

ÉCOLE DOCTORALE 414

UMR7178 – UMR6553

THÈSE

présentée par :

Jonathan JUMEAU

soutenue le : **16 octobre 2017**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université de Strasbourg**

Discipline/ Spécialité : **Biologie de la conservation**

Les possibilités de dispersion et éléments d'habitat-refuge dans un paysage d'agriculture intensive fragmenté par un réseau routier dense : le cas de la petite faune dans la plaine du Bas-Rhin

THÈSE dirigée par :

Dr. HANDRICH Yves

Dr. BUREL Françoise

Chargé de recherches, Université de Strasbourg

Directrice de recherches, Université de Rennes 1

RAPPORTEURS :

Pr. GUÉROLD François

Pr. JOLY Pierre

Professeur, Université de Lorraine

Professeur, Université de Lyon 1

AUTRES MEMBRES :

Dr. LE MAHO Yvon

Dr. LE VIOL Isabelle

Directeur de recherches, Université de Strasbourg

Maitre de conférences, Muséum National d'Histoire Naturelle

MEMBRES DU JURY INVITÉS :

Mme. ZIMMERMANN Isabelle

M. CARSIGNOL Jean

Ingénieur, Conseil Départemental du Bas-Rhin

Ingénieur, Centre d'études et d'expertise sur les risques,
l'environnement, la mobilité et l'aménagement

A la Nature tout simplement

Une thèse soutenue par



Table des matières résumée

Le présent mémoire est divisé en trois chapitres. Les annexes propres à chaque chapitre sont situées en fin de chaque chapitre.

<i>Avant-propos et travail doctoral</i>	i
<i>Introduction</i>	1
Premier chapitre : ECO-VIE – Quelle est la potentialité écologique des éléments abiotiques du paysage ?	47
Deuxième chapitre : ECO-ROUTE – Peut-on prédire les collisions avec la petite faune ?	179
Troisième chapitre : ECO-DUC – Quelle efficacité des passages petite faune ?	257
<i>Conclusion générale</i>	440
<i>Bibliographie</i>	445
Résumé	484

Table des matières générale

<i>Avant-propos et travail doctoral</i>	i
Préambule : l'odeur de l'herbe coupée.....	ii
Avant-propos : cadre professionnel de la thèse	iv
Remerciements personnels	v
Remerciements métaphysiques	vi
Sigles et abréviations.....	vii
Publications scientifiques.....	ix
Oraux et posters	xi
Conférences	xiii
Formations	xiv
Pédagogie.....	xv
 <i>Introduction</i>	 1
I) Des hommes et des paysages.....	4
A) La perte de biodiversité actuelle	4
B) Les paysages.....	20
C) Le cas de la plaine du Bas-Rhin	28
II) Le quotidien d'un animal dans un paysage d'agriculture intensive traversé par un réseau routier dense : l'exemple de la plaine du Bas-Rhin	33
A) Où est la vie ?.....	34

B) Comment la petite faune se déplace-t-elle ?	36
Annexes de l'introduction	39
Annexe n°i-1 : La prise en compte des effets de la route sur l'environnement dans les projets routiers.....	40
Annexe n°i-2 : Stratégies pour la préservation de la Biodiversité	42
Annexe n°i-3 : L'écologie de la route	44
 <i>Premier chapitre : ECO-VIE – Quelle est la potentialité écologique des éléments abiotiques du paysage ?</i>	47
Introduction	50
Contexte	50
Etat de l'art bibliographique.....	51
Objectif du 1 ^{er} chapitre	61
Première partie	62
Contexte de l'étude.....	63
Résumé de l'étude	66
Etude détaillée	68
À propos.....	94
Conclusion et principal message (Etude 1).....	94
Deuxième partie	96
Contexte de l'étude.....	97
Résumé de l'étude	99

Etude détaillée.....	102
À propos.....	133
Conclusion et principal message (Etude 2).....	133
Troisième partie	135
Contexte de l'étude.....	136
Résumé de l'étude	138
Etude détaillée.....	140
À propos.....	160
Conclusion et principal message (Etude 3).....	160
Conclusion du premier chapitre.....	161
Annexes du premier chapitre	163
Annexe n°I-1 : Les techniques de marquage des micromammifères.....	164
Annexe n°I-2 : Mortalité des micromammifères par piégeage « non léta l ».....	169
Annexe n°I-3 : Les arbres de régression boostés	171
Annexe n°I-4 : De la gestion des bassins d'orages routiers	175
Annexe n°I-5 : De drôles de bunkers.....	177
 <i>Deuxième chapitre : ECO-ROUTE – Peut-on prédire les collisions avec la petite faune ?</i>	179
Introduction	182
Contexte	182

Etat de l’art bibliographique.....	183
Première partie	189
Contexte	190
Résumé de l’étude	192
Etude détaillée.....	194
Conclusion et principal message (Etude 4).....	219
Seconde partie	220
Contexte	221
Résumé de l’étude	222
Etude détaillée.....	224
Conclusion et principal message (Etude 5).....	236
Conclusion du deuxième chapitre	238
Annexes du deuxième chapitre	240
Annexe n°II-1 : Les mesures de réduction des collisions véhicule-faune.....	241
Annexe n°II-2 : Précision et exhaustivité des recensements de collisions véhicule-faune	248
Annexe n°II-3 : De l’efficacité des clôtures « petite-faune »	251
 <i>Troisième chapitre : ECO-DUC – Quelle efficacité des passages petite faune ?</i>	<i>257</i>
Introduction	260
Contexte	260

Etat de l'art bibliographique.....	261
Objectifs du 3 ^{ème} chapitre.....	269
Première partie	270
Première étude.....	274
Seconde étude.....	301
Deuxième partie.....	316
Contexte	317
Résumé	319
Etude détaillée.....	322
Conclusion et principal message (Etude 8).....	347
Troisième partie	348
Contexte	349
Première étude.....	352
Seconde étude.....	384
Conclusion du troisième chapitre	414
Annexes du troisième chapitre.....	417
Annexe n°III-1 : Les biais connus dans la mesure de la fréquentation d'un passage à faune	418
Annexe n°III-2 : Conception du tube PVC utilisé comme mesure d'enrichissement de l'existant	421
Annexe n°III-3 : Tels des stars.....	435

<i>Conclusion générale</i>	440
<i>Bibliographie</i>	445
Résumé.....	484

Avant-propos et travail doctoral

Préambule : l'odeur de l'herbe coupée

« Mon nom est Goupil, un renard roux. Je vis à la campagne entre deux champs de maïs et un champ de blé, il ne reste plus que cela dans le décor. Ma famille a connu au fil des générations la transformation des paysages. Les tracteurs étaient les premiers arrivés. Avec leurs bras d'acier, ils ont retourné la terre. Les campagnols ont été décimés, pourtant notre principale source de nourriture. Les rares survivants qui ont trouvé refuge dans les haies et les bosquets firent très vite face à une nouvelle menace. Les mêmes tracteurs qui les avaient chassés de chez eux commencèrent à détruire tous les refuges au nom du remembrement agricole. Il ne restait plus que des champs à perte de vue, tellement grands que les collines formaient des vagues dorées. Enfin, les irréductibles campagnols qui survivaient grâce aux rares proies trouvées dans les champs de maïs furent intoxiqués avec des produits censés rendre plus riches les agriculteurs. Je ne sais pas s'ils sont vraiment devenus plus riches mais les paysages et probablement le cœur de ces gens s'en sont appauvris.

Aujourd'hui est une époque moderne et de longs serpents de bitumes sont apparus dans le paysage, partout, et formant un maillage si serré qu'un arbre peut en toucher deux avec ses racines. Ces serpents puants, achevant mes quelques proies et détruisant mes lieux de repos favoris, permettent aux hommes de se déplacer rapidement afin de travailler en ville et d'habiter dans notre campagne censée être un coin paisible de nature, quelle ironie ! Et quelle menace terrible pour les miens. Un tiers d'entre nous périssent sous les roues des véhicules utilisés par les hommes, véhicules émettant des produits chimiques toxiques et pestilentiels, rendant amer le goût de la nourriture que je trouve le long des serpents. Trouver un chemin pour traverser relève de la gageure. Alors certes, si sa construction m'a

séparé de mon garde-manger favori, les hommes m'ont aménagé un terrier qui traverse les entrailles du serpent. Une délicate attention. Il paraît qu'on se fait prendre en photo quand on y va ! Et même si les campagnols et les quelques grenouilles que je grignote à l'occasion sont devenus rares, ils ont trouvé refuge aux bords des serpents de bitume dans des veines vertes et des piscines découvertes, là où je peux difficilement aller sans me faire écraser. Il paraît qu'ils s'y sentent bien. Quant à moi, j'ai également profité d'étranges constructions humaines. J'ai en effet une superbe villa secondaire installée au fin fond d'une grotte de béton où les hommes se faisaient la guerre. Au beau milieu d'un champ, cette grotte me protège des lames d'acier des tracteurs et me procure un coin paisible sans effort. Il faut croire que tout n'est pas à jeter chez l'homme, encore faut-il que lui-même s'en rende compte. »

Suivre les traces de Goupil m'ont emmené loin, autant physiquement que philosophiquement. De l'étude des habitats routiers aux collisions véhicules-faune en passant par l'étude des passages à faune, j'ai pu voir nombre de trésors. L'harmonie du chant du crapaud vert, la douceur du campagnol des champs, le voyage de la marmotte aux confins de son monde, l'esprit de famille portée par mon équipe... Mais je crois que le plus beau fut l'adaptation des animaux à de nouvelles opportunités. Ils sont toujours là. Après tellement de coups durs que nous leur avons pourtant porté, à eux et à leur foyer. Nous cherchons aujourd'hui à les préserver, réparer les erreurs du passé, revenir à un état idyllique antérieur. Pourtant, la faune, a, elle, avancé. Elle ne nous a pas attendus pour trouver de nouveaux foyers et de nouvelles opportunités. Après avoir suivi les traces de Goupil, il me semble aujourd'hui si évident que la protection de la Nature doit passer par la prise en compte de ces nouveaux habitats. Etre convaincu est une chose, maintenant il faut convaincre.

Avant-propos : cadre professionnel de la thèse

Officiellement démarrée en Octobre 2014, cette thèse s'insère dans un projet de recherche nommé CERISE. L'objectif de ce projet est de transmettre les connaissances scientifiques acquises en écologie de la route, aux utilisateurs de tous les jours : les maitres d'ouvrages, les autorités environnementales, les bureaux d'étude. Cette thèse est la première étape du projet CERISE, qui j'espère, saura trouver écoute auprès des professionnels.

Plus officieusement, l'origine de cette thèse remonte à l'été 2011 où un stage estival m'a amené à travailler sur l'utilisation des passages à faune à la DREAL Alsace. Dès lors, tombé amoureux de la discipline, j'ai souhaité en faire mon projet professionnel. Il me fallait une thèse pour cela. Ainsi, après un stage de M1, de M2 et un an à travailler au CNRS sur ce sujet, je suis arrivé à réunir les fonds nécessaires au lancement de cette thèse, créée, portée et administrée par mes propres moyens. J'ai trouvé écho auprès de la DREAL et du Conseil Départemental du Bas-Rhin, l'employeur de cette thèse CIFRE.

Employé par le Service des Projets d'Infrastructure du Conseil Départemental du Bas-Rhin, j'ai pu osciller entre mon rôle de doctorant menant sa recherche, et ma mission professionnelle qui fut d'aider mes collègues sur les questions environnementales de leurs projets. Cette double casquette, parfois pesante pour mener une recherche de qualité sur laquelle je suis aujourd'hui évalué, fut extrêmement enrichissante. Chercheur mais donc aussi utilisateur de cette recherche, j'ai pu acquérir un regard pragmatique sur les besoins des professionnels. Il en ressort une recherche appliquée, correspondant aux nombreuses interrogations qui ont pu m'être posées.

Remerciements personnels

- Merci à tous mes collègues passés, présents et j'espère futurs. Vous avez fait partie de mon quotidien ces longues années. Toujours là pour me donner le sourire, répondre à mes questions... et goûter ensemble les kébabs Strasbourgeois !
- Merci à tous ceux qui ont permis ce travail. Derrière les financements, il y a des personnes, et c'est à elles que j'adresse ces remerciements.
- Merci à mon jury d'avoir pris un peu de leur temps précieux pour évaluer mon travail.
- Merci à la petite faune d'avoir joué le jeu. Sans elle, ce mémoire aurait une autre saveur. J'espère recroiser un jour ta route, mon cher ami Goupil.
- Merci à tous mes ami(e)s. Sans vous, la vie aurait été moins musicale et les études moins faciles.
- Merci à mes directeurs de thèse d'avoir su répondre à mes questions, mes interrogations, dissiper mes doutes et fait sortir le meilleur de moi-même. Travailler à vos côtés aura été un réel plaisir. Enfin, je parle au passé, mais la collaboration ne s'arrêtera pas à ce mémoire, je crois.
- Merci à tous mes stagiaires. Vous avez été mes yeux et mes mains durant toutes ces années. Sans vous, l'épaisseur de ce mémoire aurait été bien réduite, le terrain aurait été bien long et ma vie de chercheur bien ennuyeuse. J'espère que vous avez pris autant de plaisir que moi dans cette aventure et que j'ai pu vous apporter ne serait-ce qu'un sourire dans votre vie.
- Merci à toute ma famille. A mes parents en particulier qui ont réglé ma vie sur mode « easy » à la naissance. Je vous dois ce que je suis. Tu m'as un jour dit, papa, que je n'étais pas fait pour des études longues. Quelle magnifique ironie 13 ans après !
- Byou :D

Remerciements métaphysiques

- Merci au beurre de cacahuète, appât fidèle de mes pièges. Même si tu ne pouvais pas t'empêcher de te mélanger aux fécès des animaux capturés, écœurant à vie la plupart de mes stagiaires de ton odeur, ma première action de docteur sera de te manger sur une tartine.
- Merci aux grenouilles rieuses, qui portent si bien leur nom... se moquer de nous pendant que essayions tant bien que mal d'avancer le long des parois des bassins, pas très gentil tout ça !
- Merci à mes yeux : 9 234 heures de vidéos (10h d'analyse par jour en x5 pendant 185 jours) et 2 434 025 photos (10 000 photos analysées par jour pendant 244 jours) en noir en blanc...
- Merci à mes abdos et à ceux de tous mes stagiaires qui ont dû ramper dans les passages à faune, poussant à bout de bras les tubes PVC...
- Merci à mon réveil, toi que j'ai si souvent haï à 4h du matin quand il fallait aller relever les pièges.
- Merci à la meule de Tome de Savoie que j'achète à chaque année de doctorat écoulée. Je viendrai te chercher une dernière fois dès l'oral passé.
- Merci à l'allergie. Compagne à chaque sortie de terrain, tu fus ma croix. Tu ne pouvais pas tomber amoureuse d'un physicien plutôt ?

Enfin merci à Jacky, Ginette, Steve et Emile. J'aurais dû être meilleur.

ANOVA : Analyse de la Variance

BRT : arbre de régression enrichi

CD67 : Conseil Départemental du Bas-Rhin

CEREMA : Centre d'Études et d'expertise sur les Risques, l'Environnement, la Mobilité et l'Aménagement

CERISE : Eviter-Réduire-Compenser par l'Innovation et la connaissance Scientifique en Ecologie

CIFOP : Centre International de Formation Pédagogique

CIFRE : Conventions Industrielles de Formation par la Recherche

CMR : Capture-Marquage-Recapture

CNRS : Centre national de la recherche scientifique

COTITA : COnférences Techniques Interdépartementales des Transports et de l'Aménagement.

DIRE : Direction Interdépartementale des Routes de l'Est

DREAL : Direction Régionale de l'Environnement, l'Aménagement et du Logement.

DREAL : Fond de Garantie des Assurances Obligatoires

GAM : modèle additif généralisé

GLM : modèle linéaire généralisé

ILTT : Infrastructure Linéaire de Transport Terrestre

IPHC : Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien

LGV : Ligne à Grande Vitesse

MLRM : Modèle en régression Multi-Linéaire

MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle

QRM : Model de régression quantile

RL : Régression Linéaire

Publications scientifiques

Chapitre	Partie	Article	Statut
I	1	Jumeau J. , Boucharel P., Handrich Y & Burel F. Road-related landscape elements as a habitat: a main asset for small mammals in an intensive farming landscape. <i>Basic and Applied Ecology</i>	En cours d'impression
I	2	Jumeau J. , Lopez J., Morand A., Petrod L., Burel F. & Handrich Y. Factors driving the distribution of an amphibian community in stormwater ponds : a case study in Bas-Rhin, France.	En préparation
I	3	Jumeau J. , Wolf D., Guthmann L., Gorlero N., Burel F. & Handrich Y. The use of military bunkers by the European badger and red fox in Wester Europe. <i>Urban Ecosystems</i>	Acceptée
II	1	Jumeau J. , Billaud O., Pommier V., Gausland S., Burel F. & Handrich Y. Parameters driving the distribution of red fox (<i>Vulpes vulpes</i>)-vehicle collisions on motorways of the Bas-Rhin, France.	En préparation
II	2	Jumeau J. , Billaud O., Poulin N., Bish A., Durand V., Schloesser D., Burel F. & Handrich Y. Parameters driving the distribution of European badger (<i>Meles meles</i>)-vehicle collisions on motorways of the Bas-Rhin, France.	En préparation
III	1	Jumeau J. , Petrod L. & Handrich Y. A comparison of camera trap and permanent recording video camera efficiency in wildlife underpasses. <i>Ecology and Evolution</i> . 2017;00:1-9	Publiée
III	1	Jumeau J. , & Handrich Y. Efficiency of sequential camera traps to assess efficacy of wildlife underpasses.	En préparation
III	2	Jumeau J. & Robert M., Marquot, O., Burel F. & Handrich Y. Daily, Seasonnal and interannual variations of wildlife underpasses use by small and medium-sized mammals.	En préparation
III	3	Jumeau J. & Petrod L., Tissier M., Burel F. & Handrich Y. Efficiency of an openness ratio-reducing-system in wildlife underpasses.	En préparation

III	3	Jumeau J. , Tissier M., Le Lay M., Petrod L., Burel F. & Handrich Y. The use of a sub-tunnel inside road large underpasses can improve their crossing by small mammals. <i>In prep</i>	En préparation
-----	---	---	-------------------

III	AIII-2	Tissier L., Jumeau J. , Croguennec, C., Petit O., Hbold C. & Handrich Y. An anti-predation device to facilitate and secure the crossing of small mammals in motorway wildlife underpasses. (I) Lab tests of basic design features. <i>Ecological Engineering</i> . 2016 95: 738-742.	Publiée
-----	--------	---	---------

- Jumeau J. *“La route et les amphibiens”* **matinée Eco-Route**, 12 mai 2017, Strasbourg, France (oral).
- Jumeau J., Lopez J., Handrich Y & Burel F. *“Are stormwater ponds partitioning measures effective and relevant for amphibians?”* **Société Française d’Ecologie 2016**, 24 -28 octobre 2016, Marseille, France (oral).
- Jumeau J., Boucharel P., Handrich Y & Burel F. *Road-related landscape elements as a habitat: a main asset for small mammals in an intensive farming landscape* **Infra Eco Network Europe**, 30 aout - 2 septembre 2016, Lyon, France (Poster).
- Jumeau J. & Handrich Y. *“Latest technologies to assess utilization of fauna underpasses by small wildlife.”* **Infra Eco Network Europe**, 30 Aout - 2 Septembre 2016, Lyon, France (Poster).
- Jumeau J. *“Collisions véhicules-faune”* **matinée Eco-Route**, 30 juin 2016, Strasbourg, France (oral).
- Jumeau J. & Handrich Y. *“Attempting to cross a road: Small mammals behavior inside a wildlife underpass”* **Société Française pour l’Etude du Comportement Animal**, 21 -23 avril 2015, Strasbourg, France (Poster).
- Jumeau J., Pommier V. & Handrich Y. *“Attempting to cross a road: Understanding collisions with red foxes”* **Société Française pour l’Etude du Comportement Animal**, 21 - 23 avril 2015, Strasbourg, France (Poster).
- Jumeau J. *“Les passages à faune”* **matinée Eco-Route**, 23 mars 2015, Strasbourg, France (oral).
- Jumeau J. *“L’écosystème routier : le vilain petit canard d’Andersen”* **matinée Eco-Route**, 12 janvier 2015, Strasbourg, France (oral).
- Jumeau J., Tissier M. & Handrich Y. *“Use of wildlife underpasses by common hamster through a highway interchange.”* **20th International Hamster Workgroup Meeting**, 15 novembre 2013, Poznan, Pologne (Poster).

- Jumeau J. "*Etudier l'amélioration du franchissement d'infrastructures linéaires : écologie de la route, le cas du hamster*". **Présentation au PNA2012-2016**, 14 mai 2013, Strasbourg, France (oral).
- Jumeau J. "*Analyse expérimentale des traversées d'une infrastructure routière par la petite faune: Exemple de la voie rapide du Piémont des Vosges-A35*". **Comité de suivi des mesures du raccordement A35/A352**, 7 mars 2013, Strasbourg, France (oral).
- Jumeau J. "*Analyse expérimentale des traversées d'une infrastructure routière par la petite faune: Exemple de la voie rapide du Piémont des Vosges-A35*". **Présentation au CNPN, commission faune, session 2012**, 3 décembre 2012, Paris, France (oral).

- Cycle de conférence « La vie a-t-elle un sens ». Université de Strasbourg
- Quelle part de hasard en science ? Journée interdisciplinaire mathématique et biologie. Conférence de la maison pour la science au service des professeurs.
- Suivi de la faune et Infrastructures Linéaires de Transports. A Metz le 8 décembre 2016 par le CEREMA.

- Rétablissement des continuités écologiques sur les infrastructures de transport existantes. Formation COTITA
- Gestion de bases de données et formules de tableur. Formation CD67
- Publipostage et gestion avancée de tableur. Formation CD67
- Utilisation de QGIS. Formation CD67
- Lecture rapide : Formation CD67
- Evolution réglementaire de l'évaluation environnementale dans les projets d'infrastructures routières : Formation CD67.
- Photoshop. Formation URFIST
- Gérer un site de colloque avec Wordpress. Formation URFIST
- Médiatiser ses connaissances. Formation URFIST
- Outils de veille bibliographique. Formation URFIST
- Publiciser ses travaux de recherche. Formation URFIST
- Rédiger sa thèse : Formation URFIST
- Déontologie de la recherche : Formation ED414
- Expérimentation animale. Formation ED414. Mention Bien.

- Programme Chain Reaction 2015 et 2016. Il s'agit d'un programme Européen créé par l'université de Sheffield Hallam et porté par le CIFOP, où des doctorants vont dans des lycées afin de faire découvrir la vie de scientifique aux classes de seconde de différents lycées. Les élèves doivent réaliser un poster scientifique sur un sujet précis puis réaliser un protocole et le mener à partir d'une question. Les résultats sont présentés lors d'une journée nationale où les doctorants élisent la meilleure présentation. Les élèves gagnants vont ensuite participer à la journée internationale rassemblant les gagnants de tous les pays Européens. La vidéo de la journée nationale 2015 est disponible sur www.chreact.fr. J'ai participé à ce programme en tant que « role model » deux années consécutives et en élaborant la méthodologie d'évaluation des présentations aux journées nationales.
- Encadrement soutenu de 50 stagiaires dont 8 en stage de fin d'études (M2 ou 3^{ème} année d'école d'ingénieur). En moyenne, mes étudiants ont obtenu 14.4 à leur rapport et 14.8 à leur oral. Notes dont je suis fier et auxquelles j'espère avoir pu contribuer. D'après les critères d'encadrement de l'IPHC (temps de réponse, aide au quotidien, formation et pédagogie...), mes étudiants m'ont attribué la note 19/20 en encadrement.
- Formation en Bio-statistiques élémentaires à tous les étudiants de mon équipe et à la promotion 2016-2017 du Master II Ecophysiologie et Ethologie de l'Université de Strasbourg.
- Cours : Statistiques pour biologistes en L2 et L3 parcours Biologie cellulaire et physiologie des organismes de l'Université de Strasbourg
- Cours : Statistiques pour biologistes en L2 parcours Biologie moléculaire et cellulaire de l'Université de Strasbourg
- Cours : Introduction à l'éthologie comportementale en L3 parcours Biologie cellulaire et physiologie des organismes de l'Université de Strasbourg
- Cours : Introduction à l'éthologie comportementale en L3 parcours Sciences de la Vie et de la Terre de l'Université de Strasbourg
- Cours : Biostatistiques en PCEM1 de l'Université de Strasbourg
- Cours : La faune du sol en L2 parcours Biologie moléculaire et cellulaire de l'Université de Strasbourg

Introduction

Table des matières de l'introduction

I) DES HOMMES ET DES PAYSAGES

A) La perte de biodiversité actuelle.....	4
1. Quels impacts de l'effondrement de la biodiversité ?	5
a) Les écosystèmes	5
b) Les services écosystémiques	6
2. Les espèces concernées par la crise actuelle	7
3. Les causes de la perte de biodiversité	8
a) Les effets de la destruction et de la fragmentation des habitats	9
b) Les effets de la route sur la biodiversité	15
B) Les paysages.....	20
1. Définition	20
2. Les paysages homogènes anthropisés.....	25
C) Le cas de la plaine du Bas-Rhin	28
1. Histoire géologique et climatique du Bas-Rhin	28
2. La répartition des hommes et ses pratiques	30

Table des matières de l'introduction

II) LE QUOTIDIEN D'UN ANIMAL DANS UN PAYSAGE D'AGRICULTURE INTENSIVE TRAVERSE PAR UN RESEAU ROUTIER DENSE : L'EXEMPLE DE LA PLAINE DU BAS-RHIN

A) Où est la vie ? 34

1. Les éléments naturels et semi-naturels 34

2. Les éléments artificiels du paysage 35

B) Comment la petite faune se déplace-t-elle ? 36

Annexes de l'introduction 39

- Annexe n°i-1 : La prise en compte des effets de la route sur l'environnement dans les projets routiers40
- Annexe n°i-2 : Stratégies pour la préservation de la Biodiversité42
- Annexe n°i-3 : L'écologie de la route44

DES HOMMES ET DES PAYSAGES

Quelle plus belle manière de parler de la Nature que de parler de ses richesses ? Des millions d'espèces différentes, adaptées, fascinantes. Des paysages exceptionnels aussi beaux à l'œil, qu'attractifs pour la biocénose. Une complexité sans limites de l'équilibre des écosystèmes et des climats. Une richesse sans pareil qui s'offre à nos regards et à nos mains. Pourtant, aujourd'hui la Nature gronde, la vie s'effondre, et l'Homme est loin d'être étranger à ce phénomène.

A) LA PERTE DE BIODIVERSITE ACTUELLE

Si la Terre a connu nombre d'extinctions de masse, cinq ont été particulièrement importantes, allant jusqu'à éteindre 95% de la vie marine au Dévonien (Benton, 1995; Sheehan, 2001). Aujourd'hui, on parle d'une sixième crise biologique, appelée crise de l'Holocène ou de l'Anthropocène (Dirzo *et al.*, 2014), qui opère depuis une dizaine de milliers d'années (Barnosky *et al.*, 2011; Ceballos *et al.*, 2017). Cette crise est pour l'instant relativement modeste comparée aux crises antérieures, mais nous n'en serions qu'au début (Pimm *et al.*, 2014; Pimm and Raven, 2017). On estime que le taux d'extinction des espèces actuellement observé est 100 à 1000 fois supérieur au taux d'extinction naturel des espèces (Ceballos *et al.*, 2017; Pimm *et al.*, 2014). À ce rythme, il est estimé qu'en 2200, 75% des espèces connues auront disparues (WWF International, 2016). Imaginons encore cent ans plus tard, voir un millénaire ; quelle place aura la Nature dans nos sociétés ? De plus, il n'y a pas que le nombre d'espèces qui diminue, toute la diversité biologique est concernée, que ce soit la diversité génétique, la diversité des populations, la diversité spécifique ou encore la

diversité des écosystèmes. La discipline qui étudie les processus qui maintiennent ou qui perturbent la biodiversité afin d'apporter des solutions à la crise actuelle est la **biologie de la conservation**.

1. QUELS IMPACTS DE L'EFFONDREMENT DE LA BIODIVERSITE ?

A) LES ECOSYSTEMES

L'écosystème est l'unité fondamentale de l'écologie qui étudie l'interaction entre une/plusieurs espèce(s) et son/leur milieu. Il est constitué d'un biotope (un lieu et ses caractéristiques physico-chimiques) et d'une biocénose (les êtres vivants qui y résident ; Tansley 1935). Ces deux composantes sont en constante interaction au travers d'échanges de matière et d'énergie, créant un système écologique, un écosystème. Celui-ci tend à être temporellement stable à un stade dit climacique, avec des échanges équilibrés entre les différents compartiments de matière et d'énergie existants (Chapin et al., 2011). Cependant, cette stabilité est relative. Les interactions constantes entre les écosystèmes et entre leurs composantes rendent les écosystèmes dynamiques, en constante évolution et adaptation, finalement en équilibre instable. Ces échanges dynamiques et complexes confèrent à l'écosystème une inertie face aux changements, appelée résistance, et une capacité de récupération appelée résilience (Holling, 1973; Walker et al., 2004). Un écosystème perturbé, par exemple avec un déficit en espèces en position apex de la chaîne trophique due à la chasse ou avec une carence hydrique due à l'installation d'un barrage hydraulique, peut dériver vers un nouvel équilibre mais aura une résilience moindre (Ricklefs and Miller, 2005). En effet, malgré sa résilience, un écosystème ne revient pas toujours à l'état d'équilibre initial et perd en complexité. Il ne permettra plus à de nombreuses espèces d'y construire leur niche

écologique. Parmi les espèces impactées, il peut se trouver des espèces dites « clefs-de-voûtes » ou « ingénieures » qui permettraient le maintien des autres espèces dans l'écosystème (Paine, 1995). Dans ce cas, il s'en suit une cascade d'extinction dégradant d'autant plus l'écosystème. Il ne pourra pas non plus assurer tous les services que cet écosystème rendait à l'Homme, appelés services écologiques, ou écosystémiques.

B) LES SERVICES ECOSYSTEMIQUES

Classés en quatre catégories (Approvisionnement, Régulation, Culturels, Soutien), les services écosystémiques sont un enjeu actuel majeur (Reid et al., 2005; Wallace, 2007). Les écosystèmes permettent l'apport de ressources comme l'eau ou le bois, la diminution de l'impact des catastrophes naturelles comme les cyclones ou les maladies, et la régulation des cycles physico-chimiques comme celui de l'oxygène. Leur importance considérable a motivé leur évaluation économique (Costanza et al., 1997). En effet, nos sociétés raisonnent en valeur de biens. Protéger un bien, par exemple un écosystème, revient à une évaluation : combien l'écosystème rapporte-t-il ? Combien coûte-t-il à préserver ? L'équation est complexe (Turner and Daily, 2008). Sans oxygène, point de vie. Comment attribuer alors un prix aux arbres qui produisent cet oxygène ? Différentes méthodes existent, qui ne rendent pas toujours justice à la valeur des écosystèmes, qui devrait théoriquement tendre vers l'infini (EEB, 2008) car elles peuvent revêtir un caractère anthropocentrée. Bien souvent, seuls les apports esthétiques et de sécurité sont pris en compte. Une estimation des services écosystémiques mondiaux serait de l'ordre de $145 \cdot 10^{18}$ dollars par année lorsque le PIB mondial est estimé à $73 \cdot 10^{16}$ dollars (Costanza et al., 2014). PIB qui repose, en plus, en grande partie sur les services écosystémiques. Finalement, détruire un milieu, une espèce ou

toute partie d'un écosystème revient à amputer notre économie et la société qu'elle soutient. La perte économique due à la diminution des services écosystémiques est estimée à 20,2 *10¹⁸ dollars par année (Costanza et al., 2014). De plus, un écosystème étant de moins en moins résilient à mesure que sa biodiversité diminue, la diminution des services écosystémiques va en s'accroissant (Hooper et al., 2005; Loreau et al., 2001; Mangel et al., 1996). Ce phénomène rend d'autant plus ardue une des tâches des scientifiques qui est d'avertir les décideurs des dangers encourus. Cette approche **anthropocentrée** consistant à intégrer l'Homme et ses pratiques dans la description du fonctionnement des écosystèmes et de leur maintien est celle que nous suivrons dans ce mémoire.

2. LES ESPECES CONCERNEES PAR LA CRISE ACTUELLE

Toutes les espèces sont concernées par la perte de biodiversité (Ceballos et al., 2017; Monastersky, 2014), allant des abeilles permettant la pollinisation des cultures (Gallai et al., 2009; Potts et al., 2010), aux grands carnivores dont les populations (définie comme un ensemble d'individus d'une même espèce, vivant dans un lieu donné, et ayant la possibilité se reproduire entre eux) stabilisent les écosystèmes (Ripple et al., 2014). Parmi les plantes, 70% des espèces sont menacées par la crise de l'Holocène (WWF International, 2016). Très sensibles aux variations de leur environnement, les organismes unicellulaires sont probablement les plus impactés alors que nous effleurons à peine l'immensité de leur richesse spécifique, estimée à un milliard de milliards d'espèces (Locey and Lennon, 2016). Ces disparitions s'observent partout, y compris dans les réservoirs de biodiversité (Brooks et al., 2002). Parmi les espèces touchées, arrêtons-nous sur la « petite faune ». Il s'agit d'un ensemble d'espèces dont la définition n'est pas toujours claire. L'appellation elle-même

« petite » est déjà peu pertinente. En effet, on classe habituellement les micromammifères (mammifères dont la taille est généralement inférieure ou égale à celle du hérisson) dans la petite faune. Or, ces espèces font partie de la mégafaune, c'est-à-dire des espèces de plus de 10 centimètres. Le terme « petite faune » désigne assez largement des espèces de taille comprise entre le renard et la musaraigne. De plus, dans la langue de Shakespeare, le terme « small mammals » désigne ce qui correspond en français aux micromammifères (excluant donc les lapins, renards...). Devant cette ambiguïté, préciser cette appellation est donc nécessaire.

Dans ce manuscrit, sont considérés comme appartenant à la « **petite faune** » tous les animaux d'une taille inférieure ou égale au renard roux et supérieure ou égale au plus petit des micromammifères, incluant principalement les micromammifères, les reptiles, les amphibiens, les mustélidés et autres carnivores, en excluant les oiseaux. La petite faune inclue un nombre varié d'espèces, soumises aux contraintes de l'extinction de masse actuelle. Pour donner un ordre d'idée, 41% des espèces d'amphibiens sont considérées « en danger » par l'IUCN (Becker et al., 2007; Stuart, 2004).

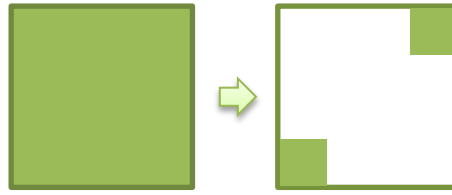
3. LES CAUSES DE LA PERTE DE BIODIVERSITE

Au travers de l'étude des menaces planant sur les 8 688 espèces considérées par l'IUCN comme en danger ou quasi menacées, Maxwell et al. (2016) dressent une liste hiérarchisée des causes de la crise biologique actuelle. La déforestation, la chasse et la pêche, conduisant à une surexploitation des écosystèmes, sont les principales causes (71% des espèces étudiées). Ensuite, les **activités agricoles** avec 62% des espèces étudiées. Viennent ensuite le développement urbain (35%), les espèces invasives et les maladies (26%), la

pollution (22%), la modification des écosystèmes (incendies, barrages ; 21%), le changement climatique (19%), les ingérences humaines (loisirs, guerres ; 14%), les **infrastructures linéaires de transport** (routes, rails, canaux... ; 14%) et enfin la production d'énergie et de matière (10%). Une espèce pouvant être impactée par plusieurs causes, la somme des pourcentages dépasse les 100%. Alors que le changement climatique suscite aujourd'hui de vives réactions, l'effort devrait plutôt être mis sur la surexploitation des milieux et les activités agricoles. Notons que toutes les causes citées sont d'origines humaines et que 99% des extinctions d'espèces observées récemment sont dues aux activités anthropiques (Reid et al., 2005). Si le débat concernant la part anthropique sur le réchauffement climatique est en cours, la question semble tranchée concernant la crise de l'Holocène. La majorité de ces menaces et de leurs composantes participent à un processus majeur dans l'extinction des espèces. Il s'agit de la fragmentation des habitats.

A) LES EFFETS DE LA FRAGMENTATION DES HABITATS

On parle de **fragmentation** quand une tache d'habitat de grande taille devient subdivisée, souvent par un linéaire (par exemple une route, sujet développé de façon importante dans ce mémoire) en plusieurs taches d'habitat de surface réduite et plus ou moins isolées. Les impacts relevant de la fragmentation s'observent à l'échelle des paysages. Cependant, la multiplicité des linéaires, créant des réseaux, font que les impacts globaux s'observent à des échelles plus grandes. Les effets de la fragmentation sont nombreux et divisés en deux catégories ; ceux relevant de la destruction de l'habitat créant la fragmentation en réduisant la surface des habitats, et ceux de la fragmentation en elle-même, dits de la fragmentation *per se* (Ewers and Didham, 2005).



Destruction de l'habitat : Un habitat unique (à gauche) devient divisé en deux habitats de plus petite taille et isolés (à droite). Schéma inspiré de (Fahrig, 2017)



Fragmentation *per se* de l'habitat : avec une surface d'habitat identique entre les deux paysages schématisés, celui de gauche est structurellement moins fragmenté que celui de droite. Le paysage le moins fragmenté possède moins de patches d'habitats mais sont de plus grande taille, ce qui est l'inverse du paysage le plus fragmenté.

- **Effets de la destruction d'habitats** : à l'échelle d'une population, une diminution de superficie d'un habitat entraîne une réduction d'effectif ayant des conséquences sur la diversité génétique (perte de variants génétiques par phénomène de dérive génétique) et sur la viabilité (augmentation de la probabilité d'extinction). A l'échelle d'une communauté, une telle diminution entraîne celle de la richesse spécifique, de la complexité des chaînes trophiques, ainsi qu'une altération des relations interspécifiques. A l'échelle de l'écosystème, la perte de diversité risque de perturber les équilibres écosystémiques par effets négatifs asymétriques sur les proies et les prédateurs (Fahrig, 2017, 2003). Les effets sont nombreux et forts. Ils ne sont pas non plus toujours immédiats. Une population peut disparaître des suites de la perturbation de son habitat des années après la destruction. Dans ce cas, la destruction (mais aussi la fragmentation dans son ensemble), induit une perte immédiate de biodiversité mais

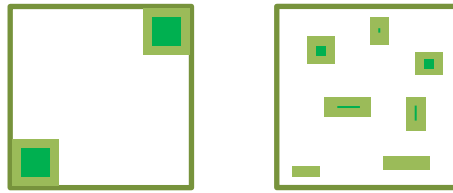
également une perte retardée, appelée dette d'extinction (Berglund and Jonsson, 2005). La destruction entraîne également des modifications profondes sur les paysages telles que l'isolement des habitats et la réduction de leur taille. Notons que, dans un projet routier, les études d'impact occultent l'intégralité de ces effets en réalisant un inventaire présence/absence qui ne permet pas de prédire la trajectoire évolutive des écosystèmes considérés. Une telle méthode ne peut conduire qu'à fortement sous-estimer l'impact d'un projet routier et à proposer des mesures de réduction et d'évitement sous calibrées. Les récentes évolutions juridiques vont cependant dans le bon sens d'un point de vue de la protection de l'environnement (voir [Annexe n°i-1](#)). Notons que, nuanciant cette multitude d'effets négatifs (difficile de trouver un phénomène écologique qui ne soit pas impacté par la destruction de l'habitat, ou sur lequel l'effet n'est juste pas connu), la destruction d'un habitat peut en créer un autre. La destruction d'une zone humide par un linéaire routier peut permettre la création d'habitats pour certaines espèces des milieux ouverts, tels les micromammifères, grâce aux bords de route (Ruiz-Capillas et al., 2013). Précisons ainsi que la destruction d'un habitat est relative aux espèces utilisant cet habitat.

- **Effets de la fragmentation *per se*** : Selon les paysages, ces effets peuvent être positifs ou négatifs, avec un bilan semble-t-il globalement positif puisque sur 381 études où les effets *per se* ont pu clairement être identifiés, 290 (76%) présentaient un bilan positif de ces effets (Fahrig, 2017). Les principales espèces qui profitent de la fragmentation *per se* sont celles possédant des domaines vitaux réduits, une faible

dispersion et un taux de reproduction élevé comme certaines espèces de micromammifères et aviaires (Rytwinski and Fahrig, 2013).

- o Les effets négatifs sont soit liés à la taille trop réduite des patchs pour pouvoir contenir une population viable, voir même un seul individu ; soit à l'effet de lisière (aussi appelé effet de bordure; Mortelliti *et al.* 2011). Pour expliquer l'effet de lisière il faut comprendre que réduire la taille d'un habitat revient à augmenter la longueur relative en contact avec le milieu extérieur. Diminuer la taille d'une surface revient à diminuer son aire d'un facteur carré (des mètres carrés) et son périmètre d'un facteur linéaire simple (des mètres). Le périmètre ne diminuant pas aussi vite que l'aire, les zones de contact avec le milieu extérieur deviennent donc relativement plus importantes qu'avant la diminution, soit avant la destruction de l'habitat. Il en résulte que les espèces sont plus souvent en contact avec la matrice inhospitalière du paysage, augmentant les risques de tous genre comme la prédation. L'effet de lisière augmente également la vulnérabilité à l'invasion des taches d'habitats par des espèces exotiques (With, 2002). Au niveau des lisières, les caractéristiques environnementales des habitats sont différentes de celles au cœur de ceux-ci. A la lisière d'une forêt et d'un espace ouvert, le vent peut s'engouffrer dans la forêt mais atteint difficilement le cœur de celle-ci (=l'habitat interne). L'ensoleillement est plus élevé aux lisières que sous une canopée dense. Il en ressort une zone de transition appelée écotone possédant des caractéristiques intermédiaires entre les deux éléments du paysage adjacents (Laurance et al., 2002). Pour une même surface totale d'habitats, un paysage fragmenté aura une

surface moindre d'habitats internes (voir schéma ci-dessous) et donc des effectifs de populations plus faibles des espèces qui leur sont inféodées.



Paysage peu (à gauche) ou très (à droite) fragmenté. En vert clair les écotones, en vert foncé les habitats internes.

Par l'effet de lisière, la fragmentation *per se* augmente la mortalité, perturbe les relations interspécifiques et diminue le succès reproducteur des espèces inféodées (Fahrig, 2003).

- Les effets positifs, quand ils se manifestent, découlent de l'augmentation de la complexité du paysage consécutive à la fragmentation *per se*. Une division d'une large tache d'habitat en plusieurs petites peut augmenter la connectivité fonctionnelle du paysage (cette dernière pouvant être définie par la possibilité d'espèces et d'individus à passer d'une tache d'habitat à une autre ; Burel & Baudry, 1999). Deux hypothèses ont été avancées pour expliquer ce phénomène. La première est que la distance moyenne séparant des taches d'habitat est plus faible dans un paysage comprenant une multitude de petites taches que dans un paysage ne comprenant que quelques taches de plus grande taille (Fahrig, 2017). Cette distance réduite augmenterait ainsi la probabilité de rencontre d'une tache d'habitat par un individu dispersant, augmentant la probabilité d'immigration de chaque tache. Elle permettrait également de faciliter les mouvements entre deux

grandes tache d'habitats par la création de corridors en pas-japonais (stepping-stones ; Saura et al., 2014), augmentant la connectivité structurelle du paysage. Cet effet de facilitation des mouvements de dispersion a pu être observé par des études de cas (Healey and Hovel, 2004) mais également par des modèles théoriques (Bowman et al., 2002; Saura et al., 2014). La seconde hypothèse expliquant pourquoi la fragmentation *per se* peut augmenter la connectivité fonctionnelle des paysages est que la longueur des lisières par unité de surface est plus grande dans un paysage fragmenté (cf paragraphe précédent). Pour les espèces longeant les lisières pour se déplacer ou les utilisant comme habitat, cela est bénéfique (Kark and van Rensburg, 2006; Smith et al., 1997), au contraire des espèces inféodés aux habitats internes. L'isolement des taches conduit également à stabiliser les relations entre proies et prédateurs, ainsi qu'entre parasites et hôtes en fournissant plus de refuges aux proies et aux hôtes, et en réduisant la densité globale des prédateurs. La multiplicité des taches conduit quant à elle, à limiter le risque d'extinction global. Si une tache est détruite ou fortement déséquilibrée, il en restera d'autres dans le paysage, ce qui n'est pas le cas d'un paysage très homogène. Enfin, un paysage fragmenté augmente l'accès à des habitats différents, certaines espèces ne pouvant se satisfaire d'un seul (Fahrig, 2017).

Bien que les effets positifs de la fragmentation *per se* ne doivent pas être omis dans l'évaluation de l'impact de la fragmentation d'un paysage, ils sont néanmoins minoritaires devant la destruction de l'habitat. La fragmentation est un phénomène largement négatif et reconnue comme une des principales causes de la perte de biodiversité actuelle (Reid et al., 2005).

Si l'homogénéisation des paysages y participe également, l'acteur majeur de la fragmentation de l'habitat est le développement **d'infrastructures linéaires de transport**. Il s'agit de longs linéaires tels que les routes, les voies ferrées ou les canaux. Parmi eux, **la route** est un acteur important. Son développement rapide depuis l'invention de l'automobile a induit la destruction de nombreux habitats et les a fragmentés. Effet de fragmentation d'autant plus élevé que la route est une barrière aux déplacements de nombreuses espèces et individus (Forman and Alexander, 1998). En plus de son rôle dans la fragmentation des habitats, la route possède des effets propres liés à son exploitation, qui induisent des effets négatifs supplémentaires sur les habitats.

B) LES EFFETS DE LA ROUTE SUR LA BIODIVERSITE

Les impacts de la route sur la biodiversité, hors-fragmentation, sont compris dans une zone d'effets appelée « **road-effect zone** » (Forman and Collinge, 1997; Van Der Ree et al., 2011). La taille de cette zone varie selon les espèces et différents paramètres tels que la conception de la chaussée (dont sa largeur), la nature du trafic et l'intensité de celui-ci. En effet, au sein de cette zone opère un trafic circulant dans un espace ouvert émettant des pollutions lumineuses, sonores et physico-chimiques, entraînant un microclimat particulier et des effets sur la qualité de l'air, du sol et des eaux (Trombulak and Frissell, 2000). Ces différents facteurs et caractéristiques routières sont à l'origine des effets négatifs de la route (Forman and Alexander, 1998). Le trafic est à l'origine des **collisions véhicules-faune**, véritable enjeu pour les amphibiens (Hels and Buchwald, 2001) et les prédateurs (Glista et al., 2008; Taylor et al., 2002). Plusieurs millions d'animaux sont percutés chaque jour (Case, 1978). Plusieurs milliards si on considère les insectes qui profitent de la chaleur emmagasinée par les

routes et qui sont attirés par leur éclairage (Chambon, 1991; Rao and Girish, 2007). Les différents polluants altèrent durablement l'environnement à proximité des voies (Bryselbout et al., 2000). Les effets de la route sur les espèces et les écosystèmes s'étendent de part et d'autre des voies jusqu'à 5km selon les espèces (Benítez-López et al., 2010), avec des effets similaires, bien que moins importants en intensité, que la perte d'habitat (diminution de la richesse spécifique, des abondances, du succès reproducteur, etc ; Redon (de) et al., 2015; Spellerberg, 1998). La nature d'espace ouvert de la plupart des routes est un frein à nombre d'espèces proies ou même aux chiroptères qui utilisent souvent des guides pour traverser les ouvertures végétales (Bennett and Zurcher, 2013; Berthinussen and Altringham, 2012; Zurcher et al., 2010). Ces effets, hors-fragmentation, sont aujourd'hui bien connus et doivent être clairement identifiés lors d'un projet routier. L'installation d'un passage à faune ne résout en rien la problématique de la pollution sonore, impact largement ignoré dans les évaluations environnementales. **Notons que la route a également des effets positifs** en servant de corridors et d'habitats à de nombreuses espèces (Fahrig and Rytwinski, 2009). Ces bénéfices, ignorés dans les études d'impact, devraient être mieux considérés afin d'évaluer précisément l'état des écosystèmes avant et après la construction des routes. La manière de prendre en compte l'intégralité des impacts routiers lors de projets de construction est discutée en **Annexe n°i-1**.

Destruction, Fragmentation, Pratiques agricoles et Réseaux routiers, toutes ces causes entraînent des modifications des écosystèmes et des services écosystémiques rendus. On parle d'altération du paysage par perte d'habitat naturel et semi-naturel et par fragmentation de ces habitats.

C) LES REPERCUSSIONS DE LA FRAGMENTATION ET DES ROUTES SUR LA VIABILITE DES POPULATIONS ET DES METAPOPOPULATIONS

En modifiant la connectivité fonctionnelle du paysage et en dégradant les habitats, la fragmentation et les effets intrinsèques de la route perturbent la viabilité des populations. Par exemple, en détruisant les habitats et en diminuant leur taille, la fragmentation diminue les effectifs des populations, de même que les collisions véhicule-faune. Or, la viabilité d'une population, pouvant se définir par sa capacité à survivre dans le temps, est évaluée notamment par sa diversité génétique, qui se traduit elle-même par la nécessité d'avoir des effectifs suffisants (Boyce 1992). Ainsi, sous un seuil d'effectif donné, appelé seuil de population minimum viable, la population perd son potentiel évolutif et n'est plus capable d'adaptation suffisante pour faire face à des catastrophes naturelles, à la dérive génétique ou à de fortes pressions interspécifiques (Reed et al., 2003; Willi et al., 2007). Une diversité génétique suffisante est nécessaire au maintien des populations (Frankham et al., 2002 dans Primack et al., 2012). Ceci est lié au fait que le taux de mutation naturel des espèces n'est pas toujours suffisamment élevé pour permettre une adaptation aux changements imposés par les activités anthropiques. D'autre part, le concept de seuil de population minimum viable est très théorique, car il suppose notamment une population où tous les individus sont reproducteurs à un instant t , ce qui n'est jamais le cas. Ainsi, d'un point de vue fonctionnel, on parle d'effectif efficace, défini comme étant le nombre d'individus participant au brassage génétique de la population à cet instant t (Wright, 1931). Frankham, (1995) et Palstra and Ruzzante, (2008) ont estimé que l'effectif efficace d'une population sauvage était en moyenne de sept à dix fois inférieur à l'effectif total, et ce pour différents groupes d'espèces. Cependant, cette valeur peut être sous-évaluée dans le cas de grandes populations où un

biais d'échantillonnage élevé peut apparaître (Nunney, 2016). Sous un certain seuil d'individus reproducteurs, le brassage génétique n'est plus suffisant, les taux de consanguinité et de dérive génétique de la population augmentent (Frankham, 2005). A partir de l'effectif efficace (lui-même pouvant être calculé à partir de la diversité génétique, Luikart et al., 2010), il est ainsi possible de calculer une probabilité d'extinction d'une population (on parle alors d'extinction locale) et d'une espèce dans le temps (Sunnucks, 2011), ce qui a notamment permis de montrer que la majorité des taxons (groupe d'espèces) menacés ont une probabilité d'extinction d'environ 10% sur 100 ans (Frankham, 2005). Cet appauvrissement de la diversité génétique, par l'apparition de mutations délétères et par une augmentation de l'homozygotie génétique au profit de l'expression de gènes létaux, conduit à une dépression endogamique de la population (Keller, 2002). Celle-ci, signifiant que le succès reproducteur individuel et que la valeur sélective de la population diminuent à cause d'un taux de consanguinité élevé, entraîne une diminution de la taille de la population. Cette diminution des effectifs, notamment des effectifs efficaces, entraîne en parallèle une diminution de la diversité génétique, amplifiant le phénomène de dépression endogamique, qui à son tour conduira à une diminution des effectifs efficaces. Ce phénomène de renforcement négatif cyclique, conduisant à terme à l'extinction des populations de taille réduite (Frankham, 2005), est appelé vortex d'extinction (Fagan and Holmes, 2005). Ce phénomène n'est pas anecdotique, Spielman et al. (2004) ayant démontré que la diversité génétique était moindre chez 170 taxons (groupes d'espèces) menacés d'extinction que chez des taxons proches. Pour éviter l'apparition d'un vortex d'extinction, les mesures de conservation des espèces et des populations cherchent à maintenir un effectif de population suffisant au maintien de sa croissance, notamment via des stratégies de renforcement des

populations. Encore faut-il connaître ce seuil d'effectif efficace. Au travers de l'étude de 102 espèces de vertébrés, Reed et al., (2003), indiquent un seuil de population minimum viable moyen de 5800 individus par population pour un risque d'extinction de 5% sur 40 générations (et 7316 individus pour 1%), quel que soit son rang trophique. Les auteurs indiquent la difficulté d'atteindre un tel effectif en dehors des grandes réserves et la nécessité, pour y parvenir, de préserver et de connecter des populations de plus petites tailles afin de former des métapopulations. Quelques années plus tard, Traill et al., (2007) réalisent une synthèse des travaux menés et proposent un seuil moyen général à 5000 individus, soit un effectif efficace minimum à 500 individus (Traill et al., 2010). Ces seuils sont venus corroborer la règle des « 50/500 » établie dans les années 80 fixant qu'un effectif efficace de 50 est suffisant pour éviter la dépression endogamique d'une population et qu'un effectif efficace de 500 permet de maintenir les processus évolutifs (Primack et al., 2012). Notons que la relation positive, observée pour les populations de faibles effectifs, entre la croissance d'une population et son effectif est appelée un effet Allee (Courchamp et al., 1999). Cet effet, supposant donc que la croissance d'une population diminue si son effectif diminue, tel que dans un vortex d'extinction, peut également être médié par d'autres phénomènes que la diversité génétique. Par exemple, dans une population aux faibles effectifs (qui peuvent être corrélés avec de faibles densités), la probabilité de rencontre entre deux individus reproducteurs diminue, ainsi que leur succès reproducteur (Stephens and Sutherland, 1999). Pour les espèces sociales, la diminution des effectifs dans les groupes sociaux diminue le succès reproductif individuel et celui du groupe, les comportements coopératifs (vigilance, soins aux jeunes, accès à la nourriture, répartition de la prédation) n'étant plus optimaux (Courchamp and Macdonald, 2001).

A l'échelle des communautés (ensemble de populations et d'espèces), les populations s'organisent en métapopulations. Il s'agit d'un ensemble de populations (appelée alors sous-populations) séparées dans l'espace, mais connectées par l'échange d'information génétique médié par la dispersion d'individus (phénomènes d'immigration et émigration ; Hanski, 1998; Levins, 1969). Cette organisation en métapopulations renforce le maintien des populations de faibles effectifs en leur apportant une plus grande diversité génétique via les individus dispersants. Toutefois, cet apport génétique peut être interrompu si la connectivité fonctionnelle du paysage est perturbée, notamment via la fragmentation. Les populations deviennent isolées, la métapopulation voit son nombre de sous-populations diminuer, pouvant fragiliser l'ensemble des autres sous-populations du réseau (Saccheri et al., 1998). De plus, si un effet Allee est observé au niveau des sous-populations, un effet similaire peut alors s'observer à l'échelle de la métapopulation, pouvant participer à son extinction (Zhou and Wang, 2004).

Les connaissances apportées par la biologie de la conservation sur le fonctionnement (dont la viabilité et l'extinction) des populations permettent d'élaborer des stratégies de conservation viables, reposant notamment sur la protection des habitats et des paysages.

B) LES PAYSAGES

1. DEFINITIONS

De nombreuses définitions du paysage existent. Conservons celle utilisée par Burel & Baudry (1999): un **paysage** est une « *portion d'espace correspondant à une échelle de concernement des activités humaines. Il est défini par son hétérogénéité spatiale et*

temporelle, les activités humaines qui s’y déroulent et son environnement ». Un paysage est donc une portion de territoire où s’exercent des activités humaines. Un paysage est constitué d’éléments qui diffèrent selon leur nature et leur fonction vis-à-vis des espèces et de l’homme. Un champ de blé est un élément du paysage, au même titre qu’une rivière par exemple. Ces différents éléments forment une mosaïque dans un paysage qui est dit hétérogène, c’est-à-dire contenant un grand nombre d’éléments différents. Pour les espèces, certains éléments sont bénéfiques, dans lesquels ils accomplissent tout ou partie de leur cycle biologique. On parle d’**habitats**, dont la définition d’un point de vue paysagé, est un « lieu où vit habituellement une plante ou un animal, souvent caractérisé par la plante dominante ou une caractéristique physique » (Ricklefs and Miller, 2005). La structure d’un habitat est modelée et décrite, à l’image d’un écosystème, d’après son biotope (paramètres physico-chimiques du sol, paramètres climatiques...) et sa biocénose (les espèces qui y vivent). Dans les faits, l’habitat est généralement décrit par ses associations végétales (ensemble d’espèces végétales vivant dans des habitats similaires) car elles sont de bons indicateurs du biotope et des autres espèces y résidant (Galdenzi et al., 2012). Cependant, l’utilisation de la phytosociologie (étude des associations végétales) n’est pas toujours adaptée dans les paysages fortement anthropisés ni pour caractériser finement la structure verticale de l’habitat (Vierling et al., 2008). Ces descriptions et la définition très structurelle de l’habitat fournie ne permettent pas d’en apprécier la fonctionnalité dans les écosystèmes. Ainsi, d’un point de vue fonctionnel, l’habitat est un ensemble d’éléments du paysage fournissant des ressources (alimentaires, matériels, abris, zone de reproduction) et des conditions physico-chimiques bien définies aux populations et aux espèces qui l’occupent, permettant leur maintien dans le temps. L’ensemble des ressources et des conditions nécessaires au maintien

d'une espèce forment sa niche écologique (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957). Un seul habitat peut ne pas fournir l'ensemble des ressources nécessaires au maintien et à la réalisation du cycle biologique de certaines espèces. Ainsi, ces dernières nécessitent plusieurs habitats différents. On parle d'espèces multi-habitats. Si une ressource vient à manquer, elle devient un facteur limitant qui va diminuer le succès reproducteur des individus, qui seront alors en quête de cette ressource (on parle de supplémentation d'habitats). Cependant, de par les compétitions interspécifiques et selon les spécificités du paysage, les ressources peuvent être inaccessibles pour une population. Dans ce cas, la niche écologique occupée par cette population (appelée niche réalisée) sera différente et moins optimale que la niche écologique de l'espèce (appelée niche fondamentale). Dans ce cas, le taux de croissance et la viabilité de la population seront diminués. Les habitats forment, dans le paysage, des taches d'habitat en tant que zone de fourragement, de repos, d'abri, de jeux, de place de parade. L'ensemble de ces éléments servant d'habitat est appelé, pour chaque espèce, une unité fonctionnelle (Merriam, 1984). D'autres éléments (ou les mêmes mais pour d'autres espèces ; on parle d'ailleurs d'*habitat d'espèce*) ne fournissent pas suffisamment de ressources permettant le maintien d'une population dans le temps et peuvent constituer des zones hostiles induisant une mortalité anormalement élevée (zones de grande prédation, route où les collisions véhicules-faune opèrent, canal dont les digues ne peuvent être escaladées...). Ils forment la matrice inhospitalière qui sépare les taches habitats. D'un point de vue fonctionnel, plus la surface d'un élément du paysage est grande, plus la probabilité qu'une espèce à laquelle il est favorable (habitat) y soit présente, est élevée (Fahrig, 2001; Tjørve, 2010). La surface d'un habitat est également corrélée avec sa capacité de charge, c'est-à-dire le nombre d'individus qu'il peut supporter, facteur déterminant dans le maintien des populations. La diminution de

la surface d'un habitat entraîne également une diminution équivalente dans le nombre de populations et d'espèces l'utilisant (Primack et al., 2012). Ainsi, dans le but de conserver le plus grand nombre d'espèces, ces relations ont notamment motivé durant les années 70 et 80 le débat SLOSS (single large or several small) qui opposait l'idée de conserver un unique habitat de grande surface à celle de conserver plusieurs petits habitats. Cependant, un des principaux facteurs permettant le maintien d'une large biodiversité dans un paysage est l'hétérogénéité des habitats (Benton et al., 2003). Ainsi, préserver un habitat unique, même de grande taille, ne serait pas la solution la plus optimale, et ne prendrait pas en considération l'organisation en métapopulations. Il est cependant nécessaire, pour le maintien des populations dans le temps, de préserver un ensemble de taches d'habitat ayant une surface suffisante pour abriter un effectif efficace suffisant (Fahrig, 2001). Il est également nécessaire d'en assurer la connectivité fonctionnelle, notamment à travers la matrice séparant les habitats. A cette fin, la théorie de la percolation (Hammersley, 1957) fut adaptée à l'étude des connectivités fonctionnelles par la quantification de la résistance de la matrice aux mouvements d'individus (Chetkiewicz et al., 2006; Janin et al., 2009). Son utilisation permet notamment d'estimer la surface d'habitats minimum dans un paysage permettant une connectivité fonctionnelle suffisante au maintien des populations (Fahrig, 2001; With and Crist, 1995). Elle a également contribué au développement, avec l'aide de la théorie des graphes, des outils de modélisation de chemins de moindre coût utilisés pour identifier et préserver des corridors de dispersion optimaux (Bagli et al., 2011; Chen et al., 2017; Li et al., 2010). À l'échelle régionale, les stratégies de protection visent à conserver de grands ensembles d'habitats, appelés noyaux ou réserves de biodiversité, et des corridors écologiques permettant le déplacement et la dispersion d'individus entre ces noyaux (par ex.

la démarche Natura 2000 en Europe ou la Trame Verte et Bleue en France). Ces stratégies de protection des habitats sont d'autant plus nécessaires qu'une espèce ne possède en moyenne qu'un nombre limité de 200 populations, ce qui rend chacune d'elle précieuse pour l'adaptabilité d'une espèce (Hughes and Roughgarden, 2000).

Aujourd'hui, la structuration et la connectivité fonctionnelle des taches d'habitats au sein d'un paysage, notamment via des corridors, et leur utilisation par la faune sont étudiées au sein de la discipline de **l'écologie du paysage**.

Les habitats ne sont pas tous identiques et quelques précisions sont nécessaires :

- Un **habitat refuge** est un habitat isolé, cerné par une matrice inhospitalière majoritaire dans le paysage. Au sein d'une forêt sèche, une mare est un refuge pour les odonates. Il n'y a pas de termes pour exprimer l'opposé d'un habitat refuge, donc un habitat non-isolé. Un habitat naturel pourrait être une bonne approche ;
- Un **habitat de substitution**, est un habitat colonisé par un individu ou une espèce, en remplacement d'un habitat devenu non exploitable, ou avec un rendement trop faible ;
- Un **habitat (ou élément) résiduel** du paysage fait intervenir une notion de temps passé. L'élément constituant l'habitat est issu d'une succession d'évènements ayant transformé un paysage antérieurement riche en habitats à un paysage avec quelques habitats épars. Ils sont devenus résiduels ;

- Les habitats sont constitués d'**éléments du paysage**. Bénéfiques ou non selon les espèces considérées, ces éléments peuvent être classés selon la présence et l'origine des associations végétales qui les composent ;
 - Un **élément naturel du paysage** est un espace constitué d'une association végétale, naturellement formée avec peu d'intervention de l'Homme, ou à une époque lointaine. Il s'agit d'éléments rares du paysage, notamment dans les paysages agricoles où l'intégralité des éléments est entretenue par l'homme ;
 - Un **élément semi-naturel** a la même définition qu'un élément naturel sauf que son origine est anthropique. Une haie de bocage est par exemple issue d'une activité humaine, et sa dynamique est liée à la gestion par les agriculteurs ;
 - Un **élément artificiel** (dans son caractère abiotique), quand il est question d'un habitat, est un élément créé par l'homme et se rapporte à des exemples tels que nichoirs artificiels à oiseaux ou à chiroptères, ou encore des « hôtels à insectes », que l'on voit fleurir sur les bancs communaux. L'élément artificiel se distingue dans ce mémoire de l'élément semi-naturel par une origine et une composition non biologique.

2. LES PAYSAGES HOMOGENES ANTHROPISES

L'Homme a eu une action majeure sur l'évolution des paysages. La naissance de l'agriculture, l'ouverture des forêts ou encore la canalisation des eaux ont profondément modifié l'organisation et la nature des éléments paysagers. Les modifications sont variées et diffèrent fortement, même au sein d'un même pays. La Bretagne est par exemple parcourue

de nombreux paysages de bocages alors qu'en Champagne-Ardenne s'alignent d'immenses champs de monoculture sans éléments naturels ou semi-naturels. Pourtant, ces deux paysages sont d'origine agricole. Certains sont devenus ou restés hétérogènes, formant une véritable mosaïque de taches d'habitats et de corridors les reliant. D'autres se sont dégradés sous l'action de l'homme et sont devenus très homogènes avec peu d'habitats favorables, ou favorables à un petit nombre d'espèces. On parle de **paysages homogènes anthropisés**. Ils sont souvent la résultante d'actions économiques ou politiques au travers de trois leviers :

- **L'étalement urbain** : de 1,55 milliards d'êtres humains au début du XXème siècle, la population mondiale a augmenté jusqu'à 7,55 milliards aujourd'hui (United Nations, 2017). Selon les prévisions, il est probable d'atteindre 11 milliards à la fin de ce siècle mais sans visibilité au-delà, notamment due à la modification de la fécondité humaine et de la charge écologique terrestre. Cette explosion démographique humaine induit inévitablement une expansion des zones urbaines afin de loger les habitants de notre planète. Si aujourd'hui, le développement urbain cherche toujours plus de verticalité afin d'éviter les coûts du foncier, ce n'est pas encore la norme et l'étalement horizontal est toujours d'actualité (Seto et al., 2012). En France, de 1999 à 2010, la surface occupée par les villes a augmentée de près de 20% pour atteindre une occupation du territoire de 21,8% (Clanché and Rascol, 2011). Cette augmentation se traduit par une modification progressive des paysages puis par une transformation complète en zone urbaine.
- Construire des villes de plus en plus grandes est une chose, les relier en est une autre, d'autant plus que leurs besoins en ressources augmentent au rythme de la croissance

nationale. Pour répondre à ces besoins, des **infrastructures linéaires de transport** sont construites. Qu'ils s'agissent de canaux, de routes, de rails ou de réseaux d'énergies, il s'agit de longs linéaires fragmentant les paysages et altérant les milieux qu'ils traversent. Classées 9^{ème} comme cause du déclin actuel du vivant, ces infrastructures ont des effets propres à la modalité de transport utilisée (Maxwell et al., 2016). Un chevreuil est moins sujet à une collision avec un véhicule dans un canal que sur une route. Il sera par contre sujet à la noyade. Un campagnol sera plus sensible à une pollution près d'une voie rapide que près d'une voie ferrée. Par contre, en tant que milieux ouverts, l'effet pourrait être le même en termes de fragmentation. Les infrastructures linéaires de transport terrestre (ILTT) incluent principalement les routes et les chemins de fers, les infrastructures de transport maritime incluent essentiellement les canaux.

- Enfin, il faut produire les ressources qui seront acheminées via les infrastructures linéaires de transport aux zones urbaines. Des paysages entiers sont transformés en **zones de production**. En quelques années, une forêt peut être transformée en carrière minière avant de devenir une carrière en eau. Des prairies à haute valeur écologique peuvent devenir des champs pétrolifères. Des zones humides peuvent être asséchées au profit d'une production céréalière. Ce dernier type de zone de production, lié à l'agriculture, est particulièrement intéressant (et problématique). Ce n'est pas le propos de ce mémoire de décrire l'histoire de l'agriculture mais entre mécanisation, modernisation, utilisation de produits chimiques, homogénéisation des cultures, agrandissement des parcelles et aménagements fonciers, il est aisé de comprendre

pourquoi l'agriculture est aujourd'hui considérée par certains auteurs comme la 2^{ème} cause du déclin actuel du vivant après la surexploitation des milieux (Butchart et al., 2010; Maxwell et al., 2016).

La connaissance des causes du déclin actuel du vivant ainsi que des origines des transformations des paysages permet de mettre en place des restaurations écologiques, et à plus large échelle, de préserver la Biodiversité. Les stratégies de préservation du vivant sont discutées en **Annexe n°i-2**.

Dans les pays développés, un paysage homogène anthropisé devenu fréquent depuis la seconde moitié du XX^{ème} siècle (Donald et al., 2001; Foley et al., 2005) est celui des **grandes plaines d'agriculture intensive fragmentées par un réseau routier dense**. Au milieu de monocultures dédiées au maïs et au blé s'étirent des routes toujours plus nombreuses (Körner and Dulac, 2012; Laurance et al., 2014) permettant de relier n'importe quel village à ses voisins. Dans ce mémoire, nous nous intéressons à ce type de paysage avec comme cas d'étude : la plaine du Bas-Rhin.

C) LE CAS DE LA PLAINE DU BAS-RHIN

1. HISTOIRE GEOLOGIQUE ET CLIMATIQUE DU BAS-RHIN

Un paysage ne peut être pertinemment décrit sans comprendre son histoire. Le Bas-Rhin, département de la région Grand-Est, anciennement région Alsace, est un département frontalier avec l'Allemagne qui a parfois subi, parfois bénéficié de l'influence de ce voisin germanique. D'un point de vue géologique, le Bas-Rhin fait partie du fossé rhénan. Il s'agit d'une large dépression traversant la Suisse, la France et l'Allemagne, de Bâle jusqu'à

Francfort-sur-le-Main. Ce fossé tectonique d'effondrement (ou *graben*) date du Miocène et prend origine dans la collision entre l'Eurasie et l'Afrique, et la formation de l'arc Alpin. Au niveau du Bas-Rhin, ce large fossé est baptisé plaine d'Alsace et est bordé par les Vosges à l'Ouest et la Forêt-Noire à l'Est. Ces montagnes sont aujourd'hui principalement constituées de forêts de résineux, et de hêtraies et chênaies en moins grande mesure. Au fil du temps, plusieurs mers ont comblé le fossé rhénan (formé par un mécanisme d'océanisation partiel), permettant une sédimentation variée, notamment de loess (un sédiment morainique postglaciaire) qui recouvre aujourd'hui un tiers de la plaine rhénane en Alsace. En Alsace, deux cours d'eau principaux parallèles sont présents. Le plus ancien est l'Ill, rivière traversant l'Alsace du Sud au Nord, rejointe par les nombreux affluents provenant des Vosges et ayant creusé les vallées Vosgiennes. L'Ill termine sa course au nord de Strasbourg, dans le Rhin, le second principal cours d'eau. Ce fleuve, possédant un débit bien plus élevé que l'Ill, délimite la frontière entre l'Allemagne et la France et alimentait de grandes étendues de zones humides, asséchées depuis sa canalisation (1842-1876, 1928-1959). Aujourd'hui, quelques rares zones humides persistent, principalement concentrées le long du Rhin et protégées par différents arrêtés RAMSAR, NATURA2000 et ZNIEFF (CIGAL, 2017).

La topographie de la plaine du Bas-Rhin est finalement simple : à l'ouest, le massif montagneux des Vosges ; à l'est, le Rhin et ses zones humides ; au centre, une immense plaine traversée par l'Ill. Le climat du Bas-Rhin est semi-continental, dit « d'abri » par la protection formée par le massif des Vosges, véritable obstacle aux vents venus de l'ouest. Ce climat permet une température moyenne de 10,4°C mais qui varie fortement au fil de l'année avec une amplitude thermique annuelle très élevée de 30°C, caractérisant des hivers froids et

secs ainsi que des étés chauds et orageux. Avec le réchauffement climatique, les hivers dans le Bas-Rhin deviennent de moins en moins froids et secs.

2. LA REPARTITION DES HOMMES ET DE SES PRATIQUES

Colonisée au Paléolithique, la plaine du Bas-Rhin est naturellement une zone très fertile. Profitant des nombreux affluents de l'Ill, d'une terre riche (le loess) et de l'effet de foehn, la plaine du Bas-Rhin est un lieu très propice à l'agriculture. Cette caractéristique permet au Bas-Rhin d'être un territoire riche, densément peuplé et fréquemment convoité par ses voisins, qu'ils soient celtes, romains, alamans, francs ou germanis. Territoire conquis et occupé par les uns et les autres, tous ces peuples ont laissé des traces dans la culture Alsacienne, de fait riche et variée. Ils ont également dessiné les premières villes et les premiers réseaux de transports, toujours utilisés aujourd'hui sous forme de voies rapides ou de départementales. Le Bas-Rhin est densément peuplé avec une densité de 234 hab/km² (INSEE, 2016), soit deux fois plus que la moyenne nationale (115hab/km²) et équivalente à la densité Allemande (230hab/km²). L'importante surface de terres fertiles a conduit à l'apparition d'un grand nombre de communes et d'infrastructures linéaires de transport terrestre les reliant. Le Bas-Rhin possède un réseau routier plutôt dense avec 1,9 km de linéaire/km² (1,77 à l'échelle nationale), représentant 3 668 km de routes secondaires et 218 km de routes primaires (MTES, 2016). La principale voie rapide est l'A35, traversant du Sud au Nord la plaine du Bas-Rhin, avec un trafic de 160 000 véhicules/jours, bien plus que le trafic national moyen autoroutier de 22 461 véhicules/jours (Marchi and Belenger, 2015). Son important trafic et ses caractéristiques (2x2 à 3 voies) font de l'A35 un des éléments les plus fragmentant de la plaine du Bas-Rhin. Une plaine donc densément peuplée, urbanisée,

possédant un réseau routier important et des terres fertiles. Parmi les principales cultures, nommons la vigne qui fait la renommée de l'Alsace pour ses vins blancs ou le chou à choucroute. Mais dans la plaine, les deux principales cultures sont aujourd'hui le maïs grain (39%) et le blé (14%). À elles seules, les céréales occupent 55% de la surface agricole utile. Viennent ensuite les prairies de fourrage (31%) principalement situées le long des cours d'eau et dans les collines sous-Vosgiennes (CAA, 2012). Au sein de la plaine du Bas-Rhin, d'immenses territoires dédiés à la monoculture céréalière existent, comme le Kochersberg ou l'Outre-Forêt. Dans ces territoires, les pratiques d'agriculture intensives ont laissé peu de place aux éléments naturels et semi-naturels du paysage.

C'est dans ce contexte de paysage homogène anthropisé d'agriculture intensive, traversé par un réseau routier dense que s'insèrent ces travaux de thèse.

LE QUOTIDIEN D'UN ANIMAL DANS UN PAYSAGE D'AGRICULTURE INTENSIVE TRAVERSE PAR UN RESEAU ROUTIER DENSE : L'EXEMPLE DE LA PLAINE DU BAS-RHIN

Prenons un paysage typique de la plaine du Bas-Rhin. Au milieu du Kochersberg, entre Wolfisheim et Oberschaeffolsheim. Dans ce paysage dédié à la monoculture de maïs et de blé, une route. Il s'agit de la RD45, ouverte au trafic en 2011 avec un trafic moyen de 8 000v/j, autant dire beaucoup pour une petite départementale en 2x1 voies. Entre les champs, quelques chemins de terre ou bétonnés sans bordures enherbées, sans bordures de champs. Ici le **remembrement** (réaménagement foncier qui consiste à rassembler plusieurs petites parcelles agricoles isolées en une grande parcelle unique, participant à l'homogénéisation des paysages agricoles) et les pratiques agricoles ont été poussés à l'extrême. Chaque centimètre carré d'herbe a été remplacé par les champs. Malgré une viabilité avérée pour certaines espèces d'invertébrés (Lang et al., 1999; Ward and Ward, 2001), le maïs n'est pas un milieu très propice aux vertébrés, dont la petite faune (Tissier et al., 2016a). Le blé, lui, est fauché au début de l'été. Comment fait alors la petite faune pour survivre dans un tel paysage ? Pourtant, chaque année, les agriculteurs se plaignent des rongeurs ravageurs de cultures, voir même des renards. Sur la route, chaque année, des animaux se font écraser. Des animaux sont donc présents dans ce paysage. D'où viennent-ils et où vont-ils ? Voici les questions auxquelles j'ai tenté de répondre en prenant en exemple le paysage de la RD45, aisément transposable à d'autres paysages d'agriculture intensive.

A) OÙ EST LA VIE ?

Rechercher les habitats d'espèces revient tout d'abord à identifier les différents éléments du paysage présents. Ce fut l'objet de mon premier travail.

1. LES ELEMENTS NATURELS ET SEMI-NATURELS

Forêts, prairies fleuries, haies et taillis, mares, pelouses et bords de chemins, rien de tout cela en vue. Quelques petits bosquets épars par contre. Notez que durant la durée du doctorat, un nouvel aménagement foncier a détruit ces bosquets, sauf ceux qui possèdent une propriété très intéressante : ils contiennent en leur cœur un ouvrage militaire de type casemate (ou **bunker** en anglais). Si c'est l'action de l'homme qui a détruit les bosquets, c'est aussi lui qui les a finalement conservés, probablement de part la difficulté de détruire ces structures bétonnées, parfois imposantes. Devant le premier bunker visité, un terrier de renard roux (*Vulpes vulpes*). Dans les arbres, un couple de faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*). Voici un élément du paysage intéressant. Autre élément du paysage verdoyant dans le décor : les bords de route. Ils sont appelés des **dépendances vertes** et sont principalement constitués de plantes herbacées. De temps en temps, une haie qui longe la route. Fait marquant, il est difficile de poser le pied sans toucher un terrier de campagnol. Le soir, on entend les *tssk tssk* des mulots. D'autres couleurs sur ces dépendances vertes : des papillons en grand nombre. Mais aussi des insectes rampants, des serpents, des lézards et même des amphibiens. Tous profitent d'un couvert végétal quasi-permanent, les dépendances n'étant fauchées qu'une fois à l'automne. Les dépendances vertes, un deuxième élément du paysage intéressant. Suivons le crapaud vert longeant fidèlement une dépendance verte. A la fin de son voyage, dans la soirée, un orchestre retentit. Des dizaines,

des centaines même ! de crapauds et de grenouilles chantent sur les berges des **bassins d'orage routiers**. Dans ces points d'eau si rares mais artificiels, la vie foisonne. Des odonates, des dytiques, des mollusques et des tritons. Eux aussi ont été impactés par les pratiques agricoles et par la canalisation du Rhin car il ne reste guère de zones humides dans le secteur. Un troisième élément intéressant. Bunkers, dépendances vertes et bassins d'orage sont donc les seuls éléments à peu près viables pour la petite faune dans le paysage concerné. On peut parler de refuges étant donné leur degré d'isolement dans le paysage majoritairement composé de cultures. Tous les trois ont en commun un degré d'artificialisation très élevé. Il s'agirait donc d'éléments artificiels, mais cet adjectif est ambigu. Les dépendances vertes sont des éléments vivants et donc des éléments semi-naturels, mais dépendant de la route, élément artificiel. Difficile aussi d'appeler un bunker un élément semi-naturel quand bien même celui-ci protège un bosquet ou sert de terrier. Afin d'éviter de nommer ces éléments particuliers avec des appellations trop lourdes (par ex. : des « éléments artificiels du paysage à fort caractère semi-naturel »), appelons les tout simplement des éléments artificiels du paysage.

2. LES ELEMENTS ARTIFICIELS DU PAYSAGE.

Selon les éléments artificiels du paysage, plus ou moins d'études ont été menées, mais le caractère de refuge a au moins été soulevé une fois pour chacun des trois éléments considérés. Les dépendances vertes, très communes le long des routes de tous les pays développés (présentes pour des raisons de sécurité routière et de délimitation d'emprise) abritent une très grande variété de taxons, allant des insectes aux reptiles en passant par les oiseaux (O'Sullivan et al., 2017; Way, 1977). Une anecdote parle d'un cerf élaphe coincé dans

la dépendance verte d'un échangeur autoroutier (large et boisée donc). Il y a vécu une année entière avant d'en être délogé par le gestionnaire autoroutier (V.Vignon, *comm pers*). Les bassins d'orages sont connus pour abriter plusieurs espèces d'invertébrés et d'amphibiens, dont des espèces rares (Le Viol et al., 2009). Les bunkers sont des refuges intéressants pour les chiroptères qui y trouvent un lieu calme avec des conditions d'humidité relative et de température adaptées à leurs sites d'estivage et d'hivernage (Sachanowicz and Zub, 2002).

C'est à ces trois éléments du paysage qu'est dédié le premier chapitre de ce mémoire, intitulé **ECO-VIE : Quelle est la potentialité écologique des éléments artificiels du paysage ?** Notons qu'il existe bien d'autres éléments artificiels, précisés dans le premier chapitre. Comme vous le verrez, les résultats indiquent une potentialité réelle pour différents taxons des trois éléments étudiés. Les résultats illustrent aussi un aspect souvent ignoré par les personnes impliquées dans le domaine routier, mais aussi par les naturalistes: la route n'a pas que des impacts négatifs sur la faune et la flore. Les résultats montrent aussi, assez tristement, le double effet de l'agriculture sur l'utilisation des éléments artificiels. Cernés par les cultures intensives, devenues une matrice pour les espèces étudiées, les éléments artificiels ont de grandes chances d'abriter de la vie, et servent de refuge à une faune contrainte. L'objectif atteint, ayant approché la localisation des différents habitats de la petite faune dans le paysage, je me suis intéressé à leurs déplacements.

B) COMMENT LA PETITE FAUNE SE DEPLACE-T-ELLE ?

Au sein des paysages possédant un réseau routier dense comme la plaine du Bas-Rhin, un grand nombre d'espèces traversent inévitablement une route lors de leurs déplacements quotidiens, ou pendant des épisodes de dispersion, de reproduction. Pour un renard,

parcourir plusieurs kilomètres sans croiser de route relève de l'exploit. Même les plus petites espèces sont concernées. Comme il est montré dans le premier chapitre, dans le paysage de la RD45, les seules populations de micromammifères survivant à la fauche estivale sont situées dans les milieux inféodés à la route comme les dépendances vertes. Alors si en effet, en servant de refuge à de nombreuses espèces, les dépendances vertes participent à la création de corridors longitudinaux (Holderegger and Di Giulio, 2010; Tikka et al., 2001; Vermeulen, 1994), la route en elle-même agit comme un obstacle (D'Amico et al., 2016; Kociolek et al., 2011; McGregor et al., 2008). Selon les espèces et sa conception, la route est un puits (les animaux y meurent via les collisions véhicules-faune, ou de déshydratation), un filtre (seuls certains individus arrivent à traverser la chaussée) ou une barrière complète. Au sein de la doctrine Eviter-Réduire-Compenser, il est aujourd'hui obligatoire de diminuer ces effets négatifs (MTES, 2017). C'est à ces mesures que sont dédiés les deux autres chapitres de ce mémoire :

- Le deuxième chapitre concerne les mesures de réduction des collisions véhicules-faune et s'intitule : **ECO-ROUTE : Peut-on prédire les collisions avec la petite-faune ?** Dans ce chapitre, il est expliqué que l'installation de mesures de réduction n'est pertinente que si ces mesures sont bien positionnées. De ce fait, il est nécessaire de comprendre où ont lieu les collisions. Ce chapitre détaille le chemin parcouru pendant ces dernières années et montre que la prédiction précise des collisions avec la petite-faune est atteignable ;
- Le troisième et dernier chapitre concerne les mesures phares de l'écologie de la route : les passages à faune, également appelés **écoducs**. Il s'agit de ponts et de

tunnels permettant la traversée de la faune de part et d'autre des routes ou des voies ferrées sans en perturber la circulation. Ce chapitre, nommé **ECO-DUC : Quelle efficacité des passages à petite faune ?**, s'intéresse particulièrement à la méthode d'évaluation de l'efficacité de ces ouvrages, aux variations temporelles de cette dernière pour la petite faune, ainsi qu'aux mesures d'amélioration des ouvrages existants.

Les trois chapitres de ce manuscrit rejoignent la science de **l'écologie de la route**, dont description et histoire sont livrées en **Annexe n°i-3**.

ANNEXES DE L'INTRODUCTION

Annexe n°i-1 : La prise en compte des effets de la route sur l'environnement dans les projets routiers

La France fut un pays précurseur de la prise en compte de l'environnement dans les projets routiers, et le réaffirme en **2016 avec la loi pour la reconquête de la Biodiversité**.

Avant la fin des années soixante, on traçait droit. Les animaux ont des pattes, ils peuvent s'ôter du chemin. Les plantes ? Il y en a partout... Depuis, les lois n'ont cessé d'évoluer. Au début, il y allait de la bonne volonté du maître d'ouvrage d'éviter de détruire une espèce. Puis, c'est devenu une obligation contrôlée, mais *a minima*. Puis c'est devenu une contrainte. Aujourd'hui c'est un enjeu. Avant 2016, chaque projet d'envergure devait établir une étude d'impact qui indiquait les espèces de faune et de flore impactées par le projet. Il n'y avait pas de *road-effect zone* qui vaille et la distance à laquelle on considérait une espèce impactée dépendait principalement de l'emprise du chantier. Les impacts étaient aussi estimés au travers de simples inventaires, souvent ponctuels et répartis sur une seule année. Or les populations ne sont pas statiques, elles évoluent, voir disparaissent ou réapparaissent localement. Ce n'est pas étonnant de lire dans les vieux projets (certaines routes mettent plus de 60 ans à voir le jour), l'apparition d'une espèce protégée dans la dernière étude d'impact en date, à quelques mois des travaux, alors que rien n'a été fait pour l'anticiper. De plus, l'impact réel ne peut s'estimer à l'échelle de quelques individus. Il faut prendre en compte l'intégralité du paysage et des écosystèmes. Enfin, malgré la bienveillance des mesures compensatoires, leur réussite n'est pas une obligation, aucun contrôle n'est effectué après leur installation.

Avec la loi Biodiversité de 2016 dont les premiers décrets sont apparus début 2017, la Science fait son apparition dans les études d'impacts, appelées maintenant Evaluations Environnementales. Les maîtres d'ouvrages se heurtent à des termes compliqués : métapopulation, flux génétiques, fonctionnalité des écosystèmes... et pour cause ! La loi impose à tout projet routier une perte nulle de biodiversité, voir une amélioration. La signification de cette non-perte ne s'applique plus uniquement à des individus présents mais à l'ensemble de la fonctionnalité des milieux et des services écosystémiques rendus. Les évaluations environnementales prennent une nouvelle ampleur. Il est maintenant nécessaire d'intégrer les notions de paysages, de populations, de services écosystémiques... afin de connaître le véritable état initial d'un paysage avant la construction du projet. Ce n'est pas tout car le maître d'ouvrage doit également indiquer le devenir de ce paysage et des fonctionnalités écologiques après construction du projet, et même sans construction du projet, afin de prouver la perte nulle de biodiversité. Enfin, il y a obligation de réussite pour toutes les mesures de réduction et de compensation.

Cette nouvelle vision, bienveillante pour la biodiversité, pourrait chambouler les pratiques. Les coûts seront démultipliés dès lors qu'une espèce protégée sera présente dans l'emprise du projet. Cela incitera non pas les maîtres d'ouvrages, mais bien les politiques, à reconsidérer la stratégie nationale d'expansion du réseau routier.

Annexe n°i-2 : Stratégies pour la préservation de la Biodiversité

L'année 2010 était importante pour la biodiversité mondiale. Au-delà d'être « l'année internationale de la biodiversité », il s'agissait également de la date butoir des objectifs en termes de préservation de la nature fixés par l'Union Européenne. À cette date, peu de pays arrivèrent à respecter leurs engagements qui étaient « d'assurer une forte réduction du rythme actuel de perte de diversité biologique aux niveaux mondial, régional et national, à titre de contribution à l'atténuation de la pauvreté et au profit de toutes les formes de vie sur la planète ». Devant ce constat amer, la stratégie internationale pour la préservation de la Biodiversité changea. Les 168 pays signataires de la Convention sur la Diversité Biologique ratifièrent les objectifs d'Aichi au sommet de Nagoya de l'ONU en 2009.

Les objectifs d'Aichi pour 2020 demandent de réduire au moins de moitié la vitesse de perte des habitats naturels. Ils demandent aux signataires de fixer des objectifs de restauration pour différents biotopes et de s'assurer une restauration de 15% des habitats dégradés. Ces objectifs ambitieux sont traduits en des plans nationaux dans lesquels les moyens techniques pour y arriver sont décrits. En France, c'est la Stratégie Nationale pour la Biodiversité 2011-2020 qui fixe au niveau national les objectifs et les mesures à mettre en place.

Afin de veiller à l'application des mesures et au respect des objectifs, la France souhaite dès 2010, se doter d'une structure unique et efficace : l'Agence Nationale de la Biodiversité. Elle fut finalement créée le 1^{er} janvier 2017. Il n'aura fallu que sept ans à la France pour monter

une structure administrative. Sachant qu'il n'en reste que trois pour atteindre les objectifs d'Aichi.

En parallèle, l'Etat Français publie en 2011 une liste de six engagements forts pour atteindre les objectifs. Les infrastructures linéaires transports terrestres y sont concernées avec l'attribution d'une enveloppe pour restaurer les continuités écologiques fragmentées par des linéaires anciens. Avec la loi Biodiversité de 2016, l'intégralité des dépendances vertes de France doit également être gérée en fauchage tardif. Ce sont de bonnes mesures. Cependant, les différentes actions concernent principalement la préservation de l'existant et peu de crédit est donné à la « reverdisation » des milieux. Dans les paysages d'agriculture intensive, où de nombreuses études pointent pourtant le rôle fondamental des éléments semi-naturels pour le maintien de la biodiversité, il est prioritaire de mettre en place un programme spécifique de transformation des paysages.

Annexe n°i-3 : L'écologie de la route

L'écologie de la route (*road ecology*) est une science pluridisciplinaire étudiant l'impact des routes sur les espèces ainsi que l'impact des espèces sur les routes. Si ce second impact peut à priori sembler dérisoire, notons qu'aujourd'hui, un individu unique d'une espèce protégée peut dévier le tracé d'une route (par ex. le cas de l'aigle de Bonelli (*Aquila fasciata*) sur les RD7n et l'A8), voire annuler l'entièreté du projet (par ex. la polémique actuelle du Contournement Ouest de Strasbourg et du Grand hamster dans le Bas-Rhin). Les impacts routiers ne peuvent être évalués sans prendre en compte l'environnement dans son ensemble : l'eau, la terre, l'air, le climat, les paysages mais aussi les aspects sociaux-économiques territoriaux, la santé et plus récemment l'économie agricole. La multiplicité des disciplines, des acteurs, des besoins mais aussi des politiques rend la discipline complexe et motivante. Un projet routier pouvant parfois mettre un demi-siècle à aboutir, il faut sans cesse redoubler d'inventivité pour faire face aux contraintes apparaissant avec le temps, la nature et la législation étant en constante évolution. Cette motivation, couplée à l'évolution des techniques, permet une amélioration constante des solutions proposées pour diminuer les impacts aux milieux naturels. En effet, l'écologie de la route participe pleinement à une mise en œuvre pertinente et scientifique du triptyque : « éviter-réduire-compenser » auquel sont soumis tous les projets d'une certaine envergure comme la construction d'une zone industrielle en zone humide, l'installation d'un barrage ou encore la réalisation d'une route. Ou d'une voie ferrée ! Car avec le temps, les chercheurs et les ingénieurs ont intégré le rail comme sujet d'étude. Les méthodes sont similaires et adaptées à l'étude des linéaires. Les sujets se rejoignent comme l'effet de fragmentation, les collisions véhicule-faune, la pollution.

L'origine de l'écologie de la route est multiple :

- Une origine d'observation dès lors qu'une personne s'est étonnée de l'impact (positif ou négatif) d'une route sur une espèce animale ou végétale ;
- Une origine de la matière datant de la construction du premier linéaire bâti sur des matériaux, estimée entre -10 000 et -2 200 avant JC ;
- Une origine scientifique à la date de parution de la première étude sur le sujet. Celle-ci est difficile à trouver mais on peut considérer une première étude à la fin des années 60, période de transition des pensées vers une considération plus pertinente de la Nature (Carsignol, 2006; Forman et al., 2003) ;
- Une origine sémantique à la parution du terme « road ecology » utilisé pour décrire cette nouvelle science. En ce sens, son origine est celle de Forman (1998) très justement intitulé *Road ecology : A solution for the giant embracing us*, document publié la même année que la review indispensable du même auteur (Forman and Alexander, 1998). C'est ce même Richard TT Forman, chercheur américain, qui publiera quelques années plus tard avec des grands noms de l'écologie du paysage le premier livre et document de travail : *Road Ecology: Science and Solutions* (2003) qui marquera sans nul doute la considération de l'écologie de la route en tant que Science à part entière. En France, c'est Jean Carsignol, ingénieur de l'Etat (CETE puis CEREMA), qui introduisit cette discipline au sein des professionnels.

Aujourd'hui, la science de l'écologie de la route regroupe des scientifiques du monde entier et des rassemblements nationaux et internationaux sont organisés annuellement

afin de partager le savoir acquis et définir les stratégies à adopter. On parle régulièrement du déclin routier avec une stabilisation de la taille du réseau des infrastructures linéaires de transport des pays. L'écologie de la route suivra-t-elle la même voie ? Il y a peu de chances. Seuls les pays « occidentaux » sont concernés et le nombre de routes dans le monde ne cesse de croître. De plus, il y a encore tant de découvertes à accomplir dans le domaine que la multiplicité de nos routes, de l'hétérogénéité de leur conception et de leur densité fait de notre seul pays un excellent lieu d'expérimentation et d'observation des effets de la route sur l'environnement, et *vice-versa*.

Premier chapitre

ECO-VIE : Quelle est la potentialité écologique
des éléments artificiels du paysage ?

Table des matières du premier chapitre : ECO-VIE

Contexte	50
Etat de l'art bibliographique.....	51
Les éléments semi-naturels du paysage.....	51
Les éléments artificiels du paysage.....	53
Les dépendances vertes	53
Les bassins d'orage routiers	55
Les ouvrages militaires abandonnés.....	57
Les autres éléments artificiels du paysage.....	59
Objectif du 1 ^{er} chapitre	61

Première partie : Micromammifères et dépendances vertes

Contexte de l'étude.....	63
Résumé de l'étude	66
Etude détaillée	68
À propos.....	94
Conclusion et principal message (Etude 1).....	94

Deuxième partie : Amphibiens et bassins d'orage routiers

Contexte de l'étude.....	97
Résumé de l'étude	99
Etude détaillée	102
À propos.....	133
Conclusion et principal message (Etude 2).....	133

Troisième partie : Carnivores et ouvrages militaires abandonnés

Contexte de l'étude.....	136
Résumé de l'étude	138
Etude détaillée	140
À propos.....	160
Conclusion et principal message (Etude 3).....	160
Conclusion du premier chapitre	161
Annexes du premier chapitre	163
Annexe n°I-1 : Les techniques de marquage des micromammifères.....	164
Annexe n°I-2 : Mortalité des micromammifères par piégeage « non létal ».....	169
Annexe n°I-3 : Les arbres de régression boostés	171
Annexe n°I-4 : De la gestion des bassins d'orages routiers	175
Annexe n°I-5 : De drôles de bunkers.....	177

INTRODUCTION

CONTEXTE

Dans un paysage homogène anthropisé, la surface et la qualité des habitats semi-naturels peuvent être faibles. Ce contexte peu favorable au maintien d'une biodiversité (hors des réservoirs très localisés de faune et de flore) ne permet la subsistance que de quelques espèces généralistes de la petite faune. Un tel paysage est étudié dans le présent travail: la plaine d'agriculture intensive du Bas-Rhin. Dans celle-ci, les aménagements fonciers successifs, une faible reconnaissance des bordures de chemins, et une politique agricole peu tournée vers la nature, ont fortement réduit les surfaces d'habitats naturels et semi-naturels. Il ne reste que quelques petits bosquets épars, quelques haies isolées, et parfois des bords de chemin quand les ilots d'exploitation sont clairement identifiés. Et quand bien même il reste des habitats, ils sont isolés par des routes présentes en grand nombre dans la zone d'étude.

La petite faune regroupe de nombreuses espèces impactées par la disparition des habitats au profit des cultures céréalières. Pourtant, elle subsiste dans de tels paysages et, a, pour cela, dû trouver refuge dans des milieux de substitution.

En prenant l'exemple du paysage agricole de la RD45, j'ai cherché quels pouvaient être ces refuges potentiels. Il est apparu trois candidats : (1) les **dépendances vertes** et autres bandes herbagères associées à l'emprise routière ; (2) les **bassins d'orage routiers** présents le long des linéaires et ; (3) **les ouvrages militaires** au milieu des champs ou préservant des bosquets. À des fins de simplification, ces éléments du paysage sont appelés des éléments artificiels.

ETAT DE L'ART BIBLIOGRAPHIQUE

LES ELEMENTS SEMI-NATURELS DU PAYSAGE

Dans les paysages anthropisés, l'intégralité des éléments du paysage sont directement ou indirectement gérés par l'homme. Il n'existe donc plus d'éléments naturels dans ces paysages : ils sont tous semi-naturels. Ceux-ci, malgré leur rôle avéré de réservoir de biodiversité des paysages anthropisés, furent particulièrement impactés par l'intensification de l'agriculture (Benton et al., 2003). Ce déclin a certainement participé à la disparition observée de 23% des espèces de nos paysages agricoles entre 1970 et 2000 (de Heer et al., 2005). Il faut aujourd'hui œuvrer à leur sauvegarde et à leur restauration. Des résultats récents sont encourageants. En Suède, la renaturation de pâturages abandonnés a permis la restauration de communautés de Curculionoidés (une famille de l'ordre de Coléoptères, Steiner *et al.* 2016). En Norvège, le recours à un fauchage écologique a permis de restaurer et d'augmenter la richesse spécifique de prairies calcaires fragiles (Lundberg et al., 2017). En France, de nombreux programmes œuvrent à la restauration de zones humides (EF, 2017). Un moyen d'agir pour une restauration pertinente à l'échelle du paysage est de s'appuyer sur la connaissance de la fonctionnalité écologique des éléments semi-naturels :

- En tant qu'habitats, les éléments semi-naturels peuvent servir de refuge dans des milieux dégradés. En Grande Bretagne, les éléments semi-naturels présents dans les forêts dédiés à la production monoculturelle de bois servent de refuge aux carabes (Neumann et al., 2016). Dans les plaines céréalières de Suède, les éléments semi-naturels de petite taille servent de refuge à de nombreuses espèces de plantes (Lindborg et al., 2014). En Alsace, les talus des voies ferrées, les remblais des routes et les digues des canaux

servent de zone de reproduction au blaireau Européen (*Meles meles* ; données personnelles) ;

- En tant que corridors, les éléments semi-naturels participent à la fonctionnalité écologique des paysages. En formant des réseaux, les fossés hydrauliques favorisent la dispersion de graines et de pollen de certaines plantes hydrophytes (Favre-Bac et al., 2016; Tikka et al., 2001). En Australie, les alignements d'arbres dans un paysage agricole servent d'habitat et de corridor au phalanger de Norfolk (*Petaurus norfolcensis*) ;
- La nature et l'importance de ces fonctions d'habitat et de corridors varient fortement en fonction de la composition et de l'organisation des éléments semi-naturels. La présence seule de corridors ne permet pas le maintien des populations, des taches d'habitat sont nécessaires (Villemey et al., 2015) ;
- La taille des taches a également une importance considérable. La richesse spécifique des oiseaux présents dans les haies des paysages agricoles est par exemple positivement corrélée à leur surface (Hinsley and Bellamy, 2000). En Australie, (Haslem and Bennett, 2011) indique que les éléments semi-naturels boisés de petite taille, bien qu'isolés, permettent d'améliorer le rôle d'habitat des éléments de plus grande taille pour les oiseaux ;
- L'hétérogénéité des paysages est un paramètre important dans la préservation des écosystèmes (Benton et al., 2003). Dans les paysages dégradés notamment dédiés à la monoculture céréalière, cette hétérogénéité est en partie apportée par les éléments semi-naturels (par exemple et selon les études, les bosquets, mares, ruisseaux, haies,

bords de chemin, prairies, broussailles, vergers...). En France ou en Norvège, l'hétérogénéité apportée par ces éléments permettent la préservation des abeilles, notamment les espèces spécialistes (Sydenham et al., 2014; van Halder et al., 2017). En Allemagne, les éléments semi-naturels dont les dépendances vertes, permettent de diminuer les effets du réchauffement climatique sur ces mêmes espèces (Papanikolaou et al., 2017).

