant hibernante, son cycle d'activité en été est en effet très court, surtout dans le Nord où l'espèce hiberne 8 mois contre 7 en Italie (Pilastro *et al.* 2003). Pendant cette période, l'espèce doit non seulement récupérer de la perte de poids hivernal (50 %) mais aussi se reproduire, élever les jeunes et reconstituer ses réserves de graisses pour l'hiver suivant. Comme le froid et/ou la pluie réduisent son activité, ces conditions climatiques auraient un fort impact sur le bon déroulement des activités essentielles à la survie des populations ;
- en Pologne et plus à l'Est où les conditions environnementales semblent moins favorables pour le hêtre (Figure 16). La faible abondance du Loir dans cette région a de plus été exacerbée par une déforestation intensive dans le passé (Jurczyszyn 2001) ;

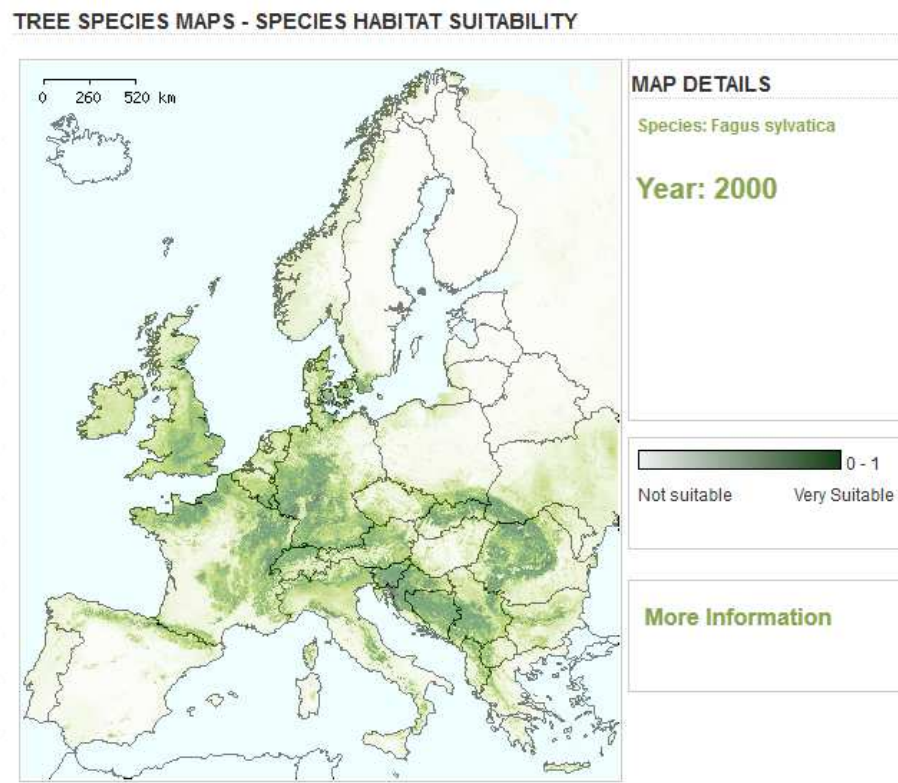


Figure 16 – Habitat potentiel de *Fagus sylvatica* (sources = EFDAC - <http://efdac.jrc.ec.europa.eu/index.php/climate>)

- dans la péninsule ibérique où, là aussi, l'absence du loir est associée à un habitat sub-optimal pour le hêtre. D'après la littérature espagnole, la rareté de l'espèce en Catalogne pourrait d'ailleurs être liée à la déforestation intensive du XXI^{ème} siècle ayant entraîné l'existence des jeunes forêts actuelles dépourvues de cavités naturelles propices aux loirs (Castien 2002). Une étude de 2007 sur la distribution de l'espèce en Espagne révèle également l'importance des facteurs climatiques, notamment les précipitations, dans l'absence du loir en Espagne (Castro & Real 2007), ce que confirme notre étude de modélisation ;
- dans les grandes plaines de Roumanie ainsi que dans les régions déforestées d'Europe centrale et dans la zone de forêt-steppe en Moldavie, Ukraine et Russie (Krystufek 2010) où le lien entre l'habitat du hêtre et la présence de l'espèce peut également être établi.

Qu'en est-il des autres espèces ?

S'il existait une relation simple entre l'abondance et l'optimum écologique, logiquement, toutes les espèces devraient montrer un patron de déclin en abondance au fur et à mesure qu'on s'éloigne de l'optimum écologique. Or, bon nombre d'espèces apparaissent comme communes, répandues et abondantes sur l'ensemble de l'aire de répartition comme par exemple *Apodemus sylvaticus*, *Mus musculus*, *Rattus rattus*, etc. Les distributions de ces dernières atteignent effectivement une limite géographique mais il n'y a pas d'observation généralisée de populations rares à un endroit donné de leur aire de distribution.

Grandes différences d'abondance liée à la spécificité de l'espèce ?

La différence entre ces deux patrons (abondant partout – rare et abondant parfois) pourrait s'expliquer par le caractère spécialiste/généraliste de l'écologie de ces différentes espèces. D'une part, les espèces généralistes peuvent occuper une grande variété d'habitats comparés aux espèces spécialistes qui ne se retrouvent que dans un ensemble étroit de conditions environnementales (revue dans Janzen 1978, Jaenike 1990). D'autre part, il a été prouvé que les espèces spécialistes pouvaient être parfois plus abondantes que les généralistes à un endroit donné lorsque des conditions environnementales optimales sont rencontrées (Griffith & Sultan 2012, Verberk *et al.* 2010). Cette observation d'une meilleure compétitivité des spécialistes lorsque de bonnes conditions environnementales sont réunies pourrait

expliquer les grands pics d'abondance chez le loir (dans certaines régions de son aire de distribution). Cette espèce semble en effet présenter une relation hautement spécifique avec son environnement :

- D'un côté, il semble extrêmement adapté à de fortes fluctuations annuelles de disponibilité de nourriture. Le loir gris se reproduit très tardivement, 3 mois après sa sortie d'hibernation, ce qui fait de lui un cas unique parmi les hibernants (Bieber & Ruf 2004). Les espèces hibernantes tendent généralement à se reproduire très tôt dans la saison d'activité, les portées les plus précoces ayant une plus grande probabilité de survie grâce au temps qui leur est donné pour grandir et faire des réserves avant l'hiver (Armitage *et al.* 1976, Murie & Boag 1984, Sauer & Slade 1987). La relation temporelle existant entre la reproduction et l'hibernation chez cette espèce est déterminée par la disponibilité en faînes et en glands des forêts qu'elle occupe. Lors des années pauvres en fruits secs, les loirs ne se reproduisent pas (Bieber 1998, Schlund *et al.* 2002, Pilastro *et al.* 2003, Fietz *et al.* 2004).

- D'un autre côté, peu de différences concernant l'habitat, la taille du domaine vital et les déplacements de l'espèce ont été relevées entre nos résultats et ceux des études réalisées dans d'autres pays situés plus au centre de son aire de répartition. Cela suggère que l'animal tend à chercher des habitats optimums à la limite de son aire de répartition. Il ne semble pas avoir réussi à étendre sa niche écologique à des milieux plus ouverts par exemple ou à des habitats moins diversifiés où les déplacements devraient être plus importants pour trouver une nourriture adéquate. Ceci a été démontré notamment pour la Chouette hulotte, *Strix aluco*, au Nord de son aire de distribution (Sunde *et al.* 2001).

Ces observations démontrent l'importante spécificité écologique du loir gris et sa faible capacité d'adaptation exacerbant sans doute sa rareté naturelle dans le nord-ouest de son aire de répartition limitée par des conditions environnementales moins favorables.

Lien entre abondance et grande diversité génétique due à des facteurs spatiaux et/ou temporels ?

Dans le cadre de nos réflexions, il est important de prendre en compte l'aspect génétique de la situation en plus des considérations écologiques déjà abordées ci-dessus. La réduction de la densité des populations en limite d'aire pourrait être due également à la position périphérique de ces populations. Les populations périphériques sont en effet souvent de petites tailles et isolées des populations plus centrales (Lesica & allendorf 1995). Cela peut entraîner une réduction du flux génique qui, combiné à une petite taille des populations,

favorisera la dérive génétique et donc une diminution de la diversité génétique. Il résulterait une diminution de la capacité d'adaptation de l'espèce à la limite de son aire de distribution. Cette corrélation entre limite d'aire et plus faible diversité génétique a été démontrée dans de nombreuses études (revue dans Lesica & Allendorf 1995, Soule 1973, Safriel *et al.* 1994). Notons toutefois que ce patron n'est pas toujours observé, comme par exemple chez *Picea abies* (Tigerstedt 1973) ou encore chez *Camelia japonica* (Wendel & Parks 1985).

Dans le cas du loir gris, nous avons mis en évidence une plus faible diversité génétique dans les populations périphériques de l'espèce en Belgique, en Allemagne et en Russie au moyen de marqueurs microsatellites. Une très forte différenciation génétique de ces trois populations a été également identifiée, ce qui prouve l'effet non négligeable de la situation périphérique de ces populations. Il est en effet courant d'observer une différenciation génétique des populations périphériques dues à des conditions environnementales marginales et à une sélection directionnelle différente de celles des populations plus centrales (Lesica & Allendorf 1995).

La structure génétique d'une espèce doit non seulement être observée de manière spatiale (e.g. périphérie/centre) mais aussi de manière temporelle. Garner *et al.* (2004) ont ainsi suggéré que le patron de diversité asymétrique observé chez la grenouille de Lataste, *Rana latastei*, était plus dû à une recolonisation post-glaciaire qu'à une localisation périphérique des populations en question.

Les changements climatiques du Quaternaire ont eu de profondes répercussions sur la structure génétique actuelle des espèces. Les espèces adaptées aux climats tempérés ont subi de nombreuses contractions et expansions de leurs aires de répartition. Celles-ci eurent comme conséquence l'extinction régulière des populations du Nord de l'Europe pendant les phases glaciaires. Lors des phases de réchauffement interglaciaire, ces extinctions furent suivies par des expansions rapides de populations à partir de régions refuges situées principalement dans les péninsules méditerranéennes (Taberlet *et al.* 1998). Ce processus impliquerait de nombreux étranglements génétiques ayant pour conséquence une perte importante de la variabilité génétique intraspécifique des espèces dans le Nord de l'Europe (Hewitt 1996, 1999, 2001). Au contraire, les populations vivant dans le Sud de l'Europe furent moins affectées par de telles fluctuations climatiques et devraient présenter une diversité génétique plus importante.

Dans le cas du loir gris, notre étude phylogéographique a mis en évidence : (i) un gradient de diversité génétique latitudinal avec une contraction des populations lors du dernier

maximum glaciaire dans les refuges méditerranéens ; (ii) une recolonisation vers le Nord en début d'Holocène à partir du Nord de l'Italie. Cela signifie que la structure génétique de l'espèce a fortement été influencée par les événements climatiques du Quaternaire. La faible diversité génétique observée dans les populations du Nord pourrait ainsi avoir été mise en place par des effets fondateurs et des goulots d'étranglements ayant pour origine la recolonisation post-glaciaire de l'espèce à l'Holocène. Par conséquent, les populations nordiques pourraient présenter une plus faible capacité d'adaptation et une plus mauvaise santé génétique contribuant à la rareté de l'espèce dans ces régions.

Rareté liée à la sensibilité de l'espèce face à la fragmentation de son habitat ?

Les marqueurs microsatellites utilisés dans notre étude ont également confirmé le lien étroit existant entre le loir gris et les forêts décidues en apportant la preuve d'une différenciation génétique précoce (Holocène) d'une espèce forestière due à l'impact de l'Homme. Une structure géographique complexe a ainsi été révélée suggérant une différenciation génétique en deux temps. Une première séparation de la région Sud-Est s'est produite, probablement, à partir d'un unique refuge italien, il y a 8000-7000 ans, correspondant à une première période de modification anthropique intense de l'environnement avec une extension progressive des pratiques agricoles (Zohary & Hopf 1993). Une deuxième phase plus importante de différenciation des populations s'est ensuite produite il y a 2000 ans, avec la sous-division d'un groupe occidental reprenant la Belgique, les Pyrénées, la France et la Suisse et d'un groupe Nord-centre européen incluant l'Allemagne et les populations d'Europe centrale. Toutes ces régions semblent avoir été profondément marquées à cette époque par les pratiques agricoles et la déforestation, particulièrement pendant l'empire Romain (Kaplan *et al.* 2009).

Cette forte sensibilité à la fragmentation des forêts pourrait jouer un rôle dans l'asymétrie de densité des populations observées chez le loir en exacerbant l'isolement des populations nordiques, leur consanguinité, l'action de la dérive génétique et donc la diminution de la variabilité génétique des populations.

En conclusion de ce chapitre, l'ensemble des facteurs énumérés explique les différences d'abondance au sein d'une même espèce comme le Loir gris. Il semblerait cependant que ce soit la forte spécificité écologique de l'espèce qui met en place un si grand écart entre les deux extrémités du patron de densité : (i) une rareté de l'espèce dans certaines

régions de son aire de distribution aux conditions environnementales moins favorables ; (ii) une sur-abondance dans d'autres régions entraînant une régulation des populations.

2. Faut-il considérer ces espèces au statut ambigu comme des espèces sensibles à protéger ou pas ? Si oui, comment ?

La particularité du loir gris réside dans le fait que non seulement il n'est pas considéré comme une espèce prioritaire en conservation mais qu'en plus, il est catégorisé comme nuisible dans certaines régions où il abonde. Pourtant, ses populations situées au Nord de son aire de distribution sont effectivement rares. D'après nos résultats, étant donné leur santé génétique et la spécificité écologique de l'espèce, il semblerait que ces populations puissent décliner dans le futur si aucun effort de conservation ne leur est alloué.

Une espèce commune non dénuée d'intérêt et sensible

Si l'on considère la rareté d'une espèce comme étant une généralisation de petites populations et/ou une distribution restreinte (Gaston 1994), le loir gris ne rentre pas dans cette catégorie. Selon les critères de rareté de Rabinowitz, l'espèce ne semble pas non plus rare, présentant peut être un habitat spécifique mais en contrepartie une large aire de distribution avec des tailles de populations à la fois petites et grandes, révélant toute l'ambiguïté de cette espèce. C'est aussi l'avis de l'UICN qui le considère comme étant « *least concern* » malgré leur constatation de populations rares et en déclin au Nord, ainsi qu'une absence de données concernant l'évolution des populations (Amori *et al.* 2008).

Malgré sa rareté au Nord de son aire de répartition, certains pourraient donc considérer le loir gris comme une espèce commune vu sa large distribution et son abondance locale à certains endroits. Mais les espèces communes sont loin d'être dénuées de tout intérêt contrairement aux croyances habituelles.

Un nombre croissant d'études souligne ainsi le rôle essentiel des espèces communes dans le fonctionnement des écosystèmes (Gaston & Fuller 2008). Celles-ci constituent, par exemple, la plus grande partie de la biomasse des écosystèmes, et sont responsables de la majeure partie des services écosystémiques (Gaston & Fuller 2007), de sorte que des variations d'abondance de quelques-unes de ces espèces peuvent avoir des conséquences importantes sur la structure

et le fonctionnement des écosystèmes. Ainsi une réduction, même minimale, de l'abondance d'une espèce commune peut correspondre à une perte d'un très grand nombre d'individus au sein des communautés. Par ailleurs, les espèces communes et répandues soulèvent des préoccupations significatives en matière de conservation pour deux raisons principales (Gaston 2010).

Premièrement, les espèces communes sont les principales victimes de la disparition, la fragmentation et la dégradation de l'habitat. Ce n'est pas seulement le nombre d'espèces qui diminue à cause de ces processus mais aussi le nombre d'individus (Gaston *et al.* 2003). Le criquet des Montagnes rocheuses, *Melanoplus spretus*, constitue une belle illustration du phénomène (Lockwood 2004). Durant les phases de pullulations, cette espèce pouvait se dénombrer à 15 milliards d'individus et se retrouvait à l'Ouest des Etats-Unis entre le Mississippi et les Rocheuses, détruisant les cultures sur de très larges zones. En dehors de cette période, l'espèce était restreinte à un petit nombre dans les vallées en dessous des Rocheuses. Cette région a subi une expansion dramatique de l'agriculture à la fin des années 1800, particulièrement une augmentation des élevages et des cultures fourragères détruisant l'habitat de reproduction de l'espèce. En l'espace de quelques années, le criquet des Montagnes Rocheuses est passé du statut de la plus grande peste agricole de tout l'Amérique du Nord à celui d'espèce éteinte.

Dans le cas du loir gris, nos résultats mais aussi la littérature ont démontré combien cette espèce pouvait être sensible à la fragmentation, la disparition et la modification de son habitat.

Deuxièmement, les espèces communes sont les principales cibles de la surexploitation à grande échelle. Même si d'autres espèces peuvent être impliquées, il est courant de voir quelques espèces répandues et communes être la cible des différentes exploitations humaines (pêche, commerce de la viande de brousse, etc). Pour illustration, le pigeon migrateur, *Ectopistes migratorius*, a ainsi fait les frais d'une surexploitation à outrance. Cette espèce était à une époque l'oiseau le plus abondant sur terre et répandu dans toute l'Amérique du Nord. Pendant l'automne et l'hiver, il était nomade, formant de grand rassemblement à la recherche de nourriture. Au début des années 1900, il s'est vu réduit au statut d'espèce éteinte à l'état sauvage, en grande partie à cause de la surexploitation (Fuller 2000). C'est aussi le cas de l'antilope saïga, *Saiga tatarica*, autrefois très abondante dans les steppes et habitat semi-aride du Sud de la Russie et de l'Asie centrale. Depuis la dislocation de l'ancien URSS, une chasse illégale et incontrôlée pour les cornes et la viande de l'animal a conduit à une diminution catastrophique du nombre d'individus passant d'1 million à quelques dizaines de milliers ainsi

qu'à un sex-ratio déséquilibré provoquant un effondrement de la reproduction (Milner-Gulland *et al.* 2001). La saïga est maintenant listée « en danger critique d'extinction » par l'UICN.

Le loir gris est lui aussi exploité et régulé parfois à outrance. Cela a notamment été le cas dans les îles éoliennes où la chasse a fait disparaître l'espèce de la région (Carpaneto & Cristaldi 1995). Il est chassé et consommé aussi dans diverses régions du sud de l'Europe, en Italie, dans le Sud de la France, les Pyrénées, en Croatie, en Corse, en Ukraine et en Slovénie. En plus d'être exploité, le loir est l'objet de régulation massive de ses populations pour cause de dommages sur des plantations (Piechocki 1974, Santini 1993, Morris 2004). C'est souvent le cas lors de sur-abondances occasionnelles de ses populations dues entre autres à une augmentation de la disponibilité en nourriture (cultures d'arbres fruitiers par exemple) ou à une diminution de la densité de leur prédateur.

Un avenir peu reluisant

Si le loir gris peut être abondant à certains moments, à certains endroits de son aire de répartition, il semble malgré tout que cette espèce, commune ou pas, soit sous le feu des changements globaux actuels. Elle commence déjà à présenter des signes alarmants au Nord de son aire de répartition. Et, compte tenu de sa sensibilité à la fragmentation de son habitat et de sa spécificité écologique, sa situation pourrait encore s'aggraver suite à deux facteurs :

- la fragmentation des forêts actuelle (Wade *et al.* 2003, [Encadré 18](#)) et futur. Un rapport de 2011 sur les forêts d'Europe révèle ainsi que si, chaque année, l'Europe gagne 800.000 hectares de surfaces boisées, elle connaît par contre un morcellement croissant surtout en Espagne, au centre de l'Europe et au nord de la Méditerranée ;
- les changements climatiques. Le degré de gravité avec lequel les espèces seront touchées par le changement climatique dépend en effet des changements climatiques locaux, de la tolérance environnementale de l'espèce, de sa capacité de dispersion et de sa capacité d'évoluer ou de s'adapter à de nouvelles conditions environnementales. Le loir gris étant une espèce spécialiste, des extinctions locales des populations sont à craindre dans le futur. De plus, notre projection de la distribution de l'espèce dans le futur sous l'influence du changement climatique a révélé une contraction de sa distribution dans les péninsules italienne et balkanique. Or, ces deux régions sont deux réservoirs importants de la diversité génétique de l'espèce. La disparition des ces

populations italienne et balkanique risque d'entraîner une perte dramatique du pool global de diversité génétique de l'espèce.

Un futur inquiétant pour certaines espèces communes, particulièrement les spécialistes

Le loir gris n'est pas la seule espèce « commune » présentant de tels signaux d'alertes. Les populations d'oiseaux communs en Europe ont décliné de manière dramatique entre 1990 et 2000, surtout les oiseaux liés aux forêts (déclin de 10%) et aux zones agricoles (déclin de 25%), donc les espèces spécialistes (European Community 2009). Une étude de 16 ans sur les papillons communs en Hollande a révélé, quant à elle, que 55% d'entre eux (11 espèces sur 20) souffrent d'important déclin de leur abondance et distribution (Van Dyck *et al.* 2009). De manière générale, l'abondance de ces espèces a diminué de 30%. Certaines de ces espèces étaient autrefois omniprésentes dans les jardins et les parcs et deux d'entre elles étaient même considérées auparavant comme des pestes agricoles.

La liste d'espèces communes présentant des signes alarmants de déclin potentiel s'allonge lorsqu'on prend en compte les changements globaux futurs. Par exemple, une étude récente (Fischer *et al.* 2010), basée sur la modélisation, prédit qu'avant 2100, le nombre d'arbres dans les zones agricoles australiennes diminuera de 2/3 par rapport à son niveau actuel, influençant négativement un grand nombre d'espèces communes actuelles d'oiseaux et de chauves-souris par un déclin de 50%. Un tel déclin a été démontré pour 24 espèces d'oiseaux sur 32 et sur les 6 espèces de chauves-souris utilisées pour le modèle.

Au vu de cette diminution globale d'un grand nombre d'espèces communes en relation avec les changements globaux actuels, il est peut être temps d'envisager la conservation des espèces sous de nouvelles perspectives que sous la seule question de la rareté...

Comment protéger ?

Cette thèse aura fourni une série de preuves démontrant l'état préoccupant du loir gris entraînant une discussion plus générale sur la conservation des espèces répandues. Quelles devront être les mesures de conservation mises en place ? Le taux d'extinction des populations est estimé à être 3 à 8 fois plus grand que celui des espèces (Hugues *et al.* 1997). Par conséquent, des pertes substantielles de diversité génétique ont lieu au niveau populationnel bien avant que des mesures de conservation puissent être prise au niveau spécifique. L'érosion de la diversité génétique des mammifères mise en évidence par Garner *et al.* (2005) suggère que les mesures de conservation soient prises en dessous du niveau de

l'espèce pour endiguer les pertes futures. Lorsque les mesures concrètes de gestion d'une espèce se font au niveau des populations, un des principaux problèmes qui se posent au gestionnaire de définir : quelles sont les populations à conserver en priorité ?

Nous avons vu en introduction les concepts d'*Evolutionary Significant Units* (ESU) et de *Management Units* (MU). Rappelons ici que selon la définition opérationnelle en cours actuellement, les ESU sont identifiées comme étant des unités réciproquement monophylétiques pour les allèles mitochondriaux et qu'elles doivent montrer des divergences significatives de fréquences alléliques au niveau des loci nucléaires (Moritz 1994). Les MU quant à elles sont des populations affichant des différences significatives de fréquences alléliques au niveau des loci mitochondriaux et nucléaires (Moritz 1994). En pratique, les MU sont plus souvent définies par des différences significatives au niveau des fréquences alléliques entre populations, à savoir des valeurs de F_{st} significativement différentes.

Il semblerait, chez le Loir gris, que les populations belges, allemandes et russes pourraient être considérées comme des MUs différentes vu leurs différenciations génétiques élevées respectives. Une partie de la communauté scientifique prône l'intérêt des populations périphériques pour leur capacité à pouvoir présenter des adaptations particulières à des conditions climatiques limitantes pouvant mener par la suite à des événements de spéciation (Mayr 1963, Gavrilets *et al.* 2000). De par leur potentiel évolutif et leur adaptation à des conditions environnementales stressantes, les populations périphériques peuvent donc être importantes pour la survie au long terme et l'évolution de l'espèce, particulièrement dans le cas des changements environnementaux actuels. Dans le cas du loir gris, notre étude écologique n'a justement pas mis en évidence une écologie différente en limite d'aire comparée aux régions situées plus au centre de l'aire de distribution, ormis peut être une plus grande part de carnivorie dans l'alimentation. Nous ne pouvons dès lors pas actuellement plébisciter l'intérêt de ces trois populations génétiquement différenciées sans procéder à des études plus poussées et plus étendues. Cependant, l'étude de Channell et Lomolino (2000) portant sur la contraction de la distribution de 245 espèces a révélé que 240 espèces avaient persisté en périphérie de leur distribution historique, ce qui démontre l'intérêt de ces populations périphériques.

Les populations méridionales de loirs gris mériteraient toute notre attention étant donné leur importante diversité génétique et leur situation préoccupante vu la migration Nord-Est future des populations de loirs gris mise en évidence dans cette thèse. Il faudrait donc penser à mettre en place des corridors de végétation adéquats pour l'espèce afin de faciliter le déplacement futur des populations.

3. Conclusions & Perspectives

En conclusion de ce travail, il est impossible de ne pas souligner l'intérêt d'une étude multidisciplinaire. Notre travail ayant comme objectifs des questions globales et à large échelle, il était nécessaire d'associer plusieurs disciplines complémentaires pour arriver à obtenir une vue d'ensemble de la problématique. Combiner l'écologie et la génétique nous a ainsi permis de comprendre pourquoi une espèce comme le loir gris pouvait présenter de telles différences de densités au Nord et au Sud. D'une part, l'écologie a mis en évidence la spécificité écologique de l'espèce limitant les capacités d'adaptation des populations éloignées de l'optimum écologique. De son côté, la génétique a mis en évidence un front de recolonisation Sud-Nord et donc une perte de diversité génétique au niveau des populations recolonisatrices. Ces deux facteurs agissant de concert dans le patron observé, l'utilisation de seulement une des disciplines aurait fait perdre une grande partie de l'information.

Ce travail a apporté une contribution intéressante en terme de conservation et de gestion des ressources. Premièrement, nous avons montré qu'une espèce considérée comme commune et « sans histoire » (selon l'UICN en tous cas) pourrait entrer rapidement dans le vortex d'extinction de Soulé et devenir une espèce « en danger d'extinction » si on prend en considération l'impact des changements globaux sur les espèces (comme la fragmentation des forêts et le changement climatique dans notre cas d'étude). Cette conclusion va dans le sens d'une nouvelle façon de penser dans le domaine de la conservation mettant en avant l'importance de ne pas se concentrer uniquement sur les espèces rares mais aussi sur les espèces plus répandues présentant des signes de déclin (Gaston 2010, Lindenmayer *et al.* 2011). En effet, si la clé de la conservation est d'empêcher les espèces de décliner et de s'éteindre (Soulé 1985, Sodhi & Ehrlich 2010), il faut que nous soyons idéalement pro-actif et travailler dans le sens d'une reconnaissance et d'une détection précoce des menaces, de l'évolution des abondances et/ou des contractions des distributions (Lindenmayer *et al.* 2011). Etant donné cet enregistrement de déclin des espèces communes et répandues, une question se soulève : Est-il possible d'identifier et/ou de prédire quelle espèce commune est potentiellement à risque ? En se basant sur une analyse détaillée des papillons finlandais, Kotiaho *et al.* (2005) ont suggéré que les espèces non listées comme « menacées » dans les listes rouges de l'UICN mais qui partagent de nombreuses caractéristiques écologiques avec

les espèces menacées, devraient voir leur statut re-considéré. Suivant les recommandations pertinentes de Kotiaho *et al.*, comme l'ensemble des membres de la famille des gliridés partage des caractéristiques écologiques très similaires et que 10 des 13 espèces des Gliridés du Paléarctique sont considérées comme en danger dans leur pays, vulnérables ou quasi-menacées selon l'UICN, nous suggérons de reconsidérer le statut des 3 espèces de Gliridés du Paléarctique dont le statut actuel est « *least concern* », à savoir *Glis glis*, *Muscardinus avellanarius*, et *Dyromys nitedula*. D'autant plus que les populations nordiques de ces trois espèces montrent un déclin avéré, que les populations du sud de *Glis glis* et *Muscardinus avellanarius* verront prochainement leur habitat devenir inadéquat à cause du changement climatique, et que les populations européennes de loir gris montre une diversité génétique mitochondrial très faible.

Une deuxième implication importante de notre travail aura été de démontrer qu'il est essentiel de prendre en compte les changements futurs de distribution des espèces dus aux changements climatiques lorsqu'il s'agit de désigner des populations importantes en terme de conservation. Cette observation est particulièrement intéressante d'autant plus que l'intégration de la diversité génétique dans les mouvements futurs potentiels des espèces dus aux changements climatiques est rarement prise en compte actuellement dans les plans de conservation. La modélisation de la distribution d'espèces voisines – mais néanmoins aux écologies légèrement différentes - couplée à l'étude de leur phylogéographie serait particulièrement intéressante pour corroborer, on non, les résultats obtenus et appuyer nos recommandations en terme de conservation. Notre étude préliminaire sur la modélisation de la distribution des trois Gliridés européens laisse déjà entrevoir une réponse différente en fonction de la spécificité écologique de l'espèce mais des résultats plus approfondis sont nécessaires pour tirer d'avantage de conclusions. C'est dans cette optique que l'unité de génétique de conservation de l'ULg a initié il y a quelques années déjà une étude génétique couplée à la modélisation de la distribution et à la morphométrie du muscardin ainsi qu'une étude sur la phylogéographie du lérot. Il ne restera que le lérotin, le quatrième gliridé d'Europe occidentale à être mis sous la loupe pour compléter une étude globale sur les gliridés d'Europe occidentale.

Troisièmement, notre travail a mis en lumière la preuve d'un impact particulièrement précoce des changements globaux actuels sur certaines espèces, en particulier les espèces forestières. Cette étude rentre dans le débat houleux actuel qui oppose les scientifiques sur le

début réel de ce que certains appellent déjà maintenant l'Anthropocène. Il serait intéressant de se pencher sur l'impact de cette fragmentation précoce des forêts sur d'autres espèces forestières afin de poursuivre le débat.

GLOSSAIRE

Ce glossaire a été créé afin que cette thèse puisse être lue par le plus grand nombre et le tout public.

Allèle : Deux formes possibles d'un même gène

Caractère dérivé : Nouveau caractère qui est le résultat d'une modification d'un caractère ancestral au cours de l'évolution.

Codominant : Un marqueur codominant peut différencier l'hétérozygote de l'homozygote au locus en question.

Dérive génique : Processus par lequel les fréquences alléliques changent dans les petites populations à cause de biais aléatoires d'échantillonnage dans la transmission des allèles d'une génération à l'autre.

Diploïde : Chez une espèce diploïde, dans chacune de leurs cellules somatiques, les chromosomes sont en double exemplaire, groupés par paires d'homologues.

Effet fondateur : On dit qu'il y a effet fondateur lorsqu'une nouvelle population est créée à partir d'un nombre relativement restreint d'individus provenant d'une population mère.

Flux génique : Echange de plusieurs gènes ou de leurs allèles entre différentes populations apparentées.

Haploïdie : Une cellule biologique est haploïde lorsque les chromosomes qu'elle contient sont chacun en un seul exemplaire

Haplotype : Ensemble de gènes situés côte à côte sur un chromosome et généralement transmis ensemble à la génération suivante.

Hétéroplasmie : correspond à la présence dans une cellule ou un tissu de deux types de génomes mitochondriaux différents par des mutations ou du polymorphisme génique.

Hétérozygote : Un individu est hétérozygote pour un gène quand il possède deux allèles différents de ce gène.

Hétérozygotie (Le taux d') : Moyenne des fréquences des hétérozygotes observées à chacun des locus.

Homozygote : Un individu est homozygote pour un gène quand il possède deux allèles identiques de ce gène.

Locus : Emplacement occupé par un gène (et donc par ses divers allèles) sur un chromosome.

Métapopulation : Ensemble de populations d'une même espèce, séparées par des barrières géographiques, entre lesquelles il existe des échanges (flux de gènes) plus ou moins abondants et fréquents.

Monophylétique : Dans la classification des êtres vivants, un groupe ou taxon est dit monophylétique lorsque qu'il regroupe une espèce et tous ses descendants. On parle également de clade.

Paraphylétique : Dans la classification des êtres vivants, un groupe ou taxon est dit paraphylétique lorsque qu'il regroupe un ancêtre commun avec une partie de ses descendants.

Polyphylétique : Dans la classification des êtres vivants, un groupe ou taxon est dit polyphylétique lorsque qu'il regroupe des taxons en excluant leur ancêtre commun.

Population : Ensemble d'individus dont tous ont la même probabilité de se croiser entre eux, et qui se reproduisent moins (ou pas du tout) avec les membres d'autres populations. Mais cette reproduction diminuée est due à des critères extrinsèques (spatiaux par exemple), et non à des barrières génétiques entre les groupes.

Pseudogène nucléaire : copie de gènes non exprimées issus de portions d'ADNmt parfois transposées dans le noyau

Valeur sélective : (fitness, succès reproducteur ou valeur adaptative) Le succès reproducteur est la capacité qu'a un individu à diffuser ses gènes. Cela se mesure par le nombre de descendants fertiles qu'il a ou, pour être plus précis, le nombre de descendants qui se reproduiront également.