LES ELEMENTS ARTIFICIELS DU PAYSAGE

LES DEPENDANCES VERTES

Les dépendances vertes sont « les bords de routes » (en anglais « road verges » ou « roadsides »). Elles correspondent à une bande en pente faisant une transition entre la chaussée et la trame environnante. En général, le tablier d'une route est soit construit au-dessus (en remblais) ou en dessous (en déblais) du niveau de la trame environnante. Ces pentes sont très rarement bétonnées (moindre coût) et une végétation prairiale s'y installe spontanément, créant les dépendances vertes. Sur les routes à niveau (même niveau entre le tablier et la trame environnante), les dépendances existent également, pour des raisons de sécurité routière ou pour la délimitation des emprises (par exemple pour séparer la chaussée des chemins agricoles parallèles à la route). Les autres éléments routiers tels que les terre-pleins centraux et les talus sont aussi considérés comme dépendances vertes dès lors qu'ils sont végétalisés.

La végétation s'y développe le plus souvent spontanément mais les marchés paysagers ainsi que la considération grandissante des dépendances vertes comme constituantes de la Trame Verte, permettent l'usage de plantations spécifiques et d'une gestion raisonnée. Des haies

sont plantées. Les clôtures empêchant la faune d'entrer sur la chaussée sont installées au plus près des voies pour leur permettre l'accès aux dépendances vertes. Ces dernières sont aujourd'hui fauchées de manière écologique, par exemple en fauche tardive, permettant notamment aux papillons d'achever leur période de reproduction avant la fauche. Cette pratique permet aussi de maintenir un couvert végétal quasi-permanent pour les espèces proies. La considération des dépendances vertes comme de véritables habitats s'appuie aujourd'hui sur une littérature solide.

Les dépendances vertes ont été considérées comme des habitats favorables à une grande variété d'espèces assez tôt. En 1977, Way nous apprend que 40% des espèces de mammifères du Royaume-Uni peuvent s'observer dans les dépendances vertes. En Grande Bretagne, c'est 20% des oiseaux, 100% des reptiles, 83% des amphibiens, 42% des papillons et 32% des carabes. Rares sont les éléments du paysage à attirer autant d'espèces. Parmi les différents sujets de l'écologie de la route, l'étude de l'utilisation des dépendances vertes a probablement constitué une bouffée d'optimisme au milieu des nombreuses revues consacrées aux collisions véhicule-faune. La recherche s'est principalement concentrée sur l'utilisation des dépendances vertes comme habitat (Ascensão et al., 2012) ou comme corridor (Redon (de) et al., 2015) pour les micromammifères (Hinsley and Bellamy, 2000; Ruiz-Capillas et al., 2013), les lépidoptères (Ries et al., 2001; Valtonen and Saarinen, 2005) et plus marginalement pour les oiseaux (Dean and Milton, 2003), les reptiles (Fahrig and Rytwinski, 2009), les amphibiens (Vos et al., 2007), les carabes et les araignées (Noordijk et al., 2008), les chiroptères (Vandavelde et al., 2014) et pour certaines espèces végétales (Cousins, 2006), dont des espèces invasives (Gelbard and Belnap, 2003).

Les bassins d'orages routiers sont les « piscines » construites le long des routes. Ils servent à récolter les eaux de ruissellement de la chaussée, polluées par les différents polluants issus du trafic, afin d'éviter une contamination de l'environnement (Karouna-Renier and Sparling, 2001). La conception des bassins d'orage routiers permet la dépollution des eaux avant leur infiltration dans le milieu naturel. Il existe différents types de bassins. Les bassins de rétention stockent un volume stable d'eau toute l'année (EPA, 2009). L'arrivée d'eau polluée entraîne l'évacuation d'un volume équivalent d'eau traitée dans le milieu. Les bassins de détention, usuellement présents à proximité de bassins de rétention dans le milieu routier, ne contiennent de l'eau qu'une partie de l'année. En effet, ces derniers n'étant pas équipés de géo-membrane imperméable, leur fond n'est pas étanche. L'eau s'infiltre ainsi verticalement dans la nappe ou dans le milieu adjacent, d'où le deuxième nom de ces bassins : des bassins d'infiltration. Malgré un guide national sur la conception des bassins d'orage routiers, chaque maître d'ouvrage a sa propre vision. Vision qui elle-même varie entre les différents ingénieurs et techniciens du maître d'ouvrage. Il existe ainsi une grande diversité de bassins d'orage routiers. Certains sont petits, d'autres immenses, sans forcément de rapport avec la surface de la chaussée (formant le bassin versant de ces ouvrages). Certains sont totalement bétonnés, d'autres sont végétalisés, voir complètement fermés par la végétation arbustive. Certains possèdent des parois verticales, d'autres des pentes très douces. Toutes les routes ne sont pas non plus équipées de bassins. La nécessité d'en construire est dictée par la Loi sur l'Eau selon certains seuils inhérents au tracé, qui impose au maître d'ouvrage de traiter les eaux de ruissellement. Et même si un projet est soumis à

Autorisation de Loi sur l'Eau, le maitre d'ouvrage possède d'autres moyens que les bassins pour le traitement des eaux.

En France, ces bassins aux eaux polluées sont considérés aujourd'hui comme des puits écologiques (Battin, 2004). Des études chocs montrent les effets négatifs des polluants routiers sur les amphibiens (Massal et al., 2007; Snodgrass et al., 2008). Des pattes en surnombre, deux têtes, une mortalité accrue, une impossibilité de reproduction (Egea-Serrano et al., 2012; Reeves et al., 2010). Ces études ont poussé les milieux associatifs de protection de l'environnement et les commissions environnement officielles du ministère de l'écologie (CNPV) à imposer des mesures de cloisonnement autour des bassins afin d'éviter que la faune n'y pénètre. Faisant partie de la conception des bassins, ces mesures de cloisonnement ont aussi bénéficié des différents points de vues et expertises des différents maitres d'ouvrages et de leur personnel, se déclinant en pratiques diverses. La mesure la plus utilisée est le grillage à mailles fines de 3,5mm, aussi appelé grillage « petite faune ». Mais on peut aussi observer des lisses à amphibiens, des murets bétonnés, des dispositifs de glissières en plastique ou en métal, des grilles canadiennes. Dans certains paysages riches en amphibiens, ce souhait de cloisonnement incite les maitres d'ouvrages à enterrer les bassins, pour un coût bien plus élevé. Ces ouvrages, fréquents en zone urbaine, se distinguent des bassins à ciel ouvert. Notons que la construction de bassins enterrés ne résout pas entièrement le problème des amphibiens. Des individus ont été observés par endoscope à l'intérieur des canalisations de ces bassins (*Données personnelles*) qui arriveraient donc à y pénétrer. Or, l'air de ces bassins est fortement chargé en gaz toxiques.

Construits depuis plus de soixante ans, cela ne fait qu'une vingtaine d'années que les scientifiques s'intéressent aux bassins (Bishop et al., 2000), et il n'existe à ce jour que très peu d'études spécifiques. Elles s'articulent principalement autour de l'utilisation des bassins d'orages routiers par les amphibiens et les invertébrés aquatiques et aériens (Scheffers and Paszkowski, 2013; Scher and Thiéry, 2005). Enfin, en parallèle à ces études ou directement intégrées à celles-ci, les chercheurs analysent les effets des polluants contenus dans les eaux des bassins sur les différents taxons y résidant (Massal et al., 2007). La plupart des études sont Européennes et indiquent des résultats similaires: les bassins d'orage routiers sont habités par une large biodiversité, parfois équivalente à celle des zones humides semi-naturelles (Hassall and Anderson, 2015). Même des espèces protégées y trouvent refuge (Sané and Didier, 2007). Les études sur les pollutions indiquent quant-à-elles les concentrations létales et sub-létales des différents polluants (pris séparément, les effets cocktails étant très rarement étudiés) sur les différents taxons, en particulier sur les amphibiens (Brand et al., 2010; MacDonald et al., 2000). Peu d'études ont cependant été menées au long terme sur les bassins afin de montrer le maintien des populations animales, au regard des concentrations de pollution observées aux mêmes périodes.

LES OUVRAGES MILITAIRES ABANDONNES

Le nombre d'ouvrages militaires abandonnés dans les anciennes zones de conflit est impressionnant. Dans le Bas-Rhin seul, Mermy *et al.* (2011) indique 614 fortifications (soit 0.13 par km²). Ce nombre est même largement sous-estimé étant donné la méthode de recensement employée (simple demande aux mairies) et le camouflage de certaines structures. Comme nous le verrons dans la publication associée, nous avons trouvé 52%

d'ouvrages supplémentaires lors de nos sorties de terrain. En Europe, un recensement personnel effectué via des ressources en ligne, indique un nombre d'ouvrages militaires connus en Europe entre 120 000 et 200 000, construits pour ou avant la seconde guerre mondiale. En Albanie, c'est même près de 700 000 ouvrages qui furent construits pendant la seconde moitié du 20^{ème} siècle, dont la construction a gelé les budgets de différents ministères pendant plusieurs années (Ayers and Parangoni, 2015; Bajrovic and Satter, 2014). Ces nombres ne concernent que les ouvrages militaires de petite taille, qualifiés de casemates (Fr), Blockhäuser (Ger) ou de bunkers (En). Par souci de compréhension, j'utilise la traduction anglaise dont la signification est remarquablement plus connue en France que son synonyme français. Ces petits ouvrages ne comprennent que quelques salles (rarement plus d'une dizaine) et avaient différentes fonctions comme la protection des ressources (armement, bétail) et des citoyens (lors des tirs d'obus), la mise à disposition de dortoirs en recul du front pour les soldats, l'observation et la défense. C'est pour satisfaire au mieux ces deux dernières fonctions que les bunkers ont été regroupés en lignes de défense autour des points d'intérêts (villes, carrefour de circulation, point de passage comme les vallées). Certaines lignes de défense sont massives car construites autour de points fortement stratégiques (la ligne KM ou la ligne Staline). Elles contiennent d'autres types de fortifications, dont la plus imposante est le fort. Il est généralement entouré d'un grand nombre de bunkers, reliés par des souterrains, formant des réseaux d'éléments artificiels dans les paysages.

Ces souterrains et ces bunkers aujourd'hui abandonnés (ou parfois transformés en musées), ont peu suscité la curiosité des naturalistes. Moins d'une dizaine d'études en écologie s'y sont intéressées. La plupart concernent leur utilisation par les chiroptères. En Allemagne, le réseau de bunkers du Festungsfront Oder-Warthe Bogen abrite 37 000 individus répartis en dix

espèces. Il s'agit probablement de la structure artificielle possédant le plus de chiroptères en Europe (Warchałowski *et al.* 2013; Jan Cichocki *dans* AFP 2014). Le nombre de percées et les bosquets préservés par les bunkers permettent également à ces ouvrages de servir d'habitat au loir gris (*Glis glis* ; Ciechanowski & Sachanowicz 2014), à l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris* ; Evans *et al.* 2009) ou encore à l'hirondelle rustique (*Hirundo rustica* ; Zduniak *et al.* 2011). Cependant, l'étude de Théou & Bego (2013) montre une utilisation très rare des bunkers de l'île de Sazani par les chiroptères, ce qui indiquerait un habitat non optimal. Cependant, l'isolement de l'île et la qualité élevée des habitats du continent pourraient expliquer les faibles abondances de chiroptères observées sur l'île, et donc dans les bunkers.

LES AUTRES ELEMENTS ARTIFICIELS DU PAYSAGE

Il est difficile de dresser une liste exhaustive tant ces éléments sont diversifiés. En zone urbaine, chaque cachette est susceptible d'abriter un animal, conférant une fonction d'habitat à l'élément (Illouz, 2009). Les grands clochers d'églises servent de nichoir à divers rapaces tels que la chouette effraie (*Tyto alba*), le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) ou le faucon pelerin (*Falco peregrinus*). Cela en fait des lieux intéressants pour le ramassage des pelotes de réjection, dont la dissection permet de dresser une liste des espèces de proies présentes dans le territoire des rapaces considérés, et leur proportion relative. Les combles des maisons sont des lieux recherchés par diverses espèces d'hyménoptères. Pensons aux frelons et aux guêpes qui y trouvent un refuge protégé des prédateurs, des intempéries et permettant une stabilité des paramètres météorologiques (humidité relative, température). Les combles servent aussi d'abris aux chiroptères et à certains mustélidés comme la martre (*Martes martes*). Les chiroptères profitent également des cavités créées dans les ouvrages

d'art routiers. Enfin, les travées des ponts permettent l'installation de nids d'hirondelles (*Hirundo rustica*) ou de cincles plongeurs (*Cinclus cinclus*).

OBJECTIF DU 1^{ER} CHAPITRE

Dans ce chapitre est étudiée la potentialité écologique des éléments artificiels du paysage : les dépendances vertes, les bassins d'orage routiers et les bunkers. Pour cela, je me suis concentré sur quelques espèces précises. En effet, seules les espèces susceptibles d'exploiter chacun de ces éléments ont été étudiées, ainsi, toute la petite faune n'a pas été étudiée pour chaque élément :

<i>Élément artificiel étudié</i>	<i>Espèces étudiées</i>
Dépendances vertes	Micromammifères
Bassins d'orage routiers	Amphibiens
Bunkers	Renard roux et Blaireau Européen

Première partie

LES ELEMENTS ENHERBES DU PAYSAGE INFEODES A LA
ROUTE COMME HABITAT : UN ENJEU MAJEUR POUR LES
MICROMAMMIFERES DANS UN PAYSAGE D'AGRICULTURE
INTENSIVE

Les dépendances vertes sont les bandes enherbées présentes le long des routes. Elles sont souvent qualifiées d'éléments semi-naturels, inféodées à la route et connues pour être utilisées par les micromammifères (Bellamy et al., 2000; Fahrig and Rytwinski, 2009). Selon les plantations et leur mode de gestion, ces espèces y trouvent ressources et abris. Le sol des dépendances vertes est issue de terre de déblais dont les couches supérieures sont peu tassées et donc utilisables pour y creuser aisément des terriers. Les micromammifères, en tant qu'espèces proies, seraient également protégés des prédateurs d'après la *predator release hypothesis* qui suppose une diminution des abondances de prédateurs terrestres (et peut être des rapaces, Downing et al. 2015) à proximité des infrastructures linéaires de transport terrestre (Rytwinski and Fahrig, 2013). Enfin, le caractère linéaire des dépendances vertes les rend particulièrement intéressantes pour la dispersion des espèces y résidant (Redon (de) et al., 2015).

Le long des linéaires routiers, il n'y a pas que des bandes vertes « bords de routes ». On y trouve différents éléments végétalisés comme les délaissés de remblais (des talus) ou le centre des giratoires (les « ronds-points »). La prise en compte de ces autres éléments dans les études publiées sur les dépendances vertes est ambiguë. En français comme en anglais (*road verges* et *roadsides*), le terme désigne « les côtés de la route » ou les éléments dépendants de la route. Les talus seraient donc considérés comme des dépendances vertes mais ne sont ni étudiés, ni considérés dans les plans de fauche des gestionnaires routiers. En anglais comme en français, la dépendance verte ferait ainsi plus référence aux « bords de routes », ces longues bandes vertes, qu'à tous les autres éléments inclus dans la définition du

terme. Par soucis de compréhension et pour bien indiquer que sont considérés dans le présent mémoire tous les éléments et non pas juste les « bords de routes », le vocabulaire utilisé est « les éléments enherbés du paysage inféodés à la route », ou en anglais « *road-related landscape elements* ».

Dans le paysage homogène artificiel de la plaine du Bas-Rhin, les espèces de micromammifères présentes (taille inférieure ou égale au hérisson) sont essentiellement des espèces vivant plutôt en milieu urbain comme le rat brun (*Rattus norvegicus*), la souris (*Mus musculus*), le lérot (*Eliomys quercinus*), ou plutôt en milieu agricole comme les campagnols (*Microtus sp*) et le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*). D'autres espèces se trouvent dans les quelques éléments naturels et semi-naturels boisés de la plaine, notamment le loir gris (*Glis glis*), le muscardin (*Muscardinus avellanarius*), le mulot à collier (*Apodemus flavicollis*), le campagnol roussâtre (*Myodes glareolus*) ou encore le hérisson commun (*Erinaceus Europaeus* ; Odonat : Office des données naturalistes du Grand-Est, 2017). Dans un paysage d'agriculture intensive, comme c'est le cas du paysage de la RD45 entre Wolfisheim et Oberschaeffolsheim, les éléments naturels ont disparu et les éléments semi-naturels sont marginaux. Les espèces présentes habitent dans les champs mais n'y trouvent nourriture et abri qu'une partie de l'année, selon les cultures. En effet, au début du printemps, peu de cultures sont assez développées pour constituer un couvert végétal suffisant. Pendant l'été, différents cultures sont fauchées, véritable aubaine pour les échassiers comme la cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) et le héron cendré (*Ardea cinerea*) qui y chassent les micromammifères désorientés, parfois à quelques mètres seulement, derrière le tracteur. Les micromammifères de ce type de milieu sont également victimes des pratiques de monoculture. Une parcelle agricole peut contenir l'intégralité d'un domaine vital de

campagnol des champs (*Microtus arvalis*) et parfois même de Hamster d'Europe (*Cricetus cricetus*). Pour cette dernière espèce à l'alimentation trop peu diversifiée dans un champ de maïs, les individus souffrent alors de carences alimentaires en vitamine B3, diminuant leur fitness (Tissier et al., 2016a). Les micromammifères des cultures agricoles sont également soumis aux intrants chimiques. Les pesticides déciment les populations d'insectes, proies des micromammifères, diminuant d'autant plus la diversité de leurs ressources alimentaires (Stoate et al., 2001). Les pesticides induisent également une perturbation endocrinienne chez les micromammifères, inhibent leur système immunitaire et perturbent un grand nombre de fonctions métaboliques, pouvant mener à une mortalité aigue (McKinlay et al., 2008; Mnif et al., 2011). Enfin, les micromammifères résidant dans les cultures agricoles ainsi que leurs proies sont soumis à la pratique de labour, décimant la quasi-totalité des populations (Baraibar et al., 2009; Bonnet et al., 2013). En fournissant abris et ressources tout au long de l'année, les éléments enherbés du paysage liés à la route représenteraient des habitats de substitution pour les micromammifères.

RESUME DE L'ETUDE

Le potentiel écologique pour les micromammifères des éléments enherbés du paysage inféodés à la route (dans l'étude détaillée : *road-related landscape elements*, RRLE) a été étudié et comparé à celui des éléments semi-naturels du paysage présents même en l'absence de route (dans l'étude détaillée : *intensive farming landscape elements*, IFLE).

Les RRLE étaient composés de dépendances vertes, de bandes enherbées internes et externes de bassins d'orage routiers, de talus et d'îlots centraux de giratoires. Les IFLE étaient composés de bosquets, de champs de blé et de champs maïs. À l'aide d'un protocole de capture-marquage-recapture mené entre mai et août 2015 dans le paysage de la RD45, les abondances de micromammifères et la qualité des différents éléments du paysage étudiés ont été quantifiés. Puis, à l'aide d'une analyse cartographique, la représentativité des éléments enherbés du paysage inféodés à la route a été évaluée à l'échelle de la plaine du Bas-Rhin. Pour cela, la surface de cultures atteignable par trois dispersions successives de campagnol des champs (*Microtus arvalis*) à partir, soit de dépendances vertes, soit d'éléments semi-naturels, a été mesurée.

Quatre espèces furent capturées : trois rongeurs, le campagnol des champs, le campagnol roussâtre (*Myodes glareolus*), le mulot sylvestre (*Apodemus sylvestris*) et une musaraigne : la crocidure commune (*Crocidura russula*). Ces captures ont totalisé 3 154 individus, représentant une moyenne de 66 individus capturés par jour de capture, pour un effort de piégeage de 11 176 nuits-pièges. Le campagnol roussâtre n'a été capturé que dans les bosquets. Cependant, un an après l'étude, un remembrement a détruit ces éléments du paysage. Les abondances de micromammifères et la qualité d'habitat étaient plus élevées

dans les RRLE que dans les IFLE. À partir de juillet, les abondances de micromammifères dans les champs de blé, qui représentaient la majeure partie des abondances des IFLE, ont fortement diminué suite à la fauche des cultures. L'analyse cartographique révèle que les dépendances vertes routières, qui n'occupaient que 0,87% de la surface de la zone étudiée, permettaient de couvrir 86,6% de la surface des parcelles de cultures annuelles. Contre un taux de couverture équivalent pour les éléments semi-naturels, représentant pourtant une surface 7.81 fois plus élevée.

Ces résultats indiquent que les éléments enherbés du paysage inféodés à la route servent d'habitat de meilleure qualité et potentiellement de corridors aux micromammifères que les cultures étudiées et représentent un enjeu de conservation de ces espèces à l'échelle des paysages.

ETUDE DÉTAILLÉE

Jumeau J., Boucharel P., Handrich Y & Burel F. Road-related landscape elements as a habitat: a main asset for small mammals in an intensive farming landscape. *In Press –**Basic and Applied Ecology***

Road-related landscape elements as a habitat: a main asset for small mammals in an intensive farming landscape

Jonathan Jumeau^{1,2,3†}, Pauline Boucharel², Yves Handrich¹, Françoise Burel³

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

² Conseil Départemental du Bas-Rhin, Place du Quartier Blanc, 67964 Strasbourg, Cedex 9, France

³ Université de Rennes 1, CNRS, UMR 6553 ECOBIO, 35042 Rennes Cedex, France

[†] Corresponding author: jumeau.jonathan@gmail.com Tel: (0033)6 07 62 33 63, Postal address: CD67, SPI, J. Jumeau, Place du quartier Blanc, 67967, Strasbourg Cedex 9, France

Abstract:

Road construction creates new habitats for a variety of species. In intensive farming landscapes, road verges may be the only suitable habitat for rodents. However, little attention has been paid to other road-related landscape elements (RRLE) and their importance in a rodent territory. This study investigated all types of RRLE in terms of rodent abundances and habitat quality. RRLE were compared with the semi-natural elements of the studied landscape using a capture-mark-recapture protocol. Four species and 3,154 individuals were captured over a period of four months. Relative abundance and habitat quality were higher in RRLE than in semi-natural elements. Mapping of the landscape showed that 86% of crop fields are accessible to *Microtus arvalis* (and almost 100% for *Apodemus sylvaticus*) from road verges. Our results highlight the importance of road verges and all other RRLE in the conservation of species diversity in intensive farming landscapes.

Running title: Habitats close to roads are assets for small mammals

Keywords: road verges, road ecology, motorway, *Microtus arvalis*, *Apodemus sylvaticus*, capture-mark-release

Introduction

Landscape fragmentation and the destruction of habitats are the main causes of current biodiversity loss (Fahrig and Rytwinski, 2009). These factors are particularly relevant in farming landscapes, which have been homogenized by an increase in field size, land consolidation and changes in agricultural practices. Nevertheless, cropland continues to be used by many species of birds, mammals and invertebrates (Tscharntke et al., 2012, 2005).

Many studies have pointed out a positive correlation between biodiversity and the presence of semi-natural environments in this type of landscape (Thomas et al. 1991; Marshall & Moonen 2002; Öckinger & Smith 2007; Billeter et al. 2008; Haslem & Bennett 2011; for a review see Grashof-Bokdam & van Langevelde 2005). These semi-natural elements include dirt tracks, stone walls, hedgerows, field margins and road verges (also called roadsides) consisting of two linear strips with meadow-like vegetation, on both sides of roads (Le Cœur et al., 2002). The heterogeneity and connectivity of these spatial structures are the main factors influencing species richness and abundance (Hendrickx et al., 2007). Field margins provide beneficial ecosystem services to agriculture as a source of pollinating insects (Le Féon et al., 2013). Many species make use of both crop fields and semi-natural elements for different needs (Quin and Burel, 2002), as illustrated by birds of prey, which may use hedgerows as nesting sites, and hunt over cropland (Hinsley and Bellamy, 2000). There can also be seasonal differences in the use of these elements. Rodents and invertebrates overwinter in field margins and hedgerows before migrating to crop fields in spring (Tattersall et al., 2008, 2001). Crop fields and semi-natural elements therefore both play a role in maintaining the diversity of species.

The intensification of agricultural practices, land consolidation and urbanization have led to a continuous loss of semi-natural habitats (Burel and Baudry, 1995; Butet and Leroux, 2001). Most European farmland is composed of large crop fields, with or without small field margins and road verges as semi-natural elements (Hietala-Koivu et al., 2004). In some cases, these field margins can be turned into cropland after land consolidation, meaning that a significant portion of the semi-natural environment in European farmland now consists of road verges. These habitats host insects such as butterflies and ground beetles, as well as numerous plants and reptile species (Adams, 1984; Meunier et al., 1999; Noordijk et al., 2009; Underhill and Angold, 2000). The potentiality of this refuge for biodiversity has led road managers to develop extensive practices such as late mowing (i.e. mowing road verges after most species have finished their breeding season) and excluding the use of synthetic agrochemicals (Deschamps and Beurotte, 2004). However, little is known about the role played by other landscape elements linked to road construction, such as storm-water ponds, excavation slopes or even the central island of roundabouts. Moreover, the potential impact of these road-related landscape elements (RRLE, including road verges) as a habitat is unknown on a wider geographic scale.

Throughout the year, small mammals, and especially rodents, are abundant (Downing et al., 2015; Ruiz-Capillas et al., 2013) among the species found in road verges (Dymitryszyn, 2014; Hanley and Wilkins, 2015; Knapp et al., 2013). Some individuals and species use road verges as dispersal corridor. This has been observed on farmland, where road verges are used as a dispersal corridor by the crowned shrew but also have a barrier effect on this species (Redon (de) et al., 2015). In forest landscapes, the hedges along road verges provide habitat connectivity for the hazel dormouse (Encarnação and Becker, 2015). Road verges can also

provide refuges for other species after crop harvesting; individuals may winter there, or use them as breeding sites from which juveniles can disperse into the crops (Garland and Bradley, 1984; Ramsey and Wilson, 2000). These small mammals play a crucial role in the ecosystem by limiting the number of insect pests while ensuring seed dispersal, plant pollination and soil aeration (Abt and Bock, 1998). They are also a source of food for human populations in continents like Asia and Africa (Datiko et al., 2007; Rasmussen et al., 2017). Rodents are also a main food resource for a variety of species. In Europe, they make up between 70% and 98% of the diet of the common buzzard *Buteo buteo* and more than 95% of that of the common kestrel (*Falco tinnunculus*; Salamolard *et al.* 2000; Korpela *et al.* 2014). The clutch size of the Montagu's harrier (*Circus pygargus*) is dependent on local densities of the common vole (*Microtus arvalis*). Despite this key position in the trophic chain, rodents can nevertheless be considered as pests. Rodents can cause considerable damage to crops during their proliferation events, leading to the loss of up to 100% of the harvest (Singleton et al., 2010). In Indonesia, annual crop losses caused by rodent-related damage to pre-harvest rice are equivalent to a year's supply of food for the entire Indonesian population (Singleton, 2003). Road verges can also be impacted by rodents. Over a one-year period, half of the newly planted hedgerows of the RD45 (France) died due to rodents eating young roots (Jumeau J, unpublished data). Rodents are also hosts of pathogenic agents, as illustrated by a recent publication describing rodents as vector of transmission of the plague in the USA (Danforth et al., 2016). It is therefore essential to be aware of the location and density of these populations, and identify the factors influencing them in order to maintain local ecosystems and control the crop damage they cause.

We hypothesize that (1) the abundance of small mammals (rodents and shrews) in road-related landscape elements (RRLE; i.e. landscape elements directly associated to the road, including road verges and stormwater ponds) is equal to or greater than that seen in crop fields. Seasonal differences are expected, especially after the harvesting of crops; (2) the quality of RRLE as a rodent habitat is equal to or better than that observed in crop fields. We expect harvesting, monoculture and the use of pesticides in the studied area to have a stronger effect on population abundances, body condition index (BCI) and survival probability than the *road-effect zone*; and (3), we expect RRLE to form a vast network of numerous potential habitats in an intensive farming landscape.

1. Materials and methods

1.1 Studied area

The study was performed around the 2.5 km-long RD45 road (location: 48°35'31.5"N 7°38'49.6"E), which opened to traffic in 2011 with an estimated 8 000 vehicles/day. This road is located 2 km west of Strasbourg (France, Bas-Rhin) in a typical intensive farming landscape composed mainly of corn grown as a cash crop (**Fig. 1**). The average annual temperature is 10.4 °C. The annual precipitation is approximately 700 mm/year, and the average altitude is 150 m.

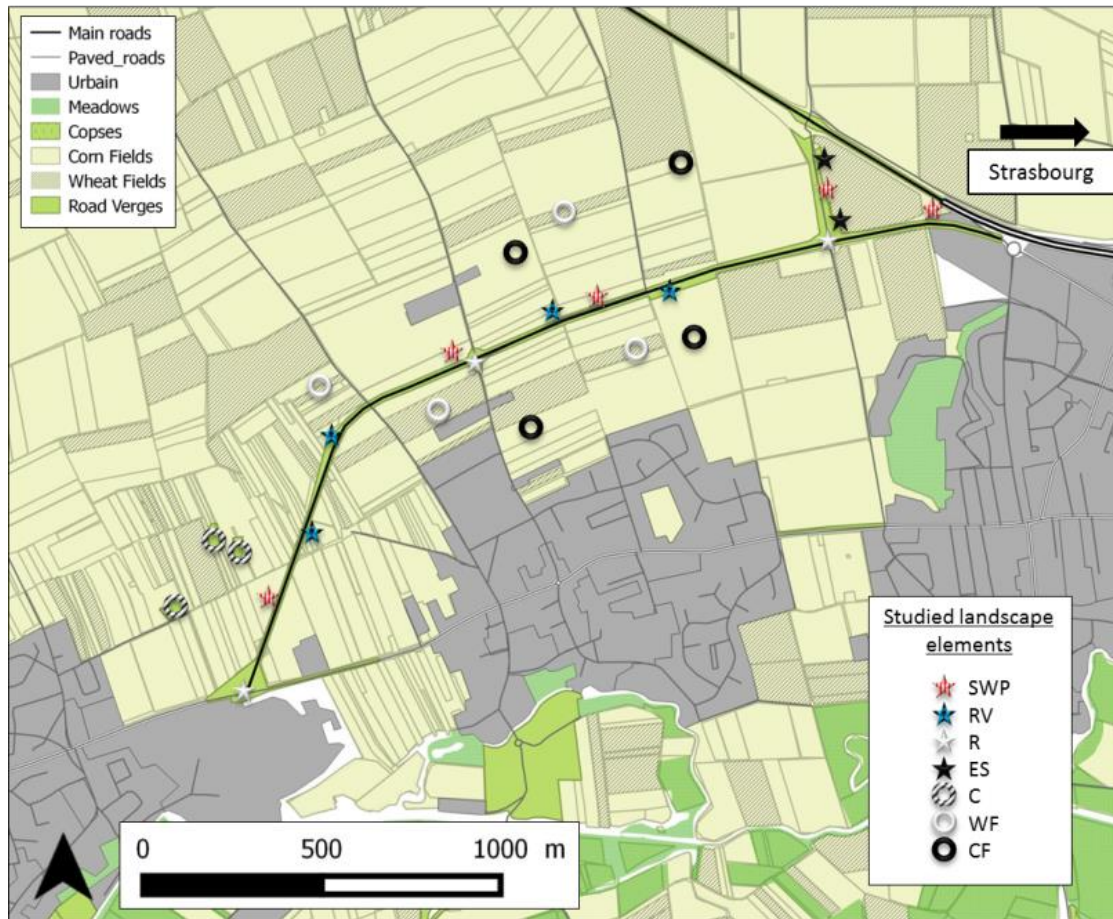


Figure 1: *Location of the studied area and the studied landscape elements. Location: 48°35'31.5"N/7°38'49.6"E. Stars are RRLE and circles are IFLE. SWP= Stormwater ponds (including "outside the pond fence" and "inside the pond fence"); RV= road verges; R= roundabout; ES= excavation slope; C= copse; WF= wheat field; CF= corn field.*

1.2 Description of the landscape elements

The RD45 RRLE are composed of 5 stormwater retention ponds, 3 roundabout islands, 2 excavation slopes and verges along both sides of the road. Each pond is fully protected by both large and small mammal fences surrounded by grass (this area is referred to hereafter as *inside the pond fence*, or IPF). Its area is 1.8 km² per pond. A 2m-wide natural strip separates the fences from the RD45 road, dirt track and fields (this area is referred to hereafter as

outside the pond fence, or OPF). The roundabout islands (*Roundabout*, or R) are a 45 m diameter circle of natural grass, and road verges (RV) are grassy and approximately 2.5 meters wide. The two excavation slopes (ES) are composed of loess topsoil. The landscape surrounding the RD45 is mainly composed of corn fields (CF) and wheat fields (WF). There are also three isolated copses (C), each made up of approximately ten willows. There are no field borders and hedgerows as they are used for farming activity in the study area.

1.3 Protocol

Data for rodent abundance and habitat quality in each landscape element type were obtained by the use of a capture-mark-release (CMR) protocol.

1.3.1 Landscape element selection

In a first step, the road-related landscape elements (RRLE), namely the road verges, the exterior and interior of the ponds, the excavation slopes and the roundabout islands, were distinguished from intensive farming landscape elements (IFLE), i.e. corn fields, wheat fields and copses. All the RRLE of the RD45 and the three remaining copses were selected for the CMR protocol. Four wheat fields and four corn fields representative of the Bas-Rhin area were selected according to their size (>150 m length) and distance from the road (>50 m to avoid pollution; (Carsignol and Calovi, 2004)). None of the fields were adjacent to each other, and they were equally distributed on both sides of the road.

1.3.2 Capture-Mark-Release protocol

CMR protocol was performed from May 2015 to August 2015 to estimate rodent abundance, with four monthly capture sessions lasting four consecutive days in each landscape element type. As we decided to survey supplementary landscape elements after the study began, the exterior of ponds, the excavation slopes and the copses were only surveyed during 3 sessions (June to August 2015). INRA live traps were used (openness 5*5 cm with wood 5*5*13 cm dormitory; (Aubry, 1950)). Peanut butter was used as bait. The dormitories were equipped with various seeds, hay to prevent hypothermia and apple pieces to prevent dehydration. In the road verges, corn and wheat fields, 34 traps were used per landscape element and placed in 100 m-long transects placed at 3 m intervals parallel to the road (Spitz et al., 1974). Inside the pond fences (IPF), 34 traps were also used but were placed all the way around the ponds. Only ten traps were used in the remaining elements, which had smaller areas (**Tab. 1**). The traps were set late on Monday afternoon and were checked 30 minutes after sunrise from Tuesday to Friday. During a heat wave in July, traps were not used during the daytime and were only set in the evening in order to prevent a high mortality rate in the last capture session (August). A second check was performed in the first part of the night, and any traps found closed were not reset until the following evening.

Table 1: Trapping intensity per landscape element. *OPF= outside the pond fence; IPF= inside the pond fence; RV= road verges; R= roundabout; ES= excavation slope; C= copse; WF= wheat field; CF= corn field. The number of traps used differed among the area of the landscape elements.*

	OPF	IPF	RV	R	ES	C	WF	CF
Number of replicates per landscape elements	5	5	4	3	2	3	4	4
Number of traps used per landscape element	10	34	34	10	10	10	34	34
Number of capture sessions	3	4	4	4	3	3	4	4

Voles and mice were identified by individual ear tagging, the cutting of a small patch of dorsal fur and micro-tattoos at the base of the tail (Aramis Kit or YLG Junior). Only adults (>20 g for *Microtus sp.*, >15 g for *Apodemus sylvaticus*) were ear-tagged (Briner et al., 2007; Rosário and Mathias, 2004). Data were collected for each captured rodent and shrew including species, sex, age, reproductive state, body weight, tail and body length, individual identification and general health (good, dehydrated, dying, dead). Only individuals in good health were marked. Sick or injured individuals were taken care of, and dying individuals were euthanized by cervical dislocation, as recommended by laboratory protocol. All individuals were released at their capture location. Animal capture was authorized under authorisation N° 67/1721 (French Ministry of Hunting and Fishing).

1.3.3 Abundances

Relative abundances were obtained for each landscape element type and species with the following formula:

$$A_{ijkl} = 100 * \frac{\sum M_{(ijklt)}}{\sum n_{c(ijkl)}}$$

Where A_{ijkl} is the relative abundance for the species i , the capture session j , the landscape element k and the element number l ;

M_{ijklt} the number of marked individuals for the species i , the capture session j , the landscape element k and the element number l , the day of capture t inside each capture session j ;

$n_{c(ijkt)}$ the corrected number of trapping effort calculated as:

$$n_{c(ijkt)} = n_{jkt} - \frac{[c_{(\neq jkt)} + c_{(0jkt)} + c_{(jkt)}]}{2}$$

Where n_{jkt} is the number of traps used the night t of the capture session j in the element number l of the landscape element k the capture day t ;

$c_{(\neq jkt)}$ the number of triggered traps containing a different species from i ;

$c_{(0jkt)}$ the number of empty triggered traps;

$c_{(jkt)}$ the number of triggered traps.

In road verges, wheat fields, and the interior and exterior of ponds where numbers of recaptured *Microtus arvalis* numbers were sufficient, actual abundance was calculated using a Huggins-based Robust-Design method based on a Jackknife estimator (Pollock and Otto, 1983). Models calculated by the Huggins-based Robust-Design method were then compared using Akaike information criterion to obtain the best model for each landscape element.

1.3.4 Habitat Quality

Habitat quality is defined here as the survival probability, body condition and sex-ratio of the animals living in a given element. The survival probability between two capture sessions of rodents was calculated using the best Huggins-based Robust-Design model (AIC selection). We estimated body condition by calculating the body condition index (BCI) as the residuals of the linear regression between body mass and body size. Sex-ratio was used to define habitat quality, as it varies according to landscape fragmentation (Apeldoorn et al., 1992; Díaz et al., 2010). *Microtus arvalis* was the only species used for the habitat quality study, as there were sufficient numbers of individuals in each landscape element to ensure robust statistics.

1.4 Landscape analysis

To address the question of whether RRLE provide a network of numerous potential habitats in an intensive farming landscape, the 195 313 hectares of the two main farming landscapes of the Bas-Rhin territory were selected. Firstly, the total length and the density of roads were calculated by GIS analysis with the CIGAL© the land cover map (1/10 000 ; CIGAL 2013). Only roads bordered by verges were included in the analyses. Urban roads were excluded due to the absence of road verges and crops. The area and density of semi-natural landscape elements other than road verges was also calculated, i.e. meadows, copses, hedgerows and extensive orchards. In order to calculate the field area that *Microtus arvalis* could reach in a year, a 450 m-wide buffer corresponding to the dispersal distance of three successive *M. arvalis* litters was created on both sides of each road (Aars et al., 1999; Boyce and Boyce, 1988; Von Somsok and Steiner, 1991). We then calculated the area of crops in

the Bas-Rhin territory covered by the buffer. The two same operations were performed for the remaining semi-natural landscape elements.

1.5 Statistics

Multiple comparisons were performed with hierarchical ANOVA, using the replicates of landscape elements as a random factor. Normality of residuals and equality of variances were tested by Shapiro-Wilk and Bartlett tests, respectively. A log transformation of relative abundances was performed to obtain normality of residuals. Due to variations in body-weight after death, we did not include dead rodents in the calculation of the body condition index. BCI and survival probabilities were compared by using non-parametric Kruskal-Wallis and Mann-Whitney-Wilcoxon tests due to non-normality and high variance of data. Tuckey-HSD and Dunn were used as post-hoc tests.

Statistical analysis was performed using R software (R Core Team, v3.2.2) and QGIS (v2.12.3) was used for landscape analysis. Robust design analyses were performed with MARK software (White and Burnham, 1999). Population enclosure conditions of CMR method were ensured by CLOSE-TEST. The significance threshold was set at $p < 0.05$. Error bars represent the standard error.

2. Results

We captured 3 154 individuals (66 per day on average, 11 176 nights-traps) from four species, namely 2 556 (81.04%) voles (*Microtus arvalis*), 68 (2.16%) bank voles (*Myodes glareolus*), 405 (12.8%) wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and 125 (3.96%) common shrews

(*Sorex araneus*). The mortality rate was very high (20.01%). More than half (55.69%) of these deaths occurred in the third session.

2.1 Abundances

The relative abundance varied according to the species ($F=69.89$, $df=3$, $p<0.01$) and the type of landscape element type ($F=5.06$, $df=7$, $p<0.01$; **Fig. 2**) but not the capture session ($F=2.10$, $df=3$, $p=0.099$) or the replicates ($F=0.58$, $df=24$, $p=0.946$). CLOSE-TESTs did not reveal the presence of transient individuals in landscape elements but showed an insignificant tendency for wood mice in CF ($p=0.071$), which were the only species to be recaptured in small numbers between the different replicates or landscape elements. Relative abundance was greater in road-related landscape elements (RRLE) than in intensive farming landscape elements (IFLE) ($F=20.05$, $df=1$, $p<0.01$).

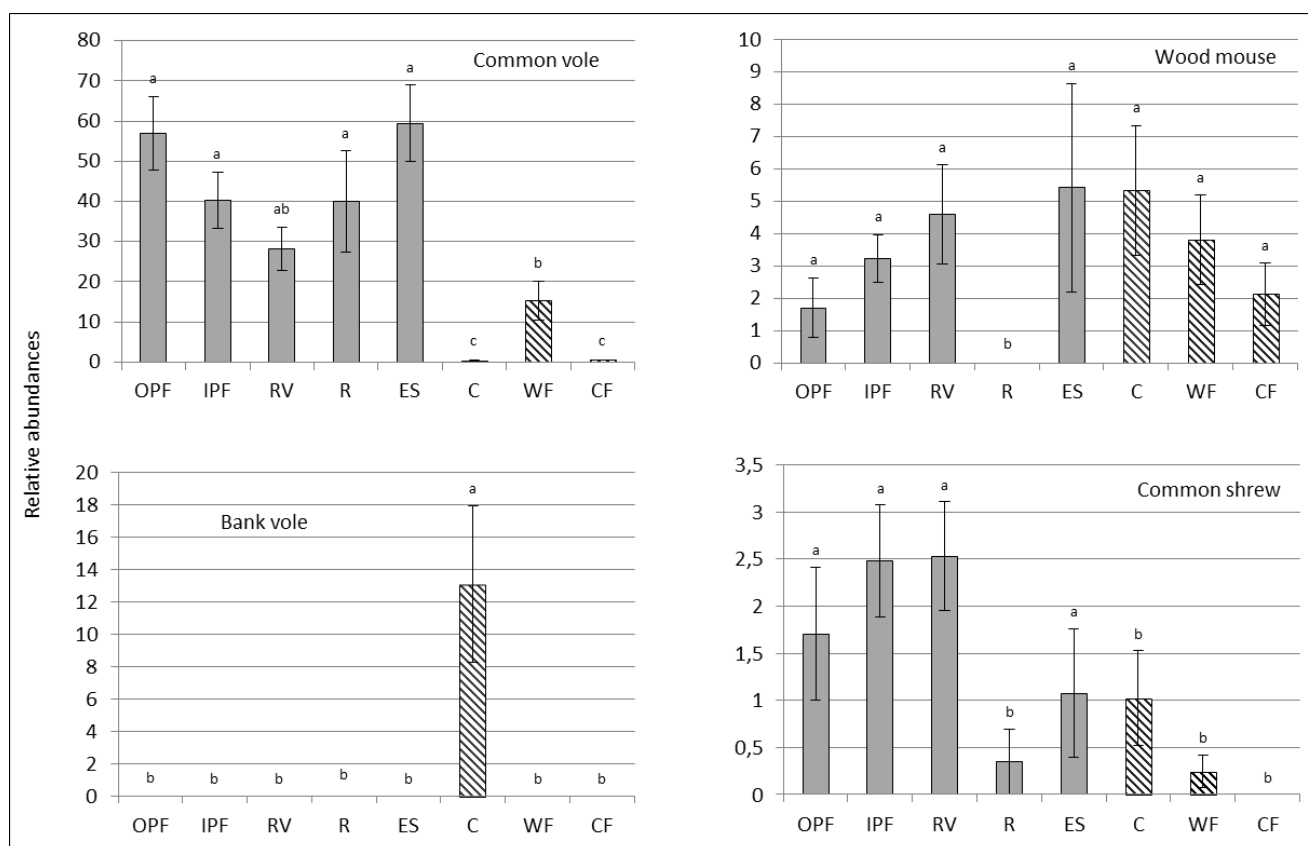


Figure 2: Relative abundances obtained for shrews, mice and voles in the different landscape elements studied. Shaded bars indicate RRLE and hatched bars indicate IFLE. OPF= outside the pond fence; IPF= inside the pond fence; RV= road verges; R= roundabout; ES= excavation slope; C= copse; WF= wheat field; CF= corn field. Lower case letters refer to homogenous groups with significant differences to other such groups according to the post-hoc Tuckey HSD test. The four species captured all showed preferences for the different landscape elements.

Actual abundances obtained for *Microtus arvalis* varied according to the landscape element types ($F=8.52$, $df=3$, $p<0.01$) and the capture session ($F=6.63$, $df=3$, $p<0.01$) but not the replicates ($F=0.69$, $df=14$, $p=0.773$) (**Fig. 3**). A great decrease was observed in rodent populations in July, and more rodents were recorded inside the pond fence (IPF) than on road verges (RV), in wheat fields (WF) and outside the pond fence (OPF). There was no difference in actual abundances between RRLEs and IFLEs ($F=4.44$, $df=1$, $p=0.056$). The relative abundances of common voles and common shrews were higher in RRLEs (respectively

$F=1739.87$, $df=1$, $p<0.01$ and $F=52.13$, $df=1$, $p<0.01$). Those of bank voles and wood mice were higher in IFLEs (respectively $F=354.15$, $df=1$, $p<0.01$ and $F=6.83$, $df=1$, $p<0.01$).

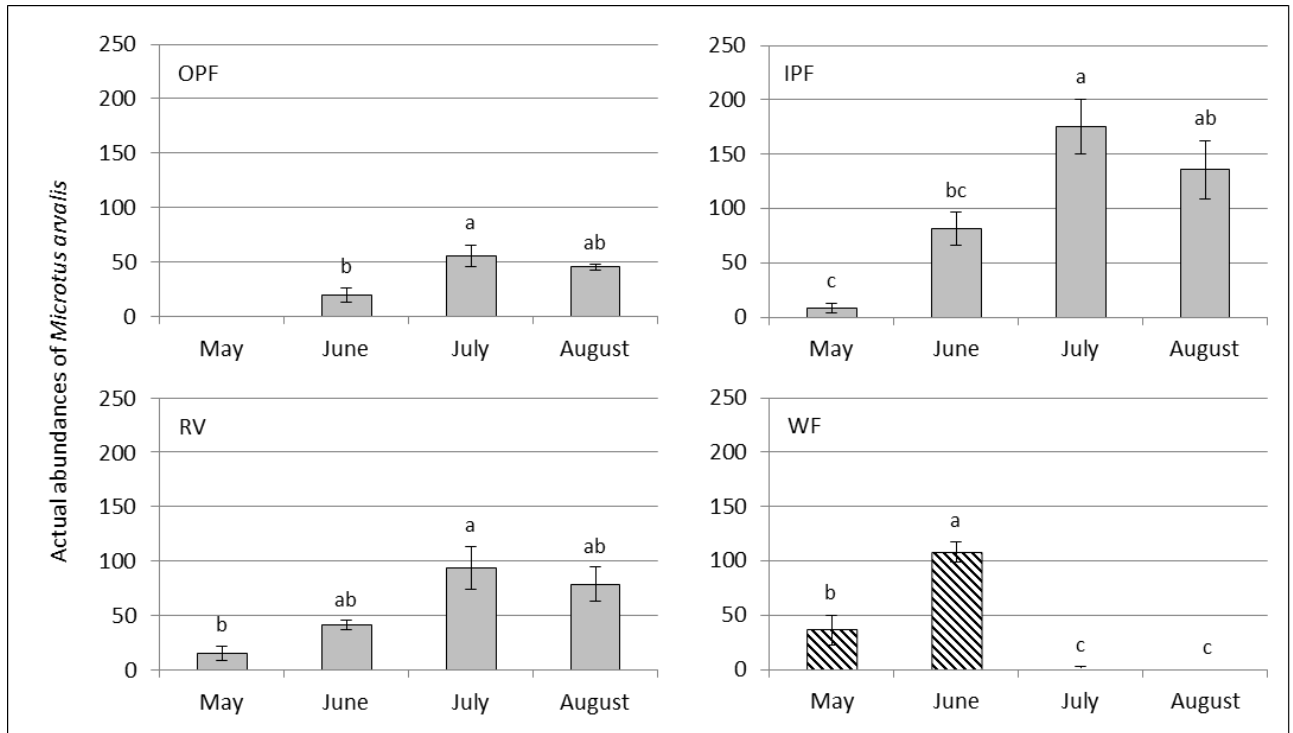


Figure 3: Changes in actual abundances of *Microtus arvalis* for the different landscape elements. OPF=outside the pond fence; IPF=inside the pond fence; RV=road verges; WF=wheat fields. Shaded bars indicate RRLE and hatched bars indicate IFLE. Lower case letters refer to homogenous groups with significant differences to other such groups according to the post-hoc Tuckey HSD test. Only landscape elements with sufficient data to perform the robust-design model were retained for the calculation of actual abundances. Abundances in all elements increased until July then decreased in August, with the exception of abundances in wheat fields, which drastically decreased in July.

2.2 Habitat quality

Body condition indices varied according to the capture session ($\chi^2=15.42$, $df=3$, $p<0.01$), the landscape element type ($\chi^2=36.55$, $df=7$, $p<0.01$, **Fig. 4**), the age ($U=100\ 589$, $p<0.01$) and the sex ($U=175\ 642$, $p>0.01$) but not the replicates (highest $\chi^2=7.84$ and highest $p=0.098$). BCI was higher for road-related landscape elements than for intensive farming

landscape elements ($U=116\,747$, $p=0.0357$). Female BCI was higher than that of males, and adult BCI was higher than that of juveniles.

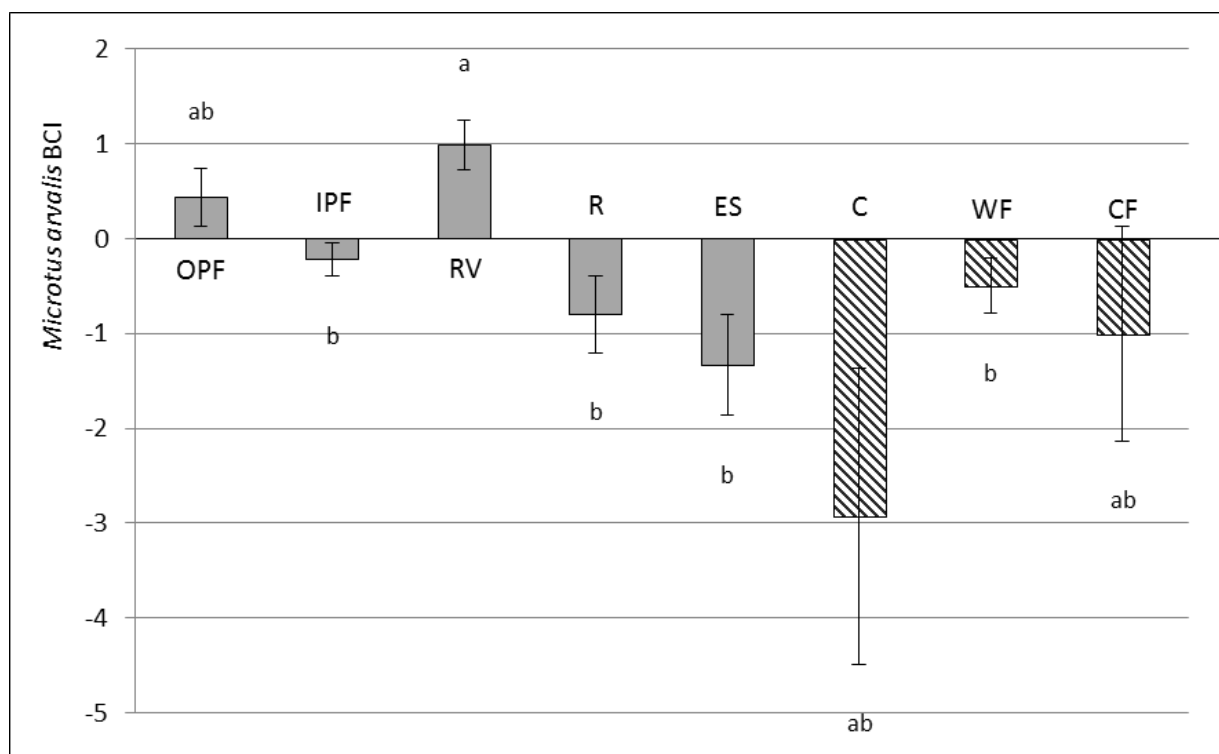


Figure 4: *Microtus arvalis* body condition index in the different landscape elements studied. Shaded bars indicate RRLE and hatched bars indicate IFLE. OPF= outside the pond fence; IPF= inside the pond fence; RV= road verges; R= roundabout; ES= excavation slope; C= copse; WF= wheat field; CF= corn field. Lower case letters refer to homogenous groups with significant differences to other such groups according to post-hoc Dunn multiple tests. Only RRLE had positive BCI, suggesting better habitat quality than IFLE.

Survival probabilities of *Microtus arvalis* were low for all landscape elements, but variance was high (mean=0.349, SD=0.38). Survival probabilities did not vary according to the landscape element types ($H=2.288$, $df=3$, $p=0.41$, **Fig. 5**).

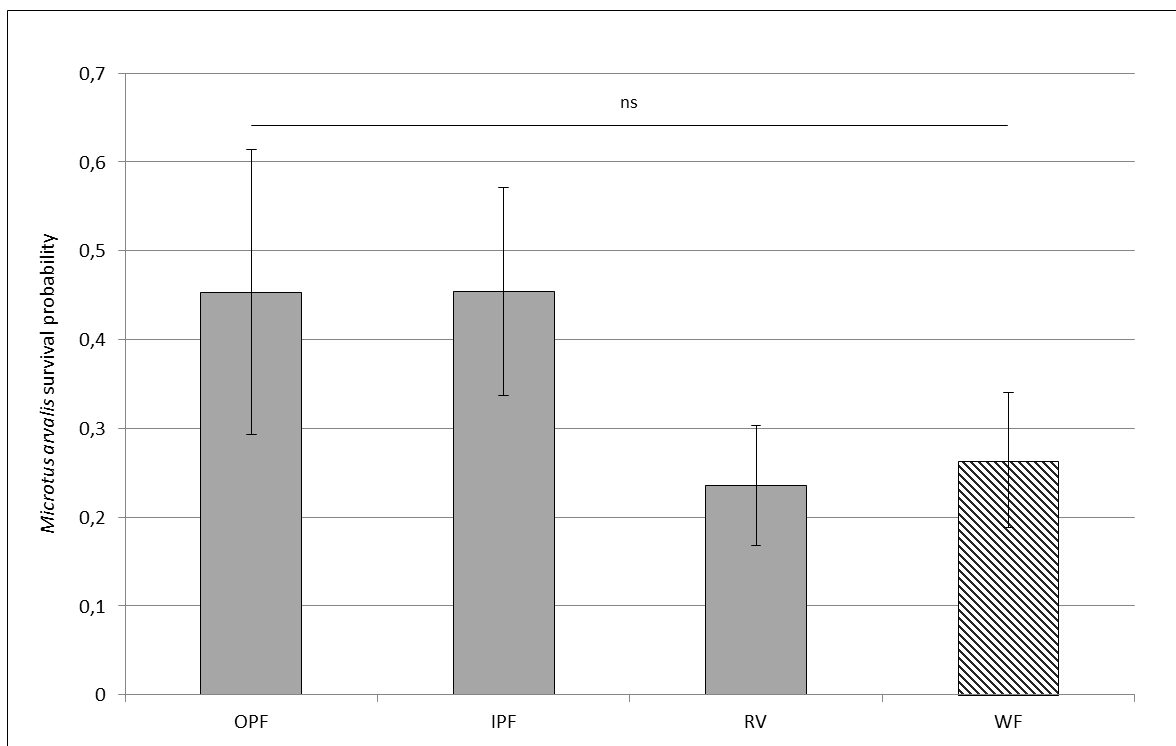


Figure 5: *Microtus arvalis* survival probability in the different landscape elements studied. Shaded bars indicate RRLE and the hatched bar indicates IFLE. Only landscape elements with sufficient data to perform the robust-design model were retained for the calculation of survival probabilities. “ns” indicates a non-significant difference between land elements according to the post-hoc Tuckey HSD test.

The sex-ratio varied according to the age of individuals ($F=39.92$, $df=1$, $p<0.01$) but did not differ according to landscape element types ($F=1.49$, $df=5$, $p=0.233$) or replicates ($F=0.56$, $df=17$, $p=0.89$). There were more female adults than male adults (mean=0.24, SD=0.1) but the sex-ratio was balanced for juveniles (mean=0.49, SD=0.14). The observed sex ratio decrease was equivalent in all landscape element types ($F=2.78$, $df=5$, $p=0.052$).

C) Representation of RRLE in intensive farming landscapes

In the main farming landscapes of the Bas-Rhin, there were 2 225 km of roads bordered by verges. The road density was 0.011 km/hectares. We found that 86.8% of the crop field area was included in the 450m road-verge buffer zone and 90.3% in the buffer zone

for the other semi-natural landscape elements. The maximal distance between the border of a field and the nearest road was 1,192m. The total area of road verges and crop fields for the two study zones were estimated at 1 696.2 ha and 97 920 ha respectively. The area contained 74 123 crop fields with an average area of 1.32 ha (± 1.95 SD). The area of semi-natural landscape elements other than road verges was 13 317 ha. Road verges, crop fields and semi-natural elements other than road verges represented 0.87%, 50.1% and 6.8% of the two studied areas, respectively. The remaining areas mainly consisted of urban areas and forests.

Discussion

Abundances

When compared to other studies performed on similar species and landscape elements, we recorded a high number of individuals from four common rodent species, with particularly high numbers for the common vole (Balestrieri et al., 2017; Ruiz-Capillas et al., 2013). A proliferation peak (outbreak) in this species could explain the high number of captured individuals and the presence of many burrows along the roadside (de Redon et al., 2010; Delattre et al., 1992; Fritz, 1957). Another explanation could be the lack of predators, as little evidence of these species was observed on the field (few diurnal birds of prey observed, and almost no bird pellets, nor carnivorous mammal faeces or fur). This may be explained by the predation release hypothesis, as surrounding landscapes may not provide adequate habitats for those species (Downing et al., 2015; Fahrig and Rytwinski, 2009; Rytwinski and Fahrig, 2013). A similar protocol was performed in the same landscape elements the year after the study. Preliminary results show lower species abundances, suggesting that the present study was carried out during a peak year in the rodent abundance cycle.

The copses were the only landscape element where bank voles were captured. These results are similar to those obtained by Balestrieri et al. (2017) in a similar landscape, and can be explained by the preference this species shows for forest environments. It also illustrates the importance of landscape element diversity if we wish to encourage species diversity (Butet et al., 2006; Michel et al., 2006). A few months after the study, these remaining copses were cut down following the implementation of a new land consolidation program, thus removing all the bank voles from this area.

Although a high number of wood mice were found in IFLE, they were not shown to have any preferences between landscape elements. This was the only species that had a significant number of capture events in corn fields. They proved to be highly mobile, as some individuals were captured in different transects. This suggests that individuals in corn fields were transient, which is confirmed by the statistical tendency of the CLOSE-TEST.

The relative abundances show that road-related landscape elements concentrate a large number of rodents, exceeding the number found in fields for both *Microtus arvalis* and shrews. We found greater numbers of individuals inside the pond fence than in other landscape elements. This could be explained by the presence of fences all around the retention ponds, which keep the rodents in and the terrestrial predators out.

Relative abundances of common voles increased from May to July and decreased in August, whereas we expected a continuous increase given the biology of rodents. The demographic pattern we observed is typical of Mediterranean regions (Torre et al. 2004 in Ruiz-Capillas et al. 2013), but the decrease was probably due to the heat wave that occurred from July to September, causing many individuals to be dehydrated and weak even before capture. This

heat wave caused a high number of deaths, despite the precautions we took to prevent the dehydration of animals caught in traps. We successfully adapted the protocol to limit deaths by only using the traps from evening to sunrise, and mortality substantially decreased in the last capture session. However, this change in protocol also induced an unknown bias in capture probability. Moreover, the greatest decrease in relative abundances was observed between June and July for the common vole in wheat fields, and is probably due to harvesting. This may mean that this species (which makes up 81% of our captured animals) has to survive without refuges from July to April if there are no road-related landscape elements available (Jacob and Hempel, 2003; Sheffield et al., 2001). Indeed, as shown by the landscape analysis, non-RRLE semi-natural habitats represent an insignificant part of the studied intensive farming landscapes. The substantial disturbance caused by harvesting in early July could also have contributed to the high mortality rate observed in this study. In Europe, road-related landscape elements are known to be habitats that remain stable over time for rodents, and are available throughout their breeding season if late mowing policies are applied (i.e. mowing is carried out in September-October in Europe). They are also physically stable due to the fences and dirt tracks located along the roads, which prevent farmers from transforming road verges into supplementary cropland (Ruiz-Capillas et al., 2013).

Higher abundances of common voles were found in RRLE than in IFLE. This difference is probably due to harvesting. We therefore partially validate our first hypothesis, as this result only applies to two of the four captured species. These results are in accordance with those of Adams & Geis (1983), Meunier et al. (1999), Sabino-Marques & Mira (2010), Carthew et al. (2013) and Ruiz-Capillas et al. (2013), who showed that road verges are important habitats for

rodents in intensive farming landscapes in different continents. These results also show that RRLE are not as suitable as IFLE for all the species found on an intensive farming landscape. As we only studied the seasonal abundance variations of the most abundant species (the common vole), it would be unwise to apply these results about harvesting effects to other species and landscapes.

Habitat quality

In a first step, RRLE quality was evaluated by comparing body condition indices (BCI) recorded in the different landscape elements (**Fig. 4**). Common voles in RRLEs had a higher BCI than those in intensive farming landscape elements (crops and copses). The highest BCI value was recorded for individuals trapped on road verges. RRLEs could therefore provide more resources than intensive farming landscape elements due to the permanent vegetation cover, which provides a permanent food supply and limits the stress on rodents by protecting them from predators (Fuentes-Montemayor et al., 2009; Navarro-Castilla et al., 2014). However, these results contradict those of Navarro-Castilla et al. (2014) and Galantinho et al. (2017), who observed higher stress and a decrease in body condition index on the wood mice located close to the road in farmland and woodland, respectively. This could be explained by a high negative effect of the stress caused by harvesting, pesticide use and monoculture (Tissier et al., 2016a) or by inter-species differences, as our results concern the common vole. We nevertheless have to underline the low numbers of rodents in corn fields and copses. This leads to over-dispersion and therefore reduces the relevance of the statistical analysis. We suppose that the common voles captured in these two landscape elements were transient, but the low number of individuals makes it impossible for us to confirm this hypothesis. BCI

differences also showed that the area outside the pond fence (OPF) cannot be considered similar to road verges, but rather as a particular landscape element which seems to have characteristics of both the road verges and the interior of pond fence (IPF).

Another means to study habitat quality is the use of survival probability calculated with a robust design model. It is defined here as the probability that an individual will survive between two capture sessions. Contrary to BCI, survival probabilities calculated in RRLE were not significantly higher than those of IFLE. As illustrated by **figure 5**, differences seem to emerge between the different landscape elements but the high variance observed suggests insufficient number of replicates. Even if the OPF elements could not be considered as intermediate elements between IPF and RV (as with BCI) when considering survival probabilities, the latter still showed that RRLE are as suitable as wheat crops for use as habitats by common voles in an intensive farming landscape.

Sex-ratio was measured as an indicator of habitat quality, as a stronger male-bias has been observed when landscape is fragmented (Apeldoorn et al., 1992; Díaz et al., 2010). Although the present study reveals a balanced sex ratio for all landscape elements, it decreases with age in favour of females. This cannot be explained by the difference in dispersal capacity because the sex ratio decreased in all landscape elements, including fully-fenced IP. The decrease could correspond to the normal biology of the common vole, as the territory of one male can include several females, of which up to three live together in the same burrow (Boyce and Boyce, 1988). Another explanation could be a trappability bias in favour of females, whose need for food could make them more likely to enter the traps (Golley et al., 1975).

We therefore partially validate our second hypothesis: in an intensive farming landscape, RRLEs provide a higher quality habitat than crop fields for the common vole in terms of BCI, but provide equivalent quality habitat in terms of survival probabilities and sex-ratio. However, this study does not consider other environmental parameters, and the quality of RRLE habitats should also be compared to that of natural rodent habitats such as natural grasslands. Although wildlife-vehicle collisions seem to have little effect on rodent populations, the bioaccumulation of pollution close to the road could alter the characteristics of populations (McGregor et al., 2008; Pusenius and Viitala, 1993; Underhill and Angold, 2000).

Importance of RRLE in an intensive farming territory

Road verges have already been described as suitable habitats for many species including butterflies, rodents and orchids. Ruiz-Capillas et al. (2013) demonstrated the role of road verges as an ecological source by studying the dispersal of rodents. By demonstrating that RRLE can be a more favourable habitat than crop fields for common voles and shrews, our results extend those of previous studies restricted to road verges. However, prior to this study, we had no idea of the effect this beneficial impact of roads has on a wider landscape scale. We chose to focus on an intensive farming landscape as it is probably the only landscape where roads could have a positive impact on biodiversity (Underhill and Angold, 2000). A great amount of land consolidation had occurred in the studied environment, and roads and other semi-natural habitats represent a very small part of the land cover, mainly represented by crop fields. But as the road network is well developed and distributed all over the area, over 86% of the total crop field area can be reached by common voles from road-

related landscape elements in a year, while 100% of this land is attainable for wood mice according to their dispersal (Hacker and Pearson, 1952). In view of this result and given the validation of our two previous hypotheses, we thus validate our third hypothesis: RRLEs form a network of numerous potential habitats for small mammals in an intensive farming landscape. A similar result is obtained for the other semi-natural landscape elements, which have a combined area more than five times the size of the total road verge area. This highlights the importance of road networks in intensive agricultural landscapes as a refuge for rodents and thus for a greater variety of animal species, which can be attracted by the prey concentration or the vegetal cover and composition (Barrientos and Bolonio, 2008; Saarinen et al., 2005). However, from a farmer's point of view, these road verges networks could contribute to crop damage, and could thus be a clear drawback. High levels of damages can indeed occur during years of rodent population outbreaks, but large road verges tend to stabilize their population through time (de Redon et al., 2010) and a better regulation of populations in road verges by predators can be expected, especially if perching sites are available for raptors (Meunier et al., 2000; Redon (de) et al., 2015). Rodents not only limit the number of insect pests, but also ensure seed dispersal, plant pollination and soil aeration. They are also the main source of food for a variety of species, including protected ones, and are eaten by humans in different countries (Abt and Bock, 1998; Datiko et al., 2007; Rasmussen et al., 2017). In view of these multiple roles, a balance must be found between limiting damage to crops and preserving the ecosystemic service balance of road verges.

More generally, road-related landscape elements could be a main asset for rodents at a large scale, for instance in France, where more than 950 000 km of roads cover the territory (Carsignol et al., 2005). Given the continuous decrease in the low number of semi-natural

elements, further studies should evaluate road-related landscape elements and compare their distribution with that of semi-natural elements. Maintaining the habitat of rodents in an intensive agricultural landscape could be considered of little interest, as the four species we describe in this study are commonly found pests that are widely distributed across France. However, these species play an important role both in environmental services and as preys, and their habitat also shelters numerous other species, some of which are protected. In the context of an intensive farming landscape, the habitat of these small mammals should be protected.

Conclusion

Our results reveal the significant importance of road-related landscape elements (and not only road verges) in conservation biology for intensive farming landscapes. We therefore suggest considering each type of RRLE during the road planning process, and particularly support the use of a late mowing strategy to allow a sustainable vegetation cover throughout the year in all road-related landscape elements.

Acknowledgements

This study was conducted through the French ITTECOP labelled CERISE project, a research project focused on the nature and the connectivity of RRLEs. It concerns the study and the reduction of wildlife-vehicle collisions with small mammals, the evaluation of RRLE as a habitat for small mammals and amphibians, and the study and improvement of wildlife underpasses. We thank S. Burel, all the students who-participated in the study and the two anonymous reviewers for comments on the previous version of this manuscript. Special thanks to Joanna Lignot for English language editing.

Author Contributions

All authors approve this version of the manuscript. They agree to be accountable for the aspects of the work that they conducted, and will ensure that any questions related to the accuracy or integrity of any part of their work are appropriately investigated and resolved. JJ conceived the idea and design methodology; JJ and PB collected the data; JJ and PB carried out data analysis; JJ, YH and FB organised the writing of the manuscript. All authors played an active part in the drafting of the manuscript.

À PROPOS

Le choix des techniques de marquage utilisées résulte d'un inventaire des techniques existantes. J'en livre le détail en **Annexe n°I-1**. Malgré les précautions prises durant le piégeage, une mortalité élevée des micromammifères fut observée pendant l'étude. Je reviens plus longuement sur cette mortalité en **Annexe n°I-2**.

CONCLUSION ET PRINCIPAL MESSAGE (ETUDE 1)

Les résultats de cette première étude indiquent une potentialité écologique forte des éléments enherbés du paysage liés à la route pour les micromammifères dans la plaine du Bas-Rhin. Ils sont non seulement des habitats de meilleure qualité que les cultures environnantes, mais de par leur nature linéaire, offrent des possibilités de connectivité importantes au travers des parcelles agricoles. Il serait intéressant de comparer la qualité des éléments enherbés du paysage liés à la route, à celle des éléments semi-naturels couramment utilisés par les micromammifères dans des régions où les paysages agricoles y sont moins homogènes.

Deuxième partie

LES FACTEURS DETERMINANT LA DISTRIBUTION D'UNE
COMMUNAUTE D'AMPHIBIENS DANS LES BASSINS
D'ORAGES ROUTIERS : UNE ETUDE DE CAS DANS LA
PLAINE AGRICOLE DU BAS-RHIN, FRANCE.

La loi sur l'eau impose les maîtres d'ouvrages à gérer les eaux de ruissellement des chaussées. Celles-ci transportent les polluants présents sur le talus (hydrocarbures, métaux lourds, sels) et sont donc polluées. Pour limiter les risques d'infiltration dans le milieu naturel, les eaux de ruissellement sont conduites via un système d'écoulement parallèle aux voies (cunettes et caniveaux) jusqu'à des structures de stockage : les bassins d'orage routiers (Scher and Thiéry, 2005). S'il existe des bassins souterrains, la plupart d'entre eux sont à ciel ouvert et consiste en des piscines aux formes variées. Tous ont la même fonction : la rétention et l'épuration des eaux de ruissellement des chaussées avant leur infiltration dans le milieu naturel. Ces eaux polluées sont dangereuses pour les amphibiens, espèces très sensibles aux pollutions de leur habitat (Wake and Vredenburg, 2008). Ce taxon est par ailleurs vulnérable, sachant que 41% de ses espèces sont aujourd'hui en danger (Becker et al., 2007; Dudgeon et al., 2006; Stuart, 2004). Ainsi, à cause des (ou grâce aux) amphibiens et du moins en France, les bassins d'orage sont conçus pour en interdire l'accès à la faune. Pour cela, des mesures de cloisonnement spécifiques sont installées.

À ce contexte législatif, il faut rajouter le contexte général de ce premier chapitre. Le paysage à l'échelle du Bas-Rhin est une plaine agricole dont la plupart des milieux humides ont été comblés via les aménagements fonciers et l'endiguement du Rhin. Dans ce paysage, les amphibiens trouvent difficilement un habitat favorable, au moins pendant la période essentielle de reproduction. De plus, l'accès aux rares points d'eau présents que constituent les bassins d'orage leur est officiellement interdit. Pourtant, lors des soirées de terrain menées pour la capture des micromammifères le long de la RD45 (étude précédente), des

amphibiens chantaient depuis les bassins d'orages présents. Chaque année, les services d'entretien des ouvrages d'art rapportent l'information de la présence d'amphibiens en grand nombre partout dans le Département. Depuis plusieurs années, un suivi régulier des populations de crapauds verts (*Bufo viridis*, une espèce vulnérable et protégée) par une association naturaliste sur quelques bassins, indique un maintien des populations avec de forts effectifs (Michel et al., 2017). Enfin, avec les évolutions techniques, les bassins et les véhicules sont de mieux en mieux conçus, permettant une gestion des polluants de plus en plus efficace. En parallèle dans d'autres pays européens, plusieurs études ont démontré l'utilisation des bassins d'orage routiers par différentes espèces d'amphibiens et dans différents paysages (Ackley and Meylan, 2010; Bishop et al., 2000; Hassall and Anderson, 2015). Cependant, peu d'études se sont intéressées aux facteurs déterminant cette utilisation. Si certaines établissent des corrélations entre les taux de polluants observés et le nombre de malformations morphologiques (MacDonald et al., 2000; Wagner and Lötters, 2013), il n'existe aucune étude prenant en compte la conception des bassins ni les mesures de cloisonnement mises en place. Rares aussi sont les études comparant les communautés observées dans les bassins d'orage routiers à celles de mares naturelles ou semi-naturelles (Scher and Thiéry, 2005).

RESUME DE L'ETUDE

Le potentiel écologique pour les amphibiens des bassins d'orage routiers (dans l'étude détaillée : *stormwater ponds*, SWP) a été étudié et comparé à celui des éléments semi-naturels du paysage du Bas-Rhin présents même en l'absence de route : des mares semi-naturelles (dans l'étude détaillée, *semi-natural ponds*, SNP).

Pour cela, 82 des 84 bassins d'orages routiers à ciel ouvert du réseau routier secondaire du Département du Bas-Rhin, ont été étudiés, ainsi que 15 mares semi-naturelles suffisamment éloignées de toute route pour être non soumises à la *road-effect zone*. Le nombre d'individus (pontes, larves, adultes, amplexus) et d'espèces était relevé à vue et au chant, de nuit, pour chaque point d'eau et à trois reprises, entre mars et juillet 2016. Le taux d'occupation, l'abondance, la richesse spécifique, les indices de Shannon et d'Équitabilité étaient calculés puis comparées entre les SWP et les SNP. Ensuite, différents facteurs tels que la conception des bassins, la pollution de leurs eaux (avec un décalage de 6 mois), la présence de mesures de cloisonnement ou l'occupation du sol étaient utilisés pour expliquer les variations d'abondances et de richesse spécifique des SWP.

Des amphibiens ont été trouvés dans 84% des bassins d'orage routiers et 93% des mares semi-naturelles. Sur les 15 espèces observées dans l'étude (représentant 83% des 18 espèces d'amphibiens de la zone d'étude), 14 furent trouvées dans les bassins d'orage routiers, incluant des espèces rares et protégées, contre 9 dans les mares semi-naturelles. La richesse spécifique, l'indice de Shanon et l'indice d'Équitabilité étaient plus élevés dans les mares semi-naturelles. Le nombre d'individus était équivalent entre les deux types de points d'eau ($21,1 \pm 3,17$ individus par site en moyenne, totalisant l'observation de 2 046 adultes). Aucune

mesure de cloisonnement ni aucun polluant n'apparait avoir eu un effet significatif sur les abondances ou les richesses spécifiques. Les meilleurs facteurs explicatifs étaient ceux concernant la conception des bassins d'orage routiers et l'occupation du sol.

Ces résultats indiquent que la majorité des bassins d'orage routiers servent d'habitat aux amphibiens, représentant un enjeu de conservation de ces espèces dans des paysages homogènes anthropisés et où les zones humides naturelles sont résiduelles. L'effort utilisé au cloisonnement des ouvrages est absolument inefficace et pourrait être réalloué à une meilleure gestion des polluants ou à une conception et un entretien plus écologique de ces ouvrages liés à la route.

ÉTUDE DÉTAILLÉE

Jumeau J., Lopez J., Morand A., Petrod L., Burel F. & Handrich Y. Factors driving the distribution of an amphibian community in stormwater ponds : a case study in Bas-Rhin, France. *In prep*

Factors driving the distribution of an amphibian community in stormwater ponds: a study case in the agricultural plain of the Bas-Rhin, France.

Jonathan Jumeau^{1,2,3†}, Julien Lopez², Alain Morand⁴, Lana Petrod², Françoise Burel³, Yves Handrich¹

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

² Conseil Départemental du Bas-Rhin, Place du Quartier Blanc, 67964 Strasbourg, Cedex 9, France

³ Université de Rennes 1, CNRS, UMR 6553 ECOBIO, 35042 Rennes Cedex, France

⁴ CEREMA, 1 Boulevard Solidarité, 57070 Metz Cedex 3, France

[†] Corresponding author: jumeau.jonathan@gmail.com Tel: (0033)6 07 62 33 63, Postal address: CD67, SPI, J. Jumeau, Place du quartier Blanc, 67967, Strasbourg Cedex 9, France

Running Title: Stormwater ponds partitioning measures are neither effective nor relevant for amphibians

Abstract

With roads construction, stormwater ponds are created in a sanitation purpose, water treatment, and containment of any accidental pollution. These environments are not intended to serve as habitats; hence partitioning measures are installed to prevent animals to gain access to them. However, in a context of degraded landscape such as farmland with roads, land consolidation has led to the removal of most wetlands. We questioned the suitability of stormwater ponds as habitat for amphibians by studying those of the agricultural plain of the Bas-Rhin. Proportion of stormwater ponds hosting amphibians, specific abundances and species richness were quantified in 82 stormwater ponds and 15 semi-natural ponds as control. Factors such as the ponds conception, pollutants, land use and partitioning measures were used to explain those community characteristics. Amphibians were found in 84% of stormwater ponds with high abundances. We found 83% of the species of the study area in stormwater, including rare and protected ones. Nor partitioning measures nor pollutants were

correlated with using community characteristics. The best explanatory factors were land use and pond conception. We recommended, at similar pollutants concentration, to reallocate efforts made in partitioning measures to pond conception and to the creation of semi-natural ponds as additional compensatory measures.

Keywords: refuge habitat, retention ponds, farmlands, semi-natural habitats, degraded landscape, pollution

Introduction

Agricultural activities are the second top-ten causes of current biodiversity decline and affects all taxonomic groups (Butchart et al., 2010; Maxwell et al., 2016). Through habitat loss induced by landscape consolidation strategy, they lead to a lot of local population extinctions depending on modified land use and their configuration (Fischer and Lindenmayer, 2007). The creation of vast monocultural croplands induces fragmentation of residual semi-natural elements and has negative impacts on species richness, population abundances, growth rate and distribution, trophic chain length, breeding and dispersal success (Benton et al., 2003; Fahrig, 2017). Another actor of biodiversity loss is roads (Forman and Alexander, 1998; Maxwell et al., 2016). Their negative impacts are observed in the *road-effect zone*, where car traffic's main pollutants operate (Van Der Ree et al., 2011). Roads decrease habitats areas and quality, affect species life-history traits, population characteristics and increase mortality (Redon (de) et al., 2015; Spellerberg, 1998). Through linearization of landscape, they also participate to landscape fragmentation (Holderegger and Di Giulio, 2010). Together, intensive agricultural activities and roads form highly degraded landscapes where few natural and semi-

natural elements remain and where the biodiversity can be very low (Donald et al., 2001; Foley et al., 2005; Stoate et al., 2001).

Some especially-impacted natural elements are wetlands. At least 64% of them have globally disappeared over the past century and the conservation state of the remaining is poorly known (Davidson, 2014). One third of vertebrate species inhabits wetlands, conferring them a high ecological value (Dudgeon et al., 2006). Wetlands also provide important ecosystemic services such as biomass and resources production, pollutants and climate regulation, flood abatement and erosion decrease (Bolund and Hunhammar, 1999; Russi et al., 2013; Zedler, 2003). They are internationally protected by the RAMSAR Convention, but national governments should improve the investments allowed to the protection of these sites. Indeed, the decline of wetlands, mediated by urban expansion, agricultural intensification, land consolidation and construction of motorways, is still occurring (Davidson, 2014). In highly degraded landscapes such as farmlands fragmented by roads, wetlands species with high migratory capacity can survive from habitat loss by colonizing isolated semi-natural habitat remains of poor quality (McKinney, 2006; Sinsch et al., 2012).

Amphibians are part of these species. They migrate annually from wintering habitats to breeding sites, usually located in forests and wetlands respectively. Due to mass migration strategy and immobility behaviour response to cars, these species are especially impacted by road traffic and fragmentation (Mazerolle et al., 2005). Because of their natural habitat decline and roadkills, one third of world amphibian species are currently threatened with extinction (Becker et al., 2007; Dudgeon et al., 2006; Eterovick et al., 2005). Among pond-breeding amphibians, important differences exist in terms of habitat needs (Van Buskirk,

2005) linked to the biological traits and biodemographic strategies of species. Some such as the European green toad (*Bufo viridis* ; Sinsch et al., 2007) or the bullfrog (*Lithobates catesbeianus*; Group, 2015) are mobile, satisfied by simple ruts and puddles and are so qualified as pioneer (smith & green 2005; Duguet, 2003; Werner 1994). Others species need specific sites. The pine woods tree frog (*Hyla femoralis*) strongly avoids ponds with fishes (Rieger et al., 2004), the gray tree frog (*Hyla versicolor*) avoids ponds containing conspecific tadpoles (Resetarits and Wilbur, 1991) and the northern crested newt (*Triturus cristatus*) needs ponds with sufficient sun exposure in high latitudes (Rannap et al., 2012). In highly degraded landscapes where few wetlands remain, it can be difficult to find suitable ponds for every amphibian species (Hamer and McDonnell, 2008).

In anthropogenic landscapes, artificial ponds called stormwater ponds can be found. Located next to roads and motorways, they are designed to collect, stock and decontaminate roads runoff before releasing it into a close stream. They prevent outside water from chronic and exceptional contamination (Karouna-Renier and Sparling, 2001; Scher and Thiéry, 2005). They are required by legislation in Europe, according to the road surfaces and associated water volumes (Le Viol et al., 2009). Two types of stormwater ponds exist: retention ponds which permanently maintain a pool of polluted water throughout the year (permanent hydroperiod), and detention ponds which hold clean water for a short period of time before it enters the stream (temporary hydroperiod). While detention ponds usually consist of a simple hole, retention ones are designed with additional characteristics, e.g. regulation waterflow structures, hydrocarbons separators, waterproof covers, etc. (EPA, 2009). Retention ponds can be underground or open-air. Paradoxically, even if road participates in wetlands loss (R. van der Ree et al., 2015), amphibian roadkills (Fahrig et al., 1995 ; Elzanowski et al., 2009) and

invasion of non-indigenous species (Jodoin et al., 2008) it may provide substitutive semi-natural habitats for amphibians.

Like natural wetlands, stormwater ponds provide ecosystem services and are inhabited by diverse species, e.g. flora, birds, invertebrates, snakes and fishes (Ackley and Meylan, 2010; Bishop et al., 2000; Karouna-Renier and Sparling, 2001; Le Viol et al., 2009; Moore and Hunt, 2012). Their biodiversity can be equivalent to that of semi-natural wetlands (Hassall and Anderson, 2015) and rare species can inhabit them too (Le Viol et al., 2012). Despite these services, the number of studies focused on amphibian community in stormwater ponds is still low and researches are required to understand factors driving these communities and find ways to improve the habitat quality of stormwater ponds for amphibians (Brand and Snodgrass, 2010; Scheffers and Paszkowski, 2013; Scher and Thiéry, 2005). Moreover, as a batch of stormwater ponds are created each time a new road is constructed, they form a linear network of potential habitats. Thus, if they individually form suitable habitats, they could also serve as stepping stone corridors at sub-regional and regional scales, especially in altered landscapes. A better understanding of their ecological function on a large scale and in highly altered landscape is also needed (Brand and Snodgrass, 2010; Scheffers and Paszkowski, 2013). Studies focused on stormwater pond biodiversity are quite recent (Bishop et al., 2000). It could be explained by the ponds managers disinterest in stormwater ponds biodiversity (Hassall and Anderson, 2015) or by their wish to avoid stormwater ponds colonisation by amphibians as water is considered polluted (Massal et al., 2007; Snodgrass et al., 2008) and could be ecological traps (Battin, 2004). In fact, even if various studies highlighted the habitat potentiality of stormwater pond (Brown et al., 2012;

Scheffers and Paszkowski, 2013), some countries like France still demand, at a great expense, the installation of partitioning measures such as fences, walls, cattle grids or handrails.

Road runoffs are genotoxic agents for amphibians. They contain heavy metals (Wik et al., 2008), polycyclic aromatic hydrocarbons PAHs (Neff et al., 2005) and chlorides (Gallagher et al., 2014). In amphibians, they induce external and internal abnormalities, sterility, stunted growth and increase metamorphoses difficulties (Bryer et al., 2006; Egea-Serrano et al., 2012; Wagner et al., 2014). Water column pollutants can vary through time: in late winter, concentration of chloride highly increases due to the using of road salt as de-icing agent (Collins and Russell, 2009). After a storm washing the pavement, overall pollutants concentrations can quickly increase. However, only a few proportions of pollutants reach stormwater ponds as the majority evaporate, are maintained on road surface or are degraded by sun exposure (Pagotto, 1999). Pollutants concentration of the sediment is more stable over time. However, as sediment is rarely removed, it accumulates high pollutants concentrations. This can be a real threat for species hiding or wintering into sediment and also for their predators because of the bioaccumulation (Bishop et al., 1995; Brand et al., 2010). Concentrations of pollutants can also vary according to the landscape. In highly degraded landscapes such as farmlands, levels of nitrites and nitrates coming from agricultural chemicals can be high (Hayes et al., 2006).

Questions

This research focuses on a highly degraded landscape composed of large monocultural crops and roads: the agricultural plain of the Bas-Rhin. In this wide territory (4 755km² with 1.1 million inhabitants), we performed a one-breeding season survey on amphibians

communities (Anura and Caudata) inhabiting all stormwater ponds of the secondary road network. Our objectives were:

- (1) To qualify and quantify eventual differences of amphibian community biodiversity and species richness between stormwater ponds and semi-natural ponds free from road pollutants. We hypothesised that a significant proportion of stormwater ponds hosted amphibians. Specific differences between stormwater and semi-natural ponds communities were also expected ;
- (2) To identify and quantify factors driving the amphibian communities of stormwater ponds. We hypothesised a negative influence of pollutants, especially chlorides, nitrites and nitrates, and no effect of partitioning measures on amphibian communities.

Material and Methods

Protocol

Studied area

The Department of Bas-Rhin (Alsace, Grand-Est, France, **Fig.1**) has a semi-continental climate with an average temperature of 10.4°C and an atmospheric temperature range of 30°C. The annual precipitation is about 700mm per year and the average altitude is 150 metres. The road density is 1.9km/km², with more than 3 654km of secondary roads and 240km of primary roads. In the western part of Bas-Rhin, there is a range of low mountains forming the geomorphological unit of the Vosges. Its flora is mainly dominated by picea, fir, common beech and oak. In the East, the Rhine river is bordered by many wetlands labelled by the RAMSAR convention (n°FR7200025) and protected as Natura 2000 (n°FR4211811,

n°FR4211810) and ZNIEFF (n°420014522, n°420014529) sites. These wetlands represent less than 1% of the Bas-Rhin, a small area due to the successive dykings of the Rhine (1842-1876, 1928-1959). Intensification of agricultural practices had also decreased their surfaces through land consolidations. Indeed, the Rhine tributaries coming from the Vosges go through a large agricultural plain landscape dominated by wheat and maize crops. There is no precise inventory of wetlands lost in the Bas-Rhin. At international scale, France has lost over 67% of wetlands surfaces since the XX century (Ximenès et al., 2007).

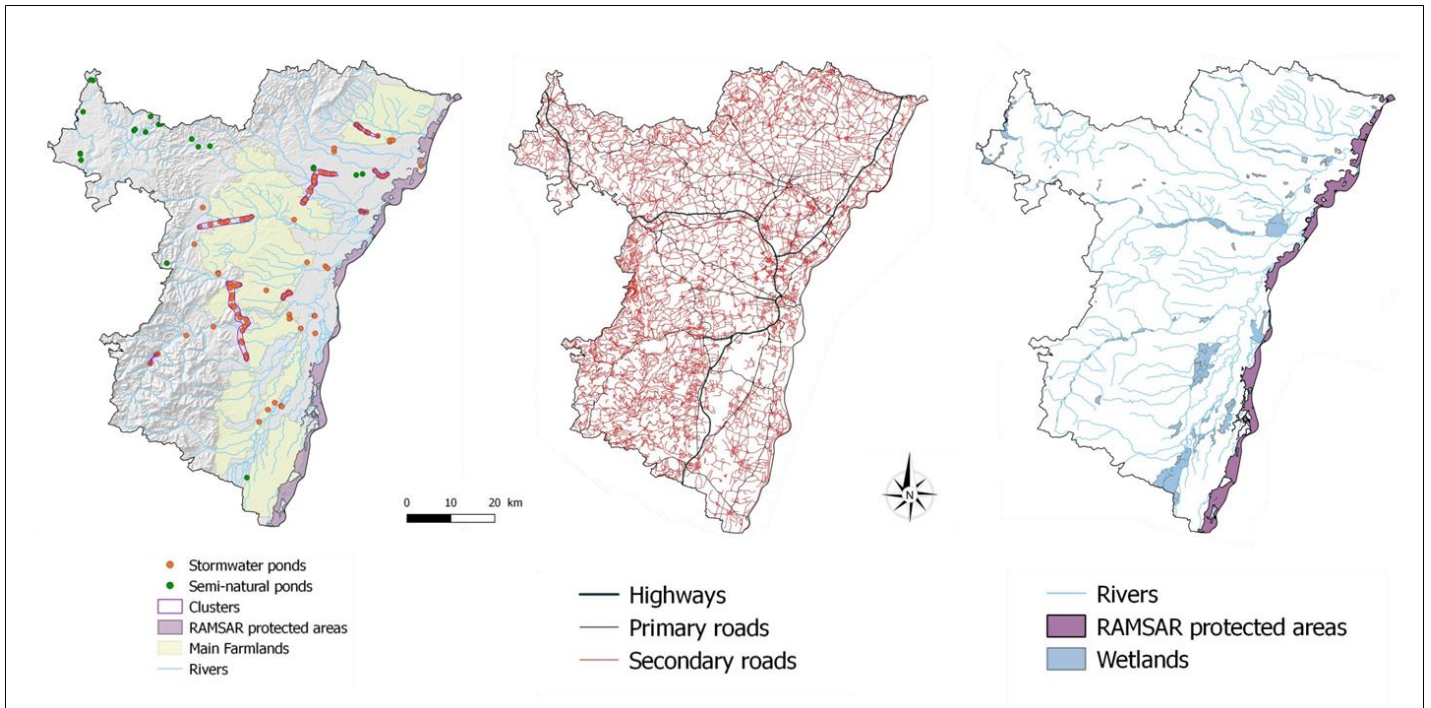


Figure 1: Departement of the Bas-Rhin (Alsace, East of France). Left map: localisation of studied stormwater ponds (orange) and semi-natural ponds (green). The stormwater ponds were regrouped in clusters (violet) forming linear networks of ponds. The semi-natural ponds were mainly located in Vosges Mountains. Middle map: motorways (highways : wide black line), primary roads (small black line) and secondary roads (red line) forming fragmented landscapes. Right map: Localisation of wetlands (blue) and RAMSAR labelled ones (purple). Most of them are near the Rhine river in East of the territory.

Studied ponds

We checked 82 of the 84 open-air stormwater ponds of the secondary roads network of the Bas-Rhin (**Fig. 1**), as we could not access safely two of them. Stormwater ponds were mainly located in the agricultural plain. Six of them were located in the Vosges Mountains and only one in RAMSAR area near to the Rhine. Stormwater ponds highly differed in terms of age (from 24 to less than one year old), volume (from 7000 to 50m³) and conception (nature of partitioning measures, type of substrate, angle of banks, etc.). Most of them (73) were retention ponds (permanent hydroperiod). We regrouped the ponds in clusters here defined as at least four ponds with a maximal inter-distance of 3km and located along the same departmental road (**Fig. 1**). Stormwater ponds of a same cluster had most of time similar conception.

To realise comparisons with more natural wetland elements, we also checked 15 semi-natural ponds. They were located at least one kilometre from the nearest road to avoid *road-effect zone*, including pollution by runoffs (Reeves et al., 2010; Richard et al., 2000). As this criterion was hard to fulfil in the studied area, semi-natural ponds were mostly located in the Vosges forests. All semi-natural ponds had a gentle bank, natural soil, low depth but a variable sunshine. Their surface varied between 0.24 and 0.09 ha.

Sampling design

We checked for the presence of amphibians in all studied sites (open-air stormwater and semi-natural ponds). On each pond were performed three one-night field sessions, between March and July 2016 to observe early and late-breeding season amphibian species. Up to ten geographically close ponds were gathered in field groups. Each pond of a same field

group was inspected during the same night. The order in which field groups were checked was randomly chosen during the first field session and kept for the rest of the sessions.

The used sampling protocol was adapted from the “POP Amphibiens communauté” (Barrioz et al., 2016), standardised at a national scale (France). Sampling began at dusk by a five-minutes listening to estimate species richness and number of adult males. A visual sampling was then performed with torchlights. Because most of stormwater ponds largely differed in length but slightly in width, the sampling was stopped after two patrols around each pond in order to keep an equivalent sampling effort for sites with different sizes. For each species, the number of individuals, amplexus, eggs and larvae were noted down. The number of floating carcasses and morphological abnormalities noticeable on adults were also recorded. To avoid mistakes due to a wrong identification, edible frogs (*Pelophylax kl. esculentus*), and pool frogs (*Pelophylax lessonae*) were pooled in a “green frogs” group. The protocol was authorized by the 5/6/2016 nominative authorisation of the French Code de l’environnement and followed EU Directive 2010/63/EU guidelines for animal experiments.

Estimation of factors

Different factors were also checked and regrouped in factors groups (**Tab 1**). Immediately after samplings, environmental factors were recorded (pH, water and air temperature, visibility...) for each pond at every field session. These factors were pooled on the “*immediate factors*” group. At the same time, biological factors were also checked (presence of branches, aquatic plants, fishes, etc.) and pooled on the “*biotic factors*” group. During the first session afternoons, the stormwater ponds characteristics were noted (nature and state of partitioning measures, nature of substrate, etc.) and pooled on the “*pond*

conception” group. Surface of landscape elements (wetlands, crops, forests, etc.) was calculated with GIS with a precision of 1:10 000 (data from CIGAL 2013) in a 500-metres wide buffer (group *“local scale”*) and five-kilometres wide buffer (group *“large scale”*) around each stormwater pond (Smith et green 2005). The distance between two stormwater ponds of a same cluster was also measured. The pollutants of 34 stormwater ponds were quantified between November 2015 and January 2016 on samples of water (*“water fraction pollutants”* group) and sediment (*“sediment fraction pollutants”* group) collected in the centre of ponds. The whole protocol of pollutants sampling was performed independently of the present study but by the road maintenance authority as part of its pollutant survey. The **Tab. SM in supplementary materials** summarizes the list of the measured pollutants, the methods used, the ISO norms, the legal French thresholds (Bas-Rhin, 2008; MEEM, 1998) authorized at the outlet of ponds and known sublethal thresholds. PH was quantified twice: as part of the *water fraction pollutants* group and of the *immediate factors* group. Finally, the list and number of species known to be present in a 10km radius around each pond was evaluated using local atlas of biodiversity (Odonat, 2017).

Methods

Objective (1): Qualifying and quantifying amphibian communities

For each site, the global and specific presence (=occurrence), the global and specific abundance of adults and the species richness of amphibians were calculated. The global occurrence was set at 1 for one pond when at least one amphibian adult, larvae, tadpole or egg was found during one of the three field sessions. The specific occurrence was calculated in the same way but for each species. The specific abundance was defined as the maximal

abundance of adults amphibians observed in one pond among the three field sessions for each species. The global abundance was calculated as the sum of specific abundances. The species richness was the number of different amphibians species observed in one pond during the three field sessions, indistinctly of the development state of individuals (adult, larvae, tadpole or egg). The Shannon diversity (H) and equitability (E_H) indices were also calculated (Beals et al., 2000). Occurrences, abundances and species richness were compared between stormwater ponds and semi-natural ponds using generalized linear binomial models (GLM) based ANOVAs. Shannon diversity (H) and equitability (E_H) index were compared between ponds with Mann-Whitney-Wilcoxon non-parametric tests. Finally, the Sørensen-Dice coefficient was calculated to determine the beta diversity. Descriptive statistics are mean $\pm$ standard error of the mean and the significance threshold was set to $p < 0.05$.

Objective (2): Identifying factors driving the amphibian community of stormwater ponds

The global occurrence, the global abundance and the species richness for each site were used as dependent variables. As true pollutants of the semi-natural ponds were not quantified, only stormwater ponds were used in the analysis (semi-natural ponds can be polluted by other ways than roads). To explain the three dependent variables, factors described in **Tab.1** were used. A mean of the three-field-sessions have been made for the “*immediate factors*”. Measured pollutants concentrations were compared to French legal thresholds and known sublethal/lethal thresholds

Table 1: Description of factors used to explain variations of dependent variables. (a): factors which initially include more classes but were pooled due to low sample size; bold: factors with sufficient sample size and kept after correlation analyses.

Group	Factors	Min/class1	Max/class2	Median/class3	IQ range/class4	Var. Type	How it was measured
Pond conception	Volume (m ³)	50	7 000	539	667	Quantitative	Data from road manager
	Depth (m)	0.3	2.5	1	0,25	Quantitative	Data from road manager
	Age (y)	0	35	8	15	Quantitative	Data from road manager
	Large-fauna fence (12cm mesh)	Without	With			Qualitative	Visually
	Small-fauna fence (6.5mm mesh)	Without	With but without top bending	With with top bending		Qualitative	Visually
	Small-fauna fence condition (a)	Intact	1-2 holes >3cm	3+ holes >3cm		Qualitative	Visually
	Service gate condition (a)	Intact	With holes >3cm			Qualitative	Visually
	Cattle grid under Service gate	Without	With			Qualitative	Visually
	Concrete wall	Without	With			Qualitative	Visually
	Pond watertightness/Permanent water	No	Yes			Qualitative	Visually
	Pond enclosure by vegetation/Stagnant water	No	Yes			Qualitative	Visually
	Distance to the main road	< 3m	3 - 10m	> 10m		Qualitative	Laser telemeter
	Service bank	Without	With			Qualitative	Visually
	Length of banks	< 3m	> 3m			Qualitative	Laser telemeter
	Soil of banks	Natural	Artificial			Qualitative	Visually
	Banks steepness (a)	Steep (U)	Gentle (V)			Qualitative	Visually
	Separator of hydrocarbons (upstream)	Without	With			Qualitative	Visually
Biotic factors	Separator of hydrocarbons (downstream)	Without	With			Qualitative	Visually
	Service Ladder	Without	With			Qualitative	Visually
	Sunlight	Low	High			Qualitative	Visually
	Vegetative fragments in water (as food)	None	Few	Many		Qualitative	Visually
	Branches (as layings stands)	None	Few	Many		Qualitative	Visually
	Helophytes (as laying stands and shelters)	None	Few	Many		Qualitative	Visually
	Helophytes types	None	Phragmites	Molinia	Both	Qualitative	Visually
	Algae and hydrophytes (as laying stands and shelters)	None	Few	Many		Qualitative	Visually
	Odonata larvae (as predators)	Without	With			Qualitative	Visually
Immediate s	Leaves (as food and sunlight reduction)	None	Few	Many		Qualitative	Visually
	Fishes (as predators)	No	Yes			Qualitative	Visually
	Snakes (as predators)	No	Yes			Qualitative	Visually
	Surrounding species richness	3	11	5	2	Quantitative	Odonat, 2017
	Wastes on bank (a)	No	Yes			Qualitative	Visually
	Wastes on water (a)	No	Yes			Qualitative	Visually
	Luminosity (as visibility control) (a)	Low (<i>has been regrouped</i>)	High			Qualitative	Visually
Immediate s	Rain (as visibility control) (a)	No	Yes			Qualitative	Visually
	Wind (as visibility control) (a)	Low	High			Qualitative	Visually
	Turbidity (as visibility control)	Transparent	Cloudy	Opaque		Qualitative	Visually

	HAP on surface (a) Visibility (as visibility control) Air temperature (°C) Water temperature (°C) pH	No	Yes			Qualitative	Visually
		<3m	3-10m	>10m		Qualitative	Visually
		9	24	16	8	Quantitative	thermometer
		11	19.5	16.33	2	Quantitative	thermometer
		5.8	12.35	9.05	1,3	Quantitative	pH-meter
Local scale (500m wide buffer) / Large scale (5000m wide buffer)	Hedgerows (ha)	0 / 14.83	5.28 / 96.72	0.15 / 50.19	0.84 / 18.65	Quantitative	SIG
	Roads (ha)	0 / 43.69	10.40 / 263.80	3.12 / 104.37	4.15 / 47.78	Quantitative	SIG
	Railways (ha)	0 / 0	3.63 / 177.49	0 / 22.31	0.54 / 23.48	Quantitative	SIG
	Meadows (ha)	0 / 329.77	47.16 / 2 538.59	11.04 / 819.07	17.14 / 500.97	Quantitative	SIG
	Vines (ha)	0 / 0	35.50 / 1 926.15	0 / 0	0 / 5.46	Quantitative	SIG
	Urban (ha)	0 / 264.60	65.90 / 3 761.17	9.32 / 929.51	18.69 / 659.77	Quantitative	SIG
	Plantations (ha)	0 / 0	6.00 / 274.36	0 / 7.87	0 / 31.01	Quantitative	SIG
	Wetlands (ha)	0 / 4.19	5.20 / 125.11	0 / 38.49	1.49 / 43.77	Quantitative	SIG
	Grasslands (ha)	0 / 0	5.05 / 211.21	0 / 12.22	0 / 23.21	Quantitative	SIG
	Moors (ha)	0 / 0.96	7.78 / 343.89	0 / 28.42	<0.01 / 59.01	Quantitative	SIG
	Ponds (ha)	0 / 0.55	7.71 / 132.56	0 / 4.79	0.10 / 7.06	Quantitative	SIG
	Annual crops (ha)	0 / 0	77.26 / 6 269.13	23.28 / 3 223.69	43.60 / 2 188.04	Quantitative	SIG
	Softwood forests (ha)	0 / 0	24.97 / 2 816.30	0 / 23.42	0 / 271.32	Quantitative	SIG
	Mixed forests (ha)	0 / 0	29.77 / 1 759.29	0 / 64.57	0 / 213.64	Quantitative	SIG
	Deciduous forests (ha)	0 / 80.92	75.23 / 4 925.78	0.81 / 1 128.07	10.90 / 1 066.59	Quantitative	SIG
Pollutants (Water / Sediment)	(µS/cm) Conductivity	64 / -	937 / -	162.6 / -	140.8 / -	Quantitative	See Tab SM
	(mg/l) Salinity	0 / -	420 / -	0 / -	127.92 / -	Quantitative	See Tab SM
	pH	5.8 / -	12.35 / -	9.05 / -	1.3 / -	Quantitative	See Tab SM
	(mg/l) Chloride	1.7 / -	107.6 / -	8.9 / -	15.6 / -	Quantitative	See Tab SM
	(mg/l) Suspended materials	0 / -	260 / -	11.45 / -	19.07 / -	Quantitative	See Tab SM
	(mg/l) Nitrates	0 / -	21.3 / -	0.77 / -	1.25 / -	Quantitative	See Tab SM
	(mg/l) Nitrites	0 / -	0.21 / -	0.03 / -	0.07 / -	Quantitative	See Tab SM
	(mg/l) PAH (mg/kgMS)	0 / 0.07 / -	0.68 / 15.51	0 / 0.53 / -	0 / 10.90	Quantitative	See Tab SM
	(mg/l) Phosphorus	0 / -	0.4 / -	0 / -	0.1 / -	Quantitative	See Tab SM
	(mg/l) Mercury (mg/kgMS)	0 / 0.01	0 / 0.34	0 / 0.13	0 / 0.06	Quantitative	See Tab SM
	(µg/l) Arsenic (mg/kgMS)	0 / <0.01	6.7 / 16.4	0.7 / 7.70	1.39 / 8.99	Quantitative	See Tab SM
	(µg/l) Cadmium (mg/kgMS)	0 / <0.01	0.02 / 95	<0.01 / 0.5	<0.01 / 0.9	Quantitative	See Tab SM
	(µg/l) Chromium (mg/kgMS)	0 / 0.1	18 / 95	1.67 / 41.6	1.32 / 69.6	Quantitative	See Tab SM
	(µg/l) Copper (mg/kgMS)	1.1 / <0.01	23.1 / 390	6.77 / 84.5	6.27 / 212.5	Quantitative	See Tab SM
	(µg/l) Nickel (mg/kgMS)	0 / 0.1	13.4 / 45.4	0 / 20.6	0 / 29	Quantitative	See Tab SM
	(µg/l) Lead (mg/kgMS)	0 / 0.12	16.9 / 118	0.74 / 40	1.7 / 69.70	Quantitative	See Tab SM
	(µg/l) Zinc (mg/kgMS)	0 / 0.2	99 / 3 085.2	25.5 / 685.4	25.25 / 1 214.2	Quantitative	See Tab SM
	Fluoranthene (µg/kgMS)	- / 0.05	- / 1748	- / 1.682	- / 414.42	Quantitative	See Tab SM
	Benzo(b)fluoranthene (µg/kgMS)	- / 0.06	- / 913	- / 1.37	- / 235.01	Quantitative	See Tab SM
	Benzo(a)pyrene (µg/kgMS)	- / 0.05	- / 793	- / 23	- / 228.78	Quantitative	See Tab SM
	Sum 7 PCB (µg/kgMS)	- / 0.04	- / 29.5	- / 0.10	- / 0.01	Quantitative	See Tab SM

The collinear factors were identified and removed with a stepwise procedure, based on the Variance Inflation Factor (significance threshold = 3) associated with ACP and Spearman tests corrected by Holm's method (Holm, 1979). Factors with too low class sample size (<10) were removed from analyses. When it was possible, different classes were pooled to increase class sample size (**Tab. 1**). To explain variations of dependent variables, boosted regression trees (BRT) models were created (Elith et al., 2008). They do not provide p-values but relative

influence of each factor on explained variation. As suggested by Albeare (2009), the learn rate Lr was set to obtain at least 1 000 regression trees with a tree complexity of two. To avoid overparametrisation, each model created was simplified by the cross-validation method of the *dismo* package (Elith and Leathwick, 2017) based on deviance reduction. For each dependant variable (global occurrence, global abundance and species richness), a preliminary model was firstly created for each group of factors (conception, pollutants...). Then, a general model was created only using factors kept after simplification procedures of preliminary models. Only factors with at least 3% of relative influence and 5% of summed relative influences were kept in analyses and discussion. For the three final models (one for each dependant variable), the pseudo- R^2 called D^2 was calculated (Albeare, 2009). Statistics were performed with R software (v3.3.0) and GIS analysis with QGIS (v2.18.3).

Results

Objective (1): Qualifying and quantifying amphibian communities

Presence of amphibians was observed in 84% of stormwater ponds and 93% of semi-natural ponds. The global occurrence (involving all species) did not significantly differ between the two pond types (*Binomial GLM*: $\chi^2=1.02$, $d.f.=1$, $p=0.31$). Occurrences of the **European green toad** (*Bufo viridis*) and of the **Marsh frog** (*Pelophylax ridibundus*) were higher in stormwater ponds (SWP) than in semi-natural ponds (SNP; less significant $\chi^2=4.33$, $d.f.=1$, $p=0.04$). Those of the common toad (*Bufo bufo*), agile frog (*Rana dalmatina*), common frog (*Rana temporaria*), fire salamander (*Salamandra salamandra*), alpine newt (*Ichthyosaura alpestris*), palmate newt (*Lissotriton helveticus*) and of the smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) were higher in SNP (less significant $\chi^2=7.70$, $d.f.=1$, $p<0.01$). Occurrences were the same for

the Green frogs (*P.kl. esculentus* & *P. lessonae*), the **Natterjack toad** (*Bufo calamita*), the European common spadefoot (*Pelobates fuscus*), the **European tree frog** (*Hyla arborea*) and the **Northern crested newt** (*Triturus cristatus*; most significant $\chi^2=0.34$, d.f.=1, $p=0.56$). These 15 species represent 83% of the 18 species known in the study area. Among them, 14 were located in stormwater ponds and nine in semi-natural ponds, considering that the “green frogs” group counted as two species. One species, the fire salamander was never found in SWP. Six species were not found in SNP too (above in bold). The species richness was higher in semi-natural ponds (4.53 species ± 0.54) than in stormwater ponds (2.44 species ± 0.19 ; *GLM Poisson*: $\chi^2= 17.47$, d.f.=1 $p<0.01$). On all sites, we found 2 046 adults with an average of 21.1 (± 3.17) adults per site. There was no significant difference of global abundances between stormwater ponds and semi-natural ponds (*Negative Binomial GLM*: $\chi^2=0.29$, d.f.=1, $p=0.61$). However, there were significant differences among the specific abundances (**Fig. 2**). Numbers of tadpoles and frogspawn are in **supplementary materials**.

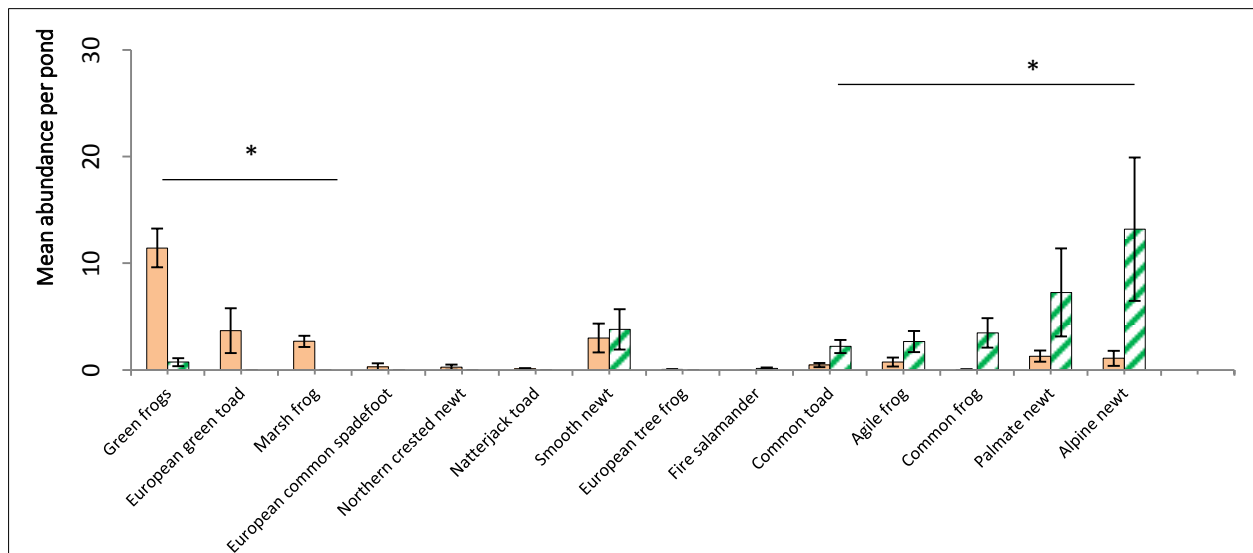


Figure 2: Specific mean abundances per ponds between stormwater ponds (full) and semi-natural ponds (hatched). Mean abundances per ponds of the greens frogs, European green toad and of the marsh frog were higher in stormwater ponds than in semi-natural ponds. Error bars are standard error of the mean

Shannon indices were lower in SWP (0.57 ± 0.06) than in SNP (1.10 ± 0.13 ; $W=3676$, $p<0.01$). It was the same for Equitability index (SWP: 0.71 ± 0.03 ; SN: 0.80 ± 0.04) but with a statistical tendency ($W=3848$, $p=0.086$). Sørensen-Dice coefficient was 0.66.

No morphological abnormalities were found on adults in stormwater ponds and only two in semi-natural ones. Red foxes carcasses were found in two SWP. The first one had concrete vertical banks and the second had steep bank covered with geomembrane. On this last, no service bank or reachable exits were present but marks of claws have been found on the geomembrane. The month after the study period (August 2016), we observed the death of all the tadpoles in five detention ponds during drought events.

We identified eight clusters composed of an average of 9.87 (± 3.06) ponds. The linear distance covered by all the clusters was 64.8 kilometres with an average distance between ponds of 781 (± 80.52) metres.

Objective (2): Identifying factors driving the amphibian community of stormwater ponds

The proportion of explained deviance D^2 was high for the three RBT models, one created for each dependent variable (global occurrence, global abundance and species richness; **Tab. 2**). The only pollutant kept in a BRT model was the chlorides which had a relative influence of 2.69% on the global amphibian abundance only and with a minor negative correlation. No SWP overtook French legal thresholds. For sediment pollutants and excepting chromium and PCBs, between 23.08% and 92.31% of SWP overtook known sub-lethal thresholds. For the water fraction, only the PAHs overtook known sub-lethal thresholds

(17.5% of SWP). No partitioning measures were kept in final models. Fitted functions of each factor with more than 3% relative influence are in **Fig.3** (occurrence), **Fig. 4** (abundance) and **Fig. 5** (species richness).

Table 2: Relative influences of significant factors on deviance of each model. Landscape elements factors explained 56% of the summed relative influences.

Factor	Relative influence (%)			
	Global Occurrence D ² =0.64	Global Abundance D ² =0.76	Species richness D ² =0.54	Sum of relative influence (%)
pH	16.55	8.05	9.56	34.15
Volume (m ³)	4.44	6.53	20.83	31.81
Roads 500 (m ²)	14.81	4.66	4.37	23.84
Wetlands 5000 (m ²)	6.94	10.02	6.24	23.20
Deciduous forests 500 (m ²) (c.t. Mixed and Softwood forest)	4.17	2.64	13.73	20.54
Roads 5000 (m ²)	2.18	14.57	3.30	20.04
Annual crops 500 (m ²) (c.t. Meadows, Urban)	6.26	4.06	6.05	16.37
Deciduous forests 5000 (m ²) (c.t. Mixed and Softwood forest)	1.87	6.22	6.83	14.92
Annual crops 5000 (m ²) (c.t. vines, copses)	6.96	3.21	3.57	13.73
Meadows 5000 (m ²)	1.08	12.46	0	13.54
Helophytes (as laying stands and shelters)	1.87	5.93	3.54	11.34
Algae and hydrophytes (as laying stands and shelters)	2.85	5.17	0	8.02
Water temperature (°C) (c.t. Air temperature)	2.87	2.12	2.71	7.70
Odonata larvae (as predators)	2.65	1.39	3.54	7.58
Hedgerows 500 (m ²)	2.10	1.76	3.52	7.38
Age (y)	1.45	2.52	2.99	6.95
Surrounding species richness	3.85	0.62	1.77	6.24
Vegetative fragments in water (as food)	3.87	0	2.00	5.87
Hedgerows 500 (m ²)	2.10	0	3.52	5.62
Surrounding species richness	3.85	0	1.77	5.62

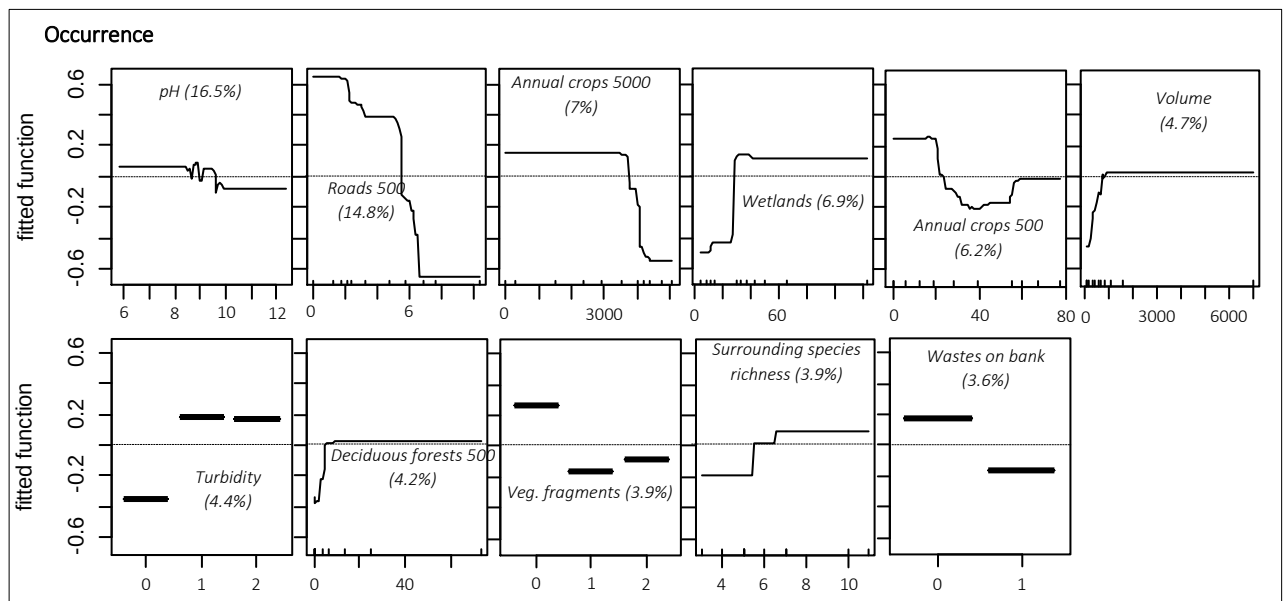


Figure 3: Fitted functions of factors of with more than 3% relative influence on the deviance of the *global occurrence model*.

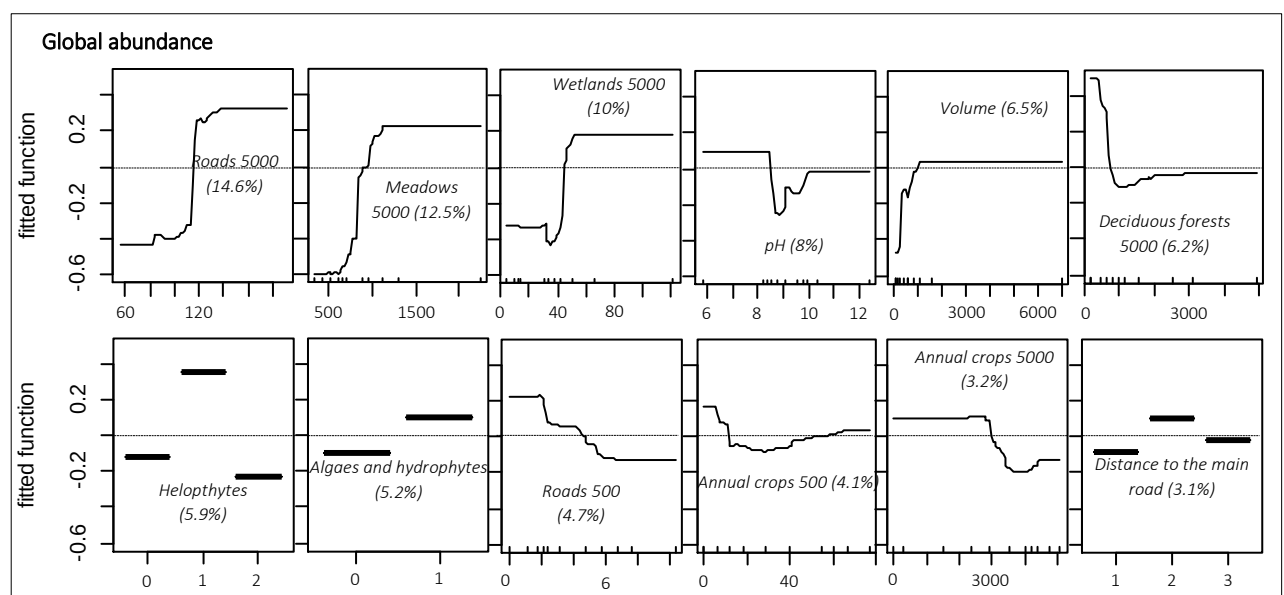


Figure 4: Fitted functions of factors of with more than 3% relative influence on the deviance of the *global abundance model*.

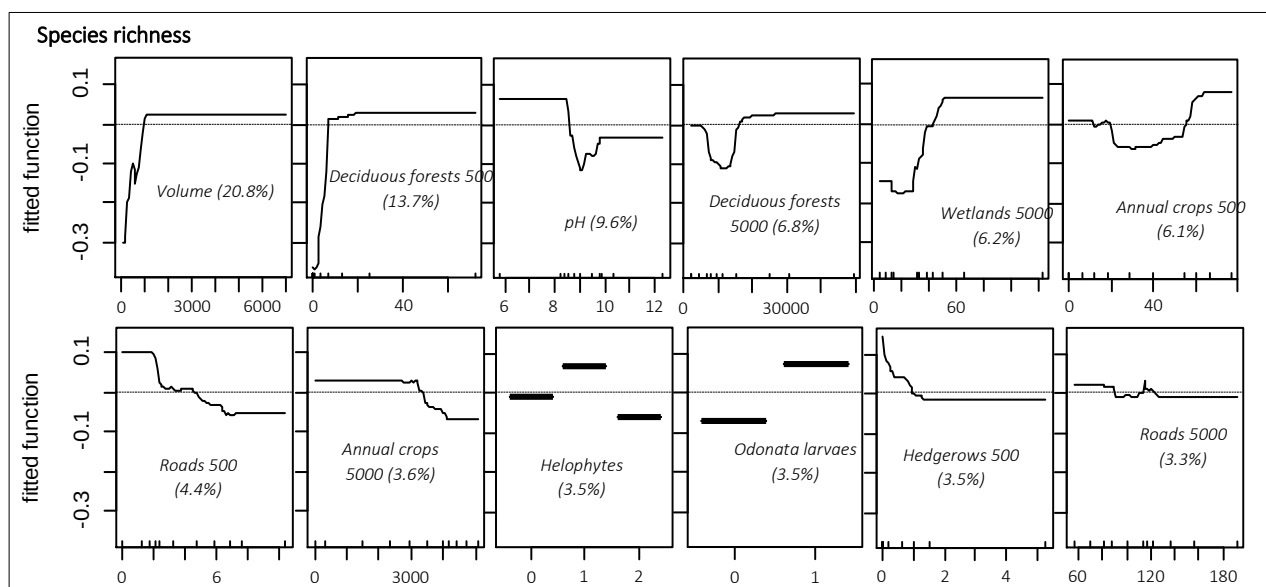


Figure 5: Fitted functions of factors of with more than 3% relative influence on the deviance of the *species richness model*.

Discussion

The amphibian communities of stormwater ponds

As hypothesised, most of stormwater ponds hosted amphibians. Global occurrence and global abundances were equivalent between ponds types (Le Viol et al., 2012). Yet, specific preferences were shown, a similar result to Scheffers & Paszkowski (2013) and to Gallagher et al. (2014). In the present study, the two species (European green toad and marsh frog) mostly encountered in SWP were both pioneer species, a similar result to Scher and Thiéry (2005) in motorways Mediterranean stormwater ponds. If the European green toad tolerates small puddles and gravel pits, the marsh frog needs large ponds, with sufficient depth and a high sunshine (Kuzmin et al., 2009), like retention stormwater ponds with concrete banks and ripraps providing basking sites. The other species, especially the newts and those needing more natural conditions, were mostly found on semi-natural ponds. Indeed, even if some stormwater ponds looked like natural ponds with helophytes, clear

water, protected species (odonata, amphibians) and aquatic ecosystem, most of them remained vegetation-free with turbid water. We however found more species in SWP than in SNP and almost all species of the study area in SWP. The three missing species (*Rana arvalis*, *Alytes obstetricans*, *Bombina variegata*) were not expected in SWP as they avoid large ponds or altered landscapes (Räsänen et al., 2003; Vos and Chardon, 1998). Among species found in SWP, seven were protected: the northern crested newt, the European common spadefoot, the natterjack toad, the European tree frog, the agile frog, the pool frog and the Europe green toad. More than the quarter of known abundances of this last species in the study area were located in stormwater ponds (Sané and Didier, 2007). If the species richness was higher in SNP whose characteristics were probably suitable for more species, their localisation and so their relevance deserves careful thought. Indeed, most of semi-natural ponds were located in different landscapes than stormwater ponds, usually in forests (**Fig. 1**). This important bias induces the need of careful comparisons between the two ponds types. It also shows the difficulty to satisfy the one-kilometre distance to the nearest road criterion in this fragmented study area. Outside the Vosges Mountain, the wetlands assembled fishponds, few isolated semi-natural ponds and gravel pits, and the studied stormwater ponds. There was no precise inventory of semi-natural ponds in the studied area but their number was probably low, especially in farmlands, allowing a certain importance to stormwater ponds. Moreover, the number of amphibians found in studied ponds was probably underestimated as we did not adjust them by their detection probability (Schmidt, 2004). However, regardless of the species, the number of individuals per pond was quite high, suggesting a good population dynamic inside both pond types (Vacher et al., 2015). Shannon and Equitability indices of SNP were the same than others SNP previously studied in the study area (Vacher et al., 2015). If

they were higher than SWP ones, they remained low, suggesting long-standing populations, which is corroborated by the amphibians found in stormwater ponds, whatever the age of these last. The Sørensen-Dice coefficient as indicator of β biodiversity was medium, suggesting similarities of species between ponds but that some species had strong preferences to one type of pond. Further investigations are needed on biodiversity and community indices of SWP of same clusters. As stormwater ponds are regrouped in clusters and often inter-connected by ditches, they form a linear network of successive ponds (Le Viol et al., 2009). In this study, the linear network formed by ponds clusters was long (64.8km), with small distances between ponds (781 metres in average). If the interdistances were high enough to consider stormwater ponds of a same cluster as isolated for many species (Smith and Green, 2005), the road and ditches could sufficiently facilitate movements between ponds to consider them as connected. In this way, these inter-connected ponds could provide ecological connections, allowing metapopulation stability at large scale, increasing species richness and abundances (Birx-Raybuck et al., 2010; Hamer et al., 2012). Located in human-dominated landscape matrix, these ponds networks can enhance the general connectivity between natural areas, for a diversity of animals and plants (Le Viol et al., 2009). For amphibian species using multiple ponds per year like the natterjack toad, networks of detention ponds can facilitate their movements and reproduction success (Hartel, 2008 ; Sinsch, 2012). This artificial ponds network could be an important functional component in amphibian habitats, in addition or replacement to the more natural ponds in highly altered landscapes (Brand and Snodgrass, 2010; Gledhill et al., 2008; Le Viol et al., 2009; Semlitsch and Bodie, 1998; Williams et al., 2004; Wood et al., 2003). If our one-breeding-season observation study leads us to consider stormwater ponds as real habitat or with high

ecological potentiality in the Bas-Rhin, it is therefore necessary to monitor populations during many years and in other landscapes. Indeed, pollutant-induced genotoxicity could significantly reduce viability of populations throughout the years (Hamer et al., 2012). The study of life-history traits could also be used to a better knowledge of stormwater ponds habitat quality (Sinsch et al., 2007)

Factors driving the amphibian community of stormwater ponds

Despite the known negative impacts of pollutants (Brand and Snodgrass, 2010; Brand et al., 2010; Collins and Russell, 2009; Gallagher et al., 2014; Karraker et al., 2008) their observed concentrations were probably too low to have a significant effect on this study. Despite our initial hypothesis, an overall effect of pollutants on amphibian communities in stormwater ponds of the Bas-Rhin, at observed concentrations, was not clearly shown in this study. A result supported by the few number of morphological abnormalities found, only in SNP like Wagner et al. (2014). However, the method used in the present study (examination of adults abnormalities) was not as precise as the examination of tadpoles (Wagner et al., 2014). Further experimentations have to be performed on the amphibian development and reproduction with observed concentrations of pollutants. The pH was the factor with highest relative influences on the three dependent variables. A negative correlation, from eight to ten units, appeared between pH and the three different dependant variables. As only one stormwater pond had an acid pH, only the base effect of pH was revealed by models. The negative effect of base pH on the amphibian communities can be due to herbicides, whose negative effects are amplified by high pH values. Moreover, pollutants analyses performed between November 2015 and January 2016 revealed a neutral pH in stormwater ponds. Thus,

pH became base during spring, probably due to nitrites from agricultural activities. Based on the winter concentrations, the effects of the nitrites might be also undervalued.

Inside the “*pond conception*” group, the volume was the main predictive factor of amphibian communities. Below 1,000 m³, it has a significant positive linear effect on the three dependent variables. As the depth was not correlated to the volume and was not kept in final models, we suggest that only the surface of ponds and the perimeters size mattered for the amphibians communities (Guderyahn et al., 2016; Morand and Pierre, 1995). A sufficient volume was necessary to observe numerous amphibians in stormwater ponds. Too few SWP exceeded a volume of 1000m³ to considerer fitted function over this threshold to be significant. The age is an interesting factor as it could represent the sustainability of amphibian populations in the long term. As it was not kept in final models and no positive correlation was found between newly built ponds and global abundances, this suggests a quick colonisation of ponds by amphibian species as soon as the pond is created. However, this factor is not as precise as a pluriannual survey. And as the age of a pond has a species-dependent effect (Birx-Raybuck et al., 2010; Hamer et al., 2012), a long term multispecific study is needed. In a previous study performed in several of our studied stormwater ponds, the authors found a quick decline of European green toad abundances after the pond construction as no successful breeding was observed (Sané and Didier, 2007). However, in the present study, we found many eggs and tadpoles from this species, even in the previously studied ponds. This difference could be explained by the decrease of pollutants emit by traffic and the spread of this last on newly constructed roads.

Partitioning measures have especially shown their inefficiency to stop amphibians. Even the most overprotected stormwater ponds equipped with concrete walls hosted amphibians. A lot of ways to enter into stormwater ponds exist. Amphibians can follow street gutters and fall into floor drains connected to stormwater ponds. They also can enter via the emissary, depending on the ponds conception. Another hypothesis is that birds can carry amphibians and fishes eggs on their legs. Humans can also be used as carrying transport. As well, poor vegetation maintenance allows tall grass to grow, so amphibians can climb on it and reach the top of walls and fences. It can also be due to large holes in small fences due to incautious cuttings. Finally, fences staples can fall throughout time, also creating apertures for amphibians. If the current partitioning measures cannot stop amphibians, the overprotection of stormwater ponds has to be questioned. The cost to create truly unreachable stormwater ponds is immense. It would require high concrete walls, large cattle grid, avian nets, small fences at floor drains and emissary, etc. and need permanent maintenance to avoid obstruction of hydraulic pipes and appearance of holes in nets. Build a buried stormwater pond should be far less expensive but in a context of degraded landscape where the number of semi-natural ponds is limited, the potential ecological value of stormwater ponds is worth trying. Efforts made in partitioning measures should be reallocated to the creation of substitute semi-natural ponds disconnect from road run-offs and to a better sediment cleaning process. As the observed pollutants concentrations had no effect on the amphibian communities, we recommend avoiding the overprotection of stormwater ponds in order to conserve their ecological value. A careful way could be to consider newly constructed stormwater ponds as polluted (and so efficient partitioning measures should be installed)

until the pollutant concentrations are quantified (and so partitioning measures should be removed if the concentrations are very low).

The costly efforts made in partitioning measures could have induced road managers to ignore amphibian populations in SWP. It leads to poor ecological conception and maintenance. First of all, even if no pond was dredged during the study period, dredging usually occurs in summer to facilitate the process. It may hurt individuals and fully destroy the ecosystem. However, dredging is also advantageous for amphibian communities of stormwater ponds as it cleans sediment pollution, prevents invasion by exotic species, fish presence and a too abundant vegetation (Hamer et al., 2012; Vermonden et al., 2009; Le Viol et al., 2012). Dredging is necessary but should be done in accordance with the amphibians breeding period, e.g. in late breeding season or before the breeding season : in winter to slightly overlap with late mowing of road verges in the study or between March and June in Australia (Hamer et al., 2012). Secondly, due to unclimbable banks, two stormwater ponds from this study were ecological traps for mammals and possibly for amphibians too (Chang et al., 2011; Zhang et al., 2010). Exit ladders should be installed. Finally, as detention ponds water is not permanent, all the tadpoles of these sites can be lost during droughts (Brand and Snodgrass, 2010; Gallagher et al., 2014). Even if amphibian larvae can accelerate their growth and development in harsh ecosystems, they cannot resist to these sudden events which appear to be more frequent with global warming (Morand et al., 1997; Newman, 1992). In detention ponds, but also in newly created semi-natural ponds as compensatory measures, we thus recommend the creation of a permanent water part which should be easily dredged. The extension of the hydroperiod would enhance occurrences and abundances (Guderyahn et al., 2016).

Few biotic and immediate factors were kept in final models. Surprisingly, the presence of fishes in the ponds had no effect on amphibian communities (a similar result to Le Viol et al., 2012) while it is known to negatively affect the occurrence as fishes are amphibians predators (Brown et al., 2012; McCarthy and Lathrop, 2011). On the contrary, a predator effect was found for odonata larvae whose occurrence was positively associated with amphibians one. An abundant aquatic vegetation is known to be positively correlated with amphibians occurrence and species richness (McCarthy and Lathrop, 2011; Shulse et al., 2010; Simon et al., 2009). This is partially confirmed in this study as the presence of helophytes increased global amphibian abundance. However, a high number of helophytes slightly decreased them. It may be because of the hard detectability of the amphibians among dense vegetation rather than a biological effect of the helophytes on the amphibians. Indeed, as observed for the occurrence model, the presence of algae and vegetative fragments decreased the occurrence, probably by decreasing the water visibility and by providing shelters for amphibians. We recommend to moderate revegetation of ponds and to maintain the dialogue and the cooperation with managers to avoid complete removal of vegetation (Le Viol et al., 2012; Semlitsch, 2000).

As in the literature, the landscape elements factors were the main factors driving amphibian communities (Babbitt et al., 2006; Birx-Raybuck et al., 2010; Malmgren, 2002; Pillsbury and Miller, 2008; Scheffers and Paszkowski, 2013; Scher and Thiéry, 2005; Sinsch et al., 2012). By themselves, they explained more than half of the observed variations. Some correlations were self-explaining according to the biology of amphibians or the logic like those

with wetlands, meadows, surrounding species richness and deciduous forests (Birx-Raybuck et al., 2010; Guderyahn et al., 2016; Le Viol et al., 2012; Simon et al., 2009). For this last, we found a surprising negative correlation with amphibians abundances for medium areas of deciduous forest (Grillet et al., 2015). A similar explanation can be found for deciduous forest and annual crops. The three dependent variables were globally high when the annual crops surfaces around the pond were either small or large, and low when medium. As ponds were never located in cities, the landscape dynamic of the studied area could be resumed by only two types of elements: annual crops and semi-natural elements mainly composed of forests and wetlands. When the surface of annual crops was small, the landscape was mainly composed of more natural elements and potentially suitable habitats for amphibians. The number of species and individuals in the environment were probably high and could easily survive in stormwater ponds. A result also observed by Joly et al., 2001 for newts. When the surface of annual crops was large, no semi or natural element remained in the landscape so stormwater ponds were probably the only suitable habitats for amphibians and act as a refuge (Le Viol et al., 2012, 2009). However, few of our stormwaters ponds were located in urban areas. Finally, at local scale, roads showed a high negative effect on amphibians. Even if it could be due to road pollutants (light, noises, chemicals), we think the barrier effect of road was predominant. Indeed, when ponds were totally surrounded by roads, no amphibians were found, a result similar to Scheffers and Paszkowski (2013) and Parris (2006).

Conclusions

The present study demonstrated an important potential ecological value of stormwater ponds for amphibian communities in the agricultural plain of the Bas-Rhin. No pollutants effect was noticed. In these conditions, we recommend avoiding the installation of costly partitioning measures and reallocating efforts on ecological engineering to created better ecological stormwater ponds in the study area. Further analyses are needed in other landscapes and over many years to generalise our results.

Acknowledgement

We thank Margaux Jost, Armando Espinosa and Théo Fort for the help in collecting data.

Author Contributions

All authors approve this version of the manuscript. They agree to be accountable for the aspects of the work that they conducted, and will ensure that any questions related to the accuracy or integrity of any part of their work are appropriately investigated and resolved. JJ conceived the idea and design methodology; JJ and JL collected the data; JJ and JL carried out data analysis; JJ, YH, AM, LP and FB organised the writing of the manuscript. All authors played an active part in the drafting of the manuscript.

Supplementary materials

Pollutant	Fraction	Method	Norms	Legal French thresholds	Known biological thresholds	Biological Threshold type	Model
Conductivity	Water	Conductometry	NF EN 27888	-	4700 µS/cm (Brand and Snodgrass, 2010)	LC50	amphibians
Salinity	Water	Gravimetry <i>after</i> filtration	NF T 90-029	250 mg/l	2636.5 mg/l (Sanzo and Hecnar, 2006)	LC50	<i>Rana sylvatica</i>
pH	Water	Potentiometry	NF EN ISO 10523	-	Highly variable		
Chloride	Water	Titration	M_CAR-E5008	-	1721.4 mg/l (Collins and Russell, 2009)	LC50	<i>Rana sylvatica</i>
Suspended materials	Water	Weighin <i>after</i> filtration AP40 Millipore	NF EN 872	30 mg/l	-	-	-
Nitrate	Water	Single piece flow CFA	NF EN ISO 13395	-	>20 mg/l (Smith, 2007)	Sub-létal	<i>Lithobates sylvaticus</i>
Nitrites	Water	Single piece flow CFA	NF EN ISO 13395	-	> 6mg/l (Smith, 2007)	Sub-létal	<i>Rana sylvatica</i>
PAH	Water	L-L(Hex.)/GC-MS	NF EN ISO 6468	5 mg/l	30 µg/l (Bryer et al., 2006)	Sub-létal	<i>Xenopus laevis</i>
Mercury	Water	Mineralization <i>with</i> nitrites	NF EN ISO 17852	-	1mg/l HgCl ₂ (Punzo, 1993)	Sub-létal	<i>Rana heckscheri</i>
Phosphorus	Water	ICP/AES	NF EN ISO/IEC 17025	-	>20 mg/l (Smith, 2007)	Sub-létal	<i>Rana sylvatica</i>
Arsenic	Water	ICP/MS	NF EN ISO 17294-2	-	>1000 µg/l (Chen et al., 2009)	Sub-létal	<i>Rana pipiens</i>
Cadmium	Water	ICP/MS	NF EN ISO 17294-2	5 µg/l	300 µg/l (Shuhaimi-Othman et al., 2012)	LC50	<i>Duttaphrynus melanostictus</i>
Chromium	Water	ICP/MS	NF EN ISO 17294-2	50 µg/l	3000 µg/l (Natale et al., 2006)	Sub-létal	<i>Hyla pulchella</i>
Copper	Water	ICP/MS	NF EN ISO 17294-2	2000 µg/l	30 µg/l (Shuhaimi-Othman et al., 2012)	LC50	<i>Duttaphrynus melanostictus</i>
Nickel	Water	ICP/MS	NF EN ISO 17294-2	-	8800 µg/l (Shuhaimi-Othman et al., 2012)	LC50	<i>Duttaphrynus melanostictus</i>
Lead	Water	ICP/MS	NF EN ISO 17294-2	10 µg/l	138 mg/l (Vogiatzis and Loumbourdis, 1999)	LC50	<i>Rana ridibunda</i>
Zinc	Water	ICP/MS	NF EN ISO 17294-2	5000 µg/l	4200 µg/l (Shuhaimi-Othman et al., 2012)	LC50	<i>Duttaphrynus melanostictus</i>
Arsenic	Sediment	ICP/AES <i>after</i> MWM	NF EN ISO 11885	-	9.79 mg/kgDM (MacDonald et al., 2000)	TEC	amphibians
Cadmium	Sediment	ICP/AES <i>after</i> MWM	NF EN ISO 11885	10 mg/kg MS	0.99 mg/kgDM (MacDonald et al., 2000)	TEC	amphibians
Chromium	Sediment	ICP/AES <i>after</i> MWM	NF EN ISO 11885	1000 mg/kg MS	43.4 mg/kgDM (MacDonald et al., 2000)	TEC	amphibians
Copper	Sediment	ICP/AES <i>after</i> MWM	NF EN ISO 11885	1000 mg/kg MS	31.6 mg/kgDM (MacDonald et al., 2000)	TEC	amphibians
Mercury	Sediment	SAA	ISO 17294	10 mg/kg MS	0.18 mg/kgDM (MacDonald et al., 2000)	TEC	amphibians
Nickel	Sediment	ICP/AES <i>after</i> MWM	NF EN ISO 11885	200 mg/kg MS	22.7 mg/kgDM (MacDonald et al., 2000)	TEC	amphibians
Lead	Sediment	ICP/AES <i>after</i> MWM	NF EN ISO 11885	800 mg/kg MS	35.8 mg/kgDM (MacDonald et al., 2000)	TEC	amphibians
Zinc	Sediment	ICP/AES <i>after</i> MWM	NF EN ISO 11885	3000 mg/kg MS	121 mg/kgDM (MacDonald et al., 2000)	TEC	amphibians
Fluoranthene	Sediment	HPLC/FLUO <i>after</i> ASE/CH ₂ Cl ₂	NF X33-012	5000 µg/kg MS	423 µg/kgDM (MacDonald et al., 2000)	TEC	amphibians
Benzo(b)fluoranthene	Sediment	HPLC/FLUO <i>after</i> ASE/CH ₂ Cl ₂	NF X33-012	2500 µg/kg MS	-	-	-
Benzo(a)pyrene	Sediment	HPLC/FLUO <i>after</i> ASE/CH ₂ Cl ₂	NF X33-012	2000 µg/kg MS	150 µg/kgDM (MacDonald et al., 2000)	TEC	amphibians
Sum PAH	Sediment	HPLC/FLUO <i>after</i> ASE/CH ₂ Cl ₂	NF X33-012	-	1610 µg/kgDM (MacDonald et al., 2000)	TEC	amphibians
PCB (28,52,101,118,138, 153 & 180)	Sediment	GC/MS <i>after</i> ASE/CH ₂ Cl ₂	NF X33-012	800 µg/kg MS	59.8 µg/kgDM (MacDonald et al., 2000)	TEC	amphibians

Table SM1: List of the measured pollutants, the methods used, the ISO norms, the legal French thresholds authorized at the outlet of ponds and known sublethal thresholds. MWM = microwave mineralization; MS = dry material; **bold** = factors with sufficient sample size and kept after correlation analyses ; TEC = consensus-based probability effects thresholds

À PROPOS

La méthode statistique utilisée (les arbres de régression boostés) est une méthode récente fréquemment employée dans les articles de ce mémoire. Une description plus détaillée est livrée en **Annexe n°I-3**. Certains pièges mortels pour les amphibiens et pour d'autres espèces ont été identifiés dans les bassins d'orage routier. Ces pièges ainsi que la stratégie de décroisement des bassins d'orage routiers sont discutés en **Annexe n°I-4**.

CONCLUSION ET PRINCIPAL MESSAGE (ETUDE 2)

La majorité des bassins d'orage de la plaine du Bas-Rhin est utilisée par les amphibiens. Ces espèces, dont la plupart des habitats naturels ont disparus de la plaine, trouvent donc refuge et site de ponte dans les bassins d'orage routiers. Ceci étant et comme l'inefficacité des mesures de cloisonnement a été ici démontrée, il devient urgent de reconsidérer la politique de cloisonnement des bassins, au moins dans les régions où les zones humides naturelles et semi-naturelles ont été détruites. Dans des paysages similaires et à des taux de pollution similaires à ceux observés dans cette étude, il semblerait pertinent de ne pas installer de mesures de cloisonnement et de rediriger les coûts épargnés vers une gestion plus écologique et durable des eaux des bassins et de leurs emprises. Il est cependant nécessaire de poursuivre cette étude par l'étude du succès reproducteur des individus et de la viabilité des populations des bassins sur le long terme afin de conclure à un non effet puits.

Ces résultats indiquent donc une potentialité écologique forte des bassins d'orage routier pour les amphibiens dans la plaine du Bas-Rhin et invitent à poursuivre ce type d'étude à une

plus vaste échelle, afin d'en tirer des conclusions plus fines sur l'effet des pollutions sur la viabilité au long terme des communautés d'amphibiens résidant dans les bassins d'orages routiers. Afin de pouvoir prendre en compte au mieux la colonisation des bassins d'orages routiers par les amphibiens, les mécanismes soutenant la colonisation tels que les mouvements de dispersion et l'accessibilité des ouvrages, méritent également d'être étudiés.

TROISIEME PARTIE

L'UTILISATION DES OUVRAGES MILITAIRES PAR LE
BLAIREAU EUROPEEN (*MELES MELES*) ET LE RENARD
ROUX (*VULPES VULPES*) EN EUROPE DE L'OUEST.

CONTEXTE DE L'ETUDE

Les ouvrages militaires, appelés communément bunkers, sont très courants dans les zones frontalières. En Europe, il y en aurait plusieurs centaines de milliers, construits à différentes époques et dans des paysages très différents. Le Bas-Rhin ne fait pas exception, leur densité y étant record. En effet, l'alternance entre la gouvernance Allemande et Française de l'Alsace a conduit chacun des deux pays à construire ses propres lignes de défenses, tournées vers son voisin. Autour de Strasbourg, il existe ainsi une ligne de bunkers tournée vers l'Allemagne, et une tournée vers la France. Plus au Nord, se trouve une extrémité de la ligne Maginot avec ses immenses galeries souterraines.

Suite aux aménagements successifs du paysage de la RD45, les seuls bosquets subsistants sont aujourd'hui ceux entourant un bunker. Une rapide exploration des lieux à l'été 2015 a permis de découvrir de nombreuses traces de blaireau européen (*Meles meles*) et de renard roux (*Vulpes vulpes*) autour, et même à l'intérieur des bunkers. Cela n'était pas surprenant. En effet, outre leur rôle de bosquet relique, la plupart des bunkers sont aujourd'hui abandonnés et les pratiques agricoles ainsi que leur imposante masse les enfouissent progressivement dans le sol. Leur accès est difficile et les entrées, autrefois de hauteur d'homme, sont aujourd'hui réduites à la taille de terriers. Les renards et les blaireaux pourraient donc utiliser ces ouvrages comme terriers opportunistes ou comme simple abris.

Cette utilisation n'a jamais été documentée pour les deux espèces concernées ni pour aucune autre espèce dans un contexte paysagé tel que celui d'une plaine d'agriculture intensive. En effets, les rares études (*décrites en Introduction de ce premier chapitre, état de l'art bibliographique, «les ouvrages militaires abandonnés»*) existantes se sont focalisées sur des lignes souterraines de bunkers ou sur des bunkers isolés dans des paysages forestiers ou côtiers.

RESUME DE L'ETUDE

Le potentiel écologique pour le renard roux et le blaireau Européen des bunkers (BK) a été étudié à l'échelle du Bas-Rhin.

Pour cela, 182 ouvrages militaires ont été explorés, à deux occasions séparées d'un mois, entre juin et août 2016. Les ouvrages étaient situés dans différents paysages (forêt, champs et bosquets) et répartis dans l'intégralité du Bas-Rhin. Les signes de présence des espèces, la présence de terriers et de terriers utilisés au moment de la découverte ont été relevés pour les deux espèces, à l'intérieur ou à proximité immédiate des bunkers. Le type de terrier de blaireau (*principal* ou *secondaire*) a été aussi noté. Afin de vérifier la plus-value spécifique d'un bunker dans un bosquet, 21 bosquets sans bunkers ont également été explorés. L'occupation du sol autour des sites suivis et l'accessibilité des bunkers, définis comme leur degré d'enfouissement, ont été utilisées comme facteurs explicatifs de la présence des espèces ou de terriers dans les ouvrages. Les bunkers ont été rassemblés en groupes linéaires de plusieurs bunkers dont l'inter-distance et le nombre moyen de bunkers étaient calculés.

Des traces de blaireau et de renard furent trouvées dans 34% des sites, des terriers trouvés dans 24% des sites, avec une répartition égale entre renard et blaireau. Sur les 27 terriers de blaireau, 20 (76%) étaient des terriers *secondaires* et 7 (26%) des *principaux*. Une accessibilité à l'homme trop faible ou trop grande était corrélée avec une utilisation moindre des ouvrages. Les bunkers les plus utilisés par les deux espèces étaient ceux possédant des petites ouvertures difficilement accessibles à l'homme et situés en zone agricole. La présence d'un bunker dans un bosquet était corrélée avec une plus grande probabilité de présence de terriers. Les 15 groupes linéaires identifiés de bunkers contenaient en moyenne 9,4 ($\pm 2,3$)

ouvrages avec une inter-distance moyenne de 389 (± 65) mètres, permettant aux deux d'espèces d'intégrer plusieurs ouvrages à leur domaine vital.

Ces résultats indiquent que les bunkers servent d'habitat au renard et au blaireau et peuvent constituer un réseau d'abris dans le domaine vital des espèces étudiées. Le potentiel écologique des bunkers est réel et sans doute sous-exploité. Des pistes d'amélioration et de valorisation de ces ouvrages sont proposées, y compris pour d'autres espèces que les deux seules étudiées dans cette étude, relativement communes de la plaine agricole.

ÉTUDE DÉTAILLÉE

Jumeau J., Wolf D., Guthmann L., Gorlero N., Burel F. & Handrich Y. The use of military bunkers by the European badger and red fox in Wester Europe. *Accepted –Urban Ecosystems*

The use of military bunkers by the European badger and red fox in Western Europe

Jonathan Jumeau^{1,2,3†}, Déborah Wolf², Léo Guthmann², Nicolas Gorlero², Françoise Burel³, Yves Handrich¹

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

² Conseil Départemental du Bas-Rhin, Place du Quartier Blanc, 67964 Strasbourg, Cedex 9, France

³ Université de Rennes 1, CNRS, UMR 6553 ECOBIO, 35042 Rennes Cedex, France

[†] Corresponding author: jumeau.jonathan@gmail.com Tel: (0033)6 07 62 33 63, Postal address: CD67, SPI, J. Jumeau, Place du quartier Blanc, 67967, Strasbourg Cedex 9, France

Running Title: New homes for badgers and foxes

Abstract

Intensification of agriculture and land consolidation policy induced the removal of most natural features from farmland, reduced the habitat of many wild species. Abandoned WWII bunkers, unaffected by land consolidation, are a potential shelter for wildlife and could be used as burrows by carnivores such as European badgers and red foxes.

We explored 182 abandoned bunkers in a farmland area in eastern France in summer 2016. Bunkers were located in crops, forests, or groves. Over a three-month period, signs of presence, the number and type of burrows inside the bunkers and in their immediate vicinity were noted. Environmental variables were obtained using GIS, and binomial models were created to reveal factors influencing bunker use by badgers and foxes. The degree of bunkers burrowing was used as a co-variable. Twenty-one groves without bunkers were also studied in order to estimate the added value of bunkers in groves.

Badger and fox tracks were found on 34% of the sites, and burrows on 24% of them with similar rates for badgers and foxes. Animals used partially buried bunkers more than underground or overground bunkers. The sizes of annual crops and urban areas around the

bunker were positively correlated with bunker use. The presence of a bunker in groves was positively correlated with the presence of burrows in groves.

As bunkers were widely used by badgers and foxes, they may improve conservation in intensive farming landscapes. We recommend the management of these ruins to facilitate the sustainable installation of a variety of species.

Keywords: refuges, artificial habitat, military fortifications, farmlands, burrows

Introduction

A huge number of military fortifications were built before and during the Second World War, often located close to border areas like the Maginot Line or the Atlantic Wall. These concrete bunkers (English), Blockhäuser (German) or casemates (French) are often located underground, either by design or due to burying over time. They have a small number of rooms, and the largest constructions have a well to collect water (van der Well and van Beveren, n.d.). Entrances to the larger defence bunkers are hard to reach, either due to ditches or because they are completely underground. The entrances of bunkers used as storage units or as garrisons (blockhouses) are larger and easier to reach. At the end of the war, these structures were often abandoned. They are currently in a good state of conservation but are less accessible. This is particularly true on farmland, where bunkers have been covered by successive ploughing. As they were built in defensive or support lines, bunkers are widely dispersed, covering large areas of land (Mermy et al., 2011). In Europe, they are found from the Stalin Line in the East to the Atlantic Wall and the GHQ line in the West. There is no precise inventory of these structures, but the number present along the

different defensive lines represented in **Figure 1** could be estimated between 120 000 and 200 000. Although the majority of bunkers were constructed before and during WW2, some were built after the end of the war. For example, 700 000 bunkers were built in Albania in the second half of the 20th century (Ayers and Parangoni, 2015; Bajrovic and Satter, 2014). On a local scale, bunkers are clustered in small defensive lines located near strategic locations.



Figure 1: Location of defensive lines in Europe (according to Kaufmann & Jurga 1999). *Main ones containing high number of bunkers are in red, other in orange.*

Few studies have explored the impact of bunkers on biodiversity. The reduced variations of temperatures in the wells of bunkers make them an ideal hibernation site for the

Barbastelle bat (*Barbastella barbastellus*; Sachanowicz & Zub 2002). In Germany, the one hundred bunkers and 32 kilometres of galleries making up the Festungsfront Oder-Warthe-Bogen bunker network are colonized by 37 000 bats from ten different species, possibly making it the artificial structure hosting the highest number of individuals in Europe (Warchałowski et al. 2013; Jan Cichocki in AFP 2014). Small terrestrial mammals like the edible dormouse (*Glis glis*) also colonize bunkers (Ciechanowski and Sachanowicz, 2014). Bunkers can improve the quality of life and the survival of birds such as the common starling (*Sturnus vulgaris* ; Evans, Ardia, & Flux, 2009) or the barn swallow (*Hirundo rustica* ; Zduniak, Czechowski, & Jedro, 2011). However, bunkers do not generally appear to be an optimal habitat. This is illustrated by an Albanian island where chiropterans were rare despite an abundance of bunkers; however, the rarity of this species on the island may also be explained by the remoteness of the island and the good habitat quality on the mainland (Théou and Bego, 2013). To our knowledge, only one study has focused on the presence of carnivores in bunkers (Crossland and Schöne, 2007).

Urbanisation and the intensification of agriculture in developed countries led to the creation of landscapes that are solely dedicated to agricultural production. Current intensive agriculture landscapes are characterized by large monospecific farm plots (Foley et al., 2005; Tscharntke et al., 2005), where pesticide use is common. The habitat quality and biodiversity of these environments are usually low (Benton et al., 2003; Maxwell et al., 2016). During the second half of the 20th century, land consolidation policy led to the removal of natural habitats such as wetlands or copses (Bonfanti et al., 1997; Butet and Leroux, 2001; Robinson and Sutherland, 2002). This continuing agricultural intensification mainly has a negative impact on biodiversity (Poschlod et al. 2005; Desjeux et al. 2014 ; Benton et al., 2003).

However, bunkers found in these areas can play a role in preserving semi-natural elements in their vicinity such as hedges, pathway verges and groves, which can all be used by a variety of species including mesopredators (Dondina et al., 2016), or can even be used by animal species as alternative habitats.

The red fox (*Vulpes vulpes*) and the European badger (*Meles meles*) are probably the most common fossorial carnivores in Western European farmlands (Hoffmann and Sillero-Zubiri, 2016; Kranz et al., 2016). In stable ecosystems, these mesopredators regulate agricultural pests which have a huge impact on the productivity of agricultural areas or entail damage to food stocked in warehouses and silos (König, 2013). They also limit the dispersion of invasive species, as illustrated by the reduction in the populations of American mink (*Neovison vison*) by the red fox in Fennoscandia (Ritchie et al., 2012). Scavenging by foxes is considered as an ecosystemic service by providing sanitary services (DeVault et al., 2011; Sekercioglu, 2006). The European badger provides services such as the dissemination of seeds and their resurfacing from the soil seed bank, and abandons burrows that will then be used by other mammal species (Kurek et al., 2013).

Burrow use is very different in these two species, which both use a number of burrows that are spread across their territory. The red fox mainly has small burrows with one or two entrances. The badger has a variety of burrows (called “setts”) that vary in size and function. The main sett is large with up to hundred entrances and can be very old, sometimes having been used by several generations of badgers (Roper et al., 1991). There is one main sett per group territory, where breeding occurs. Annexe and subsidiary setts have fewer entrances and are located near the main burrow. Outlier setts are located on the edge of the territory

and have just one or two entrances (Roper, 1992). While the main sett is used for breeding, thermoregulation and avoiding predators, the benefits provided by outlier burrows remain unclear. They could play a role in regulating ectoparasite load, reducing the incidence of breeding suppression and minimizing the costs of travelling through the territory (Davison et al., 2008).

The objectives of this study were (1) to quantify the proportion of bunkers used by European badgers and by red foxes, (2) to identify how these species use them, and (3) to understand the factors associated with this use. We hypothesized that bunkers are used as outlier burrows by both of these fossorial species but that entrances located at an accessible height are necessary for this to occur.

Materials and methods

Protocol

Studied area and bunkers

The military bunkers studied are located on the German defensive line of Strasbourg and at the eastern extremity of the Maginot Line, located in the Bas-Rhin (Alsace, Grand Est, France). The annual average temperature of Bas-Rhin is 10.4 °C. Annual precipitation is about 700 mm/y with an average altitude of 150 m. Bunkers are scattered throughout the territory, with the majority located on farmland that is mainly composed of corn and wheat crops with rare groves. In this study, a *grove* was defined as a small group of trees (>3 m high) with a size between 0.01 and 1 ha, with or without an understory. If the area exceeded 1ha, the landscape type was considered to be *forest*. Six hundred and fourteen fortifications have

been found and geolocated in this region, but this list is non-exhaustive and the overall number could be far higher (Mermy et al., 2011). Indeed, new bunkers are regularly found through archaeological excavations.

Not all the bunkers were studied; those located within towns and cities were excluded from the present study. The remaining bunkers (N=120) were randomly sampled to obtain a representation of all the bunkers in the studied area. In addition to the 120 selected bunkers, a further 62 bunkers were found during inspections. The analyses therefore concern a total of 182 bunkers (**Figure 2**). Twenty-one groves without bunkers and surrounded by crops were also studied over the same period in order to compare their attractiveness with that of groves with bunkers. Groves within one km of selected bunkers were randomly selected to ensure the same environmental type.

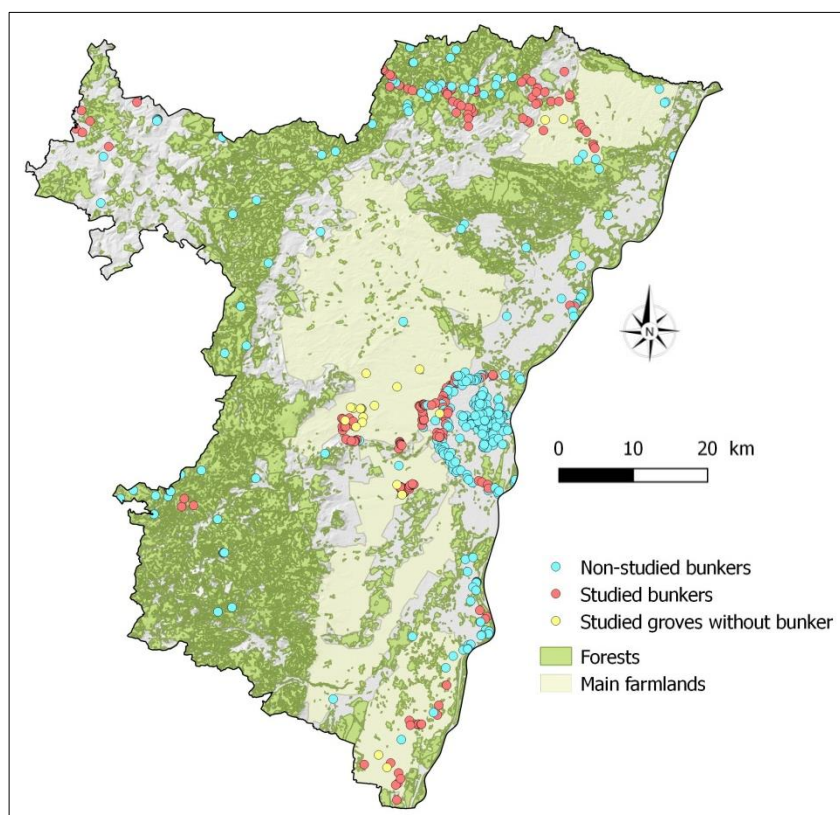


Figure 2: *Location of the 182 bunkers and the 21 groves without bunkers*

Local variables

Up to ten bunkers were inspected during daytime by groups of two to four field assistants trained to identify signs of use by animals. Geographically close bunkers were inspected during a randomly chosen day between June and August 2016. Any footprints and evidence of the presence of badgers and foxes (fur, prey leftovers, faeces, burrows, obvious mouldings or tracks) was identified within a 10 to 20 m range around and inside the bunkers. The freshness of this evidence was assessed to evaluate the recentness of bunker use (latrine, faeces and food, newly dug and humid ground). Badger and fox burrows were differentiated by multiple signs including the number, shape and size of the entrances, odour, and presence of in-proximity latrines and footprints (Marton et al., 2016). Any unidentified bunkers which were found by chance were also inspected. Geolocation was carried out using GPS (Bushnell Backtrack D-Tour). Freshness of evidence and the actual use of burrows were confirmed with a second visit to each bunker one month after the initial visit. The relative position of each burrow (inside or outside the bunker) was noted, as well as the type of badger sett ("central sett" including main, annexe and subsidiary burrows if they had three or more entrances and "outlier sett" if they had one or two entrances). The landscape type in which bunkers were found was also written down for each of them (*Forest, Grove* or *Crops*). We evaluated the accessibility of each bunker as follows:

- *Underground*: the bunker was entirely or almost entirely buried and all the entrances created by humans were underground. Only the roof was visible. No animal could reach it without digging;

- *Partially buried*: the bunker was partially buried and had one or more entrances created by humans where carnivorous species of the studied area could enter, but humans could not gain access without crawling;
- *Overground*: the bunker had at least one large human-made entrance that allowed easy access to both carnivores and humans.

Landscape analysis

GIS was used to map landscape elements within an 800 m radius of each bunker. This corresponds to an average badger home range in western Europe, and represents a smaller home range than the red fox (Balestrieri et al., 2016; Meia and Weber, 1995). The distance to the nearest landscape element of each type was computed, and the size of each landscape element type was calculated within each 800 m radial buffer. Landscape elements types were as follows: watercourses, ponds and lakes, groves, hardwood forests, scrublands, mixed forests, plantations, resinous forests, riparian forests, meadows, vineyards, urban area and annual crops (CIGAL© data (CIGAL, 2013), accuracy 1/10 000). The average distance between bunkers of a same small defensive line was measured, as well as the size of all the groves.

Analysis

Method

Four dependent variables were used: (1) the use or non-use of the bunker/grove (use was considered to occur if any evidence of badger or fox presence was observed), (2) the presence of a burrow inside a bunker or in its immediate vicinity, (3) the presence of currently occupied burrows (also called burrow in use) indicated by fresh evidence of their use, and (4)

the type of badger sett (central/outlier). These dependent variables were used for bunkers and for groves without bunkers.

Statistics

Generalized linear binomial models (GLM β) were used to explain the variations of dependent variables of bunkers, using the following variables as co-variables:

- The percentage of each landscape element type in each 800m radial buffer;
- The nearest distance to each landscape element type;
- The accessibility of each bunker (*underground, partially buried, overground*).

The three first dependent variables were also used to compare groves with and without a bunker. To explain their variations, GLM β were also used with the following variables as co-variables:

- The size of the grove;
- The absence/presence of a bunker in the grove;
- The species (fox, badger or both of these species).

Collinear variables were identified and removed using a stepwise procedure based on the Variance Inflation Factor (VIF), associated with ACP and Spearman tests. Models were selected using AIC backward elimination/forward selection. Modalities of variables were compared with a Tuckey-HSD post-hoc test. Statistics were performed with R software (v3.3.0) and GIS analysis using QGIS (v2.18.3). The significance threshold was set to $p < 0.05$.

Results

Characteristics of bunkers

Nineteen bunkers were located in groves (10.44%), 57 in forests (31.32%) and 106 on crops (58.24%). Accessibility type was more balanced, with 39 underground bunkers (21.43%), 60 partially buried bunkers (32.97%) and 83 overground bunkers (45.60%; **Table 1**). Only five underground bunkers were located in groves and in forests. The small defensive lines in the studied area were composed of an average 9.4 bunkers (± 2.3 SE, $N=15$), with an average inter-distance of 389 metres (± 64.64 SE).

Table 1: *Number of studied bunkers per accessibility type and main surrounding landscape.*

Surroundings	Underground	Partially buried	Overground	Total
Crop	34	26	46	106
Grove	2	11	6	19
Forest	3	23	31	57
Total	39	60	83	182

Use of bunkers

Evidence of badger or fox presence was found in 61 of the 182 studied bunkers (33.52%). Each species used a significantly similar number of bunkers ($W = 21214$, $p=0.357$).

Burrows were found on 43 sites (23.63%), 30 (69.77%) of which were still occupied at the time of the study. We found 18 (41.86%) burrows inside the bunkers and 25 (58.14%) outside. Twenty-seven badger setts were found inside or in the vicinity of bunkers, of which 20 (74%) were outlier burrows and seven (26%) were central burrows. Five of these seven central burrows were found outside the bunkers. “Resting areas” composed of hay and badger/fox fur were found inside nine small partially buried bunkers. The latter were considered as outlier burrows in the analyses but with no assigned species. We identified three different burrow configurations in relation to the bunkers, as illustrated in **Figure 3**.

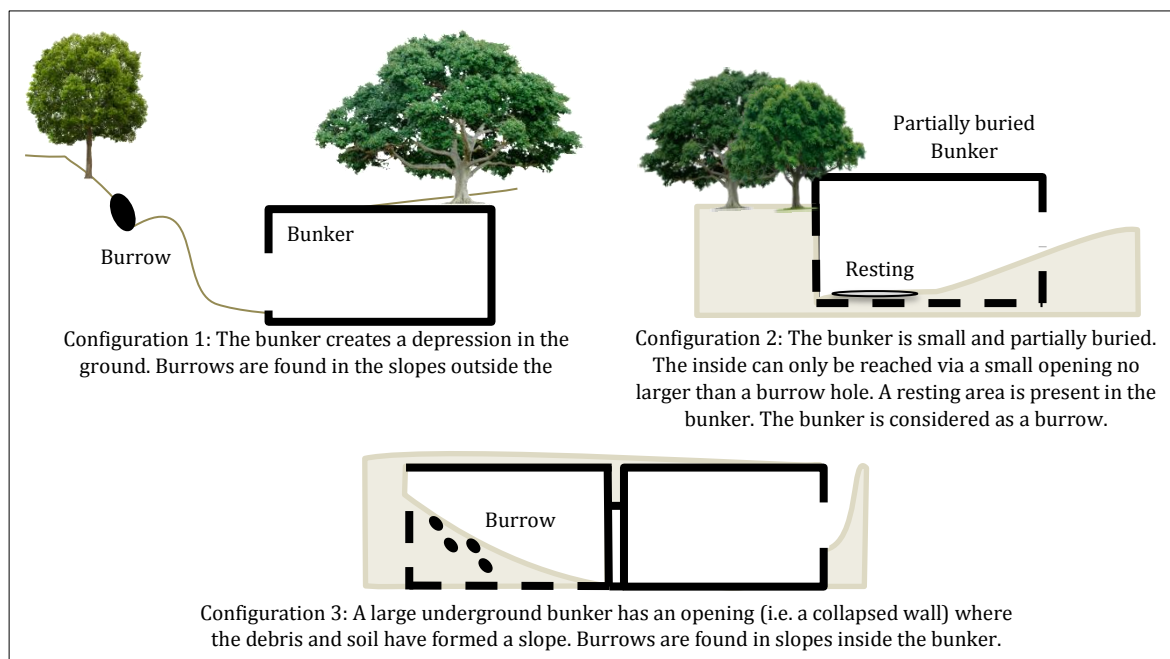


Figure 3: *The three different configurations of burrows observed in this study.*

On eight sites (4.4%), bunkers were used by humans (house, wood/tractor storage, waste disposal site). In two bunkers, several underfed amphibians were found with a number of dead animals of different species trapped in underground rooms that could only be reached using a ladder.

Landscape analysis

Selection of collinear variables resulted in 14 collinear groups. The 14 main explanatory variables were extracted (**Table 2**). Data for both species were pooled to obtain sufficient data for landscape analysis.

Table 2: List of used environmental variables

Distance to:	Watercourses, Ponds and lakes, Scrublands, Vineyards
Size of:	Groves, watercourses, annual crops, ponds and lakes, scrublands, mixed forests, meadows, urban area, orchards, vineyards

The use of bunkers and the use of groves without bunkers were both positively correlated to the annual crop size in the surrounding buffers (least significant values: $Z=2.831$; $p<0.01$). Both types of use were also negatively correlated to the distance to annual crops by a significant negative correlation between the annual crop size and distance to annual crops ($\rho=-0.905$; $p<0.01$).

The presence of burrows and the number of burrows in use were positively correlated to annual crop size (least significant values: $Z=3.044$; $p<0.01$) and to the size of urban area (least significant values: $Z=3.148$; $p<0.01$).

The effect of accessibility

The accessibility of bunkers had a significant effect on use ($\chi^2=72.074$, $df=2$, $p<0.01$), on the presence of burrows ($\chi^2=54.877$, $df=2$, $p<0.01$) and on the number of burrows in use ($\chi^2=35.037$, $df=2$, $p<0.01$) (**Figure 4**).

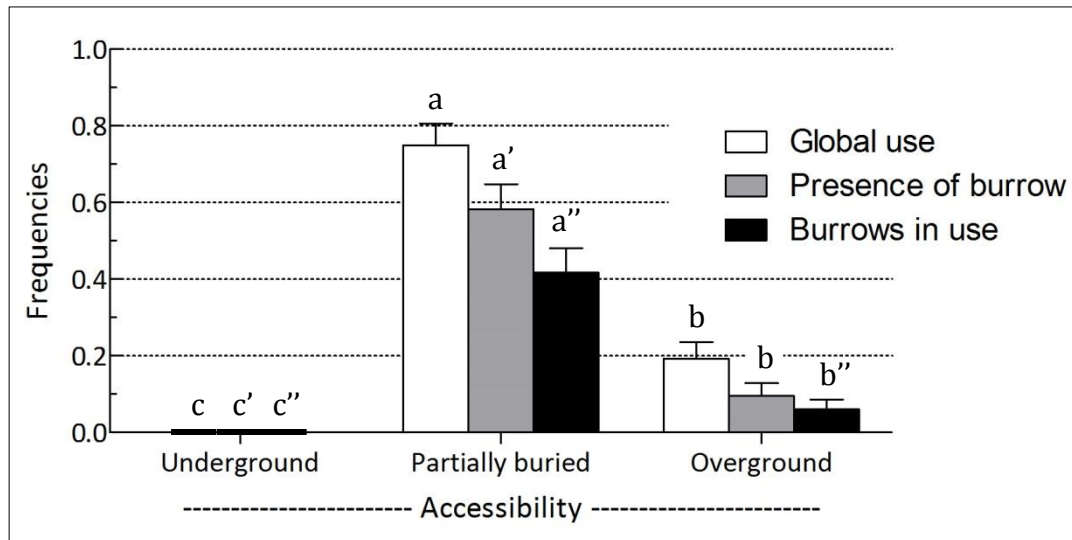


Figure 4: Effects of the accessibility of bunkers on their use by animals (global use shown in white, presence of burrows in grey, and presence of burrows in use in black), for each of the three accessibility categories. Error bars are standard errors.

Comparison of groves with and without a bunker.

Use of groves was not correlated to the presence of a bunker ($\chi^2=0.523$, $df=1$, $p=0.469$). There were more burrows ($\chi^2=10.354$, $df=1$, $p<0.01$) and more burrows in use ($\chi^2=5.107$, $df=1$, $p=0.02$) when a bunker was present. The area of the groves had no effect on grove use, on the presence of burrows and on the number of burrows in use (most significant values: $Z=-0.361$; $p=0.718$). Among the eleven species-determined burrows found in groves, seven were badger setts and two were fox burrows.

Discussion

Bunkers as habitat

Bunkers form a network of habitats which provide resources for wildlife. The presence of burrows in over one third of the studied bunkers and a relatively high occupation rate suggest that badgers and foxes have had to adapt to a man-made habitat due to the

reduction in their natural environment. These are not the only carnivorous species using bunkers; wildcats (*Felis silvestris*) are also known to inhabit a large number of bunkers (Crossland and Schöne, 2007). Camera traps could be a more appropriate tool to study this type of discrete species in forest bunkers (Anile et al., 2009; Velli et al., 2015). This technique could also allow a more precise quantification of bunker use and an evaluation of the effect of human disturbance.

Badger density in the studied area is lower than that of foxes (Data 2007-2016; Odonat, 2016). An equal use of bunkers by each species thus suggests that badgers are particularly attracted by these remaining habitats in highly changed landscapes. These animals also have a greater network of burrows than foxes, with setts that are composed of different types of chamber. Most of the badger burrows found were outlier setts, characterized by few entrances and usually a nest chamber. A similar configuration was found in partially buried bunkers. They were regularly used by badgers and foxes. As nesting sites were found inside these partially buried bunkers, we considered the latter to be burrows.

Partially buried bunkers provide shelter. However, entirely buried bunkers were never used by the studied species, indicating that visible human-made openings are needed to make them accessible to these animals. This observation suggests that badgers and foxes do not dig to reach the underground rooms, even when the bunker roof is visible. Partially buried bunkers could be habitat opportunities requiring an initial physical effort to gain access, yet they are not particularly sought after by these species. Foxes and badgers can also use bunkers that are highly accessible and can be easily entered by humans, but the quality of these shelters seems lower than that provided by partially buried bunkers. This difference in

quality could be explained by the larger size of inner rooms, the luminosity and human disturbances, all of which are greater when bunkers are not buried (Aaris-Sørensen, 1987). When burrows were found inside or in the vicinity of these highly accessible bunkers, it was always in cases where the structures created a ground depression outside the bunker or when a large amount of dirt was found inside. In both cases, a dirt slope was present, in which burrows had been dug.

A higher number of burrows and burrows in use were found in areas with larger annual crops and greater urbanisation. The destruction of natural habitats for the benefit of crops and urban area may force badgers and foxes to live in bunkers, which are preserved from overly intense human action (Remonti et al., 2006). Bunkers may represent safe areas where foxes and badgers could rest, feed and reproduce, i.e. a source of refuge on farmland. The importance of refuge habitats has already been raised for other carnivores, such as the polecat in the Mediterranean landscape (Rondinini et al., 2006). They also provide resources for other species such as birds, plants, spiders, insects and other mammals (Benton et al., 2003; Billeter et al., 2008; Duelli and Obrist, 2003; Grashof-Bokdam and van Langevelde, 2005; Redon (de) et al., 2015; Sheperd and Swihart, 1995; Wretenberg et al., 2010; Zollner, 2000).

Wildlife obtains different services from bunkers and groves without bunkers when they use them as refuge habitats. Indeed, the presence of a bunker in a grove increased the probability of finding a burrow and a burrow in use there. A major difference between these two landscape elements was the presence of slopes created by ground depression around bunkers.

Distribution of bunkers in the studied area

Few bunkers were found in groves. These were mainly small bunkers used for storage and were hidden from the enemy when constructed in wooded areas. However, as other storage bunkers were found on crops, we presume that land consolidation strategy has ensured the maintenance of groves. Administratively speaking, if the presence of a bunker made a piece of land “uncultivable” on the land registry plan, the piece of land remained registered as such and the bunker and grove were both preserved in their natural state. If not, the piece of land became cultivable and farmers were free to plant crops around the bunker. Moreover, the use of land for crops has led to the burial of bunkers, as shown by the high number of underground bunkers found on farmland. As carnivores do not dig to reach buried bunkers, these structures have lost their habitat potentiality.

As bunkers were built around strategic points in small defensive lines, they form a network of potential shelters for wildlife. The distance between the successive bunkers of one small defensive line allows badgers to have three or four outlier burrows in their territory, whilst foxes have even more.

Towards an ecological management of bunkers

Although bunkers are widely used by carnivores, they are often unhealthy structures, with stagnant water containing high numbers of mosquitoes and animal carcasses. Hygienic conditions are usually poor, and it is unlikely that animals can live in these places for long periods of time. The frequent presence of frogs trapped in bunker chambers that are only reachable by a ladder merits attention and should be notified to the competent authorities to

ensure that the concerned bunkers are made safe, especially when they represent a danger for children in urban areas.

Some trees were found close to the bunkers, even in middle of large crops fields. They did not provide enough cover to form a grove but provided roosting areas for avian mesopredators. Furthermore, preserved groves located on farmland can be used by these species, including corvids, hawks, buzzards and owls. There was no evidence of badgers or foxes around bunkers that did not have visible human-made openings, suggesting that access was insufficient.

These results show that bunkers are currently used by wildlife, but some have lost their habitat potentiality. This situation can be changed and improved by the management of bunkers which would be advantageous not only for badger and foxes but also for a variety of other species. First, the accessibility of bunkers with large apertures should be reduced by leaving only small holes such as those used by carnivores and bats (Nowicki et al., 2008). Indeed, even when entirely surrounded by scrubland, bunkers with large human-made openings are attractive to people who sometimes put these spaces to surprising use, such as the exhibition of thousands of hubcaps we found in one bunker. The surroundings of bunkers located on cropland should be included on the land registry plan to ensure their management. A ground depression should be created around underground bunkers to excavate them and create slopes that can be used by wildlife to create burrows and settle (Macdonald et al., 2004). Burrows were found inside or in the vicinity of 35 of the 99 bunkers that had a slope (35.4%). This means that if all the studied bunkers (182) were managed with a slope, 64 potential burrows could be expected, and hundreds could be observed if all the

bunkers in the study area (at least 614) managed in the same way. The planting of trees would create small groves around the bunkers to provide benefits for avian predators. Finally, certain interesting bunkers located close to urban areas could be video-equipped as an awareness-raising project to educate people about wildlife.

Conclusion

Bunkers are widely used as shelters by red foxes and European badgers. However, a high proportion of these military structures, especially on farmland, are in poor condition for their use as a habitat. The present study provides the necessary information to significantly improve the habitat potentiality of bunkers for the two most representative fossorial carnivore species living on Western European farmlands. Knowing the high number of bunkers concerned and their relatively equal distribution in the studied area, their management could help to slow the inexorable deterioration and homogenisation of the agricultural landscape.

Acknowledgements

We thank all the students who participated in this study and the anonymous reviewers for their comments on the previous version of this manuscript. We also thank Joanna Lignot and Lana Petrod for the English editing.

Author Contributions

All authors approve this version of the manuscript. They agree to be accountable for the aspects of the work that they conducted, and will ensure that any questions related to the accuracy or integrity of any part of their work are appropriately investigated and resolved. JJ

conceived the idea and design methodology; JJ, NG, LG, DW collected the data; JJ and LG carried out data analysis; JJ, LG, YH, and FB organised the writing of the manuscript. All authors played an active part in the drafting of the manuscript.

À PROPOS

Au-delà de l'aspect scientifique de l'étude, l'exploration des bunkers fut une expérience très stimulante dont quelques anecdotes sont livrées en **Annexe n°I-5**.

CONCLUSION ET PRINCIPAL MESSAGE (ETUDE 3)

Un nombre important de bunkers est utilisé par les renards et les blaireaux. Il n'est pas certain qu'en l'état, malgré un rôle probable de refuge dans un paysage homogène anthropisé, ces structures permettent un maintien significatif de ces espèces. Leur potentiel écologique n'est cependant pas correctement exploité. En gérant les bosquets présents autour des bunkers, l'accessibilité et la salubrité de ces structures, les bunkers pourraient abriter plus fréquemment des blaireaux et des renards, mais aussi d'autres espèces comme les rapaces, les micromammifères et les invertébrés qui profiteraient du couvert végétal et de la strate arborée préservés des activités agricoles par ces bunkers.

Ces résultats indiquent une potentialité écologique existante des ouvrages militaires abandonnés pour toute une petite faune de la plaine agricole, dont le renard et le blaireau. Celle-ci est toutefois sous-exploitée en l'état.

Conclusion du premier chapitre

L'objectif du premier chapitre était d'affirmer ou d'infirmer la potentialité écologique de trois éléments artificiels du paysage : les dépendances vertes (et autres éléments enherbés liés à la route), les bassins d'orage routiers et les ouvrages militaires abandonnés.

Au moins pour les taxons étudiés, une potentialité écologique réelle de ces éléments peu étudiés a été mise en lumière. Lors de la conception d'une route, le maître d'ouvrage ne devrait plus ignorer l'utilisation qui serait faite des bassins et des dépendances vertes par la faune. Lors des évaluations environnementales, ces éléments, de même que les ouvrages militaires dégradés, devraient être considérés comme potentiellement favorables à la biodiversité. Idéalement, ces éléments devraient pouvoir bénéficier d'une gestion écologique, inscrite dans les mesures de réduction et de compensation des projets routiers. Cependant, l'installation simple d'un bassin ou d'une dépendance verte ne devrait pas être considérée comme une mesure compensatoire en soit. Ce que les maîtres d'ouvrages seront sûrement tentés de faire.

À la vue des résultats de ce chapitre, il n'apparaît pas pertinent de considérer la route comme étant uniquement néfaste pour l'environnement. Même si les effets négatifs sont nombreux, leur intensité varie en fonction des paysages traversés. Dans un contexte comme celui de la plaine du Bas-Rhin où des champs de maïs s'étendent à perte de vue, les effets négatifs opèrent difficilement tant la biodiversité y est déjà faible. La route, en servant de refuge et en créant de nouvelles opportunités à différentes espèces, ne pourrait-elle finalement pas être bénéfique dans certains paysages ?

De futures études sont à prévoir pour répondre à cette question. Les inventaires réalisés sur les trois éléments étudiés devraient tout d'abord être étendus à d'autres espèces : par exemple à l'intégralité des carnivores et les chiroptères pour les bunkers, aux insectes, reptiles, plantes, amphibiens et oiseaux pour les dépendances vertes et les bassins d'orage routiers. Ensuite, il est nécessaire de dépasser le stade d'inventaire ponctuel afin de réaliser des suivis de populations. Ce chapitre de thèse, centré sur des études de cas, ne nous apprend malheureusement rien sur l'utilisation au long terme des éléments du paysage étudiés. De même, ces habitats potentiels ne peuvent être considérés séparément dans un paysage. Si nous y voyons plus clair sur la composition du paysage dégradé, il faut maintenant s'intéresser à la configuration de ce paysage. Cette étape sera nécessaire afin d'en établir l'importance au sein de la fonctionnalité des écosystèmes présents, des communautés et des métapopulations.

ANNEXES DU PREMIER CHAPITRE

ANNEXE N°I-1 : LES TECHNIQUES DE MARQUAGE DES MICROMAMMIFERES

Les techniques de marquage *in natura* pour les micromammifères sont diverses. Elles peuvent être soit individuelles (souvent un petit nombre d'individus marqués) soit non-individuelles (dit « de masse » car un grand nombre d'individus est souvent marqué). Elles peuvent également être soit permanentes, soit temporaires.

- **La coupe des poils au bas du dos** : marquage temporaire de masse qui dure environ un mois. La base des poils étant souvent d'une coloration différente, il est facile de voir si l'individu a été précédemment capturé. La coupe se fait aux ciseaux (de couture pour plus de précision) et prend environ cinq secondes. C'est une technique non individuelle utile pour les espèces très sensibles comme les musaraignes qui ne peuvent être baguées à l'oreille. Les effets de cette technique sont inconnus à ce jour. Les modifications du pelage d'un mammifère peuvent en effet altérer la coloration cryptique, la prédation, l'équilibre hydrique et la thermorégulation ;



Coupe des poils au bas du dos aux ciseaux

- **Les bagues auriculaires** : marquage permanent individuel consistant en la pose d'une bague métallique numérotée à l'arrière de l'oreille, au plus près du cartilage. La pose peut être indolore si elle est bien exécutée (rapide sans être brusque, sans à-coups). Les bagues peuvent tomber ou être arrachées, altérant la structure de l'oreille et induire des risques d'infection (Fokidis et al., 2006; Ostfeld et al., 1993). Ces bagues altèrent également la

croissance cartilagineuse de l'oreille chez les juvéniles, chez qui la pose de bagues doit donc être évitée. Elles favorisent également l'infestation par les tiques et peuvent perturber le comportement de toilettage. Il existe aujourd'hui des bagues plastiques marquées d'un QR code mais leur grande taille favorise leur arrachement *in natura* ;



Mise en place d'une bague métallique

Le tatouage d'un membre : marquage permanent qui existe en différentes variantes selon l'outil. Le marquage à la pince (par exemple Aramis) permet un tatouage fin et précis des pelotes des



Tatouage au dermographe à main de terrain



Tatouage à la pince

pattes. A l'encre verte ou rouge et avec une identification individuelle en fonction des pelotes marquée ; il s'agit d'une méthode surtout adaptée aux

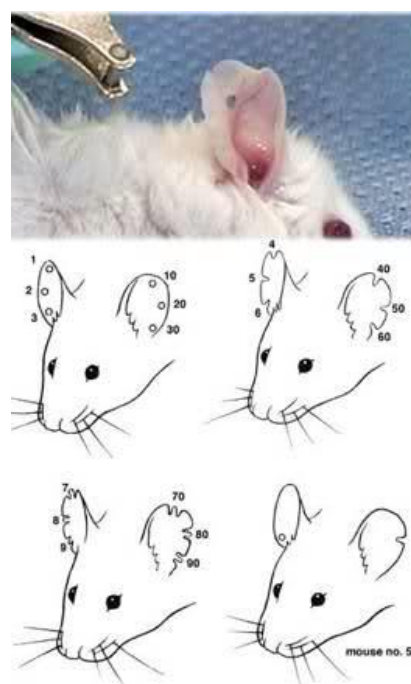
micromammifères les plus grands (principalement les rats ; Chen *et al.* (2016)). C'est une technique douloureuse qui doit être pratiquée sous anesthésie générale (d'un point de vue éthique mais aussi devant la difficulté de tatouer des pelotes d'un millimètre de large). Il existe des tatouages de numéros sur la queue ou l'oreille. Cette technique individuelle nécessite cependant du matériel de laboratoire et ne peut être réalisée sur le terrain. Le tatouage à la lancette ou au dermographe à main permet un marquage de masse rapide à la base de la queue de l'animal (mettre 2-3 points pour la visibilité). Le tatouage à l'encre « UV » permettrait d'améliorer la visibilité des tatouages (Petit et al., 2012) ;

- **Les transpondeurs** : placés entre les omoplates à l'aide d'une seringue adaptée et à usage unique, les transpondeurs permettent un marquage individuel rapide et permanent, avec une douleur modérée. Le transpondeur présent sur l'animal est identifié via un lecteur qu'il suffit de positionner au plus près de l'animal. Malgré leurs avantages, les transpondeurs sont coûteux, l'aspect financier déterminant alors l'ampleur des effectifs marqués (et donc le caractère « de masse » de la méthode) ;
- **Les perles auriculaires** : marquage permanent et individuel. Il s'agit d'une technique similaire aux bagues auriculaires sauf qu'il s'agit d'une fine tige, à laquelle seront ajoutées, de chaque côté, de fines perles de couleur. L'association de ces perles permet d'identifier l'animal, à la manière des bagues de couleur posées sur les échassiers ;
- **Une alimentation colorée** : marquage temporaire de masse. Il s'agit de placer des appâts dans le milieu qui contiennent des filaments colorés non digérables (Packer and Layne,

1991). En décortiquant les fèces trouvées quelques temps après, les filaments seront retrouvés. Utile pour étudier les phénomènes de dispersion par exemple (deux zones avec chacune des appâts d'une couleur différente et on regarde si on voit des transferts de couleur entre les deux zones) ;

- **Modifier la coloration du pelage** : marquage de masse temporaire. À la peinture à l'eau le moins toxique possible. C'est comme la coupe de poil (distinction par la couleur du pelage), temporaire (quelques jours/semaines) mais plus visible (notamment sur des caméras). En jouant sur les couleurs, on obtient un marquage individuel ou permettant de différencier des zones de capture ;

- **Poinçonnage auriculaire** : marquage permanent et individuel. A l'aide d'une pince très fine, des petits trous sont fait sur les oreilles. Selon l'emplacement des trous, des combinaisons sont réalisées, permettant l'identification de l'individu. Ne fonctionne que sur des espèces avec de grandes oreilles. Cette méthode induit cependant une diminution de la probabilité de recapture (Fairley, 1982) ;



- **Poudre luminescente:** marquage de masse et temporaire. De la poudre luminescente est placée sur les pattes et le pelage d'un individu capturé. Une fois relâché, il sera possible de suivre son trajet à l'aide d'une lampe UV.



Notons que pour les marquages induisant une plaie, il faut bien désinfecter la zone de pose avant le marquage pour éviter l'intégration de corps étrangers à l'intérieur de l'orifice créé. L'ajout d'une pointe de crème aux corticoïdes limite les infections et soulage une potentiel douleur pour l'animal (l'ajout se fait au coton tige jetable pour éviter les transmissions de zoonose d'un individu à l'autre).

ANNEXE N°1-2 : MORTALITE DES MICROMAMMIFERES PAR PIEGEAGE « NON LETAL »

Afin de respecter les règles éthiques et permettre un bon protocole de capture-marquage-recapture (CMR), la plupart des études menées sur les micromammifères utilisent des pièges non létaux de catégorie I. Il s'agit de simples boîtes métalliques, parfois munies d'un dortoir en bois. Le dortoir est habituellement rempli avec de la paille ou du foin afin de permettre à l'animal de s'aménager un petit nid au fond du piège. Certaines études dont la nôtre vont jusqu'à ajouter de la pomme et des graines pour limiter la déshydratation et améliorer le confort. Cependant, les micromammifères sont des espèces fragiles et nous avons observé une forte mortalité lors des sessions de capture. Mortalité anormale aux dires des experts auprès desquels nous nous sommes renseignés. Nous avons alors entrepris de rechercher les facteurs induisant cette mortalité, afin de la minimiser au mieux. Les résultats de cette étude ne sont pas prévus pour publication mais sont consignés dans les rapports de maîtrise (Anty, 2016) et (Miquerol, 2016), ici résumés.

Le taux de mortalité du campagnol des champs (*Microtus arvalis*), de la musaraigne musette (*Crocidura russula*, aussi appelée crocidure commune) et du mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) utilisé provient de la session de terrain 2015 ([Premier chapitre : Première partie](#)) et de celle 2016 (étude non décrite dans ce mémoire). Pour expliquer ce taux, différents variables météorologiques (humidité, températures), biologiques (espèce, état de reproduction, âge) et paysagères (éléments du paysage) ont été utilisées dans des GLM. L'effet de la mortalité sur les analyses CMR a également été étudié.

Les résultats généraux indiquaient une meilleure survie dans les champs de blé que dans les éléments enherbés du paysage inféodés à la route ([Premier chapitre : Première partie](#)). Les mulots sylvestres étaient moins sensibles que les campagnols et les musaraignes. Etonnement, les animaux avec une condition corporelle plus élevée étaient les plus touchés. Ceci était probablement dû à l'imposante taille de ces individus possédant de fait un tissu adipeux plus épais, risquant bien plus l'hyperthermie que les plus maigres. En effet, en 2015, un épisode caniculaire important a eu lieu. Sur cette période, le facteur dominant de la mortalité fut la température. Pendant cet épisode, les pièges n'étaient armés qu'en soirée et la nuit. Dès leur ouverture, des campagnols se précipitaient à l'intérieur. Certains, directement manipulés après cette capture éclair, étaient dans un état de déshydratation sévère. Pour cette période, il fut difficile de distinguer la mortalité due aux pièges, et celle due à la canicule. Dans les périodes non caniculaires, comme l'année 2016, les résultats étaient plus diffus mais indiquent une influence des épisodes de fortes pluies. Les animaux mouillés thermorégulent moins bien et doivent pouvoir se sécher dans les pièges. La présence de foin dans les dortoirs n'a pas semblé être suffisante. Enfin de résoudre ce problème, je dispose maintenant sous le foin un lit de sciure qui permet une bonne absorption de l'humidité. Quelles que soient ces précautions, un relevé des pièges toutes les 2-3 heures au cours de la nuit resterait le meilleur moyen de limiter la mortalité.

Enfin, une augmentation ou une réduction de 20% de la mortalité (animaux pris au hasard dans le jeu de donnée) revenait à une estimation similaire des populations, montrant la robustesse de la technique de « robust design » (Pollock et al., 1982) utilisé pour les protocoles CMR dès lors qu'un nombre suffisant d'animaux est capturé et recapturé.

Aujourd'hui, les étudiants arrivent en stage de fin d'étude avec comme outils statistiques... de vagues notions. Tout juste sont-ils efficaces pour calculer une moyenne et plus rarement, une médiane. Malgré d'excellentes notes en la matière, j'étais exactement pareil. La faute en revient au système d'apprentissage de l'université qui repose sur l'histoire des sciences. Apprendre à faire un test t à la main n'a rien d'excitant. C'est même contre-productif. Arrivé devant des données réelles d'un stage, un étudiant aura un logiciel à sa disposition, qui fera ce test pour lui. Encore faut-il savoir quel test faire, ce qu'il n'aura pas appris, ou mal.

C'est ainsi qu'en arrivant en stage devant ses données, les tuteurs de cet étudiant lui disent « regarde les GLM » car ils ne connaissent pas forcément autre chose. Plusieurs années plus tard, notre étudiant devenu tuteur dira à ses étudiants « regarde les GLM ». Et c'est ainsi qu'en 2017, la majorité des tests statistiques repose sur une méthode qui a 45 ans (Nelder and Wedderburn, 1972). Cette méthode est pourtant assez limitée car n'accepte, comme son nom l'indique (modèle linéaire généralisé), qu'une relation linéaire entre la variable dépendance et sa co-variable. Or dans la nature, les relations sont rarement linéaires à toute échelle. Un médicament qui peut devenir poison à forte dose, n'est sûrement pas testé à l'aide de GLM. Quelques années plus tard, avec les nouvelles connaissances sur les techniques de « smooth », apparaît un nouvel outil: le modèle additif généralité (GAM ; Hastie & Tibshirani 1987). Ce modèle efface la restriction de réponse linéaire du GLM. Si pendant quelques années, les GAM étaient à la mode, nul doute qu'aujourd'hui c'est toujours le GLM

qui fait la une. Et c'est bien malheureux car les GLM (et les GAM) souffrent de biais considérables (Albeare, 2009) :

- L'ordre d'introduction des co-variables dans le modèle influe le résultat final ;
- Les co-variables peuvent être collinaires, voir multicollinéaires. Si une co-variable A est dépendante de B, alors c'est comme si on utilisait deux fois A dans le modèle, lui donnant plus de poids qu'aux autres variables ;
- La sélection des variables qui s'appuie sur une multitude de critères et dont l'ordre de sélection influe le résultat final ;
- Les données rares et extrêmes ont des effets de levier qu'il faut identifier et prendre en compte... mais comment ? ;
- Les GLM et GAM sont sujets à la surparamétrisation des données en utilisant des co-variables qui n'ont pas forcément de réalité biologique ;
- L'écart réaliste entre les distributions théoriques (Négatif binomiale, gamma, Poisson...) et les distributions observées influe le résultat final ;
- Les résultats sont communément fournis sous forme de valeurs de p, qui souffrent elles-mêmes de nombreux défauts (Anderson et al., 2000).

Il existe aujourd'hui des méthodes qui se soustraient à ces biais, mais encore faut-il en avoir la connaissance. En voici une.

La méthode de modèle en « **arbres de régression boostés** » (BRT) est très récente (Elith et al., 2008) et transposée de manière intuitive sous R récemment (Elith and Leathwick, 2017). Cette méthode est adaptée aux données complexes, souvent obtenues dans les sciences de l'environnement, dont l'écologie (Albeare, 2009; Sayegh, 2014). Elle repose sur les arbres

simples de régression, utilisés principalement dans la classification mais dont quelques auteurs ont fait l'usage en écologie. L'intérêt de ces arbres est l'insensibilité aux valeurs à effet de levier, l'ignorance des co-variables insignifiantes (réduisant la surparamétrisation des modèles), la facilité de modélisation des interactions complexes et le non recours à des transformations peu pertinentes des variables dépendantes. Ces arbres sont ensuite dits « boostés » (via des machines d'apprentissage « *machine learning* »), ce qui leur donne une force explicative et prédictive forte. Dans le cas des GLM et des GAM, la structure du modèle est fixée *a priori* par l'expérimentateur. Dans le meilleur des cas, dès la conception de l'expérience. Or la structure du modèle, dont l'ajout ordonné de variables, modifie les résultats. Dans le cas d'un arbre boosté, le modèle part sans *a priori*. Il n'est pas indiqué les interactions attendues, l'ordre de sélection, la hiérarchisation des données. Pour cela, une part d'aléatoire (on parle de modèle stochastique) est ajoutée à la création de chaque arbre de régression. Chaque arbre aura un résultat différent, formant des forêts immenses où toutes les combinaisons de modèles (dont les sélections) auront été testées. Il en ressort un modèle élégant qui représente au mieux la réalité des interactions entre les variables utilisées.

Les BRT ne connaissent pas les valeurs de p (*p-values*). Les résultats sont fournis sous forme d'un D^2 qui est la proportion de variation expliquée par le modèle de la variable dépendante. Pour chaque co-variable, son influence relative (RI) sur le D^2 est fournie, permettant de comparer l'importance de chacune des co-variables entre-elles (ce qu'une valeur de p ne permet pas). Le sens des relations, linéaires ou non, est attesté graphiquement (via des plots et des boîtes à moustaches). Enfin, et c'est probablement le plus important, le caractère significatif d'une co-variable ou d'une modalité est laissé à l'interprétation du scientifique.

C'est à lui de considérer si une influence relative de 3% sur un D^2 de 45% est significatif ou non, à la vue de la relation graphique observée. L'outil statistique redevient une aide à la décision et non plus le couperet inébranlable et peu cohérent du $p < 0,05\%$.

Cependant, de par le jeune âge de la méthode, peu de recul existe sur son efficience, notamment sur les données biologiques. Il sera intéressant d'utiliser les différents jeux de données obtenus dans cette thèse pour comparer les BRT à d'autres méthodes existantes.

Au gré des sessions de terrain, certains éléments des bassins d'orage se sont révélés être de véritables pièges à amphibiens. Par exemple, un individu tombant dans les avaloires est piégé dans les conduits et ne pourra pas s'en échapper. La faute en revient probablement à la non-considération globale des bassins d'orages comme milieu de vie pour les amphibiens. Cette non-considération prend source dans le caractère pollué des eaux présentes dans les bassins d'orage. Des mesures de cloisonnement sont mises en place, puis les bassins sont considérés comme exempt d'amphibiens. Ce qui est un tort. Tout d'abord, comme le montre ce mémoire, les mesures de cloisonnement sont inefficaces, voir non pertinentes dans un contexte paysager difficile. Ensuite, depuis les réformes du code de l'environnement de 2017 avec la loi pour la reconquête de la Biodiversité de 2016, les maîtres d'ouvrage ont obligation de résultats, plus seulement de moyens. Il faut aujourd'hui démontrer qu'une mesure de cloisonnement est efficace, et cela par des suivis de bassins. La philosophie des bassins d'orage est appelée à changer.