BIBLIOGRAPHIE

- Amori G, Hutterer R, Kryštufek B, Yigit N, Mitsain G, Muñoz LJP, Meinig H, Juškaitis R (2008) *Glis glis*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species.
- Andrewartha HG, Birch LC (1954) *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Angers B, Bernatchez L (1998) Combined use of SMM and non-SMM methods to infer fine structure and evolutionary history of closely related brook charr (*Salvelinus fontinalis*, *Salmonidae*) populations from microsatellites. *Mol Biol Evol*, **15**, 143-159.
- Arctander P (1995) Comparison of a mitochondrial gene and a corresponding nuclear pseudogene. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, **262**, 13-19.
- Armitage KB, Dowhower JF, Svendsen GF (1976) Seasonal changes in weights of marmots. *Am Midl Nat*, **96**, 36–51.
- Austin MP, Pausas JG, Nicholls AO (1996) Patterns of tree species richness in relation to environment in south-eastern New South Wales. *Aust. J. Ecol.*, **21**, 154- 164.
- Avise JC, Lansman RA, Shade RO (1979) The use of restriction endonucleases to measure mitochondrial DNA sequence relatedness in natural populations. I. Population Structure and evolution in the genus *Peromyscus*. *Genetics*, **92**, 279-295.
- Avise JC, Shapira JF, Daniel SW, Aquadro CF, Lansman RA (1983) Mitochondrial DNA differentiation during the speciation process in *Peromyscus*. *Mol. Biol. Evol.*, **1**, 38-56.
- Avise JC (1994) *Molecular markers, natural history and evolution*. New-York, USA, Chapman & Hall.
- Avise JC, Walker D (1998) Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proc R Soc Lond B*, **265**, 457-463.
- Avise JC (2000) *Phylogeography: The history and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge.
- Avise JC (2004) *Molecular markers, natural history and evolution*. 2nd ed. Chapman and Hall, London, 511 pp.
- Baillie JEM, Hilton-Taylor C, Stuart S (2004) 2004 IUCN Red List of Threatened Species: A global species assessment. In, p. 217. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK
- Bako B, Csorba G, Berty L (1998) Distribution and ecological requirements of dormouse species occurring in Hungary. *Natura Croatica*, **7**, 1-9.
- Barnosky AD, Matske N, Tomiya S *et al.* (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, **471**, 51-57.
- Beaumont M, Bruford MW (1999) Microsatellites in conservation genetics. In: Goldstein DB, Schlötterer C (Eds) *Microsatellites. Evolution and applications* Oxford University Press: New York. Pp 165-182.
- Beaumont MA, Nielsen R, Robert C *et al.* (2010) In defence of model-based inference in phylogeography. *Molecular Ecology*, **19**, 436–446.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2005) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, 4th edn. Blackwell. Oxford.
- Bengtsson J, Baillie SR, Lawton JH (1997) Community variability increases with time. *Oikos*, **78**, 249-256.
- Berg L & Berg A (1998) Nest site selection by the dormouse *Muscardinus avellanarius* in two different landscapes. *Ann. Zool. Fennici*, **35**, 115-122.
- Berg AA, Hamrick JL (1997) Quantification of genetic diversity at allozyme loci. *Can. J. For. Res.*, **27**, 415-424.

- Bertorelle G, Benazzo A, Mona S (2010) ABC as a flexible framework to estimate demography over space and time: some cons, many pros. *Molecular Ecology*, **19**, 2609–2625.
- Bieber C (1994) Dispersal behaviour of the edible dormouse (*Myoxus glis* L.) in a fragmented landscape in Central Germany. *Hystrix*, **6**, 257-264
- Bieber C (1998) Population dynamics, sexual activity, and reproduction failure in the fat dormouse (*Myoxus glis*). *Journal of Zoology*, **244**, 223-229.
- Bieber C, Ruf T (2004) *Seasonal timing of reproduction and hibernation in the edible dormouse (Glis glis)*. In: Barnes, B.M., Carey, H.V. (Eds.), *Life in the Cold—Evolution, Mechanisms, Adaptation, and Application*, vol. 27. Biological Papers University Alaska, University of Alaska, Fairbanks, AK, USA, pp. 113–125.
- Birks JDS, Kitchener AC (1999) *The distribution and status of the polecat Mustela Putorius in Britain in the 1990s*. The Vincent Wildlife Trust, London.
- Blackburn TM, Cassey P, Gaston KJ (2006) Variations on a theme: sources of heterogeneity in the form of the interspecific relationship between abundance and distribution. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1426–1439.
- Bohmann K, Monadjem A, Noer CL et al. (2011) Molecular Diet analysis of two african free-tailed Bats (Lolossidae) using high throughput sequencing. *Plos One*, **6**, DOI: 10.1371/journal.pone.0021441
- Bright PW, Morris PA (1989) *A practical guide to dormouse conservation*. Mammal Society, London.
- Bright PW, Morris PA (1990) habitat requirements of dormice *Muscardinus avellanarius* in relation to woodland management in Southwest England. *Biological Conservation*, **54**, 307-326.
- Bright PW, Mitchell P, Morris PA (1994) Dormouse distribution: survey techniques, insular ecology & selection of sites for conservation. *J. Appl. Ecol.*, **31**, 329-339.
- Brito PH (2007) Contrasting patterns of mitochondrial and microsatellite genetic structure among Western European populations of tawny owls (*Strix aluco*). *Molecular Ecology*, **16**, 3423–3437.
- Brown WM, George M, Wilson AC (1979) Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **76**, 1967-1971.
- Brown JH (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, **124**, 255-279.
- Brown JH, Mehlman DW, Stevens GC (1995) Spatial variation in abundance. *Ecology*, **76**, 2028-2043.
- Brown JH, Lomolino MV (1998) *Biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Brunhoff C, Galbreath E, Fedorov B, Cook JA, Jaarola M (2003) Holarctic phylogéographie of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes. *Molecular Ecology*, **12**, 957-968.
- Bryja J, Smith C, Konecny A, Reichard M (2010) Range-wide population genetic structure of the European bitterling (*Rhodeus amarus*) based on microsatellite and mitochondrial DNA analysis. *Molecular Ecology*, **19**, 4708-4722.
- Burgess M, Morris P, Bright P (2003) Population dynamics of the edible dormouse (*Glis glis*) in England. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **49**, supplement 1, 27–31.
- Butet A (1987) L'analyse microscopique des fèces: une technique non perturbante d'étude des regimes alimentaires des mammifères phytophages. *Arvicola*, **4**, 32-37.
- Capizzi D, Battistini M, Amori G (2002) Analysis of the hazel dormouse, *Muscardinus avellanarius*, distribution in a Mediterranean fragmented woodland. *Italian Journal of Zoology*, **69**, 25-31.

- Carpaneto GM, Cristaldi M (1995) Dormice and Man: a review of past and present relations. *Hystrix*, **6**, 303-330.
- Casanovas-Vilar I, Moya-Sola S, Agusti J, Köhler M (2005). The geography of a faunal turnover: tracking the vallesian crisis. In: *Migrations of organisms: Climate, Geography, Ecology* (eds Ashraf M.T. Elewa). Springer Berlin Heidelberg. Pp. 247-300.
- Castien E (2002) *Glis glis* Linnaeus, 1766, Liron gris. Pp. 428–431 in Atlas de los mamíferos terrestres de España (Palomo LJ & Gisbert J eds.). Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid, Spain.
- Castro A, Real R (2007) Caracterización climática del área de distribución del liron gris *Glis glis* (Linnaeus, 1766) en la España peninsular. *Galemys*, **19(2)**, 19-31.
- Castroviejo J, Garzon J, Palacios F, Castroviejo S (1974) Sobre el Liron Gris (*Glis glis pyrenaicus*) en España. *Acta Vertebrata*, **1**, 121-142.
- Channel R, Lomolino MV (2000) Dynamic biogeography and conservation of endangered species. *Nature*, **403**, 84-86.
- Chase JM, Leibold MA (2003) Ecological Niches. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Check E (2006) It's the junk that makes us human. *Nature*, **444**, 130-131.
- Chen C, Durand E, Forbes F *et al.* (2007) Bayesian clustering algorithms ascertaining spatial population structure: a new computer program and a comparison study. *Molecular Ecology Notes*, **7**, 747-756.
- Civitelli MV, Filipucci MG, Kurtonur C, Ozkan B (1994) Chromosome analysis of three species of Myoxidae. *Hystrix*, **6(1-2)**, 117-126.
- Clavel J, Julliard R, Devictor V (2010) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology & Environment*, *in press*.
- Colles A, Liow LH, Prinzing A (2009) Are specialists at risk under environmental change? Neocological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecology Letters*, **12**, 849-863.
- Cooper SJ, Ibrahim KM, Hewitt GM (1995) Postglacial expansion and genome subdivision in the European grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Molecular Ecology*, **4**, 49-60.
- Corbet GB (1978) The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. British Museum (Natural History), London, United Kingdom.
- Cordellier M, Pfenninger M (2009) Inferring the past to predict the future: climate modelling predictions and phylogeography for the freshwater gastropod *Radix balthica* (Pulmonata, Basommatophora). *Molecular Ecology*, **18**, 534–544.
- Cornuet J-M, Santos F, Beaumont MA, Robert CP, Marin J-M, Balding DJ, Guillemaud T, Estoup A (2008) Inferring population history with DIYABC: a user friendly approach to approximate Bayesian computation. *Bioinformatics*, **24**, 2713-2719.
- Cox CB, Moore PD (1985) *Biogeography: An ecological and Evolutionary Approach*, 4th edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cramer W, Bondeau A, Woodward FI, Prentice IC, Betts RA, Brovkin V *et al.* (2001) Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, **7**, 357-373.
- Crandall KA (1996) Multiple interspecies transmissions of human and simian T-cell leukaemia/lymphoma virus Type I sequences. *Molecular Biology and Evolution*, **13**, 115-131.
- Curole JP, Kocher TD (1999) Mitogenomics: digging deeper with complete mitochondrial genomes. *Trends Ecol. Evol*, **14**, 394– 398.

- Daams R, de Bruijn H (1994) A classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology. *Hystrix*, **6**, 3-50.
- Dabert M, Pawlak A, Jurczynszyn M, Jarmołowski A (2003) Small-insert genomic DNA library of Glis glis (L.) useful for microsatellite isolation. *Biol Lett*, **40(2)**, 119–123.
- de Candolle AI (1855) Géographie botanique raisonnée. Masson, Paris.
- de Queiroz K (1998) The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. Pp. 57-75 (Chapter 5) in *Endless Forms: Species and Speciation*, D. J. Howard and S. H. Berlocher (eds.). Oxford University Press, Oxford, England.
- de Queiroz K (2007) Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, **56(6)**, 879-886
- de Selys-Longchamps (1842) Faune de Belgique, Dessain, Liège, 310 pp.
- de Solla SR, Bonduriansky R, Brooks RJ (1999) Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home range estimates. *J Anim Ecol*, **68**, 221-234.
- Deagle BE, Gales NJ, Evans K et al. (2007) Studying seabird diet through genetic analysis of faeces: a case study on macaroni penguins (*Eudyptes chrysolophus*). *PlosONE*, **2**, e831.
- Deby J (1848) *Histoire naturelle de la Belgique*. I. Mammifères. Ed Ajamar, Bruxelles, 198p.
- Deffontaine V, Libois R, Kotlik P et al. (2005) Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Molecular Ecology*, **14**, 1727–1739.
- Donald PF, Green RE, Heath MF (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society (London) B*, **268**, 25-29.
- Donald PF, Pisano G, Rayment MD, Pain DJ (2002) The Common Agricultural Policy, EU enlargement and the conservation of Europe's farmland birds. *Agr. Ecosyst. Environ.*, **89**, 167–182.
- Douzery EJ, Delsuc F, Stanhope MJ, Huchon D (2003) Local molecular clocks in three nuclear genes: divergence times for rodents and other mammals and incompatibility among fossil calibrations. *J Mol Evol*, **57**, 201-213.
- Drozdz A (1975) Analysis of stomach contents of small mammals. N: Grodzinski et al. (Eds) *Methods for ecological bioenergetics*. I.B.P. books, 24, Blackwell Scientific Publications, Oxford: 337-341.
- Drummond AJ, Rambaut A. 2007. Beast: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC. Evol Biol.*, **7**, 214.
- Edwards KJ, Barker JHA, Daly A, Jones C, Karp A (1996) Microsatellite libraries enriched for several microsatellite sequences in plants. *Biotechniques*, **20**, 758–760.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudyck M et al. (2006) Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129–151.
- Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudik M, Chee YE, Yates CJ (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers. Distrib.*, **17**, 43-57.
- European community (2009) Fourth National Report of the European Community to the Convention on Biological Diversity. www.cbd.int/doc/world/eur/eur-nr-04-en.doc
- Estoup A, Angers B (1998) Microsatellites and minisatellites for molecular ecology: Theoretical and empirical considerations. In *Advances in Molecular Ecology* (Carvalho, G. R., ed.), pp. 55–85. Amsterdam: IOS Press.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**, 2611-2620.

- Excoffier L, Smouse P, Quattro J (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, **131**, 479-491.
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, **164**, 1567-1587.
- Ferguson SH, McLoughlin PD (2000) Effect of energy availability, seasonality, and geographic range on brown bear life history. *Ecography*, **23**, 193-200.
- Ferrière R, Dieckmann U, Couvet D (2004) *Evolutionary Conservation Biology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Fietz J, Schlund W, Dausmann KH, Regelman M, Heldmaier G (2004) Energetic constraints on sexual activity in the male edible dormouse (*Glis glis*). *Oecologia*, **138**, 202-209.
- Filippucci MG, Rodino E, Nevo E, Capanna E (1988) Evolutionary genetics and systematics of the garden dormouse, *Eliomys Wagner*, 1840. 2 – Allozyme diversity and differentiation of chromosomal races. *Boll. Zool.*, **55**, 47-54.
- Fisher DO, Blomberg SP, Owens IPF (2003) Extrinsic versus intrinsic factors in the decline and extinction of Australian marsupials. *Proc R Soc Lond*, **270**, 1801-1808.
- Fischer J, Zerger A, Gibbons P, Stott J, Law B (2010) Tree decline and the future of Australian farmland biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **145**, 19597-19602.
- Foppen R, Verheggen L, Boonman M (2002) Biology, status and conservation of the hazel dormouse (*Muscardinus avellanarius*) in the Netherlands. *Lutra*, **45**, 147-154.
- Foulley JL, Ollivier L (2006) Estimating allelic richness and its diversity. *Livest. Sci*, **101**, 150-158.
- Franco D (1990) Feeding habits of a dormouse population (*Myoxus glis*) of the Asiago Plateau (Venetian Alps). *Hystrix*, **2**, 11-22.
- Frankham R (1996) Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology*, **10**, 1500-1508.
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2002) *Introduction to Conservation genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Frankham R, Kingsolver J (2004) Responses to environmental change: adaptation or extinction. In: Ferrière R, Dieckmann U & Couvet D (eds), *Evolutionary conservation biology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 85-100.
- Frankham R (2005) Genetics and Extinction. *Biological Conservation*, **126**, 131-140.
- Fu YX (1997) Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, **147**, 915-925.
- Fuller E (2000) *Extinct birds*. Oxford University Press, Oxford.
- Gaisler J, Holas V, Homolka M (1977) Ecology and reproduction of Gliridae (Mammalia) in northern Moravia. *Folia Zoologica*, **26**, 213-228.
- Garner TWJ, Pearman PB, Angelone S (2004) Genetic diversity across a vertebrate species' range: a test of the central-peripheral hypothesis. *Molecular Ecology*, **13**, 1047-1053.
- Garner A, Rachlow JL, HICKS JF (2005) Patterns of genetic diversity and its loss in mammalian populations. *Conservation Biology*, **19**, 1215-1221.
- Gaston KJ (1994) *Rarity*. London, Chapman & Hall.
- Gaston KJ, Blackburn TM, Greenwood JJD, Gregory RD, Quinn RM, Lawton JH (2000) Abundance-occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 39-59.
- Gaston KJ, Blackburn TM, Goldewijk KK (2003) Habitat conversion and global avian biodiversity loss. *P. Roy. Soc. Lond. B Bio.*, **270**, 1293-1300.
- Gaston KJ, Fuller RA (2007) Biodiversity and extinction: losing the common and the widespread. *Progress in Physical Geography*, **31**, 213-225.