Au travers de cette thèse, de ses résultats et des observations de terrain, j'ai estimé qu'il fallait apporter ma pierre à l'édifice du futur changement. Rien de mieux qu'un guide pratique résumant la manière actuelle de procéder, de construire les ouvrages et les problèmes que cela soulève vis-à-vis des lois, des responsabilités et des espèces touchées. Dans ce guide, je passe au peigne fin la conception de tous les éléments d'un bassin, de l'avaloir à l'exutoire, afin de cibler tous les pièges à amphibiens et propose des solutions d'aménagement. Les premières réflexions et retours ont eu lieu autour du projet de Contournement Ouest de

Strasbourg. Retours positifs mais qui se heurtent aux recommandations nationales, reposant sur des études anciennes. Il faut informer les organismes et les personnes, renforçant d'autant plus l'intérêt d'un tel guide.

Celui-ci est en préparation, co-écrit avec un collègue routier afin d'être épaulé sur le plan technique. Il sera publié sous l'enseigne du Conseil Départemental du Bas-Rhin. En parallèle, un groupe de travail sera monté avec le CEREMA pour définir une stratégie nationale.

Véritable plongeon dans l'Histoire, l'exploration des ouvrages militaires du Bas-Rhin fut riche en curiosités.

Près de Strasbourg, un bunker bordant un chemin très fréquenté est devenu un musée « underground » à la gloire de l'enjoliveur. Du sol au plafond des cinq pièces de l'ouvrage, des milliers d'enjoliveurs, de toutes les formes et toutes les marques. Tout comme la fée des dents récupère les dents des enfants, il existerait une fée de l'enjoliveur, à l'affût sur les virages serrés, dont le palais vient d'être découvert.

Un peu partout dans les milieux ruraux, les grands bunkers servent de remises à du matériel agricole. En de rares occasions, de vieux tracteurs prennent paisiblement leur retraite dans des ouvrages oubliés de leur propriétaire. Ici et là dans certains bunkers, des moutons ou des poules sont heureux d'être à l'abri de la pluie.

Un bunker en périphérie d'un village. Difficile d'accès tant la végétation est haute. Mais à l'intérieur, une table, des chaises, un lit et même un frigo. Aux murs, du papier peint floral très retro. Sur la table, un pot de moutarde des années cinquante. J'aurais dû regarder s'il était périmé.

Un bunker introuvable au milieu d'un champ. Réponse de l'exploitation agricole «S'gebt ke' pünker bi mer », traduisez qu'il n'y a pas de bunker dans son champ. La localisation GPS était pourtant exacte car sous un minuscule massif d'arbres, un simple trou... qui mène sur un couloir d'un kilomètre de long. Bienvenue dans la ligne Maginot. L'ouvrage fait finalement

près de deux kilomètres, avec des ouvertures dans les bosquets des collines avoisinantes. Pour atteindre la surface, de larges cages d'escalier, sans rampe de sécurité et sur sept étages. Les expérimentations allemandes, visant à tester la résistance à la combustion des bunkers français, n'ont pas épargné ces cages d'escaliers. C'est donc plein de suie et avec une aversion naissante du vide, que les étages se succèdent. Des cadavres d'animaux par dizaines, lapins, blaireaux, chevreuil. Un sac plastique avec un chien à l'intérieur. Bravo. Plus curieux, un livre pour enfant. Une fugue ?

Un autre bunker introuvable. Il est pourtant bien là, sous nos pieds, sous plusieurs mètres de déchets. Nul doute qu'il ait servi de décharge sauvage puis que les déchets se soient accumulés avec le temps. Une coupe stratigraphique de la décharge pourra sûrement nous renseigner sur les mœurs d'autrefois.

Au milieu de la forêt, un bunker avec sa tourelle d'observation.... dont le dôme métallique criblé d'impacts de balles est à l'envers. On imagine la puissance de l'explosion ayant pu soulever une structure aussi massive.

La visite de ces bunkers m'a fait aimer la discipline sportive de « l'urbex », consistant à visiter des lieux abandonnés. L'immensité des galeries de la ligne Maginot nous fait réaliser quelles prouesses techniques l'Homme est capable de réaliser sous la contrainte. Nul doute qu'un jour, il se retrousse les manches à ce point pour sauvegarder la faune et la flore.

Deuxième chapitre

ECO-ROUTE : Peut-on prédire les collisions
avec la petite-faune ?

Table des matières du deuxième chapitre

Contexte	182
Etat de l'art bibliographique.....	183
Les collisions véhicule-faune	183
Conséquences des collisions véhicules-faune	184
Sur les populations animales.....	184
Sur l'économie	185
Réduire les collisions.....	185
Les facteurs influençant la probabilité de collision	186
Objectif du 2 ^{ème} chapitre	188

Première partie : Collisions avec le renard roux

Contexte	190
Résumé de l'étude	192
Etude détaillée	194
Conclusion et principal message (Etude 4).....	219

Deuxième partie : Collisions avec le blaireau européen

Contexte	221
Résumé	223
Etude détaillée	224
Conclusion et principal message (Etude 5).....	236
 Conclusion du deuxième chapitre	 238
 Annexes du deuxième chapitre	 240
 Annexe n°II-1 : Les mesures de réduction des collisions véhicule-faune	 241
Annexe n°II-2 : Précision et exhaustivité des recensements de collisions	248
Annexe n°II-3 : De l'efficacité des clôtures « petite-faune »	251

INTRODUCTION

CONTEXTE

Dans un paysage fragmenté par des infrastructures linéaires de transport terrestre, un grand nombre d'espèces doit les traverser au cours de leur vie. Vie qui peut être rapidement abrégée durant ce moment critique qu'est la traversée d'une route ou d'une voie ferrée. Certains de ceux qui échouent feront partie des statistiques recensant les accidents entre les animaux sauvages et les usagers de la route, aussi appelés collisions véhicule-faune.

Dans le troisième chapitre, je me suis intéressé à l'efficacité des passages à faune. Une manière de l'évaluer est de vérifier la diminution du nombre de collisions véhicule-faune autour des ouvrages. C'est ainsi qu'en 2011, j'ai commencé à étudier ce sous-domaine de l'écologie de la route. La DREAL Alsace m'avait alors demandé de travailler sur des cartes de points de conflits prioritaires établies par leur soin. Ces points de conflits, appelés « hotspots » ou « points noirs », sont des lieux où le nombre de collisions véhicule-faune est anormalement élevé. Le but était de savoir si la carte de la DREAL était exacte car elle n'était basée que sur la position des croisements routiers et non sur des collisions observées. Pour répondre à cette demande, il me fallait des données. Lors de leurs patrouilles quotidiennes, les agents de la DIRE (le gestionnaire des voies rapides non concédées) qui sont chargés d'ôter les débris dangereux des voies rapides, dont les carcasses d'animaux, doivent obligatoirement consigner la nature et la position de ces débris. C'est ainsi que je me suis retrouvé en possession d'une base de données regroupant un nombre important de collisions véhicule-faune sur l'ensemble du réseau non concédé du Bas-Rhin. Une opportunité qui

permettait d'en apprendre plus sur les facteurs associés aux collisions véhicule-faune dans les paysages similaires à celui de la plaine du Bas-Rhin.

ETAT DE L'ART BIBLIOGRAPHIQUE

LES COLLISIONS VEHICULE-FAUNE

Une collision véhicule-faune (CVF) est une collision entre un véhicule et un animal. Bien qu'il existe aussi des collisions en mer (Laist et al., 2001; Martinson, 1966), la majorité des études et les grands enjeux de sécurité humaine se situent sur terre. Ainsi, la littérature considère comme CVF toute collision entre un véhicule motorisé terrestre et un animal. Et encore, les insectes ne sont pas toujours (rarement) pris en compte dans les études, bien que représentant la majeure partie des collisions.

En effet, une étude menée en Alsace dans le parc national des Vosges du Nord (Chambon, 1991), estime le nombre de collisions avec des insectes à plusieurs billions (10^{12}) par année et en France. De quoi permettre à chaque automobiliste de tuer aisément un million d'insectes par année sur son trajet domicile-travail. Nous sommes des tueurs en puissance. Cependant, l'étude de Rao and Girish, (2007) menée en Inde, et celle de RSPB (2003) en Angleterre, présentent des statistiques largement inférieures et discutent d'une baisse significative de la biomasse d'insectes ces dernières décennies. Les statistiques pour les vertébrés, bien que moins vertigineuses, sont tout aussi alarmantes. Chaque année, ce serait plusieurs millions d'ongulés qui meurent par CVF en Europe et aux Etats-Unis (Bruinderink and Hazebroek, 1996; Conover et al., 1995) et plus de 13 millions d'oiseaux au Canada, dont des espèces protégées (Bishop and Brogan, 2013). Les chiffres seraient encore plus importants pour les

amphibiens, reptiles et autres mammifères qui représentent donc la majorité des collisions avec des vertébrés (Forman and Alexander, 1998). En France, un recensement fourni un nombre de 23 000 collisions par année avec la grande faune, représentée par le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le sanglier (*Sus scrofa*; Vignon & Barbarreau 2008). Cependant, ce recensement est basé sur des données incomplètes. D'après Conruyt-Rogéon and Girardet, (2012) cette statistique représente moins de 20% de la totalité des collisions sur voies rapides non concédées. En effet, d'après cette étude, les principales espèces impactées sont le renard roux (*Vulpes vulpes*), le blaireau européen (*Meles meles*) et les petits mustélidés (*Mustela sp.*), tous représentants de ce qui est considérée comme la « petite faune » dans ce mémoire.

CONSEQUENCES DES COLLISIONS VEHICULES-FAUNE

SUR LES POPULATIONS ANIMALES.

Les populations d'amphibiens sont particulièrement touchées par les collisions véhicules-faune. Ceci est principalement dû à leur mode de migration « de masse » et à leur comportement d'immobilité face aux véhicules (Mazerolle et al., 2005). Ce comportement, couplé à une faible vitesse, induit une probabilité d'écrasement de 100% pour les espèces les moins rapides (par exemple les tritons), sur une route à 3 000 véhicules/jours (Hels and Buchwald, 2001). Pour rappel, une petite départementale comme la RD45 connaît un trafic de 8 000 véhicules/jour. Les populations en sont fortement impactées, les abondances étant négativement corrélées au nombre de CVF (Fahrig et al., 1995). Un trafic très léger de 10 véhicules/heure peut ainsi induire une diminution de 30% des abondances d'une population d'amphibiens par année (Niemi, 2016). D'autres espèces protégées sont aussi impactées. Les

collisions véhicules-faune sont responsables de 35% de la mortalité chez la panthère de Floride aux USA (*Puma concolor coryi* ; Taylor *et al.*, 2002) ou de 17% chez le lynx ibérique en Espagne (*Lynx pardinus* ; Ferreras *et al.* 1992). A terme, les collisions véhicules-faune peuvent provoquer ou anticiper le déclin des espèces.

SUR L'ECONOMIE

Les collisions véhicule-faune représentent un coût considérable. D'une part via les dommages matériels : une collision sur voie rapide avec un blaireau peut détruire un moteur. Avec un sanglier, l'intégralité de la voiture. Aux USA, le coût matériel annuel est estimé à un milliard de dollar (Conover *et al.*, 1995). Aujourd'hui on parle de 1 à 8 milliards annuels mais sans préciser l'origine des données (DWB, 2011). En France, c'est le Fond de Garantie des Assurances Obligatoires qui rembourse ces dégâts matériels. En 2011, il a remboursé près de 10 millions d'euros pour des dommages matériels. Devant ce coût élevé, le FGAO a mis en place une franchise afin de ne couvrir que les dégâts les plus importants et uniquement matériels. Pourtant, ces quelques millions sont minoritaires devant le coût total des collisions en France, estimé entre 115 et 185 millions (Vignon and Barbarreau, 2008). La différence en revient aux dégâts corporels. En France, c'est entre 15 et 30 personnes tuées et autant de blessés graves, dont des paralysés à vie, que provoquent les CVF (ONISR, 2012).

REDUIRE LES COLLISIONS

Représentant un enjeu économique et de sécurité routière, les gestionnaires de voiries et les scientifiques ont redoublé d'inventivité pour créer des solutions de réduction des CVF. Celles-ci ont deux objectifs. Tout d'abord, diminuer la gravité des accidents causés par les CVF. Il s'agit des mesures classiques existantes pour n'importe quel accident (taille des

voies, glissières de sécurité...). Le deuxième objectif est la diminution du nombre d'accidents causés par les CVF. C'est à ce second objectif que s'intéresse l'écologie de la route. Différentes techniques existent, dont la plus connue est l'installation de clôtures pour la faune. Ces techniques diverses et dont l'efficacité n'est pas toujours avérée, sont listées en **Annexe n°II-1**. Dans cette annexe, la distinction est faite entre les mesures visant l'utilisateur et celles visant l'animal. Utilisons ici une autre distinction : les mesures ponctuelles et les mesures génériques. Lorsqu'une voie rapide ou une voie ferrée à grande vitesse (LGV) est construite, il est d'usage de clôturer l'intégralité du tracé. Ces clôtures représentent une mesure globale, générique. Ponctuellement, des passages à faune sont construits et représentent de fait une mesure ponctuelle. L'utilisation de panneaux avertisseurs pour les usagers, couplés à des détecteurs thermiques est également une mesure ponctuelle. Ce type de mesure est efficace mais très onéreux. Un « écopont » coûte environ deux millions d'euros par tranche de dix mètres de large. L'emplacement des mesures ponctuelles doit donc être mûrement réfléchi. Pour se faire, les facteurs influençant la probabilité de collision sur les voies sont étudiés.

LES FACTEURS INFLUENÇANT LA PROBABILITE DE COLLISION

Les facteurs qui influencent la probabilité de collision sont étudiés à partir de recensements des collisions effectués le long des linéaires. De ce fait, la définition des facteurs dépend directement de la précision et de l'exhaustivité des recensements. J'ai notamment pu travailler sur ces deux aspects autour de mes données de CVF. Ce travail, bien qu'ayant donné lieu à un rapport, n'a pas été intégré *in extenso* dans le présent mémoire,

plus volontairement dédié aux publications scientifiques. J'en livre cependant le résumé en **Annexe n°II-2.**

Tout d'abord, la phénologie des espèces est importante. Certaines, comme les amphibiens, ne traversent les routes qu'à des périodes précises de l'année. L'installation de mesures de réduction provisoires est ainsi possible pour ces espèces. D'autres espèces ont des pics d'activité à plusieurs moments de l'année, les périodes de reproduction et de dispersion étant séparées, et où les individus parcourent d'importantes distances et peuvent croiser de nombreuses routes. Enfin, certaines espèces ne traversent les voies qu'à certains moments de la journée, plus généralement liés à leur cycle nycthémeral (Dodd et al., 2005). D'autres facteurs affectent la temporalité des collisions. Par exemple, les périodes de pleine lune augmentent la probabilité de collision avec le chevreuil en Espagne, malgré une meilleure visibilité (Colino-Rabanal et al., 2014). L'ouverture de la chasse est également une période sensible et provoque une augmentation sensible des collisions (Göran and Neumann, 2012). Les mesures de réduction étant le plus souvent permanentes, les facteurs influençant la distribution spatiale des collisions sont les plus importants. Ont été identifiés les variations de densité locale des populations (Niemi, 2016), certaines caractéristiques de la chaussée (Navarro-Castilla et al., 2014; Neumann et al., 2012), la visibilité (Gunson et al., 2011), le trafic (Jaarsma et al., 2006), la proximité aux échangeurs (Cserkés et al., 2013) ou encore l'occupation du sol à proximité des voies. La connaissance de ces facteurs permet l'élaboration de modèles statistiques prédictifs (Bueno et al., 2015; Found and Boyce, 2011; Rea et al., 2014) utilisés pour placer au mieux les mesures ponctuelles de réduction des collisions (Gunson and Zimmermann, 2015).

Objectif du 2^{ème} chapitre

Selon la méthode statistique utilisée et le modèle d'espèce, la précision des modèles (souvent appelée à tort « R^2 ») varie grandement (Gunson et al., 2011; Sáenz-de-Santa-María and Tellería, 2015). Les modèles prédictifs élaborés pour la grande faune sont en général très « précis », tout en n'utilisant que quelques variables simples comme l'aire de forêt ou de cultures autour d'un tronçon (Hubbard et al., 2000). Il n'en est pas de même pour des espèces plus ubiquistes qui fréquentent l'essentiel des milieux et qui peuvent, pour certaines, traverser les clôtures « grande faune ». Parmi ces espèces se trouve la petite faune, dont le renard roux, et les mustélidés, dont le blaireau d'Europe. Pour ces espèces représentant la majorité des collisions en France sur les voies rapides (Conruyt-Rogéon and Girardet, 2012), il n'existe pourtant pas de modèle prédictif fiable dans un paysage d'agriculture intensive.

L'élaboration d'un modèle prédictif passe par la création d'un modèle explicatif où les principaux facteurs influençant la distribution des collisions sont révélés. Si ces facteurs sont globalement connus pour des groupes d'espèces (donc le cas de la « grande faune » ; Grovenburg *et al.* 2008; Ng *et al.* 2008), il existe peu d'études ciblant une espèce précise. De plus, chaque pays, voir chaque département, ayant des routes aux caractéristiques différentes, il est aujourd'hui demandé de porter l'effort de recherche à des échelles locales afin de prendre en compte les caractéristiques de la chaussée comme facteurs explicatifs potentiels (Gunson et al., 2011).

L'objectif de ce chapitre est d'élaborer un modèle prédictif fiable, en indiquant les facteurs expliquant la distribution spatiotemporelle des collisions avec la petite faune.

Première partie

LES FACTEURS INFLUENÇANT LA DISTRIBUTION SPATIO-
TEMPORELLE DES COLLISIONS AVEC LE RENARD ROUX
(*VULPES VULPES*) SUR LES VOIES-RAPIDES DU BAS-RHIN

CONTEXTE

Le renard roux est l'espèce qui représente le plus grand nombre de collisions véhicule-faune sur voies rapides en France (Conruyt-Rogéon and Girardet, 2012). Sur les voies départementales, les statistiques ne sont véritablement précises que pour le gibier, seules données fiables remontées par les gestionnaires de voirie et la police. Cependant, la mortalité du renard étant à un tiers due à la circulation automobile, nul doute qu'il s'agisse d'une espèce bien représentée dans les collisions réelles sur le réseau routier secondaire (Gosselink et al., 2007; Meia, 2003). Le renard roux est également une espèce agile qui peut franchir les clôtures et qui fréquente tous les milieux. Cela en fait un modèle de choix pour expérimenter différentes méthodes de modélisation statistique.

Différentes méthodes ont d'ailleurs été expérimentées à partir de notre jeu de données afin de trouver celle qui puisse prédire avec fiabilité les collisions avec le renard, et potentiellement avec toutes les espèces. Cette phase de comparaison au travers de laquelle ont été testés sans grand succès les GLM, GAM et GEE, mériterait l'écriture d'un mémoire montrant l'importance de la méthode (à l'instar des excellents mémoires de Albeare (2009) et de Sayegh (2014) sur d'autres données biologiques). De cette expérimentation, non décrite dans le présent mémoire, il est à retenir que sans un « nettoyage » méticuleux des données et le recours aux arbres de régression boostés, il n'aurait pas été possible de prédire avec fiabilité les collisions avec le renard.

Ce n'est cependant pas cette difficulté qui expliquerait le peu d'études existantes sur l'espèce mais plutôt le faible enjeu qu'elle représente en termes de sécurité routière. Parmi les études existantes, Sáenz-de-Santa-María & Tellería (2015) met en évidence que 70% des collisions

d'Espagne impliquent un renard roux. Cserkés et al., (2013) indique les facteurs corrélés aux collisions avec le renard en Hongrie en utilisant l'occupation du sol à proximité des voies et la proximité d'une intersection (passage à faune, échangeur routier ou croisement) comme variables. Il en ressort que les renards sont principalement percutés au niveau d'intersections. Ceci serait dû au raccord, souvent disjoint, de la clôture à l'ouvrage perpendiculaire. Observation également étayée par Grilo et al., (2009) en Espagne. Enfin, Baker et al., (2004) précise que l'intégration du nombre de voies d'une route dans les modèles statistiques permet d'améliorer la variance expliquée de 81%. Ces différentes études mettent en lumière l'importance de considérer la route en elle-même dans les modèles et non juste l'environnement à proximité des voies. Cependant, aucune de ces études n'a créé de modèle prédictif ni n'en a vérifié la précision. Il n'existe pas non plus d'étude sur les facteurs influençant la distribution spatiotemporelle des collisions avec le renard en France.

RESUME DE L'ETUDE

Les facteurs influençant la distribution spatiotemporelle des collisions sur voie rapide avec le renard roux ont été recherchés. A partir de ces facteurs, un modèle prédictif a été créé dont l'efficacité fut examinée.

Les collisions véhicule-faune ont été recherchées sur l'intégralité des 151,5km de voies rapides non concédées du Bas-Rhin entre janvier 2011 et novembre 2016 (71 mois). À chaque collision étaient notées la localisation et l'espèce. La proportion et la densité de collisions avec le renard (FVC), dont les variations saisonnières et les variations interannuelles, ont été calculées. En parallèle, le linéaire routier a été découpé en sections de 100 mètres. À chaque section a été associé son nombre de collisions observé sur les six années, dont la distribution a été expliquée par l'occupation du sol, les caractéristiques des voies, la proximité avec des croisements ou des intersections ; et le trafic. Pour cela, des modèles en arbres de régression boostés ont été créés à différentes échelles d'occupation du sol autour de chaque section. La précision de chaque modèle a été quantifiée à l'aide de différents indicateurs, dont la capacité à prédire les zones de conflits (« hotspots »).

Le renard représentait 28% (n=666) des collisions recensées, dont 18,2% (n=103) des collisions étaient concentrées dans six « hotspots ». La densité de collision était de 0,37 FVC par année et par kilomètre. La majorité des collisions était observée lors des périodes de reproduction et de dispersion de l'espèce. Une visibilité importante de part et d'autre des voies était associée à un plus grand nombre de collisions. Sous 40 000 véhicules/jour, une augmentation du trafic augmentait le nombre de collisions. Au-delà de ce seuil de trafic, un effet dissuasif était observé. Aucun effet des mesures de cloisonnement globales habituelles

(clôture, muret) ne fut observé, suggérant leur inefficience pour l'espèce étudiée. Les facteurs d'occupation du sol étaient les facteurs expliquant le plus la distribution spatiale des collisions. Le meilleur modèle obtenu prenait en compte l'occupation du sol à l'échelle du domaine vital de l'espèce et était capable de prédire avec une bonne précision les collisions sur la totalité du linéaire et dans les « hotspots ».

Ces résultats indiquent que le modèle adopté est capable de prédire la distribution spatiale des collisions avec le renard roux sur les voies rapides. Les données observées et prédites permettront de mieux positionner les mesures ponctuelles de réduction pour l'espèce. La méthode statistique utilisée devrait être utilisée sur les autres espèces afin de créer un modèle unique facilement utilisable par les maitres d'ouvrage.

ETUDE DÉTAILLÉE

Jumeau J., Billaud O., Pommier V., Gausland S., Burel F. & Handrich Y. Parameters driving the distribution of red fox (*Vulpes vulpes*)-vehicle collisions on motorways of the Bas-Rhin, France. *In Prep.*

Factors driving the spatiotemporal distribution of red fox (*Vulpes vulpes*)-vehicle collisions on motorways of the Bas-Rhin, France

Jonathan Jumeau^{1,2,3*†}, Ophélie Billaud^{2*}, Valentin Pommier¹, Sven Gausland², Françoise Burel³, Yves Handrich¹

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

² Conseil Départemental du Bas-Rhin, Place du Quartier Blanc, 67964 Strasbourg, Cedex 9, France

³ Université de Rennes 1, CNRS, UMR 6553 ECOBIO, 35042 Rennes Cedex, France

Running Title: Red fox-vehicle collisions on motorways.

Abstract: Wildlife-vehicle collisions are a serious worldwide problem. Understanding factors driving the spatiotemporal distribution of collisions leads to the creation of predictive models. These latter allow a better placement and conception of mitigation measures. Up to date, no predictive model exists about red fox-vehicle collisions (*Vulpes vulpes*, FVC), while it is one of the most, if not the most, encountered species in European roadkills.

Factors driving FVC in Western European motorways were studied. We performed boosted regression trees on 565 collisions obtained over six years, along 151.5 km of motorways (63.1% of motorways length of the study area), representing 0.74 FVC per kilometre per year. The time, land use at different scales, motorways characteristics and traffic were used as factors. We found a strong correlation between the phenology of the red fox and the temporal distribution of FVC. Concerning spatial distribution, a high visibility of the other road-side environment induced a higher number of collisions, as well as a traffic lower than 40 000 vehicles/day. Beyond this value, the number of red fox-vehicle collisions decreased, suggesting repulsive effect. No effect of road fences was found. Landscape characteristics were the factors explaining the most the spatial distribution of FVC. All our models had high

predictive relevance and were able to accurately predict hotspots. The best model was obtained when considering land use at home range scale of the species.

Tweetable Abstract: Factors driving the spatiotemporal distribution of red fox-vehicle collisions were studied throughout 151.5km of motorways in Eastern France. Phenology, traffic, characteristics of motorways and of adjacent landscapes, were correlated with collisions. These factors were used to create predictive models which correctly predict hotspots.

Keywords: roadkill, carnivores, boosted regression trees, road ecology, fragmentation

Introduction

Fragmentation is a top-ten threat to biodiversity (Maxwell et al., 2016; RIO 1992). It usually starts with habitat destruction, causing extinctions cascades whose importance depends on the area of modification and configuration of residual habitats (Fischer and Lindenmayer, 2007). It decreases species richness of ecosystems, abundances of populations, reproductive and dispersal success, and alters species distribution and their embryonic development (Fahrig, 2003). Isolation of residual habitats patches, called *per se* fragmentation, can lead to ecological and genetic connectivity loss, increasing consanguinity, genetic drift and probability of populations extinction (Fahrig, 2017; Mortelliti et al., 2011). Roads are major determinants of fragmentation and do have intrinsic supplementary effects due to motor vehicles circulation. These supplementary effects, setting roads among identified causes of life sharp decline (Maxwell et al., 2016), are studied in the young field of road ecology (Forman and Alexander, 1998). Their consequences are observed in the *road-effect zone*, where the main pollutants of vehicle traffic operate (Van Der Ree et al., 2011). If

we consider a one-kilometre *road-effect zone*, this area includes 20% of the Earth surface, with almost the totality of the surface of Western Europe and of the east USA (Ibisch et al., 2016). The width and the size of the *road-effect zone* change with road characteristics such as traffic and conception, and with the considered species. Birds could be impacted in an area of one kilometre, against five for large mammals (Benítez-López et al., 2010). Roads induce loss and linearization of habitats, affect dispersal behaviour and increase mortality (Redon (de) et al., 2015; Spellerberg, 1998). These effects can lead to a loss of genetic diversity and an increase of species and population differentiation (Holderegger & Di Giulio, 2010 *but* Prunier et al., 2014).

Among negative consequences of road networks, wildlife vehicle-collisions (WVC) are the most widely known thanks to their high visibility. They often lead to the death of the animal (*roadkill*; Forman & Alexander, 1998). From a wildlife point of view, a lot of worldwide species are concerned. In Indiana (USA), it is estimated that 7.6 amphibians and reptiles are killed per day and kilometre of road during migration period (Glista et al., 2008). WVC are responsible for 35% of annual mortality of Florida panther (*Puma concolor coryi*), currently endangered in south Florida (Taylor et al., 2002), 17% of Iberian lynx (*Lynx pardinus*) in South Spain (Ferrerías et al., 1992) and 40% of European badger (*Meles meles*) in England (Clarke et al., 1998). In south-east Queensland, Australia, 281 koalas are killed every year (Dique et al., 2003). In the three last centuries, WVC would have caused more mortality than hunting, with an estimation of a million vertebrates killed every day in the USA (Forman and Alexander, 1998). From a human point of view, in France, there are 15 deaths and 15 severely injured people every year on roads (ONISR, 2015), linked with 23 000 collisions and an economical cost estimated from 115 to 185 million euros (Vignon and Barbarreau, 2008). Only registered

when there are high material damages, most of known collisions are associated with large fauna, and few data exist on the real number of collisions with smaller fauna, including carnivores.

In order to decrease the number of collisions, factors driving the spatial and temporal distribution of the WVC are studied (Gunson et al., 2011). Biology, including the species phenology, is important. Most of WVC with wapitis (*Cervus canaensis nelsoni*) in Arizona take place in the few hours after sunset (Dodd et al., 2005). Among amphibians, whose immobility behaviour makes them especially vulnerable to collisions (Mazerolle et al., 2005), a light traffic of 10 vehicles/hour is enough to kill a third of a common toad (*Bufo bufo*) population during migration periods (Niemi, 2016). WVC also increase during hunt opening (Göran and Neumann, 2012). Surprisingly, lunar cycle influences the temporal distribution of collisions as 71.3% of WVC with roe deer (*Capreolus capreolus*) in Spain takes place during full moon (Colino-Rabanal et al., 2014). Some environmental factors also influence the spatial distribution of collisions, such as habitat quality around roads, density of populations, and road characteristics (Navarro-Castilla et al., 2014; Niemi, 2016). Among these latter, we can mention the state of pavement (Neumann et al., 2012), the visibility (Gunson et al., 2011) and the proximity to interchanges in motorways (Cserkész et al., 2013). Traffic is one of the most prominent factor (Gunson et al., 2011; Jaarsma et al., 2006). A motorway with 28 000 vehicles per day is responsible for the genetic subdivision in bank vole (*Myodes glareolus*), whereas no genetic effect is observed in this species around roads with 5 000 vehicles per day (Gerlach and Musolf, 2000).

The knowledge of these factors allowed the conception of mitigation measures, separated into two categories. The first aims to change the behaviour of road users: for instance, speed bumps, warning signs, surroundings mowing and wildlife warning systems with sensors (Found and Boyce, 2011; Luell et al., 2003). The second category is directed at fauna. Most known mitigation measures are fences, reducing collisions on motorways with ungulates by 80% in Canada (Clevenger et al., 2001) and even by 100% for moose in Arizona (Gagnon et al., 2013). However, fences reduce ecological connectivity and their systematization is not always adapted (Ascensão et al., 2013). Another measure, iconic of road ecology, is wildlife crossings which allow a safe crossing for fauna (Beben, 2016) and can represent an effective complementary measure with fences (McCollister and van Manen, 2010). Other diverse measures exist but they are not always effective. We can mention cattle guards (Allen et al., 2013), hedges and selection of vegetal varieties (Rea, 2003), lights (Glista et al., 2009), salt licks (Grosman et al., 2009), pole barriers (Zuberogoitia et al., 2015), mirrors and reflectors (Brieger et al., 2016), ultrasound whistles (Scheifele et al., 2003; West, 2008), odour repellents (Kušta et al., 2015), audible rumble strips (Lester, 2015), pavement coloration (Lester, 2015), and game relocation (Bellefeuille and Poulin, 2003). Using these measures is costly and therefore they have to be used where they can reach their optimum efficiency. To this end, the knowledge of factors driving the distribution of WVC for most species is also necessary and can be obtained thanks to collisions study.

The first step consists in collecting data. It usually takes place during motorized patrols progressing at low speed in order to locate smaller or hidden animals. However, an underestimation of collisions is unavoidable because of the fast removing of bodies by scavengers (Antworth et al., 2005) and the low probability of detection of some species, due

to their size and the deterioration caused by vehicle traffic (Santos et al., 2011). Other biases exist, such as patroller skill, multiple inventory of the same body left in place by the patrol and vehicle speed (Guinard et al., 2015). New methods and advices are regularly published in order to lessen these biases (Guinard et al., 2015). From collected data, studies usually calculate the number of WVC per road segments, identify those with the highest WVC probabilities (called *hotspots* ; Ramp, Caldwell, Edwards, Warton, & Croft, 2005), the temporality of collisions (Kazemi et al., 2016) and the environmental factors influencing the spatiotemporal distribution of collisions (Ruiz-Capillas et al., 2015). Based on the latter, predictive models are created (Bueno et al., 2015; Found and Boyce, 2011; Rea et al., 2014) allowing the positioning of mitigation measures on hotspots of existing or future roads (Gunson and Zimmermann, 2015).

In France, the red fox (*Vulpes vulpes*) is the species with the highest number of observed collisions. It represents 37% of WVC in French motorways (Conruyt-Rogéon and Girardet, 2012). In Portugal, up to 20 individuals are killed per year and per 100 km-road segment (Grilo et al., 2009). Sáenz-de-Santa-María & Tellería (2015) informs that 70% of Spanish roadkills involve the red fox. This species is a social canid, widely spread throughout northern hemisphere and introduced in Australia (Hoffmann and Sillero-Zubiri, 2016). It is an omnivorous and opportunistic species, easily colonizing new territories, including urban areas (Doncaster and Macdonald, 1997; Trehwella et al., 1988). Individuals travel long distances. During mating season, between mid-January and mid-February, males can travel up to 12 kilometres per day (Meia and Weber, 1995). In autumn, juveniles can disperse up to 250 kilometres (Meia and Weber, 1995). Individuals without territory travel long distances to find a free territory or a place in a group of youngsters (Zimen, 1980). These long travels lead the

red foxes to cross many roads, exposing them to WVC. Hunting, diseases and habitat degradation have also a strong impact on this species (Hoffmann and Sillero-Zubiri, 2016). In Mongolia, the species is marked as quasi-threatened on IUCN red list (Clark and Munkhbat, 2006), mainly because of hunting. In South Korea, the red fox is a threatened species due to the loss of its habitat and poaching (Yu et al., 2012). In spite of these threats and the high observed road mortality, few studies took interest in factors driving the probability of collisions with this species (Baker et al., 2004; Cserkés et al., 2013; Grilo et al., 2009; Morelle et al., 2013; Smith-Patten and Patten, 2008). In fact, most of the studies focus on species groups and more are needed at specific scale on located roads (Gunson et al., 2011).

Questions

Our objective was to study the spatiotemporal distribution of Red-fox-vehicle collisions (FVC) in motorways in order to create a predictive model allowing a better placement and conception of mitigation measures. Three questions were raised:

- (1) What is the proportion of FVC on total WVC in the study area? ;
- (2) What are the significant factors driving the spatiotemporal distribution of FVC? We expected that both road conception and land use had an effect on FVC distribution. We also expected that most FVC occurred at breeding and dispersal seasons of the red fox ;
- (3) What is the relevance of predictive models associated with FVC? We considered as relevant a model which can at least correctly predict hotspots.

Material and methods

Protocol

Study area

The study was performed in the Department of Bas-Rhin (Alsace, Grand-Est, France) which has a semi-continental climate. The average temperature is 10.4°C with an atmospheric temperature range of 30°C. The annual precipitation is about 700mm per year with an average altitude of 150m. In the western part of Bas-Rhin, there is a range of low mountains forming the geomorphological unit of the Vosges. Its flora is mainly dominated by spruce, pine, fir, common beech and oaks. In the East, the Rhine River is bordered by many wetlands. The Rhine tributaries coming from the Vosges go through a large agricultural plain landscape dominated by maize and wheat crops.

Roadkill collection

The study focused on the 151.5km of national motorways, representing 63.1% of total motorways length of the study area. The road density of the Department of Bas-Rhin is quite high (1.9 km/km² vs 1.77 at national scale) with more than 10 000km of secondary roads and 240km of motorways. Motorways were daily monitored by professional patrols between 5am and 2pm. Four cars were used with one person on board. Car speed was set at 90km/h. Roadkills were looked for between January 2011 and November 2016 (71 months). When a roadkill was found, patrollers wrote down the date, hour, location (100m accuracy), road side, motorway number and species. Exhaustiveness of data of the three first years was checked on a previous study ([Annexe n°II-3](#)).

Motorways characteristics

Daily traffic for few kilometres-sections of motorways ($5.29 \pm 0.97 \text{ km}$) was obtained by the road manager. Exact location of wildlife crossings was checked in 2013 and no new wildlife crossings have been built since. Characteristics of motorway conception such as fence, central reservation width or road configuration (**Tab. 1**) were obtained via Street View © Google 2013 with a 10m accuracy.

Land cover

Landscape elements (forests, urban area, hedgerows... **Tab. 1**) were checked in 2013 with an accuracy of 1/10 000 (CIGAL, 2013).

Table.1. Used factors. Abbreviations beginning with an « A » are areas and those with a « D » are distances. The bold modalities are a result of merger modalities. Road configurations are adapted from Clevenger, Chruszcz, & Gunson (2003).

Quantitative factors Areas (ha) and Distances (m)	Qualitative factors	
- Annual crops (Aac) - Fallow lands (Afl) - Deciduous forest (Ad) - Grassland (Ag) - Orchard (Ao) - Urban (Au) - Roads network (Ar) - Wildlife crossing (Dwc) - River (Driv) - Interchange (Dics) - Bridges (Db) - Service portal (Ds) - Railway (Drw) - Hedgerow (Dh) - Meadow (Dm) - Plantation (Dp)	Motorways characteristics	Modalities
	Fences (F)	0 : absence 1 : unilateral 2 : on both sides
	Central reservation width (CRW)	0 : absence of CR 1 : $CR \leq \frac{1}{2}$ lane 2 : $\frac{1}{2}$ lane < $CR \leq 1$ lane 3 : 1 lane < $CR \leq 2$ lanes 4 : $CR > 2$ lanes
	Central reservation vegetation (CRV)	0 : absence of CRV 1 : grassland 2 : Shrubs < 50cm 3 : Shrubs > 50cm, trees
	Number of road lanes (NL)	From 2 lanes to >7 lanes
	Road configuration (RC)	1 : raised  2 : part raised  3 : level  4 : buried-raised  5 : part buried  6 : buried 
	Sides crash barriers (SCB)	0 : absence 1 : metal 2 : concrete 3 : wall/tunnel
	Central crash barriers (CCB)	0 : absence 1 : metal 2 : concrete
-Traffic (vehicles/day) (Tr)		

Method

Spatial distribution of FVC

Spatial Statistical unit

The 151.5km of motorways were divided in 100m sections, with no distinction of road side. The number of FVC over the six years per section was calculated as the sum of number of FVC of a section plus the number of FVC of the two adjacent sections. The statistic unit used a dependent variable, corresponded to the number of FVC over the six years, on 300m per 100m section. The choice to include 100m on both sides of each section (300m) was made considering low accuracy of roadkill location (100m) and that an animal can follow a road before crossing it (Huijser et al., 2008).

Factors

To explain and predict spatial distribution of FVC on 300m per 100m section, motorways characteristics and land cover were used as factors. Five round-ends buffers of 100, 200, 500, 1 000 and 2 000 metres width were created around each 100m section; 2 000m corresponding to the diameter of a Red-fox home range (Artois et al., 1990; Henry, 2004). For each buffer and each 100m section, the area and the distance to each landscape element were measured. Mean daily traffic on the six studied years, distance to the nearest wildlife crossing and characteristics of motorway were assigned to each 100m section (**Tab.1**).

Prerequisites

Non-random distribution of FVC was assessed with Ripley's K function (Dixon, 2006). Hotspots were found using Kernel Density Estimation tool (Anderson, 2009). Poisson distribution of collisions was assessed with graphical visualisation and Pearson chi-squared test. The collinear factors were identified and removed with a stepwise procedure, based on the Variance Inflation Factor associated with ACP and Spearman tests corrected by Holm's method (Holm, 1979). To ensure homogeneity of used factors, the stepwise procedure was only performed on factors of the 500m large buffer, as the intermediate buffer size. Identified collinear factors were then removed on other buffer sizes. Qualitative factors with too low modality sample size (<10) were removed from analyses (**Table 1**). When it was possible, different modalities of a qualitative factor were pooled to increase class sample size (**Table 1**).

Predictive Models

To explain the number of FVC per 100m sections by factors, models based on the boosted regression tree (BRT) method were created (Elith et al., 2008). BRT method is well adapted to ecological data (Albeare, 2009). Models created by this method do not give p-values but provide the relative influence (RI) of each factor in reducing overall model deviance. As suggested by Albeare (2009), the learning rate *lr* was set to obtain at least 1 000 regression trees. The tree complexity was set at two. To avoid overparametrization, each model was simplified using the *dismo* package (Elith and Leathwick, 2017). Only factors kept in final models (after simplifications) and with at least 3% of relative influences were considered significant. A model was created for each buffer sizes (100, 200, etc.). As the characteristics of motorway were highly variable at small scale, the model based on the 100m

large buffer (“buffer 100m” model) was used to explain their possible effects on FVC. The model based on the 2 000m large buffer (“buffer 2 000m” model) was used to explain those of land cover. Considering the home-range of the red fox, we have limited interpretation of distances higher than 2km (Artois et al., 1990; Henry, 2004).

Relevance of models

To check the relevance and accuracy of the five created models (one for the five ranger of buffer), a testset cross validation was performed (Payam et al., 2009). The training set was composed by two thirds of the data. These data were randomly chosen per groups of one-km long adjacent sections (i.e. if the 100m section number 56 was selected, then all sections from the 56 to the 65 were too), criterion used as hotspots were identified as groups of sections. Models based on training set were called “validation models”. These models were used to predict the spatial distribution of FVC using factors of the test set (composed by the last third of the data). Predicted FVC by the validation models were then compared to observed FVC of the test set, as well as predicted FVC by the full models were compared to observed FVC of the whole data, for each of the five “buffer size “ models (100, 200...) using the following likelihood parameters:

- *Mean Absolute Error* (MAE), showing the similarity of data positions between *predicted* and *observed* FVC (Sayegh, 2014). A small MAE corresponding to a high data position similarity ;
- *Absolute difference of standard errors* (SDD) showing the similarity of data dispersion between *predicted* and *observed* FVC (Sayegh, 2014). A small SDD corresponding to a high data dispersion similarity ;

- *Mean Bias Error* (MBE) showing the under/over-estimation of *predicted* FVC (Sayegh, 2014). A negative MBE value corresponding to an under-estimation ;
- *Paired Wilcoxon signed-rank test* between predicted and observed FVC. The null hypothesis corresponding to a statistical population similarity. Two tests were performed. The first between predicted and observed FVC of the validation models as cross-validation (called “validation test”); the second between predicted and observed FVC of models created on the full data, but only FVC of sections of identified hotspots (called “hotspot test”);
- The pseudo R^2 called D^2 as the percentage of explained deviance (Albeare, 2009) was calculated for the five full models

For each likelihood parameter, the “buffer size” model (100, 200, etc.) with the best likelihood parameter earned one point. Each non-significant Paired Wilcoxon signed-rank test and the highest D^2 created one point too. The model size with the highest number of points was considered as the best predictive model.

Temporal distribution of FVC

To study the temporal distribution of FVC, the number of FVC per month per year was used as statistical unit. This unit was used as dependent variable of a Poisson additive generalized model using month and year as factors. The significance threshold of GAM was set to $p < 0.05$.

Statistics were performed with R software (v3.3.1) and GIS analysis using ArcGis® (v10.2.2). Data are showed as mean ($\pm$ standard error of the mean).

Results

Portion of red foxes collisions

Among the 71 months of study, 2 347 roadkill were found. There were 391 (± 27) roadkills per year and 0.13 roadkill per 100m sections per year. The large fauna (roe deer (*Capreolus capreolus*), red deer (*Cervus elaphus*), wild boars (*Sus scrofa*)...) represented 4% ($n=101$) of total roadkills. The carnivores (red foxes, mustelids, cats) represented 67% ($n=1\,571$) of total roadkills. Birds (hawks, white storks, owls and other larger than a dove) represented 21% ($n=491$) of total roadkills. The last 8% ($n=184$) corresponded to unidentifiable animals. Exact species list is not given considering the identification error risk of some species (i.e. mustelids) and the heterogeneity of knowledge of field assistants.

The red fox was the most current species, representing 28% ($n=666$) of total roadkills and 42% of roadkills with mid-sized mammals. The FVC density was 0.74 collisions per year per kilometre. Among the 666 FVC, there were 101 location errors. These data were kept for temporal analysis but discarded from spatial ones. Six hotspots were identified, representing 7.1% (10.7km) of the total studied road length. They included 18.2% ($n=103$) of the total of red fox-vehicle collisions (FVC). A large hotspot of 3.3km long (2.18%) was present in the south, including 3.9% ($n=26$) of total FVC.

Factors driving the spatiotemporal distribution of FVC

Temporal distribution of red fox-vehicle collisions

The number of FVC varied between months ($\chi^2=89$; $e.d.f.=8.293$; $p<0.001$; **Fig. 1**). It decreased over the six years of study ($\chi^2=10.06$; $e.d.f.=1$; $p=0.001$).

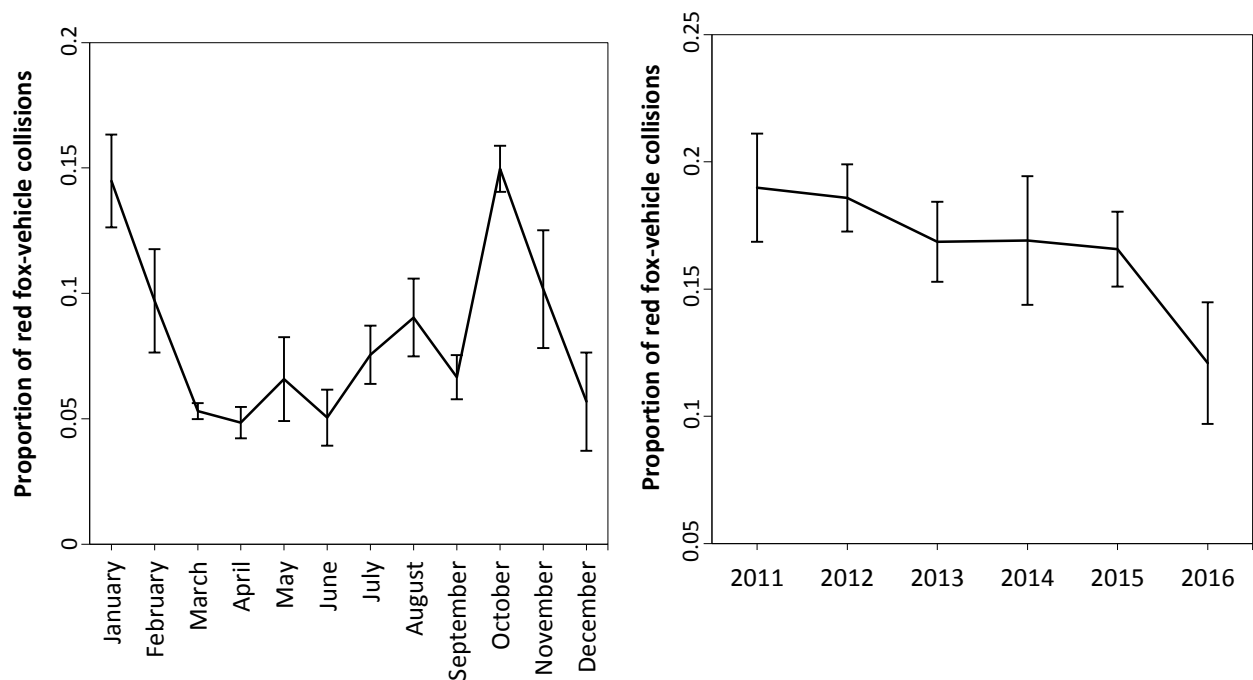


Figure 1: Temporal variations of red fox-vehicle collisions on the six years study as the function of the months. In black, the mean of the six studied years. Errors bars are standard error of the mean. Highest numbers of FVC were observed in January and October.

Characteristics of motorway conception and traffic (explained by “buffer 100m” model)

Among motorway conception characteristics, only the road configuration (raised, part buried...) was significant $RI=7.3\%$; **Fig. 2**). Number of collisions per section was not influenced by a part buried (RC5) and a level (RC3) configuration. A part raised (RC2) and raised (RC1) road decreased it, while a buried-raised (RC4) or buried (RC6) one increased it. Number of collisions was positively correlated with traffic ($RI=4.9\%$) up to 40 000 vehicles/day; beyond that, it was negatively correlated. The positive or negative effect of quantitative factors on number of FVC and their correlations are **Table 2**.

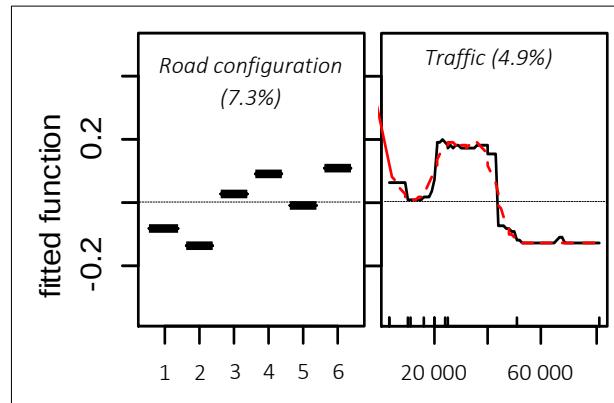


Figure 2: Relative influence (RI) and fitted function of significant motorway conception characteristics factors for model 100. Y axis: fitted function (dark line) and smooth fitted function (red dotted line); the black dotted line represented the null value: above/under this line, the factor increased/decreased the number of FVC; X axis: modalities of road configuration (**Table 1**) and traffic as number of vehicles per day. Configurations 1 (raised) and 2 (part raised) decreased FVC and configurations 4 (buried-raised) and 6 (buried) increased them.

Characteristics of landscape (explained by “buffer 2 000m” model)

Among the landscape characteristics, 16 inferred significantly with the RVC (**Fig.3**). Number of collisions was positively correlated plantation distance (RI=7.4%), interchange distance (RI=7.3%) and urban area (RI=3.6%). The correlation was negative with distance to bridge (RI=6.6%) and meadow (RI=5.6%), and with area of deciduous forest (RI=4.6%), and grassland (RI=4.1%). The other correlations were more complex (i.e. positive then negative for distance to wildlife crossing (RI=4.9%)) for orchards area (RI=11.7%), service portal distance (RI=8%), hedgerows distance (RI=7.8%), railway distance (RI=5.4%), fallow lands areas (RI=5.3), river distance (RI=5.3%) and road network (RI=3.3%; **Tab. 2**).

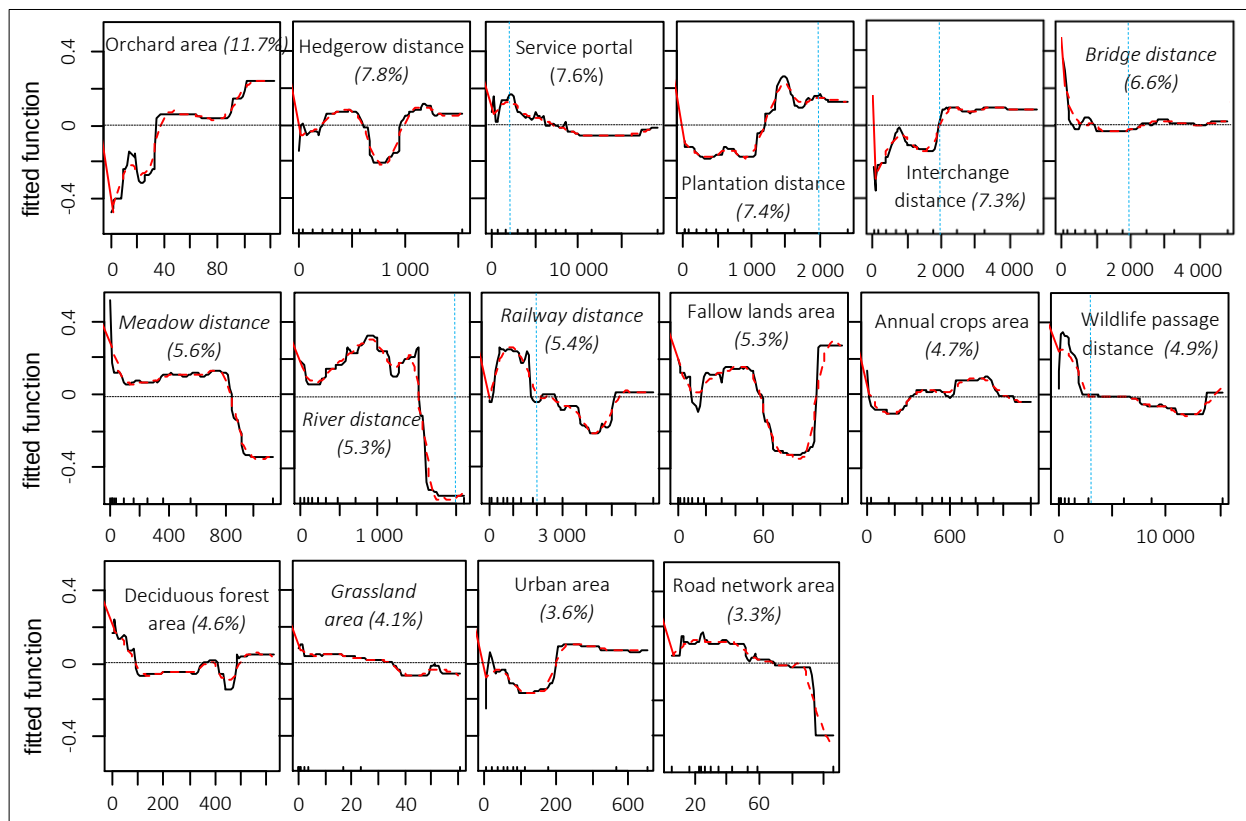


Figure 3: Influence relative (RI) and fitted function of significant factors for the buffer model 2000. Y axis: fitted function (dark line) and smooth fitted function (red dotted line); the black dotted line represented the null value: above/under this line, the factor increased/decreased the number of FVC; X axis: modalities of qualitative factors (Table 1) or distances (m) and areas (ha) of quantitative factors; the blue-dotted line is home-range of *Vulpes vulpes* in similar landscapes.

On all the five buffer models: factors with the highest influence

The distance to interchanges (*Dics*) had the highest mean relative influence (9.55%; **Tab. 2**). Followed by orchards area (*Ao*; 8.21%), but this last factor was only significant at landscape scale as it was kept in models only from a buffer size of 500m. The *road configuration* factor was the only significant qualitative one and its importance was particularly local as kept in models only below buffer size of 500m.

Table 2: Relative influence of significant factors for each buffer model. The two factors which had the higher total explained deviance for each model are in bold. The empty boxes correspond to an absence of significance.

Factors Model	Dics	Ao	Dp	Ds	Dh	Ar	Db	Drw	Driv	Dwc	Dm	RC	Aac	Tr	Au	Ag	Afl	Ad
100	12.0		8.34	8.33	7.31	9.42	5.38	7.43	5.88	6.50	5.23	7.31	3.29	4.93				
200	10.4		8.83	9.07	8.33	8.36	6.27	6.82	5.84	6.45	5.36		5.34	4.44				
500	9.81	4.56	8.06	7.89	8.40	5.11	7.03	6.18	6.50	6.10	6.07	3.19	3.46	3.30	3.17			
1000	8.27	8.36	8.18	6.68	7.14	7.30	6.38	4.72	5.11	4.76	5.05		3.81	4.43	4.25	5.36		
2000	7.27	11.7	7.36	7.96	7.77	3.27	6.58	5.41	5.25	4.93	5.57		4.75	3.59	3.62	4.09	5.28	4.56
Mean of kept factors	9.55	8.21	8.15	7.99	7.79	6.69	6.33	6.11	5.72	5.75	5.46	5.25	4.13	4.14	3.68	4.73	5.28	4.56
Effect on FVC	-/+	-/+	-/+	+	-+/-/+	+/-	+0	+	+/-	+	+/-		0	+/-	-/+	0/-	+/-/+	+0
Correlation	+	+	0/+	-/+	+/-/+	+/-	-0	+/-	+/-	+/-	-0/-		-+/-	+/-	+	-	0/-/+	-0

Relevance of predictive models

The mean proportion of total explained deviance was of $D^2=57\%$ (**Tab. 3**). All validation models correctly predicted the number of collisions (“validation test”) but considering the case of hotspots only, only the “buffer 2 000m” model correctly predicted these on hotspots (“hotspot test”). The “buffer 2 000m” model was also the one with the least predicted values overestimated (MBE=0.07) and the closest predicted FVC and observed FVC (MAE=0.95). The “buffer 2 000m” model was chosen as the best predictive model with the highest score. However, it should be noted that despite the difficulty to well predict the hotspots, all the models had similar likelihood parameters.

Table 3: Relevance of predictive models. The most relevant values for each likelihood parameters are in bold. The model “2 000” was the best model.

Likelihood parameters Model	D ²	MAE	MBE	SDD	Validation test (p-value)	Hotspot test (p-value)	SCORE
100	0.54	0.99	0.08	0.68	0.965	<0.001	2/6
200	0.57	0.98	0.08	0.71	0.735	<0.001	2/6
500	0.58	0.96	0.1	0.74	0.783	<0.001	3/6
1000	0.58	0.97	0.17	0.71	0.148	<0.001	2/6
2000	0.58	0.95	0.07	0.72	0.514	0.819	5/6

Discussion

Proportion of red foxes collisions on motorways

As expected, the red fox was the species with the highest number of roadkill (28% of all WVC and 42% of carnivores) during this six-year long study on motorways. This is close to the results of a similar six-years long study, where 70% of the carnivores roadkill found on Spanish motorways concerned the red fox (Sáenz-de-Santa-María et al., 2015). However, in our study, the roadkill collection might be biased by the fact that patrollers were alone on the car and their speed was set at 90km/h. In this work condition, some hidden carrions or small mammals may have been missed by patrollers (Guinard et al., 2015). Nevertheless, the census was carried out daily, starting at dawn, reducing the deterioration caused by vehicles (Ratton et al., 2014).

Factors driving spatiotemporal distribution of FVC

Temporality

As expected, most FVC occurred in breeding (January) and dispersal (October) season. This result shows the need to consider phenology of targeted species in the use of temporary mitigation measures (D'Amico, Román, de los Reyes, & Revilla, 2015 ; Garriga, Franch, Santos, Montori, & Llorente, 2017). The observed decrease of the number of red foxes killed over the six-years study could be explained by the variations of red fox abundances close to the motorways (Baker et al., 2004) or by the increase of traffic on major motorways with more than 40 000 vehicles/day over the same period (SETRA, 2015).

Motorways characteristics

If increasing traffic under 40 000 vehicles/day increased the number of collisions with red fox (similarly to Kazemi et al., 2016), the present study shows that above this threshold, the correlation becomes negative. We suggest here that a low traffic allows the red fox to attempt crossing roads but individuals are more likely to be hit when the traffic is close to 40 000 vehicles/day. In the contrary, a high traffic is disincentive and fewer FVC are found as fewer foxes would dare to try a crossing. A similar result to Grilo et al., (2009) in Spain with red fox showing a disincentive effect of traffic higher than 1 200 vehicles/night. Instead of limiting the traffic on motorways, speed limitation may be a possible efficient mitigation measure to decrease the number of roadkill. Despite an observed effect of traffic, it is difficult to modify the number of vehicles using motorways. Speed limitation is however an interesting measure to decrease roadkill. The number of collisions with ungulates decreased with higher speed limit in United States (Lao et al., 2011) and in Spain (Valero et al., 2015). It was unfortunately impossible to test this factor given the homogeneous speed limit encountered for the motorways of the Bas-Rhin.

All modalities of the “road configuration” factor which were positively correlated with collisions correspond to a situation of a high visibility of the environment on the other side of the roadway (level, buried-raised and buried). This good visibility would result in a greater motivation for the red fox to cross the road as it is already known for ungulates (Lao et al., 2011). Conversely, reduced visibility (raised and part raised roads) deterred fauna from crossing the roads, a similar result to Clevenger et al., (2003) with mammals, including carnivores, in Canada. The number of road lanes was not significant whereas (Baker et al.,

2004) demonstrated a positive correlation between numbers of road lanes and number of FVC. However, this cited study included secondary roads which were not considered in our study.

Our results show that fences had no effect on the number of FVC. This is to be noted considering that these mitigation measures are the most common WVC mitigation measures on motorways (Clevenger et al., 2001; Van der Ree et al., 2016). This result could be explained by the red fox agility which could climb fences or go throughout their large meshes, or by the potential presence of holes in fences along motorways. In this last case, this result would be also significant for other species, less agile.

Landscape characteristics

A possible way to test the “holes effect” with the studied species was to use the distance to the nearest motorway service portal as a factor. Indeed, the bottom part of these portals were poorly designed to prevent risks of intrusions and could increase the number of collisions with animals following fences (Carsignol et al., 2005). In our study, there were more collisions in immediate vicinity of these portals, therefore suggesting a partial efficiency of fences.

The observed positive correlation between the number of FVC and distance to wildlife crossing, at small distance, suggests a good effectiveness of these structures on roadkill mitigation (Hardy et al., 2003; Puig et al., 2012). However, the correlation, yet strong, was insufficient to decrease number of FVC. The presence of wildlife crossing therefore increased number of FVC. However, this was probably more due to the environment, as crossings were built in landscapes with ecological importance and so with higher abundances of foxes.

Another factor significantly correlated with the number of FVC was the distance to interchanges. These road crossing areas are often associated with hotspots, probably because of the interruption of fence continuity, as proven by Cserkés et al., (2013) with the red fox in Hungary. Our present study didn't find this result, the number of FVC being lower close to them. We assume that road complexes formed by interchanges creates a deterrent network to red foxes. However, there were more collisions close to bridge, another place where fence continuity is interrupted but with a lesser road density.

Orchard area increased the number of FVC and was the landscape factor explaining the greater deviance. This was presumably biased due to the high orchard concentration encountered in the largest hotspot of our study (the one of 3.3km, representing 3.9% of FVC). This hotspot was located south close to the Vosges Mountains, in a less agricultural and more heterogeneous landscape. Orchards would represent here a heterogeneous landscape and higher quality habitat for the red fox. Thus, there were probably higher abundances of this species there, because of the heterogeneity rather than the orchards themselves (Baker et al., 2004). However, orchards, as open environments, are also hunting ground for red foxes (Meia, 1994). There were fewer FVC near hedgerows and plantations. These two landscape elements provide a cover used by dispersing subadults (Meia, 1994) and adults as hunting areas, with high species richness and abundances of prey (Fahrig, 2017; May and Norton, 1996). Thus, we expected a positive correlation between these factors and the number of FVC but we have found the opposite relationship. The negative observed correlations could be explained by the landscape structure formed by hedgerows and plantations. They constitute linear lines, parallel to roads, which would keep red foxes far from roads as they might follow them. Finally, the high variation in the effect of hedgerow distances on the number of FVC

could be explained by land cover organisation in the studied area. The latter was mostly composed of farmlands with few but large semi-natural elements, located far from the motorways. These elements contained many hedgerows and were only included in the “buffer 1 000” and “buffer 2 000” models, demonstrating their higher distance to the motorway and explaining the decrease of FVC close to a distance of 1 000m.

Relevance of predictive models

All models predicted FVC with a relatively high precision. This result would suggest that models based on boosted regression trees can be useful tools to predict WVC. Further analyses comparing the BRT method to other statistical approach are needed. The model “2 000” was the only one that correctly predicted the number of collisions in hotspots and was slightly more accurate than the other models. Linked to few significant local factors, this result indicates the importance of considering land cover at the home range scale of studied species in the elaboration of WVC predicting models. However, this does not exclude considering motorways characteristics during road planning process.

Conclusion

Wildlife-vehicle collisions are a serious problem in many parts of the world. Understanding factors driving the spatiotemporal distribution of collisions leads to better placement and conception of mitigation measures. Our study revealed factors driving the number of red fox-vehicle collisions such as phenology, landscape and motorways characteristics. Further mitigations in hotspots are needed as fences have shown their inefficiency in this study, probably due to discontinuities in fences. Hence, holes should be periodically looked for, and service portals need better conception. Our study also revealed

the need to consider the land use at the home range size of studied species. The models created will make possible to predict collisions with foxes on a larger scale and in planning-roads. Further models should be made with other species in order to make a synthesis of factors influencing the spatiotemporal distribution of vehicles collisions with carnivores and other mid-sized mammals.

Author Contributions

All authors approve this version of the manuscript. They agree to be accountable for the aspects of the work that they conducted, and will ensure that any questions related to the accuracy or integrity of any part of their work are appropriately investigated and resolved. JJ conceived the idea and design methodology; JJ and VP collected the data; JJ, SG and OB carried out data analysis; JJ, OB, YH and FB organised the writing of the manuscript. All authors played an active part in the drafting of the manuscript.

Role of the funding source

This study was conducted through the CERISE project research and was funded by the French Minister of Ecology (DREAL Alsace) and the Departmental Council of the Bas-Rhin (CD67). They had no role in the study design, writing, collection, analysis and interpretation of data. They agree to the publication of this study.

CONCLUSION ET PRINCIPAL MESSAGE (ETUDE 4)

Il est possible de prédire avec précision les collisions véhicule-renard sur les voies rapides du Bas-Rhin en utilisant une liste exhaustive de facteurs et une méthode statistique rigoureuse. L'exercice est à élargir à d'autres taxons en fonction des données disponibles.

Seconde partie

LES FACTEURS INFLUENÇANT LA DISTRIBUTION SPATIO-TEMPORELLE DES COLLISIONS AVEC LE BLAIREAU D'EUROPE (*MELES MELES*) SUR LES VOIES-RAPIDES DU BAS-RHIN

CONTEXTE

Le blaireau européen n'a clairement pas l'agilité du renard. Il n'escalade donc pas les clôtures à gibier empêchant la faune de traverser les routes, mais il peut creuser efficacement en dessous. Il traverse les haies de guidage et emprunte la moindre petite ouverture des grillages. En ce sens, le blaireau est un bulldozer terrassier passe-partout. Alors tout comme pour le renard, l'équation de la prédiction des collisions ne peut pas se limiter à la prise en compte de quelques éléments du paysage et de la clôture. La question se pose à nouveau : peut-on alors prédire les collisions avec le blaireau ?

Il s'agit d'une question d'une certaine importance. Le blaireau d'Europe est la seconde espèce en nombre de collisions sur les voies rapides de France (Conruyt-Rogéon and Girardet, 2012). Pourtant, tout comme pour le renard, le nombre d'études est relativement faible. Cserkés et al. (2013) nous apprend qu'en Hongrie, la majorité des collisions avec le blaireau sont situées là où la clôture à gibier n'est pas enfoncée dans le sol. Il creuserait donc bien en dessous. Elles ont également lieu à proximité des zones de fortes densités de population de l'espèce. Kinley & Newhouse (2009) nous apprend que les CVF sont la première cause de mortalité du blaireau d'Amérique (*Taxidea taxus*), une espèce similaire à son cousin européen mais aux mœurs plus solitaires. Cette étude précise que les clôtures bétonnées ciblant la petite faune ne réduisent pas le risque de collisions mais que la présence de passage à faune le permet.

RESUME DE L'ETUDE

Les facteurs influençant la distribution spatiotemporelle des collisions sur voie rapide avec le blaireau européen ont été recherchés. À partir de ces facteurs, un modèle prédictif a été créé dont l'efficacité fut examinée.

Les collisions véhicule-faune ont été recherchées sur l'intégralité des 151,5km de voies rapides non concédées du Bas-Rhin entre janvier 2011 et novembre 2016 (71mois). Pour chaque collision ont été notées la localisation et l'espèce. La proportion et la densité de collisions avec le blaireau (BVC), les variations saisonnières et les variations interannuelles ont été calculées. Le linéaire routier était découpé en sections de 100m. À chaque section était associé son nombre de collisions observé sur les six années, dont la distribution ont été expliquée par l'occupation du sol, les caractéristiques des voies, la proximité avec des croisements ou des intersections ; et le trafic. Pour cela, des modèles d'arbre de régression boostés ont été créés à différentes échelles d'occupation du sol autour de chaque section. La précision de chaque modèle a été quantifiée à l'aide de différents indicateurs, dont la capacité à prédire les zones de conflits (« hotspots »).

Le blaireau représentait 10% (n=241) des collisions recensées, dont 32,8% (n=79) des collisions étaient concentrées dans six « hotspots ». La densité de collision était de 0,13 FVC par année et par kilomètre. La majorité des collisions était observée lors de la période de reproduction de l'espèce. Un trafic important, de larges routes ainsi qu'une grande proximité aux échangeurs routiers, aux passages à faune et aux d'habitats de l'espèce, étaient corrélés avec un nombre élevé de collision. Aucun effet des mesures de cloisonnement globales habituelles (clôture, muret) ne fut observé, suggérant leur inefficience pour l'espèce étudiée.

Les modèles pouvaient correctement prédire la distribution spatiale des collisions, dont les « hotspots », mais ne sont pas généralisables à d'autres paysages.

Ces résultats indiquent qu'il est possible de prédire la distribution spatiale des collisions avec le blaireau sur les voies rapides. Les données observées et prédites permettront de mieux positionner les mesures de réduction ponctuelle pour l'espèce. Tout comme il a été conclu pour le renard, la méthode utilisée (nombre importants de facteurs considérés et rigueur statistique) devrait être utilisée sur les autres espèces afin de créer un modèle unique facilement utilisable par les maitres d'ouvrage.

ETUDE DÉTAILLÉE

Jumeau J., Billaud O., Poulin N., Burel F. & Handrich Y. Parameters driving the distribution of European badger (*Meles meles*)-vehicle collisions on motorways of the Bas-Rhin, France. *In Prep.*

Factors driving the spatiotemporal distribution of European badger (*Meles meles*)-vehicle collisions on motorways of the Bas-Rhin, France

Jonathan Jumeau^{1,2,3†}, Ophélie Billaud^{2‡}, Poulin Nicolas⁴, Françoise Burel³ & Yves Handrich¹

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

² Conseil Départemental du Bas-Rhin, Place du Quartier Blanc, 67964 Strasbourg, Cedex 9, France

³ Université de Rennes 1, CNRS, UMR 6553 ECOBIO, 35042 Rennes Cedex, France

⁴ Université de Strasbourg, CNRS, UMR 7501 IRMA, 67084 Strasbourg Cedex, France

† Corresponding author: jumeau.jonathan@gmail.com Tel: (0033)6 07 62 33 63, Postal address: CD67, SPI, J. Jumeau, Place du quartier Blanc, 67967, Strasbourg Cedex 9, France

Running Title: European badger-vehicle collisions on motorways.

Abstract: Wildlife-vehicle collisions are a serious worldwide problem. Understanding factors driving the distribution of collisions leads to a better placement and conception of mitigation measures. Predictive models are created but their relevance can be low due to non-relevant statistical method and few data existing on carnivores. We choose to study factors driving the European badger-vehicle-collisions, as it is a species represented in a large amount of collisions in Western European motorways. We performed boosted regression trees on 241 collisions along 151.5 km of motorways to explain variations of the number of badger collisions. We used land use at different scales, motorways characteristics, and time as co-variables. We found a positive correlation between the breeding seasons of the badger and the number of collisions. A high traffic, large roads and the proximity to interchanges and wildlife crossings structures were associated with fewer collisions. Habitats, particularly hunting places were associated with higher number of collisions. No effect of fences was found. All our models had high predictive relevance ($D^2=0.6\%$) and correctly predicted hotspots located. Yet, they should be cautiously generalised. The statistical method used

should now be performed on other species of small wildlife to create a single predictive model for a better placement of mitigations measures.

Abstract: Factors driving the spatiotemporal distribution of European badger-vehicle collisions were studied throughout 151.5km of motorways in Eastern France. Phenology, characteristics of motorways and of adjacent landscapes, were correlated with collisions. These factors were used to create predictive models which correctly predict hotspots.

Keywords: roadkills, small mammals, boosted regression trees, road ecology, fragmentation

† Corresponding author. Tel.: +33 06 07 62 33 63

E-mail address: jumeau.jonathan@gmail.com

Introduction

L'introduction de cette étude étant identique à celle de l'étude précédente (article renard), seul le paragraphe présentant la biologie de l'espèce cible est présentée.

The European badger (*Meles meles*) is a member of mustelids family, common from Portugal to China (Kranz et al., 2016). This fossorial species is mostly nocturnal but can be found before sunset during summer. The European badger can live alone, in a mixed group ranging from 2 to 35 individuals. Its activity can vary along seasons. Daily distances covered by an individual vary from 800m in winter up to 4 500m in summer (Do Linh San, 2002a). A main breeding season occurs between March and February. A less pronounced one takes place between April and March and another one between July and October, but females can

reproduce all year long (Do Linh San, 2006). The home range is highly variable depending to landscapes, available resources and season. Home range can vary from 4ha in winter to 326 in autumn in Swiss Alps (Ferrari, 1997). Concerning the American badger (*Taxidae taxus*), a similar species but more solitary, its main cause of mortality is WVC (Kinley and Newhouse, 2009). In England, WVC are responsible of 40% of European badger casualties (Clarke et al., 1998). In Denmark, (Aaris-Sørensen, 1995) showed that European badger vehicle-collisions (BVC) highly increased between 1970 with 200 BVC to 3 600 in 1991. Its ability to dig allows the badger to avoid fence mitigation effect (Cserkés et al., 2013). This could induce difficulties to predict BVC.

Questions – Hypothesis

Four questions were raised: (1) What is the proportion of badger-vehicle collisions (BVC) on total WVC in the study area? ; (2) What is the temporality of BVC? ; (3) What are significant factors driving spatial distribution of BVC? ; (4) What is the relevance of BVC prediction models? A high number of BVC on total collisions was expected in breeding season. High effect of land use and no effect of fence were expected.

Material and methods

Le protocole et la méthode sont très similaires à ceux de l'article renard. Les seules différences sont :

- *L'effet des variables paysagères sur la distribution spatiale des collisions est expliqué par le modèle basé sur une taille de buffer de 1000m (choix effectué selon la précision de ce modèle comparé au « 2000m ») ;*

- *Il est recommandé de n'interpréter l'effet des variables basées sur des distances qu'en dessous de 800m, d'après la biologie de l'espèce (Balestrieri et al., 2016).*

Results

Portion of badger collisions

The badger was, after the red fox, the second most current species, representing 10% (n=241) of total roadkills and 15% of roadkills with small wildlife. Among the 241 BVC, there were 30 location errors. These data were kept for temporal analysis but discarded from spatial ones.

Six hotspots were identified, representing 12.4% (18.8km) of the total studied road length. They included 32.8% (n=79) of the total of badger-vehicle collisions (BVC). A large hotspot of 8.2km long was present in the north, including 16.6% (n=40) of total BVC.

Factors driving the spatiotemporal distribution of BVC

Temporal distribution of badger-vehicle collisions

The number of BVC varied between months ($\chi^2=64.43$; *e.d.f.*=4.824; $p<0.001$). Highest number of BVC was observed in March (**Fig. 1**) with 7.17 (± 1.14) collisions. Months with lowest number of BVC were November with 0.30 (± 0.21) and December with 0.50 (± 0.22) BVC. The number of BVC decreased over the six years of study ($\chi^2=17.25$; *e.d.f.*=4.637; $p=0.002$).

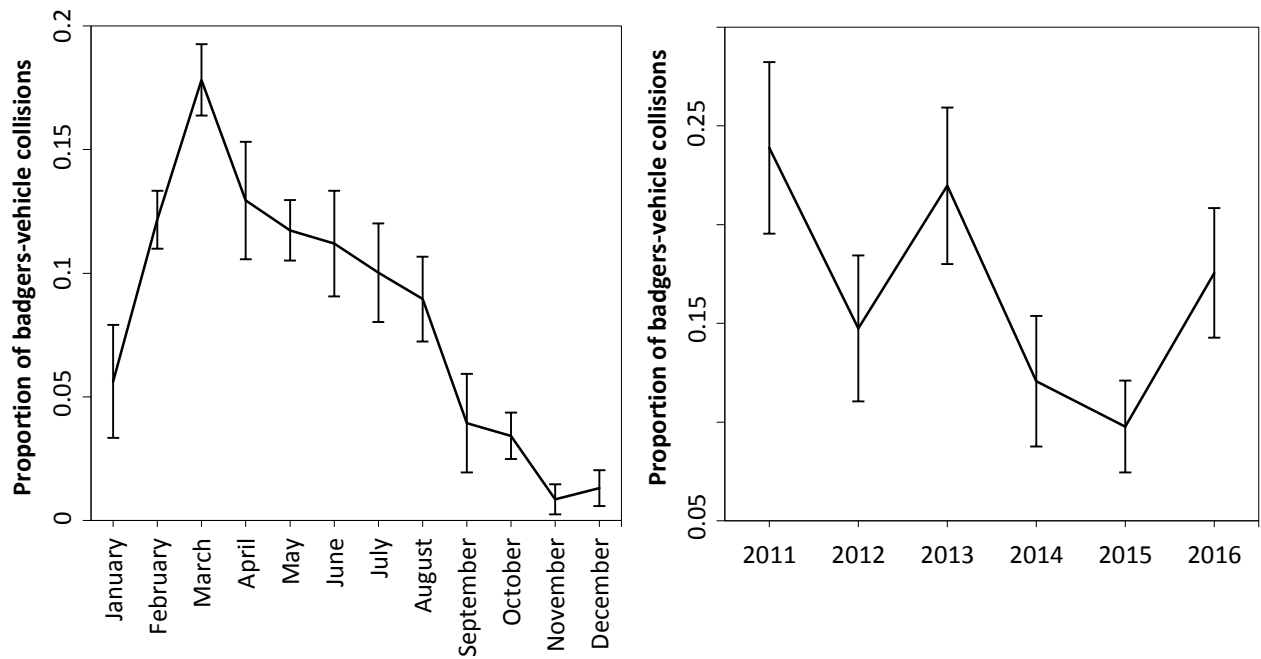


Figure 1: Temporal variations of badger-vehicle collisions on the six years study as the function of the months. In black, the mean of the six studied years. Errors bars are standard error of the mean. Highest number of BVC was observed in March and lowest in November and December.

Characteristics of motorway conception and traffic (local scale)

Among motorway conception characteristics, only the number of road lanes ($RI=3\%$) was significant (**Fig. 2**). As modalities were in hierarchical order, we can assess a positive correlation between 2 and 5 lanes and a negative correlation over. Only 2 lanes and 7 lanes reduced collisions. Number of BVC was negatively correlated with traffic ($RI=8.8\%$) up to 40 000 vehicles/day. Beyond this value, there was no more correlation. Under 20 000 vehicles/day, the traffic increased the number of BVC. Over this value, it decreased it (correlations and effects on number of BVC are **Tab. 2**).

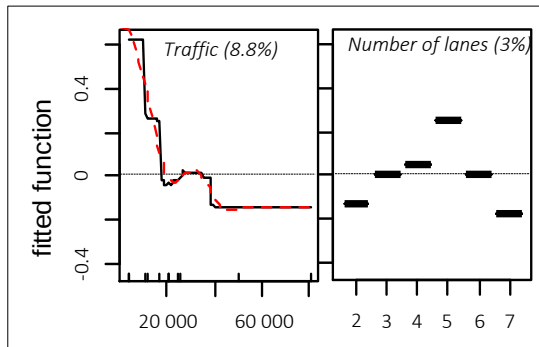


Figure 2: Relative influence (RI) and fitted function of significant local factors for model 100. Y axis: fitted function (dark line) and smooth fitted function (red dotted line); the black dotted line represented the null value: above/under this line, the factor increased/decreased the number of FVC; X axis: modalities of number of lanes (**Table 1**) and traffic as number of vehicles per day. Numbers of lanes 2 and 7 decreased BVC and number of lanes 5 increased them. The traffic was negatively correlated with number of BVC.

Characteristics of landscape (Large scale)

Among the landscape characteristics, 15 were significant (**Fig.3**). Number of collisions increased with interchange distance (RI=7.6%), wildlife crossing distance (RI=7.6%), annual crops area (RI=6.7%), grassland area (RI=3.9%), plantation distance (RI=3.6%), and railway distance (3%). It decreased with the distance to river (RI=4.8%), bridge (RI=3.2%), road network (RI=4.2%) and with the immediate proximity of meadow (RI=8.1%). The correlation between number of BVC and hedgerow distance (4.8%) and wilderness area (3.5%) was positive then became negative upon respectively 480m and 15ha area. That of deciduous forest area (6.8%) was mostly negative then mostly positive beyond and upper 120ha.

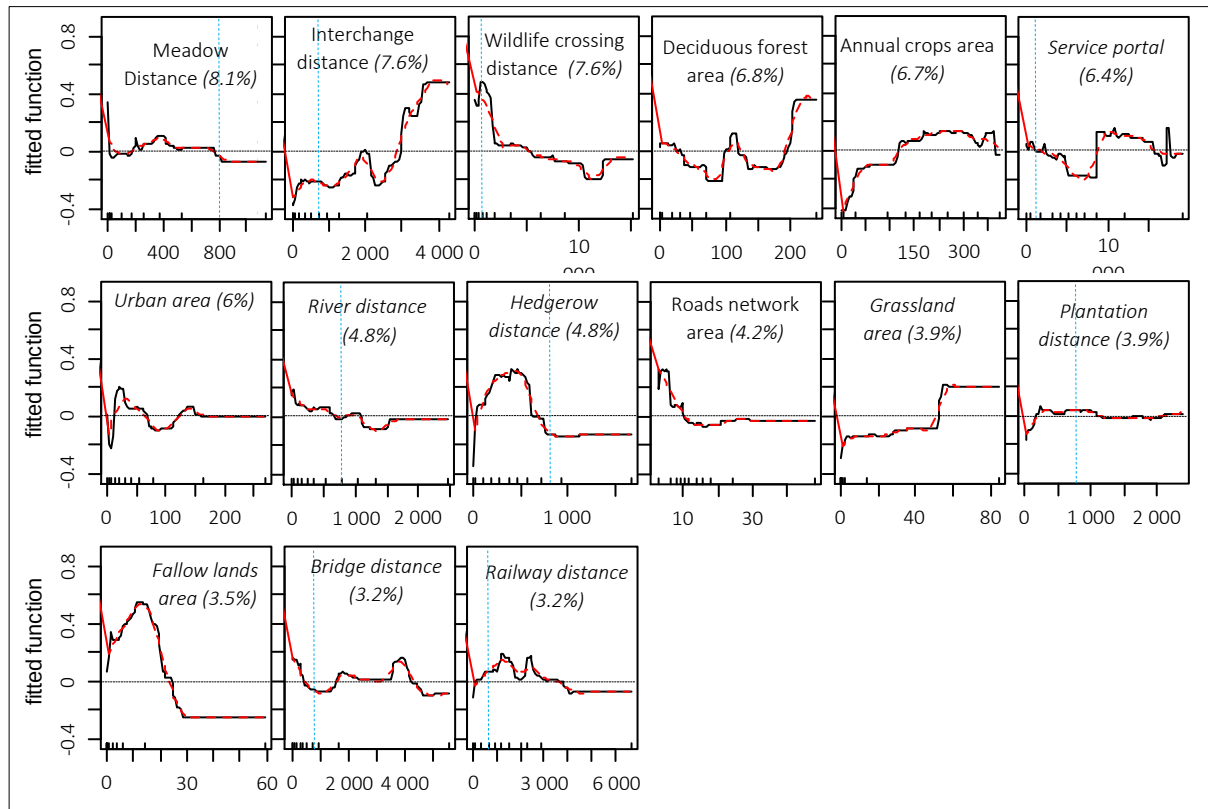


Figure 3: Influence relative (RI) and fitted function of significant large factors for model 2 000. Y axis: fitted function (dark line) and smooth fitted function (red dotted line); the black dotted line represented the null value: above/under this line, the factor increased/decreased the number of FVC; X axis: modalities of qualitative co-variables (Table 1) or distances (m) and areas (ha) of quantitative co-variables; the blue-dotted line is home-range of *Meles meles* in similar landscapes.

On all models: factors with the highest influence

The distance to interchanges (*Dics*) had the highest mean relative influence (9.5%; **Tab. 2**). Then, the distance to meadow (*Dm* ; 8.69%). The number of lanes (*NL*) was the only significant qualitative co-variable and was only kept in the 100m model.

Table 2: Relative influence of significant co-variables for each model. The two co-variables which had the higher total explained deviance for each model are in bold. The empty boxes correspond to an absence of significance.

Model	Dics	Dm	Dwp	Ds	Tr	Driv	Db	Dh	Dp	Aac	Drw	Ad	NL	Ar	Au	Ag	Aw
100	11.50	10.01	9.95	9.06	8.84	7.38	6.04	5.76	5.11	4.78	4.03	3.89	3.05				
200	11.05	8.96	9.20	8.36	9.02	7.06	5.66	5.57	5.10	5.58	3.63	4.48		3.32			
500	10.39	8.22	8.74	8.13	10.51	6.86	5.08	4.91	5.24	5.25	3.46			5.09	3.68		
1 000	7.63	8.13	7.57	6.39	10.58	4.82	3.25	4.78	3.56	6.66	3.04	6.84		4.16	6.00	3.87	3.54
2 000	6.96	8.15	4.71	7.86	7.30	4.60	3.33	4.68	3.16	7.87		5.62		8.12	5.81	8.41	5.35
Mean of kept co-variables	9.50	8.69	8.04	7.96	9.25	6.14	4.67	5.14	4.43	6.03	3.54	5.21	3.05	5.17	5.16	6.14	4.44
Effect on BVC	+	-/0	-	-	-	-	-	+/-/+	+	+	+	-/+/-	+/-	-	+	+	+/-/+
Correlation	+	-/0	-	-	-/0	-/0	-	+/-	+/0	+	+	-/+	+/-	-/0	+/-/+/0	+	+/-

Relevance of predictive models

The proportion of total explained deviance was high for all models (Average $D^2=60\%$; **Tab. 3**). All validation models did not correctly predict number of collision but every model correctly predicted these on hotspots. The model “100” and “1 000” were chosen as the best predictive models with the highest scores.

Table 3: Relevance of predictive models. The most relevant values for each likelihood parameter are in bold. The models “100” and “1 000” were the best models.

Likelihood parameters	D ²	MAE	MBE	SDD	Validation test (p-value)	Hotspot test (p-value)	SCORE
Model							
100	0.52	2.02	-0.54	0.60	<0.001	0.057	3/6
200	0.62	2.51	-1.03	0.62	<0.001	0.17	1/6
500	0.62	2.94	-1.46	0.60	<0.001	0.232	1/6
1 000	0.64	2.84	-1.34	0.41	<0.001	0.241	3/6
2 000	0.59	2.24	-0.76	0.46	<0.001	0.314	1/6

Discussion

Portion of European badger collisions

The European badger was the second (after the red fox) most impacted species in terms of collision number, similarly to Conruyt-Rogee & Girardet (2012) which indicated that 21% of WVC involved a badger in similar motorways. We found more BVC than the 5 BVC/100km/year observed in Portugal between 2004 and 2006 (Grilo et al., 2009). This difference was probably due to highest badger densities in our study area but they are too poorly known in the two countries to be accurately compared (Do Linh San, 2002a).

Factors driving spatiotemporal distribution of BVC

Temporality

As expected, there were more BVC during the breeding season of the species with a peak in the main one in March (Do Linh San, 2002b), a similar result to Davies *et al.* (1987) in England. In Portugal, the main breeding season was less pronounced with 17% of BVC in February and only 6% in March. However, the third one was more pronounced with 11% of BVC in June. Between them, the number of BVC was low (Mean April-May: 7.5% ; Grilo *et al.* 2009a). In November and December, there were less BVC, due to the decrease in activity outside the setts of the badger (Do Linh San, 2004).

Motorways characteristics: local scale

The more lanes a road has, the more BVC there are. However, this relation was no more valid over five lanes where the number of BVC decreased. A large road seems to be disincentive to the badger. This disincentive effect was also observed with traffic which was

negatively correlated to the number of BVC. As expected, fences were not significant, therefore inefficient while they are the most common mitigation measures (Clevenger et al., 2001; Van der Ree et al., 2016). This result can be explained by the European badger ability to dig under them (Cserkés et al., 2013) or by the potential presence of holes in fences along motorways.

Landscape characteristics: large scale

A way to study the holes effect was to use the distance to the interchanges. As they were not fenced, they may be flaw used by animals following fences (Carsignol et al., 2005). However, fewer collisions were observed at their vicinity. They are road complexes with many cars going in different directions, probably creating a disincentive effect to badger crossing. The observed positive correlation between the number of BVC and distance to wildlife crossing, at small distance, suggests a good effectiveness of these structures on roadkill mitigation (Hardy et al., 2003; Puig et al., 2012). However, the correlation, yet strong, was insufficient to decrease the number of BVC. The presence of wildlife crossing therefore increased the number of BVC. However, this was probably more due to the environment, as crossings were built in landscapes with ecological importance and so with higher abundances of badgers. There were more BVC in immediate proximity of meadows. At these distance, they consisted of road verges which are known to be habitat for some badger preys such as insects, worms or small mammals (Munguira and Thomas, 1992; Sabino-Marques and Mira, 2010). They might serve as hunting sites for badgers, increasing number of BVC. More collisions were observed in forests and in grasslands, other badger habitats, where the badger abundances could be higher (Mouches and Alain, 1981). This habitat effect could also explain the positive effect of hedgerows between 100 and 600m. Under 100m, hedgerows, by

constituting lines parallel to roads, would keep badger outside roads as they might follow them. The area of roads around sections was negatively correlated with BVC, a similar result to (Grilo et al., 2009). This result suggests that these fragmented landscapes had fewer badger abundances. The Portugal study also indicated a negative correlation with urban area. However, the response of this factor in our study was too complex to be parsimoniously interpreted.

Relevance of predictive models

All models predicted BVC with accuracy (mean $D^2=0.6$). They were able to predict hotspots, showing them to be good tools to precisely locate further mitigation measures. However, all validation models failed to correctly predict the 1/3 BVC used for test. It means that our models had a great capacity to predict BVC but that their conclusions should be carefully generalised to other roads, even in similar landscapes. A higher number of BVC, obtained on next years, should allow creating more accurate and generalisable models.

Conclusion

Wildlife-vehicle collisions are a serious problem in many parts of the world. Understanding factors driving the spatiotemporal distribution of collisions leads to better placement and conception of mitigation measures. Our study revealed factors driving the number of badgers-vehicle collisions such as phenology, landscape and motorways characteristics. Further mitigations in hotspots are needed as fences have shown their inefficiency in this study. The models created will make possible to predict collisions on a

larger scale and in planning-roads. Statistical method should be used with other species to create a single model of small mammals-vehicle collisions.

Acknowledgements

We thank Aurélie Bisch, Victorien Durand and Daphné Schloesser who participated in this study.

Author Contributions

All authors approve this version of the manuscript. They agree to be accountable for the aspects of the work that they conducted, and will ensure that any questions related to the accuracy or integrity of any part of their work are appropriately investigated and resolved. JJ conceived the idea and design methodology; JJ collected the data; JJ, NP and OB carried out data analysis; JJ, OB, YH and FB organised the writing of the manuscript. All authors played an active part in the drafting of the manuscript.

CONCLUSION ET PRINCIPAL MESSAGE (ETUDE 5)

Il est possible de prédire avec précision les collisions véhicule-blaireau sur les voies rapides du Bas-Rhin. Cependant, le test de généralisation des modèles ayant échoué, il faudra être prudent quant à l'application de tels modèles sur d'autres voies rapides, y compris dans des paysages similaires. Le nombre de collisions observées, probablement trop réduit par rapport à celui utilisé pour le renard, expliquerait les défauts observés des modèles. De fait, il semble falloir attendre l'obtention d'un plus grand jeu de données pour modéliser les collisions de la 3^{ème} espèce impactée en nombre de collisions, le groupe des petits mustélidés.

Conclusion du deuxième chapitre

Peut-on prédire les collisions avec la petite faune ? Au vu des résultats, oui. Cependant, l'exercice est complexe car les corrélations entre les collisions et les différents facteurs explicatifs ne sont pas simples, ouvrant la porte à de possibles faux positifs et à une sur-paramétrisation des modèles. Les voies rapides sont pourtant des linéaires simples possédant des caractéristiques inchangées sur de longues distances. Ce n'est pas le cas du réseau routier secondaire sur lequel la prédiction des « hotspots » sera d'autant plus compliquée... et bien plus importante. En effet, la majorité des collisions (dont les collisions mortelles pour l'homme) ont lieu sur les routes départementales. Ne se concentrer uniquement que sur les voies rapides ne résoud qu'une partie du problème.

Parmi les facteurs à considérer lors de l'élaboration de modèles prédictifs ou lors de l'installation de mesures de réduction des collisions, citons le trafic, le nombre de voies, la visibilité, la proximité à des croisements, échangeurs, passages à faune et intersections, la présence d'ouvertures dans les clôtures (défauts de raccord et d'entretien) ainsi que le paysage à l'échelle du domaine vital des espèces concernées. Ces facteurs permettront de mieux positionner les mesures ponctuelles de réduction pour ces deux espèces, et à termes, pour l'ensemble de la petite faune qui représente la majorité des collisions sur voie rapide.

Cependant, il faudra acquérir plus de données et donc attendre quelques années de plus pour prédire de manière précise les collisions des autres espèces telles que les petits mustélidés ou le chat domestique. En attendant, il pourrait être intéressant d'utiliser les données du renard pour réaliser une étude comparative de méthodes (MLRM, QRM, GAM, BRT entre autre) afin

d'identifier celle la plus adaptée à la prédiction des collisions. Enfin, une fois ces objectifs atteints (plus de données et comparaison de modèles), il sera pertinent de comparer les espèces entre elles afin de mieux comprendre la spécificité des risques pour l'homme et pour les populations animales.

En conclusion, il est possible de prédire les collisions, au moins du renard roux et du blaireau européen, sur les voies rapides du Bas-Rhin.

ANNEXES DU DEUXIEME CHAPITRE

Annexe n°II-1 : Les mesures de réduction des collisions véhicule-faune

Elles peuvent être classées en deux catégories :

Les mesures visant l'utilisateur de la route

- Le contraste des couleurs (Lester, 2015) : consiste à utiliser un revêtement clair de chaussée. La différence entre l'animal (une tâche sombre de nuit) et la route est accentuée et la visibilité du danger est mieux appréciée. Les animaux passent également moins de temps sur une route plus claire. De plus, si cette mesure n'est utilisée que parcimonieusement, l'utilisateur sera plus vigilant en entrant dans une zone plus claire. Efficacité cependant non prouvée pour le moment ;
- Des bandes plus larges de signalisation horizontale : Quand un animal pénètre sur le tarmac, il crée une discontinuité des bandes latérales blanches (de nuit, la tâche sombre contraste fortement avec le blanc des bandes de signalisation horizontale). Augmenter la largeur des bandes revient à améliorer ce contraste (Young et al., 2007). Efficacité non prouvée pour le moment ;
- Pratiquer une sur-largeur de fauche : les dépendances vertes sont réglementairement fauchées sur un



mètre de largeur (le *dégagement de visibilité*). Dans les zones à fort risque de collision, augmenter cette largeur permet une meilleure visibilité des animaux (Bellefeuille and Poulin, 2003). Il s'agit d'une mesure efficace qui permet aussi de dissuader les traversées d'animaux. A 40m de largeur, il n'y a plus de collisions (Found and Boyce, 2011) mais cela nuit à la biodiversité des dépendances vertes (invertébrés, reptiles, petits mammifères);

- Des panneaux de signalisation : les panneaux avertisseurs (A15b) n'ont aucune efficacité (Seiler and Folkeson, 2006) car ne changent pas le comportement de l'utilisateur. Ils peuvent toutefois être intéressants si utilisés très ponctuellement, temporairement et accompagnés d'un panneau éducatif. Ou à l'inverse, dans une zone précise, réitérer de nombreuses fois le message (Si juvabien...). Cependant, l'efficacité de ces dispositions n'est pas prouvée. Elle serait significative si les panneaux sont couplés à des éclairages s'activant uniquement lorsqu'un animal est présent sur la chaussée (nécessite des appareils de détection, souvent thermiques) et si une baisse de la vitesse réglementaire est indiquée ;
- Avertir l'utilisateur par son smartphone ou son GPS : les usagers ne prêtent qu'une attention modérée à la signalisation verticale. De fait, quand un animal est présent sur la voie, il vaudrait mieux avertir l'utilisateur par d'autres moyens, comme son GPS ou son smartphone;
- L'utilisation de ralentisseurs : placés en zones dangereuses, la diminution de la vitesse permet un meilleur contrôle des véhicules et une meilleure visibilité des abords d'où la



faune surgit. Sur voies rapides, l'installation de ralentisseurs est plus que délicate. Dans ce cas, diminuer la vitesse autorisée est une autre possibilité. Méthode non directement testée mais probablement efficace d'après les connaissances sur la sécurité routière globale ;

- La pose de colliers réflecteurs sur les espèces protégées : le collier renvoie la lumière des phares de voiture vers l'utilisateur. Efficacité non prouvée ;
- L'utilisation de l'éclairage des voies permettrait une meilleure visibilité des animaux. Cependant, cette mesure est inefficace (Bank et al., 2002) et désorienterait les animaux (Glista et al., 2009).

Les mesures visant l'animal

- Les clôtures pour la faune (ou clôture « grande faune », clôture « gibier »...) : elles sont usuellement composées d'un grillage « grande faune », parfois complété d'un grillage à mailles fines à sa base, pour la petite faune. Ces clôtures sont efficaces pour empêcher le grand

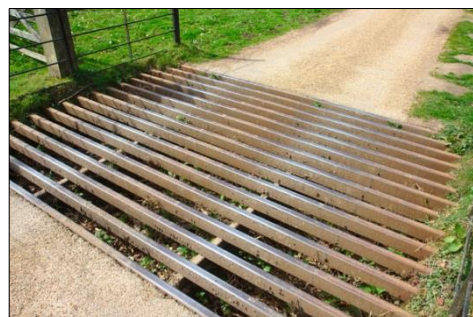


Clôture « grande faune » à gauche. Entre la route et la clôture : un crapauduc

gibier d'entrer sur les voies (Clevenger et al., 2001; Gagnon et al., 2013). Cependant, leur efficacité pour la petite faune est très faible (voir **Annexe n°II-3**). Il est conseillé de placer

les clôtures uniquement sur les « hotspots » sur le réseau routier secondaire, jusqu'à 500m de part et d'autre de la zone. En effet, placées sur des sections à trop faible trafic, l'effet fragmentant induit par les clôtures devient plus important que le gain en terme de collisions évitées (Jaeger and Fahrig, 2004). Attention, les clôtures peuvent cependant conduire les animaux à traverser d'autres routes, effet qu'il faut considérer lors de leur installation (Niemi, 2016). L'installation de clôtures va également de pair avec des échappatoires permettant aux animaux piégés dans l'emprise. Il est fortement recommandé d'installer des échappatoires « passifs » (monticules de terre, rampes) car les « actifs » comme les portes hollandaises restent souvent ouvertes et constituent de fait des ouvertures dans la clôture ;

- Des passages canadiens (*cattle grid*) : positionnés au niveau d'intersections, ils empêchent le gibier et le bétail d'entrer sur les voies. Ces espèces appréciant mal les contrastes et les reliefs, il est même possible d'utiliser des passages canadiens juste peints sur la route (passage alors dits « virtuels »);



Passage canadien

- Des poteaux avifaune : il s'agit de poteaux PVC de 2 mètres de haut séparés d'un mètre au maximum et surmontés d'un drapeau orange ou blanc. C'est une mesure efficace pour diminuer les collisions avec l'avifaune (Zuberogitia et al., 2015) ;

- Réflecteurs : ils sont de toutes les couleurs et posés sur les bords de route. Ils renvoient la lumière des voitures vers l'environnement, ce qui est sensé les effrayer. Malgré un fort lobbying industriel, ces mesures sont particulièrement inefficaces (Brieger et al., 2016) ;



Réflecteur (en bleu) sur balisage de délimitation de chaussée

- Sifflets à ultrasons : Egalement sujet à un fort lobbying industriel, il s'agit de sifflets montés sur les voitures. L'air qui s'y engouffre provoque des ultrasons qui éloignent la



Sifflets génériques à ultrasons

faune. Les animaux s'y habituant, les sifflets sont inefficaces pour réduire le nombre de collisions (Bellefeuille and Poulin, 2003; Romin and Dalton, 1992). Scheifele *et al.* (2003) précise aussi qu'il est nécessaire de ne pas émettre de bruits trop puissants pour éviter d'emballer les animaux ;

- Des rainures dans la chaussée : Il s'agit de rainures espacées de 16mm dont le passage des véhicules provoque l'émission de bruit vers 2,16khz, correspondant au cri d'alerte du chevreuil (Noro et al., 2012). Ce qui permet une réduction de 59% des collisions avec cette espèce sur voie rapide (Lester, 2015) ;
- Des odeurs répulsives : fixés sur un poteau, des produits odorants (souvent des composés de l'urine de prédateurs et de l'homme) augmentent la vigilance du gibier. Ils permettent une diminution de 37% des collisions en République Tchèque, toutes espèces

confondues (Kušta et al., 2015). Cependant, certains individus effrayés continuent à longer les voies pour les traverser plus loin ;

- Un spectacle de son et lumière : Lorsqu'un animal est détecté à proximité des voies, un appareil émet soit une forte lumière, soit un son à fort volume. L'utilisation de lumière est inefficace, seul le bruit fonctionne mais cause des nuisances sonores à proximité des habitations. De plus, la faune s'habitue à ces systèmes en quelques semaines (Bellefeuille and Poulin, 2003) ;
- Relocalisation du gibier : consiste à capturer les animaux et à les déplacer ailleurs afin de conserver des zones avec des densités faibles de population à proximité des voies. Il s'agit d'une mesure efficace mais souffrant d'une mortalité du gibier relocalisé de 85% (Bellefeuille and Poulin, 2003) ;
- L'utilisation d'essences non appétantes : durant le XXème siècle, des nombreux arbres fruitiers ont été plantés au bord des routes. Cependant, ces essences attirent aussi la faune et augmentent de fait le nombre de collisions sur les voies. Il vaut mieux choisir des espèces non comestibles ou avec une qualité nutritive faible (Bellefeuille and Poulin, 2003) ;
- La plantation de haies ou de tremplins à chiroptères consiste à utiliser des alignements d'arbres et d'arbustes pour surélever la hauteur de traversée des oiseaux et des

chiroptères. L'efficacité de ces mesures est mitigée, malgré des exemples de réussite locale (Berthinussen and Altringham, 2012) ;

- La relocalisation des piscines à sel : Dans certains pays, des piscines à sel sont construits le long des voies. Les animaux y sont attirés (apport de sel) et des collisions sont alors constatées. Le retrait simple de ces piscines permet de diminuer les collisions (Grosman et al., 2009). Ajouter des pierres à sel loin de la route semble également efficace (Winterton et al., 1999) ;
- Les passages à faune : il s'agit de ponts ou de tunnels permettant les traversées des animaux en dehors de la chaussée. Il s'agit de mesures efficaces (McCollister and van Manen, 2010; Puig et al., 2012), mais uniquement si elles sont couplées à des clôtures ou à des murets permettant de guider la faune (Cunnington et al., 2014).

Annexe n°II-2 : Précision et exhaustivité des recensements de collisions véhicule-faune

Les premières données de collisions sur lesquelles j'ai pu travailler sont celles provenant du protocole de recensement des collisions issues d'une collaboration entre le MNHH et la DIRE. Ce protocole était inclus dans le Plan de Développement du Développement Durable (P3D) de la DIRE. Le protocole de recensement demandait à chaque patrouilleur de compléter une double page d'informations lorsqu'il trouvait un animal, puis de l'envoyer à un gestionnaire SIG. Après avoir effectué une patrouille avec un agent afin d'apprécier de la réalité du terrain, il m'a semblé pertinent d'évaluer la précision et l'exhaustivité des données remontées par le P3D. En effet, la taille du questionnaire, la multiplicité des questions posées, la faible sensibilité naturaliste de certains agents et les dangers encourus sur les voies, m'ont fait douter de la fiabilité des données. Si trop incomplètes ou trop peu précises, nul doute que les analyses associées seraient peu pertinentes.

Pour tester l'exhaustivité des données, j'ai récupéré deux bases de données annexes. La première est la base de données naturaliste alsacienne (Odonat : Office des données naturalistes du Grand-Est, 2014). Elle contient des observations libres de naturalistes. N'importe qui, en allant par exemple au travail le matin, peut indiquer la présence d'un cadavre sur le site internet dédié. Cette base de données n'est de fait pas exhaustive car elle dépend de bénévoles, mais elle permet de mieux apprécier les espèces et d'avoir une multitude de regards plutôt que celui, unique, de l'agent patrouilleur. La seconde base de données est issue des patrouilleurs de la DIRE eux-mêmes. A chacun de leur arrêt, ils ont pour obligation de noter la nature de leur arrêt et l'emplacement à 100m près. Ainsi, tous les arrêts

concernant un animal sont consignés dans des carnets de bords appelés mains-courantes. Après lecture rapide d'un de ces carnets, il est apparu que les agents indiquent systématiquement l'espèce impactée (renard, blaireau, chevreuil, petit mustélidé). Une redondance avec le P3D et une aubaine! La comparaison consistait à recouper les collisions similaires (même emplacement et même espèce, même date ou à un jour près) et différentes entre les bases de données. Il ressort de la comparaison de ces trois bases de données que seule 40% des collisions connues sont présentes dans la base de données P3D. La base de données des mains-courantes en possédaient 93%. Notons que ces chiffres sont sur-évalués car certains animaux qui se font percuter ne sont jamais trouvés. Ils ne concernent que la comparaison des trois bases de données utilisées. Notons également que tous les agents et donc territoires de la DIRE, n'ont pas la même assiduité à remplir les fichiers du protocole P3D. Certaines voies faiblement accentogènes pourraient ainsi devenir des « hotspots » uniquement par le zèle d'agents sérieux.

Pour tester la précision des données, j'ai tout d'abord quantifié le nombre d'erreurs de localisation (par exemple, des points routiers n'existant pas, ou bien un numéro de voie fantaisiste). Ensuite, j'ai comparé les dates et espèces entre le P3D et les mains-courantes. Enfin, j'ai vérifié par analyse cartographique si les informations données par les agents sur l'environnement à proximité de la collision étaient fiables (difficile d'apprécier le paysage quand la route est bordée de talus par exemple...). Les mêmes classes d'environnement que le formulaire étaient reprises (forêt, cultures, haies, routes...). Le formulaire P3D ne demandant aux agents que la présence/absence des éléments, j'ai procédé de la même manière. J'ai également utilisé l'outil *Street View* de Google pour avoir la même vue qu'un agent sur place. Il ressort que 20% des données présentent des erreurs de localisation ou

d'espèce. Concernant l'environnement, les formulaires possédaient au moins une erreur d'appréciation dans 95% des formulaires.

En l'état, il m'était impossible d'utiliser les données du P3D. Je ne critique pas le projet mis en place par le MNHN mais bien l'utilisation qui pourrait en être faite. Il n'est pas prudent d'élaborer de modèles explicatifs (encore moins prédictifs) sur de telles données. L'hétérogénéité du respect des consignes par les agents met même en péril la simple analyse des « hotspots ». Au travers de cette étude, des pistes d'amélioration ont été proposées afin d'améliorer le protocole, qui, à terme, sera sans nul doute un excellent outil de prédiction des collisions. Une piste proposée était notamment d'aller simplement chercher les mains-courantes directement auprès des centres techniques et d'intervention de la DIRE. Ces mains-courantes, bien plus exhaustives, contiennent toutes les données indispensables à des études. Les autres données, comme l'occupation du sol, peuvent aisément être récupérées sur des bases de données SIG. C'est la solution que j'ai retenue pour continuer mes études : aller de temps en temps directement à la source plutôt que de passer par plusieurs intermédiaires.

Finalement, le MNHN et la DIRE ont bien pris notes de nos remarques (Billon et al., 2015). Si la solution des mains-courantes n'a pas été retenue, il en est quand même ressorti un protocole simplifié avec des fiches à remplir beaucoup plus réduites. J'espère que cette version saura mieux impliquer les patrouilleurs et permettra l'obtention de meilleures données.

Annexe n°II-3 : De l'efficacité des clôtures « petite-faune »

Afin d'éviter les collisions véhicules-faune, des clôtures sont installées sur les sections à enjeux des routes, autoroutes et voies ferrées (sections aussi appelées « points noirs » ou « hotspots »). Ces dispositifs sont le plus souvent doublement constitués d'un grillage à mailles larges pour la grande faune et d'un grillage à maille-fine pour la petite faune. Ce dernier peut être simplement appelé clôture « petite-faune » et est constitué d'un grillage à mailles fines de 6.5mm*6.5mm accroché au grillage grande faune par des agrafes (type 6 ; Carsignol et al., 2008). Sur son sommet, la clôture petite faune possède un rabattement « anti-escalade » (tourné à l'opposée de la voie), d'une dizaine de centimètres, appelé bas-volet. Cette clôture vise à empêcher les écrasements d'amphibiens et de micromammifères tout en leur fournissant un guide physique à suivre jusqu'au passage à faune le plus proche. Aujourd'hui, le CEREMA déconseille leur utilisation. Cependant, leur installation est toujours généralisée sur les nouvelles autoroutes de certains concessionnaires et les voies « LGV ». La faute en revient peut être à un manque de connaissance scientifique ; leur efficacité n'étant pas établie. J'ai souhaité combler ce vide au travers d'une petite expérimentation utilisant les micromammifères et les amphibiens comme modèles.

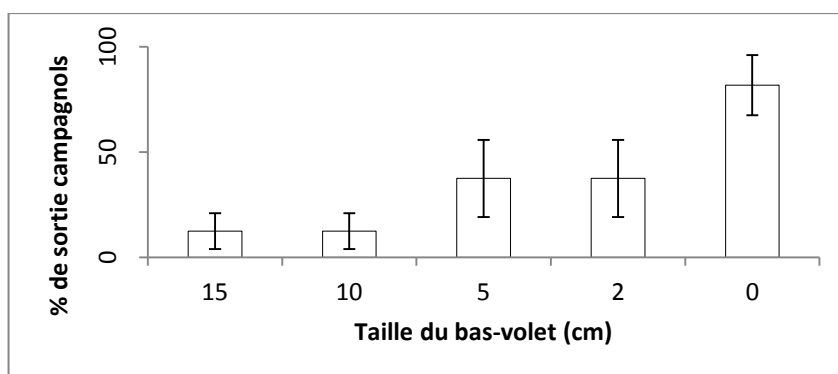
L'expérience consistait à introduire des individus (un à un) dans une arène de test dont les parois étaient constituées de grillage à mailles fines de 6.5mm*6.5mm, muni d'un bas-volet dont la largeur variait, et de voir si l'individu arrivait à s'en échapper. L'arène faisait 40cm de long et de large pour 30cm de haut (hauteur commune pour les clôtures « petite-faune »). La base était en bois. Les tailles de bas-volet testées étaient : 0, 2, 5, 10 et 15cm. Pour chaque

espèce, chaque taille de bas-volet était testée avec huit individus différents, soit 40 tests pour chaque espèce.

Pour les micromammifères

Protocole : deux espèces ont été testées. Le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) est agile et fait des bonds impressionnants. Le campagnol des champs (*Microtus arvalis*) est peu agile mais est capable d'escalader des grillages. Les animaux étaient capturés via des pièges INRA munis de dortoirs ([Premier chapitre, partie 1](#)) durant les nuits du 20 au 24 avril 2015. Dès qu'un piège était déclenché, son dortoir contenant l'animal était posé dans l'arène pendant 30 minutes. Si au bout de 20 minutes, l'individu n'était pas sorti du dortoir, il en était extrait manuellement et le test se poursuivait. Si au bout des 30 minutes, l'individu n'était pas sorti de l'arène, il en était extrait manuellement. Pendant les 30 minutes de test, les expérimentateurs n'étaient pas à proximité mais le comportement de l'animal et le temps mis à sortir de l'arène ont été visualisés via un piège photographique posé à côté de l'arène et programmé pour prendre une photo toutes les 10 secondes.

Résultats : 94% des mulots et 61% des campagnols étaient sortis de l'arène. Même avec un bas-volet de 15cm de large, les mulots s'y agrippaient à l'horizontal et s'échappaient sans difficulté de l'arène. Pour les campagnols, il y avait un effet très net de la taille du bas-volet (GLM β , $X^2=20,342$, $df=4$, $p<0,01$) :

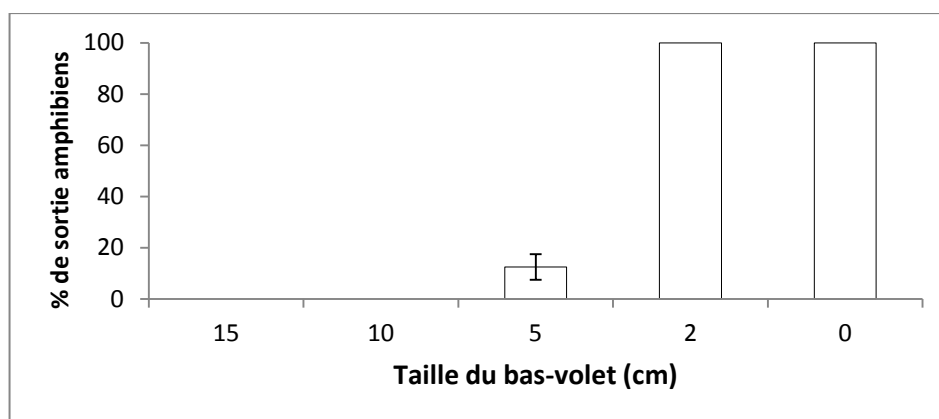


Sans bas-volet, les campagnols sortaient sans problème de l'arène. Sa présence, même de quelques centimètres, contribuait à augmenter l'efficacité de la clôture. A partir de 10cm, l'efficacité devenait correcte avec 90% des rongeurs bloqués.

Pour les amphibiens

Protocole : Le protocole a été le même mais utilisant des grenouilles vertes du complexe *Pelodytes lessonae/esculentus*, avec autorisation de capture. Les individus ont été capturés à l'épuisette dans des bassins de rétention du Bas-Rhin en juillet 2016. Les individus avaient été pesés et mesurés afin de vérifier leur condition corporelle : seuls les mieux portants ont été sélectionnés afin de minimiser l'influence du protocole sur les populations. Ce choix éthique a pu entraîner une surestimation de l'efficacité des clôtures.

Résultats : 77,5% des individus étaient sortis de l'arène. La taille du bas-volet avait un effet significatif (GLM β , $X^2=24,108$, $df=4$, $p<0,01$) :



A partir de 10cm de bas-volet, aucun individu n'est arrivé à sortir de l'arène.

Etat des clôtures

Si un seuil de 10cm semble efficace pour bloquer le passage des amphibiens et des campagnols, encore faut-il que cette largeur de bas-volet soit respectée sur les linéaires. J'ai donc décidé de pousser l'analyse par un recensement de l'état des clôtures petite-faune sur l'axe principal du Bas-Rhin : l'A35. Cette autoroute fut construite il y a plus de 20 ans, permettant d'observer l'effet du temps sur l'état des clôtures.

Protocole : Vingt sites de prospections de 100m de long ont été aléatoirement sélectionnés le long du linéaire, entre Sélestat et Strasbourg. Chaque site a été étudié à pied en avril 2015. La hauteur du grillage petite-faune et la taille du bas-volet ont été mesurées tous les 25m, soit 5 points par site. Toutes les détériorations du grillage pouvant permettre à un micromammifère ou à un amphibien de passer ont été recensées. Elles comprenaient les défauts de conception du bas-volet (*non réalisé, détruit partiellement ou ponctuellement*), une végétation trop dense et haute, et les défauts de la partie basse du grillage (*destruction partielle ou complète, partie inférieure non jointive du sol, sections volées*).

Résultats : La hauteur moyenne des clôtures petite-faune était de 59,3 ($\pm 9,48$) cm. La recommandation classique de 60cm, hauteur adaptée aux amphibiens les plus agiles (Morand et al., en *préparation*), est bien respectée. Le bas-volet mesurait en moyenne 8,9 ($\pm 1,34$) cm. La recommandation de 10cm est ici plutôt non respectée. Comme une taille inférieure à 10cm réduit grandement l'efficacité du dispositif, ne faudrait-il pas recommander 12cm pour réduire les erreurs de manipulation lors de la création du bas-volet ? En tout, 70,4% du linéaire possédait une taille de bas-volet inférieure à 9cm. Sans prendre en compte la taille du bas-volet, des défauts d'entretien ont été observés sur 37,85% du linéaire, ce qui est non négligeable. Si les défauts de taille de bas-volet sont pris en compte (< 9 cm pour minimiser les erreurs de mesure), la clôture petite-faune était peu voir non efficace sur 78,2% du linéaire.

Conclusion

L'efficacité de la clôture petite-faune dépend des espèces. Elle n'arrête pas les espèces les plus agiles. Pour les autres, une taille de bas-volet suffisante de 10cm est nécessaire. Si la recommandation d'installer des bas-volets de 10cm semble pertinente, elle ne semble pas être rigoureusement respectée lors de la pose des grillages. Ne vaudrait-il pas mieux alors conseiller 12cm ? De plus, l'état d'entretien des clôtures étudiées conforte la recommandation du CEREMA de ne plus employer de tels dispositifs, trop sujets aux dégradations.

Troisième chapitre

ECO-DUC : Quelle efficacité des passages à petite faune ?

Table des matières du troisième chapitre

Contexte	260
Etat de l'art bibliographique.....	261
Les passages à faune.....	261
Définition de l'efficacité.....	264
Les outils de suivi de la fréquentation	265
De quoi dépend la fréquentation d'un ouvrage.....	266
Objectifs du 3 ^{ème} chapitre.....	269

Première partie : Efficience des pièges photographiques

Première étude : Nombre d'animaux manqués.....	274
Résumé	277
Etude détaillée.....	278
Conclusion et principal message (Etude 6).....	300
Seconde étude : Efficience du mode séquentiel	301
Résumé	301
Etude détaillée.....	304
Conclusion et principal message (Etude 7).....	315

Deuxième partie : Variations temporelles de la fréquentation des ouvrages

Contexte	317
Résumé	319
Etude détaillée.....	322
Conclusion et principal message (Etude 8).....	347

Troisième partie : Améliorer l'existant

Contexte	349
Première étude : améliorer les écoducs	352
Résumé	353
Etude détaillée.....	355

Conclusion et principal message (Etude 9).....	383
Seconde étude : améliorer les ouvrages agricoles et routiers	384
Résumé.....	385
Etude détaillée.....	387
Conclusion et principal message (Etude 10).....	413
 Conclusion du troisième chapitre.....	 414
 Annexes du troisième chapitre.....	 417
Annexe n°III-1 : Les biais connus dans la mesure de la fréquentation d'un passage à faune	418
Annexe n°III-2 : Conception du tube PVC utilisé comme mesure d'enrichissement de l'existant	421
Annexe n°III-3 : Tels de stars	435

INTRODUCTION

CONTEXTE

Un des effets de la route sur l'environnement (**Annexe n°i-1**) est la fragmentation des milieux. La route sépare des taches d'habitat et les isole en créant un effet de barrière. Certains individus cherchent cependant à traverser les voies, donnant naissance aux collisions véhicule-faune (**Chapitre 2**). Pour éviter ce phénomène, des clôtures sont installées le long des voies, augmentant la fragmentation causée par le linéaire pour certaines espèces. Des mesures de réduction sont dédiées à la diminution de cet effet de fragmentation : les passages à faune. Mesures phares de l'écologie de la route, il s'agit de ponts et de tunnels permettant à la faune de traverser en toute sécurité les voies. Ces passages sont très coûteux. Ainsi, afin de justifier leur existence et leur coût, il est, du moins en France avec la loi LOTI, obligatoire d'en effectuer le suivi d'efficacité. Rappelons qu'avec la loi Biodiversité 2016 (**Annexe n°i-2**), il est également devenu obligatoire de démontrer cette efficacité.

Dans le cadre de cette obligation j'ai effectué un stage à la DREAL Alsace. Je devais élaborer, puis réaliser un suivi d'efficacité de passages à faune dédiés au Hamster d'Europe (*Cricetus cricetus*), nommé localement le Grand Hamster (d'Alsace). Ces passages à faune avaient été dénommés « hamstéroduct ». Le suivi des hamstéroducts et les moyens alloués ont duré quatre années. En parallèle, mon intégration au CD67 m'a permis de travailler sur d'autres types de passages à faune. Cela m'a donné le temps et les moyens d'expérimenter sur les techniques de suivis. Enfin, pour l'élaboration du Plan National d'Action de l'espèce, j'ai réalisé un état des lieux de la connectivité des populations résiduelles du Hamster d'Europe

dans le Bas-Rhin. Avec une simple analyse cartographique, il est apparu qu'à l'époque, les deux grandes populations de l'espèce étaient séparées par une autoroute. Il s'agissait de l'A352, autoroute sans clôture petite-faune et en fort déblai. Cette configuration de la chaussée permet uniquement la construction de passages à faune supérieurs (écoponts), mais ceux-ci étaient trop onéreux et la défragmentation de l'A352, située en zone agricole, n'était, pas plus qu'aujourd'hui, une priorité. Seule solution réaliste : utiliser l'existant. Il s'agissait de passages agricoles et routiers de grande taille, dédiés à la traversée des tracteurs et des riverains. Ces ouvrages, souvent situés sous la route, sont bien trop grands pour qu'un micromammifère y pénètre (milieu ouvert).

Conciliant demandes de mes employeurs et projets de recherche, je me suis donc intéressé : (i) à l'efficacité des passages à faune ; (ii) aux techniques permettant leur évaluation et ; (iii) à l'amélioration de l'existant, notamment pour permettre le passage de micromammifères dans des ouvrages de grande taille.

ETAT DE L'ART BIBLIOGRAPHIQUE

LES PASSAGES A FAUNE

Les passages à faune sont des ouvrages d'art utilisés comme mesure de réduction de la fragmentation induite par un linéaire. Il s'agit de ponts ou de tunnels permettant aux animaux de traverser les linéaires en toute sécurité, sans perturber le trafic de la voie. Les passages à faune varient en taille, en emplacement ou en position par rapport à la voie, selon les espèces ciblées, le type de voie portée ou franchie, le budget et les habitudes du maître

d'ouvrage. De conceptions diverses, les passages à faune peuvent être distingués selon différents critères :

- La position par rapport à la voie : un passage à faune (PF) est dit **Supérieur** s'il s'agit d'un pont. Sinon, il s'agit d'un PF **Inférieur** et consiste en un tunnel ;
- La fonction : un PF est dit **Spécifique** si son seul but est le passage d'animaux. Il est dit **Mixte** si l'ouvrage possède d'autres fonctions, par exemple l'écoulement de l'eau et la traversée d'engins agricoles. Il est dit **Opportuniste** si la fonction initiale de l'ouvrage n'a jamais été la traversée de la faune, mais que cette dernière l'utilise quand même ;
- La taille de l'ouvrage : elle permet de renseigner rapidement les espèces cibles. Un ouvrage de **Grande taille** ciblera plus volontiers la grande faune, un ouvrage de **Petite taille**, la petite faune ;
- Le périmètre de l'ouvrage (les espèces cibles) : un PF est dit **Spécialiste** s'il cible des espèces précises (chiroptères, amphibiens, crabes, martre) ou **Généraliste** s'il s'agit de larges groupes d'espèces (Petite faune, gibier, toutes les espèces...)

Cette distinction en quatre points permet de rapidement visualiser la forme, la structure et la taille d'un passage. Ce qu'on appelle communément un « écopont » ou un « pont végétalisé » (green bridge, overpass) est un passage à faune supérieur de grande taille spécifique généraliste. Les passages à amphibiens, appelés « Crapauducs » ou « Batracoducs » sont des passages inférieurs de petite taille spécifiques spécialistes (attention, ici je parle des modèles originaux, dit Suisses, de crapauducs. Ceux-ci sont composés d'une gouttière dans laquelle les amphibiens chutent. Pour en sortir, ils doivent emprunter un tunnel à sens unique de petite taille passant sous les voies ». Aujourd'hui, les crapauducs construits (non pas sur le système

Suisse) sont des « dalots » d'un mètre de diamètre et sont identiques aux passages « petite faune », ou « écoduc »). Un passage « petite faune », aussi appelé « écoduc » (bien que rarement, le terme puisse également inclure les écoponts), est un passage inférieur spécifique de petite taille généraliste. Enfin, un passage agricole est un passage à faune inférieur ou supérieur de grande taille opportuniste généraliste.

Le premier passage à faune serait français et fut construit en forêt de Fontainebleau dans les années 60 (Carsignol, 2006). Il s'agit d'un écopont droit, étroit et sans aménagement végétal. Depuis, en presque 60 ans, les écoponts ont grandement évolué dans leur conception. Aujourd'hui, la plupart des ouvrages possèdent une forme en diabolo (vu du haut), sont accompagnés de mesures de guidage (notons que dans son sens actuel, un passage à faune n'est pas que le pont et le tunnel, le terme désigne l'ensemble pont/tunnel-mesures de guidage), sont construits à partir de matériaux innovants et profitent d'un aménagement paysager important. Aujourd'hui, les écoponts ne sont plus étroits et mesurent régulièrement 40m de large... si ce n'est pas plusieurs centaines de mètres comme c'est le cas des tranchées couvertes. Cette évolution n'a malheureusement que peu profité aux écoducs, qui sont souvent de simples dalots ou buses contenant un petit lit de terre. Pourtant, il y a bien plus de ces ouvrages que d'écoponts sur un linéaire. Dans le Bas-Rhin, les voies rapides non concédées ne possèdent qu'un seul écopont contre plusieurs dizaines d'écoducs, et plusieurs dizaines d'ouvrages agricoles.

L'évolution de la conception des passages à faune fut possible grâce au suivi de leur efficacité. Par essais et erreurs, les meilleures techniques et matériaux furent retenus. Cependant, les

suivis n'ont pas toujours la même notion de l'efficacité d'un passage à faune, notion qu'il est nécessaire de définir.

DEFINITION DE L'EFFICACITE

L'efficacité d'un ouvrage dépend des objectifs fixés lors de sa construction (Hardy et al., 2003). Ces objectifs vont de la réduction des collisions à la restauration complète des processus et des fonctions écologiques, dont la réduction de la fragmentation (Clevenger, 2005). Ces objectifs sont définis selon trois niveaux d'enjeu : la sécurité humaine, le bien-être animal et la conservation des populations (van der Grift et al., 2012). L'objectif le plus commun est de permettre la simple traversée d'animaux, sans forcément parler de brassage génétique et de succès reproducteur. Cet objectif non scientifique provient probablement de la méthode d'évaluation de l'efficacité d'un ouvrage. En effet, la notion variable de l'efficacité induit des confusions et un manque d'adéquation entre les méthodes d'évaluation de l'efficacité et les objectifs initiaux (Clevenger and Waltho, 2005). La fréquentation d'un passage à faune, c'est-à-dire son simple emprunt par des individus, est ainsi souvent considérée, à tort, comme une preuve de l'efficacité de l'ouvrage. En effet, la simple fréquentation d'un ouvrage ne permet pas d'attester de l'efficacité d'un ouvrage en termes de réduction de collision, de brassage génétique, ou de maintien des caractéristiques des populations animales (van der Grift et al., 2012). Néanmoins, la réalisation de ces objectifs passe par la traversée d'animaux par les ouvrages. La fréquentation est donc un indicateur d'efficacité mais n'en est pas la démonstration.

Il existe de nombreux outils permettant de suivre la fréquentation d'un passage à faune. Le plus ancien est le piège à traces. Il s'agit de réservoirs (souvent des tranchées sur les écoponts et des cadres en bois dans les ouvrages inférieurs) remplis de sable fin, de limon, (dits pièges à sable) sur lequel les animaux laissent des traces. Il peut également s'agir d'un système composé d'un buvard rempli d'encre (dits pièges à encre) et de feuilles blanches sur lesquelles l'animal imprimera ses traces après avoir marché ou rampé sur le buvard. Cette méthode peut sembler archaïque mais est cependant bien adaptée à l'étude des micromammifères, pouvant être trop petits ou trop légers pour les autres outils. L'utilisation de pièges-capture permet d'évaluer finement la fréquentation à un instant précis. Une des extrémités est fermée avec du grillage guidant jusqu'à un piège-puits dans lequel les animaux tombent. Cependant, ce système altère le fonctionnement de l'ouvrage. Le recours à des transpondeurs passifs est le dernier raffinement de la détection des traversées d'animaux, permettant un suivi individuel automatisé. Cela consiste à capturer les individus de certaines espèces cibles et à les équiper d'une puce RFID (ou transpondeurs, voir [Annexe n°I-1](#)). Une antenne de lecture est placée dans/sur le passage, qui détecte la présence des animaux équipés (ou « transpondés ») traversant l'ouvrage. Autre méthode, le recours à des caméras infrarouges ou thermiques permet de visualiser des comportements. L'utilisation de détecteurs acoustiques est utile pour évaluer la fréquentation d'un ouvrage par les chiroptères. Plus récemment, l'étude de l'ADN environnemental permet d'attester de la traversée effective d'une espèce. Enfin, l'outil le plus communément utilisé est le piège photographique. Il s'agit d'un appareil photo autonome qui se déclenche automatiquement par une détection de la présence d'animaux. Sur la plupart des modèles actuels, la détection

est effectuée à l'aide d'infrarouges passifs et ne permet pas la détection des animaux « à sang froid ». Les pièges photographiques prennent des clichés de nuit, soit par flash visible (incandescent ou flash LED), soit par flash invisible dans l'infrarouge proche.

DE QUOI DEPEND LA FREQUENTATION D'UN OUVRAGE

Les différentes études ont pu mettre en évidence un effet de l'occupation du sol autour des passages à faune, des perturbations humaines, du type de linéaire traversé, de la météo, de l'âge de l'ouvrage ou de la conception de ses abords. La fréquentation dépend également des populations (abondances, distribution) et des espèces concernées, de leur phénologie, biologie, tempérament et des interactions inter et intra espèces. Un écopont sur lequel un piège à sable était installé, fut par exemple fréquenté toutes les nuits. Une nuit sur deux, il s'agissait soit d'une renarde et de ses petits, soit d'une blairelle et de ses petits, qui profitaient du piège à trace comme terrain de jeu (Carsignol, *comm pers*). L'ensemble des paramètres biologiques de l'espèce vont définir ce qui est nommé le « besoin », ou « l'attente » d'une espèce. Un cerf élaphe (*Cervus elaphus*) a besoin d'ouvrages de grandes dimensions, quand un micromammifère en sera phobique et préférera des ouvrages de taille réduite. Les dimensions d'un ouvrage sont d'ailleurs des facteurs importants pour la fréquentation d'un ouvrage. Elles sont résumées par le coefficient d'ouverture (=hauteur*largeur/longueur) permettant de juger de l'effet tunnel d'un passage (Reed et al., 1975). La grande faune nécessite un coefficient élevé. La petite faune nécessite un coefficient plus faible car un ouvrage de trop grande largeur ou hauteur sera considéré comme un milieu trop ouvert où l'animal sera vulnérable.

Un autre facteur est le choix du matériel utilisé pour les suivis d'ouvrages. Comme les autres biais connus quant à l'évaluation de la fréquentation d'un passage à faune (listés en **Annexe n°III-1**, dont le problème de redondance des mêmes individus détectés plusieurs fois), un matériel peu efficient sous-évaluera la fréquentation d'un ouvrage. La connaissance de l'efficience du matériel est ainsi une nécessité pour juger de la fréquentation puis de l'efficacité d'un passage à faune. Par exemple, l'étude de Pagnucco *et al.* (2011) indique que les pièges photographiques utilisés dans le suivi herpétologiques d'un écoduc n'ont pas réussi à détecter la moitié des traversées de la salamandre à longs doigts (*Ambystoma macrodactylum*).

Enfin, l'essentiel des facteurs influençant la fréquentation d'un passage à faune a dynamique. Cela induit une variation temporelle de la fréquentation. L'évolution des populations, l'apprentissage des jeunes, les périodes d'accoutumance, l'évolution des paysages, la météo, sont autant de facteurs à considérer dans le temps. Les suivis à court terme ne permettent pas de différencier les effets transitoires (période d'accoutumance, évènement météo inhabituel...), des effets à long termes (dimensions de l'ouvrage, rotation culturale... ; van der Grift *et al.*, 2012). Ainsi, des suivis d'au moins 4 à 5 années consécutives sont recommandés (Clevenger *et al.*, 2003).

Ces variations temporelles s'apprécient à différentes échelles. Tout d'abord, le cycle nycthémeral des espèces induit des variations quotidiennes dans la fréquentation des ouvrages. Certaines espèces sont nocturnes, d'autres diurnes. D'autres encore sont actives toute la journée. Ensuite, les animaux parcourent leur territoire de manière assez routinière, parfois sur plusieurs jours. La plupart des espèces ont également des périodes de

reproduction, de dispersion ou de repos hivernal assez marquées, ce qui induit des variations annuelles de la fréquentation. Enfin, les variations de populations, de paysage ou d'habitudes des espèces longévives induisent des variations interannuelles, voir plurianuelles. La connaissance de ces variations est importante en termes de méthodologie de suivi. En effet, les suivis ne sont pas toujours effectués sur une année entière. Il vaut mieux dans ce cas favoriser les périodes de grande activité des espèces cibles. À l'inverse, si l'objectif du passage à faune était de faire traverser une espèce hibernante, il est peu pertinent de suivre l'ouvrage en hiver. Les causes et les conséquences de ces variations temporelles sont de mieux en mieux connues mais les études manquent sur la petite faune, qui fut longtemps la faune oubliée des suivis d'ouvrage.

OBJECTIFS DU 3^{EME} CHAPITRE

Trois objectifs ont été identifiés :

- Évaluer l'efficacité de l'outil de suivi le plus communément utilisé : le piège photographique (première partie) ;
- En connaissant l'efficacité des pièges photographiques, les utiliser pour étudier la variation temporelle de la fréquentation d'écoducs par la petite faune (seconde partie) ;
- Améliorer l'existant : les écoducs et les ouvrages agricoles, en modifiant le coefficient d'ouverture (troisième partie).

Première partie

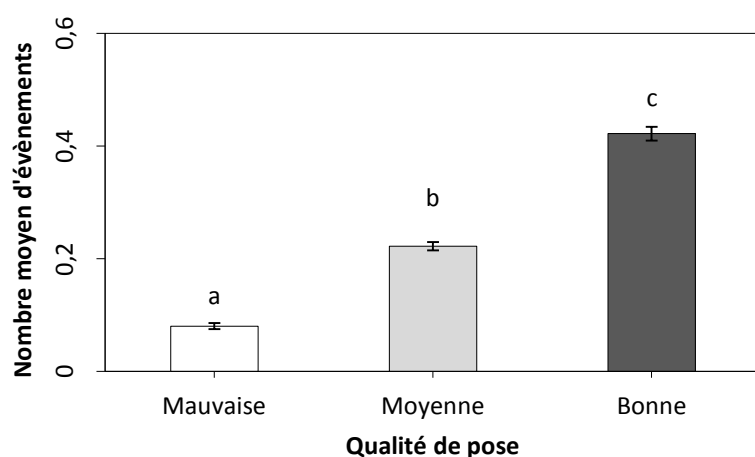
QUELLE EST L'EFFICIENCE DES PIEGES PHOTOGRAPHIQUES
DANS L'EVALUATION DE LA FREQUENTATION DES
ECODUCS ?

Contexte

La loi LOTI (30 décembre 1982) et la loi Biodiversité (20 juillet 2016) imposent aux maitres d'ouvrages un suivi de l'efficacité des passages à faune. Les maitres d'ouvrages font en général appel à un bureau d'études environnementales pour l'effectuer, souvent à l'aide de pièges photographiques. Ces appareils sont des appareils photos autonomes qui détectent la présence d'un animal grâce à leur émission infrarouge. De fait, **ces appareils ne permettent pas la détection des animaux « à sang froid »**. Ensuite, et quelle que soit l'espèce, un piège photographique ne détecte pas l'intégralité des individus, il en « rate », conduisant à une sous-estimation de la fréquentation des ouvrages. La **proportion d'individus manquée est inconnue**. Ce biais matériel peut changer la conclusion d'une étude sur l'efficacité d'un ouvrage. Ainsi, au travers de la fréquentation du passage à faune, **l'efficacité dépend de l'efficience du matériel et de son utilisation**. Dans cette partie, trois points sont abordés. Commençons par ce dernier point en guise d'introduction à la partie.

Le bureau d'études environnementales OGE (Office de Génie Ecologique) m'a contacté pour réaliser des statistiques sur des données provenant d'un suivi de passages à faune. Ce suivi fut réalisé sur les ouvrages de la Ligne à Grande Vitesse (LGV) reliant Mulhouse à Dijon, linéaire de 140km traversant des paysages contenant plus de 850 espèces animales et végétales. Sur les 88 passages à faune de la ligne, OGE a effectué un suivi de 28 d'entre eux pendant 3 ans (entre 30/03/2010 et le 01/10/2013) à l'aide de pièges photographiques. Les ouvrages variaient en termes de dimensions, de type (supérieur, spécifique...) et de paysage adjacent. Les pièges photographiques étaient placés « au mieux » selon les contraintes de chaque ouvrage. Le nombre d'espèces et d'individus photographiés était quantifié pour chaque ouvrage. Afin d'établir des comparaisons et de se soustraire à différents biais de comparaison

(voir **Annexe n° III-1**), le bureau d'étude avait également relevé le type de passage, la présence ou non d'éléments de guidage, la présence ou non de perturbations humaines, le type de paysage adjacent, les dimensions des ouvrages et la qualité de pose du piège photographique. Cette qualité était attestée d'après l'expérience de l'écologue en charge du suivi et divisée en trois catégories : « bonne », « moyenne », « mauvaise ». Un piège photographique situé à l'extérieur d'un écoduc, bien en face, avait par exemple une « bonne » qualité de pose. En revanche, s'il n'y avait pas de supports de pose bien en face ou à proximité, l'appareil pouvait être fixé de biais ou relativement éloigné de l'ouvrage. La qualité de pose était dans ce cas moindre. A partir de ce suivi réalisé par OGE et afin de vérifier le caractère significatif de la qualité de pose sur la fréquentation de l'ouvrage, j'ai établi le nombre d'animaux photographiés (donc présents au moins aux ouvertures des ouvrages, sans forcément le franchir ; aussi appelé nombre d'évènements) par jour et par passage. Puis une Anova basée sur un GLMM (*Zero-inflated Quasi-Poisson*) utilisant le passage comme variable aléatoire et la qualité de pose en co-variable a été réalisée. Les résultats indiquent que le nombre moyen de traversées par jour et par passage dépendait de la qualité de pose ($F=381,42$, $df=2$, $p<0,01$), variant selon le même ordre hiérarchisé que la qualité de pose : la fréquentation des passages était moindre quand la qualité de pose était faible, et élevée quand la qualité de pose était bonne.



Ce n'est bien sûr pas la bonne interprétation car il n'y avait pas forcément moins

d'individus, mais ils étaient moins détectés par les pièges photographiques. La valeur de fréquentation obtenue pour la qualité de pose moyenne, presque à mi-chemin entre les deux autres qualités, semble indiquer une bonne évaluation de la qualité de pose réelle des pièges photographiques de la part de l'écologue chargé du suivi.

Devant ce constat, il serait imprudent de continuer les analyses sans prendre en considération cet « effet matériel ». Il faudrait d'abord corriger la variable dépendante ou inclure la qualité de pose comme co-variable correctrice.

Au travers de la fréquentation, l'efficacité dépendrait donc bien de l'efficience du matériel et de son utilisation. Pour mieux cerner cette efficience, deux études ont été menées. La première concerne la proportion d'individus de la petite faune manquée par les pièges photographiques dans les écoducs. La connaissance de cette proportion permet de corriger la fréquentation observée et d'obtenir une évaluation de l'efficacité plus fine. La deuxième étude concerne l'utilisation du mode séquentiel pour la détection des amphibiens. Ce mode consistant à déclencher les pièges photographiques toutes les X secondes ou minutes, se soustrait aux limites du détecteur à infrarouges passifs et déclenche une prise photographique indépendamment de la présence ou non d'un animal, quel qu'il soit. Cependant, son efficience n'a jamais été testée.

PREMIERE ETUDE

Quelle est la proportion d'individus de la petite faune utilisant un écoduc, sans les amphibiens et reptiles, non détectés par les pièges photographiques ?

RESUME DE L'ETUDE

La proportion d'individus de la petite faune manqués par les pièges photographiques lors d'un suivi de la fréquentation d'un écoduc, a été étudiée.

Pour cela, un piège photographique Reconyx HC600 a été positionné aux deux extrémités, à l'intérieur de trois écoducs. Les pièges photographiques ont fonctionné sur un mode de détection par infrarouges passifs. En même temps, des caméras vidéo infrarouges ont également été présentes et filmaient la même zone que les pièges photographiques. Les caméras vidéos ont filmé H24 7/7 afin de quantifier le nombre exact d'individus présents et d'individus non détectés par les pièges photographiques. La présence d'un individu devant les caméras a été appelé un évènement. Pour chaque évènement ont été relevés l'espèce, la date, l'heure, le comportement de traversée (*entrée* dans le passage ou *refus*), le passage et l'extrémité. La proportion d'individus manquée par les pièges photographiques a été calculée en fonction de l'espèce et des comportements de traversée. Une série de cinq photos a été prise à chaque détection (=trigger) d'un piège photographique. Lorsqu'un animal était présent sur les photos, il s'agissait d'un vrai déclenchement (*True trigger*), sinon il s'agissait d'un artefact et donc d'un faux déclenchement (*False trigger*). Cependant, un animal pouvait être détecté mais situé hors cadre, dans ce cas, il s'agissait d'un « faux » faux déclenchement (« *false* » *false trigger*). Le nombre de « faux » faux déclenchements a aussi été évalué.

Sur 8 415 photos et 9 234 heures de vidéos, 13 espèces de vertébrés réparties en 683 évènements ont été enregistrées. Les pièges photo n'ont pas détecté 43,6% des évènements liés à des micromammifères (mulot, campagnol...) et 17% pour les mammifères de taille moyenne (renard, lièvre...). Le comportement de traversée déduit à partir des photos était erroné dans 40,1% des évènements avec un plus grand taux d'erreur pour les entrées que les

refus. Sur les 3,8% de faux déclenchements photos, 85% d'entre eux étaient des « faux » faux déclenchements et étaient bien dus au passage d'un animal.

Les résultats montrent qu'un nombre élevé d'individus n'est pas détecté par les pièges photographiques, que ce soit par un non déclenchement des capteurs ou par la présence hors-cadre des individus. De fait, la fréquentation des passages à faune est sous-évaluée lors des suivis utilisant des pièges photographiques, sous-évaluation dépendant du matériel et des espèces.

ETUDE DÉTAILLÉE

Jumeau J., Petrod L. & Handrich Y. A comparison of camera trap and permanent recording video camera efficiency in wildlife underpasses. *In press –Ecology and Evolution.*

A comparison of camera trap and permanent recording video camera efficiency in wildlife underpasses

The efficiency of camera-traps surveys

Jonathan Jumeau^{1,2,3†}, Lana Petrod², Yves Handrich¹

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

² Conseil Départemental du Bas-Rhin, Place du Quartier Blanc, 67964 Strasbourg, Cedex 9, France

³ Université de Rennes 1, CNRS, UMR 6553 ECOBIO, 35042 Rennes Cedex, France

† Corresponding author. Tel: (+33) 6 07 62 33 63; jumeau.jonathan@gmail.com

Abstract

In the current context of biodiversity loss through habitat fragmentation, the effectiveness of wildlife crossings, installed at great expense as compensatory measures, is of vital importance for ecological and socio-economic actors. The evaluation of these structures is directly impacted by the efficiency of monitoring tools (camera traps...), which are used to assess the effectiveness of these crossings by observing the animals that use them. The aim of this study was to quantify the efficiency of camera traps in a wildlife crossing evaluation. Six permanent recording video systems sharing the same field of view as six Reconyx HC600 camera traps installed in three wildlife underpasses were used to assess the exact proportion of missed events (*event* being the presence of an animal within the field of view), and the error rate concerning underpass crossing behaviour (defined as either *Entry* or *Refusal*). A sequence of photographs was triggered by either animals (*true trigger*) or artefacts (*false trigger*). We quantified the number of false triggers that had actually been caused by animals that were not visible on the images ("false" false triggers). Camera traps failed to record 43.6% of small mammal events (voles, mice, shrews...) and 17% of medium-sized mammal events. The type of crossing behaviour (*Entry* or *Refusal*) was incorrectly assessed in 40.1% of

events, with a higher error rate for entries than for refusals. Among the 3.8% of false triggers, 85% of them were “false” false triggers. This study indicates a global underestimation of the effectiveness of wildlife crossings for small mammals. Means to improve the efficiency are discussed.

Keywords: Wildlife crossings, Camera-trapping, Monitoring study, Triggered cameras, Small mammals, False trigger

Introduction

Habitat fragmentation is one of the three main causes of biodiversity loss over the last decades (Maxwell et al., 2016). It affects all taxonomic groups and has numerous consequences. Habitat fragmentation through habitat loss usually results in a stream of extinctions, the extent of which depends on modified soil surfaces and their organisation (Fischer and Lindenmayer, 2007). Fragmentation has a negative impact on the richness, population abundance, growth rate and distribution, trophic chain length, breeding and dispersal success of animal species. Decreased genetic flows result in increased consanguinity and genetic drift, leading to the risk of local species extinctions (Fahrig, 2003). Habitat fragmentation *per se* has a negative impact on the time animal populations spend in the landscape matrix, and affects their interspecific interactions, mortality and reproduction rates, thus influencing their long-term persistence. It also has positive effects by stabilizing the prey-predator relationship, permitting the persistence of two species that share a similar ecological niche (competitive species), distributing the extinction risk across habitats and

increasing landscape heterogeneity. However, the positive effects of fragmentation *per se* are less significant than the negative effects linked to habitat loss (Fahrig, 2017).

A main cause of habitat fragmentation is urban expansion. Roads have a specific impact and cause wide-ranging damage to ecosystems, ranking in the top ten threats to biodiversity (Maxwell et al., 2016). In the short and/or long term, roads increase local extinction risk through wildlife-vehicle collisions, lead to further habitat loss due to associated land consolidation, deteriorate habitats along the roadside, decrease population abundance (avoidance phenomenon) and reduce genetic flows by creating a filter and barrier effect. According to Ibisch *et al.* 2016, 20% of the world's surface is located within a one kilometre road-effect zone, including the vast majority of the land in Western Europe and the Eastern United States. Roads do however have positive effects, such as increasing longitudinal dispersion flows and creating road verges that are used as substitute habitats by a variety of taxa (Benítez-López et al., 2010; Forman and Alexander, 1998; Ibisch et al., 2016; Rytwinski and Fahrig, 2013; Spellerberg, 1998; Trombulak and Frissell, 2000; R. van der Ree et al., 2015).

The negative impacts of roads are reduced by mitigation measures such as fences and wildlife crossings. The latter are bridges or tunnels that provide a safe crossing point for wildlife, thus restoring genetic exchange and ecological processes (Clevenger, 2005). Wildlife crossings have been constructed over the last five decades and are adapted to targeted species. Among the different types of wildlife crossings (Beben, 2016; Forman et al., 2003), underpasses for small/medium-sized wildlife have a small entrance and are adapted to small animals such as rodents and mesocarnivores (Carsignol et al., 2005; Clevenger and Huijser, 2011; Martinig and Bélanger-Smith, 2016). Each wildlife crossing is carefully designed to

encompass technical constraints, local environment and species needs. Factors influencing the effectiveness of wildlife crossings include openness ratio (Navàs and Rosell, 2005), location (Land and Lotz, 1996), local roadkill mitigation measures (Dodd et al., 2007), funnel devices (Ascensão and Mira, 2007), entrance design (Rodríguez et al., 1996), type of vegetation cover (McDonald et al., 2004), human activity (Clevenger and Waltho, 2000) and traffic (Clevenger and Waltho, 2000). By monitoring the use of wildlife crossings by animals, environmental actors can identify the needs of animals and improve these structures (Rodney van der Ree et al., 2015).

The first monitoring studies of wildlife crossings in Europe, Australia and North America used sand boxes to observe animal tracks, and particularly those of big game (Forman et al., 2003). More sophisticated methods are now employed, such as infra-red or thermal video-cameras (Serronha et al., 2013), genetic sampling (Corlatti et al., 2009; Sawaya et al., 2014), GPS collars (Dodd et al., 2005; Olsson and Widen, 2008a), radio telemetry (Baxter-Gilbert et al., 2015; Dillon and Kelly, 2008), acoustic, infra-red and microwave sensors (Diggins et al., 2016; Glen et al., 2013; Gužvica et al., 2014) and automatically triggered cameras, also called camera traps (Šver et al., 2016). The choice of a monitoring technique depends on the targeted species, the goal of the study and the human and financial investment (Hardy et al., 2003). The effectiveness of wildlife crossings commonly depends on the number of species detected by the monitoring methods, and is therefore highly dependent on the efficiency of the latter. It is therefore necessary to have a critical approach and to know the drawbacks of each method, particularly for the most commonly used method, the camera trap. This method is popular for its easy installation and use and its relatively moderate cost. It is also a relatively non-intrusive method (Meek and Vernes, 2016).

The efficiency of a monitoring method can be defined as its ability to detect the greatest proportion of species in relation to its global cost, including the time invested in the installation, maintenance and data analysis process (Mateus et al., 2011). In order to estimate the efficiency of camera traps, some studies compared this method to others (Diggins et al., 2016; Dillon and Kelly, 2008; Glen et al., 2013; Janečka et al., 2011; Li et al., 2012; Lyra-Jorge et al., 2008; Monterroso et al., 2013; Silveira et al., 2003; Villette et al., 2016). Other authors compared different models of camera traps (Hughson et al., 2010; Meek and Vernes, 2016; Rovero et al., 2013; Swann et al., 2004; Weingarh et al., 2013), their technical parameters (Kelly and Holub, 2008; Pease et al., 2016), and the different installation and placement methods (Foster and Harmsen, 2012; Guil et al., 2010; Smith and Coulson, 2012). As the efficiency of camera traps also depends on the targeted species and their characteristics (Ariefiandy et al., 2013; Lyra-Jorge et al., 2008; Rowcliffe et al., 2011; Tobler et al., 2008; Welbourne et al., 2015), the use of lures (Diete et al., 2016; MCCleery et al., 2014; Read et al., 2015) and the associated bias (Paul D Meek et al., 2014; Newey et al., 2015; Rocha et al., 2016) were also investigated. However, to our knowledge, no study to date has compared methods and parameters by taking into account the exact number of animals present in the camera trap field of view. The systematic recording of all animals using an underpass can be achieved through permanent video recording of the camera trap field of view. The time required to analyse data is another parameter of camera trap efficiency, and relevant software packages have been developed to improve this (Bubnicki et al., 2016; Fegraus et al., 2011; Niedballa et al., 2016; Yu et al., 2013). Time is not only allocated to the examination of photos and videos, but is also needed to identify and classify false triggers (Glen *et al.* 2013). Triggers can have different sources. They are considered “true” when animals trigger photo

sequences, and “false” in all other cases. However, some of the latter could be still due to an animal that is not visible in the photo. This is a type of false-negative, and could be termed a “false” false trigger (P. D. Meek et al., 2014). The number of these missed events has not been evaluated to date.

After a long period dedicated to the monitoring of big game, monitoring interest has now turned to small fauna and small mammals, which now represent a significant portion of the species studied with camera traps (Burton et al., 2015). Their detection is difficult due to their low body weight (Di Cerbo and Biancardi, 2012; Diete et al., 2016; Diggins et al., 2016; Glen et al., 2013; Ikeda et al., 2016; MCCleery et al., 2014; Meek et al., 2016; Meek and Vernes, 2016; Melidonis and Peter, 2015; Rendall et al., 2014). The effectiveness of wildlife crossings for these species, previously estimated by tracking beds and live trapping, is increasingly studied with technologically advanced camera traps (Bellis et al., 2013; Martinig and Bélanger-Smith, 2016).

The aim of the present study was to quantify the efficiency of small fauna detection by camera traps installed in underpasses for small/medium-sized wildlife, using a permanent recording camera system as a control recording. The specific questions of this study were as follows: (1) How many events are not detected by camera traps, and which parameters are involved? *Events* are defined here as the presence of an animal within the camera trap field of view. (2) What is the error rate of camera traps in the estimation of underpass crossing behaviour (*entry* or *refusal*), and which parameters are involved? (3) Among the false triggers, what is the proportion of “false” false triggers and “true” false triggers?

Methods

Study area

The study was performed in Alsace (Eastern France, GPS coordinates: 48.517256, 7.582047) on the A35/A352 trumpet interchange, which is two kilometres long and was opened to traffic in 2010. The studied section was a two-lane fenced motorway with average traffic of 22,000 vehicles per day. The interchange was surrounded by intensive agricultural landscape dominated by maize and wheat fields. The two-metre-high fence was composed of wire netting to exclude small mammals on the lower 50 cm (6.5 mm mesh) and a large mammal exclusion fence on the upper section (12 cm mesh). The interchange was equipped with 11 underpasses (three agricultural and eight underpasses for small/medium-sized wildlife) at its construction, installed approximately 230 metres apart. The mean annual temperature of the studied area is 10.4°C. Mean annual precipitation is 700mm per year, at a mean altitude of 150 metres.

Protocol

Studied underpasses

Three small/medium-sized wildlife underpasses (hereafter referred to as “WU”s) designed for the European hamster (*Cricetus cricetus*) were monitored. These concrete box culverts contained a 10-centimetre soil bed. Their characteristics, including the openness ratio ($OR = \text{Width} * \text{Height} / \text{Length}$; Reed *et al.* 1975 in Donaldson 2005) are described in **Table1**.

Table1: Wildlife underpass characteristics.

Underpass N °	OR (m)	Length (m)	Width (m)	Height (m)
1	0.01	51	1.2	0.5
2	0.01	50.4	1.15	0.75
3	0.02	24	1.2	0.5

Monitoring material

To perform the monitoring, camera traps and permanent recording video systems were used simultaneously in each WU. The camera traps were all Reconyx HC600 HyperFire models bought new in 2012. This middle-range priced model has a passive infrared sensor and uses infra-red LEDs to reduce glow. Sensitivity was set to “high”, and “still mode” was used. A sequence of five photos was taken at 0.5 second intervals, with no delay between sequences. Trigger speed was 0.2 seconds and image resolution was 3.1 megapixels. Camera traps were supplied with non-rechargeable lithium batteries. The permanent recording video system was composed of CGV DFAV3312JN video cameras, a STIM ST4100 video-server for recording and additional Bosch EX12LED 940nm infra-red lights. The 940nm wavelength was chosen for its low detectability by small wildlife in the studied area (Paul D Meek et al., 2014; Newbold and King, 2009; Odonat : Office des données naturalistes du Grand-Est, 2016). The video system was set up for permanent recording at 40Hz with a 752x582 image resolution.

Installation of material

We installed the permanent recording video systems from 03/26/2012 to 04/27/2012, and set up the camera traps on 04/27/2017. The two different device types were installed in both entrances of the three WUs to ensure that all evidence of animal presence would be captured by the permanent recording video systems when entering the WUs, even if

individuals were not detected by the camera traps. A total of six tested camera traps and permanent recording video systems were therefore installed for the monitoring of three WUs.

Camera traps were installed two metres from the entrance of each WU, and were attached to a sliding rail on the ceiling to permit the maintenance of the camera outside the WU. This method was used to limit the presence of human scent on both the monitoring devices and the entrance of the WU. The fixed distance allowed camera traps and permanent recording video systems to cover the entire WU field. A two-metre distance is well adapted to the observation of small wildlife (Rowcliffe et al., 2011).

Camera traps were turned towards the underpass entrance, and were suspended 19.5 cm to 44.5 cm above floor level (distance between bed soil and passive infra-red sensor) and oriented about 10 degrees downwards to view the first metre of the underpass. Camera traps were perpendicular to the ground, so the sensor was placed horizontally (Smith and Coulson, 2012; Taylor et al., 2014). Devices were placed on an east-west axis, directly exposing them to sunlight in the mornings and evenings. The vegetation at WU entrances was not mowed during the study.

Permanent recording video systems were fixed to the ceiling two metres from the entrance and 18 to 43 cm from the ground (distance between the ground and camera lenses). Infra-red lights were installed on the ceiling at the same distance from the entrance, 21 to 44 centimetres from the ground (distance between the ground and the middle of LEDs). A video camera and an infra-red light were set up 20 centimetres to the left and right of each camera trap, respectively (video on the right and light on the left). The infra-red lights were installed

at a distance from video cameras to prevent the occurrence of spider webs on the camera lens. Video cameras were oriented in the same direction as that of the camera traps in order to obtain an identical field of view. The inclination and orientation of the infra-red lights were adjusted between 12am and 4am on 04/26/2012 to maximize the lighting of the area covered by both cameras through the use of light reflection on underpass walls. The positioning of camera traps and permanent recording video systems is shown in **Figure 1**. The camera trap field of view is shown in **Figure 2**. Each video camera and light for the permanent recording video system was connected to central units that were located outside the underpass and equidistant between two wildlife crossings, providing power and memory via electric cables and optical fibres. Cables were buried outside underpasses and attached to the wall 15 to 40 cm from the ground inside WUs.

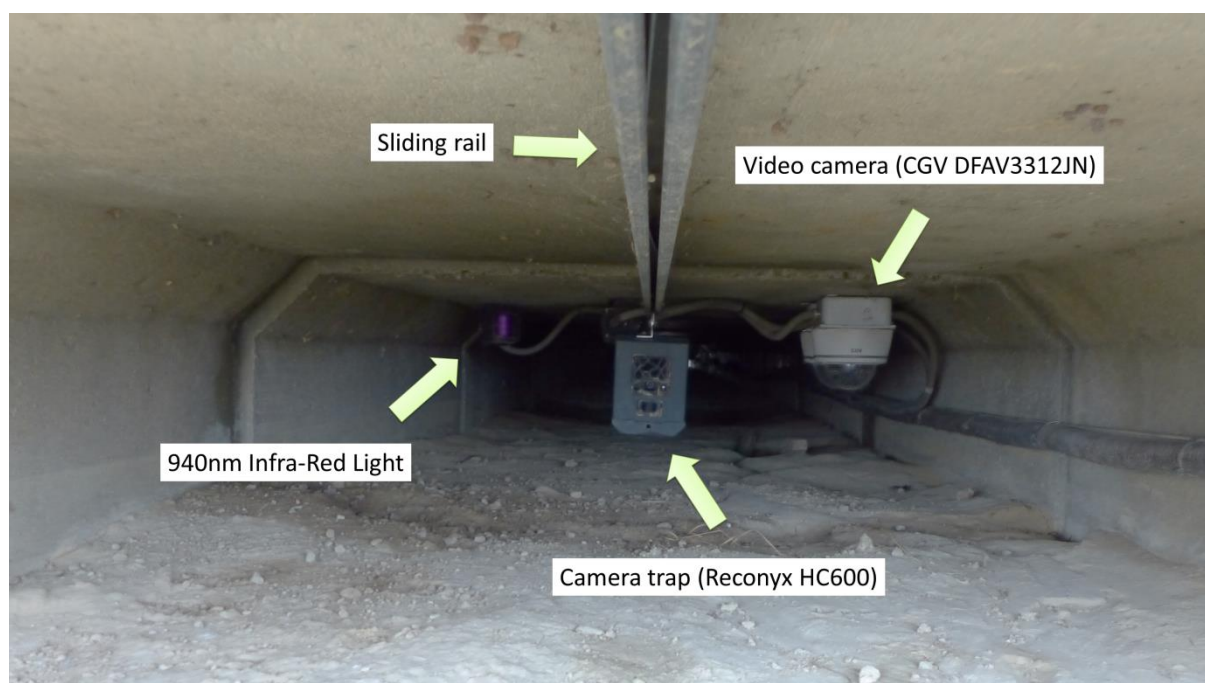


Figure 1: Relative positions of camera trap, video camera and infra-red light.



Figure 2: Camera trap and video camera field of view.

Data collection

Permanent recording video systems and camera traps initially recorded from 22/05/2012 to 09/07/2012. A second record session was performed from 30/05/2013 to 17/07/2013 (64 days in all) to increase the sample size. Camera trap batteries and memory cards were checked and replaced by the same person every two weeks throughout the study. At the same time, the video server containing video recordings was replaced and the data collected from the previous server was analysed at the laboratory.

Analysis

Camera traps

In the present study, an *event* is defined as the presence of an animal (a given individual of a given species) in the field of view of both camera traps and video cameras in a given entrance of a given WU (P. D. Meek et al., 2014). All events were recorded by the permanent recording video system but not necessarily by camera traps. To decrease individual bias, the event delineator was set at 10 minutes for all species (Meek et al., 2016; Silveira et al., 2003). Thus, if any two animals of the same species were recorded less than 10 minutes apart in the same entrance of the same WU by the permanent video recording system, the same individual was considered to have been seen twice. Only the first of the two events was retained in the data set. If two individuals were clearly different in terms of body size, age, state of health, morphologic characteristics, the event delineator was not applied (Read et al., 2015). When two species or several individuals of the same species were present in the photo, different events were created for each individual, with no event delineator.

For each camera trap and event, two crossing behaviours were distinguished: “Entry” occurred when the individual was seen entering the underpass and left the camera field of view, meaning that the animal walked at least one metre inside the underpass without be seen again; if the individual did not do so, “Refusal” occurred. Short events ($\leq 3s$) involving fast animals were separated from longer events ($> 3s$).

Photos were analysed using the DREAL OCR software (v1.5.5) developed by Pierre Charbonnier and Stéphane Sadowski from CEREMA-LRS. This semi-automatic analysis software is specifically designed for use with Reconyx HC600 Cover and Hyperfire. It extracts

all the EXIF information from the photos, can correct trigger time according to a reference in order to synchronize all the camera traps, uses an OCR system to extract all the information that is not in EXIF format and greatly facilitates analysis with easy use and 'one-click' species recognition.

Data for the following were collected from sequences of photos: date, underpass number, underpass entrance, camera trap number, time to the nearest second, temperature, species, crossing behaviour (*Entry* or *Refusal*), event duration and the direction of the animals (*Horizontal* or *Vertical*) observed on each sequence of photos. The occurrence of false triggers was also noted. All photos were analysed by the same experimenter.

Video camera

Videos were analysed at x5 speed, i.e. slow enough to allow the experimenter to detect any change in a sequence of similar photos and fast enough to optimize analysis time. The speed was changed back to x1 if an event was detected or if a false trigger of camera traps occurred. We used the recording server analysis software. Data was collected for the same variables for both camera traps and videos but videos analyses were performed by two different experimenters after completing a similarity test based on the observation at x5 speed of three hours of video containing ten events whose data (time, species, crossing behaviour, event duration and direction of the animals) had to be analysed exactly the same way between the two experimenters.

Data analysis and statistics

To study the efficiency of camera traps, we compared different event characteristics (number, crossing behaviour and false triggers) with those of the corresponding events recorded by the permanent recording video system. “*Small mammals*” were distinguished from “*Medium-sized mammals*”.

To avoid a violation of data dependence due to the same animal crossing the same underpass, i.e. recorded by both camera traps, only one of the two observations (entry or exit) was randomly taken into consideration for analysis.

We used the following dependent variables: (1) Did the camera trap detect the animal? (Yes/No); (2) Was the crossing behaviour the same for camera trap and permanent recording video system? (Yes/No), assuming that the video depiction of the behaviour is reliable); (3) Was the false trigger due to an animal or to a trigger artefact? (“*false*” *false trigger*/ “*true*” *false trigger*).

Binomial Generalized Linear Mixed Model (GLM β) based ANOVAs were used to explain the variations of these dependant variables. Co-variables were as follows: animal direction on the photos (*Horizontal* or *Vertical*), event duration ($\leq 3s$ or $> 3s$), animal size (*Small mammals* or *Medium-sized mammals*) and crossing behaviour (*Entry* or *Refusal*). Statistics were performed with R version 3.2.5. The significance threshold was set to 5%.

Results

Collected data

A total of 8,415 photos and 9,234 hours of videos were recorded over 64 nights, making a total of 384 trap nights for all the camera traps. There was no failure or device theft. During the test periods, the temperatures in the studied underpasses varied between 9°C and 22°C, with a mean of 15.6°C ($\pm 2.4^\circ\text{C}$ standard deviation).

A total of 13 vertebrate species were detected, of which 85% were mammals. Non-mammalian species were discarded from our data (white wagtails and house sparrows). The remaining 11 mammal species were separated into two groups according to their size. A “medium-sized animal” group pooled hares (*Lepus europaeus*) and several carnivores, namely the red fox (*Vulpes vulpes*), the European badger (*Meles meles*) and the domestic cat (*Felis silvestris catus*). The other mammalian species were pooled in a “small-sized animal” group composed of the hedgehog (*Erinaceus europaeus*), the weasel (*Mustela nivalis*), the wood mouse (probably *Apodemus sylvaticus*), voles (*Microtus agrestis/arvalis*), the European water vole (*Arvicola amphibius*), the brown rat (*Rattus norvegicus*) and the shrew (probably *Crocidura sp.*).

Recorded events

A total of 747 triggers containing 683 events were recorded by permanent recording video systems before the application of a 10-minute event delineator. Among the remaining 237 events (225 small mammals and 12 medium-sized mammals), only 137 (57.8%) were also detected by camera traps after application of the 10-minute delineator.

There was a tendency for a lower detection of small mammals in comparison to that of medium-sized ones ($\chi^2=3.636$; $df=1$; $p=0.057$); camera traps failed to record 98 small mammal events (43.6%) and two medium-sized mammal events (17%). Camera traps detected significantly fewer short events ($\leq 3s$), associated with fast animals, than longer events ($\chi^2=43.813$; $df=1$; $p<0.01$). The detection of refusals was significantly more efficient than that of entries ($\chi^2=7.71$; $df=1$; $p<0.01$). The number of undetected events did not depend on the direction of animals ($\chi^2=1.419$; $df=1$; $p=0.233$).

Crossing behaviour

Among the 237 events, 91 (38.4%) were entries and 146 (61.6%) were refusals. The number of crossing behaviour detection errors (different behaviour between camera traps and permanent recording video systems, presuming that the video depiction of the behaviour was reliable) was 95 (40.1%). Error risk was significantly higher for entries than refusals ($\chi^2=6.355$; $df=1$; $p=0.011$; 50.54% vs 33.56%). This risk did not depend on event duration ($\chi^2=2.63$; $df=1$; $p=0.105$), animal size ($\chi^2=0.03$; $df=1$; $p=0.863$), or the direction of animals ($\chi^2=0.362$; $df=1$; $p=0.547$).

False triggers

Among the 747 triggers (8,415 photos), 64 were false triggers (3.8%, *corresponding to 320 photos*). Among the 64 false triggers, 10 were “true” false triggers (15.625%, corresponding to 50 photos) and 54 were “false” false triggers (84.375%, corresponding to 270 photos), that is to say true triggers by an animal presence that was not recorded on camera trap photos. ANOVAs were not performed for false triggers due to the low sample size.

Discussion

Factors driving the probability of detection and crossing behaviour error risk

Even with the best monitoring protocol using camera traps, and whatever the model chosen, it is impossible to evaluate the percentage of undetected animals crossing a wildlife underpass (WU) without the help of permanent monitoring. The present study used permanent 40Hz video monitoring to certify all the events that occurred in the field of view of six camera traps, and reveals that 43% of all mammals were missed by camera traps. This result is especially relevant given that the chosen model of camera trap, its parameters and installation as well as the environmental conditions meet the efficiency criteria (see Methods) set out in the available literature (Meek et al., 2016; Rovero et al., 2013; Rowcliffe et al., 2011; Tobler et al., 2008).

The higher detection rate of medium-sized mammals (in comparison to small mammals) is probably due to their greater body weight (Lyra-Jorge et al., 2008; Tobler et al., 2008) rather than their lower speed (Rowcliffe et al., 2011). However, short events were harder to detect than longer ones ($\leq 3s$). Some mice were probably accustomed to the WU, ran in a straight line and thus stayed within the monitored field of view for less than one second. Other small mammals immediately entered and left the wildlife crossing via the same entrance. There was no effect of animal direction (*Horizontal* or *Vertical*) on the detection rate, which shows that the Reconyx double-bands passive infra-red detection system can be efficiently triggered by both animal directions. Refusals were detected better than entries, which could result in an overestimation of refusals and thus an underestimation of underpass effectiveness.

The identification of crossing behaviour is necessary to evaluate wildlife crossing effectiveness. A high number of refusals could mean the WU is unsuitable for a given species. Despite the easy distinction used in this study between refusal and entry, a large number of crossing behaviour identification errors were made, especially for the entries. Animals entering the WU could leave the camera trap field of view after the detection of their entry, then leave the WU via the same entrance without this refusal being detected by the camera trap. In this situation, the underpass effectiveness would be overestimated.

If the recorded animals are considered representative of the whole population, these results may not call into question the conclusions of previous studies. However, there is a bias due to the high proportion of fast and small mammals among unrecorded events.

How to improve the detection rate and reduce crossing behaviour error risk

The detection rate could be improved by using lures to make the animals stay longer in front of the camera trap (Diete et al., 2016; McCleery et al., 2014), but this would increase the probability of a prey running into a predator (Little et al., 2002; Tissier et al., 2016b). According to Rocha *et al.* 2016, the use of lures could also decrease the probability of preys animals triggering camera traps.

Another way to improve the detection rate would be the simultaneous use of several camera traps (Pease et al., 2016). This can be easily achieved in the underpasses by placing one camera at each end of them, as we do in this study, rather than one on the middle. Using two camera traps would also allow better accuracy for the recording of crossing behaviour. Indeed, if an animal that enters a WU is detected by a second camera trap located at the other end, it would be proof that this animal successfully entered and crossed the underpass.

If not, the crossing behaviour should be considered as uncertain, thus avoiding an overestimation of underpass effectiveness. The sequential mode (i.e. a photo taken every X sec/min) could also be used, as its detection rate is not affected by sensors and species. However, its efficiency remains to be demonstrated for small wildlife, and amphibians in particular (Morand and Carsignol, 2016).

Lastly, the detection rate could be improved by moving the camera trap back a few metres inside the underpass to evaluate if an entry could be a refusal. However, animals that remain outside the underpass would be less detected.

False triggers

Less than 5% of the triggers were false triggers, i.e. without any animal presence recorded. Despite being low, this proportion can be problematic when a large number of photos are taken. For example, the monitoring of all underpasses present on the studied area produced 1.5 million photos over four years (*data not shown*). Although software that facilitates the removal of the high number of false triggers is available, the latter may contain a large number of “false” false triggers (almost 85% in this study), which could be erroneously removed from the data set (*false-negative*; Meek *et al.* 2014a). To be able to consider them as full events, we therefore have to decrease the number of “true” false triggers. Inside wildlife crossings, camera traps are less prone to disturbances, particularly when vegetation is cleared in front of the underpass to improve visibility or when the camera traps are installed far from the entrance. The high proportion of “false” false triggers we obtained should therefore be considered in a specific context. Abundance monitoring in the natural habitat would show a lower proportion of “false” false triggers, especially if it uses low-quality devices (e.g.

recreational cameras ; Newey *et al.* 2015). To avoid deleting too many “false” false triggers in WU, we should only remove the false triggers recorded when the sun directly hits the passive infra-red sensor or when the wind is too strong. The remaining events could be considered as «unidentified animal events ». The high proportion of “false” false triggers also leads to an underestimation of underpass effectiveness.

Is the permanent video camera system a better solution?

The use of a permanent recording video system in this study allowed us to quantify some aspects of camera traps efficiency. Video cameras also make it possible to observe behaviours, to calculate event duration and to record the direction of all animals. This leads to the question of whether a wider use of permanent recording video monitoring would be preferable to that of camera traps. However, this protocol is costly in terms of the time needed to analyse video data. Staring at a screen where nothing moves strains the eyes and diminishes the observer’s attention to a point where he or she may miss an event. To reduce the time investment and improve the efficiency of this method, we tested if the internal motion sensor (post-recording sensor) of the video camera server could automatically detect events. Unfortunately, attaining a level of video sensitivity that would allow a systematic detection of events would entail recording on a practically permanent basis (*data not shown*). Moreover, video cameras are far more expensive than camera traps (based on the cost of devices used in our study, 59,056 € for video-monitoring composed of 16 video cameras, 16 IR spots, 2 recorder servers and cabling *versus* 15,000 € for 20 Reconyx HC600 including batteries, padlocks and security enclosures), and power failure through storms or cable breakage could lead to the loss of several weeks of data. However, video camera systems are

stolen less frequently than camera traps (Meek and Vernes, 2016). Neither technique is particularly effective for the differentiation between small mammals. For this reason, it is often necessary to physically trap these animals or use a white flash with camera traps (Meek and Pittet, 2014); but these methods are more intrusive (Glen et al., 2013). At equal cost, a video camera system would have a lower resolution than a camera trap and hence involve a greater difficulty in distinguishing species. However, video systems are surely less disturbing than camera traps, as the permanent recording emits continuous noises and lights, thus allowing habituation. Camera trap disturbances could also prevent animals from using wildlife crossings (Paul D Meek et al., 2014).

Regardless of the advantages a video camera system may provide for animal detection, our financial and analytic investment leads us to recommend the use of camera traps in underpasses. However, we recommend the use of permanent recording video systems to periodically assess the efficiency of the detection methods by means of a constant and reliable control. Despite the high technological quality of current camera traps, we conclude that these systems may underestimate the numbers of animal events and therefore, the number of crossing events. This is especially relevant for small mammals in underpasses.

Acknowledgements

This study was conducted through the CERISE project and funded by the French Ministry of Ecology (DREAL Alsace). We thank Camille Thiphine, Nicolas Roussin, Frederic Voegel, Julien Beccherle, Alain Chebroux and the French camera trap specialist Frederic Salgues. Special thanks to Joanna Lignot for the English editing. We are grateful to the two anonymous reviewers for their helpful comments on the previous version of this manuscript.

Author Contributions

All authors approve this version of the manuscript. They agree to be accountable for the aspects of the work that they conducted, and will ensure that any questions related to the accuracy or integrity of any part of their work are appropriately investigated and resolved. JJ conceived the idea and design methodology; JJ collected the data; JJ carried out data analysis; JJ, LP and YH organised the writing of the manuscript. All authors played an active part in the drafting of the manuscript.

CONCLUSION ET PRINCIPAL MESSAGE (ETUDE 6)

L'étude indique qu'un nombre élevé d'individus de la petite faune utilisant un écoduc n'est pas détecté par les pièges photographiques. La fréquentation des écoducs serait donc fortement sous-évaluée et la composition de la faune biaisée lors de l'utilisation de pièges photographiques.

SECONDE ETUDE

Quelle est l'efficiencia du mode séquentiel des pièges photographiques pour le suivi de la fréquentation d'écoducs par la petite faune, dont les amphibiens et les reptiles ?

RESUME

L'efficacité du mode de détection séquentiel (une photo toutes les X secondes) et celle du mode classique de détection (détection par infrarouges passifs) ont été comparés.

Pour cela, des pièges photographiques CuddebackC123 ont été positionnés dans six écoducs, à raison d'un piège par passage. Ces pièges photographiques ont été simultanément paramétrés sur un mode de détection classique (capteur) et séquentiel (une photo systématiquement toutes les 10 secondes) à la fois. Le nombre d'espèces et d'événements, détectés pendant 23 jours à l'été 2015 par les deux modes de détections ont été comparés. Un événement a été défini comme la détection d'un individu par un piège photographique. En parallèle et sur la même période, un piège photographique supplémentaire a été placé dans deux des écoducs afin de comparer les espèces et individus détectés ou non par les deux appareils d'un même ouvrage.

Sur les 1 058 272 photos du mode séquentiel et les 420 du mode classique, 236 événements ont été détectés, correspondant à 11 espèces. Le mode classique a détecté 68 événements pour 5 espèces contre 168 (+147,1%) événements pour 10 (+50%) espèces pour le mode séquentiel. Seul le mode séquentiel a permis de détecter des amphibiens, représentant 30,4% des événements détectés. Quand deux pièges photographiques étaient présents dans un même écoduc, seuls 10 (17,9%, uniquement des animaux « à sang chaud ») des 56 événements détectés en mode séquentiel étaient communs entre les deux appareils, correspondant à un nombre d'événements manqués minimum de 40,8% par le mode séquentiel.

L'étude, à son stade d'avancement actuel, indique une efficience plus élevée du mode séquentiel que du mode classique. Cependant, ce résultat doit encore être relativisé par le nombre élevé de clichés pris par le mode séquentiel (2 520 fois plus), induisant un investissement financier et humain important qu'il faut évidemment prendre en compte dans l'évaluation de l'efficacité de la méthode et selon les objectifs de l'étude.

ETUDE DÉTAILLÉE

Jumeau J., & Handrich Y. Efficiency of sequential camera traps to assess efficacy of wildlife underpasses. *In prep*

Introduction

La majorité des pièges photographiques détectent les animaux grâce aux rayonnements infrarouges émis par ces derniers. Sur les modèles de moyenne et haute gamme, le déclenchement de la prise de photos suppose que l'objet qui émet ces rayons se déplace sur le champ de vision des appareils. Ces deux conditions rendent difficile la détection des ectothermes, c'est-à-dire, les animaux « à sang froids ». Et quand bien même un amphibien ou un reptile émet assez de rayonnements infrarouges (plus chaud que l'air), encore faut-il que son déplacement, souvent lent, soit suffisant pour déclencher l'appareil. Cela pose problème dans le suivi des passages à faune car une partie de la petite faune est manquée par les pièges photographiques, ce qui ne peut conduire qu'à des conclusions partielles de la fréquentation et de l'efficacité. Quand une de ces espèces problématiques est observée, cela est soit due à une grande proximité à l'appareil, soit que celui-ci a détecté un autre animal et qu'il y a donc au moins deux espèces sur la photo.

Afin de contourner cette lacune des pièges photographiques, il est possible d'utiliser d'autres systèmes. Par exemple le piégeage des amphibiens à l'aide de puits-pièges ou encore l'installation de plaques goudronnées pour attirer les reptiles. Cependant, ces méthodes perturbent l'utilisation du passage à faune. Il existe également la possibilité d'utiliser les pièges photographiques, mais modifiés. Soit par une modification externe du système de détection. Par exemple, en associant à l'appareil une plaque à pression ou à vibrations: dès qu'un animal d'une masse suffisante se situe sur la plaque, cela déclenche le piège photographique (Welbourne et al., 2015). Soit par une modification interne de l'appareil, en changeant le mode « détection » au profit du mode « séquentiel ». Celui-ci consiste à prendre

une série de photos toutes les X secondes, qu'il y ait ou non un animal présent. Ce mode, bien que permettant théoriquement de détecter les amphibiens et les reptiles, possède la contrainte importante du temps d'analyse des milliers de photos prises chaque jour. Ce mode diminue également significativement la durée de vie des batteries (Fagart et al., 2016b) et donc engendre des coûts supplémentaires. De fait, il y a peu de suivis réalisés de cette manière et il n'existe pas d'étude de son efficacité. Pourtant, le mode séquentiel, couplé en post-analyse à un logiciel de tri automatique des photos, pourrait être un outil efficace dans la détection d'animaux difficiles à détecter tels que les reptiles, les amphibiens mais aussi les micromammifères (voir [Chapitre III, première partie](#)).

Objectifs

L'objectif de l'étude était d'évaluer l'efficacité du mode séquentiel dans la détection des espèces à « sang froid » mais aussi des espèces habituellement détectées par les pièges photographiques. Pour cela, le mode séquentiel a été comparé au mode de détection classique lors du suivi de passages à faune construits pour le passage d'amphibiens.

Plusieurs questions furent posées :

- Quel est le mode de suivi qui permet de détecter le plus grand nombre d'espèces d'individus sur la durée du suivi ?
- Quelles sont les espèces non détectées par le mode classique mais détectées par le mode séquentiel, et *vice-versa* ?
- Au regard de l'investissement de la méthode, quelle est la fréquence d'échantillonnage optimale en mode séquentiel ?

- Est-ce que la balance coût-gain de la méthode est positive ? Et dans quelles conditions ?

Il était attendu un plus grand nombre d'amphibiens, de reptiles et de micromammifères détectés par le mode séquentiel. Il n'était pas attendu de différence, ou minime, entre les deux modes de détection pour les espèces de plus grande taille (chat, lièvre, renard...). Il était attendu une balance positive coût-gain pour le suivi des amphibiens et des reptiles et négative pour le reste de la petite faune.

Matériel et méthodes

Protocole

Zone d'étude

L'étude a été réalisée sur le contournement de Soufflenheim (RD1063, Bas-Rhin, France, coordonnées GPS: 48.826097, 7.951542). Il s'agit d'une départementale en 2x1 voie, ouverte au trafic en 2011 avec un trafic de 8 000 véhicules/jours. Les paysages traversés étaient essentiellement forestiers. La RD1063 était équipée sur tout son long d'une clôture grande faune munie d'un grillage à mailles fines à sa base.

Les passages à faune suivis

Au niveau d'une ancienne glaisière reconvertie en point d'eau, la RD1063 était équipée d'un muret bétonné de 50cm de haut guidant la faune à six passages « petite faune » (écoducs) de dimensions identiques h0.8*1*L24m et distants les uns des autres de six mètres. Le sol des ouvrages était recouvert de 10cm de terre meuble. Les passages étaient orientés Sud-Ouest Nord-Est.

Matériel de suivi

Les pièges photographiques utilisés étaient des Cuddeback C123, modèles de moyenne gamme de 2015 (résolution des images de 5 mégapixels). Les pièges photographiques ont pris des rafales de 5 photos espacées d'une seconde et sans délai entre les rafales, à chaque détection d'un animal via un capteur à infrarouges passifs (mode classique). Simultanément, les appareils ont également pris une photo toutes les 10 secondes, qu'un animal soit présent ou non (mode séquentiel). La sensibilité de déclenchement des appareils a été réglée sur « haute » et la vitesse de déclenchement était de 0,25 secondes. Lors du déclenchement, les photos issues de la détection classique étaient enregistrées dans un dossier différent de celles du mode séquentiel, permettant la comparaison entre les deux modes.

Installation des pièges photographiques

Les pièges photographiques ont été installés le 27 avril 2015, soit 80 jours avant l'expérimentation, afin d'habituer la faune à la présence du matériel. Il y avait un piège photographique par écoduc (soit six pièges photographiques en tout), positionné à l'intérieur des écoducs au tiers de leur longueur, orienté vers l'ouverture la plus proche. Le côté de l'ouvrage où l'appareil était placé a été sélectionné à l'avance, à raison d'un ouvrage alterné sur deux où l'appareil était situé côté Sud-Ouest, ou côté Nord-Est. La hauteur entre le sol de l'écoduc et le capteur de mouvement de l'appareil était de 20cm environ. Ce dernier était en position horizontale par rapport au sol (Smith and Coulson, 2012; Taylor et al., 2014). Deux appareils photos supplémentaires ont également été installés dans deux écoducs choisis aléatoirement, à l'extrémité opposée de celle déjà occupée par un appareil mais orientés vers

la même extrémité que l'appareil déjà en place. Ces deux pièges supplémentaires, identiquement paramétrés aux six autres, ont permis de comparer l'efficacité du mode séquentiel entre deux appareils observant les mêmes individus. Les six autres appareils permettaient de comparer le mode séquentiel au mode classique.

Acquisition des données

L'expérimentation (mode séquentiel et classique en simultané) a été menée du 16/07/2015 au 08/08/2015, soit 23 jours de suivi. Ce nombre de jours de monitoring est un compromis, compte-tenu de l'effort d'analyse important induit, puisque cela représentait 69 120 photos pour les huit pièges photographiques par journée supplémentaire de suivi (pour le seul mode séquentiel). Les cartes mémoires et les piles (non rechargeables au lithium) ont été remplacées par la même personne tous les deux jours. Lors du changement des cartes, une dernière photo était prise, dont l'heure exacte était notée d'après une montre réglée à la seconde sur GMT+1.

Méthode

Analyse des photos

Les photos ont été analysées en utilisant le logiciel DREAL OCR (v1.5.5) développé par Pierre Charbonnier et Stéphane Sadowski du CEREMA-LRT. Il s'agit d'un logiciel d'analyse semi-automatique programmé pour les Reconyx HC600 Cover et Hyperfire mais fonctionnel pour d'autres marques selon les informations EXIF contenues dans les fichiers. Il extrait les informations EXIF des photos, corrige les décalages horaires entre les appareils en fonction d'une référence, récupère les informations non incluses en EXIF via un système OCR et facilite les analyses par une interface facile d'utilisation et un codage des espèces en un clic.

L'horloge de tous les appareils était synchronisée par le logiciel à l'aide des références obtenues lors des remplacements des cartes mémoires.

Evènements

Un évènement a été défini comme la présence détectée d'un individu d'une espèce donnée dans le champ de vision d'un piège photographique (P. D. Meek et al., 2014). Un évènement pouvait être observé sur plusieurs photos du mode classique, dont la limite en nombre de photos a été définie comme un intervalle de temps non nul entre deux rafales successives de photos. Ainsi, si un appareil stoppait les rafales, un doute existait et l'évènement s'arrêtait. En mode séquentiel, un évènement ne pouvait correspondre qu'à une seule photo. Afin de réduire le biais individuel, un délimiteur d'évènements de 10 minutes a également été appliqué, séparément pour les deux modes de détection (Meek and Vernes, 2016; Silveira et al., 2003). Par conséquent, lorsque deux évènements d'une même espèce, dont les individus n'étaient pas distinguables, étaient observés dans le même éco-duc, à moins de 10 minutes d'intervalle, les individus étaient considérés comme un seul individu vu à deux reprises. Dans ce cas, seul le premier évènement de la série a été conservé. Toutefois, si deux individus étaient clairement différenciables que ce soit par leur âge, leur taille corporelle, leur état de santé ou leurs caractéristiques morphologiques, cette limite a été appliquée à chaque individu séparément (Read et al., 2015). Lorsque deux espèces ou deux individus de la même espèce étaient présents sur la photo, les évènements ont été dissociés. À chaque évènement, ont été notés l'écoduc, l'extrémité, la date, l'heure à la seconde près, l'espèce, la direction de l'animal et le(s) mode(s) de détection ayant permis sa détection (classique, séquentiel ou les deux).

Analyses et statistiques

Le nombre d'évènements par jour (sans distinction d'espèces) a été comparé entre les deux modes de détection à l'aide d'une ANOVA basée sur un GLM en zéro-inflation de Poisson.

Pour le mode séquentiel, le nombre d'évènements détectés par un intervalle de temps de 10 secondes a été comparé au nombre d'évènements détectés par un intervalle de temps de 30 secondes, 1 minute, 5 minutes et 10 minutes, afin de définir la fréquence d'échantillonnage optimale. Pour chaque intervalle de temps, différentes origines de temps étaient possibles qui dépendaient du choix de la première photo retenue : par exemple, pour l'intervalle d'une minute, la première photo retenue pouvait être située à 0:00, 0:10, 0:20, 0:30, 0:40 ou à 0:50. Si la première photo retenue était sélectionnée à 20 secondes, alors la seconde photo était à 01:20, puis 02:20... (une minute d'écart à partir de la première photo retenue). À chaque intervalle de temps testé, trois origines de temps étaient retenues pour chaque appareil sachant que la première photo était aléatoirement retenue. La moyenne du nombre d'évènements détectés entre les trois origines a été calculée puis comparée par intervalle de temps par une ANOVA basée sur un GLM en zéro-inflation négatif binomial.

La proportion d'individus non détectés par le mode séquentiel des deux pièges photographiques d'un même écoduc a également été calculée, sachant qu'un animal pouvait effectuer un aller-retour entre les deux pièges, et de fait, ne pouvait être photographié que par un seul des deux pièges. Malgré ce biais, en raison de la position des pièges à l'intérieur des ouvrages, nous avons considéré que tout animal photographié par un piège traversait

intégralement le passage à faune, afin de permettre des comparaisons entre les pièges photographiques.

Pour chaque mode et chaque intervalle de temps du mode séquentiel, une équation d'optimisation a été créée, incluant le nombre moyen de photos pris par jour de suivi corrélé au temps d'analyse et au coût financier, et le gain en nombre d'espèces et d'individus identifiés par jour. L'équation exacte est encore à définir aujourd'hui sachant que le but est d'obtenir un graphique indiquant les périodes où chaque mode/intervalle de temps est le meilleur en terme de balance coût-gain.

Les statistiques ont été réalisées avec R (v3.3.1). Le seuil de significativité était fixé à $p < 5\%$.

Résultats préliminaires

Généralités

Sur les 23 jours de suivis, les huit appareils photos avaient pris 1 058 272 photos en mode séquentiel contre 420 en mode classique. Le nombre d'évènements détectés était de 236, soit une moyenne de 1,71 par écoduc et par jour. Le délimiteur d'évènements n'a supprimé aucun évènement. Au total, sans compter les oiseaux et les invertébrés, au moins 11 espèces ont été détectées : le campagnol (*Microtus arvalis* ou *agrestis*), le **mulot** (*Apodemus sylvaticus* ou *flavicollis*), le **hérisson d'Europe** (*Erinaceus europaeus*), la **fouine** (*Martes foina*), le putois (*Mustela putorius putorius*), le blaireau européen (*Meles meles*), le **renard roux** (*Vulpes vulpes*), le **chat domestique** (*Felis silvestris catus*), le lièvre d'Europe (*Lepus europaeus*), une anouère et un urodèle difficilement identifiables.

Comparaison séquentiel – classique

Le mode classique a permis de détecter 68 évènements contenant 5 espèces (**en gras ci-dessus**). Le mode séquentiel a permis de détecter 168 évènements contenant 10 espèces (seule la fouine, comptabilisant au total deux évènements n'a pas été détectée par ce mode). Pour une durée de suivi identique de 24 jours, le mode séquentiel a donc permis l'identification de 147,1% d'évènements supplémentaires et de 50% d'espèces supplémentaires par rapport au mode classique.

Le mode classique n'a détecté aucun amphibien, représentant pourtant 30,4% des évènements détectés par le mode séquentiel. Le mode séquentiel a également permis de détecter des oiseaux et des invertébrés, ces derniers n'étant jamais photographiés sans une des 12 espèces de la liste en mode classique.

Comparaison séquentiel – séquentiel

Quand deux pièges photographiques étaient présents dans un même écoduc, l'efficacité du mode séquentiel a pu être comparée entre ces paires d'appareils. Sur les 56 évènements relevés dans les écoducs concernés, seuls 10 (17,9%) étaient communs entre les deux pièges photographiques d'un même ouvrage. En moyenne, chacun des quatre pièges photographiques détectait 59,2% des évènements détectés dans un écoduc. Le mode séquentiel manquait donc au moins 40,8% des évènements.

Discussion partielle

À ce stade de l'étude, on peut affirmer que le mode séquentiel présente des avantages importants comparé au mode classique. Un plus grand nombre d'évènements et d'espèces détectés sur une même durée permet une meilleure estimation de la fréquentation réelle de l'ouvrage. Cela permet aussi, si l'objectif du suivi est d'évaluer la richesse spécifique, de suivre moins longtemps un ouvrage. De plus, la richesse spécifique ne saurait être complète sans considérer les amphibiens et les reptiles que le mode classique n'a pas pu détecter. Le mode séquentiel a réussi à détecter toutes les espèces détectées par le mode classique, sauf une, la fouine. Cette non-détection s'expliquerait par le fait que l'espèce restait peu de temps devant les caméras (d'après mes observations dans les passages du raccordement, voir [Chapitre III, deuxième partie](#)) et ne fréquentait pas régulièrement les passages à faune étudiés (d'après le peu d'évènements détectés par le mode classique).

Cependant, sans encore avoir effectué les analyses comparatives, le grand nombre de clichés (2 520 fois plus !) et le coût économique lié aux piles (les 24 jours ont coûté environ 1 000 euros) risquent de rendre l'intérêt du mode séquentiel très faible sur des durées excédant quelques jours. Il faudrait alimenter les pièges photographiques directement par du secteur et utiliser un logiciel de tri automatique des photos vides (qu'il conviendra de tester dans cette étude) pour rendre viable la méthode pour des suivis de plus longues durées.

Enfin, les résultats issus de la comparaison entre les deux appareils photographiques d'un même ouvrage interpellent. Ils indiquent qu'un appareil, seul, ne détecte que 60% des évènements du passage. S'il s'agit d'un résultat similaire à l'étude précédente (un micromammifère sur deux non détecté), il faut indiquer qu'elle ne fut réalisée qu'en mode

classique et non en mode séquentiel + classique simultanément. Ainsi, pour les modèles Cuddeback C123 (utilisés dans la présente étude), le mode classique raterait encore plus d'évènements que les Reconyx HC600 (utilisés dans l'étude précédente). Cela conforte l'importance du matériel mais aussi une sous-évaluation globale de la fréquentation des passages à faune.

CONCLUSION ET PRINCIPAL MESSAGE (ETUDE 7)

L'étude, à son stade d'avancement actuel, indique une efficience plus élevée du mode séquentiel que du mode classique, au moins pour les animaux à « sang froid ». Il reste encore à démontrer les conditions dans lesquelles ce mode est plus pertinent au regard de l'investissement élevé qu'il requiert, notamment en utilisant des logiciels de tri automatisé.

Deuxième partie

ÉTUDE DES VARIATIONS TEMPORELLES DE LA
FREQUENTATION DES ECODUCS PAR LA PETITE FAUNE

CONTEXTE

Les populations, les paysages, la météo, le trafic, sont des facteurs dynamiques. Il n'y a bien que la géométrie des passages à faune qui soit relativement invariable dans le temps. Les espèces ne sont pas toutes actives au même moment, leurs abondances évoluent, le trafic fluctue. Ce dynamisme induit des variations dans la fréquentation des passages à faune qui doivent être prises en compte dans les protocoles de suivi (Glista et al., 2009).

La fréquentation peut fluctuer inter-annuellement. Tout d'abord par l'évolution « normale » des écosystèmes à proximité. Elle peut aussi varier à cause d'épisodes rares, comme la pullulation de rongeurs, des événements météorologiques extrêmes ou encore l'occupation continue de l'ouvrage par un prédateur. Ces épisodes, bien que naturels, sont un biais dans l'estimation de la fréquentation « normale » d'un ouvrage, si le suivi n'est réalisé que l'année de l'épisode rare. Cela signifie qu'un suivi de plusieurs années est nécessaire afin de se soustraire aux années exceptionnelles. De plus, dans le cas d'un nouvel ouvrage, il y a un temps d'habituation de la faune à l'ouvrage, dont la durée varie fortement et qui opère sur plusieurs années (Clevenger and Waltho, 2003).

Les suivis, idéalement pluriannuels donc, n'ont pas nécessairement un cahier des charges nécessitant un monitoring continu dans le temps. Tout dépend des objectifs et des espèces cibles. Dans le cas d'un suivi de la fréquentation d'un écoducs dont les espèces cibles sont les amphibiens ou les reptiles, l'écologue peut se soustraire de la période hivernale où ces espèces s'enfouissent et hibernent. Ainsi, connaître la phénologie des espèces permet d'éviter un effort de suivi trop important. La phénologie de la plupart des espèces est connue mais leurs périodes de grande activité le sont moins. On peut supposer que la fréquentation

d'un ouvrage est maximale lors des périodes de grande activité d'une espèce, souvent associées aux périodes de reproduction et de dispersion (Clevenger, 2005; Clevenger and Waltho, 2003). Cependant, cela n'est pas prouvé pour la petite faune pour laquelle des suivis pluriannuels sont rares (Glista et al., 2009). De plus, un individu dispersant pourra franchir certes de nombreux ouvrages pendant son voyage mais il ne les franchira que peu de fois. Dans la fréquentation d'un ouvrage, cet individu serait minoritaire comparé aux individus locaux qui pourraient être comptabilisés à de nombreuses reprises sur l'ouvrage.

RESUME

Les variations quotidiennes, annuelles et interannuelles de la fréquentation d'écoducs par la petite faune ont été étudiées.

Pour cela, sept écoducs ont été équipés de pièges photographiques (Reconyx HC600) pendant quatre années consécutives. Un évènement était défini comme la présence détectée d'un animal devant les pièges photographiques. Le nombre d'évènements par heure, mois et année a été utilisé dans des modèles spécifiques en arbres de régression boostés afin d'attester des variations quotidiennes, annuelles et interannuelles respectivement. L'évolution interannuelle de la richesse spécifique cumulée a été calculée pour chaque ouvrage afin de trouver le nombre de jours de suivi ayant permis la détection de 95% des espèces.

Au total, 1 375 333 photos ont été prises pour 1 451 jours de suivi et 24 espèces de mammifères, dont des rares. Toutes les espèces ont présenté des variations quotidiennes correspondant à leur cycle nycthéméral connu. Le nombre d'évènements variait au fil des mois pour la plupart des espèces, dont le maximum était atteint pendant les périodes de reproduction, de dispersion et de naissances. Pour certaines espèces, des différences entre la biologie connue des espèces et nos résultats ont été observées. De fortes variations interannuelles ont été observées correspondant aux cycles de pullulation des micromammifères, avec une forte synchronisation entre les espèces proies et leurs prédateurs. En moyenne, il a fallu 402 jours de suivis pour chaque écoduc afin d'observer 75% de la richesse spécifique, et 1379 jours pour atteindre 95%. Chaque année, le maximum de richesse spécifique était atteint en août.

Les résultats indiquent la nécessité de suivre la fréquentation des écoducs par la petite faune pendant plusieurs années afin de se soustraire des variations interannuelles. Cependant, selon les besoins spécifiques et le contexte des études, un monitoring discontinu concentré sur des fenêtres temporelles optimales de suivi est discuté.

ÉTUDE DÉTAILLÉE

Jumeau J. & Robert M., Marquot, O., Burel F. & Handrich Y. Daily, Annual and interannual variations of wildlife underpasses use by small and medium-sized mammals. *In prep*

Daily, Annual and interannual variations of wildlife underpasses use by small and medium-sized mammals

Jonathan Jumeau^{1,2,3†}, Matthieu Robert^{2†}, Oriane Marquot², Françoise Burel³, Yves Handrich¹

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

² Conseil Départemental du Bas-Rhin, Place du Quartier Blanc, 67964 Strasbourg, Cedex 9, France

³ Université de Rennes 1, CNRS, UMR 6553 ECOBIO, 35042 Rennes Cedex, France

Running Title: Temporal variations of wildlife underpasses use

Abstract: The development of road networks contributes to the fragmentation of natural habitats. To reduce landscape fragmentation induced by roads and railways, wildlife underpasses (WU) are built. The effectiveness of these structures is evaluated through studies monitoring their use by wildlife. However, monitoring studies can be too short to accurately assess the WU use, and long ones represent a high investment. In order to optimize WU monitoring studies, we quantified the daily, the annual and the interannual use of WU by small and medium-sized mammals.

Seven WU were continuously monitored with camera traps during four years. The use of a WU was quantified as the number of specific detected individuals per time unit (hour, month and year). The significance of temporal variations of the use was assessed by boosted regression trees models for each species and for the species richness. The variation of the cumulated species richness per WU was quantified to find the minimal number of days needed to accurately quantify the WU use with camera trap.

During the 1 451 days of the study, we recorded 1 375 333 photos and 24 mammals species, including rare ones. All species showed daily variations of the use, corresponding to their nyctohemeral rhythm. Most of them showed annual variation of the use, corresponding to their breeding, dispersion and birth periods. For a few species, differences between their

known biology and our results were observed. High interannual differences of the use were observed, with a synchronicity between preys and predators. Our results showed that two years are needed to observe most of species frequently using WU but that even after four years, new species were still detected but with a very small use of WU. Optimal periods of monitoring studies were indicated.