- Gaston KJ, Fuller RA (2008) Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 14–19.
- Gaston KJ (2010) Valuing common species. *Science*, **327**, 154-155.
- Gavrilets S, Li H, Vose MD (2000) "Patterns of parapatric speciation", *Evolution*, **54**, 1126.
- Ghirardi M, Tizzani P, Dematteis A (2011) Impact of the fat dormouse (*Glis glis* Linnaeus 1766) on hazel orchards in the area of Alta Langa and Belbo, Bormida, Uzzone Valleys (province of Cuneo, Italy): a preliminary assessment of agricultural damage. 8th European Vertebrate Pest Management Conference.
- Gilpin ME, Soulé ME (1986) *Minimum viable populations: processes of species extinction*. Pages 19-34 in ME Soulé, ed. Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Gigirey A, Rey JM (1999) Faecal analysis of the edible dormouse (*Glis glis*) in the northwest Iberian Peninsula. *Z. Säugetierkunde*, **64**, 376-379.
- Gomulkiewicz R, Holt RD (1995) When does evolution by natural selection prevent extinction ? *Evolution*, **49**, 201-207.
- Grant WS, Spies IB, Canino MF (2006) Biogeographic evidence for selection on mitochondrial DNA in North Pacific Walleye Pollock *Theragra chalcogramma*. *Journal of Heredity*, **97**, 571-580.
- Gregory TR (2005) The C-value enigma in plants and animals: A review of parallels and an appeal for partnership. *Annals of Botany*, **95**(1), 133–146.
- Griffith T, Sultan S (2012) Field-based insights to the evolution of specialization: plasticity and fitness across habitats in a specialist/generalist species pair. *Ecology and Evolution*, **2**(4), 778-791.
- Griggs RF (1940) Ecology of rare plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **67**, 575-593.
- Guillot G, Estoup A, Mortier F, Cosson J (2005) A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics*, **170** (3), 1261–1280.
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Modell.*, **135**, 147–186.
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993-1009.
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. *Journal of theoretical Biology*, **7**, 1-52.
- Hannah L, Midgley GF, Millar D (2002) Climate change integrated conservation strategies. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 485-495.
- Harpending HC, Batzer MA, Gurven M et al. (1998) Genetic traces of ancient demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **95**, 1961-1967.
- Harr B, Weiss S, David JR, Brem G, Schlottere C (1998) A microsatellite-based multilocus phylogeny of the *Drosophila melanogaster* species complex. *Curr Biol*, **8**, 1183-1186.
- Harris RB, Fancy SG, Douglas DC, Garner GW, McCabe TR, Pank LF (1990) Tracking wildlife by satellite: current systems and performance. US Fish and Wildlife Service Technical Report 30.
- Hart MW (2011) The species concept as an emergent property of population biology. *Evolution*, **65**, 613-616.
- Hartenberg JL (1981) *The Order Rodentia: Major Questions on Their Evolutionary Origin, Relationships and Suprafamilial Systematics*. Montpellier, Institut des Sciences de l'Evolution. p33.
- Hartl DL, Clark AG (1997) *Principles of population genetics*, 3rd edition. Sinauer associates, Inc, Massachusetts.
- Hays JD, Imbrie J, Shackleton NJ (1976) Variations in the Earth's orbit: pacemaker of the ice ages. *Science*, **194**, 1121-1132.

- Hengeveld R, Haeck J (1982) The distribution of the abundance. I. Measurements. *Journal of Biogeography*, **9**, 303-316.
- Hengeveld R (1994) Biogeographical ecology, *Journal of Biogeography*, **21**, 341-351
- Hernandez PA, Graham CH, Master LL, Albert DL (2006) The effect of sample size and Species characteristics on performance of different species distribution Modelling Methods. *Ecography*, **29**, 773-785.
- Heuertz M, Hausman J-F, Hardy OJ, Vendramin GG, Frascaria-LaCoste N, Vekemans X (2004) Nuclear microsatellites reveal contrasting patterns of genetic structure between western and southeastern European populations of the common ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Evolution*, **58**, 976-988.
- Hewitt GM (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **58**, 247-276.
- Hewitt GM (1999) Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**, 87-112.
- Hewitt GM (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, **405**, 907-913.
- Hewitt GM (2001) Speciation, hybrid zones and phylogéographie- or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*, **10**, 537-549.
- Hewitt GM (2004) Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B*, **359**, 183-195.
- Hey J (2006) On the failure of modern species concepts. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 447-450.
- Hijmans RJ, Graham CH (2006) The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, **12**, 1-10.
- Hillis DM, Dixon MT (1991) Ribosomal DNA – molecular evolution and phylogenetic inference. *Quarterly Review of Biology*, **66**, 410-453.
- Ho SHW, Phillips MJ, Cooper A, Drummond AJ (2005) Time dependency of molecular rate estimates and systematic overestimation of recent divergence times. *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 1561-1568.
- Hoffmann AA, Blows MW (1994) Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends Ecol. Evol.*, **9**, 223-227.
- Holisova V (1968) Notes on the food of edible dormice (Gliridae). *Zoologické Listy*, **17**, 109-114.
- Honnay O, Jacquemyn H (2007) Susceptibility of Common and Rare Plant Species to the Genetic Consequences of Habitat Fragmentation. *Conservation Biology*, **21**, 823-831.
- Honel B (1991) Raumnutzung und Sozialsystem freilebender Siebenschlafer (*Glis glis* L.). Dissertation an der Fakultät für Bio- und Geowissenschaften der Universität Karlsruhe.
- Hoodless A, Morris PA (1993) An estimate of population density of the fat dormouse (*Glis glis*). *Journal of Zoology*, **230**, 337-340.
- Huelsenbeck JP, Larget B, Miller RE, Ronquist F (2002) Potential application and pitfalls of Bayesian inference of phylogeny. *Syst Biol*, **51**, 673-688.
- Hugues JB, Daily GC, Ehrlich PR (1997) Population diversity: its extent and extinction. *Science*, **278**, 689-692.
- Hulova S, Sedlacek F (2008) Population genetic structure of the European ground squirrel in the Czech Republic. *Conserv Genet*, **9**, 615-625.
- Hurrell E, McIntosh G (1984) Mammal society dormouse survey, January 1975-April 1979. *Mammal Review*, **14**, 1-18.
- Irwin DM, Kocher TD, Wilson AC (1991) Evolution of the cytochrome b gene of mammals. *J. Mol. Evol.*, **32**, 128-144.

- Ivashkina VA (2006) Abundance and activity of the edible dormouse (*Glis glis* L.) in the Zhiguli Mountains (Russia, middle Volga region). *Polish Journal of Ecology*, **54**, 337–344.
- Ivashkina VA, Dyuzhaeva IV (2007) Nutrition of the edible dormouse (*Glis glis*) in the Zhiguli Mts (Russia). Proc European Mammal Congr., Siena (Italy), p56.
- Jaarola M, Searle JB (2002) Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology*, **11**, 2613–2621.
- Jaenike J (1990) Host specialization in phytophagous insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **21**, 243–273.
- Janzen DH (1978) *The ecology and evolutionary biology of seed chemistry as relates to seed predation*. Pp. 163–206 in J. B. Harborne, ed. Biochemical aspects of plant and animal coevolution. Academic Press, London.
- Jarne P, Lagoda PJJ (1996) Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 424–429.
- Jeschke JM, Strayer DL (2008) Usefulness of Bioclimatic Models for Studying Climate Change and Invasive Species. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1134**, 1–24.
- Jones-Walters LM, Corbet GB (1991) Genus *Glis*. Pp. 264–267 in *The handbook of British mammals* (GB Corbet and S Harris, eds.). 3rd ed. Blackwell Scientific Publishers, Oxford, United Kingdom.
- Julliard R, Jiguet F, Couvet D (2004) Evidence for the impact of global warming on the long-term population dynamics of common birds. *Proc R Soc Lond*, **271**, S490–492.
- Jurczyszyn M (1995) Population density of *Myoxus glis* (L.) in some forest biotopes. *Hystrix*, **6**, 265–271.
- Jurczyszyn M (2001) Reintroduction of the edible dormouse (*Glis glis*) in Sierakowski Landscape Park (Poland). Preliminary results. *Trakya University Journal of Scientific Research B*, **2**, 111–114.
- Jurczyszyn M (2006) The use of space by translocated edible dormice *Glis glis* (L.) at the site of their original capture and the site of their release: radio-tracking method applied in a reintroduction experiment. *Polish Journal of Ecology*, **54**, 345–350.
- Jurczyszyn M, Zgrabczynska E (2007) Influence of population density and reproduction on space use and spatial relations in the edible dormouse. *Acta Theriologica*, **52**, 181–188.
- Juskaitis R (1995) Distribution, abundance and conservation status of dormice (Myoxidae) in Lithuania. *Hystrix*, **6**, 181–184.
- Juskaitis R (2000) Abundance dynamics of Common dormouse (*Muscardinus avellanarius*), Fat dormouse (*Glis glis*) and Yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) derived from nestbox occupation. *Folia Theriologica Estonica*, **5**, 42–50.
- Juskaitis R (2001) Are dormice rare in Lithuania? *Theriologia Lituanica*, **1**, 73–80.
- Juskaitis R, Siozinyte V (2008) Habitat requirements of the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*) and the fat dormouse (*Glis glis*) in mature mixed forest in Lithuania. *Ekologia*, **27**, 143–151.
- Karagyozyov L, Kalcheva ID, Chapman V (1993) Construction of random small-insert genomic libraries highly enriched for simple sequence repeats. *Nucl. Acids Res.*, **21**, 3911–3912.
- Karl SA, Bowen BW (1999) Evolutionary significant units versus geopolitical taxonomy: molecular systematics of an endangered sea turtle (genus *Chelonia*). *Conservation Biology*, **13**, 990–999.
- Kahmann H (1965) Le loir (*Glis glis* L.) dans les monts Gargano Italie (Apulie), *Mammalia*, **29**, 92–94.

- Kaplan JO, Krumhardt KM, Zimmerman N (2009) The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. *Quaternary Science Reviews*, **28**, 3016-3034.
- Kearney M, Porter W (2009) Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, **12**, 1-17.
- Kenward R (2000) A manual for Wildlife Radio Tagging. Academic Press, London.
- Koenig L (1960) Das Aktionssystem des Siebenschläfers. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **17**, 427-505.
- Koppmann-Rumpf B, Heberer C, Schmidt K-H (2003) Long term study of the reaction of the edible dormouse *Glis glis* (Rodentia: Gliridae) to climatic changes and its interactions with hole-breeding passerines. *Acta Zoologica Academiae Scientarum Hungaricae*, supplement 1, **49**, 69-76.
- Korzukhin MD, TerMikaelian MT, Wagner RG (1996) Process versus empirical models: which approach for forest ecosystem management? *Canadian Journal of Forest Research*, **26**, 879-887.
- Koskinen MT, Knizhin I, Primmer CR, Schlötterer, Weiss S (2002). Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of *Thymallus* spp. (grayling) provides evidence of ice-age mediated environmental perturbations in the world's oldest body of fresh water, Lake Baikal. *Molecular Ecology*, **11**, 2599-2611.
- Kotiaho JS, Kaitala V, Komonen A & Paivinen J (2005) Predicting the risk of extinction from shared ecological characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **102**, 1963-1967.
- Kotlik P, Deffontaine V, Mascheretti S, Zima J, Michaux JR, Searle J (2006) A Northern glacial refugium for bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **103**, 14860-14864.
- Kotze DJ, O'Hara RB (2003) Species decline – but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia*, **135**, 138-148.
- Krystufek B (1999) *Glis glis* (Linnaeus, 1766). 294-295 in *Atlas of European mammals* (A. J. Mitchell-Jones, et al., eds.). T & A D Poyser Natural History, London, United Kingdom.
- Krystufek B, Zadovnik M (2003) Autumn population density of the edible dormouse (*Glis glis*) in the mixed montane forest of central Slovenia over 33 years. *Acta Zoologica Academiae Scientarum Hungaricae*, supplement 1, **49**, 99-108.
- Krystufek B, Hudoklin A, Pavlin D (2003) Population biology of the edible dormouse *Glis glis* in a mixed montane forest in central Slovenia over three years. *Acta Zoologica Academiae Scientarum Hungaricae*, supplement 1, **49**, 85-97.
- Krystufek B, Vohralik V (2005) Mammals of Turkey and Cyprus. Rodentia I: Sciuridae, Dipodidae, Gliridae, Arvicolinae. Univerza na Primorskem, Znanstveno-raziskovalno Središče, Koper, Slovenia.
- Krystufek B, Vohralik V (2008) Distribution of the forest dormouse *Dryomys nitedula* (Pallas 1779) (Rodentia, Myoxidae) in Europe. *Mammal review*, **24(4)**, 161-177.
- Kryštufek (2010) *Glis glis* (Rodentia: Gliridae). *Mammalian Species*, **42**, 195 – 206.
- Lacy RC (1997) Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations. *Journal of Mammalogy*, **78**, 320-335.
- Lamb S, Sington D (1998) *Earth Story. The shaping of our world*. British Broadcasting Corporation Books, London. 240 pp.
- Lande R (1988) Genetics and demography in biological conservation. *Science*, **241**, 1455-1460.
- Lay DM (1967) A study of the mammals of Iran resulting from the Street expedition of 1962-63. *Fieldiana, Zoology*, **54**, 191-194.

- Leakey R, Lewin R (1995) *The Sixth Extinction: Biodiversity and its Survival*. London: Phoenix.
- Lesica P, Allendorf FW (1995) When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, **9**, 753-760.
- Libois R (1982) Enquête sur les espèces de vertébrés menacées de disparition en Wallonie. VI : Les mammifères menacés de disparition en Wallonie. Université de Liège.
- Likhachev GI (1972) The distribution of dormice in the European part of the USSR. *Fauna i Ekologiya Gryzunov* 11:71–115 (in Russian with English summary).
- Lindenmayer DB, Cunningham RB, Donnelly CF, Triggs BE, Belvedere M (1994) Factors influencing the occurrence of mammals in retained linear strips (wildlife corridors) and contiguous stands of montane ash forest in the Central Highlands of Victoria, Southeastern Australia. *Forest Ecology and Management*, **67**, 113-133.
- Lindenmayer DB, Wood JT, McBurney L, MacGregor C, Youngentob, K, Banks SC (2011) How to make a common species rare: a case against conservation complacency. *Biol. Conserv.*, **144(5)**, 1663-1672.
- Lockwood JA (2004): “Locust,” Basic Books, New York, USA.
- McDonald J, Kreitman M (1991) Adaptive protein evolution at the *adh* locus in *Drosophila*. *Nature*, **351**, 652-654.
- McKinney ML (1997) Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. *Annual review of Ecology and Systematic*, **28**, 495-516.
- McPhee RDE, Sues H-D (1999) *Extinctions in Near Time: Causes, Contexts, and Consequences*. Springer. p 179.
- Makowsky R, Marshall JC, McVayc J, Chippindalea PT, Rissler LJ (2010) Phylogeographic analysis and environmental niche modeling of the plainbellied water snake (*Nerodia erythrogaster*) reveals low levels of genetic and ecological differentiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **55**, 985–995.
- Mann CC, Plummer ML (1992) The Butterfly problem. *Atlantic Monthly*, **269**, 47–70.
- Marin G, Pilastro A (1994) Communally breeding dormice, *Glis glis*, are close kin. *Animal behaviour*, **47**, 1485-1487.
- Marshall HD, Newton C, Ritland K (2002) Chloroplast phylogeographie and microsatellite evolution in lodgepole pine (*Pinus contorta* var. *Dougl.*). *Theor. App. Gen.*, **104**, 367-378.
- Mayden R (1997) A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In Claridge M., Dawah H., Wilson M., eds. *The units of biodiversity*. London, UK: Chapman & Hall.
- Mayfield HF (1983) Kirtland’s Warbler, victim of its own rarity? *Auk*, **100**, 974-976.
- Mayr E (1963) *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Cambridge, MA.
- Meffe GK, Carroll CR (1997) *Principles of Conservation Biology*. 2nd edn. Sunderland, MA. Sinauer.
- Melnick DJ, Hoelzer GA (1993) What is mtDNA good for in the study of primate evolution? *Evol. Anthropol.*, **2**, 2–10.
- Michaux JR, Libois R, Paradis E, Filipucci MG (2004) Phylogeographic history of the yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) in Europe and in the Near and Middle East. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **32**, 788-798.
- Milá E, Gibbs HL, Hobson KA (2000) Phylogeography and genetic structure of northern populations of the yellow warbler (*Dendroica petechia*). *Molecular Ecology*, **9**, 667-681.
- Milazzo A, Falletta W, Sara M (2003) Habitat selection of fat dormouse (*Glis glis italicus*) in deciduous woodlands of Sicily. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, Supplement 1, **49**, 117–124.