Keywords: refuges, preys, predators, synchronicity, wildlife crossings, boosted regression tree, circadian, phenology, road ecology

†Co-first and Corresponding author. Tel.: +33 06 07 62 33 63

E-mail address: jumeau.jonathan@gmail.com

Introduction

Among factors influencing the effectiveness of a wildlife underpass, some are variable in time, such as landscapes (land cover and land use; Schuster *et al.*, 2013), anthropogenic perturbations (economic and social activities, traffic; Clevenger & Waltho, 2000), meteorology (seasons, global warming; Bain *et al.*, 2017), species (biology, phenology) and populations (abundances, inter and intra-specific relations variations; Martinig & Bélanger-Smith, 2016). Those variable factors induce a variation of the use and of the WU effectiveness on different scales. On a daily scale (24 hours), the species activity cycles, correlated to their nyctohemeral cycle, induce high variations of the structures use between day and night (Baigas et al., 2017). On an annual scale (365 days), seasons and species phenology induce a variation of activity and therefore of the WU use (Clevenger et al., 2003; Fagart et al., 2016a; Gagnon et al., 2011;

Mata et al., 2009; Van Der Grift and Van Der Ree, 2015). On a pluriannual scale (several years), the dynamic of ecological process, abundances variation, local population extinction and reappearance, fauna habituation toward a new structure, and climatic change are as many factors potentially inducing variations among years (Clevenger, 2005).

These different variations of use and effectiveness have high repercussions on WU monitoring protocols. It is scientifically recommended to monitor structures at least four to five years (Clevenger and Waltho, 2003; van der Ree et al., 2007) in order to distinguish transitory effects (habituation periods, temporary perturbations) from long-time effects (Van Der Grift and Van Der Ree, 2015). Monitorings, however, do not always follow this recommendation, the shortest lasting a few days (against eight years for the longest monitoring referenced by van der Ree *et al.*, 2007). It is difficult to estimate the mean duration in French practice, structures being mainly monitored by consulting offices, under order of contracting supervisors whose data are seldom circulated. This duration may be of a year or five trimesters, corresponding to the classical duration of pre-projects impact studies. A high investment disparity is noticed between a monitoring of a few days or a few years. Another solution is to monitor the WU only on given periods, corresponding to the peak of use for targeted species (on given months, or only at night, etc ; Georgii *et al.*, 2011). Therefore, knowing the minimal duration and the optimum periods for the monitoring of the greater species richness or of targeted species, enables to reduce the investment. Knowing the use outside those periods also allows extrapolating the monitoring data throughout the year. Finally, by studying the species use of structures, it is possible to study the species activity temporal variations, which are not always well known.

Objectives

The aim of the study was to quantify the temporal variations of WU use by local small and medium-sized mammals, and to surmise the repercussions on monitoring protocols.

Three questions were raised:

- What are the specific temporal variations of WU use on a daily, annual and interannual basis?
- What are the more suitable periods to convey the monitoring of a WU?
- How many years of study do we need to evaluate accurately a WU use?

We hypothesized : (i) the WU use variations match with nyctohemeral rhythm, phenology and species abundances variations ; (ii) considering the reproductive cycle of small and medium-sized mammals species, spring would be the most suitable period to observe most of biodiversity ; (iii) several years are necessary to the observation of a species richness representative of the WU use over the years.

Material and methods

Protocol

Study area

The study was performed in the wildlife underpasses of the A35/A352 trumpet interchange (Bas-Rhin, Eastern France, GPS coordinates: 48.517256, 7.582047). The interchange is two kilometres long and was opened to traffic in 2010. The studied section was a two-lane fenced motorway with average traffic of 22 000 vehicles per day. The interchange

was surrounded by intensive agricultural landscape dominated by maize and wheat fields. The two-metre-high fence was composed of wire netting to exclude small mammals on the lower 50 cm (6.5 mm mesh) and a large mammal exclusion fence on the upper section (12 cm mesh). The motorways had road verges of 8.37 (± 1.39) metres in average. The mean annual temperature of the studied area is 10.4°C. Mean annual precipitation is 700mm per year, at a mean altitude of 150 metres.

Studied wildlife underpasses

The interchange was initially equipped with eight wildlife underpasses for small and medium-sized mammals (WU) at its construction, installed approximately 230 metres apart. One of them was used in another study and was closed to wildlife. The study was performed on the seven other WU, concrete box culverts, which had standard dimensions (**Tab.1**, including the openness ratio calculated as $OR = \text{Width} \times \text{Height} / \text{Length}$; Reed *et al.* 1975 in Donaldson 2005) except two (n°3 and n°7) which were smaller due to technical constraints. All the WU contained a 10-centimetre soil bed.

Table 1: dimensions of studied wildlife underpasses

Ecoduc	Width (m)	Height (m)	Length (m)	Openness ratio (m)
1	1.2	0.5	51	0.012
2	1.2	0.5	24	0.025
3	0.6	0.4	26.4	0.009
4	1	0.75	36	0.021
5	1.2	0.5	25.5	0.024
6	1.2	0.5	24	0.025
7	0.6	0.4	22.5	0.011

Monitoring material

The monitoring of the seven WU was performed with camera traps Reconyx HC600 (bought new in 2012). This middle-range priced model has a passive infrared sensor and uses infra-red LEDs to reduce glow (but Meek *et al.*, 2014b). Sensitivity was set to “high”, and “still mode” was used. A sequence of five photos was taken at 0.5 second intervals, with no delay between sequences. Trigger speed was 0.2 seconds and image resolution was 3.1 megapixels. Camera traps were supplied with non-rechargeable lithium batteries. The camera trap were was set up for permanent recording during the whole study.

Installation of camera traps

We installed the camera traps on 04/27/2017, two metres inside the seven WU at each entrance (two camera traps per WU, 14 in all). They were attached to a sliding rail on the ceiling to permit their maintenance from the outside of the WU. This method was used to limit the presence of human scent on the camera traps and on the entrance of the WU. The fixed distance of two metres allowed camera traps to cover the entire WU field and is well adapted to the observation of small wildlife (Rowcliffe *et al.*, 2011). Camera traps were turned towards the underpass entrance, and were suspended 19.5 cm to 44.5 cm above floor level (distance between bed soil and passive infra-red sensor) and oriented about 10 degrees downwards to view the first metre of the underpass. Camera traps were perpendicular to the ground, so the sensor was placed horizontally (Smith and Coulson, 2012; Taylor *et al.*, 2014). Camera traps were placed on an east-west axis, directly exposing them to sunlight in the mornings and evenings. The vegetation at WU entrances was not mowed during the study.

Data collection

From the 04/27/2017 to the 05/11/2012 (14 days), a habituation period of wildlife to the cameras trap was performed. During this period, the camera traps were installed but their photos were not used. We then monitored the seven WU from the 05/10/2012 to the 04/29/2016 (1451 days, ≈ 48 months, ≈ 4 years). Camera trap batteries and memory cards were checked and replaced by the same person every two weeks throughout the study. When memories cards were replaced, the experimenter took a photo with the camera traps and noticed its time at the second according to his watch set at the second at GMT+1.

Methods

Photos analysis

Photos were analysed using the DREAL OCR software (v1.5.5) developed by Pierre Charbonnier and Stéphane Sadowski from CEREMA-LRS. This semi-automatic analysis software is specifically designed for use with Reconyx HC600 Cover and Hyperfire. It extracts all the EXIF information from the photos, uses an OCR system to extract all the information that is not in EXIF format, greatly facilitates analysis with easy use and 'one-click' species recognition and can correct trigger time according to the time reference taken during the replacement of memory card in order to synchronize all the camera traps.

Partial events

In the present study, an *partial event* is defined as the detected presence of an animal (a given individual of a given species) in the field of view of camera traps in a given entrance of a given WU (P. D. Meek et al., 2014). Two crossing behaviours were distinguished for each

partial event: “Entry/Leaving” occurred when the individual was seen entering/leaving the underpass and left the camera trap field of view, meaning that the animal walked at least one metre inside the underpass without be seen again ; if the individual did not do so, “Refusal” occurred. For each partial event were noticed the date, the WU, the entrance, the time to the second, the temperature, the species, the crossing behaviour (*Entry/leaving* or *Refusal*), the direction of the crossing (*Entry* or *Leaving*) and the event duration.

Final events

The partial events of the two entrances of a same WU were regrouped in *final events* to assess the real crossings of WU by individuals observed in partial events and to reduce the individual bias (voir **Annexe n°III-1**) as two partial events at each entrance of a same WU could correspond to a single individual. For this study, two *final events* categories were distinguished:

- *Successful-crossings*: If two *partial events* were observed at each entrance in less than 5 minutes ; or if two *partial events* were observed at each entrance between 5 and 8 minutes interval and one crossing clue was present ; or if two *partial events* were observed at each entrance between 8 and 10 minutes interval and two crossing clues were present ; or if two *partial events* were observed with an interval higher than 10 minutes and that the individual was clearly identifiable or that a behaviour attesting of a slow crossing was present (rest, game...). The crossings clues were: (1) At least one of the two partial events had a crossing behaviour of “*Entry/Leaving*”; (2) The crossing direction of the crossing behaviour had to be logical according to the hour (if the first in time partial event was in the North entrance and the second in time was in the South

entrance, then, the crossing behaviour *Entry/Leaving* of the first event had to get “*Entry*” as crossing direction and not “*Leaving*”);

- *Non-successful crossings* including all the other partial events non-included in successful crossings (*refusals* partial events, partial crossings due to individuals performing a turnaround and uncertain events).

For a supplementary decrease of the individual bias, the event delineator was set at 10 minutes for all species (Meek et al., 2016; Silveira et al., 2003) and for all final events. Thus, if two animals of the same species were recorded less than 10 minutes apart in the same entrance of the same WU by the permanent video recording system, the same individual was considered to have been seen twice. Only the first of the two final events was retained in the data set. If two individuals were clearly different in terms of body size, age, state of health, morphologic characteristics, the event delineator was not applied (Read et al., 2015). When two species or several individuals of the same species were present in the photo, different final events were created for each individual, with no event delineator.

For each final event were noticed the date, the WU, the time to the second, the mean temperature of the both entrances and the species. The photos were analysed by different persons after completing a similarity test based on the observation of 1 000 partial events (threshold of minimum acceptable similarity 99%).

Statistics

In order to study temporal variations of the WU use, three time scales were defined: (1) daily variations; (2) annual variations and; (3) interannual variations. The time scale unit

was the hour, the month and the year for the three time scales, respectively. Hours were rounded to the hour. The days started at noon and not at midnight. The date was transformed as the number of monitoring days from the first day of monitoring, which is the 05/10/2012. The years were quantified according to this date. The first year therefore run from the 05/10/2012 to 05/09/2013 (and not from 01/01 to 12/31). The time scale unit (hour, month, year) and the WU (n°1 to n°7; as relative factor) were used as factors of boosted regression trees models (BRT; Elith *et al.*, 2008; Elith & Leathwick, 2017) with a complexity of two and a learning rate set to obtain at least 1 000 regression trees (Albeare, 2009). The dependent variables were the specific use defined as the number of final events per species, per WU and per time scale unit. Two models were created per species, one for the daily variations using the specific use per hour, and a second one for the annual and interannual variations using the specific use per month and per year. Temporal variations were graphically assessed. Only the species with at least 60 final events in the total length of the study were kept in analysis in order to perform robust statistics. Similar BRT models (daily and annual/interannual) were also created using the species richness in dependent variable. To estimate the effect of the monitoring length and the observed species richness, a line plot between the cumulated species richness and the number of monitoring days was realised.

Statistical analyses were performed with R version 3.2.5. The significance threshold of factors was set to $R^2 \geq 0.05$ and that of model to $D^2 \geq 0.1$.

Results

Generalities

On the 1451 monitoring days (≈ 48 months, ≈ 4 years), camera traps recorded 1 375 333 photos corresponding to 108 350 final events before the application of the event delineator (68 235 after, - 37% of final events). There were 6.72 final events per WU per day. Excluding humans, the domestic dog, birds, invertebrates, reptiles and amphibians, 24 mammals species were observed. They consisted in:

- Nine small mammals: a **vole** (probably *Microtus arvalis*), the **European water vole** (*Arvicola amphibius*), a **mouse** (probably *Apodemus sylvaticus*), a **shrew** (probably *Crocidura russula*), the Red squirrel (*Sciurus vulgaris*), the European hamster (*Cricetus cricetus*), the European mole (*Talpa Europaea*), the European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) and the **brown rat** (*Rattus norvegicus*);
- Eight carnivores: the **least weasel** (*Mustela nivalis*), the **stoat** (*Mustela herminea*), the **beech marten** (*Martes foina*), the European polecat (*Mustela putorius putorius*), the **European badger** (*Meles meles*), the **red fox** (*Vulpes vulpes*), the **domestic cat** (*Felis silvestris catus*), the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*);
- Two leporids: the **European hare** (*Lepus europaeus*) and the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*);
- Two ungulates: the wild boar (*Sus scrofa*) and the roe deer (*Capreolus capreolus*);
- Three other species: the coypu (*Myocastor coypus*), the raccoon (*Procyon lotor*) and the Alpine marmot (*Marmota marmota*).

Bold name are species kept in analysis (>60 final events). The temperature inside WU ranged between -5°C and 33°C with a mean of 12.03 (± 5.69 SD) °C.

Temporal variations of the specific use

The mean significance of model D^2 was 0.6 (± 0.06 SEM) (**Tab. 2**). At a daily scale, the mean RI was 0.93(± 0.02) for *Hour* and 0.07(± 0.02) for *WU*. At annual/interannual time scale, the mean RI was 0.44 (± 0.01) for *WU*, 0.34(± 0.01) for *Year* and 0.23(± 0.02) for *Month*.

Table 2: Significance of specific models (significant if $D^2 > 0.1$) and of factors (significant if $RI > 0.05$).

Species	Model	D^2	Factor	RI	Species	Model	D^2	Factor	RI
Least weasel	Annual/ Interannual	0.54	<i>WU</i>	0.46	Stoat	Annual/ Interannual	0.77	<i>WU</i>	0.42
			<i>Year</i>	0.39				<i>Year</i>	0.31
			<i>Month</i>	0.16				<i>Month</i>	0.27
	Daily	>0.99	<i>Hour</i>	0.86		Daily	0.29	<i>Hour</i>	0.90
			<i>WU</i>	0.14				<i>WU</i>	0.10
European badger	Annual/ Interannual	0.71	<i>WU</i>	0.43	European hare	Annual/ Interannual	0.52	<i>WU</i>	0.42
			<i>Year</i>	0.31				<i>Year</i>	0.30
			<i>Month</i>	0.27				<i>Month</i>	0.28
	Daily	>0.99	<i>Hour</i>	0.99		Daily	<0.01	<i>Hour</i>	0.75
			<i>WU</i>	0.01				<i>WU</i>	0.25
Vole (probably common v.)	Annual/ Interannual	0.69	<i>WU</i>	0.47	Mouse (probably wood m.)	Annual/ Interannual	0.65	<i>WU</i>	0.47
			<i>Year</i>	0.39				<i>Year</i>	0.32
			<i>Month</i>	0.14				<i>Month</i>	0.22
	Daily	>0.99	<i>Hour</i>	0.99		Daily	>0.99	<i>Hour</i>	1.00
			<i>WU</i>	0.01				<i>WU</i>	0.00
European water vole	Annual/ Interannual	0.60	<i>WU</i>	0.49	Shrew (probably Greater white-toothed)	Annual/ Interannual	0.53	<i>WU</i>	0.43
			<i>Year</i>	0.32				<i>Year</i>	0.41
			<i>Month</i>	0.19				<i>Month</i>	0.16
	Daily	0.67	<i>Hour</i>	0.94		Daily	>0.99	<i>Hour</i>	0.99
			<i>WU</i>	0.06				<i>WU</i>	0.01
Domestic cat	Annual/ Interannual	0.29	<i>WU</i>	0.35	Brown rat	Annual/ Interannual	0.78	<i>WU</i>	0.46
			<i>Year</i>	0.34				<i>Year</i>	0.33
			<i>Month</i>	0.30				<i>Month</i>	0.21
	Daily	<0.01	<i>Hour</i>	0.81		Daily	0.67	<i>Hour</i>	0.96
			<i>WU</i>	0.19				<i>WU</i>	0.04
Beech marten	Annual/ Interannual	0.52	<i>WU</i>	0.40	Red fox	Annual/ Interannual	0.59	<i>WU</i>	0.48
			<i>Year</i>	0.31				<i>Year</i>	0.29
			<i>Month</i>	0.29				<i>Month</i>	0.24
	Daily	0.20	<i>Hour</i>	0.95		Daily	0.50	<i>Hour</i>	0.97
			<i>WU</i>	0.05				<i>WU</i>	0.03

Daily variations

All small mammals and the hare, the marten, the badger and the fox were mainly observed at night (but the statistical model was not significant for the hare, $D^2 < 0.1$; **Fig. 1**). The highest number of final events was observed in early night for the common vole and the wood mouse, and in late night for the water vole and the greater white-toothed shrew. Two peaks of use were observed for the hare and the least weasel, one at twilight and one at dawn. Outside these peaks, as many final events were observed at night than at day. The stoat was the only diurnal species. As many final events of the domestic cat were observed at night than at day.

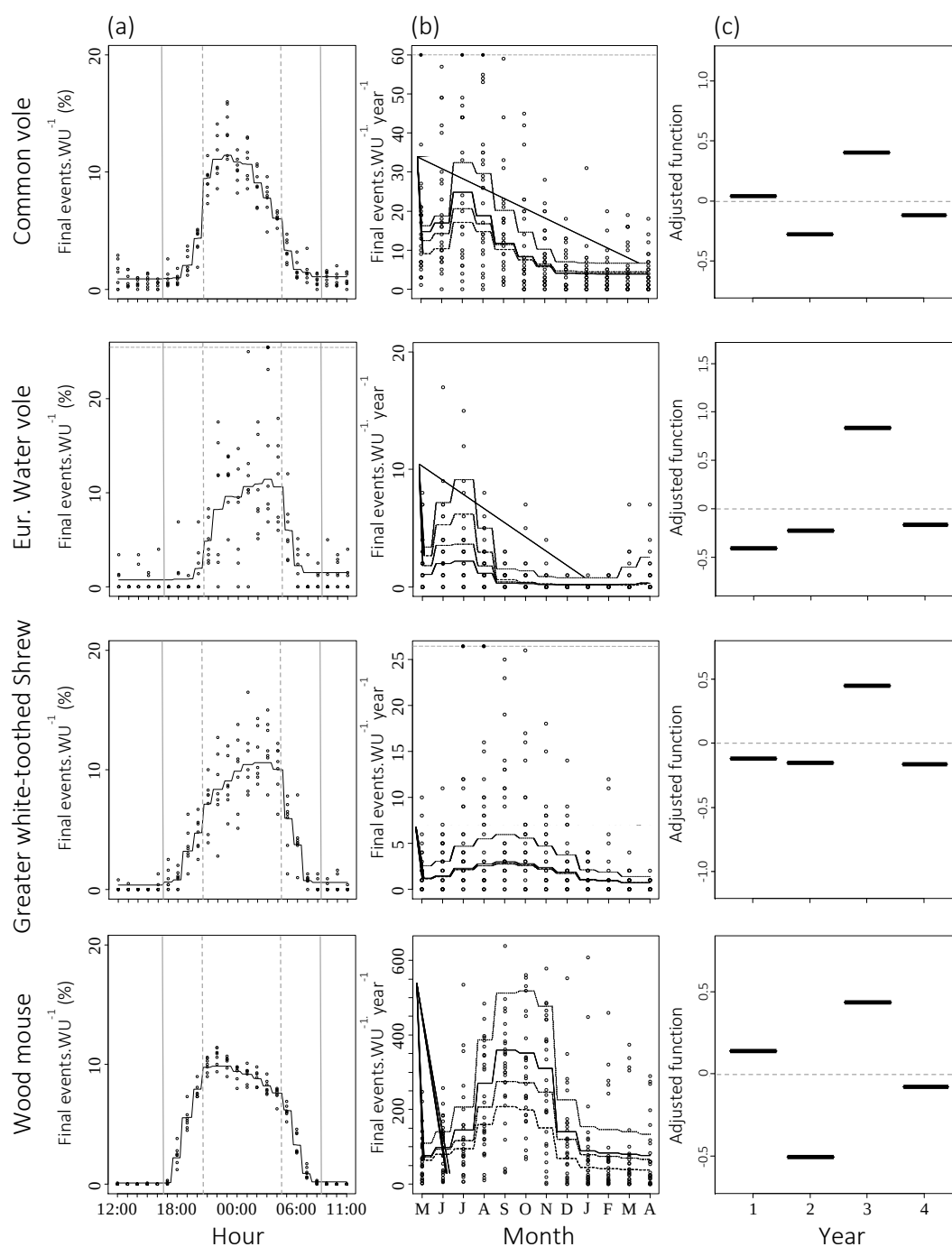
Annual variations

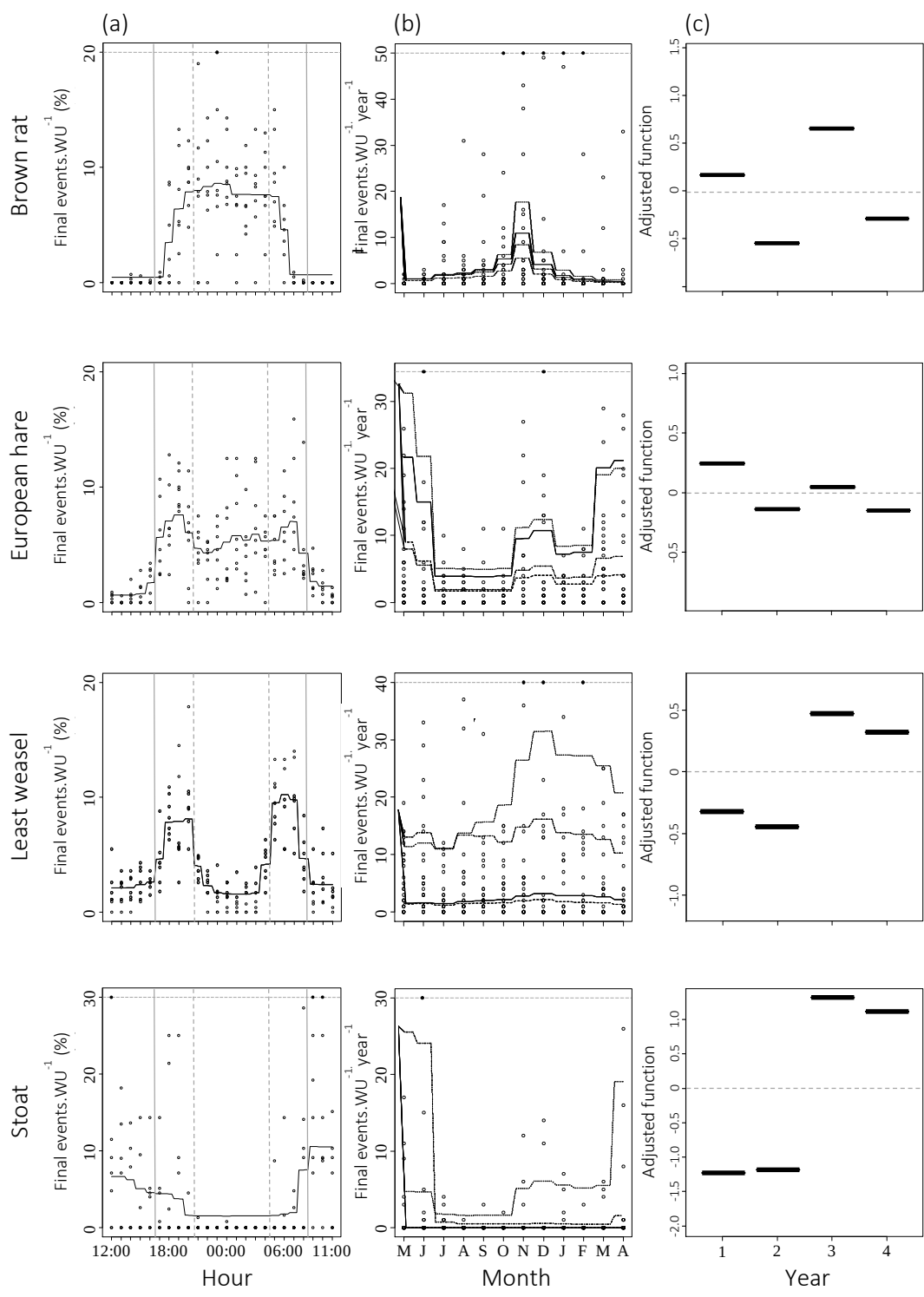
Significant annual variations of the use were observed for all species. The highest number of final events of the water vole and of the common vole was observed from May to August, from August to November for the wood mouse and for the greater white-toothed shrew, from October to March for the least weasel, and from April to January for the beech marten. A strong peak of use was observed in November for the brown rat, in April/May for the stoat, in March/April for the domestic cat, and in January for the red fox. The European badger had two peaks: August/September and February/March.

Interannual variations

Significant interannual variations of the use were observed for all species. Per species, the year with the highest WU use had $5.36 (\pm 1.4)$ times more final events than the year with the lowest WU use, excluding the stoat which was not observed the first year and only a

single time the second. The highest number of small mammal final events was observed the third year, especially for the European water vole and the greater white-toothed shrew. Between the four years, the interannual variations were similar between the common vole, the wood mouse and the brown rat. The least weasel and the stoat were mainly observed the third and the fourth year with a maximum the third one. The lowest number of the beech marten final events was observed the third year, and the highest the fourth.





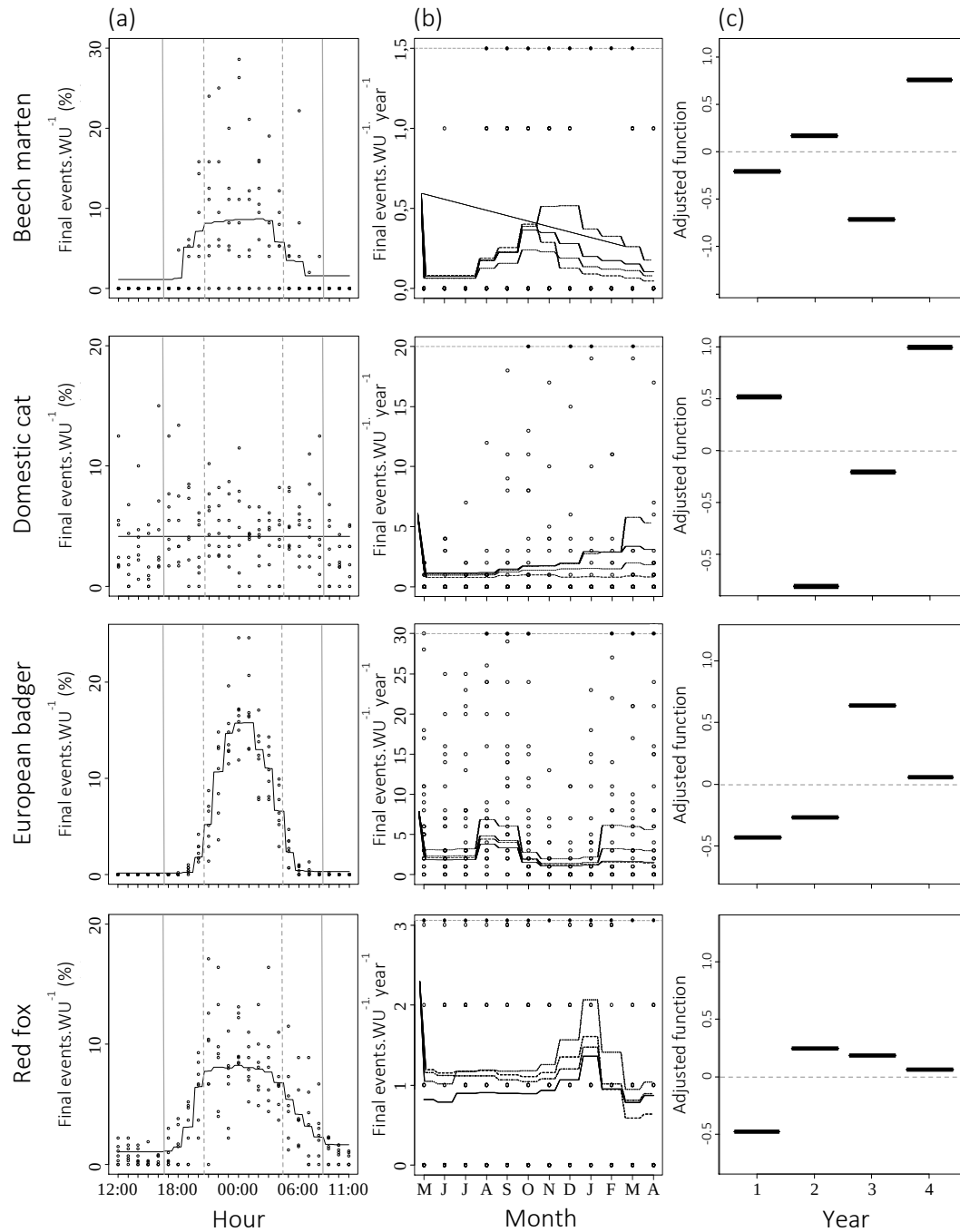


Figure 1: Specific daily (a), annual (b) and interannual (c) variations of WU use. *Daily variations:* filled vertical lines are hours of sunrise and sunset at summer solstice (dotted line at winter solstice). *Annual variations:* the four lines are the use (number of final events per month). Black dots on dotted horizontal line are extreme values. *Interannual Variations:* Filled horizontal lines are estimated mean of the use per year. A mean under zero (dotted horizontal lines) shows a year with less final events than the mean of the four years. The stoat mean of -2.4 corresponding to zero final events.

Temporal variations of species richness

Both species richness models and associated variables were significant (**Tab. 3**). The highest species richness was observed at midnight in August. The lowest was observed afternoon in January and February (**Fig. 2**). The cumulated species richness plot is a logarithm-like curve (**Fig. 3**).

Table 3 : Significance of species richness models (significant if $D^2 > 0.1$) and of factors (significant if $RI > 0.05$).

	Variation	D^2	variable	RI
Species richness	Annual/ Interannual	0.43	WU	34.89
			Year	35.04
			Month	30.07
	Daily	0.84	Hour	85.16
			WU	14.84

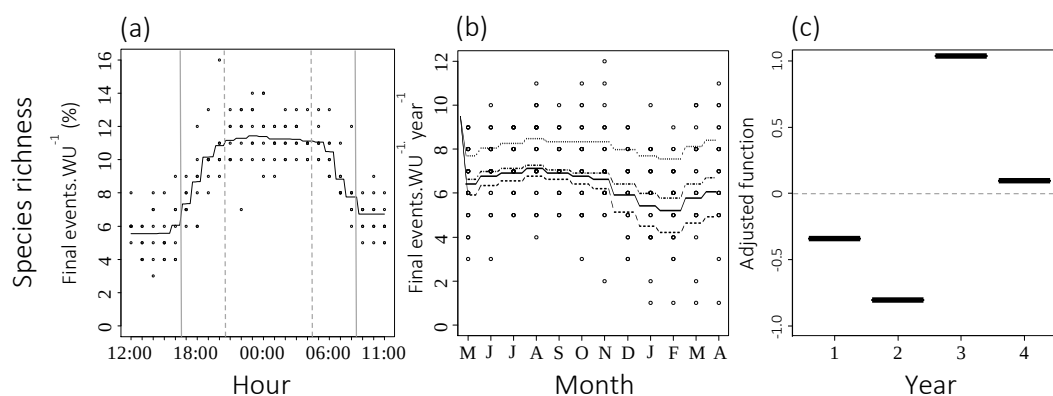


Figure 2: Species richness daily (a), annual (b) and interannual (c) variations of WU use.
Daily variations: filled vertical lines are hours of sunrise and sunset at summer solstice (dotted line at winter solstice). **Annual variations:** the four lines are the use (species richness per month). Black dots on dotted horizontal line are extreme values. **Interannual Variations:** Filled horizontal lines are estimated mean of the use per year. A mean under zero (dotted horizontal lines) shows a year with less final events than the mean of the four years.

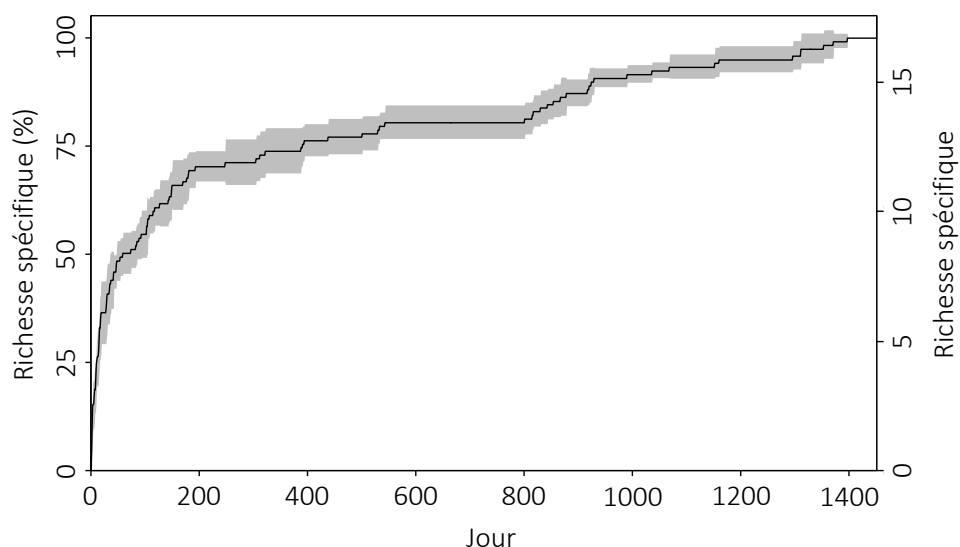


Figure 4: Temporal evolution of cumulate species richness. To observe 50% of all species per WU observed at the end of the study, 109 days of monitoring were needed, 402 for 75% and 1 379 for 95%.

Discussion

Daily variations

Most species were mainly observed during their known activity periods (common vole: Halle, 2006; Quéré & Le Louarn, 2011; European water vole and brown rat: Quéré & Le Louarn, 2011; wood mouse: Galsworthy *et al.*, 2005; greater white-toothed shrew: Halle, 2006; European hare: Schai-Braun *et al.*, 2012; least weasel: Hill, 1939; stoat: Alterio, 1998; beech marten: Broekhuizen, 1983; European badger: Ferrari, 1997; Zabala *et al.*, 2002; red fox : Meia, 2003; Díaz-Ruiz *et al.*, 2016). The high number of final events observed had smoothed the individual activity peaks of polyphasic species (voles, the greater white-toothed shrew, and the least weasel). The European water vole is known to be mainly diurnal in winter and nocturnal in the other seasons (Airoidi, 1979). In our study, this species was mainly observed at night as few European water voles were observed in winter. It was the same

about the stoat: diurnal in spring and both nocturnal and diurnal the other seasons (Alterio and Moller, 1997; Debrot et al., 1985; Hellstedt and Henttonen, 2006). This species was mainly observed during daytime as most of their final events were present in spring. The greater white-toothed shrew is known to increase its activity during the night, which is confirmed by our results (Vogel et al., 1981). The opposite was also known and observed in our results for the brown rat whose activity is higher in early night (Hagenauer et al., 2011). However, this species can adapt its activity with that of human and can therefore be observed during daylight (Klemann and Joachim Pelz, 2006). The two known activity peaks of the European hare have been observed, like a higher activity in morning than afternoon due to an extended foraging activity in summer (Schai-Braun et al., 2012).

Differences with literature were observed. The wood mouse was mainly observed in early night but not at sunrise while the species is known to possess two activity peaks, one early night and one at sunrise (Quéré and Le Louarn, 2011). The morning activity peak of the least weasel shown by Jedrzejewski *et al.* (2000) was not observed in the WU use. Moreover, the WU use by this species was strongly correlated with dawn and twilight which was unknown in the literature (Vallance and Poly, 2007) as the species is described as hunting at any moment day and night. Finally, if the domestic cat was already known to be equally active during all the day (Piccione et al., 2013), studies have shown more nocturnal activity (Germain et al., 2008; Jones and Coman, 1982) which was not observed in our results.

Annual variations

At annual time scale, some species were mainly observed at their breeding (greater white-toothed shrew: Duarte *et al.*, 2003 ; European hare: Antoniou *et al.*, 2008 ; stoat:

Deanesly, 1935; European badger: Do Linh San, 2006; red fox: Meia, 2003), their birth (wood mouse: Fernandez *et al.*, 1996; Quéré & Le Louarn, 2011) and their dispersal (beech marten: Libois *et al.*, 1991) periods. Observed variations of WU use by the common vole corresponded to the variations of its abundances in road verges of similar landscape ([Premier chapitre, Première partie](#)). The domestic cat was more observed in winter while the literature showed that the species stays in house in this season (Germain *et al.*, 2008). The maximum observed WU use in our study corresponds to the breeding season of the species (February/March ; Griffin 2001). Concerning two species, the brown rat and the least weasel, observed annual variations did not correspond to their phenology (Jędrzejewski *et al.*, 2000; Quéré and Le Louarn, 2011; Vadell *et al.*, 2014). In July, a small increase of the WU use by the red fox could correspond to the moving of the breeding burrow in farmland to allow a better learning of hunting to cubs in the same period (Jost and Jost, 2005).

Interannual variations

A strong synchronicity between small mammals was observed over the four years, suggesting variations due to variations of their specific abundances. Indeed, small mammals have cyclic pluriannual variations of their abundances with years of high abundances called outbreaks. The frequency of these outbreaks depend on different factors such as the landscape (Giraudoux *et al.*, 1997; Jacob, 2003; Morilhat *et al.*, 2008) and the age of individuals (Cerqueira *et al.*, 2006) and is commonly of three to five years in Europe (Delattre *et al.*, 1999; Singleton *et al.*, 2010). In our study, the third year was probably an outbreak. Between the four years, the variations of abundances of small mammals and those of WU use could correspond to landscape changes like crop rotation, (Jacob, 2003), to climatic changes

(Saucy, 1994) and to food availability (Díaz et al., 2010; Montgomery, 1989; Sunyer et al., 2016; Torre et al., 2002). The synchronicity between small mammals was already known, with a lesser amplitude of shrews abundances than wood mouse ones, as observed in our results (Carslake et al., 2011). A synchronicity was also observed between small mammals and their predators (stoat and least weasel) as these last shown the highest WU use the same year than small mammals, as also observed by (Erlinge, 1983). Our results also showed that the WU use of these predators stayed high the year after the outbreak. A synchronicity was also observed between the beech marten and the small mammals with one year of time-lag. An increase over the four years of the WU use by the European badger was observed which could correspond to the increase in European badger abundances, as shown in Wales (Judge et al., 2015) and in United-Kingdom (Macdonald and Newman, 2006). The European hare showed small interannual variations of the WU use which could be due to landscape changes (Jennings et al., 2006) like the crop rotation (Schmidt et al., 2004; Smith et al., 2005). The high increase of the WU use by the red fox observed the second year was due to a single female which learned to its cubs to use the WU as rest and play site. These cubs became adults and continued to use WU and had cubs too. Lastly, abundances of the red fox can vary according to the abundances of small mammals (Zakharov et al., 2016) but this was not observed in the WU use.

The species richness

In the four years of WU monitoring, numerous species were observed. Most of the known species in a radius of 10km around the study area were observed (Odonat : Office des données naturalistes du Grand-Est, 2017). Thus, the single monitoring of WU in a reduced

area has been as efficient as a naturalist survey including many persons in a large area. Supplementary species were even observed. In example, the marmot whose known population was located 23km away from the study area, the racoon which was never observed in the used database and the European wildcat which avoid farmlands. The observation of these rare species in the studied landscape was possible thank to the permanent monitoring of the WU. However, except for the stoat which was never observed the first year, all the other species were observed all study long. Thus, a discontinuous monitoring would be also able to detect the majority of the observed species. Such protocol would limit the investment by focusing on monitoring in limited temporal window which need to be defined according to targeted species. For example, the European hamster (which was removed from statistical analyses due to low sample size) was never observed in winter, as it hibernated. If the goal of a study is the observation of the highest number of species in a short time, optimal temporal windows can be identified. Excluding the stoat which was mainly diurnal, all species were mainly observed at night with highest species richness at midnight. At annual time scale, the highest species richness was observed in August. All species but the red fox and the stoat had high WU use between July and November. Limiting the monitoring studies to this period would allow a good estimation of the species richness using the WU in similar landscape and region than our study. A second monitoring study could be performed at spring (March to April) for a better detection of the stoat, of the red fox but also of the domestic cat and of the European hare. If the aim of a study is to precisely quantify the use of WU, the survey could not be limited to a single year, according to the high interannual variations observed in our results. As suggested by (Clevenger and Waltho, 2003; van der Ree et al., 2007), a minimum of four to five years would be necessary for a such study. Moreover,

even if our results have been obtained by the simultaneous monitoring of some WU in a limited area, the recommendation would remain the same for the monitoring of a single isolated WU. Indeed, in our study, almost four years were necessary to observed 95% of the species which used a WU in the total length of the study. However, by excluding species which were observed few times (marmot, coypu, European wildcat...), all species were observed in 543 monitoring days. In this case, if the goal of a study is to estimate the species frequently using the WU, a two year monitoring could be sufficient, a duration nonetheless higher than the 10 to 15 days highlighted in the literature (Malo et al., 2005).

Are temporal variations the main factors driving the use of wildlife underpasses?

At daily time scale, the hour was the main factor driving the WU use as the RI of this factor was always higher than the RI of the WU. However, at annual and interannual time scale, the WU was always the factor with the highest RI. It means that if the variations of factors such as landscapes and populations are important, these variations could not explain by themselves the entire variations of the WU use. However, it also means that temporal variations of factors used to explain the variation of WU use have to be considerate in research studies.

Conclusion

Temporal variations of the WU use at different time scale have been shown. They mainly correspond to the known biology of studied species but differences were also observed. The knowledge of temporal variations of the WU use will allow adjusting monitoring protocols to limited time windows and reducing investment in monitoring for an equal result. However, even after four years of monitoring, no cyclic pluriannual variations of

the WU use was shown, suggesting that a longer duration is needed to accurately quantify these variations of the WU use by small and medium-sized mammals.

CONCLUSION ET PRINCIPAL MESSAGE (ETUDE 8)

Des variations quotidiennes, annuelles et interannuelles de la fréquentation spécifique des écoducs existent. Elles induisent la nécessité de suivre les passages à faune sur plusieurs années afin d'évaluer finement leur fréquentation par la petite faune. Cependant, selon les objectifs du suivi, ce dernier peut ne pas être continu et peut cibler des périodes de l'année ou du jour favorables aux espèces cibles.

Troisième partie

AMELIORER L'EXISTANT POUR FAVORISER LA TRAVERSEE
DES ECODUCS ET DES OUVRAGES ROUTIERS ET AGRICOLES
PAR LES MICROMAMMIFERES

CONTEXTE

Un des principaux facteurs influençant la fréquentation et l'efficacité d'un passage à faune est son coefficient d'ouverture (Reed et al., 1975). Celui-ci permet d'estimer rapidement les dimensions de l'ouvrage (ouverture = hauteur * largeur et coefficient d'ouverture : $c = \text{ouverture} / \text{longueur}$) et son effet tunnel. Ce dernier est le signe qu'un ouvrage est trop long, trop étroit, formant un tunnel peu accueillant. Cet effet est renforcé quand l'extrémité opposée d'un ouvrage n'est pas visible (par exemple un écoduc en coude ou en V dû aux contraintes techniques de la configuration de la chaussée). Le coefficient d'ouverture est surtout important pour les ouvrages inférieurs (l'absence de toit fournissant une valeur infinie à la hauteur des ouvrages supérieurs ; Donaldson, 2005).

Un coefficient d'ouverture faible n'est pas adapté aux espèces nécessitant de grands ouvrages, comme le grand gibier. Ce n'est pas le cas des espèces de la petite faune, souvent des proies pour lesquelles un coefficient élevé est synonyme de milieu ouvert et donc de danger. Pour ces espèces habituées aux terriers, un coefficient d'ouverture faible est favorable. Ceci explique la différence entre les passages inférieurs « petite faune » (appelés aussi écoducs) d'un mètre de large en général, et les passages inférieurs « grande faune », de véritables tunnels routiers d'une dizaine de mètres de large au minimum.

Quand une route est située dans un environnement peu prioritaire du point de vue des connectivités écologiques (Trame Verte, zone Natura 2000) et que la configuration de la chaussée exclut le fonçage d'écoducs (creuser des tunnels sous une route existante en déblais), il n'existe aujourd'hui pas de solution pertinente pour faire traverser la petite faune, dont les micromammifères. Une possibilité serait d'utiliser les ouvrages d'art existants. En

général, il s'agit d'ouvrages routiers et d'ouvrages agricoles à faible trafic. Ces ouvrages, au coefficient d'ouverture élevé, ne permettent pas, en l'état, la traversée des micromammifères. Il faudrait donc arriver à réduire artificiellement le coefficient d'ouverture, sans perturber la fonctionnalité première des ouvrages. Un moyen serait d'installer un écoduc à l'intérieur de l'ouvrage, sur les côtés. Quand un trottoir est présent, il serait possible de le creuser pour y créer l'écoduc. Sinon, il faudrait rajouter l'écoduc. Ce passage à faune dans un passage agricole ou routier réduirait le coefficient d'ouverture pour la petite faune, sans perturber le trafic. C'est cette solution qui est testée dans la dernière partie de ce mémoire : enrichir (améliorer l'existant) des passages inférieurs de grande taille pour permettre le passage des micromammifères (Ascensao et al., 2017).

L'utilisation d'enrichissements similaires pourrait également être profitable aux micromammifères à l'intérieur d'écoducs même. Un écoduc dans un écoduc (Andrews et al., 2015). En effet, les micromammifères longeant les bords (comportement de thigmotactisme) et étant habitués à des terriers de petite dimension, l'utilisation de petits écoducs installés sur les bords des écoducs pourrait permettre d'en améliorer la fréquentation par les micromammifères. Si cet enrichissement fonctionne, c'est l'amélioration de l'efficacité d'un grand nombre de passages et une réduction à large échelle de la fragmentation qui serait possible. Cette dernière partie est donc également consacrée à l'amélioration des écoducs.

Les deux études détaillées (enrichissement des écoducs (**Première étude**) et enrichissement des ouvrages de grande taille (**Seconde étude**)) utilisent un enrichissement identique constitué de tubes PVC. Lors de la construction d'un ouvrage, le PVC pourrait être remplacé par d'autres matériaux, selon les possibilités et les contraintes, le choix du PVC ayant été fait

par soucis de facilité dans les expériences. Le diamètre a été sélectionné sur une étude préliminaire (**Annexe n°III-2**) en utilisant le hamster commun (*Cricetus cricetus*) comme espèce modèle. Un diamètre de 10cm fut retenu comme optimal pour l'espèce.

Enfin, l'étude concernant l'amélioration des grands ouvrages agricoles ou routiers utilise un enrichissement supplémentaire. Il s'agit d'un lit de terre d'un mètre de large posé contre les parois latérales des ouvrages. Ce choix était motivé par la recommandation de placer un lit de terre dans les passages à faune afin de limiter la perte de chaleur des reptiles, des amphibiens, et d'apporter un substrat plus naturel et probablement plus avenant que le béton.

PREMIERE ETUDE

Quelle est l'efficacité d'une mesure d'enrichissement visant à réduire le coefficient d'ouverture des écoducs ?

RESUME

L'efficacité d'une mesure d'enrichissement de passages "petite faune" (écoduc) a été étudiée. La mesure consistait en une succession de tubes PVC de 10cm de diamètre visant à réduire le coefficient d'ouverture des passages afin d'augmenter la fréquentation des écoducs par les micromammifères.

Six écoducs furent suivis à l'aide de pièges photographiques pendant 315 jours entre juin 2015 et avril 2016. Pendant des périodes de 35 jours, les écoducs étaient soit équipés de la mesure d'enrichissement positionnée contre la paroi des ouvrages, soit équipés de la mesure mais positionnée au milieu des ouvrages, soit sans la mesure d'enrichissement. L'effet de la mesure a été vérifié sur la fréquentation des passages à faune, sur le temps passé par les individus à l'intérieur des écoducs et sur la proportion d'individus refusant d'entrer dans les ouvrages. Pour cela, des modèles statistiques ont été créés pour chaque groupe d'espèces, ces derniers étant distingués selon la relation trophique des espèces aux micromammifères et à leur capacité d'entrer dans les tubes PVC : les micromammifères, leurs prédateurs de grande et petite taille, et les autres espèces.

Les tubes placés au milieu des ouvrages diminuaient la proportion de micromammifères refusant d'entrer dans les écoducs. Les tubes placés contre la paroi diminuaient le nombre de micromammifères détectés mais cela pouvait être dû à une diminution de la détectabilité des espèces dans cette configuration. Quelle que soit la position des tubes, ils augmentaient le temps passé par les micromammifères à l'intérieur des écoducs et donc la probabilité de rencontre avec un prédateur. Les tubes augmentaient la vitesse de traversées des prédateurs, suggérant un stress dû à la mesure d'enrichissement ou aux odeurs laissées par les expérimentateurs.

Selon les paramètres étudiés, la mesure d'enrichissement testée influençait positivement ou négativement l'utilisation des écoducs par la petite faune. Le coefficient d'ouverture des écoducs étudiés était probablement assez réduit pour satisfaire les micromammifères. Il faudrait ainsi tester la mesure sur des ouvrages de plus grande taille.

ETUDE DÉTAILLÉE

Jumeau J. & Petrod L., Tissier M., Burel F. & Handrich Y. Efficiency of an openness ratio-reducing-system in wildlife underpasses. *In prep*

Efficiency of an openness-ratio-reducing-system in wildlife underpasses

Jonathan Jumeau^{1,2,3‡†}, Lana Petrod^{2‡}, Mathilde Tissier¹, Françoise Burel³, Yves Handrich¹

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

² Conseil Départemental du Bas-Rhin, Place du Quartier Blanc, 67964 Strasbourg, Cedex 9, France

³ Université de Rennes 1, CNRS, UMR 6553 ECOBIO, 35042 Rennes Cedex, France

Abstract: The development of road networks contribute to the fragmentation of natural habitats. To re-establish landscape connectivity and populations dispersal, wildlife underpasses (WU) are built. One factor affecting their effectiveness is the openness ratio, calculated from WU dimensions. Prey species, living in small burrows, and small mammals need underpasses with reduced openness ratio. To improve the effectiveness of WU for these species, an openness-ratio-reduction system (ORRS) was designed. The purpose of this study was to test its efficiency for small mammals and for the rest of the fauna using WU.

Six wildlife underpasses (WU) with a mean openness ratio of 0.021m were monitored by camera traps for 315 days between June 2015 and April 2016. During one-month periods, WU were equipped with ORRS following three conditions: (i) *on the side*, (ii) *in the middle* or (iii) *without* ORRS. The efficiency of the ORRS was assessed by positive changes in WU use defined by the time the wildlife (small mammals but also medium-sized ones) spent inside, the number of animals observed and the proportion of animals refusing to enter into the wildlife underpass. The effect of the ORRS on the specific use and interactions between species and ORRS were measured using ANOVA.

We found that, when located *in the middle* of the WU, the ORRS decreased the proportion of refusals. An ORRS located *on the side* decreased the number of observed small mammals at

the entrance of the WU but this could be due to the experimentation design. Finally, whatever the position of the ORSS, we found that its presence increased the time spent by small mammals in the underpasses ends, therefore their vulnerability to predation. The ORRS increased crossing speed of predators, suggesting stress induced by the human odours left on ORRS or by the ORSS itself.

We conclude that the ORRS positively and negatively impacted wildlife in their use of the WU, including small mammals. The openness ratio of studied WU was probably small enough to be fully satisfactory to small mammals. Additional tests have to be performed on WU or with ORSS with higher openness ratio.

Keywords: Fragmentation, road ecology, wildlife crossing, effectiveness, crossing behaviour, small mammals.

¥ Co-first authors

† Corresponding author. Tel.: +33 06 07 62 33 63

E-mail address: jumeau.jonathan@gmail.com

Introduction

Habitat fragmentation is one of the main causes of biodiversity decline and ecosystems degradation (Maxwell et al., 2016; Schneider et al., 2010). It is defined as the consequence of habitat loss, configuration change and subdivision (Bender et al., 1998). The major component of fragmentation is represented by habitat loss (Fischer and Lindenmayer, 2007), which decreases ecosystems' species richness, populations abundance, species reproductive and dispersal success and modifies their distribution in the landscape (Fahrig 2003). This change in the distribution is also explained by the fragmentation *per se*, defined as

the reduction of a continuous area to smaller habitat patches separated by an inhospitable matrix (Wilcove et al., 1986), apart from habitat loss (Fahrig, 2017). The fragmentation *per se* increases species mortality rate and the time that animals spend on the landscape matrix, disturbs interspecific interactions and decreases species reproductive success (Fahrig, 2017). With time, fragmentation also reduces the genetic diversity (Ewers and Didham, 2005; Young et al., 1996) and induces population loss (Hanski, 2011; Saccheri et al., 1998).

Human activities disrupting habitat quality and connectivity are the main actors of habitats fragmentation (Wilson et al., 2016). Among them, linear transport infrastructures (i.e. LTI, mostly composed of roads and railways) segment the landscape and highly contribute to its fragmentation. They have strongly been developed since the 19th century (Seiler and Folkeson, 2006). Roads and railways also have intrinsic supplementary effects due to motor vehicles circulation (Forman and Alexander, 1998). These supplementary effects set roads among identified causes of life sharp decline (Maxwell *et al.* 2016). Their consequences are observed in the *road-effect zone*, where car traffic's main pollutants operate (Richard et al., 2000; R. van der Ree et al., 2015; Van Der Ree et al., 2011). Considering a road effect on a one-kilometre buffer, 20% of the world surface would be affected including almost the entire Western Europe and the Eastern United States (Ibisch et al., 2016). The *road-effect zone* size varies depending on the LTI (traffic intensity and conception), landscape configuration and species. Birds would be impacted on one kilometre around the LTI whereas mammals would be impacted on five kilometres (Benítez-López *et al.* 2010). In this area, negative impacts of roads and railways are habitat loss and configuration change, animal mortality due to collisions and modification of biotic communities which cause a change of dispersal behaviour (Redon (de) et al., 2015; Spellerberg, 1998). In this way, road and railways can isolate both

populations and habitats (Forman et al., 2003). LTI can also have positive effects such as an increase of some species abundances providing new habitats as shelter (Ascensão et al., 2012; Galantinho et al., 2017; Le Viol et al., 2012; Oxley et al., 1974; Valtonen and Saarinen, 2005) and an improvement of individuals dispersal as corridors (Coffin, 2007; Redon (de) et al., 2015; Vermeulen, 1994). However, these effects are marginal compared to the fragmentation induced by habitat loss.

The isolation of populations and habitats induced by LTI is function of their surface (Jaeger et al., 2005), of the presence of fences (Ascensão et al., 2013), of the animal behaviours (McGregor et al., 2008) and of the traffic (Van Der Ree et al., 2011). Species can avoid crossing LTI because of the road surface, the sound and visual pollutions or the traffic (Jaeger et al., 2005; McGregor et al., 2008). The development of LTI avoiding behaviours modifies the success of food, shelter or partner research. Per extend, it impacts the dynamic of the populations (Jackson and Fahrig, 2011) resulting in an increased spatial isolation. This isolation can induce a loss of genetic diversity (Holderegger and Di Giulio, 2010) leading to a bottle-neck effect and extinctions (Lande, 1988). The ability of a species to survive in an environment fragmented by roads depends on the habitat patches size, their spatial relationships, the species reproductive rate and their dispersal ability, especially nearby the LTI (Fahrig and Merriam, 1994; Niebuhr et al., 2015). The colonization of habitat patches can carry out through the matrix when it seems to be favourable enough for dispersal. Otherwise, movement of animals between habitat patches happen via corridors (Fleury and Brown, 1997). Composed by forest, rivers or hedgerows network, corridors are landscape elements allowing species dispersal between habitat patches (Beier and Noss, 1998; Gilbert-Norton et

al., 2010). They can be interrupted by roads but a re-establishment is made possible by wildlife crossings.

Wildlife crossings are structures designed to ensure the safe crossing of roads by wild animals, without affecting traffic (van der Grift et al., 2012). Combined with fences reducing wildlife-vehicle collisions and leading animals to them, wildlife crossings reduce the barrier effect of LTI and re-establish landscape connectivity (Glista et al., 2009; van der Ree et al., 2009). Among the different types of wildlife crossings (Beben, 2016; Beckmann et al., 2011; Forman et al., 2003), underpasses designed for small and medium-sized wildlife have a small entrance and are adapted to small animals such as rodents and mesocarnivores (Carsignol et al., 2005; Clevenger and Huijser, 2011; Martinig and Bélanger-Smith, 2016). After the construction of wildlife crossings, scientific surveys are performed to control their effectiveness, where individual behaviours are written down (Clevenger and Waltho, 2000). The effectiveness of wildlife crossings depends on wildlife needs (Mata *et al.* 2008) and differential intern and extern characteristics of wildlife crossings (Wang, 2014). Internally, the effectiveness depends on the wildlife crossing types (overpasses or underpasses ; Evink et al., 2002), entrance design (Rodriguez et al., 1996), substrate on the ground (Lesbarrères et al., 2004), lightness inside the wildlife crossing (Beier, 1995; Woltz et al., 2008) and dimensions of the structure (length and width ; Cramer, 2012). In particular, the openness ratio, defined as $C = (\text{height} * \text{width}) / \text{length}$; Reed, Woodard, & Pojar, 1975), is one of the main factors driving the effectiveness of wildlife underpasses (Clevenger et al., 2001). It allows to calculate the optimal openness of a structure according to its dimensions and type of wildlife using it (Hamer et al., 2015). Externally, human activity (Clevenger and Waltho, 2000), artificial light from the road (Bliss-Ketchum et al., 2016), traffic (Clevenger and Waltho, 2000), funnel

devices (Ascensão and Mira, 2007), type of vegetation cover in the entrances (Clevenger et al., 2001) and interaction with other mitigation measures. The easier way to assess the effectiveness is to count the number of crossings, called the use (Wang, 2014) and the proportion of animals refusing to enter inside the wildlife crossing (Martinig and Bélanger-Smith, 2016).

Wildlife crossings are better designed as the knowledge of factors driving their effectiveness increases (Carsignol, 2006). Nevertheless, the older crossings do not get these design improvements but can be equipped with post-construction adjustments called enrichments. Improving an existing wildlife crossing also represents a reduced cost compared to the construction of a new one. Moreover, it is not always doable to build new wildlife crossings, e.g. on high road cuts. In this situation, improving wildlife crossings can be an alternative solution of defragmentation, as modifying entrances or surrounding of wildlife crossings. In fact, the presence of vegetation around wildlife crossings allows to insure habitat connectivity (Martinig and Bélanger-Smith, 2016), and can actually lead wildlife directly to the crossing structures (Carsignol et al., 2005). A vegetal cover forming a safe closed environment has been shown to reduce the predation risk for small mammals (*Rodentia*, *Soricomorpha* and *Erinaceomorpha*; Bertolino, Colangelo, Mori, & Capizzi, 2015 ; D'Amico et al., 2015). Setting up stumps, offcuts of wood and stones inside wildlife crossings can provide the same functions as vegetation where it cannot grow, such as in wildlife underpasses (WU ; Luell et al. 2003; Carsignol et al. 2005). These offcuts can be used to cover metal or PVC tubes, installed at the base of the underpass wall. These tubes bring an additional protection to small mammals and herpetofauna and lead them throughout their crossing process (Andrews et al.,

2015). Such tubes also reduce openness by creating a sub-underpass in the WU, which could be profitable to small mammals as they need small openness ratio.

Even if small mammals are abundant in the road verges (Ruiz-Capillas et al., 2013), their dispersal is strongly affected by the barrier effect caused by LTI (Redon (de) et al., 2015; Rico et al., 2007). These agoraphobic animals (Walf and Frye, 2007) avoid road surface (McGregor et al., 2008), making them especially vulnerable to local extinctions (Jaeger et al., 2005). As small mammals species play an important role in ecosystem functioning (Dickman, 1999; Meadows and Meadows, 1990; Steele et al., 2005) and are also key components of the trophic chain (Sieg, 1987), it is necessary to maximize their dispersal, including their WU crossing. Nonetheless, if improving small mammals' crossing is a concern, the implemented improvements should not impair the crossing of other species, especially as 25 million kilometres of additional road would be built by 2050 (Laurance et al., 2014).

Questions

To improve the effectiveness of wildlife underpasses for small mammals, an openness-ratio-reducing system was developed (Tissier et al., 2016b), called ORRS. It is composed of plastic PVC tubes with a 10 cm-diameter, similar to the diameter of the galleries used by European hamsters (*Cricetus cricetus*), one of the biggest rodents in France (Fenyk-Melody, 2012), which makes the ORRS useable by other small mammals.

Our objectives were to determine if the ORRS was a favourable enrichment for small mammals in existing WU, without disturbing the crossing of other species. In this study, we aim at answering two main questions:

- (1) Does the ORSS improve the effectiveness of WU for small mammals? The efficiency of the ORSS was qualified by four parameters: (i) the number of animals detected in the WU; (ii) the percentage of animals refusing to enter inside the WU; (iii) the decision-making time and; (iv) the crossing speed. We expected that the presence of the ORSS would increase (i) and (iv) whereas it would decrease (ii) and (iii) for small mammals.
- (2) Does the ORSS modify the effectiveness of the underpass for the rest of wildlife? Given the small size of the ORSS, we did not expect any change regarding the crossing of other species.

Material and methods

Protocol

Study area

The study was performed in the Bas-Rhin (Alsace, Eastern France, GPS coordinates: 48.517256, 7.582047; average altitude of 150 metres above sea) on the A35/A352 trumpet interchange, which is two kilometres long and opened to traffic since 2010. The studied section was a two-lane fenced motorway with an average traffic of 22 000 vehicles per day. The two-metre-high fences were composed of (a) wire netting to exclude small mammals on the lower 50 cm (6.5 mm mesh) and (b) a large mammal exclusion fence on the upper section (12 cm mesh). The interchange was surrounded by intensive agricultural landscape dominated by corn and wheat fields. Roads verges of five metres wide were composed of herbaceous vegetation, mown every autumn. The average annual temperature of the studied area is 10.4°C. Average annual precipitation is 700mm per year. The interchange has been

equipped by three agricultural and eight wildlife underpasses for small and medium-sized wildlife (WU) at its construction. These underpasses were installed at approximately 230 metres apart. A ninth WU was present Southward under the A35, approximately 3.2 kilometres from the first WU of the interchange. All WU had a 10 centimetres soil bed.

Studied wildlife underpasses

All WU were not included in this study. The three agricultural underpasses were excluded, and six of nine WU were selected by a similarity criterion on dimensions (shape and openness ratio; **Tab.1**). Then, three of those six underpasses were randomly chosen to form the experimental group (i.e. equipped with the ORRS). The three others composed the control group (i.e. without the ORRS during the whole experimentation).

Table 1: Dimensions and openness ratio of studied wildlife underpasses

	Underpass n°	Openness ratio (m)	Length (m)	Width (m)	Height (m)
Experimental underpasses	1	0.021	36	1	0.75
	2	0.025	24	1.2	0.5
	3	0.019	50	1.2	0.8
Control underpasses	4	0.012	51	1.2	0.5
	5	0.025	24	1.2	0.5
	6	0.025	25.5	1.2	0.5

Openness ratio reducing system

The ORRS was made up of adjoining PVC tubes with a 10-centimetres diameter (Tissier et al., 2016b), placed on the all length of the underpass, unattached to the walls and filled with a fine layer of dirt. The tubes were pierced with lateral opening of 10-centimetres

diameter, every metre on alternate side, to facilitate the entrances and exits of targeted individuals.

Experimental design

Experimental WU were not permanently equipped with ORSS in order to have a supplementary control. Three ORSS installation conditions in the experimental WU were defined:

- *Absent*: No ORSS was installed in the experimental underpass (control condition);
- *On the side*: The ORSS was installed against one of the underpass walls, chosen randomly;
- *In the middle*: The ORSS was installed in the middle of the underpass.

To assess the effects of both ORSS presence and installation conditions on the effectiveness of underpasses, three monitoring sessions were performed from 06/19/2015 to 04/29/2016 (315 days) on the six selected underpasses. Each session was made of three periods of 35 days on average. Each period corresponded to one installation condition, different for each experimental underpass. So, every 35 days, the installation conditions changed and were the same during periods of 35 days without human perturbations. This amount of time (35 days) was a compromise between the perturbation of the environment due to ORSS installation, fauna habituation to them, evolution of local populations and potential loss of data due to devices failures. At the first period of the first session, the installation condition was randomly defined in such a way as each experimental underpass would be equipped with the three installation conditions at the end of first three periods and as each installation condition was only associated with one underpass per period. The order

of installation conditions turnover was kept for the next two sessions. Each installation condition was tested during the same amount of monitoring days.

Monitoring material

The monitoring of WU and ORSS use were carried-out using camera traps (Reconyx HC600 HyperFire, 2012). This model has a passive infrared sensor and uses infra-red LEDs to reduce glow, described as inaudible and invisible by wildlife (Newbold, 2007 but Meek et al., 2014). A sequence of five photos was taken at 0.5 second intervals, with no delay between sequences to record individual behaviour concerning the device as soon as an animal was in its field of detection. Trigger speed was set at 0.2 seconds and image resolution was of 3.1 megapixels. Sensitivity was set to “high”, and “still mode” was used. Camera traps were supplied with non-rechargeable lithium batteries.

Installation of material

Two camera traps were installed in each of the six WU, one at each entrance. They were suspended at two metres from the entrance of the WU, at a height of 19.5 cm to 44.5 cm above floor level (distance between bed soil and passive infra-red sensor). This distance was well adapted to the observation of small wildlife (Rowcliffe et al., 2011). All camera traps were turned towards the underpass entrance, oriented about 10 degrees downwards to view the first metre of the underpass. The vegetation at the WU entrances was not mowed during the study, since external visibility was deemed sufficient and cutting impairs underpass functioning. To limit the presence of human scent on both monitoring device and entrance of the underpass, camera traps were attached to a sliding rail on the ceiling to allow the maintenance of the camera outside the underpass. Camera traps were perpendicular to the

ground, so the sensor was placed horizontally (Smith and Coulson, 2012; Taylor et al., 2014). Devices were placed on a South East- North West axis, directly exposing them to sunlight in the mornings and evenings. For the WU under the experimental condition, one more camera trap was added at the centre of the structure. It was fixed on the wall, 10 centimetres above ground and oriented to one entrance, randomly chosen. When ORSS were set up in the underpasses, a one-metre space was left between the tubes so that the camera traps could detect entry and exit movement from the ORSS.

Data collection

Camera trap batteries and memory cards including photographic data were checked and replaced every period end, by the same person. Local hour was written down to the second at every memory card change to correct potential time lag between camera traps in the same underpass.

Analysis

Camera traps

Photos were analysed using the DREAL OCR software (v1.5.5) developed by Pierre Charbonnier and Stéphane Sadowski from CEREMA-LRS. This semi-automatic analysis software is specifically designed for use with Reconyx HC600 Hyperfire. It extracts all the EXIF information from photos (date, time to the nearest second, temperature, WU number, underpass entrance) and can correct trigger time according to a reference in order to synchronize all the camera traps. It uses an OCR system to extract all the information that is not in EXIF format and greatly facilitates analysis with easy use and ‘one-click’ species

recognition. Thanks to the software, the user added on each sequence of photos the species, animal movement, presence time of the animal in front of the camera trap and its behaviour.

For the pictures taken on the experimental underpasses, ORSS use behaviours were sorted into three categories, in order of importance:

- *Complete use*: The animal entered into a space with a reduced openness ratio: either into the ORSS, either into the space between the ORSS and the wall when the tube was installed against one of the underpass walls (installation condition “*On the side*”). The animals stayed into this space until it disappeared from the camera trap field of view;
- *Incomplete use*: The animal used the ORSS as a guideline, walking along it or running on it, as long as it was on the camera trap field of view. The animal could also enter into the ORSS (body entirely in the tube) and exit, all before disappearing from the camera trap field of view;
- *Not used*: The animal did not interact with the ORSS.

These different behaviours were sorted into “*external*” when they were observed at the underpass entrances, and “*internal*” when at the centre of the underpass. When several consecutive behaviours were recorded, only the more important was kept.

Data from camera traps of the same underpass were grouped together in events. An *event* is defined as the detected presence of an animal (a given individual of a given species) in the camera traps field of view. Several types of events were differentiated:

- *Refusal*: The animal did not enter more than one metre into the underpass;
- *Certain traversal*: The animal entered by one entrance and left by the other;

- *Partial enter*: The animal moved into the underpass for more than one metre, turn back and leave by the same entrance. This category of event was distinguished from *refusals* and *certain traversals* as the interaction with the ORSS inside the WU could have an effect in the individual decision to turn-around ;
- *Uncertain event*: The animal moved into the underpass for more than one metre, but was not seen afterwards.

To decrease the individual bias, the event delineator was set at 10 minutes for all species (Jumeau et al., 2017; Meek et al., 2016; Silveira et al., 2003). It means that if two animals of the same species were detected in the same entrance in less than 10minutes, they were considered as one individual corresponding to two events. In this case, only the first event of a series of consecutive events on the same underpass and from the same species was kept. If two individuals were clearly different in terms of body size, age, state of health or morphological characteristics, the event delineator was not applied (Read et al., 2015).

The observed species were grouped into different categories according to their expected use of the ORSS and their trophic relationships towards the small mammals (see **Results, collected data**): “*Small mammals*”, “*Large predators*” (too big to enter inside the ORSS), “*Small predators*” (small enough to enter inside the ORSS) and “*Neutral species*” (i.e. rabbits).

Dependent variables

To assess the effect of the ORSS on WU use by small mammals and medium-sized ones, different dependent variables were used:

- The number of observed animals in WU qualified as the *average corrected number of events* per day, per experimental underpass and species category, defined as $N_c = N_{exp} - m_{cont}$, with N_c as the corrected number of events per day and per experimental underpass, N_{exp} as the number of events per day and per experimental underpass and m_{cont} as the average number of events per day and per control underpass;
- The *refusal percentage* per day, per experimental underpass and per species category;
- The *decision-making time* per day, per experimental underpass, per event and per species category, defined as the time spend by the individual on the camera trap field of view;
- The *crossing speed* per day, per experimental underpass, per event and per species category;
- The observed species richness (number of species) per experimental underpass.

Proportion of different ORSS-use behaviours, per day, per experimental underpass and per species category was also used to assess the interactions of animals with the ORSS.

Statistics

Binomial Generalized Linear Mixed Model based ANOVA were used to explain the variations of the dependent variables. Co-variables were the ORSS installation conditions, as “Absent”, “On the side” and “In the middle” and the experimental underpass number, considering as the random variable of the mixed models. When the proportion of zeros was too high on the data set, zero-inflated models were used. Post-hoc tests used were Tuckey-HSD test.

As uncertain events could not be interpreted exactly, they were excluded from statistical analysis concerning the ORSS use, the decision making time, and the crossing speed. The crossing speed could only be calculated for certain crossings and partial enters.

Due to low sample size of *small predators* on decision making time and speed crossing, they were associated with *large predators* in a « *Predators* » group (but only for analyses on these two variables). Extreme data were graphically identified and excluded from the analysis to avoid a leverage effect. Statistics were performed with R.3.2.2. The significance threshold was set to 5% and error bars represented standard error of the mean.

Results

Results are summarized in **Table 2**.

Collected data

On the six studied wildlife underpasses (WU) 353 917 pictures were taken throughout the 315 days period. These pictures were associated with 20 276 events, so an average of 17.5 pictures per event with 10.7 events per day and per underpass. After correcting the individual effect with the 10-minutes event delineator, the final data set used for statistical analysis contained 13 439 event (removal of 33.7% of events). Among the six underpasses, 18 mammal species were observed. Non-mammalian species were discarded from our data as well as events linked to human activities. Among mammals, wild boar (*Sus scrofa*), European hamster (*Cricetus cricetus*) and European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) were excluded from our data and from analyses as they were only detected once.

Among the remaining 15 mammal species, there were five *small mammal* species: the wood mouse (probably *Apodemus sylvaticus*), the European water vole (*Arvicola terrestris*), another

vole species (probably *Microtus arvalis*), the brown rat (*Rattus norvegicus*) and a shrew species (probably *Crocidura russula*). The *small predators* gathered the least weasel (*Mustela nivalis*) and the stoat (*Mustela erminea*), which could enter inside the ORSS. The *large predators* assembled the domestic cat (*Felis silvestris catus*), the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*), the beech marten (*Martes foina*), the European polecat (*Mustela putorius*) and the red fox (*Vulpes vulpes*). Finally, the *neutral species* gathered the European badger (*Meles meles*; as it hardly hunts small mammals on land ; Do Linh San, 2006), the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) and the European hare (*Lepus europaeus*). The installation conditions of the ORSS had no effect on species richness ($\chi^2=1.918$; $d.f.=2$; $p=0.383$).

ORSS use

Small mammals used the ORSS in 17.2% of recorded events. When small mammals partially entered (*partial enter*) the underpasses, the proportion of ORSS use was not influenced by the tubes installation condition (*Middle* or *Side*), whatever the type of use (*complete*, *incomplete*, *not used*) outside and inside the underpass (most significant value: $\chi^2=3.08$; $d.f.=1$; $p=0.08$). In the same way, when small mammals crossed the WU (*certain traversal*), we found no influence of the ORSS presence on the proportion of use at the entrances, whatever the use type (most significant value: $\chi^2=0.81$; $d.f.=1$; $p=0.368$). However, once inside the WU, small mammals used significantly less the ORSS when it was placed in the middle (97.68 ± 0.01 of non-use) than on the side (84.04 ± 0.02 ; $\chi^2=29.07$; $d.f.=1$; $p<0.001$). Complete uses were higher when the ORSS was on the side of the underpass (13.15 ± 0.02) than in the middle (1.55 ± 0.01 ; $\chi^2=24.39$; $d.f.=1$; $p<0.001$) whatever if the small mammal was inside or outside the WU.

Small predators were observed using the ORSS three times (all complete uses) when they crossed or partially entered underpasses equipped with tubes on the side. Two uses were observed when the ORSS was in the middle of the underpasses, one complete use and one partial. Small predators used ORSS in 38.5% of events.

Correction number of events

Whatever the place (in the centre or at the entrances), twice less small mammals were observed when the ORSS was on the side of the underpass (2.47 ± 0.34 events per day and per underpass) than when it was in the middle (4.91 ± 0.45) or absent (4.63 ± 0.39 ; $\chi^2=44.49$; $d.f.=2$; $p<0.001$). The frequentation of large predators, small predators, and neutral species was not influenced by the ORSS presence (most significant values: $\chi^2= 5.23$; $d.f.=2$; $p=0.073$).

Percentage of refusals

Small mammals less refused to enter inside the WU when the ORSS was in the middle ($41.56 \pm 0.42\%$ of refusals) than when it was on the side ($48.82 \pm 0.49\%$) or absent ($49.14 \pm 0.49\%$; $\chi^2=11.77$; $d.f.=2$; $p<0.01$). No significant influence of the ORSS was found on the percentage of refusals by large predators, small predators, and neutral species (most significant values: $\chi^2=0.65$; $d.f.=2$; $p=0.721$).

Decision-making time

Small mammals took their decision more slowly during *certain traversal* when the ORSS was on the side of the underpass ($8.58 \pm 2.4s$) than in the middle ($2.43 \pm 0.17s$) or absent ($5.28 \pm 0.5s$; $\chi^2=11.76$; $d.f.=2$; $p<0.01$). They were also slower to decide during *partial enters* ($\chi^2=17.73$; $d.f.=2$; $p<0.001$) and *refusals* ($\chi^2=58.11$; $d.f.=2$; $p<0.001$) when the ORSS was on the side of the underpass (respectively $14.65 \pm 2.18s$ and $11.09 \pm 0.92s$) than when it was in the

middle (respectively $5.59 \pm 0.76s$ and $5.49 \pm 0.4s$) or absent (respectively $6.65 \pm 0.99s$ and $5.3 \pm 0.26s$). The decision-making time of predators and neutral species was not influenced by the ORSS presence of the underpass, whatever the event chosen (most significant value: $\chi^2 = 2.93$; $d.f.=2$; $p=0.231$).

Crossing speed, time spent inside the WU and inside the ORSS

When small mammals entered partially inside the WU, they have spent a larger amount of time inside the WU when the ORSS was on the side ($0.65 \pm 0.11m.s^{-1}$) or in the middle ($0.90 \pm 0.12m.s^{-1}$), compared to the control condition ($1.21 \pm 0.12m.s^{-1}$; $\chi^2 = 8.60$; $d.f.=2$; $p < 0.05$). The speed of small mammals was not influenced by the ORSS presence during *certain traversal* or *partial enter*, whatever the installation condition (most significant value: $\chi^2 = 1.32$; $d.f.=2$; $p=0.518$).

Predators speed of crossing was significantly higher when the ORSS was on the side ($0.81 \pm 0.21m.s^{-1}$) or in the middle ($0.44 \pm 0.05m.s^{-1}$) compared to the control condition ($0.25 \pm 0.05m.s^{-1}$; $\chi^2 = 16.63$; $d.f.=2$; $p < 0.001$). The speed of predators was not influenced by the ORSS presence when they entered partially inside the WU, whatever the installation condition (most significant value: $\chi^2 = 0.56$; $d.f.=2$; $p=0.756$). Neutral species crossing speed was not influenced by the ORSS presence (most significant value: $\chi^2 = 2.88$; $d.f.=2$; $p=0.237$).

Behaviours associated to extreme data for decision-making time and crossing speed inside the WU were resting behaviours, ambush predation and grooming by domestic cats. Four independent predation behaviours were observed in the experimental underpasses, all performed by domestic cats on mice and voles; three when the ORSS was in the middle of the

structure and one when it was absent. All attempts failed due to a successful escape of the prey. Nevertheless, the prey did not use the ORSS to escape when it was set up.

Table 2: Effects of the ORSS presence on underpasses effectiveness for small fauna. CC: certain traversal. PE: partial entry. R: refusal. A down arrow indicates a decrease of the dependent variable whereas an up arrow shows an increase. The equal sign means no effect of the ORSS presence. Even if the ORSS presence has decreased the small mammal refusals when placed in the middle of the underpasses, it favoured a longer stay of the individuals in the underpasses. The influence of ORSS on the rest of the fauna was rather neutral, as it increased the predators crossing speed. The overall effect of the ORSS was probably negative on the WU effectiveness.

Species categories	ORSS installation condition	ORSS internal complete use	Average correct number of events	Proportion of refusal	Decision making time	Crossing speed
Small mammals	on the side	13.1%	↘	=	↗ (CC, PE, R)	↘ (PE)
	in the middle	1.5%	=	↘	=	↘ (PE)
Predators	on the side	16.7% (Small size) 0% (Large size)	=	=	=	↗ (CC)
	in the middle	0% (Small size) 0% (Large size)	=	=	=	↗ (CC)
Neutral species	on the side	0%	=	=	=	=
	in the middle	0%	=	=	=	=

Discussion

ORSS and species richness

The relevance of the ORSS on the wildlife underpass (WU) daily frequentation was studied via several variables, as species richness. This last was high, apart from ORSS presence, as all species on the studied area were observed (Odonat : Office des données naturalistes du Grand-Est, 2017). Species richness was similar to that observed on the same

underpasses by Jumeau and Handrich, (2013), at which were added the stoat and the European rabbit. Rare or protected species were also observed such as polecat and European hamster (Reiners et al., 2014).

Certain traversals were recorded for all mammal species in the studied area, except for shrew, European polecat and European wildcat, as very few individuals were observed in the wildlife crossings. The high number of observed events, including certain traversals, show underpasses equipped with ORSS were effective, especially considering that some events have been missed by the camera traps (Jumeau et al., 2017). Their frequent use by high species richness indicates good experimental conditions to see effects induced by the ORSS on several ecological variables. Combined with a one-year-long experimentation, this high frequentation could allow offsetting the small number of underpasses studied. This number could hardly be increased without including underpasses with different dimensions, build in landscapes with other populations. Time needed to analyse pictures, high small mammals' frequentation and consideration for individuals behaviours are also factors limiting the study of a higher number of underpasses. This significant frequentation shows that underpasses were potential ecological corridors, but only a genetic analysis can confirm if there is actually gene flow between populations on both sides of these underpasses (Corlatti et al., 2009). The ORSS had no effect on the species richness observed. However, species differences were noticed for other ecological variables.

Predators, neutral species and ORSS

The initial hypothesis predicted that the ORSS would not have an influence on the use of the WU by predators and neutral species. It was partially validated. Large predators did not

interact with the ORSS. Moreover, during the four independent events of predation seen on the experimental underpasses, these predators did not use the ORSS to trap small mammals and the ends of ORSS. As the events of predation in the studied underpasses were anecdotal (Jumeau and Handrich, 2013; with a similar rate between the two studies) and encounters between preys and predators inside underpasses were extremely low, the predators probably did not get enough occasions to elaborate new hunting strategies using the ORSS. However, partial and complete uses of the ORSS were observed for small predators (least weasels and stoats), inside and outside the underpass. They are species perfectly adapted to hunt into galleries (Norrdahl and Korpimäki, 2000) and therefore able to enter into the small space of the ORSS (Dayan and Simberloff, 1994), thus creating a predation risk for the small mammals using the ORSS but limited by the frequent apertures of ORSS providing lateral escapes.

On the other hand, predators crossed the underpasses faster when the ORSS was on the side. This behavioural change does not result from using the reduced space since the large predators did not interact with the ORSS. Furthermore, even if small mustelids did use or walked along the ORSS, they are not faster inside galleries, like the ORSS, than on the ground (Horner and Biknevicius, 2010). The fast crossings could rather result from a stress linked to the experimenter intervention inside the underpasses during the ORSS installation. In fact, studies highlighted a decrease of the underpasses frequentation because of the human activity near the wildlife crossings (Clevenger and Waltho, 2000). In our study, it seems that this activity would influence behaviour of animal during their underpass crossing. On the contrary, the crossing speed of the neutral species was not impacted by the ORSS installation. The other variables studied for predators and neutral species were not significantly influenced by the ORSS presence. If the observed negative effect was only due to the experimenter

interventions, the ORSS itself would not have any effect on studied species and the associated hypothesis would be entirely validated.

Small mammals and ORSS

Most of the events observed inside the WU were associated with small mammals, category largely dominated by wood mice. Nearly one small mammal on five used the ORSS, showing a non-anecdotal but non-majority interaction. This number varied depending on the ORSS position. Small mammals crossing the underpasses entered more often inside the ORSS or in the reduced space between the ORSS and the wall (complete use) when the ORSS was on the side of the underpass.

Thanks to their thigmotactism behaviour to the underpasses walls (Prut and Belzung, 2003), these animals were in direct contact with the ORSS when it was set up on the side of the underpass and had more occasions to interact with it. Nevertheless, thigmotactism of small mammals could be decreased because they were inside the underpass, so a dark and closed space. Thus, animals could have moved to the middle where they were inside the underpass, explaining the existence of interactions with ORSS in the middle on the underpass. Whatever its position, the ORSS could be used as a guideline or shelters for animals used to it. For naïve small mammals, using tubes could correspond to two behavioural responses, exploration and anxiety (Antunes and Biala, 2012). The exploration behaviour of small mammals depends on personality, novelty of the explored space and objects. If a new object is placed on an environment unknown by the individual, it can display a neophylic behaviour, so a motivation to explore the new object by sniffing, moving or jumping on it (Ennaceur et al., 2009; Misslin and Ropartz, 1981). The exploration behaviour of domestic mouse (*Mus musculus*) is higher

when individuals can climb on the new object (Heyser and Chemero, 2012). It was the case here where small mammals climbed on the tube, then ran on it. On the other hand, if the animal was already familiar with the underpass, it would have displayed anxious neophobic behaviour (Ennaceur et al., 2009; Misslin and Ropartz, 1981). Anxiety on rodents is a different behaviour from fear, which leads to a quick escape in front of a direct threat as the presence of a predator (Steimer, 2011). Anxiety is characterised by an inhibition of foraging, feeding and grooming, freezing, squatting, increased vigilance behaviour (visual, auditory and olfactory surveillance) and avoiding the new object (Apfelbach et al., 2005; Beauchamp, 2015; Walf and Frye, 2007). Concerning underpasses, anxious small mammals will favour not using the ORSS or refusing to enter into the underpasses. Both types of responses to ORSS setting up, anxiety and exploration could have coexisted in small mammals populations during the one-year study. In fact, these species have sufficient longevity and reproduction (Grzimek et al., 2003; Weigl, 2005) to ensure coexistence during the whole experiment of both individuals familiar with the underpasses and naive ones. However, it should be noted that responses to novelty are not unchangeable, as depending on the individual personality (Lantová et al., 2011). Moreover, responses diminish when small mammals get used to the presence of a novel object (Heyser and Chemero, 2012). A way to decrease this bias of behaviour could be to extend the duration of experimentation periods, allowing a higher habituation of wildlife to the ORSS. However, it would be harder to take into account the natural evolution of small mammal abundances without performing a heavier study including the capture of individuals.

Interaction of small mammals with the ORSS changed their use of underpasses, which translates into a modification of different ecological variables characterising this use. Underpasses frequentation halved when the ORSS was on the side of the wall. This decline

could be explained by the human disturbance induced by the ORSS setting up inside the underpasses, but a decrease of the frequentation on both setting conditions could have been noticed. This decline could also be induced by a high presence of predators when the ORSS was on the side. In fact, their odours can lead to an avoiding reaction of the area by the small mammals (Apfelbach et al., 2015, 2005; Jędrzejewski et al., 1993). Nevertheless, the daily frequentation of predators was not higher when underpasses were equipped with ORSS on the side. The more plausible hypothesis would be a technical one, due to the limits of the experimental setting. Small mammals were hard to detect on the underpasses because they walked along the walls inside the underpass and so they were present a really short time on the camera traps field of view (Jumeau et al., 2017). Thus, ORSS presence on the side of the underpass could have hide small mammals, making them undetectable by camera traps despite the space left between the tubes inside and at the underpasses entrances.

Small mammals entered more frequently inside the underpasses when the ORSS was in the middle of the underpasses. This can be explained by the “guideline” function performed by the tubes (Andrews et al., 2015). In fact, when individual walked along the fences and vegetation to the underpasses, they could find themselves in the middle of the underpass, bang into the tubes and walk along them into the inside of the underpass. Small mammals were also slower to decide their action towards the underpass when the ORSS was on the side. Moreover, when small mammals partially entered into the underpass, the time spent inside the underpass was higher when the ORSS was present, whatever its position. These differences would be explained by the trigger of time-consuming activities when the ORSS was present, exploration and anxiety related to its use. Even though the ORSS decreased the proportion of refusals when set in the middle of the underpasses, it favoured a longer stay of

these animals at the entrances of the underpasses. The time spent in the underpass is considered as optimal when minimal because it decreases the risk to encounter a predator and so to be predated using the underpass (Little et al., 2002). As this longer duration was observed at the entrances, it could be conversely positive as sign of higher vigilance before to enter the WU, which could limit the predation risk. In this case and if the observed decrease in events when the ORSS was on the side was due to the visibility, then, a ORSS on the side would had mainly positive effects on small mammals. The moderate use of ORSS by small mammals can be explained by the fact that the openness ratio of underpasses was already sufficiently reduced in comparison with the external environment.

Conclusion

The ORSS had both positive and negative effects on the effectiveness of the wildlife underpasses. Small mammals used moderately the ORSS, probably due to the sufficient reduced openness ratio of the studied underpasses. Nevertheless, this system could be useful as protective structures in underpasses with higher rate of predation, helping preys to hide and escape. Further studies will also test the ORSS efficiency in larger structures with a higher openness ratio such as agricultural underpasses. The setting up of ORSS in these structures will be part of an existing structures enrichment policy, allowing restoring new ecological corridors for the surrounding fauna, when the construction of underpasses is not feasible.

Acknowledgements

We thank all the students who participated in this study.

Author Contributions

All authors approve this version of the manuscript. They agree to be accountable for the aspects of the work that they conducted, and will ensure that any questions related to the accuracy or integrity of any part of their work are appropriately investigated and resolved. JJ conceived the idea and design methodology; JJ and LP collected the data; JJ and LP carried out data analysis; JJ, LP, MT, FB and YH organised the writing of the manuscript. All authors played an active part in the drafting of the manuscript.

Role of the funding source

This study was conducted through the CERISE project research and was funded by the French Minister of Ecology (DREAL Alsace) and the Departmental Council of the Bas-Rhin (CD67). They had no role in the study design, writing, collection, analysis and interpretation of data. They agree to the publication of this study.

CONCLUSION ET PRINCIPAL MESSAGE (ETUDE 9)

La mesure d'enrichissement testée, composée de tubes PVC 10 de centimètres, n'a pas clairement permis d'améliorer la fréquentation des écoducs par les micromammifères. Elle a pu au contraire la perturber ainsi que celle des autres espèces suivies. Nous pensons que ce résultat plutôt négatif est dû au coefficient d'ouverture des écoducs, déjà assez réduit pour satisfaire les micromammifères.

SECONDE ETUDE

Quelle est l'efficacité d'une mesure d'enrichissement visant à réduire le coefficient d'ouverture des ouvrages inférieurs de grande taille ?

RESUME

L'efficacité de deux enrichissements visant à augmenter la fréquentation de passages inférieurs de grande taille par les micromammifères a été testée. Le premier consistait en une succession de tubes PVC de 10cm de diamètre formant un passage alternatif avec un coefficient d'ouverture des passages réduit, ce que semblent préférer les micromammifères pour traverser les infrastructures linéaires de transport terrestre. Le second enrichissement consistait en un lit de terre posé sur les trottoirs bétonnés.

Les enrichissements ont été installés pendant 53 jours sur les trottoirs de 32 ouvrages inférieurs agricoles ou routiers de coefficient d'ouverture compris entre 0,51 et 4,32 m. Les ouvrages ainsi que les deux trottoirs n'étaient pas équipés des mêmes conditions d'enrichissement (béton, terre, béton + tubes, terre + tubes) afin de permettre des comparaisons. La fréquentation a été quantifiée à l'aide de pièges à encre placés sur chacun des trottoirs, et définie comme le nombre de tentatives de traversées (nombre d'individus observés), la proportion d'individus traversant intégralement l'ouvrage, celle d'individus refusant de le traverser et celle d'individus traversant au moins la moitié de l'ouvrage. L'effet des conditions d'enrichissements sur la fréquentation a été vérifié à l'aide d'Anova.

Au total, 994 traces ont été observées, correspondant à 613 tentatives de traversée. Les enrichissements augmentaient le nombre de tentatives de traversée, surtout la présence de tubes PVC. En revanche, ils ne diminuaient pas la proportion de refus, ni n'augmentaient la proportion d'individus traversant au moins la moitié ou la totalité de la longueur des ouvrages.

Les mesures d'enrichissement testées ont permis d'améliorer la fréquentation des micromammifères dans les passages inférieurs de grande taille. La dimension testée des tubes PVC pourrait ne pas être optimale et devrait être adaptée à la longueur des ouvrages enrichis.

ETUDE DÉTAILLÉE

Jumeau J., Tissier M., Le Lay M., Petrod L., Burel F. & Handrich Y. The use of a sub-tunnel inside road large underpasses can improve their crossing by small mammals. *In prep*

The use of a sub-tunnel inside road large underpasses can improve their crossing by small mammals

Jonathan Jumeau^{1,2,3†}, Tissier Mathilde^{1†}, Le Lay Marie², Petrod Lana², Françoise Burel³ & Yves Handrich¹

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

² Conseil Départemental du Bas-Rhin, Place du Quartier Blanc, 67964 Strasbourg, Cedex 9, France

³ Université de Rennes 1, CNRS, UMR 6553 ECOBIO, 35042 Rennes Cedex, France

† Co-first and Corresponding authors:

jumeau.jonathan@gmail.com Tel: (0033)6 07 62 33 63, Postal address: CD67, SPI, J. Jumeau, Place du quartier Blanc, 67967, Strasbourg Cedex 9, France

Running Title: A way to improve road large underpasses for small mammals

Abstract: The development of road networks contributes to the fragmentation of natural habitats. To re-establish landscape connectivity and individual dispersal, wildlife crossings are built. Their construction is not, however, always possible. In this case, improving large existing structures such as road large underpasses (RLU) could be an alternative to allow the crossing of infrastructures by small mammals. However, the dimensions of the RLU are such that their openness-ratio is too high for small mammals. A way to improve the effectiveness of RLU in small mammal crossings could be the use of a sub-tunnel with small openness-ratio.

We tested such enrichment, formed by PVC tubes of a 10cm diameter set on the pavements of RLU, forming a sub-tunnel inside the RLU, with a small openness ratio. This tube was also regularly pierced by circular aperture, facilitating the entrance/exit of individuals all along the RLU. We also tested a modification of the pavement substrate that usually consists in concrete, by adding a layer of soil. We performed the experiment on 32 RLU which were equipped with different pavement configuration (concrete, soil, tubes and mixtures) during 53 days. The efficiency of the enrichment has been assessed with ink tracking survey

estimating the number of crossing attempts. Three different categories of crossing attempts were distinguished: successful crossings, “halfway-at-least” crossings and refusals.

The presence of PVC tubes increased the number of attempts of small mammal crossings but didn't affect the proportions between the different categories. The efficiency of the added soil was however unclear as well as the simultaneous use of both enrichments. The use of tubes, illustrating a sub-tunnel with small openness ratio-reduction system, appears to be a simple and functioning way to improve the effectiveness of road large underpasses for small mammal crossings.

Tweetable abstract: The efficiency of an openness ratio reduction system was tested on 32 road large underpasses by a 53 ink tracking survey. This system improved the effectiveness of road large underpasses in small mammal crossings.

Keywords: small mammals, wildlife underpasses, wildlife crossings, fragmentation, enrichment

Introduction

Roads are omnipresent in anthropogenic landscapes (Ibisch et al., 2016). They have many impacts on ecosystems (Fahrig, 2003; Fischer and Lindenmayer, 2007; R. van der Ree et al., 2015), mediated by their construction and by the traffic. The latter produces air, noise and light pollutions, altering landscapes and wildlife populations (Fahrig, 2003; Forman and Alexander, 1998; Trombulak and Frissell, 2000). Their species richness, abundances and breeding success decrease in road proximity (Redon (de) et al., 2015; Richard et al., 2000; Spellerberg, 1998). Roads are also responsible of wildlife vehicles-collisions, which can strongly impact amphibian populations (Fahrig et al., 1995; Glista et al., 2008; Hels and

Buchwald, 2001) and can limit populations of land-turtle in United States (Gibbs 2002). Impacts of roads on ecosystem are setting them among the identified main causes of biodiversity sharp decline (Maxwell et al., 2016) and are observed in the *road-effect zone* (Van Der Ree et al., 2011). If we consider a one-kilometre *road-effect zone*, this area includes 20% of Earth surface, with the almost totality of the surface of Western Europe and of east USA (Ibisch et al., 2016). The width and the size of the *road-effect zone* change with road characteristics such as traffic and conception, and with the considered species. Birds could be impacted in an area of one kilometre, against five for large mammals (Benítez-López et al., 2010). Beside these intrinsic impacts, roads are also major determinants of habitats fragmentation. It decreases the species richness of ecosystems, abundances of populations, reproductive and dispersal success, and alters species distribution and their embryonic development (Fahrig, 2003). Isolation of residual habitats patches can lead to ecological and genetic connectivity loss, increasing consanguinity, genetic drift and probability of populations extinction (Clark et al., 2010; Holderegger and Di Giulio, 2010; Mortelliti et al., 2011). If habitat fragmentation has positive effects (Fahrig, 2017), it is also one of the main threat to biodiversity (Tilman et al., 1994).

The negative impacts of roads are reduced by mitigation measures such as fences and wildlife crossings. These latter are bridges (overpasses) or tunnels (underpasses) that provide a safe crossing point for wildlife, thus restoring genetic exchanges and ecological processes (Clevenger and Waltho, 2000; Ree et al., 2007) . Wildlife crossings have been constructed over the last five decades and are adapted to targeted species. Among the different types of wildlife crossings (Beben, 2016; Forman et al., 2003), underpasses for small/medium-sized wildlife have a small entrance and are adapted to small animals such as rodents and medium-

sized mammals (Carsignol et al., 2005; Clevenger and Huijser, 2011; Martinig and Bélanger-Smith, 2016). Each wildlife crossing is carefully designed to encompass technical constraints, local environment and species needs. Factors influencing the effectiveness of wildlife crossings include location (Land and Lotz, 1996), local roadkill mitigation measures (Dodd et al., 2007), funnel devices (Ascensão and Mira, 2007), entrance design (Rodriguez et al., 1996), type of vegetation cover (McDonald et al., 2004), human activity (Clevenger and Waltho, 2000), traffic (Clevenger and Waltho, 2000), monitoring devices (Jumeau et al., 2017) and openness ratio (Navàs and Rosell, 2005). This last parameter is defined as $OR = \frac{width * height}{length}$ (Reed *et al.* 1975 in Donaldson 2005) and allows a quick estimation of the narrowness effect of a underpass. Indeed, some species such as large mammals require high openness ratio to use a wildlife crossing (Clevenger and Waltho, 2005). Others such as small mammals require wildlife crossings with small openness ratio, such as underpasses for small/medium-sized wildlife (Carsignol et al., 2005; Clevenger and Huijser, 2011; Martinig and Bélanger-Smith, 2016). However, in buried road (cuttings), flood risk involves difficulties in boring underpasses. Only overpasses can be constructed in such areas but are too expensive to be built in non-natural landscapes. This situation is problematic considering small mammals protected species. In France, two of the four last remnant populations of the European hamster (*Cricetus cricetus*) are separated by a buried motorway in intensive agricultural landscape (DREAL Alsace, 2017). A possible solution could be the use of existing structures.

Excepting wildlife crossings, existing structures of roads are either small underpasses such as drainage culvert or large passages such as road underpasses and overpasses. The road large passes are dedicated to the crossings of resident traffic and agricultural activities and

have therefore a large openness ratio. If they can be opportunistically used by some wild species (Mata et al., 2008), they are unsuitable for the crossing of small mammals. Yet, road large underpasses and overpasses are numerous compared to wildlife crossings. A part of the A35 (one major French motorway) is located in the Department of the Bas-Rhin, outside urban area. It has a density of 0.83 of these structures per kilometre, 3.95 time more than wildlife underpasses (including large underpasses non suitable for small mammals) and 83 times more than wildlife overpasses (*Jumeau J. unpublished data*). In the French Department of Loire Atlantique, there are 11.2 times more road underpasses and overpasses than culverts, one of the only suitable crossings for small mammals (CD44, 2011). As like for the already existing improvement of existing wildlife crossings (Marcello D'Amico et al., 2015; Goosem et al., 2005), the improvement of road large underpasses and overpasses for wildlife would mitigate the fragmentation effect of roads. It can be realised by the use of specific enrichments.

The presence of vegetation at the entrances of wildlife crossings insures habitat connectivity (Martinig and Bélanger-Smith, 2016) by leading fauna to them (Carsignol et al., 2005), thus improving wildlife crossing effectiveness. Inside drainage culverts, the integration of raised ledge allows crossing for small and medium-sized mammals (Luell et al., 2003). For small mammals (*Rodentia*, *Soricomorpha* and *Erinaceomorpha*; Bertolino, Colangelo, Mori, & Capizzi, 2015) a vegetal cover forming a safe closed environment decreases the predation risk (Marcello D'Amico et al., 2015). Setting up tree stumps, offcuts of wood and stones inside wildlife crossings can provide the same functions as vegetation where it cannot grow, e.g. wildlife underpasses (Carsignol et al., 2005; Goosem et al., 2005; Luell et al., 2003). These offcuts can be used to cover a metal or PVC tube, installed at the base of the underpass wall.