- Mills LS, Smouse PE (1994) Demographic consequences of inbreeding in remnant populations. *The American Naturalist*, **144**, 412–431.
- Milner-Gulland EJ, Kholodova MV, Bekenov A, Bukreeva OM, Grachev IA, Amgalan L, Lushchekina AA (2001) Dramatic declines in Saiga antelope populations. *Oryx*, **35**(4), 340 - 345.
- Ministry of the Environment (2002) Threatened Wildlife of Japan –Red Data Book 2nd ed.- Volume 1, Mammalia.
- Mohr CO (1947) Table of equivalent populations of North American Mammals. *American Midland Naturalist*, **37**, 223-247.
- Montgelard C, Matthee CA, Robinson TJ (2003) Molecular systematics of dormice (Rodentia: Gliridae) and the radiation of *Graphiurus* in Africa. *Proc. Biol. Sci.*, **270**, 1947-55.
- Morin X, Viner D, Chuine I (2008) Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology*, **96**, 784-794.
- Moritz C (1994) Defining ‘evolutionary significant units’ for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 373-375.
- Moritz C, Lavery S, Slade R (1995) Using allele frequency and phylogeny to define units for conservation and management. In: *Evolution and the Aquatic Ecosystem: Defining Unique Units in Population Conservation* (eds Nielsen JL, Powers GA), pp. 249-262. Symposium 17. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Morris PA, Hoodless A (1992) Movements and hibernaculum site in the fat dormouse (*Glis glis*). *Journal of Zoology*, **228**, 685–687.
- Morris P (1997) A review of the fat dormouse (*Glis glis*) in Britain. *Natura Croatica*, **6**, 163–176.
- Morris P (2004) Dormice. Whittet Books Ltd., Suffolk, United Kingdom.
- Mortelliti A, Sanzo GS, Boitani L (2008) Species’ surrogacy for conservation planning: caveats from comparing the response of three arboreal rodents to habitat loss and fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 1131-1145.
- Moyer GR, Winemiller KO, McPhee MV, Turner TF (2005) Historical demography, selection, and coalescence of mitochondrial and nuclear genes in *Prochilodus* species of Northern South America. *Evolution*, **59**, 599-610.
- Moyle PB, Vondracek B (1985) Structure and persistence of the fish assemblage in a small California stream. *Ecology*, **66**, 1-13.
- Muller H (1989) Untersuchungen zum Raum-Zeit-System freilebender Siebenschläfer (*Glis glis* L.), Diplomarbeit, Universität des Saarlandes, Saarbrücken, 1988. Durchsicht und Verbesserung 1989.
- Müller-Stiess H (1996) Zur Habitatnutzung und Habitattrennung der Bilcharten (Myoxidae) Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.), Gartenschläfer (*Eliomys quercinus* L.) and Siebenschläfer (*Myoxus glis* L.) im Nationalpark Bayerischer Wald. In Müller-Stiess, H. (ed.), Schläfer und Bilche. Tagungsbericht 1. Intern. Bilchkolloquium, St. Oswald 1990. Verein der Freunde des Ersten Deutschen Nationalparks Bayerischer Walde. V., Neuschönau, p. 1–20.
- Müller-Stiess H, Büchner S (2005) Examples of eco- or green bridges for dormice in Germany. 6th International Conference on Dormice (Gliridae), Siedlce (Poland), September 20-24.
- Munday PL (2004) Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Global Change Biol*, **10**, 1642-1647.
- Murie JO, Boag DA (1984) The relationship of body weight to overwinter survival in Columbian ground squirrels. *J Mammal*, **65**, 688–690.

- Murray BR, Rice BL, Keith DA, Myerscough PJ, Howell J, Floyd AG, Mills K, Westoby M (1999) Species in the tail of rank-abundance curves. *Ecology*, **80**, 1806–16.
- Murray D, Bunce M, Cannell B, et al. (2011) DNA-based faecal dietary analysis: a comparison of qPCR and High Throughput Sequencing Approaches. *Plos One*, **6**, e25776. doi:10.1371/journal.pone.0025776
- Neumann K, Michaux JR, Maak S, Jansman HAH, Kayser A, Gattermann R (2005) Genetic spatial structure of European common hamsters (*Cricetus cricetus*)—a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks. *Molecular Ecology*, **14**, 1473–1483.
- Nichols RA, Hewitt GM (1994) The genetic consequences of long distance dispersal during colonization. *Heredity*, **72**, 312-317.
- Nowak RM (1999) *Walker's Mammals of the World*, Vol. II. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Nowakowski WK, Rachwald A, Boratynski P (2000) Ultrasound and audible sound emission in Dormice Family (Gliridae: Rodentia). *Biological Bulletin of poznan*, **37**, 153-158.
- Nowakowski WK, Godlewska M (2006) The importance of animal food for *Dryomys nitedula* and *Glis glis* (L) in Bialowieza forest (East Poland): analysis of faeces. *Pol J Ecol*, **54**, 359-367.
- Ognev SI (1963) Mammals of the USSR and adjacent regions. Rodents Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 741 p.
- Otis DL, White GC (1999) Autocorrelation of location estimates and the analysis of radiotracking data. *Journal of Wildlife Management*, **63**, 1039–1044.
- Özkan B (2006) An observation on the reproductive biology of *Glis glis* (L.) (Rodentia: Gliridae) and body weight gaining of pups in the Istranca Mountains of Turkish Thrace. *International Journal of Zoological Research*, **2**, 129-135.
- Paetkau D, Calvert W, Stirling I, Strobeck C (1995) Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears. *Molecular Ecology*, **4**, 347.
- Page R, Holmes E (2000) *Molecular Evolution, A phylogenetic approach*. Blackwell, Oxford.
- Paetkau D, Waits LP, Clarkson PL, Craighead L, Strobeck C (1997) An empirical evaluation of genetic distance statistics using microsatellite data from bear (*Ursidae*) populations. *Genetics*, **147**, 1943-1957.
- Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361-371.
- Pearson RG (2006) Climate change and the migration capacity of species. *Trends Ecol. Evol.*, **21**, 111-113.
- Pereira HM, Leadley PW, Proenca V, Alkemade R, Scharlemann JPW, Fernandez-Manjarres JF et al. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, **330**, 1496–1501.
- Philips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum Entropy Modelling of Species Geographic Distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231-259.
- Piechocki (1974) Gliroidei e Dipodoidei. In: "Vita degli Animali" (B. Grzimek, ed.). Ediz. ital., Bramante Editrice, Milano, pp. 445-462.
- Pilastro A (1990) Studio di una popolazione di ghiro (*Glis glis* Linnaeus) in un ambiente forestale dei Colli Berici. *Lavori della Societa Veneta di Scienze Naturali*, **15**, 145-155.
- Pilastro A (1992) Communal nesting between breeding females in a free-living population of fat dormouse (*Glis glis* L.). *Bolletino di Zoologia*, **59**, 63–68.
- Pilastro A, Gomiero T, Marin G (1994) Factors affecting body mass of young fat dormice (*Glis glis*) at weaning and by hibernation. *Journal of Zoology (London)*, **234**, 13-23.

- Pilastro A, Missiaglia E, Marin G (1996) Age-related reproductive success in solitary and communally nesting female dormice (*Glis glis*). *Journal of Zoology*, **239**, 601-608.
- Pilastro A, Tavecchia G, Marin G (2003) Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. *Ecology*, **84**, 1784-1792.
- Pilats V (1995) Dormice - their present status in Latvia. *Hystrix*, **6**, 185-194.
- Pimm SL, Jones HL, Diamond JM (1988) On the risk of extinction. *Am. Nat.*, **132**, 757-785.
- Powell RA (2000) Animal home ranges and territories and home range estimators. In: Research Techniques in Animal Ecology (Ed. By Boitani L & Fuller TK), pp 65-110: Columbia University Press.
- Pritchard J, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, **155**, 945-959.
- hazelnut consumption of the Edible dormouse (*Glis glis*) in central Italy. International Conference on Dormouse (Myxoidae), Abstracts, Szent István University, Gödöllő, p. 43.
- Pullin AS (2002) *Conservation biology*. Cambridge University Press, New York.
- Purvis A, Gittleman JL, Cowlishaw G, Mace GM (2000) Predicting extinction risk in declining species. *Proc R. Soc. Lond B Biol Sci*, **267**, 1947-1952.
- Rabinowitz D (1981) *Seven forms of rarity*. Pages 205-217 in H. Synge, editor. The biological aspects of rare plant conservation. Wiley, New York.
- Ramos-Onsins SE, Rozas J (2002) Statistical properties of new neutrality tests against population growth. *Mol. Biol. Evol.*, **19(12)**, 2092-2100.
- Rannala B, Mountain L (1997) Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **94**, 9197-9221.
- Rand DM, Kann LM (1996) Excess amino acid polymorphism in mitochondrial DNA: contrasts among genes from *Drosophila*, mice, and humans. *Molecular Biology and Evolution*, **13(6)**, 735-748.
- Richard M, Thorpe RS (2001) Can microsatellites be used to infer phylogenies? Evidence from population affinities of the Western Canary Island lizard (*Gallotia galloti*). *Mol phylogenet Evol*, **20**, 351-360.
- Ricklefs RE, Miller GL (2005) *Ecologie*. De Boeck Université, Bruxelles: 1-746.
- Rodolfi G (1994) Dormice *Glis glis* activity and hazlnut consumption. *Acta Theriologica*, **39**, 215-220.
- Rogers AR (1995) Genetic evidence for a Pleisocene population explosion. *Evolution*, **49**, 608-615.
- Rooney TPS, Wiegmann SM, Rogers DA, Waller DM (2004) Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conserv Biol*, **18**, 787-798.
- Rossiter SJ, Benda P, Dietz C, Zhang S, Jones G (2007) Rangewide phylogeography in the greater horseshoe bat inferred from microsatellites: implications for population history, taxonomy and conservation. *Molecular Ecology*, **16**, 4699-4714.
- Rossolimo OL, Potapova EG, Pavlinov IY, Kruskop SV, Volzit OV (2001) Dormice (Myoxidae) of the World, 42, Moscow University Press, Moscow.
- Ruf T, Fietz J, Schlund W, Bieber C (2006) High survival in poor years: life history tactics adapted to mast seeding in the edible dormouse. *Ecology*, **87**, 372-381.
- Ruiz-Pesini E, Mishmar D, Brandon M, Procaccio V, Wallace DC (2004) Effects of purifying and adaptative selection on regional variation in human mtDNA. *Science*, **303**, 223-226.
- Ryders OA (1986) Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution*, **1**, 9-10.

- Saccheri L, Kuussaari M, Kankare M, Vikman P, Fortelius W, Hanski I (1998) Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, **392**, 491-494.
- Safriel UN, Volis S, Kark S (1994) Core and peripheral populations and global climate changes. *Israel Journal of Botany Sciences*, **42**, 331-345.
- Sagarin RD, Gaines SD (2002a) The 'abundant center' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology letters*, **5**, 137-147.
- Sagarin RD, Gaines SD (2002b) Geographical abundance distributions of coastal invertebrates: using one-dimensional ranges to test biogeographic hypotheses. *Journal of Biogeography*, **29**, 985-997.
- Santini L (1993) Glirids as pests of agriculture and forestry production. P. 33 in Abstracts of the II Conference on Dormice (Rodentia, Gliridae), Fuscaldo, Italy.
- Sarà M (2000) Ghiri in Sicilia, Ecologia e conservazione. DoraMarkus Ed, Palermo, 122 pp.
- Sauer JR, Slade NA (1987) Uinta ground squirrel demography: is body mass a better categorical variable than age? *Ecology*, **68**, 642-650.
- Sbisa E, Tanzariello F, Reyes A, Pesole G, Saccone C (1997) Mammalian mitochondrial D-loop region structural analysis: identification of new conserved sequences and their functional and evolutionary implications. *Gene*, **205**, 125-140.
- Schinski M, Borowski Z (2008) Spatial organization of the fat dormouse (*Glis glis*) in an oak-hornbeam forest during the mating and post-mating season. *Mammalian Biology*, **73**, 119-127.
- Schlund W, Scharfe F, Ganzhorn JU (2002) Long-term comparison of food availability and reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). *Mammalian Biology*, **67**, 219-223.
- Schmidt K-H, Heberer C, Koppmann-Rumpf B (2002) Long term study of the reaction of edible dormouse (*Myoxus glis*) to climatic changes. *International Conference on Dormouse (Myxoidae)*, Abstracts, Szent Istvan University, Gödöllo, p19.
- Schoener TW (1987) The geographical distribution of rarity. *Oecologia*, **74**, 161-173.
- Schwager M, Covas R, Blaum N, Jeltsch F (2008) Limitations of population models in predicting climate change effects: a simulation study of sociable weavers in southern Africa. *Oikos*, **117**, 1417-1427.
- Scott GW, Fisher KC (1976) Periodicity of hibernation of dormice (*Glis glis*) maintained under controlled conditions. *Can J. Zool*, **50**, 95-105.
- Seaman DE, Millspaugh JJ, Kernohan BJ, Brundige GC, Raedeke KJ, Gitzen RA (1999) Effects of sample size on kernel home range estimates. *Journal of Wildlife Management*, **63**, 739-747.
- Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique (2010) 3ème édition des Perspectives mondiales de la diversité biologique. Montréal, 94 pages.
- Seifert B, Fischer M (2010) Experimental establishment of a declining dry-grassland flagship species in relation to seed origin and target environment. *Biological conservation*, **143**, 1202-1211.
- Shidlovskiy MV (1962) Key to the rodents of Transcaucasia. Mechniereba, Tbilisi, USSR.
- Sidorowicz J (1958) Some notes on the edible dormouse (*Glis glis*) in Poland. *Acta Theriologica*, **2**, 292-295.
- Simberloff D (1998) Small and declining populations. In Conservation science and action (Ed. Sutherland), pp. 116-134. Oxford, UK:Blackwell Science.
- Slatkin M, Hudson RR (1991) Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics*, **129**, 555-562.
- Sodhi NS, Ehrlich PR (2010) *Conservation Biology for All*. Oxford University Press, Oxford, UK. 344 pp.
- Soininen EM, Valentini A, Coissac E, Miquel C, Gielly L *et al.* (2009) Analysing diet of small herbivores: the efficiency of DNA barcoding coupled with high-throughput

- pyrosequencing for deciphering the composition of complex plant mixtures. *Front Zool*, **6**, 16.
- Soltis PS, Gitzendanner MA (1999) Molecular systematics and the conservation of rare species. *Conservation Biology*, **13**, 471–483.
- Sommer R, Benecke N (2005) The recolonisation of Europe by brown bears *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 after the Last glacial maximum. *Mammal review*, **35**, 156-164.
- Soulé M (1973) The epistasis cycle: a theory of marginal populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**, 165–187.
- Soulé ME (1985) What is conservation biology? *Bioscience*, **35**, 727-734.
- Soulé ME (1986) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Stebbins GL (1980) Rarity of plant species: A synthetic viewpoint. *Rhodora*, **82**, 77-86.
- Stoneking M, Soodyall H (1996) Human evolution and the mitochondrial genome. *Curr Opin Genet Dev*, **6**, 731-6.
- Storch G (1978) *Glis glis* (Linnaeus 1766), Vol. 1, Rodentia I. In: Niethammer, J.B. and Krapp, F. (ed.): *Handbuch der Säugetiere Europas*, pp. 243-258.
- Suckling GC (1978) A hair sampling tube for the detection of small mammals in trees. *Australian Wildlife Research*, **5**, 249-252.
- Sunde P, Overskaug K, Bolstad J, Oien IJ (2001) Living at the limit: Ecology and Behaviour of Tawny owls *Strix Aluco* in a Northern edge population in central Norway. *Ardea*, **89**(3), 495-508.
- Swihart RK, Slade NA (1985) Influence of sampling interval on estimates of home range size. *Journal of Wildlife Management*, **49**, 1019-1025.
- Taberlet P, Bouvet J (1994) Mitochondrial DNA polymorphism, phylogéographie, and conservation genetics of the brown bear *Ursus arctos* in Europe. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **255**, 195-200.
- Taberlet P, Fumagalli L, Wust-Saucy AG, Cosson JF (1998) Comparative phylogéographie and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, **7**, 453-464.
- Tallmon DA *et al.* (2004) Comparative evaluation of a new effective population size estimator based on approximate Bayesian computation. *Genetics*, **167**, 977–988.
- Templeton AR, Crandall KA, Sing CF (1992) A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping III. Cladogram estimation. *Genetics*, **132**, 619-633.
- Templeton A (2010) Coherent and incoherent inference in phylogeography and human evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **107**(14), 6376-6381.
- Thompson HV (1952) The edible dormouse (*Glis glis* L.) in England, 1902-1951. *Proceedings of the Zoological Society*, **122**, 1017-1024.
- Thornton KR, Andolfatto P (2006) Approximate Bayesian inference reveals evidence for a recent, severe, bottleneck in a Netherlands population of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **172**, 1607–1619.
- Tigerstedt PMA (1973) Studies on isozyme variation in marginal and central populations of *Picea abies*. *Hereditas*, **75**, 47–60.
- Toth G, Gaspari Z, Jurka J (2000) Microsatellites in different eukaryotic genomes: Survey *Anal. Genome Res.*, **10**, 967-981.
- Tvrkovic N, Dulic B, Grubescic M (1995) Distribution and habitats of dormice in Croatia. *Hystrix*, **6**, 199–207.
- UICN (2001) - Catégories et Critères de l'UICN pour la Liste Rouge : Version 3.1. Commission de la sauvegarde des espèces de l'UICN.

- UICN (2002) Lignes Directrices Techniques de l'UICN en Matiere de Gestion des Populations Ex Situ a des Fins de Conservation (<http://data.iucn.org/dbtw-wpd/edocs/Rep-2002-017-Fr.pdf>)
- UICN (2008) - 2008 IUCN Red List of Threatened Species. - [www.iucnredlist.org]
- UICN (2010) IUCN red list of threatened species. Version 2010.1. IUCN, Species Survival Commission, Gland, Switzerland. Available from <http://www.iucnredlist.org> (accessed March 2010).
- Valdis P (2003) The Fat dormouse (*Glis glis*) in Gauja National Park – The most northern locality within the species's distribution range? *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **49** (Suppl. 1), 131–137.
- Valentini A, Pompanon F, Taberlet P (2009). DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**(2), 110-117.
- Van Dyck H, Van Strien AJ, Maes D, Van Swaay CAM (2009) Declines in common, widespread butterflies in a landscape under intense human use. *Conserv Biol*, **23**, 957–965
- Van Rossum F, Prentice H (2004) Structure of allozyme variation in Nordic *Silene nutans* (Caryophyllaceae): population size, geographical position and immigration history. *Biological Journal of the Linnean Society*, **81**, 357–371.
- Vendramin GG, Fady B, Gonzalez-Martinez SC, Hu FS, Scotti I, Sebastiani F, Soto A, Petit RJ (2008) Genetically depauperate but widespread: the case of an emblematic Mediterranean pine. *Evolution*, **62**, 680–688.
- Verberk WCEP, Velde G, Esselink H (2010) Explaining abundance-occupancy relationships in specialists and generalists: a case study on aquatic macroinvertebrates in standing waters. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 589-601.
- Verbeylen G (2006) Status and conservation of the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*) in the Province of Limburg (Flanders, Belgium). *Lutra*, **49**, 75–88.
- Verdu P, Austerlitz F, Estoup A *et al.* (2009) Origins and genetic diversity of pygmy hunter-gatherers from western Central Africa. *Current Biology*, **19**, 312–318.
- Vietinghoff-Riesch A (1955) Neue Untersuchungen über die Biologie des Siebenschläfers, *Glis glis* (Linne, 1758), aufgrund von Freilandmarkierung im Deister, Niedersachsen, und Beobachtungen im Tierhaus in Hannoversch-Münden. *Säugetierkd Mitt*, **3**, 113-121.
- Vietinghoff-Riesch A (1960) Der Siebenschläfers (*Glis glis*). Monographien der Wildsaugetiere 14. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, Germany.
- Wade TG, Riitters KH, Wickham JD, Jones KB (2003) Distribution and causes of global forest fragmentation. *Conserv. Ecol.*, **7**(2), 7.
- Waltari E, Hijmans RJ, Peterson AT, Nyári AS, Perkins SL, Guralnick RP (2007) Locating Pleistocene Refugia: Comparing Phylogeographic and Ecological Niche Model Predictions. *PLoS ONE*, **2**(7), e563.doi:10.1371/journal.pone.0000563
- Warren S, Hill JK, Thomas JA, Asher J, Fox R, Huntley B *et al.* (2001) Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, **414**, 65-69.
- Webb T, Bartlein PJ (1992) Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annual review of Ecology and Systematic*, **23**, 141-173.
- Wendel PF, Parks CR (1985) Genetic diversity and population structure in *Camellia japonica* L. (Theaceae). *American Journal of Botany*, **72**, 52–65.
- Weinhold U (2008) Draft European Action Plan For the conservation of the Common hamster (*Cricetus cricetus*, L. 1758). Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural habitats. 28th meeting Strasbourg, 24-27 November 2008.
- Willis JC (1922) Age and Area. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.

- Wilson DE, Reeder DM (2005) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Third Edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Winter JD, Ross MJ (1982) Methods in analyzing fish habitat utilization from telemetry data. In: Armantrout N (ed) *Proc Symposium Acquisition and Utilization of Aquatic Habitat Inventory Information*. Am Fish Soc West Div, p 273-279.
- Woillard GM, Mook WG (1981) Carbon-14 dates at Grande Pile: correlation of land and sea chronologies. *Science*, **215**, 159-161.
- Worton BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, **70**, 164-168.
- Wright S (1978) *Evolution and the genetics of populations*, Vol. 4. Variability within and among natural populations. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Wyss OAM (1932) Winterschlaf und Wärmehaushalt, untersucht am Siebenschlafer (*Myoxus glis*). *Pflugers Arch*, **229**, 599-635.
- Yachi S, Loreau M (1999) "Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96(4)**, 1463-1468.
- Zhang DX, Hewitt GM (1996) Nuclear integrations: challenges for mitochondrial DNA markers. *TREE*, **11**, 247-251.
- Zima J, Macholan M, Filipucci MG (1994) Chromosomal variation and systematics of myoxids. *Hystrix*, **6(1-2)**, 63-76.
- Zohary D, Hopf M (1993) *Domestication of plants in the Old World*. ed.2. Clarendon Press, Oxford.
- Zuckerlandl E, Pauling LB (1962) Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity. In: Kasha M, Pullman B (eds) *Horizons in biochemistry*. Academic Press, New York, pp 189-225

ANNEXE 1

nocturne et arboricole

Le Loir, «loup dormant» de

Hélène Hürner
 Etudiante en Doctorat
 Université de Liège
 Boursier F.R.I.A.

Cette dénomination populaire du loir gris provient de la douloureuse morsure qu'il peut occasionner aux malheureux doigts qui voudraient s'en saisir et de cette fascinante hibernation qu'il effectue. Par le présent texte, je vous invite à en apprendre plus sur ce petit animal bien mystérieux et peu connu...

Le Loir gris, *Glis glis*, est en effet un animal très discret qu'on rencontre difficilement par hasard lors de nos promenades en forêts. Sans nul doute à cause de son mode de vie nocturne et arboricole mais aussi, sûrement, à cause de sa rareté dans notre pays. D'habitude, cet animal est plus connu par les bruits qu'il fait en arpentant nos greniers ou encore par les traces de son passage dans nos réserves de nourriture.

Le Loir gris appartient à la famille des Gliridés dont il est le plus grand représentant. On le retrouve en Belgique ainsi que deux autres espèces de la même famille : le Muscardin, *Muscardinus avellanarius* et le Léroty *Eliomys quercinus*. Il se distingue facilement par son dos et ses flancs gris chinchilla, ses joues et son ventre blancs et sa longue queue touffue, presque à la manière d'un écureuil. Sans la queue (de 11 à 19 cm), il mesure de 14 à 20 cm et pèse de 80 à 250 grammes.

Répartition

Le Loir gris se retrouve en Europe depuis les Pyrénées jusqu'à la Baltique et de la Vendée jusqu'à la Volga et le Caucase. Il est présent dans le nord de la Turquie, en Corse, Sardaigne et Sicile mais est absent des régions côtières du nord de la France, de l'Allemagne, de la Pologne ainsi que de l'ensemble des pays scandinaves. Suite à une introduction au



Hélène Hürner/VIDAphoto



nos contrées



Hugues Fajjal

Le Loir, un des plus grands représentants de sa famille en Europe, ressemble un peu à un écureuil gris. Le dessous est blanc, le dessus gris. Il est plus foncé à la queue, la face extérieure des pattes et le pourtour des yeux. Les Loirs ont une préférence pour les feuillus, présentant un sous-bois fourni et un abri protecteur.

début du 20^{ème} siècle, il subsiste une petite population dans le sud-est de l'Angleterre. Dans notre pays, avant que l'on ne découvre une petite population à Torgny en 1948, l'espèce n'était connue avec certitude que de deux localités belges: Dinant (1888) et Buzenol (1937). Depuis, le Loir gris n'est présent de façon quasi permanente qu'en Gaume.

Habitat

En règle générale, on retrouve le Loir gris dans les forêts caducifoliées de type hêtraie,

chênaie ou mixte. Il semble préférer les forêts clairsemées qui présentent des strates arbustives ou buissonnantes et qui lui offrent une plus grande diversité de sources de nourriture. Cependant, on peut également le rencontrer dans les parcs, jardins et vergers ainsi que dans des habitats plus rocailleux. En de nombreuses occasions, il peut aussi se montrer assez aventureux, visitant des cabanes forestières, greniers et habitations. Le nid, de forme ovoïde, est souvent construit dans un arbre creux, une fissure de rocher, un vieux nid de



Photo: Verlingue, Vidéotron



pie ou d'écureuil ou encore dans des nichoirs dont le diamètre d'entrée est de minimum 30 à 35mm. Le nid est habituellement constitué de brindilles, de mousses, de feuilles et d'herbes sèches avec l'intérieur tapissé de matériel doux (laine, poils, plumes).

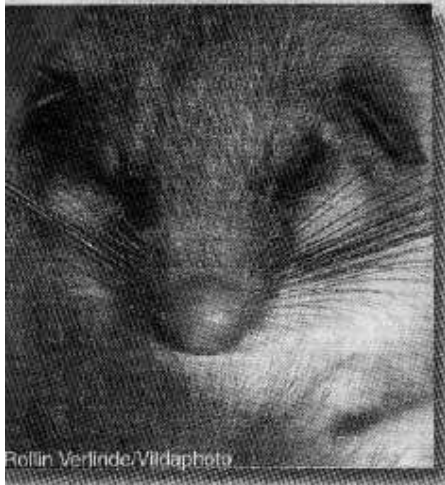
Alimentation

Il a un régime végétarien assez varié et fluctuant avec les saisons. En été, le loir se nourrit principalement de feuilles, de bourgeons et de fruits (mûres, myrtilles, pommes). Tandis qu'en automne, les fruits secs (glands, faines, châtaignes, noix et noisettes) constitueront l'essentiel de son alimentation. Toutefois il ne dédaignera pas de temps en temps une certaine part de protéines animales dans son alimentation tels des insectes, cloportes, vers, mollusques et occasionnelle-

ment des œufs et jeunes oiseaux. Cependant, amis ornithologues, rassurez-vous, cette dernière part de son alimentation n'est vraiment pas significative !

Hibernation

"Dormir comme un loir" est une expression largement justifiée et la réputation de ce petit animal traverse les frontières. Ainsi, en Allemagne, le loir est appelé "Siebenschläfer" ce qui signifie "qui dort sept mois". L'animal rentre en effet en léthargie dès octobre pour ne se réveiller ensuite que vers la mi-mai. Pour réaliser cet exploit, il lui est nécessaire d'emmagasiner une grande quantité de graisse au cours de la saison active. Il peut ainsi doubler son poids en l'espace de 4 mois et, dans certains pays, atteindre 300 grammes à la fin de l'été! C'est sans doute une



Rolfin VerlInde/Vildaphoto

Le Loir dispose de cinq mois environ pour se reproduire et de constituer une réserve de graisse pour passer les sept mois d'hibernation, d'où son nom de «zevenslaper» (celui qui dort sept mois)



des raisons pour lesquelles les anglais l'appellent le "fat dormouse" dont la traduction est "le loir gras". Les Loirs hibernent souvent en groupe de plusieurs individus dans des nids d'hibernation qui sont généralement situés dans le sol à 15-60 cm de profondeur mais on peut également en retrouver en pleine hibernation dans les nichoirs. Lorsqu'il hiberne, le Loir peut faire tomber son rythme cardiaque de 350 battements par minute à environ 4-5 par minute. Il abaisse également sa température, qui d'habitude est de 33-35°C, à quelques degrés au dessus de celle du milieu ambiant. Ce long sommeil est généralement ponctué de brefs réveils qui lui coûtent énormément d'énergie, près de la moitié de ses réserves de graisse est en effet utilisée à cet effet. Ces réveils répondent la plupart du temps à un rythme biologique interne mais ils peuvent aussi être provoqués par les conditions météorologiques (lorsqu'il fait trop froid ou trop chaud) ou par des dérangements. C'est pourquoi, pour le bien de ce petit animal, il est préférable d'éviter les dérangements trop fréquents en hiver car une dépense excessive d'énergie due à ces réveils intempestifs pour-

rait lui être fatale ! En effet, si au printemps, ses réserves sont trop amenuisées, il se peut qu'il n'ait plus la force de se réveiller...

Reproduction

Aussitôt réveillé de sa longue période de repos, l'animal doit se dépêcher de se reproduire afin qu'adultes et jeunes puissent avoir suffisamment de temps pour emmagasiner des graisses et faire face à l'hiver qui arrive déjà. La gestation dure un mois et la période de mise bas s'étale de mi-août à début septembre. Il n'y a qu'une portée par an et le nombre de jeunes est de quatre à six en moyenne. Complètement nus et les yeux fermés à la naissance, les jeunes mettront quatre à sept semaines pour grandir et arriver au sevrage.

Prédateurs

Les principaux prédateurs du Loir sont les rapaces nocturnes tels le Hibou grand-duc, la Chouette hulotte et, exceptionnellement, l'Effraie des clochers. Parmi les mammifères carnivores, c'est surtout la Martre, le Chat sauvage, le Renard et, dans une moindre mesure, la Fouine qui comptent le Loir au nombre de leurs proies. Le Loir a la faculté de surprendre son prédateur lorsqu'il est saisi par la queue car la peau entourant cette partie du corps peut se déchirer d'un coup, laissant l'intéressé pantois avec un fourreau garni de poils en bouche! Par après, les vertèbres caudales de l'animal ainsi mises à nu finissent par se dessécher et par tomber. Il n'est donc pas rare de trouver, dans la nature, des animaux mutilés de la sorte mais qui semblent mener une vie parfaitement normale.

Utilisation du Loir

Les romains considéraient le Loir comme un mets de luxe. Ils en faisaient même l'élevage et les engraisaient dans des jarres spécialement construites à cet effet, appelées "gliraria". Encore actuellement, dans certains pays comme la Slovénie, la Corse ou l'Italie, le Loir est recherché pour la consommation. C'est sans doute pourquoi les anglais l'appellent également "Edible Dormouse", qui signifie "le loir comestible"! Au début de ce siècle, le Loir était encore



également utilisé pour des raisons médicales. Il était ainsi reconnu que la graisse de Loir était très efficace contre les gerçures, les brûlures ou encore les rhumatismes. En plus d'être une particularité gastronomique et médicale, le Loir n'a pas non plus échappé à la mode vestimentaire ! En effet, apparu à la fin du 18^{ème} siècle, le chapeau traditionnel en fourrure de Loir (nécessitant une trentaine d'individus) faisait partie, jusqu'il y a peu, de l'habit typique des slovènes.

En Belgique, cette utilisation "multi-fonctionnelle" du Loir ne s'est jamais développée en raison sans doute de la rareté de l'espèce. Cette rareté est à mettre en relation avec notre climat de type atlantique, frais et pluvieux en été, qui est, semble-t-il, préjudiciable à cette espèce. Il n'est donc pas étonnant que ses effectifs soient, chez nous, extrêmement faibles et uniquement localisés en Lorraine belge qui jouit d'un microclimat favorable. Malheureusement, cette rareté naturelle a été accentuée par des prélèvements excessifs, sous couvert prétendument scientifique, qui ont été réalisés en Gaume à la fin des années quarante et septante...

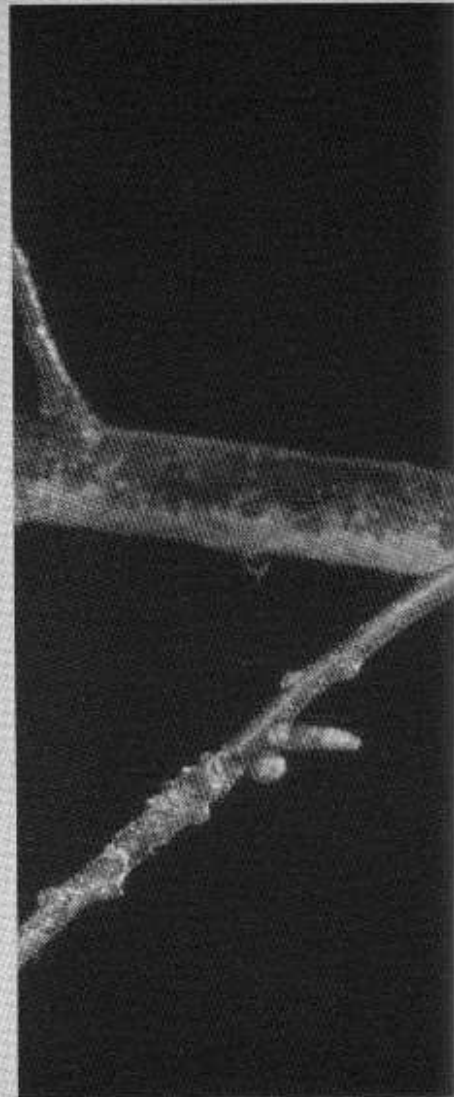
Menaces et statut de protection

Outre la chasse et la consommation qui représentent des menaces mineures, les principales causes de raréfaction du Loir gris sont la disparition de son habitat naturel (déforestation et intensification de l'agriculture), la fragmentation des habitats, la raréfaction des vieux vergers de hautes tiges et le remplacement des forêts caducifoliées par les conifères. En ce qui concerne sa protection légale, au niveau européen, le Loir figure dans l'annexe III de la Convention de Berne parmi les espèces protégées pouvant faire l'objet de prélèvements si la densité de ses populations le permet. En Région wallonne, le Loir est une espèce protégée depuis mars 1983.