These tubes bring an additional protection to small mammals (Tissier et al., 2016b) and to herpetofauna and lead them during their crossing (Andrews et al., 2015). Tubes also reduce openness ratio by creating a sub-underpass in an underpass, which could be profitable to small mammals in their need of a small openness ratio.

Despite being known as pests, small mammals play a key role in vegetation development, assuring pollination (Dickman, 1999) and seeds dispersal (Steele et al., 2005; Vieira et al., 2006). As burrowing species, small mammals are sometimes considered as engineer species, influencing soil structure and composition (Meadows and Meadows, 1990). They are also good indicators of environment pollution (Sánchez-Chardi and Nadal, 2007) and are key components of the trophic chain, as both preys and predators (Sieg, 1987). Even if small mammals are abundant in the road verges (Ruiz-Capillas et al., 2013), their dispersal is strongly affected by the barrier effect caused by LTI (Redon (de) et al., 2015; Rico et al., 2007). These agoraphobic animals (Walf and Frye, 2007) avoid road surface (McGregor et al., 2008), making them especially vulnerable to local extinctions (Jaeger et al., 2005). As they play important role in ecosystems, it is necessary to maximize their dispersal chance through roads, especially as 25 million kilometres of additional road would be built by 2050 (Laurance et al., 2014).

Questions – Hypothesis

The goal of this study was to test the efficiency of two enrichments which aimed to improve the effectiveness of road large underpasses (RLU) for small mammals. The first consisted in tubes forming a sub-tunnel with a small openness ratio in RLU. The second was a

layer of soil as enrichment of substrate which usually consists of concrete in RLU. The first question was:

- (1) Are the two tested enrichments improving the effectiveness for small mammals of RLU? We expected that both enrichments, alone or simultaneously, improved the effectiveness. A improvement in effectiveness was defined in this study by three criteria : (a) an increase in the number of attempts to cross RLU (=number of detected individuals in RLU; (b), an increase in the proportion of successful crossings of RLU ; (c) an increase in the proportion of “halfway-at-least” crossings of RLU and ; (d) a decrease in the proportion of refusals to cross the RLU;

Then, in order to improve further enrichments and RLU conceptions, a second question was raised:

- (2) What are the factors other than tested enrichments that can drive up the effectiveness of RLU? We expected that dimensions, including openness ratio and RLU length, and traffic of both supported and crossed roads had impacts on the effectiveness of RLU.

Material and methods

Protocol

Study area

The study was performed in the Department of Bas-Rhin (Alsace, Eastern France). It has a semi-continental climate with an average temperature of 10.4 °C and an atmospheric temperature range of 30 °C. The annual precipitation is about 700 mm per year and the

average altitude is 150 metres. In the western part of Bas-Rhin, there is a range of low mountains forming the geomorphological unit of the Vosges. Its flora is mainly dominated by picea, fir, common beech and oak. In the East, the Rhine river is bordered by many wetlands. Between the Rhine and Vosges stands a large agricultural plain dominated by wheat and maize crops. The road density of the Bas-Rhin is 1.9 km/km², with more than 3 654 km of secondary roads and 240 km of primary roads.

Studied roads underpasses

Out of the 65 road large underpasses (RLU) of the Bas-Rhin, 32 were selected (**Fig. 1**) on the following criteria to perform the experimentation:

- The surroundings of the RLU had to be mainly crops to only keep RLU in similar landscapes ;
- The RLU had to possess two pavements or two pedestrian strips (both are called pavements in the rest of the study) allowing to add the enrichments without any disruption of traffic ;
- The traffic of the crossed roads (the roads inside the RLU) had to be small (evaluated by the distance to urban area and type of roads (secondary or primary) to limit intentional degradation of enrichments ;
- The RLU had to be easily accessible ;
- The RLU had to possess vegetal connexion between the road verge and the pavements.

Dimensions of RLU were measured with a laser rangefinder. From those dimensions, the openness ratio was calculated. The openness ratio (mean: $1.13 \pm 0.77\text{m}$) of studied RLU ranged between 0.51 and 4.32m with $31.87(\pm 9.14)\text{m}$ length, $4.99(\pm 0.61)\text{m}$ height and $6.35(\pm 1.91)\text{m}$ width mean. The average daily traffic of the crossed road and of the supported road was obtained from roads managers.

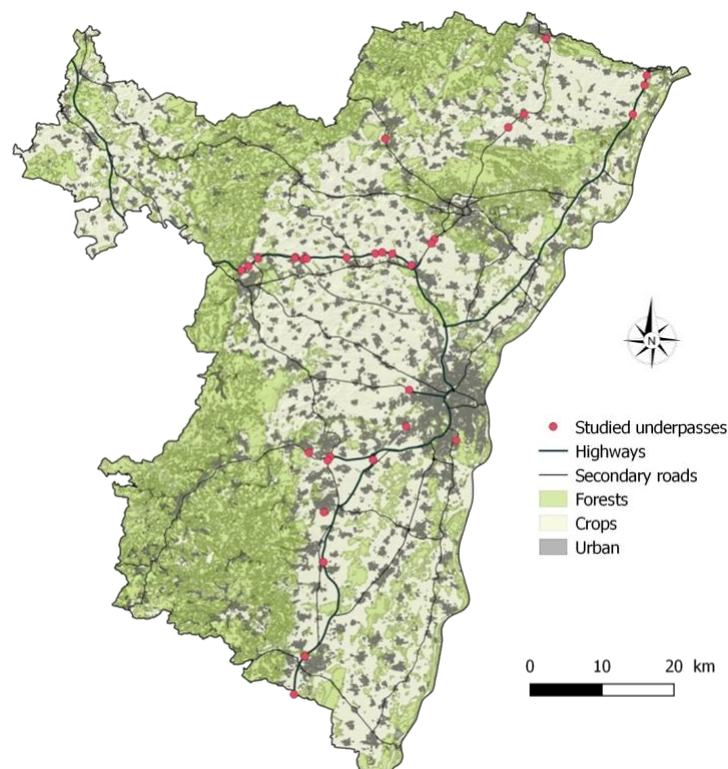


Figure 1: Location of the 32 studied large underpasses. They were located in agricultural landscapes.

Tested enrichments

Two enrichments were tested:

- The first was made of adjoining PVC tubes, placed on the whole length of the underpass, creating a sub-underpass in the underpass. The 10cm diameter of tubes was previously tested in controlled conditions in lab with the European hamster (*Cricetus cricetus*, one of the largest small mammals of the study area) as model species (Tissier et al., 2016b). The PVC tubes had lateral opening of 10cm diameter, on alternate side every 50cm to facilitate the entrance/exit of individuals and to reduce the narrowness effect of the enrichment. PVC tubes were located against the walls and kept in place by glue and breeze block fragments. They will be called “Tubes” throughout the text;
- The second enrichment was a 5cm high layer of soil placed in full length of the pavement, usually made of concrete. The soil was mainly composed of loess (common moraine-dammed clay sediment in the study area) and came from road soil surplus located next to one of the studied RLU. This enrichment will be called “Soil” throughout the text;

Experimentation design

All RLU were not equipped with our tested enrichments. Inside a RLU equipped with enrichments, both pavements were not necessarily equipped with the same enrichments, allowing comparisons. Each pavement of all studied RLU could be equipped with one of the four following pavement configurations: (1) “Concrete only”; (2) “Concrete + Tubes”; (3) “Soil

only”; or (4) “Soil + Tubes”. The “Concrete” configuration was the control of the experiment, without enrichment. As both pavement of a same RLU had not necessarily the same pavement configuration, different combinations of pavement configurations were tested (Tab. 1, Fig. 2). The combination of a RLU was randomly chosen but we had to deal with RLU already equipped with soil. The combinations and pavements configurations of RLU were the same during the whole study.

Table 1: Number of RLU per combinations of pavement configuration tested.

Combination		Number of tested RLU
<i>Configuration of pavement n°1</i>	<i>Configuration of pavement n°2</i>	
Concrete only	Concrete only	4
Concrete only	Soil only	3
Concrete only	Concrete + Tubes	3
Concrete only	Soil + Tubes	3
Soil only	Soil only	11
Soil only	Soil + Tubes	8
Total		32



Figure 2: A RLU with the combination “soil only” (left side) – “Soil + Tubes” (right side).

Survey of RLU

The use of RLU was quantified by footprint ink track devices composed by a blotting paper filled with a mixture of 1/10 carbon powder and 9/10 paraffin wax, two A3 pieces of Kraft paper on both side of the blotting paper, and one wood plank of 40x20cm providing solid stand (*Ink tracking pad*, "ITP"). The principle of the ITP device is the following: an animal goes on the first Kraft paper without leaving tracks then it walks on the blotting paper and stains its legs, therefore leaving ink footprints on the second Kraft paper. Similarly, if it goes back during the crossing of the RLU or of the ITP, it will only leave ink footprints on the first Kraft paper, allowing us to know the direction of the individual. The distance between two ITP was high enough to consider that legs were washed between them. Three ITP devices were always installed per pavements (one at the two ends, one in the middle), so six per RLU (see **Fig. 3**). When tubes were present, the ITP devices were adapted in *ink tracking tunnel* (ITT, Palma and Gurgel-Gonçalves, 2007) and put inside the tubes at the two ends of the RLU. As tubes were glued against the wall, we could not access inside tubes at the middle of the RLU. We therefore left a small space (40cm) between two tubes in the middle of the RLU where an IPT was inserted. Whatever the footprint ink track device (*tunnel* or *pad*), a small mammal could access to the space between the wall and the tubes (as they were round shaped). It could also avoid the devices and crossed the entire RLU without leaving any tracks but it would significate that the individual did not go along the RLU walls.

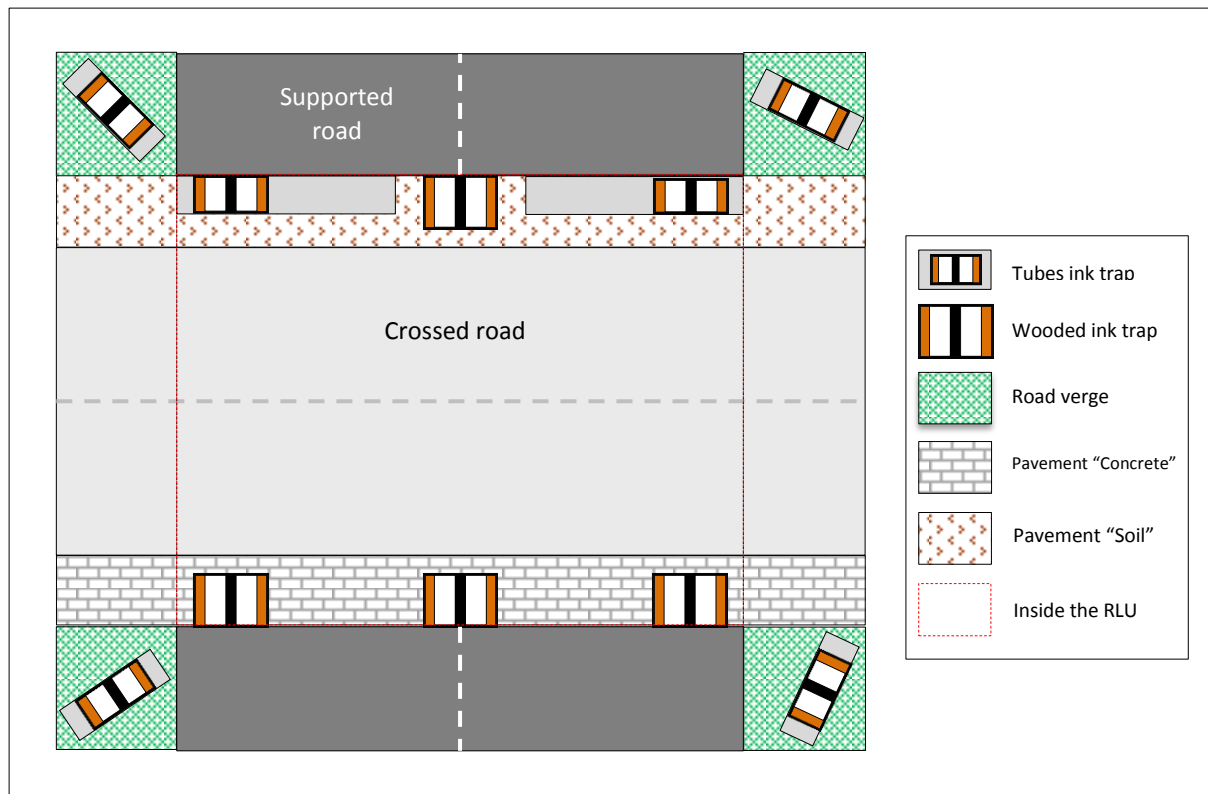


Figure 3: location of footprint ink track devices. During the survey, there were three footprint ink track devices per pavement. During the preliminary study, four footprint ink track tunnels were used per RLU, located in the road verges.

Footprint ink track devices were checked every three days (the Kraft paper were replaced and the ink were refilled). At each check and for each footprint in ink track device, we noted the date, the RLU, the pavement configuration (Concrete only, Tubes....), the combination (concrete-concrete, soil-soil+tubes...), the species (identification keys: Lars-Henrik, 2013; Loyer, 2014; Palma and Gurgel-Gonçalves, 2007; Ratz, 1997) and the direction of tracks. We performed the survey of all RLU during 53 days from the 05/22/2017 to the 07/14/2017.

Preliminary study

Additionally, during 19 days from the 04/18/2017 to the 05/08/2017, we have deployed four footprint ink track tunnels (ITT) in the two road verges (2 ITT per road verge, **Fig. 3**) of all 32 RLU. We performed this preliminary study to check the presence of small mammals around the studied RLU. ITT were preferred to ITP to limit the problem of the rain. Only for this preliminary study, peanut butter was used as bait in each ITT. They were also checked every three days. The species, the date, the location (side of the road verge) and the number of tracks observed per tree days were noticed.

Method

Categories of attempts

An “attempt” was defined as the detected presence of a small mammal in the RLU (this does not concerne the preliminary study). We defined different categories of attempts based on the observed tracks:

- *Successful crossing*: tracks were present on all of the three footprint ink track devices of a same pavement and went in the same direction;
- *Refusal*: tracks were only present on one footprint ink track device located at a RLU end and went in both directions;
- *Uncertain*: all the other possibilities.

Successful crossings and some uncertain attempts were also part of a parallel category: *halfway-at-least crossings* defined as the presence of tracks in the middle footprint ink track device, indicating that the individual at least crossed halfway of the RLU.

Statistics

As the RLU had different dimensions and small mammal local populations, we verified their homogeneity between the different pavement configurations. We performed two Anova based on GLMM using as dependent variable either the openness ratio of the RLU (*family = Gaussian*) or the number of tracks per three days of the preliminary study (*family = Poisson*). The pavement configuration was used as co-variable and the RLU as random factor. As the pavement configurations had no significant effect on the two dependent variables (highest significant result: $\chi^2=2.412$; $d.f.=3$; $p=0.230$), no correction of further dependent variables was realised.

We could not know whether an individual could or not use both pavements at different times. We therefore made two different assumptions, driving the statistical method, in order to take both possibilities into account:

- (1) **A small mammal could not use both pavements of the same RLU.** A small mammal would find itself on one side of the crossed road and would therefore always use the corresponding pavement.

Under this assumption and to verify the efficiency of the two enrichments, we performed Anova based on GLMM using the pavement configuration as co-variable and the RLU as random factor. One Anova was performed for each of the following four dependent variables:

- The number of attempts on the 53 days of the study per pavement per RLU (*family* = *Poisson*);
- The proportion of successful crossings per pavement per RLU (*family* = *Binomial*);
- The proportion of halfway-at-least crossings per pavement per RLU (*family* = *Binomial*);
- The proportion of refusals per pavement per RLU (*family* = *Binomial*).

The proportion of refusals and the proportion of successful crossings were not correlated ($\rho = -0.21$).

(2) A small mammal could use both pavements of the same RLU, inducing statistical dependency. In this assumption, we account for the possibility that an individual would find itself on both sides of the crossed road at different times, therefore being able to use both pavements.

To take into account the potential statistical dependency of the two pavements of a same RLU, we also performed direct comparisons between the two pavement configurations for each combination by using similar GLMM of the first assumption. However, due to very low sample size ($n=3$ for some combinations, unfortunately), p-values given should be carefully considered.

To verify the factors other than enrichments that are driving up the effectiveness of RLU, similar Anova based on GLMM (with the same four dependant variables) were used but with different co-variables. These last were the openness ratio, the length of RLU, the number

of tracks per three days of the preliminary study, the traffic of the crossed road and that of the supported road as co-variable and the RLU as random variable.

Statistics were performed with R (v3.4.1). The significance threshold was set at $p < 0.05$. Post-hic tests were Tuckey-HSD tests.

Results

Generalities

During the 53 days of survey, 994 tracks were recorded, corresponding to 613 attempts and four species or group of species: the European water vole (*Arvicola amphibius*), voles (*Microtus arvalis/agrestis*), mice (*Apodemus sylvaticus/flavicollis*) and shrews (*Crocidura/Sorex sp.*). In 292 cases (29.4%), we had incertitude on the group of species. This high number led us to regroup all species in the analysis. We observed 99 (16.15%) of successful crossings, 190 (30.99%) of halfway-at-least crossings, 211 (34.42%) of refusals and 303 (49.43%) of uncertain attempts. Footprint ink track devices were stolen many times in one RLU of the combination “Soil only – Soil only” and was therefore removed from the analysis (final number of replicates for this combination = 10). No vegetation grew on the Soil during the study.

(1) Are the two tested enrichments improving the effectiveness of RLU for small mammals?

There were more attempts when tubes or soil was present ($\chi^2=82.824$; $d.f.=3$; $p<0.001$; under assumption (1) : **Fig. 4**, under assumption (2) : **Fig 5**). The highest numbers of attempts were reached by the two pavement configurations using tubes. They were no significant difference between the configuration “tubes only” and “soil + tubes”.

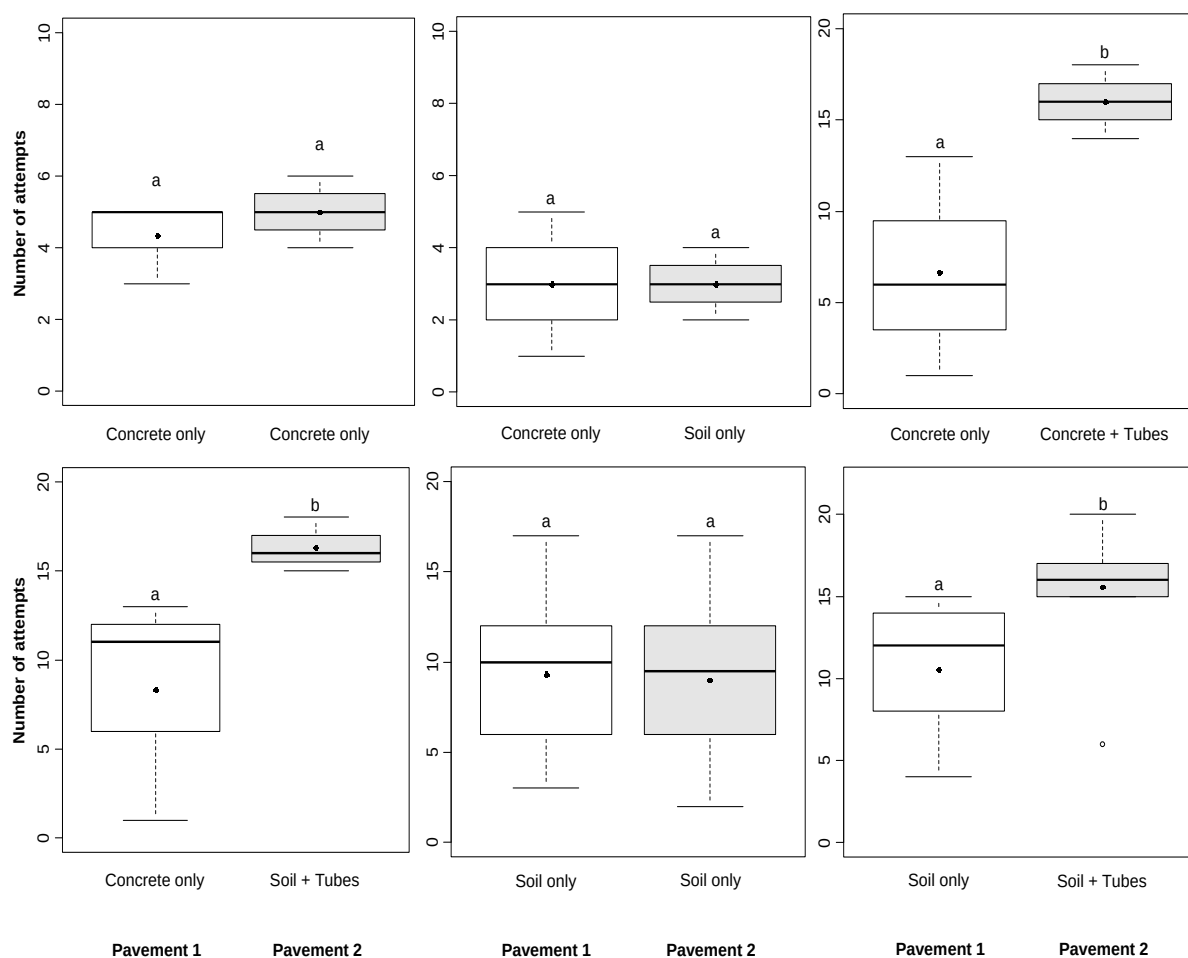


Figure 4: Number of attempts to cross RLU among the different tested pavement configurations. The configuration « Concrete only » is the control. Lower case letters refer to homogenous groups with significant differences to other such groups according to the post-hoc Tuckey HSD test. Note that these differences are based on estimated p -values of low sample size. Black points are mean, black bars are median. The presence of tubes increased the number of attempts.

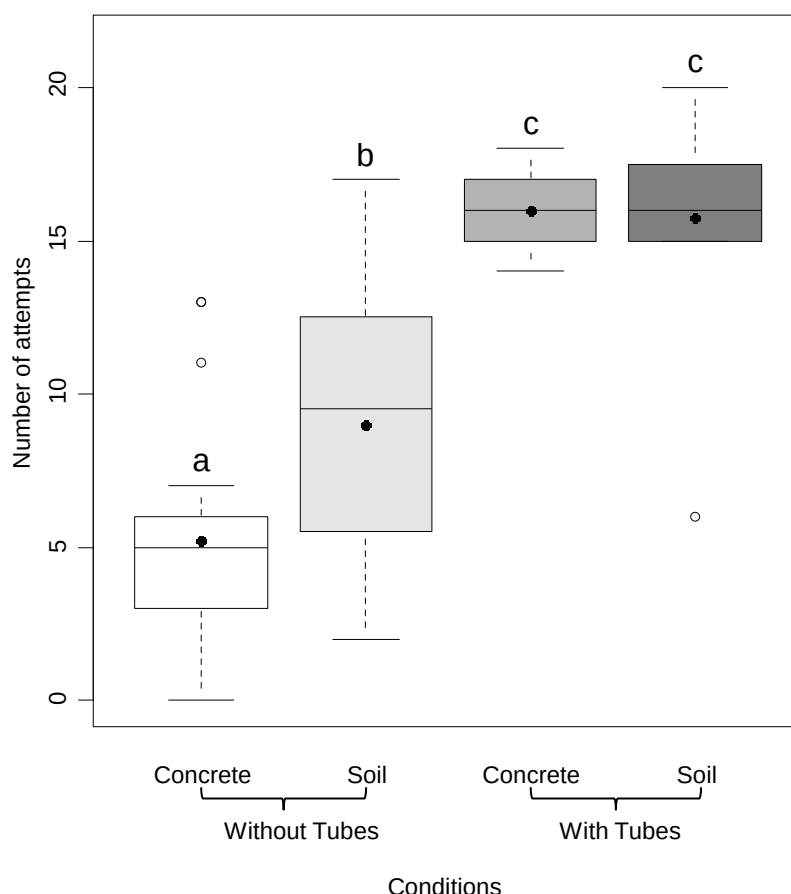


Figure 5: Number of attempts to cross RLU among the different tested enrichments. The configuration « Concrete only » is the control. Lower case letters refer to homogenous groups with significant differences to other such groups according to the post-hoc Tuckey HSD test. Black points are mean, white points are extreme values and black bars are median. The presence of enrichment increased the number of attempts.

The pavement configuration had no effect on the proportion of refusals ($\chi^2=0.732$; $d.f.=3$; $p=0.867$) and of halfway-at-least crossings ($\chi^2=0.783$; $d.f.=3$; $p<0.854$), including successful crossings ($\chi^2=3.365$; $d.f.=3$; $p<0.339$). The “soil + tubes” pavement configuration had the highest proportion of successful crossings (**Fig. 6**). Without enrichments (“Concrete only”), the mean proportion of successful crossings was 0.028 (± 0.018) against 0.15 (± 0.041 ; 5.5 times more), with enrichments.

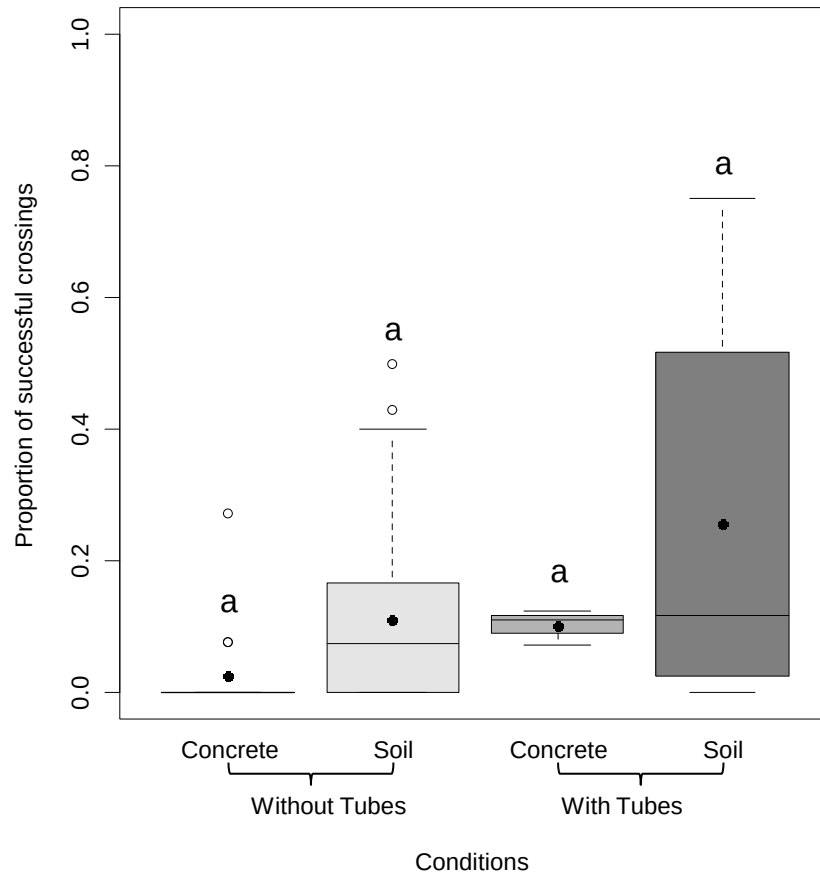


Figure 6: Proportion of successful crossings of RLU among the different tested enrichments. The configuration « Concrete only » is the control. Lower case letters refer to homogenous groups with significant differences to other such groups according to the post-hoc Tuckey HSD test. Black points are mean, white points are extreme values and black bars are median.

(2) What are the factors other than tested enrichments that can drive up the effectiveness of RLU?

Nor the openness ratio (highest significant: $Z=0.486$, $p=0.627$) nor the length of RLU (highest significant: $Z=-1.52$, $p=0.128$) nor the number of tracks per three days at the preliminary study (highest significant: $Z=-1.094$, $p=0.274$) had effect on the number of attempts, on the proportion of successful crossings, of halfway-at-least crossings and of refusals. The number of attempts was positively correlated with the traffic of the supported

road ($Z=2.862$, $p=0.004$), and negatively with that of the crossed one ($Z=-3.304$, $p<0.001$). These two traffics did not have effect on the other dependent variables (highest significant: $Z=-0.316$, $p=0.752$).

Discussion

The goal of this study was to test the efficiency of two enrichments which aimed to improve the effectiveness of road large underpasses (RLU) for small mammals. The presence of tubes enrichment increased the number of attempts but it did not increase significantly the proportion of successful and halfways-at-least crossings. The decision of small mammals to not cross the RLU may have been influenced by a reason other than the RLU itself. This can be also due to a non-optimal efficiency of the tubes. Indeed, the used diameter of 10cm was the same between all the RLU, whatever their length. In very long RLU, the openness ratio of the tubes was very small compared to tubes in smaller RLU. But, if small mammals require small openness ratio, they require sufficient high ones as they seem to prefer classic wildlife underpasses ($OR \sim 0.02$) than tubes inside them ([see the previous study](#)); it has to be sufficiently large in wildlife underpasses. Thus, it would be preferable to build, when possible, real wildlife underpasses inside the RLU or in their vicinity. If the presence of tubes had no significant effect in proportion of successful crossings, the highest values of this proportion were yet obtained in the two pavement's configurations using tubes. A larger sample should allow highlighting this possible effect of tubes on the proportion of successful crossings. Another hypothesis is that lateral apertures made on tubes remove the length effect. In this case, only the aperture (height*width or diameter for tubes) matters and would suggest that a 10cm diameter was too high for observed species. Indeed, this diameter was chosen according to the hamster biology and corresponds to the diameter of galleries used by this

species, which has the largest galleries of the small mammals in the study area. Further experiments in controlled conditions are necessary to clearly conclude.

The use of natural soil as substrate seemed to increase the number of attempts (**Fig. 5**). This is in accordance with the recommendations given to put soil in wildlife underpasses floor (Carsignol et al., 2005; Smith et al., 2015). However, the direct comparisons between the two pavements of a same RLU showed a non-significant effect of the soil (**Fig. 4**). The significant observed effect could be due to a leverage effect of tubes which could give a boost to the number of attempts of the pavement where they were not installed, therefore to both pavement configurations “concrete only” and “soil only”. If it is true, the raise had to be higher in the “soil only” pavement configuration than “concrete only”, but it was not clearly the case. The possible inefficiency of the soil enrichment would be in accordance with Ascensao et al., (2017) who tested the substrate of the whole RLU in Brazil and concluded that a RLU with soil did not increase the number of successful crossings of small mammals compared to one with a concrete substrate.

The use of tubes and maybe of soil substrate is a functioning enrichment for small mammals. However, the simultaneous presence of the two enrichments did not increase the number of attempts more than the presence of the tubes only. A logical result considering that small mammals using tubes did not use soil outside the tubes. The way to test a real simultaneous use of these enrichments would be to put soil inside the tubes (and outside as an individual could exit the tubes by lateral apertures). Further investigations are therefore needed.

Nor the openness ratio of RLU neither their length were correlated with the number of attempts nor other dependent variables used. Even though the openness ratio is an important factor driving the use of wildlife crossings by small mammals (McDonald et al., 2004; Rodriguez et al., 1996), the tested ones were probably too high, all representing too big underpasses for small mammal crossings. As shown in the preliminary study, the openness ratios were homogenous between RLU, thus a confounding influence of the enrichments could exist in the observed non-effect of the openness ratio. Concerning the length of RLU, we expected a significant effect as some RLU had high length (53m for the highest), higher than the territory size of observed voles species. Thus, whatever the presence of enrichment, these species would not cross the RLU, except dispersing individuals. This non-significant effect could be due to a majority of mice tracks, species with large territories, but the accuracy of ink tracks makes the distinction between mice (wood/yellow-necked ones) and voles (common/field ones) difficult.

The traffic of both supported and crossed roads had opposite effects on the number of attempts. A high traffic of the crossed road (the road inside the RLU) induced less crossings attempts by small mammals. This result is similar to Ascensão and Mira (2007), Clevenger and Waltho (2000), Iglesias et al. (2012) and Olsson and Widen (2008) who found that a high traffic (of the supported road) or a high noise induced by the traffic discouraged carnivores and ungulates to cross both underpasses and overpasses. We think that a similar deterring effect was observed in our study for small mammals (despite a bias in the selection of studied RLU with acceptable traffic). A supplementary way to improve the effectiveness of RLU in small mammals crossing could be to slow down vehicles in the crossed road (the road inside the RLU) and/or to install noise mitigation measures in both sides of the supported road (the

“upper” road). Surprisingly, unlike in the previously cited studies, we found that a higher traffic of the supported road (the “upper” road) induced a higher number of attempts to cross RLU. This result could be explained by the fact that roads with high traffic could be associated with larger road verges, but it was not the case in the tested RLU ($p=0.209$). As road verges are inhabited by small mammals, there might be more small mammals around RLU associated with a high traffic of the supported road and therefore more attempts, despite the non-significant effect of the traffic on the number of tracks of the preliminary study ($Z=-1.218$, $p=0.223$).

Finally, due to technical constraints, the used protocol led to an underestimation of RLU use by small mammals and thus of enrichments. Indeed, even if small mammals usually go along the walls (thigmotaxis behaviour; Prut and Belzung, 2003), they were free to not walk in ink track devices located close to the walls. In green bridges, sand track pads are usually placed on the whole width, forcing crossing individuals to walk on the devices. However, inside the RLU, we were limited by the car traffic and so had to limit the size of ink track devices. Another way to realise this study would consist in capture-mark-recapture protocol in both sides of every RLU with the installation of RFID (radio-frequency identification using individuals marked with RFID chips) devices inside the RLU to accurately quantify the number of crossings inside the RLU.

Conclusion

The goal of the study was to test two enrichments in improving the effectiveness of road large underpasses in small mammal crossings. The sub-tunnel with small openness ratio, consisting in PVC tubes inside the underpasses, was an efficient enrichment. Indeed, if it did

not change the proportion of successful crossings, it increased the number of attempts and therefore the number of successful crossings too. We therefore recommend the installation of similar enrichment in existing or future large underpasses.

Acknowledgements

We thank all the students who participated in this study.

Author Contributions

All authors approve this version of the manuscript. They agree to be accountable for the aspects of the work that they conducted, and will ensure that any questions related to the accuracy or integrity of any part of their work are appropriately investigated and resolved. JJ conceived the idea and design methodology; JJ and ML collected the data; JJ and ML carried out data analysis; JJ, MT, ML, YH and FB organised the writing of the manuscript. All authors played an active part in the drafting of the manuscript.

Role of the funding source

This study was conducted through the CERISE project research and was funded by the French Minister of Ecology (DREAL Alsace) and the Departmental Council of the Bas-Rhin (CD67). They had no role in the study design, writing, collection, analysis and interpretation of data. They agree to the publication of this study.

CONCLUSION ET PRINCIPAL MESSAGE (ETUDE 10)

L'utilisation d'un enrichissement diminuant le coefficient d'ouverture des ouvrages inférieurs de grande taille a permis d'améliorer leur franchissement par les micromammifères. L'étude tend ainsi à montrer l'intérêt de mesures de réduction du coefficient d'ouverture, à destination des micromammifères, dans les ouvrages de grande taille.

Conclusion du troisième chapitre

Le premier objectif du troisième chapitre était d'obtenir un regard critique sur la méthode de suivi la plus couramment utilisée, les pièges photographiques. J'ai pu démontrer que cet outil sous-évalue fortement la fréquentation des passages à faune par la petite faune mais que des méthodes existent pour diminuer ce biais. Notamment, le recours à un mode séquentiel de photographie permet de détecter des animaux « à sang froid », augmentant l'efficacité des pièges photographiques quant à l'exhaustivité des suivis de fréquentation.

Suite à l'étude des biais qu'imposait le matériel, le deuxième objectif visait à étudier d'autres biais de protocole, dont le biais temporel qui intervient lorsque les suivis sont trop courts. J'ai pu démontrer l'existence de fortes variations interannuelles, indiquant la nécessité d'effectuer des suivis de fréquentation sur plusieurs années. Suivis qui peuvent ne pas être continus dans le temps et qui peuvent être synchronisés avec des périodes de reproduction ou de dispersion des espèces cibles.

Enfin, le troisième objectif était d'améliorer l'existant pour favoriser la traversée des infrastructures linéaires de transport terrestre par les micromammifères. Si l'amélioration des écoducs ne semble pas convainquante, il faut relativiser par la fréquentation déjà très élevée de ces ouvrages et par leur taille déjà réduite, comme la deuxième partie du chapitre l'a démontrée. L'amélioration des passages inférieurs agricoles et routiers est en revanche plutôt

une réussite. Nul doute que si l'enrichissement proposé se généraliserait à l'ensemble des ouvrages inférieurs de grande taille d'un linéaire, la fragmentation induite par ce dernier sur les micromammifères en sera réduite.

Ces résultats sont encourageants mais il reste encore à faire. Les études ne sont pas achevées. L'étude sur l'enrichissement des écoducs n'est pas convaincante à ce stade.

ANNEXES DU TROISIEME CHAPITRE

Annexe n°III-1 : Les biais connus dans la mesure de la fréquentation d'un passage à faune

Il n'existe, du moins pas en France, de méthode standardisée réellement adoptée pour le suivi des passages à faune. De même, si les lois LOTI et Biodiversité 2016 imposent des suivis d'efficacité, elles n'en précisent pas les modalités. Ainsi, les protocoles de suivis sont diversifiés et ne prennent pas toujours en compte différents biais pouvant fausser les conclusions quant à l'efficacité des passages à faune. J'en ai identifié six :

- Le *biais environnemental*. Lors d'une étude scientifique nécessitant des réplicats ou simplement lors d'un suivi classique de plusieurs ouvrages sur un nouveau linéaire, il est tentant d'effectuer des comparaisons de fréquentation inter-ouvrage. Cependant, si les ouvrages n'ont pas des caractéristiques similaires et s'ils ne sont pas situés dans un paysage similaire, les conclusions seront peu pertinentes. De plus, même dans des paysages similaires, les populations ne sont pas forcément les mêmes, il faut établir une fréquentation relative des ouvrages ;
- Le *biais de relativité*. Biais classique dans les suivis de passages à faune pour les maitres d'ouvrages, et pourtant majeur en termes d'impact sur les conclusions, le biais de relativité intervient quand l'écologue ne fournit qu'un comptage des individus et des espèces présents sur l'ouvrage. Or, si l'écologue estime que la présence de 20 individus pour 10 espèces indique une efficacité satisfaisante, il en serait tout autrement s'il avait pris en compte le nombre d'individus et d'espèces présentes dans les paysages alentours et susceptibles d'emprunter l'ouvrage. Peut-être que les 20

individus ne représentaient que 5% de la population locale. Peut-être que les 10 espèces ne représentaient même pas la moitié des espèces qui auraient pu emprunter l'ouvrage. Il faut fournir des résultats relatifs ;

- Le *biais individuel* : Lors d'un suivi, un écologue peut être satisfait d'avoir observé une centaine de passages d'une espèce. Cependant, dans le cas d'une espèce non individualisable, cette centaine de traversées pouvait être l'œuvre d'un individu unique compté cent fois. Ce biais peut être important, surtout concernant les individus ayant le passage à faune dans leur territoire car ils pourront y faire de nombreux allers et retours. Pour se soustraire à ce biais, il faut soit utiliser une méthode de suivi individuelle (RFID ou CMR), soit appliquer un délimiteur d'évènement comme c'est le cas dans les articles de ce mémoire ;
- Le *biais temporel* : mis en évidence dans la deuxième partie du troisième chapitre, le biais temporel intervient quand les suivis ne sont pas assez longs. En effet, les suivis demandés aux bureaux durent rarement plus d'une année, or, la variation interannuelle peut être importante. De même, la richesse spécifique utilisant un ouvrage ne peut s'apprécier en quelques semaines, des mois voire des années sont nécessaires ;
- Le *biais méthodologique* : il intervient quand les lacunes matérielles ne sont pas prises en compte. L'utilisation de pièges photographiques ne suffit pas (hors cas particulier comme le mode séquentiel) à évaluer la fréquentation complète des ouvrages car ils ne détectent pas les animaux « à sang froid ». De même, comme indiqué dans ce

mémoire, les pièges photographiques ne détectent qu'une partie de la faune utilisatrice des ouvrages ;

- Le *biais d'objectifs* : La construction d'un passage à faune répond à des objectifs précis. Dans le cas d'un ouvrage positionné pour réduire le nombre de collisions véhicule-faune, il n'est pas pertinent d'en attester l'efficacité uniquement par un suivi de sa fréquentation. Dans ce cas, il n'y a pas d'adéquation entre le protocole de suivi et l'objectif initial du passage à faune.

ANNEXE N°III-2 : Conception du tube PVC utilisé comme mesure d'enrichissement de l'existant

Tissier L., Jumeau J., Croguennec, C., Petit O., Habold C. & Handrich Y. An anti-predation device to facilitate and secure the crossing of small mammals in motorway wildlife underpasses. (I) Lab tests of basic design features. *Ecological Engineering* 95: 738-742.

An anti-predation device to facilitate and secure the crossing of small mammals in motorway wildlife underpasses. (I) Lab tests of basic design features

Mathilde L. Tissier^{a,b}, Jonathan Jumeau^{a,b,c}, Caroline Croguennec^{a,b}, Odile Petit^{a,b}, Caroline Habold^{a,b}, Yves Handrich^{a,b}

^a Université de Strasbourg, IPHC, 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, Cedex 2, France

^b CNRS, UMR7178, 67087 Strasbourg, France

^c Conseil Départemental du Bas-Rhin, France

Keywords: Underpasses, *Cricetus cricetus*, Fragmentation, Conservation, Road, Highway

Abstract: A great number of wildlife underpasses are used to mitigate the environmental impact of urbanization and road infrastructure expansion, thus restoring ecological connectivity. However, the simultaneous use of these structures by small mammals and their predators could result in increased predation rates in these passages or lead small mammals to avoid using them. This would be particularly harmful to small populations or threatened species such as the European hamster (*Cricetus cricetus*). To overcome this problem and to provide lateral escape opportunities along the length of the underpasses, we developed an anti-predation tube. We tested the features (shape and size) of this device under laboratory conditions and validated its use by captive European hamsters. Our results reveal that the optimal anti-predation tube has a diameter of 10 cm, a curved shape and lateral openings.

This device will be tested under field conditions to validate its efficiency to protect small mammals using wildlife underpasses. If confirmed, this system could considerably improve crossing conditions in bigger tunnels and on bridges such as agricultural under- or overpasses, which have been unsuitable for small animals until now.

Introduction

The high demographic growth of human populations has produced soaring urbanization and road infrastructure development since the beginning of the 20th century (Seiler and Folkson, 2006), causing substantial habitat loss. The development of the road infrastructure entails the accidental killing of animals by vehicles and causes fragmentation, leading to the isolation of wild populations, the loss of genetic diversity and border effects with a consequent repercussion on population dynamics and survival (Coffin, 2007; Frankham et al., 2002; Haddad et al., 2015). These negative effects are particularly harmful to endangered or small populations (Frankham et al., 2002; Jaeger and Fahrig, 2004), which are highly sensitive to environmental stochasticity (Courchamp et al., 1999; De Roos et al., 2003).

The European hamster (*Cricetus cricetus*) is one such species. It is critically endangered in Western-Europe (Villemey et al., 2013), and the French area of this species (i.e. in the Alsace Region) has decreased by 94% since 1972 to current levels of less than 1500 individuals (Reiners et al., 2014). The road transport network developed at an alarmingly high rate during the same period (Carsignol, 2006; Saussol and Pineau, 2007). In Alsace, a major motor-way project is currently underway in one of the relict population core areas of this species (Dantec, 2014). In order to avoid the isolation of wild individuals and take mitigation and

compensation measures for road construction, wildlife under- and overpasses have been built to restore connectivity in Alsace (Gilbert-Norton et al., 2010; Saussol and Pineau, 2007). These structures – and other non-specific passages such as culverts, which are known to be suitable for the crossing of small mammals (Mata et al., 2008) – allow the dispersion and migration of a wide range of species (Carsignol, 2006; Forman et al., 2003; Mata et al., 2008). The simultaneous presence of prey species (e.g. small mammals such as rodents and shrews) and their predators (i.e. fox, cats, mustelids) in wildlife underpasses (Carsignol et al., 2005; Grilo et al., 2008; Little, 2003; Little et al., 2002; Mata et al., 2008) entails an increased predation risk for small mammals using these infrastructures. Consequently, small mammals may avoid these underpasses (Ruiz-Capillas et al., 2013) which might become potential ecological traps (Little, 2003). Although this idea has been widely debated (Little et al., 2002), particularly with regard to large mammals, very little is known regarding rodents. In the specific case of endangered species, the risk of possible predation cannot be ignored. A variety of road-crossing structures are available, and those targeting aquatic organisms and amphibians are apparently much more prevalent than those designed for terrestrial animals (Ward et al., 2015). More attention should thus be paid to providing suitable crossing structures for terrestrial animals. As indicated by Mata and collaborators (Mata et al., 2008), the adaptation or enrichment of culverts should not be ignored given the significance of these structures for certain species (such as badgers or small mammals) and their relatively low cost. In this context, we developed a “sub-tunnel” type anti-predation device, i.e. a small tube to be placed inside the passages that mimics the natural galleries used by wild European hamsters. This article presents the tests carried out in captivity to determine the optimal features of this anti-predation tube (APT) and determine whether hamsters use it

spontaneously. This is the preliminary step before field tests and the potential recommendation to implement this type of device on a large scale. The APT should ultimately enable hamsters and other small mammals to avoid or escape any predators they encounter in the passage by either using the APT for the entire crossing (avoidance) or by entering this tube through lateral openings when in danger in the underground passage (escape). This APT has been developed as part of a conservation program (LIFE+Alister) for the European hamster in France which aims at restoring the connection of wild populations of the species in Alsace, France.

Material and methods

Animals and husbandry conditions

The experiment was performed on 18 unrelated captive European hamsters (9 males and 9 females). Males weighed on average 443 ± 139.9 g and females 352.8 ± 66.9 g. Individuals were housed in transparent Plexiglas cages (420*265*180 mm, D*W*H) and their environment was enriched with wood and shredded paper. Animals were provided with an ad libitum supply of water and food pellets (N°105, from Safe, Augy, France). The experimental protocols followed EU Directive 2010/63/EU guidelines for animal experiments and the care and use of laboratory animals, and were approved by the Ethical Committee (CREMEAS) under agreement number 02015033110486252 (A PA FIS#397).

Experiment 1: shape and size of the APT

The goal of this first experiment was to find the ideal size and shape of the APT. We aimed to create a device that would not affect the crossing of animals larger than hamsters,

and would be inaccessible to relatively small predators. Consequently, it had to be as small as possible whilst allowing the crossing of small mammals of various sizes, including the European hamster, which is one of the largest rodents in France (Fenyk-Melody, 2012). The device should also be low cost and easy to clean for a widespread use in wildlife underpasses and culverts. European hamster galleries in the wild vary in shape, and diameters range from 4 to 10 cm (Marquet, 2014). We therefore tested two shapes and three diameters of plastic PVC tubes (**Fig. 1A**) using the device shown in **Fig. 1B** (based on the Chiaroscuro tests in rodents). This first experiment used a perforated 50 cm lengths of tube. A sample of 10 hamsters (5 males and 5 females) of varying corpulence (from 249 g to 608 g) was used for this experiment. Each hamster was randomly tested for the 6 combinations of tubes for 5 min in each tube (60 tests in total) and were never tested twice on the same day. Each subject was placed at one end of the tube (E1, see **Fig. 1B**) while appetizing food items (onions and carrots) were placed at the other end (E2, see **Fig. 1B**) to motivate the animals to cross the tube. The device was cleaned with ethanol after each trial. The experimental design was set up on a transparent table to enable filming during the tests, which were carried out in low light conditions (20W-light bulb) and at ambient temperature ($19^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$).

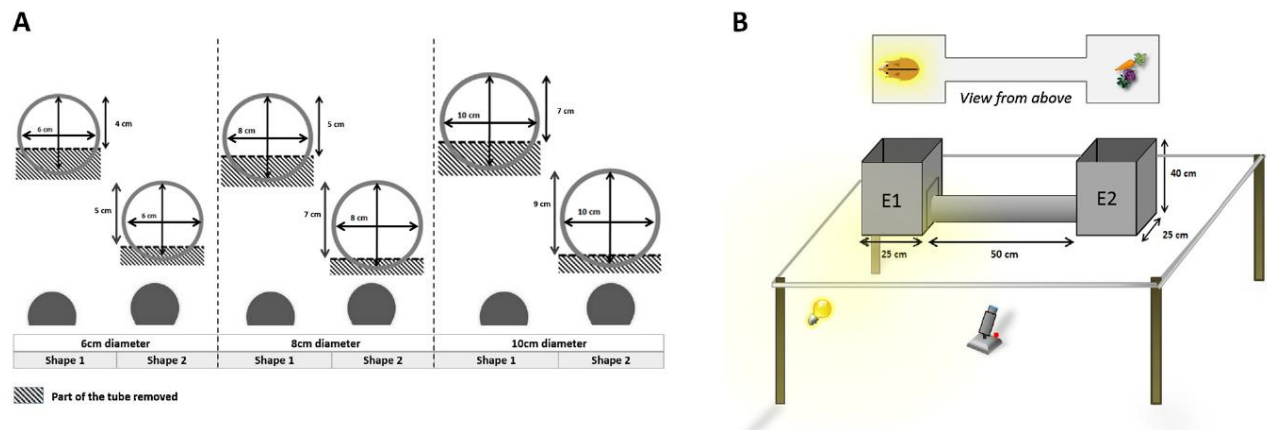


Fig. 1. Experimental design to validate the optimal shape and size of the APT. The three diameters and two shapes tested in Experiment 1 (6 combinations) are shown in A. The design in which each hamster was tested for the 6 combinations is shown in B.

Experiment 2: spontaneous use of the APT

The goals of this second experiment were to test whether hamsters spontaneously used the APT and the lateral entrance/exits. Our APT prototype consisted of 2.78m-long sections of PVC tubing with a diameter of 10 cm (see Results section for further details). Holes of the same diameter were cut on alternate sides of the tube every 1 m to allow the lateral entrance/exit of individuals. The device was then placed in an artificial enclosure that reproduced the shape of a classic wildlife underpass (1 m wide × 0.40 m high × 3 m long; **Fig. 2**).

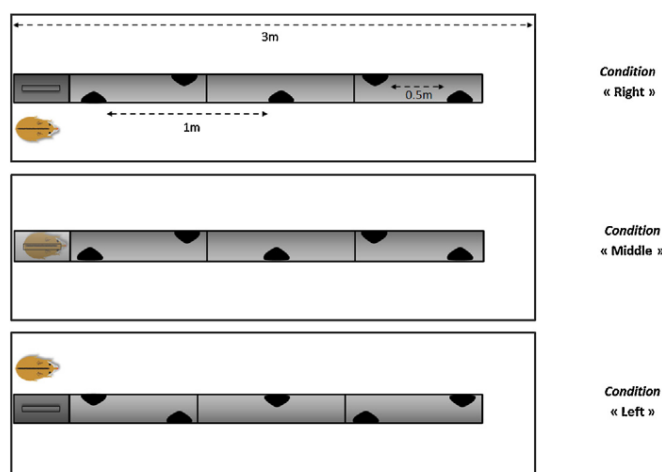


Fig. 2. Experimental design to validate the use of the APT by European hamsters (Experiment 2).

Eight hamsters (4 males and 4 females) were randomly placed in the enclosure for habituation one day before the trials. Each individual was then randomly tested for 12 min in 3 conditions (see **Fig. 2**): left (L = the individual was placed in the enclosure, on the left of the anti-predation device), right (R = the individual was placed on the right of the anti-predation device) and middle (M = the individual was placed inside the anti-predation device). After each trial, the enclosure and the device were cleaned with ethanol and the room was aired. Experiments were carried out and filmed under low light conditions and at an ambient temperature of 22°C.

Data analyses

Four variables were considered when selecting the optimal form and diameter of the APT (test 1, **Fig. 1**), namely (i) the latency between the beginning of the test and the first arrival of the hamster at E2; (ii) the duration of the first crossing from E1 to E2 (time between the first entrance in the tube and the first exit in E2); (iii) the number of times individuals entered or exited the tube via E1 and E2 (representing the degree of use of the device) and

(iv) the number of partial crossings from the end of the tube (i.e. only the head or the two front paws entered the tube, indicating a reluctance to cross). Variable (ii) was log-transformed to guarantee the normality of the residuals. Data were analyzed using a linear mixed model (LMM) composed of four fixed factors: the diameter and the shape of the tube, the sex of the individuals and the consumption of food at E2. The testing order (to control for possible habituation to the device) and the age of the individuals were included as covariates. As body mass is strongly correlated to the sex and the age of the individuals in this species (Fenyk-Melody, 2012), this variable was not included as a covariate in our models to avoid multicollinearity. We controlled for repeated measures on the same individual by including its identity as a random factor in our models.

When looking at the use of the APT by the hamsters (Test 2, **Fig. 2**), we considered 3 different variables: (i2) the time spent in the tube per hour, (ii2) the latency between the beginning of the test and the first entrance to the tube via a lateral opening (representing the speed of decision to use the device) and (iii2) the number of times an individual uses the lateral entrances in the tube per hour (representing the degree of use of the device). Variables (i2) and (ii2) were analyzed using GEE models (Generalized Estimation Equations for variables with residuals that did not follow a normal distribution; i.e. with binary responses or enumeration). The (iii2) variable was analyzed using a linear mixed model (LMM), using the identity of the individual as a random factor. Three fixed factors were included in these models, namely the test condition (“left”, “right” and “middle”), the order of the tests and the sex of the individuals. For the “middle” condition (in which the hamster was placed inside the APT), the time the individual spent in the tube before the first exit was excluded from the analyses. Normality was tested using a Kolmogorov-Smirnov test and variance homogeneity

was checked using the Levene test. Multiple comparisons were analyzed via post-hoc LSD (least significant difference) testing. Model selections were carried out parsimoniously using an ascendant stepwise procedure combined with AICc verification (Akaike information criterion corrected for small samples). Analyses were conducted using IBM SPSS software (IBM SPSS Statistics for Windows, Version 21.0., IBM Corp., Armonk, NY, released 2012), and the significance threshold was set at $p < 0.05$.

Results

Shape and size of the APT (Experiment 1)

A total of 60 tests were carried out on 10 individuals (10 trials for each type of tube, **Fig. 1**). Hamsters only used the 6 cm diameter tube in 1/3 of the 20 tests (**Fig. 3**, 6S1 and 6S2).

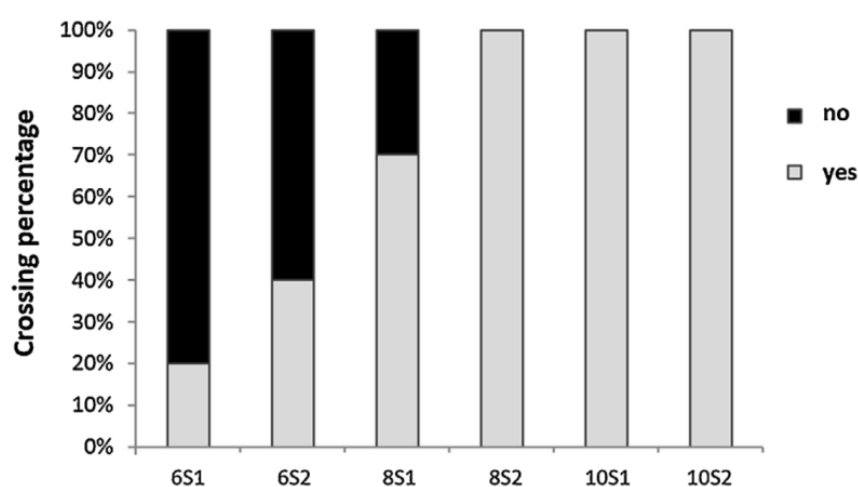


Fig. 3. Crossing percentage from end E1 to end E2 according to the diameter (6 cm, 8 cm and 10 cm) and the shape (S1 and S2) of the tube.

For subsequent analyses we therefore only considered tubes with diameters of 8 cm and 10 cm (i.e. 8S1, 8S2, 10S1 and 10S2 tubes). When the hamsters successfully crossed from E1 to

E2, they did so without stopping in 98% of cases. Two females turned back, and this occurred four times in the 10 cm diameter tubes. The diameter of the tube significantly affected (i) the latency between the beginning of the test and the first arrival of the hamster at E2 (Fig. 4A, $W = 269$, $p < 0.01$), which was significantly shorter in the 10 cm diameter tube. It significantly increased (iii) the number of times individuals entered or exited the tube via E1 and E2 (Fig. 4B, $F_{1,22} = 82.629$, $p < 0.01$).

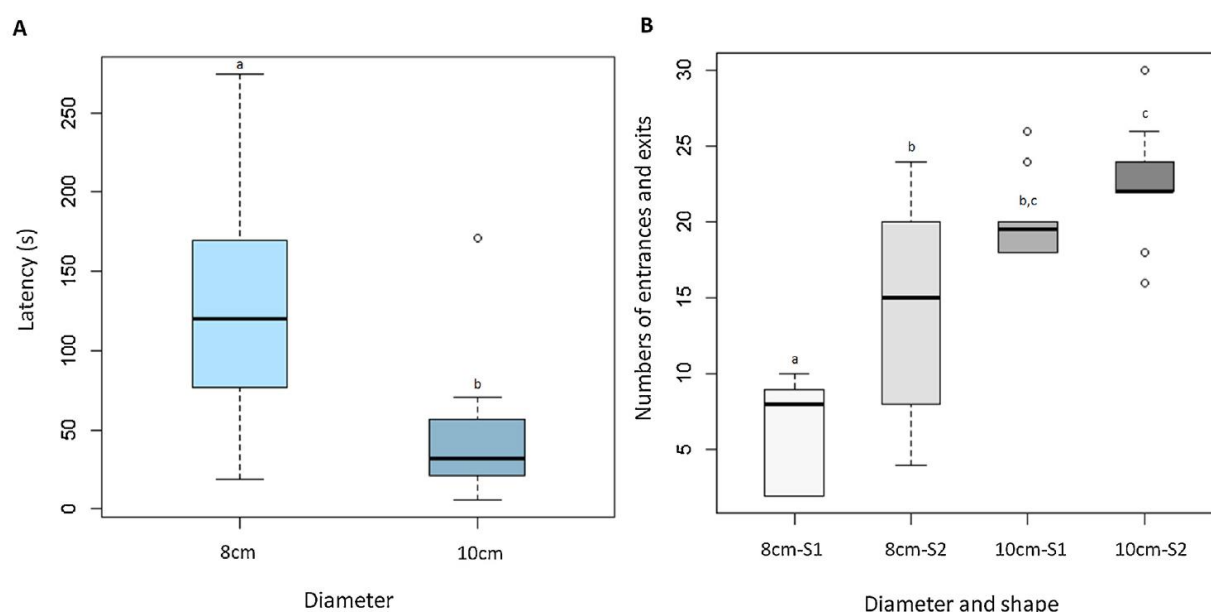


Fig. 4. Efficiency of the APT according to its diameter and shape (Experiment 1). (A) Latency between the beginning of the test and the first arrival of the hamster at E2 according to the diameter of the tube (8 cm and 10 cm) and (B) Number of times individuals entered or exited the tube via E1 and E2 according to the diameter (8 and 10 cm) and the shape (S1 and S2) of the tube. The different letters highlight significant differences between the groups ($p < 0.05$).

Finally, it also had an effect on (iv) the number of partial crossings (indicating a reluctance to cross), which was higher in the 8 cm diameter tube than in the 10 cm diameter tube (7.1 ± 1.9 and 5.3 ± 1.9 respectively; $F_{1,18} = 7.893$, $p = 0.012$). The shape of the tube affected (i) the latency before the first arrival of the hamster at E2 ($F_{1,33} = 5.333$, $p = 0.027$), which was

shorter in the S2 tube than in the S1 tube (66.9 ± 12.7 s and 111.1 ± 14.4 s respectively) and (iii) the number of times individuals entered or exited the tube via E1 and E2 (**Fig. 4B**; LMM, $F_{1,22} = 21.027$, $p < 0.01$). Finally, (ii) the duration of the first crossing from E1 to E2 was not affected by the diameter or the shape of the tube (LMM, $p > 0.05$). We found no effects of sex, age or testing order on the four variables (LMM, $p > 0.05$).

Spontaneous use of the APT and the lateral entrances/exits (Experiment 2)

A total of 24 trials were carried out on 8 individuals in this experiment. The eight individuals entered the tube in every trial, with one male refusing to enter the tube in two of its three trials. We found inter-individual differences, with individuals entering the tube on average 351 ± 224 s after the start of the trial (total duration of 720s). Hamsters spent a total of 34 ± 32 s inside the tube (9% of the total test time) and made 8 ± 7 complete crossings between the tube and the artificial enclosure. We found an effect of sex on (i2) the time spent in the tube per hour (GEE, $p = 0.035$), (ii2) the latency between the beginning of the test and the first entrance to the tube via a lateral opening ($F_{1,6} = 29.128$, $p < 0.01$) and (iii2) the number of times an individual uses the lateral entrances in the tube per hour (GEE, $p = 0.004$). Females spent more time inside the tube than males did (230 ± 133 s and 112.5 ± 133 s respectively), entered the tube more frequently (hourly frequency of 22.45 ± 7.4 s for females and 8.79 ± 2.5 s for males) and entered the tube sooner than males did (163.5 ± 49.7 s and 480.5 ± 50.6 s respectively for females and males). We found an effect of condition (M, R and L) on the number of times lateral entrances were used (GEE, $p < 0.01$): this number was significantly higher in the M condition than in the two others (Wilcoxon tests, $p < 0.05$).

Discussion

The results of these laboratory tests reveal that the 10S2 tube (i.e. diameter of 10 cm and curved shape) is the most suitable tube for the anti-predation device. Although the diameter of European hamsters galleries in the wild varies from 4 to 10 cm (Marquet, 2014), we found that 70% of the animals failed to enter the 6 cm diameter tubes, and 30% did not enter the 8S1 tube. Individuals that failed weighed more than 300 g and 400 g respectively. We can therefore conclude that only juveniles or small adults could use such small tubes. We also found that whatever the shape of the tube, individuals crossing those with a 10 cm diameter did so faster and more frequently than individuals using the 8 cm tubes. Regardless of the diameter, Shape 2 appears to be more appropriate than Shape 1, and increases the speed of the decision to cross and the frequency with which individuals use the tube. As the European hamster is one of the biggest rodents in France (Fenyk-Melody, 2012), this tube could thus also be used by small rodents (e.g. voles, shrews...). However, the two smallest mustelids – the Stoat (*Mustela ermine*) and the least weasel (*Mustela nivalis*) – can enter galleries with diameters of less than 4 cm (Dayan and Simberloff, 1994; Gliwicz, 1988) and would therefore probably use this device as well. In this case, the APT would not entirely suppress predation pressure but would still reduce it by preventing the predation of small rodents by larger predators such as cats and foxes. Such cases of predation (e.g. domestic cats preying on up to 12 voles in one night) have recently been observed in monitored underpasses in the Alsace (unpublished data). We thus hypothesize that small mammals would globally be favored by the presence of the APT, which would allow them to avoid predators (even mustelids) by using the lateral holes to avoid any such predators in the passage. This hypothesis is currently being tested in captive and semi-natural conditions. The

second experiment reveals that all the individuals spontaneously used the device when placed in an artificial enclosure that mimicks the shape of a wildlife underpass. It was often used to cross from one side of the enclosure to the other. Results also reveal that females use the APT more than males and enter it more quickly. This could be explained by a difference in personality, as females are generally more anxious than males (Réale et al., 2007). They may therefore have sought refuge in a confined space such as the tube. It would be of interest to see whether this difference persists under natural conditions. Our next studies will investigate whether hamsters increase their use of the APT in presence of predation cues (e.g. proximity of predator urine or a cage containing a predator). Following the results of our two experiments, the 10S2 tube has been selected to be placed in several wildlife underpasses and culverts in the Alsace (France). These devices will be monitored to validate the use of the APT by the European hamster and other small mammals. We will also investigate whether the use of the APT by hamsters in wildlife underpasses – which can be up to 50 m long in the Alsace – confirms the findings of this laboratory experiment. The length of the APT will be extended to one meter beyond the end of the main underground passages, with lateral exits, to reduce the risk of cats and foxes catching small mammals leaving the APT. We will also observe whether other small species use it to cross the passages.

Conclusion

This anti-predation tube is a potential tool to provide a specific passage facilitating the safe crossing of small animals within wildlife underpasses and culverts. It could also be used to enrich bigger passages (e.g. agricultural overpasses or wildlife bridges), that are currently unsuitable for small animals (Mata et al., 2008).

Acknowledgments

We are grateful to Pierre Uhlrich for making the device used to select the optimal shape and size of the APT and to Joanna Lignot for the copy editing. This work was supported by the LIFE + Biodiversity grant N°. LIFE12 BIO/FR/000979 and the Ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie. The funders played no role in the study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Quelques jolies photos ont pu être prises par les pièges photographiques durant le suivi des passages à faune. En voici quelques unes :



Une hermine avec sa belle robe hivernale



Un Grand hamster d'Alsace prennant la pose avec ses bajoues remplies



Maître renard dormant dans une balle de foin à l'entrée d'un écoduc



« Bonjour monsieur mulot le videur, c'est ici la boîte de nuit ? »
 « Oui, et on y écoute les derniers tubes de l'été »





Un peu effrayants les lapins....



Une jolie belette





La famille hermine est de sortie



Un chat sylvestre aux aguets





« Bonne nuit » Blaireau, 2013



Une fouine prenant la pose



Conclusion générale

J'ai souhaité, au cours de ce travail, conserver un équilibre entre les deux mondes des besoins des professionnels, et des exigences de la recherche scientifique, tout en tirant partie des avantages de chacun. Le contexte de thèse CIFRE, dans lequel s'insère ce mémoire, fut exceptionnel dans la mesure où j'ai pu bénéficier d'une importante autonomie sur le choix des questions et des modèles, du moment qu'il était possible de conjuguer rigueur scientifique et questionnement appliqué à la biologie de la conservation. De concert avec cette autonomie, j'ai également pu bénéficier de moyens humains conséquents. De nombreux stagiaires, de tous niveaux, de tous horizons : au total, 50 personnes dont j'ai énormément appris et qui j'espère, auront appris de moi. De fait, je n'ai jamais été limité par le nombre de bras nécessaires à l'application des protocoles sur le terrain. Ainsi, la véritable difficulté que j'ai dû affronter, qui a sans doute été également celle des lecteurs de ce mémoire, était d'arriver à limiter mon enthousiasme et à faire des choix.

De ce contexte particulier, il ressort une approche, des résultats et un mémoire qui se veulent délibérément appliqués, utiles aux professionnels (de la route, mais pas seulement) qui sont en première ligne face à l'effondrement de la biodiversité actuelle, et une recherche qui tend également vers une qualité répondant aux standards de publication. La multiplicité des questions posées, et le cadre professionnel dans lequel s'est inséré ce doctorat, ont orienté ma recherche vers un nombre important de travaux, élaborés et pensés comme des études de cas. En lieu et place d'une réflexion unique et linéaire, il ressort une diversité de sous-réflexions, participant je l'espère à enrichir ce travail et illustrant la multiplicité des problématiques auquel un maître d'ouvrage routier, qu'il soit privé, représentant de l'Etat ou d'une collectivité territoriale, est aujourd'hui confronté.

La thèse présentée dans ce mémoire a trois problématiques distinctes, chacune regroupant des questions et des études diverses.

- Le premier chapitre a montré l'importance des habitats artificiels pour la petite faune, en particulier dans des paysages anthropisés d'agriculture intensive fragmentés par un réseau routier dense. Leur considération par les maitres d'ouvrages, lors de l'élaboration des études environnementales, permettra de mieux quantifier les impacts réels des projets routiers sur l'environnement, qui ne sont pas toujours négatifs. Leur considération comme corridors écologique ou même comme milieu de substitution permettra d'ajuster et d'améliorer les stratégies de conservation telle que la Trame Verte et Bleue ;
- Le second chapitre a montré la possibilité de prédire avec fiabilité les collisions véhicule-petite faune sur les voies rapides, à condition d'utiliser une méthode statistique rigoureuse et moderne, afin de raisonner sur des données fiables. La prédiction des collisions permettra de mieux positionner les mesures de réduction du nombre de collisions véhicule-faune ;
- Le troisième chapitre a montré l'importance du matériel utilisé dans les suivis de passages à faune, indiquant une sous-estimation importante de l'utilisation ces ouvrages concernant la petite faune. Il propose des améliorations de suivis, prenant notamment en compte les variations temporelles de l'utilisation des ouvrages par la faune, et suggère l'efficience d'une mesure d'amélioration des ouvrages existants. Des suivis d'efficacité mieux réalisés, une efficacité mieux quantifiée et des ouvrages plus

efficaces permettront de diminuer sur l'échelle des réseaux routiers et ferrés, la fragmentation induite par ces linéaires.

Toutes ces études, menées dans la plaine agricole du Bas-Rhin, amènent de nouvelles connaissances et questions qui permettront de mieux gérer notre patrimoine naturel et de mieux intégrer nos routes dans les paysages. Ces études, bien que localisées dans le temps et l'espace, constituent à mon sens un pas important vers la démonstration de l'apport des éléments artificiels du paysage, des éléments de réduction des collisions véhicule-faune, et des passages à faune, à la restauration des processus écologiques impactés par les infrastructures linéaires de transport terrestre, dont le maintien des populations. Il faut maintenant reproduire ces études sur de plus larges échelles de temps et dans d'autres paysages. La route n'est pas présente que dans le Bas-Rhin et la petite faune, telle qu'elle a été définie (et restreinte) dans cette étude, n'est pas la seule à être impactée. Car c'est bien l'intégralité des connaissances qu'apporte l'écologie de la route, à toute échelle de temps, en tout lieu, et pour toutes les espèces, qui permettra de sauver la Biodiversité qui s'effondre aujourd'hui sous le poids de notre mode de transport favori, la route.

S'il ne fallait retenir qu'une seule idée de ce mémoire, je choisirais la suivante : aujourd'hui, devant les défis importants qu'attend un maître d'ouvrage routier, il est plus que temps de réunir les savoirs autour d'une table, d'un projet. Les détenteurs de la littérature scientifique, souvent les chercheurs, sont absents des discussions. Le lien entre les connaissances et les besoins est ténu. Pourtant, au travers d'une réelle synergie des savoirs, les projets qui verraient le jour, au-delà de toute considération politique, ne pourraient être que plus respectueux de l'environnement.

Bibliographie

- Aaris-Sørensen, J., 1995. Road-kills of badgers (*Meles meles*) in Denmark. *Ann. Zool. Fennici* 32, 31–36. doi:10.2307/23735561
- Aaris-Sørensen, J., 1987. Past and present distribution of badgers *Meles meles* in the Copenhagen area. *Biol. Conserv.* 41, 159–165. doi:10.1016/0006-3207(87)90099-1
- Aars, J., Johannesen, E., Ims, R.A., 1999. Demographic consequences of movements in subdivided root vole populations. *Oikos* 85, 204–216. doi:10.2307/3546487
- Abt, K., Bock, W., 1998. Seasonal variations of diet composition in farmland field mice *Apodemus* spp. and bank voles *Clethrionomys glareolus*. *Acta Theriol. (Warsz)*. 43, 379–389.
- Ackley, J., Meylan, P., 2010. Watersnake eden: use of stormwater retention ponds by mangrove salt marsh snakes (*Nerodia clarkii compressicauda*) in urban Florida. *Herpetol. Conserv. Biol.* 5, 17–22.
- Adams, L.W., 1984. Small mammal use of an interstate highway median strip. *J. Appl. Ecol.* 21, 175–178. doi:10.2307/2403045
- Adams, L.W., Geis, A.D., 1983. Effects of roads on small mammals. *J. Appl. Ecol.* 20, 403–415. doi:10.2307/2403516
- AFP, 2014. Forgotten war site now a bat cave [WWW Document]. IOL. URL <http://www.iol.co.za/news/forgotten-war-site-now-a-bat-cave-1672065> (accessed 1.24.17).
- Airoidi, J.-P., 1979. Etude du rythme d'activité du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* scherman Shaw. *Mammalia* 43, 25–52. doi:10.1515/mamm.1979.43.1.25
- Albeare, S.M., 2009. Comparisons of Boosted Regression Tree, GLM And GAM Performance In The Standardization Of Yellowfin Tuna Catch-Rate Data From The Gulf Of Mexico Online Fishery 85.
- Allen, T.D.H., Huijser, M.P., Willey, D.W., 2013. Effectiveness of wildlife guards at access roads. *Wildl. Soc. Bull.* 37, 402–408. doi:10.1002/wsb.253
- Alterio, N., 1998. Spring home range, spatial organisation and activity of stoats *Mustela erminea* in a South Island Nothofagus forest, New Zealand. *Ecography (Cop.)*. 21, 18–24. doi:10.1111/j.1600-0587.1998.tb00390.x
- Alterio, N., Moller, H., 1997. Daily activity of stoats (*Mustela erminea*), feral ferrets (*Mustela furo*) and feral house cats (*Felis catus*) in coastal grassland, Otago Peninsula, New Zealand. *N. Z. J. Ecol.* 21, 89–95.
- Anderson, D.R., Burnham, K.P., Thompson, W.L., 2000. Null Hypothesis Testing: Problems, Prevalence, and an Alternative. *J. Wildl. Manage.* 64, 912. doi:10.2307/3803199
- Anderson, T.K., 2009. Kernel density estimation and K-means clustering to profile road accident hotspots. *Accid. Anal. Prev.* 41, 359–364. doi:10.1016/j.aap.2008.12.014
- Andrews, K.M., Nanjappa, P., Riley, S.P.D., Wildlife Society., 2015. Roads and ecological infrastructure : concepts and applications for small animals.
- Anile, S.T., Bizzarri, L.O., Ragni, B.E., 2009. Camera trapping the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*) in Sicily (southern Italy): Preliminary results. *Hystrix Ital. J. Mammal.* 20, 55–60.
- Antoniou, A., Kotoulas, G., Magoulas, A., Alves, P.C., 2008. Evidence of autumn reproduction in female European hares (*Lepus europaeus*) from southern Europe. *Eur. J. Wildl. Res.* 54, 581–587. doi:10.1007/s10344-008-0182-y
- Antunes, M., Biala, G., 2012. The novel object recognition memory: neurobiology, test procedure, and its modifications. *Cogn. Process.* 13, 93–110. doi:10.1007/s10339-011-0430-z
- Antworth, R.L., Pike, D.A., Stevens, E.E., 2005. Hit and Run: Effects of Scavenging on Estimates of Roadkilled Vertebrates. *Southeast. Nat.* 4, 647–656. doi:10.1656/1528-7092(2005)004[0647:HAREOS]2.0.CO;2
- Anty, O., 2016. Etude de la mortalité des micromammifères lors d'un suivi par Capture - Marquage - Recapture. Université d'Angers.

- Apeldoorn, R.C. van, Oostenbrink, W.T., Winden, A. Van, Zee, F.F. Van Der, 1992. Effects of habitat fragmentation on the bank vole, *Clethrionomys glareolus*, in an agricultural landscape. *Oikos* 65, 265–274.
- Apfelbach, R., Blanchard, C.D., Blanchard, R.J., Hayes, R.A., McGregor, I.S., 2005. The effects of predator odors in mammalian prey species: A review of field and laboratory studies. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 29, 1123–1144. doi:10.1016/j.neubiorev.2005.05.005
- Apfelbach, R., Parsons, M.H., Soini, H.A., Novotny, M. V., 2015. Are single odorous components of a predator sufficient to elicit defensive behaviors in prey species? *Front. Neurosci.* 9. doi:10.3389/fnins.2015.00263
- Ariefiandy, A., Purwandana, D., Seno, A., Ciofi, C., Jessop, T.S., 2013. Can camera traps monitor Komodo dragons a large ectothermic predator? *PLoS One* 8, e58800. doi:10.1371/journal.pone.0058800
- Artois, M., Aubert, M., Stahl, P., 1990. Organisation spatiale du renard roux (*Vulpes vulpes* L., 1758) en zone d'enzootie de rage en Lorraine. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 45, 113–134.
- Ascensão, F., Clevenger, A., Santos-reis, M., Urbano, P., Jackson, N., 2013. Wildlife – vehicle collision mitigation : Is partial fencing the answer? An agent-based model approach. *Ecol. Modell.* 257, 36–43. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.02.026
- Ascensão, F., Clevenger, A.P., Grilo, C., Filipe, J., Santos-Reis, M., 2012. Highway verges as habitat providers for small mammals in agrosilvopastoral environments. *Biodivers. Conserv.* 21, 3681–3697. doi:10.1007/s10531-012-0390-3
- Ascensao, F., Lucas, P.S., Costa, A., Bager, A., 2017. The effect of roads on edge permeability and movement patterns for small mammals: a case study with Montane Akodont. *Landsc. Ecol.* 32, 781–790. doi:10.1007/s10980-017-0485-z
- Ascensão, F., Mira, A., 2007. Factors affecting culvert use by vertebrates along two stretches of road in southern Portugal. *Ecol. Res.* 22, 57–66. doi:10.1007/s11284-006-0004-1
- Aubry, J., 1950. Deux pièges pour la capture de petits rongeurs vivants. *Mammalia* 14, 174–177. doi:10.1515/mamm.1950.14.3.174
- Ayers, B., Parangoni, I., 2015. Industrial heritage in albania: an assessment. *Ind. Archaeol. Rev.* 37, 111–122. doi:10.1179/03039072815Z.00000000046
- Babbitt, K.J., Baber, M.J., Brandt, L.A., 2006. The effect of woodland proximity and wetland characteristics on larval anuran assemblages in an agricultural landscape This is contribution No. 82 of the MacArthur Agro-Ecology Research Center. *Can. J. Zool.* 84, 510–519. doi:10.1139/z06-020
- Bagli, S., Geneletti, D., Orsi, F., 2011. Routeing of power lines through least-cost path analysis and multicriteria evaluation to minimise environmental impacts. *Environ. Impact Assess. Rev.* 31, 234–239. doi:10.1016/j.EIAR.2010.10.003
- Baigas, P.E., Squires, J.R., Olson, L.E., Ivan, J.S., Roberts, E.K., 2017. Using environmental features to model highway crossing behavior of Canada lynx in the Southern Rocky Mountains. *Landsc. Urban Plan.* 157, 200–213. doi:10.1016/j.landurbplan.2016.06.007
- Bain, T.K., Cook, D.G., Girman, D.J., 2017. Evaluating the effects of abiotic and biotic factors on movement through wildlife crossing tunnels during migration of the California tiger salamander, *Ambystoma californiense*. *Herpetol. Conserv. Biol.* 12, 192–201.
- Bajrovic, I., Satter, J., 2014. Albania: from bunkers to ballots. *J. Democr.* 25, 142–153.
- Baker, P.J., Harris, S., Robertson, C.P.J., Saunders, G., White, P.C., 2004. Is it possible to monitor mammal population changes from counts of road traffic casualties? An analysis using Bristol's red foxes *Vulpes vulpes* as an example. *Mamm. Rev.* 34, 115–130. doi:10.1046/j.0305-1838.2003.00024.x
- Balestrieri, A., Cardarelli, E., Pandini, M., Remonti, L., Saino, N., Prigioni, C., 2016. Spatial organisation of European badger (*Meles meles*) in northern Italy as assessed by camera-trapping. *Eur. J. Wildl. Res.* 62, 219–226. doi:10.1007/s10344-016-0996-y

- Balestrieri, A., Remonti, L., Morotti, L., Saino, N., Prigioni, C., Guidali, F., 2017. Multilevel habitat preferences of *Apodemus sylvaticus* and *Clethrionomys glareolus* in an intensively cultivated agricultural landscape. *Ethol. Ecol. Evol.* 29, 38–53. doi:10.1080/03949370.2015.1077893
- Bank, F.G., Irwin, C.L., Evink, G.L., Gray, M.E., Hagood, S., Kinar, J.R., Levy, A., Paulson, D., Ruediger, B., Sauvajot, R.M., 2002. Wildlife habitat connectivity across European highways.
- Baraibar, B., Westerman, P.R., Carrión, E., Recasens, J., 2009. Effects of tillage and irrigation in cereal fields on weed seed removal by seed predators. *J. Appl. Ecol.* 46, 380–387. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01614.x
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–57. doi:10.1038/nature09678
- Barrientos, R., Bolonio, L., 2008. The presence of rabbits adjacent to roads increases polecat road mortality. *Biodivers. Conserv.* 18, 405–418. doi:10.1007/s10531-008-9499-9
- Barrioz, M., Miaud, C., (coord.), 2016. Protocoles de suivi des populations d'amphibiens de France, POPAmphibien.
- Bas-Rhin, 2008. Note de Doctrine relative à la gestion des eaux pluviales issues d'une imperméabilisation nouvelle.
- Battin, J., 2004. Bad habitats: Animal ecological traps and the conservation of populations. *Soc. Conserv. Biol.* 18, 1482–1491. doi:10.1111/j.1523-1739.2004.00417.x
- Baxter-Gilbert, J.H., Riley, J.L., Lesbarrères, D., Litzgus, J.D., 2015. Mitigating reptile road mortality: Fence failures compromise ecopassage effectiveness. *PLoS One* 10, e0120537. doi:10.1371/journal.pone.0120537
- Beals, M., Gross, L., Harrell, S., 2000. Diversity indices: Shannon's H and E [WWW Document]. URL <http://www.tiem.utk.edu/~gross/bioed/bealsmodules/shannonDI.html> (accessed 2.2.17).
- Beauchamp, G., 2015. Animal vigilance : monitoring predators and competitors. Academic Press.
- Beben, D., 2016. Crossings construction as a method of animal conservation. *Transp. Res. Procedia* 14, 474–483. doi:10.1016/j.trpro.2016.05.100
- Becker, C.G., Fonseca, C.R., Haddad, C.F.B., Batista, R.F., Prado, P.I., 2007. Habitat Split and the Global Decline of Amphibians. *Science* (80-.). 318, 1775–1777. doi:10.1126/science.1149374
- Beckmann, J.P., Clevenger, A.P., Huijser, M.P., Hilty, J.A., 2011. Safe passages : Highways, wildlife, and habitat connectivity. *Oryx* 45, 305.
- Beier, P., 1995. Dispersal of Juvenile Cougars in Fragmented Habitat. *J. Wildl. Manage.* 59, 228. doi:10.2307/3808935
- Beier, P., Noss, R.F., 1998. Do Habitat Corridors Provide Connectivity? *Conserv. Biol.* 12, 1241–1252. doi:10.1046/j.1523-1739.1998.98036.x
- Bellamy, P.E., Shore, R.F., Ardeschir, D., Treweek, J.R., Sparks, T.H., 2000. Road verges as habitat for small mammals in Britain. *Mamm. Rev.* 30, 131–139. doi:10.1046/j.1365-2907.2000.00061.x
- Bellefeuille, S. De, Poulin, M., 2003. Mesures de mitigation visant à réduire le nombre de collisions routières avec les cervidés, Revue de littérature et recommandations pour le Québec. Ministère des Transports du Québec, Service du soutien technique, Direction générale de Québec et de l'Est. doi:10.1017/CBO9781107415324.004
- Bellis, M., Jackson, S., Griffin, C., Warren, P., Thompson, A., 2013. Utilizing a multi-technique, multi-taxa approach to monitoring wildlife passageways on the Bennington bypass in Southern Vermont. *Oecologia Aust.* 17, 531–544.
- Bender, D.J., Contreras, T.A., Fahrig, L., 1998. Habitat loss and population decline : A meta-analysis of the path size effect. *Ecology* 79, 517–533. doi:10.1890/0012-9658(1998)079[0517:HLAPDA]2.0.CO;2

- Benítez-López, A., Alkemade, R., Verweij, P.A., 2010. The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: A meta-analysis. *Biol. Conserv.* 143, 1307–1316. doi:10.1016/j.biocon.2010.02.009
- Bennett, V.J., Zurcher, A.A., 2013. When corridors collide: Road-related disturbance in commuting bats. *J. Wildl. Manage.* 77. doi:10.1002/jwmg.467
- Benton, M., 1995. Diversification and extinction in the history of life. *Science* (80-.). 268, 52–58. doi:10.1126/science.7701342
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* 18, 182–188. doi:10.1016/S0169-5347(03)00011-9
- Berglund, H., Jonsson, B., 2005. Verifying an Extinction Debt among Lichens and Fungi in Northern Swedish Boreal Forests. *Conserv. Biol.* 19, 338–348. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00550.x
- Berthinussen, A., Altringham, J., 2012. Do Bat Gantries and Underpasses Help Bats Cross Roads Safely? *PLoS One* 7, e38775. doi:10.1371/journal.pone.0038775
- Bertolino, S., Colangelo, P., Mori, E., Capizzi, D., 2015. Good for management, not for conservation: an overview of research, conservation and management of Italian small mammals. *Hystrix, Ital. J. Mammal.* 26, 25–35. doi:10.4404/hystrix-26.1-10263
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., Van Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M., Edwards, P.J., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: A pan-European study. *J. Appl. Ecol.* 45, 141–150. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01393.x
- Billon, L., Sordello, R., Witte, I., Touroult, J., 2015. Méthode d'analyse des données issues du protocole de recensement des collisions faune/véhicule pour la détection de zones à risque.
- Birx-Raybuck, D.A., Price, S.J., Dorcas, M.E., 2010. Pond age and riparian zone proximity influence anuran occupancy of urban retention ponds. *Urban Ecosyst.* 13, 181–190. doi:10.1007/s11252-009-0116-9
- Bishop, C.A., Brogan, J.M., 2013. Estimates of Avian Mortality Attributed to Vehicle Collisions in Canada. *Avian Conserv. Ecol.* 8, art2. doi:10.5751/ACE-00604-080202
- Bishop, C.A., Struger, J., Barton, D.R., Shirole, L.J., Dunn, L., Lang, A.L., Shepherd, D., 2000. Contamination and wildlife communities in stormwater detention ponds in Guelph and the Greater Toronto Area, Ontario, 1997 and 1998. Part I - Wildlife communities. *Water Qual. Res. J. Canada* 35, 399–435.
- Bishop, C., Koster, M., Chek, A., Hussell, D., Jock, K., 1995. Chlorinated hydrocarbons and mercury in sediments, Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) and Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*) from wetlands in the Great Lakes-St. Lawrence river basin. *Environ. Toxicol. Chem.* 14, 491–501.
- Bliss-Ketchum, L.L., de Rivera, C.E., Turner, B.C., Weisbaum, D.M., 2016. The effect of artificial light on wildlife use of a passage structure. *Biol. Conserv.* 199, 25–28. doi:10.1016/j.biocon.2016.04.025
- Bolund, P., Hunhammar, S., 1999. Ecosystem services in urban areas. *Ecol. Econ.* 29, 293–301. doi:10.1016/S0921-8009(99)00013-0
- Bonfanti, P., Fregonese, A., Sigura, M., 1997. Landscape analysis in areas affected by land consolidation. *Landsc. Urban Plan.* 37, 91–98. doi:10.1016/S0169-2046(96)00373-8
- Bonnet, T., Cresspin, L., Pinot, A., Bruneteau, L., Bretagnolle, V., Gauffre, B., 2013. How the common vole copes with modern farming: Insights from a capture-mark-recapture experiment. *Agric. Ecosyst. Environ.* 177, 21–27. doi:10.1016/j.agee.2013.05.005
- Bowman, J., Cappuccino, N., Fahrig, L., 2002. Patch Size and Population Density: the Effect of Immigration Behavior. *Conserv. Ecol.* 6, art9. doi:10.5751/ES-00354-060109

- Boyce, C.C.K., Boyce, J.L.I., 1988. Population biology of *Microtus arvalis*. I. Lifetime reproductive success of solitary and grouped breeding females. *J. Anim. Ecol.* 57, 711–722. doi:10.2307/5088
- Brand, A., Snodgrass, J.W., 2010. Value of Artificial Habitats for Amphibian Reproduction in Altered Landscapes. *Conserv. Biol.* 24, 295–301. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01301.x
- Brand, A.B., Snodgrass, J.W., Gallagher, M.T., Casey, R.E., Van Meter, R., 2010. Lethal and sublethal effects of embryonic and larval exposure of *Hyla versicolor* to stormwater pond sediments. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 58, 325–331. doi:10.1007/s00244-009-9373-0
- Brieger, F., Hagen, R., Vetter, D., Dormann, C.F., Storch, I., 2016. Effectiveness of light-reflecting devices: A systematic reanalysis of animal-vehicle collision data. *Accid. Anal. Prev.* 97, 242–260. doi:10.1016/j.aap.2016.08.030
- Briner, T., Favre, N., Nentwig, W., Airoldi, J.-P., 2007. Population dynamics of *Microtus arvalis* in a weed strip. *Mamm. Biol. - Zeitschrift für Säugetierkd.* 72, 106–115.
- Broekhuizen, S., 1983. Habitat use of beech martens (*Martes foina*) in relation to landscape elements in a Dutch agricultural area, in: XVI Congress of the International Union of Game Biologists. Strebske Pleso, pp. 614–624.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Rylands, A.B., Konstant, W.R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., Hilton-Taylor, C., 2002. Habitat Loss and Extinction in the Hotspots of Biodiversity. *Conserv. Biol.* 16, 909–923. doi:10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x
- Brown, D.J., Street, G.M., Nairn, R.W., Forstner, M.R.J., 2012. A place to call home: Amphibian use of created and restored wetlands. *Int. J. Ecol.* 2012. doi:10.1155/2012/989872
- Bruinderink, G.W.T.A.G., Hazebroek, E., 1996. Ungulate Traffic Collisions in Europe. *Conserv. Biol.* 10, 1059–1067. doi:10.1046/j.1523-1739.1996.10041059.x
- Bryer, P.J., Elliott, J.N., Willingham, E.J., 2006. The effects of coal tar based pavement sealer on amphibian development and metamorphosis. *Ecotoxicology* 15, 241–247. doi:10.1007/s10646-005-0055-z
- Bryselbout, C., Henner, P., Carsignol, J., Lichtfouse, É., 2000. Polycyclic aromatic hydrocarbons in highway plants and soils. Evidence for a local distillation effect. *Analisis* 28, 290–293. doi:10.1051/analisis:2000280290
- Bubnicki, J.W., Churski, M., Kuijper, D.P.J., 2016. TRAPPER: an open source web-based application to manage camera trapping projects. *Methods Ecol. Evol.* 7, 1209–1216. doi:10.1111/2041-210X.12571
- Bueno, C., Sousa, C.O.M., Freitas, S.R., Bueno, C., Sousa, C.O.M., Freitas, S.R., 2015. Habitat or matrix: which is more relevant to predict road-kill of vertebrates? *Brazilian J. Biol.* 75, 228–238. doi:10.1590/1519-6984.12614
- Burel, F., Baudry, J., 1999. *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*. Technique & Documentation Lavoisier.
- Burel, F., Baudry, J., 1995. Species biodiversity in changing agricultural landscapes: A case study in the Pays d’Auge, France. *Agric. Ecosyst. Environ.* 55, 193–200. doi:10.1016/0167-8809(95)00614-X
- Burton, A.C., Neilson, E., Moreira, D., Ladle, A., Steenweg, R., Fisher, J.T., Bayne, E., Boutin, S., 2015. REVIEW: Wildlife camera trapping: a review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *J. Appl. Ecol.* 52, 675–685. doi:10.1111/1365-2664.12432
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M.H., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vie, J.-C., Watson, R., 2010. Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science (80-.)*. 328, 1164–1168. doi:10.1126/science.1187512

- Butet, A., Leroux, A.B.A., 2001. Effects of agriculture development on vole dynamics and conservation of Montagu's harrier in western French wetlands. *Biol. Conserv.* 100, 289–295. doi:10.1016/S0006-3207(01)00033-7
- Butet, A., Paillat, G., Delettre, Y., 2006. Factors driving small rodents assemblages from field boundaries in agricultural landscapes of western France. *Landsc. Ecol.* 21, 449–461.
- CAA, 2012. Les grands enjeux de l'agriculture régionale, Flash agriculture régionale-Service Economie Février.
- Carsignol, J., 2006. Routes et passages à faune; 40 ans d'évolution. Collect. les Rapp. SETRA.
- Carsignol, J., Billon, V., Chevalier, D., Lamarque, F., Lansiaart, M., Owaller, M., Joly, P., 2005. Mesures et aménagements en faveur de la petite faune, in: Aménagements et Mesures Pour La Petite Faune. SETRA, pp. 89–154.
- Carsignol, J., Calovi, L., 2004. La pollution des sols et des végétaux à proximité des routes - Les éléments traces métalliques (ETM). Note d'information du Sétro - Série Econ. Environ. Concept. 73, 1–12.
- Carsignol, J., Pineau, C., Bielsa, S., 2008. Clôtures routières et faune. Critères de choix et recommandations d'implantation.
- Carslake, D., Cornulier, T., Inchausti, P., Bretagnolle, V., 2011. Spatio-temporal covariation in abundance between the cyclic common vole *Microtus arvalis* and other small mammal prey species. *Ecography (Cop.)*. 34, 327–335. doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06334.x
- Carthew, S.M., Garrett, L.A., Ruykys, L., 2013. Roadside vegetation can provide valuable habitat for small, terrestrial fauna in South Australia. *Biodivers. Conserv.* 22, 737–754. doi:10.1007/s10531-013-0445-0
- Case, R.M., 1978. Interstate Highway Road-Killed Animals: A Data Source for Biologists. *Wildl. Soc. Bull.* 6, 8–13. doi:10.2307/3781058
- CD44, 2011. Nombre d'ouvrages d'art en Loire-Atlantique - Data.gouv.fr [WWW Document]. data.gouv.fr. URL <https://www.data.gouv.fr/fr/datasets/nombre-d-ouvrages-d-art-en-loire-atlantique-laod/> (accessed 8.16.17).
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 201704949. doi:10.1073/pnas.1704949114
- Cerqueira, D., De Sousa, B., Gabrion, C., Giraudoux, P., Quéré, J.P., Delattre, P., 2006. Cyclic changes in the population structure and reproductive pattern of the water vole, *Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758. *Mamm. Biol. - Zeitschrift für Säugetierkd.* 71, 193–202. doi:10.1016/j.mambio.2006.01.004
- Chambon, P., 1991. La mortalité des insectes liée à la circulation automobile [WWW Document]. URL http://www.insectes.org/opie/pdf/2613_pagesdynadocs4eac12659ce3.pdf (accessed 11.5.14).
- Chang, Y.-H., Wang, H.-W., Hou, W.-S., 2011. Effects of construction materials and design of lake and stream banks on climbing ability of frogs and salamanders. *Ecol. Eng.* 37, 1726–1733. doi:10.1016/j.ecoleng.2011.07.005
- Chapin, F.S., Matson, P.A. (Pamela A., Vitousek, P.M., 2011. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer.
- Chen, C., Meurk, C.D., Jia, Z., Lv, M., Wu, S., Jia, J., 2017. Incorporating landscape connectivity into household pond configuration in a hilly agricultural landscape. *Landsc. Ecol. Eng.* 13, 189–204. doi:10.1007/s11355-016-0317-3
- Chen, M., Kan, L., Ledford, B., He, J., 2016. Tattooing Various Combinations of Ears, Tail, and Toes to Identify Mice Reliably and Permanently. *J. Am. Assoc. Lab. Anim. Sci.* 55, 189–198.
- Chen, T.-H., Gross, J.A., Karasov, W.H., 2009. Chronic exposure to pentavalent arsenic of larval leopard frogs (*Rana pipiens*): bioaccumulation and reduced swimming performance. *Ecotoxicology* 18, 587–593. doi:10.1007/s10646-009-0316-3

- Chetkiewicz, C.-L.B., St. Clair, C.C., Boyce, M.S., 2006. Corridors for Conservation: Integrating Pattern and Process. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 317–342. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110050
- Ciechanowski, M., Sachanowicz, K., 2014. Fat Dormouse *Glis glis* (Rodentia: Gliridae) in Albania: Synopsis of Distributional Records with Notes on Habitat Use. *Acta Zool. Bulg.* 66, 39–42.
- CIGAL, 2017. Coopération pour l'information géographique en Alsace [WWW Document]. URL <https://www.cigalsace.org/portail/>
- CIGAL, 2013. Données faune Alsace [WWW Document]. Coopération pour l'information géographique en Alsace. URL <https://www.cigalsace.org/portail/>
- Clanché, F., Rascol, O., 2011. Le découpage en unités urbaines de 2010, Insee Première.
- Clark, E.L., Munkhbat, J., 2006. Mongolian Red List of Mammals.
- Clark, R.W., Brown, W.S., Stechert, R., Zamudio, K.R., 2010. Roads, interrupted dispersal, and genetic diversity in timber rattlesnakes. *Conserv. Biol.* 24, 1059–69. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01439.x
- Clarke, G.P., White, P.C., Harris, S., 1998. Effects of roads on badger *Meles meles* populations in south-west England. *Biol. Conserv.* 86, 117–124. doi:10.1016/S0006-3207(98)00018-4
- Clevenger, A.P., 2005. Conservation value of wildlife crossings: Measures of performance and research directions. *Gaia-Ecological Perspect. Sci. Soc.* 14, 124–129.
- Clevenger, A.P., Chruszcz, B., Gunson, K., 2001. Drainage culverts as habitat linkages and factors affecting passage by mammals. *J. Appl. Ecol.* 38, 1340–1349.
- Clevenger, A.P., Chruszcz, B., Gunson, K.E., 2003. Spatial patterns and factors influencing small vertebrate fauna road-kill aggregations. *Biol. Conserv.* 109, 15–26. doi:10.1016/S0006-3207(02)00127-1
- Clevenger, A.P., Huijser, M.P., 2011. Wildlife Crossing Structure Handbook: Design and Evaluation in North America. doi:FHWA-CFL/TD-11-003
- Clevenger, A.P., Waltho, N., 2005. Performance indices to identify attributes of highway crossing structures facilitating movement of large mammals. *Biol. Conserv.* 121, 453–464. doi:10.1016/j.biocon.2004.04.025
- Clevenger, A.P., Waltho, N., 2003. Long-term, year-round monitoring of wildlife crossing structures and the importance of temporal and spatial variability in performance studies. *Proc. 2003 Int. Conf. Ecol. Transp.* Eds. Irwin CL, Garrett P, McDermott KP. Cent. Transp. Environ. North Carolina State Univ. Raleigh, NC pp. 293–302. 293–302.
- Clevenger, A.P., Waltho, N., 2000. Factors Influencing the Effectiveness of Wildlife Underpasses in Banff National Park, Alberta, Canada. *Conserv. Biol.* 14, 47–56. doi:10.1046/j.1523-1739.2000.00099-085.x
- Coffin, A.W., 2007. From roadkill to road ecology: A review of the ecological effects of roads. *J. Transp. Geogr.* 15, 396–406. doi:10.1016/j.jtrangeo.2006.11.006
- Colino-Rabanal, J.V., Miguel, L., Langen, T., Peris, S.J., 2014. The effect of the moon in wildlife-vehicle collisions, in: *Infra Eco Network Europe*. p. 77.
- Collins, S.J., Russell, R.W., 2009. Toxicity of road salt to Nova Scotia amphibians. *Environ. Pollut.* 157, 320–4. doi:10.1016/j.envpol.2008.06.032
- Conover, M.R., Pitt, W.C., Kessler, K.K., DuBow, T.J., Sanborn, W.A., 1995. Review of Human Injuries, Illnesses, and Economic Losses Caused by Wildlife in the United States. *Wildl. Soc. Bull.* 23, 407–414. doi:10.2307/3782947
- Conruyt-Rogéon, G., Girardet, X., 2012. Identification des points de conflits entre la faune et les routes. Méthode d'observation des collisions par les agents des routes. Retour d'expérience sur le réseau de la DIR Est en Franche-Comté.
- Corlatti, L., Hackländer, K., Frey-Roos, F., Hackländer, K., 2009. Ability of wildlife overpasses to provide