Conservation

En conclusion, le Loir est une espèce naturellement fragile à cause de ses faibles densités, son faible succès reproducteur et ses capacités de dispersion limitées. De plus, en Belgique, les populations de Loir gris sont fragilisées par un climat de type atlantique. Dès lors, dans notre pays, des mesures de protection semblent indispensables pour permettre au Loir gris de continuer à arpenter en toute quiétude la Lorraine belge. En 1982, le Dr. Roland Libois, auteur de l'enquête sur les mammifères menacés de disparition en Wallonie (1982), préconisait déjà de faire figurer le Loir sur la liste rouge des espèces (art. 41 de la loi sur la conservation de la Nature modifié par décret du 7 septembre 1989) et proposait la mise en œuvre de zones de protection spéciale des cuestas sinémurienne et bajocienne afin d'assurer une gestion adéquate du couvert forestier feuillu et, donc, une meilleure préservation de l'habitat du Loir.

Enfin, Le loir, tout comme les deux autres Glirodés d'ailleurs, reste une espèce assez méconnue en Belgique. Il serait utile d'entamer chez nous un programme d'inventaire et de surveillance. C'est une tâche que nous nous proposons de mener au cours des quelques années qui viennent. Aussi, toute personne qui réaliserait une observation de Loir, de Lérot ou de Muscardin est-elle invitée à en faire



nocturne et arboricole



Fotolin Veslinder/Wildaphoto

état, avec le plus de détails possible et en localisant très précisément sa découverte, à l'unité de recherches zoogéographiques de l'Ulg (Boulevard du rectorat, Bat. B22, 4000 Sart-Tilman, Liège) ou, par mail, aux adresses suivantes : hhurner@student.ulg.ac.be ou Roland.Libois@ulg.ac.be. En ce qui concerne le Loir, la région qui mérite plus particulièrement attention est la Lorraine belge ainsi que les contreforts méridionaux du massif ardennais.

Pour plus d'informations:

Morris, P. (1997) *The edible dormouse* (Glis

glis). The Mammal Society, London, p20. Comme tous les autres représentants de sa famille, le Loir est un véritable animal nocturne, qui pendant la journée, quitte assez souvent son abri.

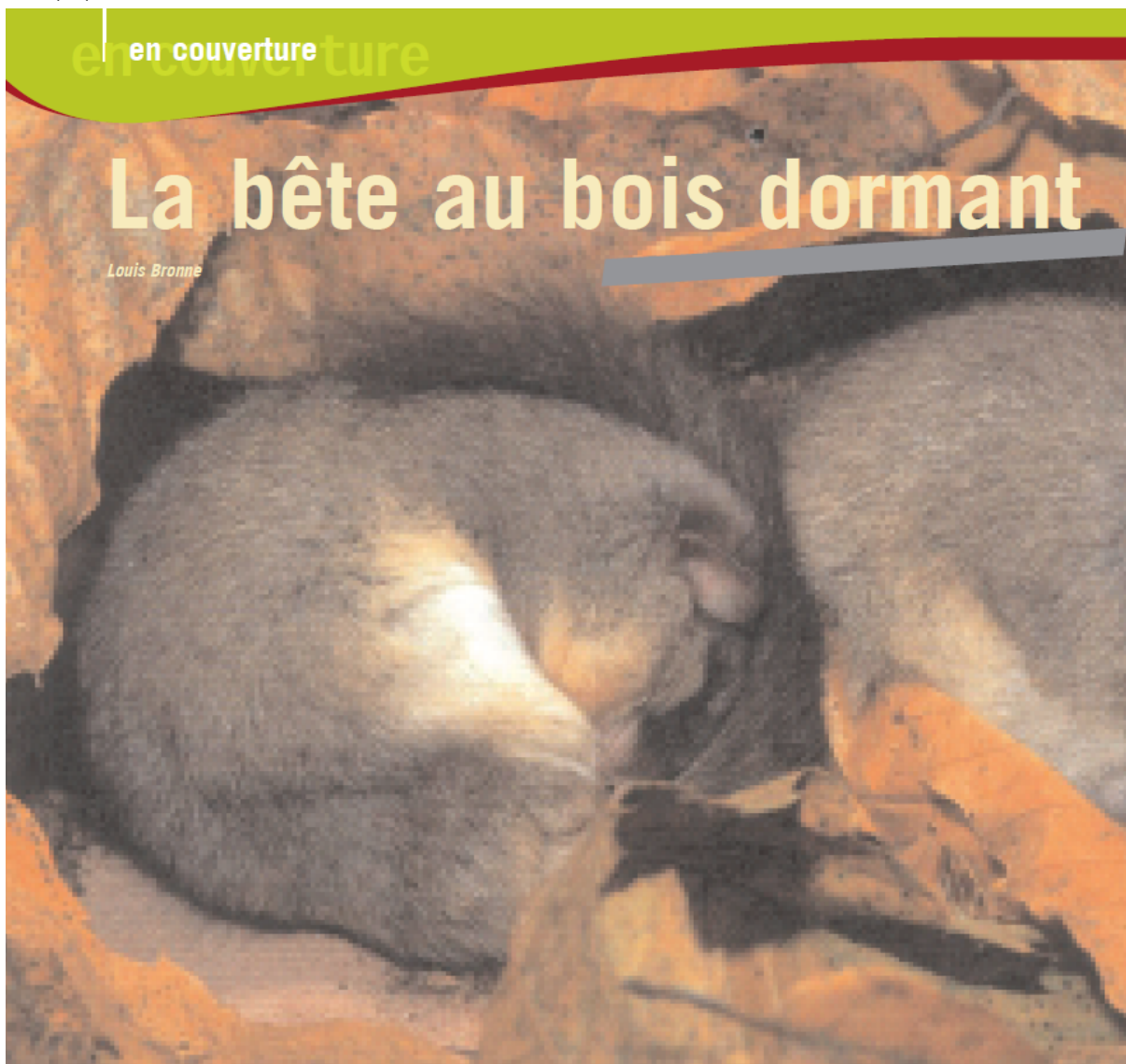
Fiche écologique du Loir gris de la Région wallonne. <http://mfw.wallonie.be/dgrne/sibw/especes/ecologie/mammiferes/loir.html>



en couverture

La bête au bois dormant

Louis Bronnè



Dans le sud de notre pays vit un animal étonnant, qui passe près de nonante pour cent de son temps dans les bras de Morphée et le reste de sa vie caché, de nuit, dans les feuillages...

Il était une fois aux confins méridionaux de notre beau royaume une forêt magique de hêtres mêlée de buissons. Y avait son repaire une bête mystérieuse. Elle ne sortait que de nuit et poussait des cris à glacer le sang. Les habitants des lieux, terrorisés, l'avaient baptisée « le loup dormant ».

En l'an de grâce 1980, le bon roi Roland se mit en quête de découvrir comment vivait la bête. Il plaça dans les bois entre Muno et Villers-devant-Orval une cinquantaine de nichoirs destinés à l'accueillir. Tout l'été il visita ses nichoirs, y rencontra

mésanges et muscardins, tomba nez à nez avec des frelons... Mais le « loup » n'y était point.

Vingt-quatre ans plus tard, le bon roi, qui n'avait pas renoncé à sa quête, convainquit la princesse Hélène de la poursuivre à son tour. Elle plaça dans les bois de Gaume une cinquantaine de nichoirs destinés à accueillir la bête. Tout l'été elle visita ses nichoirs, y rencontra mésanges et muscardins, tomba nez à nez avec des frelons... Et, un beau jour d'août, les grands yeux sombres de la bête lui apparurent. La princesse tomba sous le charme...



Qui est la bête ?

Nous avons rencontrée la « princesse », qui a accepté de partager avec nous sa passion pour la bête au bois dormant, ou loir gris. « Il s'agit d'une espèce qui n'est pas bien connue » nous apprend-elle, « son régime alimentaire, sa reproduction ont fait l'objet d'études, mais on sait encore peu de choses sur son écologie, son domaine vital... » En Belgique, on ne connaît virtuellement rien sur cette espèce vraisemblablement limitée aux forêts gaumaises.

« L'espèce est rare dans les trois quarts de son aire de répartition », nous précise Hélène Hürner. Notons que l'aire de répartition du loir, comme celle des autres gliridés (lérot, muscardin, lérotin et loir d'Ognev), est presque uniquement européenne. « Par endroits, il peut être très courant. » Et elle nous cite d'emblée la Slovénie, « où l'on trouve jusqu'à 30 individus à l'hectare » (contre 0,2 à 4/ha pour la majorité des populations).

Dormir comme un loir

Pour comprendre sa rareté en Belgique, il faut connaître le rythme de vie de l'animal. L'expression « dormir comme un loir » n'est pas surfaite. Il passe en effet de 7 à 8 mois par an à hiberner ! Chez nous, il se réveille vraisemblablement en mai-juin, passablement émacié, et tente de reprendre le poids perdu en hiver : fleurs, feuilles, bourgeons, voire quelques insectes en début de saison, puis essentiellement des fruits en été. Quand vient la fin de l'été et l'automne, et avant de rentrer à nouveau en hibernation, le loir se gave littéralement de fruits secs, jusqu'à doubler son poids. Certains individus capturés en Europe orientale pesaient 300 grammes !

Notre climat atlantique, aux différences de température peu marquées entre les saisons et humide à toutes saisons, ne lui convient guère. « Quand l'été est frais, le loir se ralentit et, quand il fait pluvieux, il ne bouge pas trop non plus. » Il s'agit de ne pas être trop retardé... car, en quelques mois, il faut trouver un partenaire, porter des petits (gestation d'un mois), sevrer les jeunes (un mois encore), puis reprendre du poids ! C'est pour cela que les loirs ne mènent qu'une portée par an, au contraire de la majorité des autres rongeurs. Quand la nourriture vient à manquer ou que la femelle est trop légère, elle peut même ne pas mettre bas certaines années. Cela n'est possible que parce que la longévité du loir est longue pour un petit rongeur : 5-6 ans.

C'est pour ces raisons climatiques que les chances de trouver le loir hors de la Gaume et de son microclimat sont infimes. D'ailleurs trouver le loir, ce n'est pas une mince affaire... Observer un animal nocturne qui passe le plus clair de son temps dans le feuillage ne peut être le fruit du hasard. Certains chercheurs ont utilisé ses cris pour le recenser. L'animal peut en effet être assez bruyant, mais il a un répertoire riche (un de ses cris peut être trouvé sur <http://www.batraciens-reptiles.com/loir.mp3>).

Ceux qui possèdent un bâtiment en forêt ont plus de chance de l'observer. Le rongeur pénètre en effet assez volontiers dans les habitations, dont il apprécie la chaleur... et les réserves. Fernand Vandenputte, médecin à Saint-Mard, a ainsi eu la surprise de voir un loir se balader sur les rideaux de sa salle de bain... Et l'ingénieur des eaux et forêts de Virton, Bernard Van Doren, doit suspendre ses réserves de pommes de terre !

Comprendre le loir pour mieux le protéger

Pour Hélène Hürner, le meilleur moyen de trouver les loirs est de placer massivement des nichoirs. Avec un peu de chance, les loirs les aménageront avec quelques feuilles et y dormiront pendant les journées d'été et y mettront bas. L'essentiel des recherches qu'elle compte mener dans le cadre de son doctorat implique de mettre la main sur des loirs vivants. Avec prudence car, quand le « loup dormant » mord, c'est jusqu'à l'os !

Ces recherches ont pour but de répondre à de nombreuses questions : « Le loir est-il capable de traverser les routes, les champs ? Comment et où se dispersent les jeunes ? Quels sont ses milieux préférés ? L'espèce est-elle territoriale ? » Elle nous explique à ce propos que les loirs hibernent générale-

ment en groupe – dans des nichoirs ou creux d'arbres, ou dans le sol (de 15 à 60 cm de profondeur) – et que cette donnée a souvent été considérée comme une preuve que l'espèce n'était pas territoriale. « Mais », continue-t-elle, « on ne connaît pas la composition de ces groupes hivernaux. » Ces groupes pourraient en effet être composés d'individus d'une même famille et rien n'empêche que la territorialité s'estompe en hiver, comme cela a été constaté chez d'autres petits mammifères.

Pour suivre les loirs dans leurs déplacements, Hélène utilisera la technique du radiopistage, qu'elle a déjà pratiquée pour étudier l'imbrication des territoires de martins-pêcheurs dans le cadre de son mémoire de fin d'études en biologie, déjà réalisé avec le professeur Roland Libois (ULg). Les quelques loirs adultes (un à la fois) suivis par cette technique se verront pas-

ser un collier muni d'un émetteur. Armée d'une antenne et d'un récepteur, elle pourra alors suivre leurs déplacements à la trace et noter précisément les arbres visités, les hauteurs auxquelles il se tient... mais également observer leur comportement et, si tout se passe bien, les interactions éventuelles avec les congénères ! Un suivi par radiopistage a déjà eu lieu dans la petite population isolée introduite au début du XX^e siècle dans le centre de l'Angleterre, mais il n'a concerné que deux individus et une période de six jours. Un peu court pour en tirer des généralités ! Cette étude montrait des déplacements limités à cent mètres, et un parcours nocturne total n'excédant pas 500 m. Hélène ne devrait a priori pas trop avoir à courir...

À côté du suivi précis de quelques individus, un marquage de nombreux spécimens devrait permettre de répondre



C'est grâce à la pose de nichoirs qu'Hélène Hürner a pu prouver que le loir est toujours présent en Gaume.

Comme le lézard !

Le loir poursuivi est capable d'abandonner sa queue à son prédateur ! La surprise de la chouette hulotte, de la martre ou du chat sauvage, qui se retrouve avec un fourreau de poil entre les serres ou les griffes, sauve généralement la vie du rongeur. Ensuite, les vertèbres caudales qu'il conserve se dessècheront et finiront par tomber. Voilà pourquoi on trouve parfois des loirs pourvus d'un tout petit bout de queue...



aux questions sur les liens de parenté des individus retrouvés ensemble, sur les déplacements des jeunes, voire sur le degré de parenté des partenaires... Une méthode souvent appliquée pour marquer les individus est la section d'orteils. Mais Hélène se refuse à cette méthode cruelle « *particulièrement pour un animal grimpeur* ». Elle lui préférerait le tatouage des orteils. En ne colorant qu'un doigt des « mains » et un des « pieds », ce sont cent possibilités qui s'offrent à elle. En colorant plusieurs doigts, un million ! Amplement suffisant pour la petite population belge ! Pas besoin donc de multiplier les couleurs...

Ses recherches doivent se pencher aussi sur des aspects génétiques. Le matériel génétique récolté devrait permettre de comparer la variabilité génétique de la population du sud de la Belgique à des populations étrangères.

Le loir et la Slovénie

Les riches Romains élevaient le loir dans des glirariums, des jarres remplies de grains, où le loir n'avait d'autre loisir que se gaver en attendant d'être servi à table... En Slovénie, la chasse au loir (polh en slovène) fait partie des traditions. Des textes datant du XIII^e siècle en parlent déjà. Le rongeur fournissait à la population rurale une source non négligeable de viande, de graisse et de fourrure. Des calculs basés sur les nombres de peaux vendues au XIX^e permettent d'estimer à 3 le nombre d'individus capturés par hectare et par an ! Il fallait que la population soit abondante pour permettre de tels prélèvements. Aujourd'hui la chasse au loir a perdu son importance économique mais a donné naissance à un événement folklorique majeur : la fête du loir, le 25 septembre, qui marque le début de la période de chasse. Le château Sne nik abrite aussi un musée du loir.

À cette fin, des bouts d'oreilles de loirs slovènes ont été récupérés sur des dépouilles lors de la fête du loir par un ami de Roland Libois. « *On s'attend à une variabilité génétique faible chez nous, car il s'agit d'une population marginale* » explique Hélène Hürner, qui nous apprend aussi qu'il y a deux théories radicalement opposées sur les populations marginales. La première les considère comme fragiles : « *S'il y a tout d'un coup une maladie, ils pourraient peut-être moins rebondir, de même ils pourraient peut-être difficilement faire face aux changements climatiques* ». La deuxième est nettement plus positive : « *Les populations en limite d'aire seraient intéressantes car adaptées à des milieux stressants, c'est-à-dire des climats durs, des conditions écologiques difficiles. Et en cas de grands changements climatiques, cela pourrait repartir de là.* »

Un dernier aspect des recherches qu'elle entame est plus abordable : il s'agit de tenter de préciser la zone de distribution de l'espèce. Des pièges à poils – des morceaux de tuyaux avec du papier collant à l'intérieur appâtés avec des pommes – seront dispersés au hasard dans les arbres du sud du pays. Si cette technique permet de prouver la présence de loirs, elle permettra aussi d'étudier les caractéristiques des forêts de feuillus qui leur conviennent...

Ces questions sur le domaine vital et les mouvements des individus, auxquelles Hélène souhaite apporter sa contribution, a des implications directes sur les mesures de protection de l'espèce, qui devraient être mises en place pour assurer la pérennité de la bête au bois dormant chez nous, pour qu'elle soit heureuse et ait beaucoup de petits.



Toute observation de loir (ainsi que des autres gliridés) que vous feriez ou auriez faite intéresse Hélène Hürner et Roland Libois. Les cadavres leur sont également utiles (étude génétique, mais aussi parasitaire). Notez très précisément l'endroit et communiquez-leur l'information.

Par courriel (hhurner@student.ulg.ac.be ou Roland.Libois@ulg.ac.be) ou par voie postale à l'Unité de recherches zoogéographiques, Institut de botanique (ULg) Bâtiment B22, boulevard du rectorat à 4000 Sart Tilman.

ANNEXE 3



LE LOIR GRIS, *GLIS GLIS*, EN BELGIQUE, UN ANIMAL DISCRET ET MÉCONNU

HÉLÈNE HÜRNER – ROLAND LIBOIS

Certaines de nos forêts abritent un rongeur un peu particulier et très discret qui vit essentiellement la nuit et passe la moitié de l'année en léthargie. Il fait partie de la famille des gliridés comme le lérot et le muscardin que l'on trouve également en Belgique. Le loir gris, avec ses 14 à 20 cm de longueur (sans la queue) et ses 80 à 250 grammes, est la plus grande des trois espèces. Autrefois considéré comme mets de luxe par les romains, il est encore consommé dans certains pays comme la Corse et la Slovénie où la chasse aux loirs reste une tradition bien ancrée. Il faut dire qu'il pullule dans certaines forêts slovènes où l'on peut parfois trouver plus de 30 individus à l'hectare. Toutefois, s'il peut atteindre de fortes densités par endroits, il reste une espèce rare dans les trois quarts de son aire de répartition qui s'étend des Pyrénées à la Baltique et de la Vendée à la Volga.

Cette rareté naturelle est à mettre en relation avec des exigences écologiques assez strictes. Essentiellement arboricole, le loir habite principalement les forêts caducifoliées : hêtraies, chênaies ou mixtes. Bien qu'à l'occasion, il ne dédaigne pas quelques insectes ou l'un ou l'autre oisillon, il a un régime essentiellement végétarien qui fluctue avec les saisons. En été, le loir se nourrit principalement de feuilles, de bourgeons, d'insectes et de fruits (mûres, myrtilles, etc.). Tandis qu'en automne, les fruits secs (glands, fai-

© J. Steuve

nes, noisettes, etc.) constituent l'essentiel de son alimentation. Ce type de régime le cantonne dans des forêts très diversifiées présentant plusieurs strates de végétation. La forêt doit également lui offrir des abris où faire son nid comme un creux d'arbre, une fissure dans les rochers ainsi qu'un sol adéquat dans lequel il puisse creuser sa cache d'hibernation. Il semble que l'animal soit réfractaire à traverser les espaces ouverts et qu'il se déplace principalement dans les frondaisons. Ce mode de déplacement pose un problème de dispersion des populations dans nos forêts fragmentées. L'espèce montre un faible potentiel reproducteur puisqu'une seule portée de 4 à 6 petits voit le jour par an et que les femelles ne se reproduisent que si elles atteignent un certain poids. Il arrive même, lors d'année de faible production en fruits secs, que les loirs ne se reproduisent pas du tout et cela à l'échelle de la population entière. Périodiquement, l'absence de reproduction ou une diminution notable du taux de natalité peut d'ailleurs être constatée sur de vastes régions.

En outre, cet animal est très sensible aux conditions météorologiques. En été, il rentre en torpeur dès que la température tombe sous 5-6°C et reste inactif lorsqu'il pleut (son pelage n'étant pas imperméable). Ces phases estivales de sommeil profond sont peu propices à la survie des jeunes et perturbent gravement le dépôt normal des réserves de graisse chez les subadultes ou leur reconstitution chez les adultes. Le sommeil hivernal est entrecoupé d'assez nombreux réveils spontanés au cours desquels le loir peut éventuellement s'alimenter et, le cas échéant, changer de quartiers. Pour peu qu'entre deux réveils « normaux », la température extérieure chute assez fort et que le site de nid ne soit pas suffisamment isolé

sur le plan thermique, le loir se réveillera et se mettra en devoir de trouver un autre abri. La multiplication de tels réveils intempestifs provoquera inmanquablement l'épuisement des réserves graisseuses de l'animal qui, une fois le printemps revenu, sera incapable de réactiver son métabolisme, l'énergie stockée étant devenue insuffisante. L'imprévisibilité de la météo hivernale lui est donc défavorable et c'est sans doute notre climat de type atlantique qui le limite dans notre pays où il a d'ailleurs toujours été rare. D'après la littérature, il n'est en effet présent de façon quasi-permanente qu'en Lorraine. Outre cette sensibilité climatique, d'autres causes de raréfaction du loir gris existent tels que la disparition de son habitat naturel (déforestation et intensification de l'agriculture), la fragmentation des habitats, la raréfaction des vieux vergers de hautes tiges et le remplacement des forêts caducifoliées par les conifères.

Ses exigences écologiques assez strictes, sa rareté naturelle et le manque d'informations relatives à son mode de vie dans notre pays nous a convaincu de mettre en route un programme de recherche ayant comme finalité l'élaboration d'une série de recommandations d'exploitation et d'aménagement forestier afin d'assurer une gestion forestière qui affecterait le moins possible les populations de loir gris en Belgique. Dans le contexte actuel d'érosion globale de la diversité, il est en effet nécessaire de mettre tout en œuvre pour préserver notre faune indigène.

NOTRE RECHERCHE

Avant la découverte d'une petite population à Torgny en 1948, on ne connaissait

le loir avec certitude que par deux exemplaires conservés à l'Institut des Sciences naturelles, l'un provenant « des environs de Dinant » (1888) et l'autre de Buzenol (1937). La première carte de répartition du loir gris en Belgique a été publiée dans les années '80 et ne rapporte l'espèce qu'en Lorraine (figure 1a). D'après la littérature, il semble que le loir n'ait jamais été très abondant dans notre pays. Un des buts de notre recherche est la mise à jour des données relatives à la répartition du loir gris en Belgique afin d'en préciser son statut. Nos premiers résultats ont montré que le loir persiste en Lorraine et qu'il reste, à première vue, une espèce discrète avec des populations éparses (figures 1b et 1c).

Pour étudier ce rongeur, nous avons décidé d'utiliser des nichoirs, très attractifs pour les gliridés, et la technique du radio-pistage. Notre site d'étude principal se situe dans le cantonnement forestier de Virton où nous avons localisé des sites connus pour héberger des loirs grâce à une étroite collaboration avec Bernard Van Doren et ses agents (DNF). Pour commencer, nous avons placé 150 nichoirs

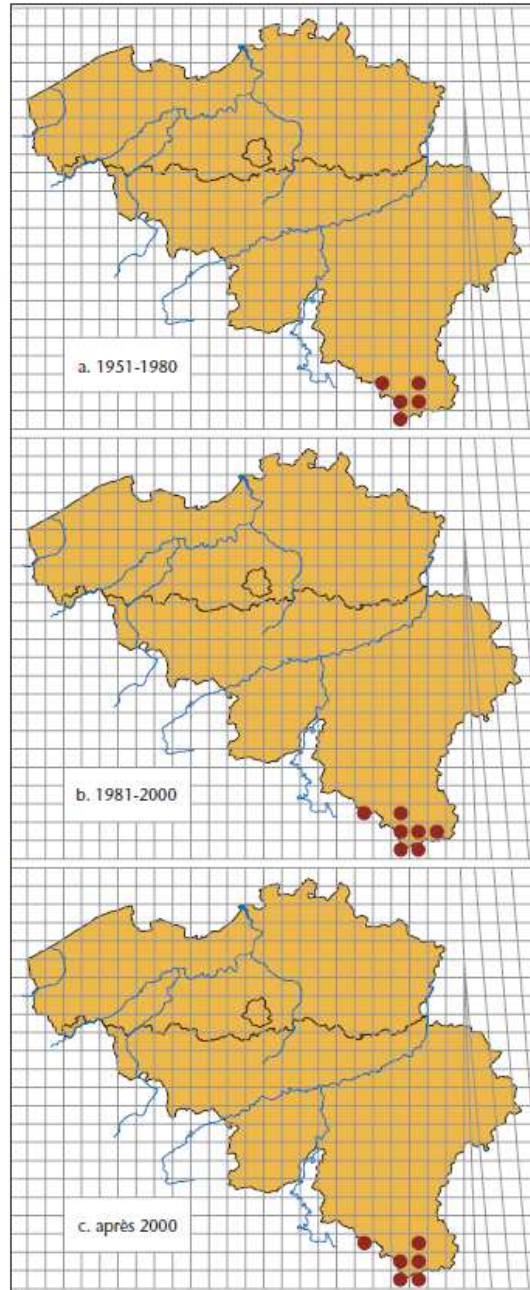


Figure 1 – Répartition du loir gris :
a. de 1951 à 1980 (source : R. Libois) ;
b. de 1981 à 2000 (source : H. Hürner et R. Libois) ;
c. de 2000 à 2006 (source : H. Hürner).

(financés par la Ligue Royale Belge de la Protection des Oiseaux) dans quatre sites d'étude différents en espérant que des loirs viennent s'y reposer ou s'y reproduire. Une vingtaine d'individus y ont été trouvés cet été et plusieurs recaptures ont été réalisées ! Nous n'avons rencontré que des jeunes adultes d'un poids moyen de 100 grammes et aucun d'eux ne présentait des signes de reproduction (mamelles gonflées, testicules élargies...). Les loirs ont-ils décidé de ne pas utiliser nos nichoirs pour la reproduction, ou bien la fécondité en 2005 a-t-elle été particulièrement faible en raison d'une faible production de fruits secs ? Nous penchons pour la deuxième hypothèse car nos collègues hongrois et allemands ont également noté un très faible taux de reproduction en 2005.

Outre le loir, d'autres espèces ont trouvé nos nichoirs à leurs goûts. Nous avons ainsi rencontré des mésanges bleues (*Parus caeruleus*), des mésanges charbonnières

(*Parus major*), des mulots (*Apodemus flavicollis*), des muscardins (*Muscardinus avellanarius*) et des hyménoptères (*Vespidae*). En dépit de ce fait, nous n'avons observé aucune trace de prédation sur des œufs ou des jeunes oiseaux dans les nichoirs comme cela a été observé dans d'autres pays.

Tous les loirs capturés ont été pesés, sexés, marqués et certains d'entre eux se sont vus poser un collier émetteur. Rien n'est en effet plus efficace que le radio-pistage pour étudier un petit mammifère discret, nocturne et arboricole tel que le loir gris. Pour déterminer la position de l'animal, l'opérateur muni d'un récepteur et d'une antenne directionnelle, recherche le signal radio émis par le collier. Ensuite, il mesure la direction dans laquelle l'animal se trouve à l'aide d'une boussole. Il répète cette opération au minimum trois fois. Le croisement des directions mesurées donne la localisation estimée de l'animal. Cette technique nous permettra d'analyser

l'utilisation de l'habitat et d'étudier l'étendue du domaine vital et les déplacements des loirs belges. Trois individus ont déjà été suivis de cette manière l'été passé mais les résultats sont encore trop fragmentaires pour pouvoir être interprétés.

Aux environs de chaque nichoir, différentes variables décrivant le milieu (diversité floristique, nombre de strates de végétation, couvert forestier...) supposées importantes pour l'espèce



Figure 2 – Carte de la répartition européenne du loir gris².

seront étudiées afin d'avoir une meilleure idée du micro-habitat utilisé par le loir. Nous envisageons également une étude du régime alimentaire au moyen de l'analyse microscopique des fèces trouvées sur les nichoirs ou récoltées lors de la capture des individus.

Comme le loir gris atteint dans notre pays les limites nord-ouest de sa distribution (figure 2), la population belge est bel et bien périphérique. Ces populations en limite d'aire, souvent d'effectifs faibles, sont généralement soumises à des conditions environnementales limitantes, habituellement fragmentées et isolées des populations centrales. La dispersion des individus y est restreinte ce qui en diminue la variabilité génétique. Ces populations peuvent donc être fragilisées par divers facteurs génétiques comme par exemple une plus forte consanguinité ou encore une dérive génétique pouvant conduire à la fixation de gènes délétères.

L'utilisation de marqueurs génétiques nous renseignera sur la fragilité éventuelle des populations de loirs gris en Belgique et nous alertera si les populations montrent un très faible niveau de variabilité. Ces marqueurs permettront également de déterminer les relations de parenté entre individus et donc d'en apprendre plus sur le comportement social des loirs mais aussi sur les capacités de dispersion des individus.

En conclusion, notre première année de recherche s'est avérée fructueuse car nous avons trouvé, grâce aux nichoirs, une bonne méthode pour étudier le loir gris et, de plus, nous avons déjà rencontré un nombre satisfaisant d'individus. La technique du radio-pistage fonctionne bien et nous

permettra d'obtenir des renseignements très précieux sur l'animal. Quant à l'outil génétique, il nous apportera des informations complémentaires très utiles. Ce n'est qu'un début mais il est prometteur et nous sommes plein d'espoir quant à la réalisation finale des objectifs de ce projet. ■

BIBLIOGRAPHIE

- ¹ LIBOIS R. [1977]. Notes sur la répartition des Gliridae en Belgique. *Les Naturalistes belges* 58 : 260-265.
- ² CORBET G.B., OVENDEN D. [1981]. *The Mammals of Britain and Europe*. Ed. Collins, 272 p.

Un projet tel que celui-ci nécessite de nombreuses collaborations, aussi sollicitons-nous l'aide précieuse de chacun pour mettre à jour la répartition du loir gris en Belgique et invitons toute personne qui réaliserait une observation de loir (mais aussi de lérot ou de muscardin, espèces également rares dans notre pays) à en faire état, avec le plus de détails possible et en localisant très précisément sa découverte (coordonnées géographiques, UTM ou Lambert), à l'Unité de recherches zoogéographiques de l'ULg (Boulevard du rectorat, Bât. B22, 4000 Sart-Tilman, Liège) ou à l'une des adresses suivantes : [hhurner@student.ulg.ac.be](mailto:hurner@student.ulg.ac.be) ou zoogeo@ulg.ac.be.

HÉLÈNE HÜRNER
(Boursière FRIA)

hhurner@student.ulg.ac.be

ROLAND LIBOIS

Université de Liège,
Unité de recherches zoogéographiques
Boulevard du rectorat, Bât. B22
B-4000 Sart-Tilman (Liège)

RESUME

Certaines espèces communes présentent de grandes différences de densités au sein de leur aire de répartition au point d'être considérée comme rares et/ou menacées à certains endroits. L'objectif de cette thèse est d'une part de comprendre comment un tel patron peut se mettre en place et ce qui différencie ce type d'espèces des autres. D'autre part, nous avons voulu déterminer quels étaient les risques d'extinction de ces populations aux densités plus faibles afin d'apporter notre contribution à la conservation éventuelle de ce type d'espèces.

Le loir gris, *Glis glis*, a été choisi comme modèle d'étude étant donné sa rareté au nord et son caractère commun au sud de son aire de répartition. Nos efforts de recherches se sont concentrés à définir les exigences écologiques de l'espèce particulièrement dans les régions périphériques où ses densités sont faibles, à modéliser sa distribution actuelle et future, mais aussi à définir son histoire évolutive et son état de santé génétique global.

Notre étude écologique a montré que le patron de distribution asymétrique du loir gris était fortement influencé par le caractère spécialiste de son écologie (associée aux hêtres) et par son histoire évolutive. L'avenir de l'espèce est préoccupant étant donné la faible variabilité génétique de ses populations rares, sa sensibilité à la fragmentation des forêts et la future migration de son habitat couplé à ses faibles capacités de dispersion. Nous recommandons un changement de statut de conservation du loir gris, classé actuellement comme peu préoccupant.