- connectivity and prevent genetic isolation. *Conserv. Biol.* 23, 548–56. doi:10.1111/j.1523-1739.2008.01162.x
- Costanza, R., d’Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O’Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., van den Belt, M., 1997. The value of the world’s ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260. doi:10.1038/387253a0
- Costanza, R., de Groot, R., Sutton, P., van der Ploeg, S., Anderson, S.J., Kubiszewski, I., Farber, S., Turner, R.K., 2014. Changes in the global value of ecosystem services. *Glob. Environ. Chang.* 26, 152–158. doi:10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T., Grenfell, B., 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends Ecol. Evol.* 14, 405–410. doi:10.1016/S0169-5347(99)01683-3
- Courchamp, F., Macdonald, D.W., 2001. Crucial importance of pack size in the African wild dog *Lycaon pictus*. *Anim. Conserv.* 4, 169–174. doi:10.1017/S1367943001001196
- Cousins, S.A.O., 2006. Plant species richness in midfield islets and road verges – The effect of landscape fragmentation. *Biol. Conserv.* 127, 500–509. doi:10.1016/j.biocon.2005.09.009
- Cramer, P., 2012. Determining Wildlife Use of Wildlife Crossing Structures under Different Scenarios.
- Crossland, D., Schöne, S., 2007. From Wehrmacht to Wildcats: World War II Bunkers Turn Into Wildlife Haven [WWW Document]. SPIEGEL ONLINE. URL <http://www.spiegel.de/international/germany/from-wehrmacht-to-wildcats-world-war-ii-bunkers-turn-into-wildlife-haven-a-507880.html> (accessed 11.24.16).
- Cserkés, T., Ottlecz, B., Cserkés-Nagy, Á., Farkas, J., 2013. Interchange as the main factor determining wildlife-vehicle collision hotspots on the fenced highways: Spatial analysis and applications. *Eur. J. Wildl. Res.* 59, 587–597. doi:10.1007/s10344-013-0710-2
- Cunnington, G.M., Garrah, E., Eberhardt, E., Fahrig, L., 2014. Culverts alone do not reduce road mortality in anurans. *Écoscience* 21, 69–78. doi:10.2980/21-1-3673
- D’Amico, M., Clevenger, A.P., Román, J., Revilla, E., 2015. General versus specific surveys: Estimating the suitability of different road-crossing structures for small mammals. *J. Wildl. Manage.* 79, 854–860. doi:10.1002/jwmg.900
- D’Amico, M., Périquet, S., Román, J., Revilla, E., 2016. Road avoidance responses determine the impact of heterogeneous road networks at a regional scale. *J. Appl. Ecol.* 53. doi:10.1111/1365-2664.12572
- D’Amico, M., Roman, J., de los Reyes, L., Revilla, E., 2015. Vertebrate road-kill patterns in Mediterranean habitats: Who, when and where. *Biol. Conserv.* 191, 234–242. doi:10.1016/j.biocon.2015.06.010
- Danforth, M., Novak, M., Petersen, J., Mead, P., Kingry, L., Weinburke, M., Buttke, D., Hacker, G., Tucker, J., Niemela, M., Jackson, B., Padgett, K., Liebman, K., Vugia, D., Kramer, V., 2016. Investigation of and response to 2 plague cases, Yosemite National Park, California, USA, 2015. *Emerg. Infect. Dis.* 22, 2045–2053. doi:10.3201/eid2212.160560
- Dantec, Y., 2014. Autoroute A355 Grand Contournement Ouest de Strasbourg Dossier des engagements de l’État. Par. Off. aux bancs du MEDDE.
- Datiko, D., Bekele, A., Belay, G., 2007. Feeding ecology of pest rodents from Arbaminch forest and farmlands, Ethiopia. *SINET Ethiopian J. Sci.* 30, 127–134.
- Davidson, N.C., 2014. How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Mar. Freshw. Res.* 65, 934. doi:10.1071/MF14173
- Davies, J., Roper, T., Shepherdson, D., 1987. Seasonal distribution of road kills in the European badger (*Meles meles*). *J. Zool.* 211, 525–529.
- Davison, J., Huck, M., Delahay, R.J., Roper, T.J., 2008. Urban badger setts: characteristics, patterns of use and management implications. *J. Zool.* 275, 190–200. doi:10.1111/j.1469-7998.2008.00424.x

- Dayan, T., Simberloff, D., 1994. Character Displacement, Sexual Dimorphism, and Morphological Variation among British and Irish Mustelids. *Ecology* 75, 1063–1073. doi:10.2307/1939430
- de Heer, M., Kapos, V., ten Brink, B.J.E., 2005. Biodiversity trends in Europe: development and testing of a species trend indicator for evaluating progress towards the 2010 target. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 360, 297–308. doi:10.1098/rstb.2004.1587
- Dean, W., Milton, S., 2003. The importance of roads and road verges for raptors and crows in the Succulent and Nama-Karoo, South Africa. *Ostrich* 74, 181–186. doi:10.2989/00306520309485391
- Deanesly, R., 1935. The Reproductive Processes of Certain Mammals. Part IX. Growth and Reproduction in the Stoat (*Mustela erminea*). *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 225, 459–492. doi:10.2307/92246
- de Redon, L., Machon, N., Kerbiriou, C., Jiguet, F., 2010. Possible effects of roadside verges on vole outbreaks in an intensive agrarian landscape. *Mamm. Biol.* 75, 92–94. doi:10.1016/j.mambio.2009.02.001
- De Roos, A.M., Persson, L., McCauley, E., 2003. The influence of size-dependent life-history traits on the structure and dynamics of populations and communities. *Ecol. Lett.* 6, 473–487. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00458.x
- Debrot, S., Weber, J.-M., Marchesi, P., Mermod, C., 1985. The day and night activity pattern of the stoat (*Mustela erminea* L.). *Mammalia* 49. doi:10.1515/mamm.1985.49.1.13
- Delattre, P., Giraudoux, P., Baudry, J., Musard, P., Toussaint, M., Truchetteff, D., Stahl, P., Poule, L., Artois, M., Damange, J., Qu, J., 1992. Land use patterns and types of common vole (*Microtus arvalis*) population kinetics. *Agric. Ecosyst. Environ.* 39, 153–168.
- Delattre, P., Sousa, B. De, Qu, J.P., 1999. Vole outbreaks in a landscape context : evidence from a six year study of *Microtus arvalis* 401–412.
- Deschamps, C., Beurotte, M.-H., 2004. Entretien des dépendances vertes [WWW Document]. SETRA. URL http://www.cher.gouv.fr/content/download/6066/36064/file/dependances_vertes.pdf (accessed 11.5.14).
- Desjeux, Y., Dupraz, P., Kuhlman, T., Paracchini, M.L., Michels, R., Maigne, E., Reinhard, S., 2014. Evaluating the impact of rural development measures on nature value indicators at different spatial levels: Application to France and the Netherlands. *Ecol. Indic.* 59, 41–61. doi:10.1016/j.ecolind.2014.12.014
- DeVault, T.L., Olson, Z.H., Beasley, J.C., Rhodes, O.E., 2011. Mesopredators dominate competition for carrion in an agricultural landscape. *Basic Appl. Ecol.* 12, 268–274. doi:10.1016/j.baae.2011.02.008
- Di Cerbo, A.R., Biancardi, C.M., 2012. Monitoring small and arboreal mammals by camera traps: effectiveness and applications. *Acta Theriol. (Warsz)*. 58, 279–283. doi:10.1007/s13364-012-0122-9
- Díaz-Ruiz, F., Caro, J., Delibes-Mateos, M., Arroyo, B., Ferreras, P., 2016. Drivers of red fox (*Vulpes vulpes*) daily activity: prey availability, human disturbance or habitat structure? *J. Zool.* 298, 128–138. doi:10.1111/jzo.12294
- Díaz, M., Torre, I., Arrizabalaga, A., 2010. Relative roles of density and rainfall on the short-term regulation of Mediterranean wood mouse *Apodemus sylvaticus* populations. *Acta Theriol. (Warsz)*. 55, 251–260. doi:10.4098/j.at.0001-7051.046.2009
- Dickman, C.R., 1999. Rodent-Ecosystem Relationships: a review, in: Singleton, G.R., Hinds, L.A., Leirs, H., Zhang, Z. (Eds.), *Ecological-Based Management of Rodent Pests*. Australian Centre for International Agriculture Research, pp. 113–133.
- Diete, R.L., Meek, P.D., Dickman, C.R., Leung, L.K.-P., 2016. Ecology and conservation of the northern hopping-mouse (*Notomys aquilo*). *Aust. J. Zool.* 64, 21. doi:10.1071/ZO15082
- Diggins, C.A., Gilley, L.M., Kelly, C.A., Ford, W.M., 2016. Comparison of survey techniques on detection of northern flying squirrels. *Wildl. Soc. Bull.* 40, 654–662. doi:10.1002/wsb.715
- Dillon, A., Kelly, M.J., 2008. Ocelot home range, overlap and density: comparing radio telemetry with camera

- trapping. *J. Zool.* 275, 391–398. doi:10.1111/j.1469-7998.2008.00452.x
- Dique, D.S., Thompson, J., Preece, H.J., Penfold, G.C., Villiers, D.L. de, Leslie, R.S., 2003. Koala mortality on roads in south-east Queensland: the koala speed-zone trial. *Wildl. Res.* 30, 419. doi:10.1071/WR02029
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B., Collen, B., 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* (80-.). 345, 401–406. doi:10.1126/science.1251817
- Dixon, P.M., 2006. Ripley's *K* Function. *Encycl. Environmetrics* 3. doi:10.1002/9780470057339.var046
- Do Linh San, E., 2006. Le blaireau d'Eurasie : description, comportement, vie sociale, protection, observation. Delachaux et Niestlé.
- Do Linh San, E., 2004. Biologie et écologie du blaireau européen (*Meles meles*) dans une population de faible densité (Broye, Suisse).
- Do Linh San, E., 2002a. Biologie et écologie du blaireau *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora) dans la Broye : résultats préliminaires. *Bull. la Société vaudoise des Sci. Nat.* 88, 77–119.
- Do Linh San, E., 2002b. Socialité, territorialité et dispersion chez le blaireau européen (*Meles meles*): état des connaissances, hypothèses et besoins de recherche, in: *L'Etude et La Conservation Des Carnivores. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères*, pp. 74–86.
- Dodd, N., Gagnon, J., Boe, S., Schweinsburg, R., 2007. Role of fencing in promoting wildlife underpass use and highway permeability, in: *International Conference on Ecology and Transportation*. pp. 475–487.
- Dodd, N., Gagnon, J., Boe, S., Schweinsburg, R., 2005. Characteristics of elk-vehicle collisions and comparison to GPS-determined highway crossing patterns, in: *International Conference on Ecology and Transportation*. pp. 461–477.
- Donald, P., Green, R., Heath, M., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc. of R. Soc. B-Biological Sci.* 268, 25–29.
- Donaldson, B., 2005. Use of highway underpasses by large mammals and other wildlife in Virginia and factors influencing their effectiveness, in: *International Conference on Ecology and Transportation*. pp. 433–441.
- Doncaster, C.P., Macdonald, D.W., 1997. Activity patterns and interactions of red foxes (*Vulpes vulpes*) in Oxford city. *J. Zool.* 241, 73–87. doi:10.1111/j.1469-7998.1997.tb05500.x
- Dondina, O., Kataoka, L., Orioli, V., Bani, L., 2016. How to manage hedgerows as effective ecological corridors for mammals: A two-species approach. *Agric. Ecosyst. Environ.* 231, 283–290. doi:10.1016/j.agee.2016.07.005
- Downing, R.J., Rytwinski, T., Fahrig, L., 2015. Positive effects of roads on small mammals: a test of the predation release hypothesis. *Ecol. Res.* 30, 651–662. doi:10.1007/s11284-015-1264-4
- DREAL Alsace, 2017. Burrows 2001-2016 of European hamsters [WWW Document]. URL http://carmen.developpement-durable.gouv.fr/5/ Carte_Alsace.map&id=Hamster (accessed 4.3.17).
- Duarte, L., Bouteiller, C., Fontanillas, P., Petit, E., Perrin, N., 2003. Inbreeding in the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula*. *Evolution* (N. Y). 57, 638–645.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M.L.J., Sullivan, C.A., 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol. Rev.* 81, 163. doi:10.1017/S1464793105006950
- Duelli, P., Obrist, M.K., 2003. Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic Appl. Ecol.* 4, 129–138. doi:10.1078/1439-1791-00140
- DWB, 2011. Putting a Dent in the Cost of Wildlife-Vehicle [WWW Document]. URL [putting-a-dent-in-the-cost-of-wildlife-vehicle-collisions](http://www.dwb.de/putting-a-dent-in-the-cost-of-wildlife-vehicle-collisions)
- Dymitryszyn, I., 2014. The effect of the construction and renovation of a highway bypass in Central Poland on the carabid beetle fauna (Coleoptera : *Carabidae*). *Eur. J. Entomol.* 111, 655–662. doi:10.14411/eje.2014.081

- EEB, 2008. Rapport d'étape. L'économie des écosystèmes et de la biodiversité:
- EF, 2017. Retours d'expériences cours d'eau et zones humides [WWW Document]. Eau Fr. URL <http://www.zones-humides.eaufrance.fr/agir/retours-d-experiences-cours-d-eau-et-zones-humides> (accessed 7.21.17).
- Egea-Serrano, A., Relyea, R.A., Tejedo, M., Torralva, M., 2012. Understanding of the impact of chemicals on amphibians: A meta-analytic review. *Ecol. Evol.* 2, 1382–1397. doi:10.1002/ece3.249
- Elith, J., Leathwick, J.R., 2017. Boosted regression trees for ecological modeling. doi:10.1890/0012-9658(2007)88[243:BTfEMA]2.0.CO;2
- Elith, J., Leathwick, J.R., Hastie, T., 2008. A working guide to boosted regression trees. *J. Anim. Ecol.* 77, 802–813. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x
- Encarnação, J.A., Becker, N.I., 2015. Stealthy at the roadside: Connecting role of roadside hedges and copse for silvicolous, small mammal populations. *J. Nat. Conserv.* 27, 37–43. doi:10.1016/j.jnc.2015.06.003
- Ennaceur, A., Michalikova, S., Chazot, P.L., 2009. Do rats really express neophobia towards novel objects? Experimental evidence from exposure to novelty and to an object recognition task in an open space and an enclosed space. *Behav. Brain Res.* 197, 417–434. doi:10.1016/j.bbr.2008.10.007
- EPA Environmental protection agency, 2009. Stormwater wet pond and wetland management guidebook.
- Erlinge, S., 1983. Demography and Dynamics of a Stoat *Mustela erminea* Population in a Diverse Community of Vertebrates. *J. Anim. Ecol.* 52, 705. doi:10.2307/4449
- Eterovick, P.C., de Queiroz Carnaval, A.C.O., Borges-Nojosa, D.M., Silvano, D.L., Segalla, M.V., Sazima, I., 2005. Amphibian Declines in Brazil: An Overview1. *Biotropica* 37, 166–179. doi:10.1111/j.1744-7429.2005.00024.x
- Evans, L.E., Ardia, D.R., Flux, J.E.C., 2009. Breeding synchrony through social stimulation in a spatially segregated population of European starlings. *Anim. Behav.* 78, 671–675. doi:10.1016/j.anbehav.2009.05.031
- Evink, G.L., Erickson, G., National Cooperative Highway Research Program., American Association of State Highway and Transportation Officials., United States. Federal Highway Administration., National Research Council (U.S.). Transportation Research Board., 2002. Interaction between roadways and wildlife ecology : a synthesis of highway practice. Transportation Research Board.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2005. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol. Rev.* 81, 117. doi:10.1017/S1464793105006949
- Fagan, W.F., Holmes, E.E., 2005. Quantifying the extinction vortex. *Ecol. Lett.* 0, 51109031307004. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00845.x
- Fagart, S., Heurtebise, C., Quaintenne, G., Jourde, P., Micol, T., 2016a. Fréquentation de buses dédiées aux passages de la petite et moyenne faune sous deux autoroutes de l'ouest de la France. Bilan des deux premières années de suivis par pièges photographiques. *Rev. d'Ecologie (Terre Vie)* 71, 82–98.
- Fagart, S., Quaintenne, G., Heurtebise, C., Chavaren, P., 2016b. Rapport : Retour d'expérience des aménagements et des suivis faunistiques sur le réseau VINCI Autoroutes.
- Fahrig, L., 2017. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48, *In press*.
- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487–515. doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
- Fahrig, L., 2001. How much habitat is enough? *Biol. Conserv.* 100, 65–74. doi:10.1016/S0006-3207(00)00208-1
- Fahrig, L., Merriam, G., 1994. Conservation of Fragmented Populations. *Conserv. Biol.* 8, 50–59. doi:10.1046/j.1523-1739.1994.08010050.x
- Fahrig, L., Pedlar, J.H., Pope, S.E., Taylor, P.D., Wegner, J.F., 1995. Effect of road traffic on amphibian density.

- Biol. Conserv. 73, 177–182. doi:10.1016/0006-3207(94)00102-V
- Fahrig, L., Rytwinski, T., 2009. Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis. *Ecol. Soc.* 14, 21–41. doi:Artn 21
- Fairley, J., 1982. Short-term effects of ringing and toe-clipping on the recapture of wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *J. Zool.* 197, 295–297.
- Favre-Bac, L., Mony, C., Ernoult, A., Burel, F., Arnaud, J.-F., 2016. Ditch network sustains functional connectivity and influences patterns of gene flow in an intensive agricultural landscape. *Heredity (Edinb.)*. 116, 200–212. doi:10.1038/hdy.2015.90
- Fegraus, E.H., Lin, K., Ahumada, J.A., Baru, C., Chandra, S., Youn, C., 2011. Data acquisition and management software for camera trap data: A case study from the TEAM Network. *Ecol. Inform.* 6, 345–353. doi:10.1016/j.ecoinf.2011.06.003
- Fenyk-Melody, J., 2012. The European Hamster, in: *The Laboratory Rabbit, Guinea Pig, Hamster, and Other Rodents*. Elsevier Inc., pp. 923–933. doi:10.1016/B978-0-12-380920-9.X0001-6
- Fernandez, F., Evans, P., Dunstone, N., 1996. Population dynamics of the wood mouse. *J. Zool.* 239, 717–730.
- Ferrari, N., 1997. Eco-éthologie du blaireau européen (*Meles meles* L., 1758) dans le Jura suisse: comparaison de deux populations. Université de Neuchâtel.
- Ferreras, P., Aldama, J.J., Beltrán, J.F., Delibes, M., 1992. Rates and causes of mortality in a fragmented population of Iberian lynx *Felis pardina* Temminck, 1824. *Biol. Conserv.* 61, 197–202. doi:10.1016/0006-3207(92)91116-A
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 265–280. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00287
- Fleury, A.M., Brown, R.D., 1997. A framework for the design of wildlife conservation corridors With specific application to southwestern Ontario. *Landsc. Urban Plan.* 37, 163–186. doi:10.1016/S0169-2046(97)80002-3
- Fokidis, H., Robertson, C., Risch, T.S., 2006. Keeping Tabs: Are Redundant Marking Systems Needed for Rodents? *Wildl. Soc. Bull.* 34, 764–771. doi:10.2193/0091-7648(2006)34[764:KTARMS]2.0.CO;2
- Foley, J.A., Defries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global consequences of land use. *Science (80-.)*. 309, 570–4. doi:10.1126/science.1111772
- Forman, R., 1998. Road ecology: A solution for the giant embracing us. *Landscape Ecol.* 13, III–V.
- Forman, R.T.T., Alexander, L.E., 1998. Roads and their major ecological effects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29, 207–231. doi:10.1146/annurev.ecolsys.29.1.207
- Forman, R.T.T., Collinge, S.K., 1997. Nature conserved in changing landscapes with and without spatial planning 37, 129–135.
- Forman, R.T.T., Sperling, D., Bissonette, J.A., Clevenger, A.P., Cutshall, C.P., Dale, V.H., Fahrig, L., France, R., Goldman, C.R., Heanue, K., Jones, J.A., Swanson, F.J., Turrentine, T., Winter, T.C., 2003. *Road Ecology Science and Solutions*, Island Press. Island Press.
- Foster, R.J., Harmsen, B.J., 2012. A critique of density estimation from camera-trap data. *J. Wildl. Manage.* 76, 224–236. doi:10.1002/jwmg.275
- Found, R., Boyce, M.S., 2011. Predicting deer-vehicle collisions in an urban area. *J. Environ. Manage.* 92, 2486–93. doi:10.1016/j.jenvman.2011.05.010
- Frankham, R., 2005. Genetics and extinction. *Biol. Conserv.* 126, 131–140. doi:10.1016/j.biocon.2005.05.002

- Frankham, R., 1995. Effective population-size adult-population size ratios in wildlife - a review. *Genet. Res.* 66, 95–107.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A., 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press.
- Fritz, F., 1957. The causality of microtine cycles in Germany. *J. Wildl. Manage.* 21, 113–121.
- Fuentes-Montemayor, E., Cuarón, A.D., Vázquez-Domínguez, E., Benítez-Malvido, J., Valenzuela-Galván, D., Andresen, E., 2009. Living on the edge: roads and edge effects on small mammal populations. *J. Anim. Ecol.* 78, 857–65. doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01551.x
- Gagnon, J.W., Dodd, N.L., Ogren, K.S., Schweinsburg, R.E., 2011. Factors associated with use of wildlife underpasses and importance of long-term monitoring. *J. Wildl. Manage.* 75, 1477–1487. doi:10.1002/jwmg.160
- Gagnon, J.W., Dodd, N.L., Sprague, S., Nelson, R., Loberger, C., Boe, S., Schweinsburg, R.E., 2013. Elk Movements Associated with a High-Traffic Highway: Interstate 17.
- Galantinho, A., Eufrazio, S., Silva, C., Carvalho, F., Alpizar-Jara, R., Mira, A., 2017. Road effects on demographic traits of small mammal populations. *Eur. J. Wildl. Res.* 63, 22. doi:10.1007/s10344-017-1076-7
- Galdenzi, D., Pesaresi, S., Casavecchia, S., Zivkovic, L., Biondi, E., 2012. The phytosociological and syndynamical mapping for the identification of High Nature Value Farmland. *Plant Sociol.* 49, 59–69. doi:10.7338/pls2012492/04
- Gallagher, M.T., Snodgrass, J.W., Brand, A.B., Casey, R.E., Lev, S.M., Van Meter, R.J., 2014. The role of pollutant accumulation in determining the use of stormwater ponds by amphibians. *Wetl. Ecol. Manag.* 551–564. doi:10.1007/s11273-014-9351-9
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., Vaissière, B.E., 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol. Econ.* 68, 810–821. doi:10.1016/j.ecolecon.2008.06.014
- Galsworthy, M., Amreina, I., P, K., Poletaeva, I., Zinn, P., Rau, A., Vyssotski, A., Lipp, H., 2005. A comparison of wild-caught wood mice and bank voles in the Intellicage: assessing exploration, daily activity patterns and place learning paradigms. *Behav. Brain Res.* 157, 211–217. doi:10.1016/j.bbr.2004.06.021
- Garland, T., Bradley, W., 1984. Effects of a highway on Mojave Desert rodent populations. *Am. Midl. Nat.* 111, 47–56. doi:10.2307/2425541
- Garriga, N., Franch, M., Santos, X., Montori, A., Llorente, G.A., 2017. Seasonal variation in vertebrate traffic casualties and its implications for mitigation measures. *Landsc. Urban Plan.* 157. doi:10.1016/j.landurbplan.2016.05.029
- Gelbard, J.L., Belnap, J., 2003. Roads as Conduits for Exotic Plant Invasions in a Semiarid Landscape. *Conserv. Biol.* 17, 420–432. doi:10.1046/j.1523-1739.2003.01408.x
- Georgii, B., Keller, V., Pfister, H.P., Reck, H., Peters-osten-, E., Henneberg, M., Herrmann, M., Mueller-stiess, H., Bach, L., 2011. Use of wildlife passages by invertebrate and vertebrate species 1 Introduction 2 Study area 1–27.
- Gerlach, G., Musolf, K., 2000. Fragmentation of Landscape as a Cause for Genetic Subdivision in Bank Voles. *Conserv. Biol.* 14, 1066–1074. doi:10.1046/j.1523-1739.2000.98519.x
- Germain, E., Benhamou, S., Poulle, M.-L., 2008. Spatio-temporal sharing between the European wildcat, the domestic cat and their hybrids. *J. Zool.* 276, 195–203. doi:10.1111/j.1469-7998.2008.00479.x
- Gilbert-Norton, L., Wilson, R., Stevens, J.R., Beard, K.H., 2010. A Meta-Analytic Review of Corridor Effectiveness. *Conserv. Biol.* 24, 660–668. doi:10.1111/j.1523-1739.2010.01450.x
- Giraudoux, P., Delattre, P., Habert, M., Quere, J.P., Deblay, S., Defaut, R., Duhamel, R., Moissenet, M.F., Salvi, D.,

- Truchetet, D., 1997. Population dynamics of fossorial water vole (*Arvicola terrestris scherman*): a land use and landscape perspective. *Agric. Ecosyst. Environ.* 66, 47–60. doi:10.1016/s0167-8809(97)80706-2
- Gledhill, D.G., James, P., Davies, D.H., 2008. Pond density as a determinant of aquatic species richness in an urban landscape. *Landsc. Ecol.* 23, 1219–1230. doi:10.1007/s10980-008-9292-x
- Glen, A.S., Cockburn, S., Nichols, M., Ekanayake, J., Warburton, B., 2013. Optimising camera traps for monitoring small mammals. *PLoS One* 8, e67940. doi:10.1371/journal.pone.0067940
- Glista, D.J., DeVault, T.L., DeWoody, J.A., 2009. A review of mitigation measures for reducing wildlife mortality on roadways. *Landsc. Urban Plan.* 91, 1–7. doi:10.1016/j.landurbplan.2008.11.001
- Glista, D.J., DeVault, T.L., DeWoody, J.A., 2008. Vertebrate road mortality predominantly impacts amphibians. *Herpetol. Conserv. Biol.* 3, 77–87.
- Gliwicz, J., 1988. Sexual Dimorphism in Small Mustelids: Body Diameter Limitation. *Oikos* 53, 411–414.
- Golley, F.B., Petruszewicz, K., Ryszkowski, L., 1975. Small mammals : their productivity and population dynamics. Cambridge University Press.
- Goosem, M., Weston, N., Bushnell, S., 2005. Effectiveness of rope bridge arboreal overpasses and faunal underpasses in providing connectivity for rainforest fauna. *Road Ecol. Center, John Muir Inst. Environ. UC Davis*.
- Göran, E., Neumann, W., 2012. Does hunting disturbances increase risk for wildlife-vehicle collisions?, in: *Infra Eco Network Europe*. p. 143.
- Gosselink, T., Van Deeelen, T., Warner, R., Mankin, P., 2007. Survival and Cause-Specific Mortality of Red Foxes in Agricultural and Urban Areas of Illinois. *J. Wildl. Manage.* 71, 1862–1873. doi:10.2193/2006-020
- Grashof-Bokdam, C.J., van Langevelde, F., 2005. Green veining: Landscape determinants of biodiversity in European agricultural landscapes. *Landsc. Ecol.* 20, 417–439. doi:10.1007/s10980-004-5646-1
- Griffin, B., 2001. Prolific cats: The estrous cycle. *Compend. Contin. Educ. Pract. Vet.* 23, 1–8.
- Grillet, P., Lourdais, O., Boissinot, A., Besnard, A., 2015. Small woods positively influence the occurrence and abundance of the common frog (*Rana temporaria*) in a traditional farming landscape. *Amphibia-Reptilia* 36, 417–424. doi:10.1163/15685381-00003013
- Grilo, C., Bissonette, J. a., Santos-Reis, M., 2009. Spatial-temporal patterns in Mediterranean carnivore road casualties: Consequences for mitigation. *Biol. Conserv.* 142, 301–313. doi:10.1016/j.biocon.2008.10.026
- Grilo, C., Bissonette, J. a., Santos-Reis, M., 2008. Response of carnivores to existing highway culverts and underpasses: implications for road planning and mitigation. *Biodivers. Conserv.* 17, 1685–1699. doi:10.1007/s10531-008-9374-8
- Grinnell, J., 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. *Auk* 34, 427–433. doi:10.2307/4072271
- Grosman, P.D., Jaeger, J.A.G., Biron, P.M., Dussault, C., 2009. Reducing Moose – Vehicle Collisions through Salt Pool Removal and Displacement : an Agent-Based Modeling Approach 14.
- Grovenburg, T.W., Jenks, J.A., Monteith, K.L., 2008. Factors affecting road mortality of whitetailed deer in eastern South Dakota.
- Grzimek, B., Schlager, N., Olendorf, D., American Zoo and Aquarium Association., 2003. Grzimek’s animal life encyclopedia. Gale.
- Guderyahn, L.B., Smithers, A.P., Mims, M.C., 2016. Assessing habitat requirements of pond-breeding amphibians in a highly urbanized landscape: implications for management. *Urban Ecosyst.* 19, 1801–1821. doi:10.1007/s11252-016-0569-6
- Guil, F., Agudín, S., El-Khadir, N., Fernandez-Olalla, M., Figueredo, J., Domínguez, F.G., Garzon, P., Gonzalez, G., Muñoz-Igualada, J., Oria, J., Silvestre, F., 2010. Factors conditioning the camera-trapping efficiency for the

- Iberian lynx (*Lynx pardinus*). Eur. J. Wildl. Res. 56, 633–640. doi:10.1007/s10344-009-0353-5
- Guinard, E., Prodon, R., Barbraud, C., 2015. Case study: a robust method to obtain defendable data on wildlife mortality, in: Handbook of Road Ecology. pp. 96–100.
- Gunson, K., Zimmermann, F., 2015. Road-Wildlife mitigation planning can be improved by identifying the patterns and processes associated with wildlife-vehicle collisions, in: Handbook of Road Ecology. pp. 101–109.
- Gunson, K.E., Mountrakis, G., Quackenbush, L.J., 2011. Spatial wildlife-vehicle collision models: a review of current work and its application to transportation mitigation projects. J. Environ. Manage. 92, 1074–82. doi:10.1016/j.jenvman.2010.11.027
- Gužvica, G., Bošnjak, I., Bielen, A., Babić, D., Radanović-Gužvica, B., Šver, L., 2014. Comparative analysis of three different methods for monitoring the use of green bridges by wildlife. PLoS One 9, e106194. doi:10.1371/journal.pone.0106194
- Hacker, H.P., Pearson, H.S., 1952. The growth, survival, wandering and variation of the long-tailed field mouse, *Apodemus sylvaticus*. Biometrika 39, 389–413.
- Haddad, N.M., Brudvig, L. a, Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., Lovejoy, T.E., Sexton, J.O., Austin, M.P., Collins, C.D., Cook, W.M., Damschen, E.I., Ewers, R.M., Foster, B.L., Jenkins, C.N., King, A.J., Laurance, W.F., Levey, D.J., Margules, C.R., Melbourne, B. a, Nicholls, a O., Orrock, J.L., Song, D., Townshend, J.R., 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth ecosystems 1–9. doi:10.1126/sciadv.1500052
- Hagenauer, M.H., King, A.F., Possidente, B., McGinnis, M.Y., Lumia, A.R., Peckham, E.M., Lee, T.M., 2011. Changes in circadian rhythms during puberty in *Rattus norvegicus*: Developmental time course and gonadal dependency. Horm. Behav. 60, 46–57. doi:10.1016/j.yhbeh.2011.03.001
- Halle, S., 2006. Polyphasic Activity Patterns in Small Mammals. Folia Primatol. 77, 15–26. doi:10.1159/000089693
- Hamer, A.J., Langton, T., Lesbarrères, D., 2015. Making a safe leap forward: mitigating road impacts on amphibians, in: van der Ree, R., Smith, D.J., Grilo, C. (Eds.), Handbook of Road Ecology. Wiley Blackwell, pp. 261–270.
- Hamer, A.J., McDonnell, M.J., 2008. Amphibian ecology and conservation in the urbanising world: A review. Biol. Conserv. 141, 2432–2449. doi:10.1016/j.biocon.2008.07.020
- Hamer, A.J., Smith, P.J., McDonnell, M.J., 2012. The importance of habitat design and aquatic connectivity in amphibian use of urban stormwater retention ponds. Urban Ecosyst. 15, 451–471. doi:10.1007/s11252-011-0212-5
- Hammersley, J.M., 1957. Percolation Processes: Lower Bounds for the Critical Probability. Ann. Math. Stat. 28, 790–795. doi:10.1214/aoms/1177706894
- Hanley, M.E., Wilkins, J.P., 2015. On the verge? Preferential use of road-facing hedgerow margins by bumblebees in agro-ecosystems. J. Insect Conserv. 19, 67–74. doi:10.1007/s10841-014-9744-3
- Hanski, I., 2011. Habitat Loss, the Dynamics of Biodiversity, and a Perspective on Conservation. Ambio 40, 248–255. doi:10.1007/s13280-011-0147-3
- Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. Nature 396, 41–49.
- Hardy, A., Clevenger, A.P., Huijser, M.P., Neale, G., 2003. An overview of methods and approaches for evaluating the effectiveness of wildlife crossing structures: emphasizing the science in applied science, in: International Conference on Ecology and Transportation. pp. 319–330.
- Hartel, T., 2008. Movement activity in a *Bombina variegata* population from a deciduous forested landscape. North. West. J. Zool. 4, 79–90.
- Haslem, A., Bennett, A.F., 2011. Countryside vegetation provides supplementary habitat at the landscape scale

- for woodland birds in farm mosaics. *Biodivers. Conserv.* 20, 2225–2242. doi:10.1007/s10531-011-0084-2
- Hassall, C., Anderson, S., 2015. Stormwater ponds can contain comparable biodiversity to unmanaged wetlands in urban areas. *Hydrobiologia* 745, 137–149. doi:10.1007/s10750-014-2100-5
- Hastie, T., Tibshirani, R., 1987. Generalized Additive Models: Some Applications. *J. Am. Stat. Assoc.* 82, 371. doi:10.2307/2289439
- Hayes, T.B., Case, P., Chui, S., Chung, D., Haeffele, C., Haston, K., Lee, M., Mai, V.P., Marjuoa, Y., Parker, J., Tsui, M., 2006. Pesticide Mixtures, Endocrine Disruption, and Amphibian Declines: Are We Underestimating the Impact? *Environ. Health Perspect.* 114, 40–50. doi:10.1289/ehp.8051
- Healey, D., Hovel, K.A., 2004. Seagrass bed patchiness: effects on epifaunal communities in San Diego Bay, USA. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 313, 155–174. doi:10.1016/j.jembe.2004.08.002
- Hellstedt, P., Henttonen, H., 2006. Home range, habitat choice and activity of stoats (*Mustela erminea*) in a subarctic area. *J. Zool.* 0, 060316061830001–??? doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00072.x
- Hels, T., Buchwald, E., 2001. The effect of road kills on amphibian populations. *Biol. Conserv.* 99, 331–340. doi:10.1016/S0006-3207(00)00215-9
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V., Bugter, R., 2007. How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *J. Appl. Ecol.* 44, 340–351. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x
- Henry, C., 2004. Organisation socio-spatiale d’une population de renards roux. Université Louis Pasteur Strasbourg 1.
- Heyser, C.J., Chemero, A., 2012. Novel object exploration in mice: Not all objects are created equal. *Behav. Processes* 89, 232–238. doi:10.1016/j.beproc.2011.12.004
- Hietala-Koivu, R., Lankoski, J., Tarmi, S., 2004. Loss of biodiversity and its social cost in an agricultural landscape. *Agric. Ecosyst. Environ.* 103, 75–83. doi:10.1016/j.agee.2003.10.015
- Hill, M., 1939. The Reproductive Cycle of the Male Weasel (*Mustela nivalis*). *Proc. Zool. Soc. London* B109, 481–512. doi:10.1111/j.1096-3642.1939.tb00724.x
- Hinsley, S.A., Bellamy, P.E., 2000. The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: A review. *J. Environ. Manage.* 60, 33–49. doi:10.1006/jema.2000.0360
- Hoffmann, M., Sillero-Zubiri, C., 2016. *Vulpes vulpes*, Red Fox. IUCN Red List Threat. Species 2016 e.T23062A4, 1–10.
- Holderegger, R., Di Giulio, M., 2010. The genetic effects of roads: A review of empirical evidence. *Basic Appl. Ecol.* 11, 522–531. doi:10.1016/j.baee.2010.06.006
- Holling, C.S., 1973. Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4, 1–23. doi:10.1146/annurev.es.04.110173.000245
- Holm, S., 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scand. J. Stat.* 6, 65–70.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3–35. doi:10.1890/04-0922
- Horner, A.M., Biknevicius, A.R., 2010. A comparison of epigeal and subterranean locomotion in the domestic ferret (*Mustela putorius furo*: Mustelidae: Carnivora). *Zoology* 113, 189–197. doi:10.1016/j.zool.2009.11.001
- Hubbard, M.W., Danielson, B.J., Schmitz, R.A., 2000. Factors Influencing the Location of Deer-Vehicle Accidents

- in Iowa. *J. Wildl. Manage.* 64, 707. doi:10.2307/3802740
- Hughes, J.B., Roughgarden, J., 2000. Species Diversity and Biomass Stability. *Am. Nat.* 155, 618–627. doi:10.1086/303348
- Hughson, D.L., Darby, N.W., Dungan, J.D., 2010. Comparison of motion-activated cameras for wildlife investigations. *Calif. FISH GAME* 96, 101–109.
- Huijser, M.P., Paul, K.J.S., Oechsli, L., Clevenger, A.P., Ecologist, S., Ford, A., Louise, L., Box, P.O., Springs, R.H., 2008. Wildlife-Vehicle Collision and Crossing Mitigation Plan for Hwy 93S in Kootenay and Banff National Park and the Roads in and Around Radium Hot Springs Montana State University Wildlife-Highway Crossing Mitigation Measures Technical Report Documentation Pa.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415–427.
- Ibisch, P.L., Hoffmann, M.T., Kreft, S., Pe'er, G., Kati, V., Biber-Freudenberger, L., DellaSala, D.A., Vale, M.M., Hobson, P.R., Selva, N., 2016. A global map of roadless areas and their conservation status. *Science* (80-.). 354, 1423–1427. doi:10.1126/science.aaf7166
- Iglesias, C., Mata, C., Malo, J.E., 2012. The Influence of Traffic Noise on Vertebrate Road Crossing Through Underpasses. *Ambio* 41, 193–201. doi:10.1007/s13280-011-0145-5
- Ikeda, T., Uchida, K., Matsuura, Y., Takahashi, H., Yoshida, T., Kaji, K., Koizumi, I., 2016. Seasonal and diel activity patterns of eight sympatric mammals in Northern Japan revealed by an intensive camera-trap survey. *PLoS One* 11, e0163602. doi:10.1371/journal.pone.0163602
- Illouz, T., 2009. Les animaux dans la ville. *SciencesPo*.
- INSEE, 2016. Estimation de la population au 1^{er} janvier 2016 [WWW Document]. URL <https://www.insee.fr/fr/statistiques/1893198> (accessed 8.27.17).
- IUCN, 2015. *Lithobates catesbeianus* (American bullfrog) predation, The IUCN Red List of Threatened Species 2015.
- Jaarsma, C.F., van Langevelde, F., Botma, H., 2006. Flattened fauna and mitigation: Traffic victims related to road, traffic, vehicle, and species characteristics. *Transp. Res. Part D Transp. Environ.* 11, 264–276. doi:10.1016/j.trd.2006.05.001
- Jackson, N.D., Fahrig, L., 2011. Relative effects of road mortality and decreased connectivity on population genetic diversity. *Biol. Conserv.* 144, 3143–3148. doi:10.1016/j.biocon.2011.09.010
- Jacob, J., 2003. Short-term effects of farming practices on populations of common voles. *Agric. Ecosyst. Environ.* 95, 321–325.
- Jacob, J., Hempel, N., 2003. Effects of farming practices on spatial behaviour of common voles. *J. Ethol.* 21, 45–50.
- Jaeger, J. a. G., Bowman, J., Brennan, J., Fahrig, L., Bert, D., Bouchard, J., Charbonneau, N., Frank, K., Gruber, B., von Toschanowitz, K.T., 2005. Predicting when animal populations are at risk from roads: an interactive model of road avoidance behavior. *Ecol. Modell.* 185, 329–348. doi:10.1016/j.ecolmodel.2004.12.015
- Jaeger, J. a. G., Fahrig, L., 2004. Effects of road fencing on population persistence. *Conserv. Biol.* 18, 1651–1657. doi:10.1111/j.1523-1739.2004.00304.x
- Janečka, J.E., Munkhtsog, B., Jackson, R.M., Naranbaatar, G., Mallon, D.P., Murphy, W.J., 2011. Comparison of noninvasive genetic and camera-trapping techniques for surveying snow leopards. *J. Mammal.* 92, 771–783. doi:10.1644/10-MAMM-A-036.1
- Janin, A., Léna, J.-P., Ray, N., Delacourt, C., Allemand, P., Joly, P., 2009. Assessing landscape connectivity with calibrated cost-distance modelling: predicting common toad distribution in a context of spreading agriculture. *J. Appl. Ecol.* 46, 833–841. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01665.x
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewski, B., Zub, K., Nowakowski, W., 2000. Activity patterns of radio-tracked weasels *Mustela nivalis* in Białowieża National Park (E Poland). *Ann. Zool. Fennici* 37, 161–168.

- Jędrzejewski, W., Rychlik, L., Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., 1993. Responses of Bank Voles to Odours of Seven Species of Predators: Experimental Data and Their Relevance to Natural Predator-Vole Relationships. *Oikos* 68, 251. doi:10.2307/3544837
- Jennings, N., Smith, R.K., Hackländer, K., Harris, S., White, P.C.L., 2006. Variation in demography, condition and dietary quality of hares *Lepus europaeus* from high-density and low-density populations. *Wildlife Biol.* 12, 179–189. doi:10.2981/0909-6396(2006)12[179:VIDCAD]2.0.CO;2
- Jodoin, Y., Lavoie, C., Villeneuve, P., Theriault, M., Beaulieu, J., Belzile, F., 2008. Highways as corridors and habitats for the invasive common reed *Phragmites australis* in Quebec, Canada. *J. Appl. Ecol.* 45, 459–466. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01362.x
- Joly, P., Miaud, C., Lehmann, A., Grolet, O., 2001. Habitat Matrix Effects on Pond Occupancy in Newts. *Conserv. Biol.* 15, 239–248. doi:10.1046/j.1523-1739.2001.99200.x
- Jones, E., Coman, B., 1982. Ecology of the Feral Cat, *Felis catus* (L.), in South-Eastern Australia III.* HOME Ranges and Population Ecology in Semiarid North-West Victoria. *Wildl. Res.* 9, 409. doi:10.1071/WR9820409
- Jost, J.-P., Jost, Y.-C., 2005. Le renard aspect, comportement, urbanisation. Cabédita.
- Judge, J., Wilson, G.J., Macarthur, R., Delahay, R.J., McDonald, R.A., 2015. Density and abundance of badger social groups in England and Wales in 2011–2013. *Sci. Rep.* 4, 3809. doi:10.1038/srep03809
- Jumeau, J., Handrich, Y., 2013. Analyse expérimentale des traversées d’une infrastructure routière par la petite faune. Suivi photo et vidéo des hamstéroducts.
- Jumeau, J., Petrod, L., Handrich, Y., 2017. A comparison of camera trap and permanent recording video camera efficiency in wildlife underpasses. *Ecol. Evol.* 0, 1–9. doi:10.1002/ece3.3149
- Kark, S., van Rensburg, B.J., 2006. Ecotones: Marginal or Central Areas of Transition? *Isr. J. Ecol. Evol.* 52, 29–53. doi:10.1560/IJEE.52.1.29
- Karouna-Renier, N.K., Sparling, D.W., 2001. Relationships between ambient geochemistry, watershed land-use and trace metal concentrations in aquatic invertebrates living in stormwater treatment ponds. *Environ. Pollut.* 112, 183–192. doi:10.1016/S0269-7491(00)00119-6
- Karraker, N.E., Gibbs, J.P., Vonesh, J.R., 2008. Impacts of Road Deicing Salt on the Demography of Vernal Pool-Breeding Amphibians. *Ecol. Appl.* 18, 724–734. doi:10.1890/07-1644.1
- Kaufmann, J., Jurga, R., 1999. Fortress Europe: European Fortifications Of World War II, 1st ed. First Da Capo Press.
- Kazemi, V.D., Jafari, H., Yavari, A., 2016. Spatio-Temporal Patterns of Wildlife Road Mortality in Golestan National Park-North East of Iran. *Open J. Ecol.* 6, 312–324. doi:10.4236/oje.2016.66031
- Keller, L., 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 17, 230–241. doi:10.1016/S0169-5347(02)02489-8
- Kelly, M.J., Holub, E.L., 2008. Camera Trapping of Carnivores: Trap Success Among Camera Types and Across Species, and Habitat Selection by Species, on Salt Pond Mountain, Giles County, Virginia. *Northeast. Nat.* 15, 249–262. doi:10.1656/1092-6194(2008)15[249:CTOCTS]2.0.CO;2
- Kinley, T.A., Newhouse, N.J., 2009. Badger Roadkill Risk in Relation to the Presence of Culverts and Jersey Barriers. *Northwest Sci.* 83, 148–153. doi:10.3955/046.083.0206
- Klemann, N., Joachim Pelz, H., 2006. The feeding pattern of the Norway rat (*Rattus norvegicus*) in two differently structured habitats on a farm. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 97, 293–302. doi:10.1016/j.applanim.2005.08.004
- Knapp, M., Saska, P., Knappová, J., Vonička, P., Moravec, P., Kůrka, A., Anděl, P., 2013. The habitat-specific effects of highway proximity on ground-dwelling arthropods: Implications for biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 164, 22–29. doi:10.1016/j.biocon.2013.04.012
- Kociolek, a V., Clevenger, a P., St Clair, C.C., Proppe, D.S., 2011. Effects of road networks on bird populations.

- Conserv. Biol. 25, 241–9. doi:10.1111/j.1523-1739.2010.01635.x
- König, C., 2013. Les ravageurs, menace pour nos céréales 1–24.
- Körner, A., Dulac, J., 2012. Estimating road and railway infrastructure capacity and costs.
- Korpela, K., Helle, P., Henttonen, H., Korpimäki, E., Sundell, J., Koskela, E., Ovaskainen, O., Pietiä, H., Valkama, J., Huitu, O., 2014. Predator – vole interactions in northern Europe : the role of small mustelids revised. *Proc. R. Soc. B* 281.
- Kranz, A., Abramov, A.V., Herrero, J., Maran, T., 2016. *Meles meles*. IUCN Red List Threat. Species 2016 8235, e.T29673A45203002. doi:10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T29673A45203002.en
- Kurek, P., Kapusta, P., Holeksa, J., 2013. Burrowing by badgers (*Meles meles*) and foxes (*Vulpes vulpes*) changes soil conditions and vegetation in a European temperate forest. *Ecol. Res.* 29, 1–11. doi:10.1007/s11284-013-1094-1
- Kušta, T., Keken, Z., Ježek, M., Kůta, Z., 2015. Effectiveness and costs of odor repellents in wildlife-vehicle collisions: A case study in Central Bohemia, Czech Republic. *Transp. Res. Part D Transp. Environ.* 38, 1–5. doi:10.1016/j.trd.2015.04.017
- Kuzmin, S., Tarkhnishvili, D., Ishchenko, V., Dujsebayaeva, T., Tuniyev, B., Papenfuss, T., Beebee, T., Ugurtas, I.H., Sparreboom, M., Rastegar-Pouyani, N., Disi, A.M.M., Anderson, S., Denoël, M., Andreone, F., 2009. *Pelophylax ridibundus*, Eurasian Marsh Frog. IUCN Red List Threat. Species 2009 e.T58705A11825745 8235.
- Laist, D.W., Knowlton, A.R., Mead, J.G., Collet, A.S., Podesta, M., 2001. Collisions between ships and whales. *Mar. Mammal Sci.* 17, 35–75. doi:10.1111/j.1748-7692.2001.tb00980.x
- Land, D., Lotz, M., 1996. Wildlife crossing designs and use by florida panthers and other wildlife in southwest florida, in: *Transportation Related Wildlife Mortality Seminar*. pp. 350–355.
- Lande, R., 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* (80-.). 241, 1455–1460. doi:10.1126/science.3420403
- Lang, A., Filser, J., Henschel, J.R., 1999. Predation by ground beetles and wolf spiders on herbivorous insects in a maize crop. *Agric. Ecosyst. Environ.* 72, 189–199. doi:10.1016/S0167-8809(98)00186-8
- Lantová, P., Zub, K., Koskela, E., Šíchová, K., Borowski, Z., 2011. Is there a linkage between metabolism and personality in small mammals? The root vole (*Microtus oeconomus*) example. *Physiol. Behav.* 104, 378–383. doi:10.1016/j.physbeh.2011.04.017
- Lao, Y., Wu, Y.-J., Corey, J., Wang, Y., 2011. Modeling animal-vehicle collisions using diagonal inflated bivariate Poisson regression. *Accid. Anal. Prev.* 43, 220–7. doi:10.1016/j.aap.2010.08.013
- Lars-Henrik, O., 2013. *Guide Delachaux des traces d'animaux*. Delachaux & Niestlé.
- Laurance, W.F., Clements, G.R., Sloan, S., O'Connell, C.S., Mueller, N.D., Goosem, M., Venter, O., Edwards, D.P., Phalan, B., Balmford, A., Van Der Ree, R., Arrea, I.B., 2014. A global strategy for road building. *Nature* 513, 229–232. doi:10.1038/nature13717
- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G., Sampaio, E., Heinz, H.J., 2002. Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. *Conserv. Biol.* 16, 605–618.
- Le Cœur, D., Baudry, J., Burel, F., Thenail, C., 2002. Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agric. Ecosyst. Environ.* 89, 23–40. doi:10.1016/S0167-8809(01)00316-4
- Le Féon, V., Burel, F., Chifflet, R., Henry, M., Ricroch, A., Vaissière, B.E., Baudry, J., 2013. Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 166, 94–101. doi:10.1016/j.agee.2011.06.020
- Le Viol, I., Chiron, F., Julliard, R., Kerbiriou, C., 2012. More amphibians than expected in highway stormwater

- ponds. *Ecol. Eng.* 47, 146–154. doi:10.1016/j.ecoleng.2012.06.031
- Le Viol, I., Mocq, J., Julliard, R., Kerbiriou, C., 2009. The contribution of motorway stormwater retention ponds to the biodiversity of aquatic macroinvertebrates. *Biol. Conserv.* 142, 3163–3171. doi:10.1016/j.biocon.2009.08.018
- Lesbarrères, D., Lodé, T., Merilä, J., 2004. What type of amphibian tunnel could reduce road kills? *Oryx* 38, 220–223. doi:10.1017/S0030605304000389
- Lester, D., 2015. Effective Wildlife Roadkill Mitigation. *J. Traffic Transp. Eng.* 3, 42–51. doi:10.17265/2328-2142/2015.01.005
- Levins, R., 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15, 237–240. doi:10.1093/besa/15.3.237
- Li, H., Li, D., Li, T., Qiao, Q., Yang, J., Zhang, H., 2010. Application of least-cost path model to identify a giant panda dispersal corridor network after the Wenchuan earthquake—Case study of Wolong Nature Reserve in China. *Ecol. Modell.* 221, 944–952. doi:10.1016/J.ECOLMODEL.2009.12.006
- Li, S., McShea, W.J., Wang, D., Huang, J., Shao, L., 2012. A direct comparison of camera-trapping and sign transects for monitoring wildlife in the Wanglang National Nature Reserve, China. *Wildl. Soc. Bull.* 36, 538–545. doi:10.1002/wsb.161
- Libois, R., Waechter, A., Société française pour l'étude et la protection des mammifères., 1991. La Fouine (Martes foina (Erxleben, 1777)). Société française pour l'étude et la protection des mammifères.
- Lindborg, R., Plue, J., Andersson, K., Cousins, S.A.O., 2014. Function of small habitat elements for enhancing plant diversity in different agricultural landscapes. *Biol. Conserv.* 169, 206–213. doi:10.1016/j.biocon.2013.11.015
- Little, S., 2003. The influence of predator-prey relationships on wildlife passage evaluation, in: ICOET. pp. 277–292.
- Little, S.J., Harcourt, R.G., Clevenger, A.P., 2002. Do wildlife passages act as prey-traps? *Biol. Conserv.* 107, 135–145. doi:10.1016/S0006-3207(02)00059-9
- Locey, K.J., Lennon, J.T., 2016. Scaling laws predict global microbial diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 5970–5975. doi:10.1073/pnas.1521291113
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A., 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* (80-.). 294.
- Loyer, B., 2014. Traces et empreintes. NATHAN.
- Luell, B., Bekker, H., Cuperus, R., Dufek, J., Fry, G., Hicks, C., Hlaváč, V., Keller, V., Rosell, C., Sangwine, T., Tørsløv, N., Wandall, B., 2003. Wildlife and traffic: a European handbook for identifying conflicts and designing solutions.
- Luikart, G., Ryman, N., Tallmon, D.A., Schwartz, M.K., Allendorf, F.W., 2010. Estimation of census and effective population sizes: the increasing usefulness of DNA-based approaches. *Conserv. Genet.* 11, 355–373. doi:10.1007/s10592-010-0050-7
- Lundberg, A., Kapfer, J., Måren, I.E., 2017. Reintroduced mowing can counteract biodiversity loss in abandoned meadows. *Erdkunde* 71, 127–142. doi:10.3112/erdkunde.2017.02.03
- Lyra-Jorge, M.C., Ciocheti, G., Pivello, V.R., Meirelles, S.T., 2008. Comparing methods for sampling large- and medium-sized mammals: camera traps and track plots. *Eur. J. Wildl. Res.* 54, 739–744. doi:10.1007/s10344-008-0205-8
- MacDonald, D., Ingersoll, C., Berger, T., 2000. Development and Evaluation of Consensus-Based Sediment Quality Guidelines for Freshwater Ecosystems. *Gch. Environm. Contam. Toxicol.* 39, 20–31.

- Macdonald, D.W., Newman, C., 2006. Population dynamics of badgers (*Meles meles*) in Oxfordshire, U.K.: numbers, density and cohort life histories, and a possible role of climate change in population growth. *J. Zool.* 256, 121–138. doi:10.1017/S0952836902000158
- Macdonald, D.W., Newman, C., Dean, J., Buesching, C.D., Johnson, P.J., 2004. The distribution of Eurasian badger, *Meles meles*, setts in a high-density area: field observations contradict the sett dispersion hypothesis. *Oikos* 106, 295–307. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.12879.x
- Malmgren, J.C., 2002. How does a newt find its way from a pond? Migration patterns after breeding and metamorphosis in great crested newts (*Triturus cristatus*) and smooth newts (*T. vulgaris*). *Herpetol. J.* 12, 29–35.
- Malo, J.E., Hervás, I., Herranz, J., Mata, C., Suárez, F., 2005. How many days to monitor a wildlife passage? Species detection patterns and the estimation of the vertebrate fauna using crossing structures at a motorway. *Proc. 2005 Int. Conf. Ecol. Transp.* Eds. Irwin CL, Garrett P, McDermott KP. *Cent. Transp. Environ.* North Carolina State Univ. Raleigh, NC pp. 406–413.
- Mangel, M., Talbot, L.M., Meffe, G.K., Agardy, M.T., Alverson, D.L., Barlow, J., Botkin, D.B., Budowski, G., Clark, T., Cooke, J., Crozier, R.H., Dayton, P.K., Elder, D.L., Fowler, C.W., Funtowicz, S., Giske, J., Hofman, R.J., Holt, S.J., Kellert, S.R., Kimball, L.A., Ludwig, D., Magnusson, K., Malayang, B.S., Mann, C., Norse, E.A., Northridge, S.P., Perrin, W.F., Perrings, C., Norse, E.A., Northridge, S.P., Perrin, W.F., Perrings, C., Peterman, R.M., Rabb, G.B., Regier, H.A., Reynolds, J.E., Sherman, K., Sissenwine, M.P., Smith, T.D., Starfield, A., Taylor, R.J., Tillman, M.F., Toft, C., Twiss, J.R., Wilen, J., Young, T.P., 1996. Principles for the Conservation of Wild Living Resources. *Ecol. Appl.* 6, 338–362. doi:10.2307/2269369
- Marchi, J., Belenger, C., 2015. Chiffres-Clés du transport en Alsace 2015.
- Marquet, B., 2014. Le Grand hamster *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758) : contribution à l'étude de l'animal et de son statut en Alsace.
- Marshall, E.J.P., Moonen, A.C., 2002. Field margins in northern Europe: Their functions and interactions with agriculture. *Agric. Ecosyst. Environ.* 89, 5–21. doi:10.1016/S0167-8809(01)00315-2
- Martinig, A.R., Bélanger-Smith, K., 2016. Factors influencing the discovery and use of wildlife passages for small fauna. *J. Appl. Ecol.* 53, 825–836. doi:10.1111/1365-2664.12616
- Martinson, L.H., 1966. Batman. Twentieth Century Fox.
- Marton, M., Markolt, F., Szabo, L., Kozak, L., Lanszki, J., Patko, L., Heltai, M., 2016. Den site selection of the European badger, *Meles meles* and the red fox, *Vulpes vulpes* in Hungary. *FOLIA Zool.* 65, 72–79.
- Massal, L.R., Snodgrass, J.W., Casey, R.E., 2007. Nitrogen pollution of stormwater ponds: Potential for toxic effects on amphibian embryos and larvae. *Appl. Herpetol.* 4, 19–29.
- Mata, C., Hervás, I., Herranz, J., Malo, J.E., Suárez, F., 2009. Seasonal changes in wildlife use of motorway crossing structures and their implication for monitoring programmes. *Transp. Res. Part D Transp. Environ.* 14, 447–452. doi:10.1016/j.trd.2009.05.001
- Mata, C., Hervas, I., Herranz, J., Suarez, F., Malo, J.E., 2008. Are motorway wildlife passages worth building? Vertebrate use of road-crossing structures on a Spanish motorway. *J. Environ. Manage.* 88, 407–415. doi:10.1016/j.jenvman.2007.03.014
- Mateus, A.R. a, Grilo, C., Santos-Reis, M., 2011. Surveying drainage culvert use by carnivores: sampling design and cost-benefit analyzes of track-pads vs. video-surveillance methods. *Environ. Monit. Assess.* 181, 101–9. doi:10.1007/s10661-010-1816-6
- Maxwell, S.L., Fuller, R.A., Brooks, T.M., Watson, J.E.M., 2016. The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* 536, 146–145. doi:10.1038/536143a
- May, S., Norton, T., 1996. Influence of Fragmentation and Disturbance on the Potential Impact of Feral Predators

- on Native Fauna in Australian Forest Ecosystems. *Wildl. Res.* 23, 387. doi:10.1071/WR9960387
- Mazerolle, M.J., Huot, M., Gravel, M., 2005. Behavior of amphibians on the road in response to car traffic. *Herpetologica* 61, 380–388. doi:10.1655/04-79.1
- McCarthy, K., Lathrop, R.G., 2011. Stormwater basins of the New Jersey coastal plain: Subsidies or sinks for frogs and toads? *Urban Ecosyst.* 14, 395–413. doi:10.1007/s11252-011-0161-z
- MCCleery, R.A., Zweig, C.L., Desa, M.A., Hunt, R., Kitchens, W.M., Percival, H.F., 2014. A novel method for camera-trapping small mammals. *Wildl. Soc. Bull.* 38, 887–891. doi:10.1002/wsb.447
- McCollister, M.F., van Manen, F.T., 2010. Effectiveness of Wildlife Underpasses and Fencing to Reduce Wildlife-Vehicle Collisions. *J. Wildl. Manage.* 74, 1722–1731. doi:10.2193/2009-535
- McDonald, W.M., Cassady, C., Clair, S.T., 2004. Elements that promote highway crossing structure use by small mammals in Banff National Park. *J. Appl. Ecol.* 41, 82–93.
- McGregor, R.L., Bender, D.J., Fahrig, L., 2008. Do small mammals avoid roads because of the traffic? *J. Appl. Ecol.* 45, 117–123. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01403.x
- McKinlay, R., Plant, J.A., Bell, J.N.B., Voulvoulis, N., 2008. Endocrine disrupting pesticides: Implications for risk assessment. *Environ. Int.* 34, 168–183. doi:10.1016/j.envint.2007.07.013
- McKinney, M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol. Conserv.* 127, 247–260. doi:10.1016/j.biocon.2005.09.005
- Meadows, P., Meadows, A., 1990. The environmental impact of burrowing animals and animal burrows, in: *Symposia of the Zoological Society of London.*
- Meek, P., Ballard, G., Fleming, P., Falzon, G., 2016. Are we getting the full picture? Animal responses to camera traps and implications for predator studies. *Ecol. Evol.* 6, 3216–25. doi:10.1002/ece3.2111
- Meek, P.D., Ballard, G.-A., Fleming, P.J.S., Schaefer, M., Williams, W., Falzon, G., 2014. Camera traps can be heard and seen by animals. *PLoS One* 9, e110832. doi:10.1371/journal.pone.0110832
- Meek, P.D., Ballard, G., Claridge, A., Kays, R., Moseby, K., O'Brien, T., O'Connell, A., Sanderson, J., Swann, D.E., Tobler, M., Townsend, S., 2014. Recommended guiding principles for reporting on camera trapping research. *Biodivers. Conserv.* 23, 2321–2343. doi:10.1007/s10531-014-0712-8
- Meek, P.D., Pittet, A., 2014. A review of the ultimate camera trap for wildlife research and monitoring, in: *Camera Trapping: Wildlife Management and Research.* CSIRO PUBLISHING, UNIPARK, BLDG 1, LEVEL 1, 195 WELLINGTON RD, LOCKED BAG 10, CLAYTON, VIC 3168, AUSTRALIA, pp. 101–109.
- Meek, P.D., Vernes, K., 2016. Can camera trapping be used to accurately survey and monitor the Hastings River mouse (*Pseudomys oralis*)? *Aust. Mammal.* 38, 44. doi:10.1071/AM15016
- MEEM, 1998. Arrêté du 8 janvier 1998 fixant les prescriptions techniques applicables aux épandages de boues sur les sols agricoles pris en application du décret n° 97-1133 du 8 décembre 1997 relatif à l'épandage des boues issues du traitement des eaux usées, Jo.
- Meia, J.-S., 2003. Le renard : description, comportement, vie sociale, mythologie, observation ... Delachaux et Niestlé.
- Meia, J.-S., 1994. Organisation sociale d'une population de renards (*Vulpes vulpes*) en milieu montagnard. Univ. Neuchâtel Thèse.
- Meia, J.-S., Weber, J.-M., 1995. Home ranges and movements of red foxes in central Europe: stability despite environmental changes. *Can. J. Zool.* 73, 1960–1966.
- Melidonis, C.A., Peter, C.I., 2015. Diurnal pollination, primarily by a single species of rodent, documented in *Protea foliosa* using modified camera traps. *South African J. Bot.* 97, 9–15. doi:10.1016/j.sajb.2014.12.009
- Mermy, D.C., Guignat, H.S., Zammit, R., Heckenmeyer, E., Lizée, M., 2011. Inventaire départemental des cavités

souterraines hors mines du Bas-Rhin.

- Merriam, G., 1984. Connectivity: a fundamental characteristic of landscape pattern., in: Brandt, J., Agger, P. (Eds.), *Methodology in Landscape Ecological Research and Planning*. Roskilde University Centre, Denmark, pp. 5–15.
- Meunier, F.D., Corbin, J., Verheyden, C., Jouventin, P., 1999. Effects of landscape type and extensive management on use of motorway roadsides by small mammals. *Can. J. Zool.* 77, 108–117. doi:10.1139/cjz-77-1-108
- Meunier, F.D., Verheyden, C., Jouventin, P., 2000. Use of roadsides by diurnal raptors in agricultural landscapes. *Biol. Conserv.* 92, 291–298. doi:10.1016/S0006-3207(99)00094-4
- Michel, N., Burel, F., Butet, A., 2006. How does landscape use influence small mammal diversity, abundance and biomass in hedgerow networks of farming landscapes? *Acta Oecologica* 30, 11–20.
- Michel, V., Gosselin, F., Fizesan, A., 2017. Convention pluriannuelle d’objectifs.
- Miquerol, L., 2016. Étude de la mortalité de micromammifères au cours de la réalisation d’un protocole de Capture-Marquage- Recapture. Univeristé Paris-Est Créteil.
- Misslin, R., Ropartz, P., 1981. Responses in Mice To a Novel Object. *Behaviour* 78, 169–177. doi:10.1163/156853981X00301
- Mnif, W., Hassine, A.I.H., Bouaziz, A., Bartegi, A., Thomas, O., Roig, B., 2011. Effect of Endocrine Disruptor Pesticides: A Review. *Int. J. Environ. Res. Public Health* 8, 2265–2303. doi:10.3390/ijerph8062265
- Monastersky, R., 2014. Biodiversity: Life -- a status report. *Nature* 516, 158–161. doi:10.1038/516158a
- Monterroso, P., Rich, L.N., Serronha, A., Ferreras, P., Alves, P.C., 2013. Efficiency of hair snares and camera traps to survey mesocarnivore populations. *Eur. J. Wildl. Res.* 60, 279–289. doi:10.1007/s10344-013-0780-1
- Montgomery, W.I., 1989. Population Regulation in the Wood Mouse, *Apodemus sylvaticus*. I. Density Dependence in the Annual Cycle of Abundance. *J. Anim. Ecol.* 58, 465. doi:10.2307/4842
- Moore, T.L.C., Hunt, W.F., 2012. Ecosystem service provision by stormwater wetlands and ponds – A means for evaluation? *Water Res.* 46, 6811–6823. doi:10.1016/j.watres.2011.11.026
- Morand, A., Carsignol, J., 2016. Amphibians and land transport infrastructure: from land management to ecological engineering, in: IENE. Lyon, France.
- Morand, A., Joly, P., Grolet, O., 1997. Phenotypic variation in metamorphosis in five anuran species along a gradient of stream influence. *Comptes Rendus l’Académie des Sci. - Ser. III - Sci. la Vie* 320, 645–652. doi:10.1016/S0764-4469(97)85698-3
- Morand, A., Pierre, J., 1995. Habitat variability and space utilization by the amphibian communities of the French upper-rhone floodplain. *Hydrobiologia* 300–301, 249–257. doi:10.1007/BF00024465
- Morelle, K., Lehaire, F., Lejeune, P., 2013. Spatio-temporal patterns of wildlife-vehicle collisions in a region with a high-density road network. *Nat. Conserv.* 5. doi:10.3897/natureconservation.5.4634
- Morilhat, C., Bernard, N., Foltête, J.-C., Giraudoux, P., 2008. Neighbourhood landscape effect on population kinetics of the fossorial water vole (*Arvicola terrestris scherman*). *Landsc. Ecol.* 23, 569–579. doi:10.1007/s10980-008-9216-9
- Mortelliti, A., Amori, G., Capizzi, D., Cervone, C., Fagiani, S., Pollini, B., Boitani, L., 2011. Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on the distribution of two arboreal rodents. *J. Appl. Ecol.* 48, 153–162. doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01918.x
- Mouches, A., Alain, 1981. Variations saisonnières du régime alimentaire chez le blaireau européen (*Meles meles* L.). *Rev. d’écologie* [ISSN 0249-7395], 1981, vol. 35, N°2, pp. 183-194.
- MTES, 2017. Éviter, réduire et compenser les impacts sur l’environnement [WWW Document]. Ministère la

- Transit. écologique solidaire. URL <https://www.ecologique-solidaire.gouv.fr/eviter-reduire-et-compenser-impacts-sur-lenvironnement> (accessed 7.21.17).
- MTES, 2016. Mémento de statistiques des transports : Observation et statistiques [WWW Document]. URL <http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/donnees-densemble/1869/873/memento-statistiques-transports.html> (accessed 7.21.17).
- Munguira, M.L., Thomas, J.A., 1992. Use of Road Verges by Butterfly and Burnet Populations, and the Effect of Roads on Adult Dispersal and Mortality. *J. Appl. Ecol.* 29, 316. doi:10.2307/2404501
- Natale, G., Ammassari, L., Basso, N., Ronco, A., 2006. Acute and chronic effects of Cr(VI) on *Hypsiboas pulchellus* embryos and tadpoles. *Dis. Aquat. Organ.* 72, 261–267. doi:10.3354/dao072261
- Navarro-Castilla, A., Mata, C., Ruiz-Capillas, P., Palme, R., Malo, J.E., Barja, I., 2014. Are motorways potential stressors of roadside wood mice (*Apodemus sylvaticus*) populations? *PLoS One* 9, 30–35. doi:10.1371/journal.pone.0091942
- Navàs, F., Rosell, F., 2005. Surveillance de passages de faune et d'autres ouvrages transersaux aux routes : quelles sont les dimensions des ouvrages utilisés pour les petits et moyens mammifères? 1–6.
- Neff, J.M., Stout, S.A., Gunster, D.G., 2005. Ecological Risk Assessment of Polycyclic Aromatic Hydrocarbons in Sediments: Identifying Sources and Ecological Hazard. *Integr. Environ. Assess. Manag.* 1, 22. doi:10.1897/IEAM_2004a-016.1
- Nelder, J.A., Wedderburn, R.W.M., 1972. Generalized Linear Models. *J. R. Stat. Soc. Ser. A* 135, 370. doi:10.2307/2344614
- Neumann, J.L., Griffiths, G.H., Hoodless, A., Holloway, G.J., 2016. The compositional and configurational heterogeneity of matrix habitats shape woodland carabid communities in wooded-agricultural landscapes. *Landsc. Ecol.* 31, 301–315. doi:10.1007/s10980-015-0244-y
- Neumann, W., Ericsson, G., Dettki, H., Bunnefeld, N., Keuler, N.S., Helmers, D.P., Radeloff, V.C., 2012. Difference in spatiotemporal patterns of wildlife road-crossings and wildlife-vehicle collisions. *Biol. Conserv.* 145, 70–78. doi:10.1016/j.biocon.2011.10.011
- Newbold, H.G., 2007. Infra-red vision in ferrets (*Mustela furo*). *Waikato*.
- Newbold, H.G., King, C.M., 2009. Can a predator see “invisible” light? Infrared vision in ferrets (*Mustelo furo*). *Wildl. Res.* 36, 309. doi:10.1071/WR08083
- Newey, S., Davidson, P., Nazir, S., Fairhurst, G., Verdicchio, F., Irvine, R.J., van der Wal, R., 2015. Limitations of recreational camera traps for wildlife management and conservation research: a practitioner’s perspective. *Ambio* 44 Suppl 4, 624–35. doi:10.1007/s13280-015-0713-1
- Newman, R., 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *BioSc* 42, 671–678.
- Ng, J.W., Nielson, C., Cassady, C., Clair, S., 2008. Landscape and traffic factors influencing deer – vehicle collisions in an urban environment.
- Niebuhr, B.B.S., Wosniack, M.E., Santos, M.C., Raposo, E.P., Viswanathan, G.M., da Luz, M.G.E., Pie, M.R., 2015. Survival in patchy landscapes: the interplay between dispersal, habitat loss and fragmentation. *Sci. Rep.* 5, 11898. doi:10.1038/srep11898
- Niedballa, J., Sollmann, R., Courtiol, A., Wilting, A., 2016. camtrapR : an R package for efficient camera trap data management. *Methods Ecol. Evol.* 7, 1457–1462. doi:10.1111/2041-210X.12600
- Niemi, M., 2016. Animal-vehicle collisions – from knowledge to mitigation.
- Noordijk, J., Delille, K., Schaffers, A.P., Sýkora, K. V., 2009. Optimizing grassland management for flower-visiting insects in roadside verges. *Biol. Conserv.* 142, 2097–2103. doi:10.1016/j.biocon.2009.04.009
- Noordijk, J.I., Schaffers, A.N.P., Sýkora, K.A. V, 2008. Diversity of ground beetles (*Coleoptera* : *Carabidae*) and spiders (*Araneae*) in roadside verges with grey hair-grass vegetation 5759, 257–265.

- Noro, M., Hara, F., Hagiwara, T., Hashiba, M., Ikeda, K., 2012. Prevention of Deer-Vehicle Collisions by Using the Sound Produced by Tires Passing Over Grooved Pavement, in: IENE International Conference . Potsdam, p. 193.
- Norrdahl, K., Korpimäki, E., 2000. The impact of predation risk from small mustelids on prey populations. *Mamm. Rev.* 30, 147–156. doi:10.1046/j.1365-2907.2000.00064.x
- Nowicki, F., Dadu, L., Carsignol, J., Breteau, J.-F., Bielsa, S., 2008. Rapport bibliographique : Routes et chiroptères Etat des connaissances. *Les Rapp.* 1–253.
- Nunney, L., 2016. The effect of neighborhood size on effective population size in theory and in practice. *Heredity (Edinb.)* 117, 224–232. doi:10.1038/hdy.2016.76
- O’Sullivan, O.S., Holt, A.R., Warren, P.H., Evans, K.L., 2017. Optimising UK urban road verge contributions to biodiversity and ecosystem services with cost-effective management. *J. Environ. Manage.* 191, 162–171. doi:10.1016/j.jenvman.2016.12.062
- Öckinger, E., Smith, H.G., 2007. Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *J. Appl. Ecol.* 44, 50–59. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01250.x
- Odonat : Office des données naturalistes du Grand-Est, 2017. Atlas des espèces d’Alsace [WWW Document].
- Odonat : Office des données naturalistes du Grand-Est, 2016. Atlas des espèces d’Alsace [WWW Document]. www.faune-alsace.org. URL http://www.faune-alsace.org/index.php?m_id=620 (accessed 11.24.16).
- Odonat : Office des données naturalistes du Grand-Est, 2014. Atlas des espèces d’Alsace [WWW Document]. www.faune-alsace.org. URL http://www.faune-alsace.org/index.php?m_id=620
- Olsson, M.P.O., Widen, P., 2008a. Effects of highway fencing and wildlife crossings on moose Alces alces movements and space use in southwestern Sweden. *Wildlife Biol.* 14, 111–117. doi:10.2981/0909-6396(2008)14[111:EOHFAW]2.0.CO;2
- Olsson, M.P.O., Widen, P., 2008b. Effects of highway fencing and wildlife crossings on moose Alces alces movements and space use in southwestern Sweden. *Wildlife Biol.* 14, 111–117. doi:10.2981/0909-6396(2008)14[111:EOHFAW]2.0.CO;2
- ONISR, 2015. La sécurité routière en France. Bilan de l’accidentalité de l’année 2014.
- ONISR, 2012. La sécurité routière en France. Bilan de l’accidentalité de l’année 2012.
- Ostfeld, R.S., Miller, M.C., Schnurr, J., 1993. Ear Tagging Increases Tick (Ixodes dammini) Infestation Rates of White-Footed Mice (Peromyscus leucopus). *J. Mammal.* 74, 651–655. doi:10.2307/1382286
- Ouin, A., Burel, F., 2002. Influence of herbaceous elements on butterfly diversity in hedgerow agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 93, 45–53. doi:10.1016/S0167-8809(02)00004-X
- Oxley, D.J., Fenton, M.B., Carmody, G.R., 1974. The Effects of Roads on Populations of Small Mammals. *J. Appl. Ecol.* 11, 51. doi:10.2307/2402004
- Packer, W.C., Layne, J.N., 1991. Foraging Site Preferences and Relative Arboreality of Small Rodents in Florida. *Am. Midl. Nat.* 125, 187. doi:10.2307/2426222
- Pagnucco, K.S., Paszkowski, C.A., Scrimgeour, G.J., 2011. Using cameras to monitor tunnel use by Long-toed Salamanders (Ambystoma macrodactylum): An informative, cost-efficient technique. *Herpetol. Conserv. Biol.* 6, 277–286.
- Pagotto, C., 1999. Etude sur l’émission et le transfert dans les eaux et les sols des éléments-trace métalliques et des hydrocarbures en domaine routier. Université de Poitiers.
- Paine, R.T., 1995. A Conversation on Refining the Concept of Keystone Species. *Conserv. Biol.* 9, 962–964. doi:10.1046/j.1523-1739.1995.09040962.x
- Palma, A.R.T., Gurgel-Gonçalves, R., 2007. Morphometric identification of small mammal footprints from ink

- tracking tunnels in the Brazilian Cerrado. *Rev. Bras. Zool.* 24, 333–343. doi:10.1590/S0101-81752007000200011
- Palstra, F.P., Ruzzante, D.E., 2008. Genetic estimates of contemporary effective population size: what can they tell us about the importance of genetic stochasticity for wild population persistence? *Mol. Ecol.* 17, 3428–47.
- Papanikolaou, A.D., Kühn, I., Frenzel, M., Schweiger, O., 2017. Semi-natural habitats mitigate the effects of temperature rise on wild bees. *J. Appl. Ecol.* 54, 527–536. doi:10.1111/1365-2664.12763
- Parris, K.M., 2006. Urban amphibian assemblages as metacommunities. *J. Anim. Ecol.* 75, 757–764. doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01096.x
- Payam, R., Lei, T., Huan, L., 2009. Cross-Validation, in: *Encyclopedia of Database Systems*. Springer US, Boston, MA, pp. 532–538. doi:10.1007/978-0-387-39940-9_565
- Pease, B.S., Nielsen, C.K., Holzmüller, E.J., 2016. Single-camera trap survey designs miss detections: impacts on estimates of occupancy and community metrics. *PLoS One* 11, e0166689. doi:10.1371/journal.pone.0166689
- Petit, S., Waudby, H.P., Walker, A.T., Zanker, R., Rau, G., 2012. A non-mutilating method for marking small wild mammals and reptiles. *Aust. J. Zool.* 60, 64. doi:10.1071/ZO11088
- Piccione, G., Marafioti, S., Giannetto, C., Panzera, M., Fazio, F., 2013. Daily rhythm of total activity pattern in domestic cats (*Felis silvestris catus*) maintained in two different housing conditions. *J. Vet. Behav. Clin. Appl. Res.* 8, 189–194. doi:10.1016/j.jveb.2012.09.004
- Pillsbury, F.C., Miller, J.R., 2008. Habitat and landscape characteristics underlying anuran community structure along an urban-rural gradient. *Ecol. Appl.* 18, 1107–1118. doi:10.1890/07-1899.1
- Pimm, S.L., Jenkins, C.N., Abell, R., Brooks, T.M., Gittleman, J.L., Joppa, L.N., Raven, P.H., Roberts, C.M., Sexton, J.O., 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* (80-.). 344, 1246752–1246752. doi:10.1126/science.1246752
- Pimm, S.L., Raven, P.H., 2017. The Fate of the World's Plants. *Trends Ecol. Evol.* 32, 317–320. doi:10.1016/j.tree.2017.02.014
- Pollock, K.H., Otto, M., Carolina, N., 1982. Robust estimating of population size in closed animal populations from Capture-Recapture experiments. *J. Chem. Inf. Model.* 53, 1689–1699. doi:10.1017/CBO9781107415324.004
- Pollock, K.H., Otto, M.C., 1983. Robust estimating of population size in closed animal populations from Capture-Recapture experiments. *Biometrics* 39, 1035–1049. doi:10.1017/CBO9781107415324.004
- Poschlod, P., Bakker, J.P., Kahmen, S., 2005. Changing land use and its impact on biodiversity. *Basic Appl. Ecol.* 6, 93–98. doi:10.1016/j.baae.2004.12.001
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25, 345–353. doi:10.1016/j.tree.2010.01.007
- Primack, R.B., Sarrazin, F., Lecomte, J., 2012. *Biologie de la conservation*. Dunod.
- Prunier, J.G., Kaufmann, B., Léna, J.P., Fenet, S., Pompanon, F., Joly, P., 2014. A 40-year-old divided highway does not prevent gene flow in the alpine newt *Ichthyosaura alpestris*. *Conserv. Genet.* 15, 453–468. doi:10.1007/s10592-013-0553-0
- Prut, L., Belzung, C., 2003. The open field as a paradigm to measure the effects of drugs on anxiety-like behaviors: a review. *Eur. J. Pharmacol.* 463, 3–33. doi:10.1016/S0014-2999(03)01272-X
- Puig, J., Sanz, L., Serrano, M., Elosegui, J., 2012. Wildlife roadkills and underpass use in northern Spain. *Environ. Eng. Manag. J.* 11, 1141–1147.
- Punzo, F., 1993. Effect of mercuric chloride on fertilization and larval development in the river frog, *Rana*

- heckscheri (Wright) (Anura: Ranidae). Bull. Environ. Contam. Toxicol. 51, 575–81. doi:10.1007/BF00192175
- Pusenius, J., Viitala, J., 1993. Demography and regulation of breeding density in the field vole, *Microtus agrestis*. Ann. Zool. Fennici 30, 133–142.
- Quéré, J.-P., Le Louarn, H., 2011. Les rongeurs de France Faunistique et biologie, 3rd ed. Quae.
- Ramp, D., Caldwell, J., Edwards, K., Warton, D., Croft, D., 2005. Modelling of wildlife fatality hotspots along the Snowy Mountain Highway in New South Wales, Australia. Biol. Conserv. 126, 474–490. doi:10.1016/j.biocon.2005.07.001
- Ramsey, D.S., Wilson, J.C., 2000. Towards ecologically based baiting strategies for rodents in agricultural systems. Int. Biodeterior. Biodegradation 45, 183–197. doi:10.1016/S0964-8305(00)00059-7
- Rannap, R., Lohmus, A., Linnamagi, M., 2012. Geographic variation in habitat requirements of two coexisting newt species in Europe. Acta Zool. Acad. Sci. hungaricae 58, 69–86.
- Rao, R.S.P., Girish, M.K.S., 2007. Road kills : Assessing insect casualties using flagship taxon. Curr. Sci. 92, 830–837.
- Räsänen, K., Laurila, A., Merilä, J., 2003. Geographic variation in acide stress tolerance of the moor frog *Rana arvalis* I. Local adaptation. Evolution (N. Y). 57, 352. doi:10.1554/0014-3820(2003)057[0352:GVIAS]2.0.CO;2
- Rasmussen, L.V., Christensen, A.E., Danielsen, F., Dawson, N., Martin, A., Mertz, O., Sikor, T., Thongmanivong, S., Xaydongvanh, P., 2017. From food to pest: Conversion factors determine switches between ecosystem services and disservices. Ambio 46, 173–183. doi:10.1007/s13280-016-0813-6
- Ratton, P., Secco, H., da Rosa, C.A., 2014. Carcass permanency time and its implications to the roadkill data. Eur. J. Wildl. Res. 60. doi:10.1007/s10344-014-0798-z
- Ratz, H., 1997. Identification of footprints of some small mammals. Mammalia.
- Rea, V., 2003. Modifying roadside vegetation management practices to reduce vehicular collisions with moose *Alces alces*. Wildlife Biol. 9, 81–91.
- Rea, R. V., Johnson, C.J., Emmons, S., 2014. Characterizing Moose–Vehicle Collision Hotspots in Northern British Columbia. <http://dx.doi.org/10.3996/062013-JFWM-042>. doi:10.3996/062013-JFWM-042
- Read, J.L., Bengsen, A.J., Meek, P.D., Moseby, K.E., 2015. How to snap your cat: optimum lures and their placement for attracting mammalian predators in arid Australia. Wildl. Res. 42, 1. doi:10.1071/WR14193
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemanse, N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. Biol. Rev. 82, 291–318. doi:10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x
- Redon (de), L., Le Viol, I., Jiguet, F., Machon, N., Scher, O., Kerbirou, C., 2015. Road network in an agrarian landscape: Potential habitat, corridor or barrier for small mammals? Acta Oecologica 62, 58–65. doi:10.1016/j.actao.2014.12.003
- Ree, R. van der, Gulle, N., Holland, K., Grift, E. van der, Mata, C., Suarez, F., 2007. Overcoming the Barrier Effect of Roads-How Effective Are Mitigation Strategies? Road Ecol. Cent.
- Reed, D.F., Woodard, T.N., Pojar, T.M., 1975. Behavioral response of mule deer to a highway underpass. J. Wildl. Manage. 39, 361. doi:10.2307/3799915
- Reed, D.H., O’Grady, J.J., Brook, B.W., Ballou, J.D., Frankham, R., 2003. Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. Biol. Conserv. 113, 23–34. doi:10.1016/S0006-3207(02)00346-4
- Reeves, M.K., Jensen, P., Dolph, C.L., Holyoak, M., Trust, K.A., 2010. Multiple stressors and the cause of amphibian abnormalities. Ecol. Monogr. 80, 423–440. doi:10.1890/09-0879.1
- Reid, W. V., Mooney, H.A., Cropper, A., Capistrano, D., Carpenter, S.R., Kanchan, C., Dasgupta, P., Dietz, T.,

- Kumar Duraipapp, A., Hassan, R., Kaspersen, R., Leemans, R., M. May, R., McMichael, T. (A. J.), Pingali, P., Samper, C., Scholes, R., Watson, R.T., Zakri, A.H., Shidong, Z., Ash, N., B., M., Kumar, P., Lee, M., Raudsepp-Hearne, C., Simons, H., Thonell, J., Zurek, M., 2005. Ecosystems and human well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC. doi:10.1196/annals.1439.003
- Reiners, T.E., Eidenschenk, J., Neumann, K., Nowak, C., 2014. Preservation of genetic diversity in a wild and captive population of a rapidly declining mammal, the Common hamster of the French Alsace region. *Mamm. Biol.* 79, 240–246. doi:10.1016/j.mambio.2013.10.004
- Remonti, L., Balestrieri, A., Prigioni, C., 2006. Factors determining badger *Meles meles* sett location in agricultural ecosystems of NW Italy. *Folia Zool.* 55.1, 19–27.
- Rendall, A.R., Sutherland, D.R., Cooke, R., White, J., 2014. Camera trapping: a contemporary approach to monitoring invasive rodents in high conservation priority ecosystems. *PLoS One* 9, e86592. doi:10.1371/journal.pone.0086592
- Resetarits, W.J., Wilbur, H.M., 1991. Calling Site Choice by *Hyla Chrysoscelis*: Effect of Predators, Competitors, and Oviposition Sites. *Ecology* 72, 778–786. doi:10.2307/1940580
- Richard, T., Forman, T., Deblinger, R.D., 2000. The ecological road-effect zone of a Massachusetts (U.S.A.) suburban highway. *Conserv. Biol.* 14, 36–46. doi:10.1046/j.1523-1739.2000.99088.x
- Ricklefs, R.E., Miller, G.L., 2005. *Ecologie*, De Boeck U. ed. Bruxelles.
- Rico, A., Kindlmann, P., Sedláček, F., 2007. Road crossing in bank voles and yellow-necked mice. *Acta Theriol. (Warsz)*. 52, 85–94. doi:10.1007/BF03194203
- Rieger, J.F., Binckley, C.A., Resetarits, W.J., 2004. LARVAL PERFORMANCE AND OVIPOSITION SITE PREFERENCE ALONG A PREDATION GRADIENT. *Ecology* 85, 2094–2099. doi:10.1890/04-0156
- Ries, L., Debinski, D.M., Wieland, M.L., 2001. Conservation Value of Roadside Prairie Restoration to Butterfly Communities. *Conserv. Biol.* 15, 401–411. doi:10.1046/j.1523-1739.2001.015002401.x
- Ripple, W.J., Estes, J.A., Beschta, R.L., Wilmers, C.C., Ritchie, E.G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M.P., Schmitz, O.J., Smith, D.W., Wallach, A.D., Wirsing, A.J., 2014. Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. *Science* (80-.). 343, 1241484–1241484. doi:10.1126/science.1241484
- Ritchie, E.G., Elmhagen, B., Glen, A.S., Letnic, M., Ludwig, G., McDonald, R.A., 2012. Ecosystem restoration with teeth: what role for predators? *Trends Ecol. Evol.* 27, 265–71. doi:10.1016/j.tree.2012.01.001
- Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J. Appl. Ecol.* 39, 157–176. doi:10.1046/j.1365-2664.2002.00695.x
- Rocha, D.G., Ramalho, E.E., Magnusson, W.E., 2016. Baiting for carnivores might negatively affect capture rates of prey species in camera-trap studies. *J. Zool.* 300, 205–212. doi:10.1111/jzo.12372
- Rodríguez, A., Crema, G., Delibes, M., 1996. Use of non-wildlife passages across a high speed railway by terrestrial vertebrates. *J. Appl. Ecol.* 33, 1527–1540.
- Romin, L., Dalton, L., 1992. LACK OF RESPONSE BY MULE DEER TO WILDLIFE WARNING WHISTLES. *Wildl. Soc. Bull.* 20, 382–384.
- Rondinini, C., Ercoli, V., Boitani, L., 2006. Habitat use and preference by polecats (*Mustela putorius* L.) in a Mediterranean agricultural landscape. *J. Zool.* 269, 213–219. doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00073.x
- Roper, T.J., 1992. The structure and function of badger setts. *J. Zool.* 227, 691–694. doi:10.1111/j.1469-7998.1992.tb04425.x
- Roper, T.J., Tait, A.I., Fee, D., Christian, S.F., 1991. Internal structure and contents of three badger (*Meles meles*) setts. *J. Zool.* 225, 115–124. doi:10.1111/j.1469-7998.1991.tb03805.x
- Rosário, I.T., Mathias, M.L., 2004. Annual weight variation and reproductive cycle of the wood mouse (*Apodemus*

- sylvaticus*) in a Mediterranean environment. *Mammalia* 68, 133–140. doi:10.1515/mamm.2004.014
- Rovero, F., Zimmermann, F., Berzi, D., Meek, P., 2013. “Which camera trap type and how many do I need?” A review of camera features and study designs for a range of wildlife research applications. *Hystrix Ital. J. Mammal.* 24, 148–156. doi:10.4404/hystrix-24.2-6316
- Rowcliffe, J., Carbone, C., Jansen, P.A., Kays, R., Kranstauber, B., 2011. Quantifying the sensitivity of camera traps: an adapted distance sampling approach. *Methods Ecol. Evol.* 2, 464–476. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00094.x
- RSPB, 2003. 40,000 “splatometers” can’t be wrong: insect population is in decline | Bird decline, insect decline and neonicotinoids [WWW Document]. URL <https://www.farmlandbirds.net/node/19> (accessed 7.21.17).
- Ruiz-Capillas, P., Mata, C., Malo, J.E., 2015. How many rodents die on the road? Biological and methodological implications from a small mammals??? roadkill assessment on a Spanish motorway. *Ecol. Res.* 30. doi:10.1007/s11284-014-1235-1
- Ruiz-Capillas, P., Mata, C., Malo, J.E., 2013. Road verges are refuges for small mammal populations in extensively managed Mediterranean landscapes. *Biol. Conserv.* 158, 223–229. doi:10.1016/j.biocon.2012.09.025
- Russi, D., ten Brik, P., Farmer, A., Badura, T., Coates, D., Förster, J., Kumar, R., Davidson, N., 2013. The economics of ecosystems and biodiversity for water and wetlands.
- Rytwinski, T., Fahrig, L., 2013. Why are some animal populations unaffected or positively affected by roads? *Oecologia* 173, 1143–1156. doi:10.1007/s00442-013-2684-x
- Saarinén, K., Valtonen, A., Jantunen, J., Saarnio, S., 2005. Butterflies and diurnal moths along road verges: Does road type affect diversity and abundance? *Biol. Conserv.* 123, 403–412. doi:10.1016/j.biocon.2004.12.012
- Sabino-Marques, H., Mira, A., 2010. Living on the verge: are roads a more suitable refuge for small mammals than streams in Mediterranean pastureland? *Ecol. Res.* 26, 277–287. doi:10.1007/s11284-010-0781-4
- Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W., Hanski, I., 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392, 491–494.
- Sachanowicz, K., Zub, K., 2002. Numbers of hibernating *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774) (Chiroptera, Vespertilionidae) and thermal conditions in military bunkers. *Mamm. Biol. - Zeitschrift für Säugetierkd.* 67, 179–184. doi:10.1078/1616-5047-00026
- Sáenz-de-Santa-María, A., Tellería, J.L., 2015. Wildlife-vehicle collisions in Spain. *Eur. J. Wildl. Res.* 61, 399–406. doi:10.1007/s10344-015-0907-7
- Salamolard, M., Butet, A., Leroux, A., Bretagnolle, V., 2000. Responses of an avian predator to variations in prey density at a temperate latitude. *Ecology* 81, 2428–2441. doi:10.1890/0012-9658(2000)081[2428:ROAAPT]2.0.CO;2
- Sánchez-Chardi, A., Nadal, J., 2007. Bioaccumulation of metals and effects of landfill pollution in small mammals. Part I. The greater white-toothed shrew, *Crocidura russula*. *Chemosphere* 68, 703–711. doi:10.1016/j.chemosphere.2007.01.042
- Sané, F., Didier, S., 2007. Typologie des sites de reproduction du crapaud vert (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) en Alsace. *Ciconia* 31, 19–28.
- Santos, S.M., Carvalho, F., Mira, A., Sequeira, F., Teixeira, J., 2011. How Long Do the Dead Survive on the Road? Carcass Persistence Probability and Implications for Road-Kill Monitoring Surveys. *PLoS One* 6, e25383. doi:10.1371/journal.pone.0025383
- Sanzo, D., Hecnar, S.J., 2006. Effects of road de-icing salt (NaCl) on larval wood frogs (*Rana sylvatica*). *Environ. Pollut.* 140, 247–256. doi:10.1016/j.envpol.2005.07.013
- Saucy, F., 1994. Density Dependence in Time Series of the Fossorial Form of the Water Vole, *Arvicola terrestris*. *Oikos* 71, 381. doi:10.2307/3545826

- Saura, S., Bodin, Ö., Fortin, M.-J., 2014. Stepping stones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through habitat networks. *J. Appl. Ecol.* 51, 171–182. doi:10.1111/1365-2664.12179
- Saussol, J.-N., Pineau, C., 2007. Biodiversité et infrastructures de transports terrestres. SETRA, Note d'information - Econ. Environ. Concept. 79, 1–15.
- Sawaya, M.A., Kalinowski, S.T., Clevenger, A.P., 2014. Genetic connectivity for two bear species at wildlife crossing structures in Banff National Park. *Proc. R. Soc. B* 281. doi:10.1098/rspb.2013.1705
- Sayegh, A.S., 2014. Comparing the Performance of Statistical Models for Predicting PM10 Concentrations. *Aerosol Air Qual. Res.* doi:10.4209/aaqr.2013.07.0259
- Schai-Braun, S.C., Rödel, H.G., Hackländer, K., 2012. The influence of daylight regime on diurnal locomotor activity patterns of the European hare (*Lepus europaeus*) during summer. *Mamm. Biol. - Zeitschrift für Säugetierkd.* 77, 434–440. doi:10.1016/j.mambio.2012.07.004
- Scheffers, B.R., Paszkowski, C.A., 2013. Amphibian use of urban stormwater wetlands: The role of natural habitat features. *Landsc. Urban Plan.* 113, 139–149. doi:10.1016/j.landurbplan.2013.01.001
- Scheifele, P.M., Browning, D.G., Collins-Scheifele, L.M., 2003. Analysis and effectiveness of deer whistles for motor vehicles: frequencies, levels, and animal threshold responses. *Acoust. Res. Lett. Online* 4, 71. doi:10.1121/1.1582071
- Scher, O., Thiéry, A., 2005. Odonata, Amphibia and environmental characteristics in motorway stormwater retention ponds (Southern France). *Hydrobiologia* 551, 237–251. doi:10.1007/s10750-005-4464-z
- Schmidt, B.R., 2004. Declining amphibian populations: The pitfalls of count data in the study of diversity, distributions, dynamics, and demography. *Herpetol. J.* 14, 167–174. doi:10.5167/uzh-58012
- Schmidt, N., Asferg, T., Forchhammer, M., 2004. Long-term patterns in European brown hare population dynamics in Denmark: effects of agriculture, predation and climate. *BMC Ecol.* 4, 15. doi:10.1098/rspb.1998.0301
- Schneider, M.F., Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Steffan-Dewenter, I., 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecol. Lett.* 13, 720–735.
- Schuster, R., Römer, H., Germain, R.R., 2013. Using multi-scale distribution and movement effects along a montane highway to identify optimal crossing locations for a large-bodied mammal community. *PeerJ* 1. doi:10.7717/peerj.189
- Seiler, A., Folkesson, L., 2006. Habitat fragmentation due to transportation infrastructure: COST 341 national state-of-the-art report Sweden.
- Sekercioglu, C.H., 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends Ecol. Evol.* 21, 464–71. doi:10.1016/j.tree.2006.05.007
- Semlitsch, R.D., 2000. Principles for Management of Aquatic-Breeding Amphibians. *J. Wildl. Manage.* 64, 615. doi:10.2307/3802732
- Semlitsch, R.D., Bodie, J.R., 1998. Are Small, Isolated Wetlands Expendable? *Conserv. Biol.* 12, 1129–1133. doi:10.1046/j.1523-1739.1998.98166.x
- Serronha, A.M., Mateus, A.R.A., Eaton, F., Santos-Reis, M., Grilo, C., 2013. Towards effective culvert design: monitoring seasonal use and behavior by Mediterranean mesocarnivores. *Environ. Monit. Assess.* 185, 6235–46. doi:10.1007/s10661-012-3020-3
- Seto, K.C., Guneralp, B., Hutyrá, L.R., 2012. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 16083–16088. doi:10.1073/pnas.1211658109
- SETRA, 2015. Historique des indices et parcours depuis 2001 [WWW Document]. Cent. d'études d'expertise sur les risques, l'environnement, la mobilité l'aménagement.

- Sheehan, P.M., 2001. The Late Ordovician Mass Extinction. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 29, 331–364. doi:10.1146/annurev.earth.29.1.331
- Sheffield, L.M., Crait, J.R., Edge, W.D., Wang, G., 2001. Response of American kestrels and gray-tailed voles to vegetation height and supplemental perches. *Can. J. Zool.* 79, 380–385. doi:10.1139/cjz-79-3-380
- Sheperd, B.F., Swihart, R.K., 1995. Spatial dynamics of fox squirrels (*Sciurus niger*) in fragmented landscapes. *Can. J. Zool.* 73, 2098–2105. doi:10.1139/z95-247
- Shuhaimi-Othman, M., Nadzifah, Y., Umirah, N.S., Ahmad, A.K., 2012. Toxicity of metals to tadpoles of the common Sunda toad, *Duttaphrynus melanostictus*. *Toxicol. Environ. Chem.* 94, 364–376. doi:10.1080/02772248.2011.640636
- Shulse, C.D., Semlitsch, R.D., Trauth, K.M., Williams, A.D., 2010. Influences of Design and Landscape Placement Parameters on Amphibian Abundance in Constructed Wetlands. *Wetlands* 30, 915–928. doi:10.1007/s13157-010-0069-z
- Sieg, C.H., 1987. Small Mammals: Pests or Vital Components of the Ecosystem. *Gt. Plains Wildl. Damage Control Work. Proc.*
- Silveira, L., Jácomo, A.T.A., Diniz-Filho, J.A.F., 2003. Camera trap, line transect census and track surveys: a comparative evaluation. *Biol. Conserv.* 114, 351–355. doi:10.1016/S0006-3207(03)00063-6
- Simon, J.A., Snodgrass, J.W., Casey, R.E., Sparling, D.W., 2009. Spatial correlates of amphibian use of constructed wetlands in an urban landscape. *Landsc. Ecol.* 24, 361–373. doi:10.1007/s10980-008-9311-y
- Singleton, G., 2003. Impacts of rodents on rice production in Asia. *IRRI Discuss. Pap. Ser.* 45, 1–30.
- Singleton, G.R., Belmain, S.R., Brown, P.R., Hardy, B., 2010. Rodent outbreaks: ecology and impacts., Los Baños (Philippines): Inter-national Rice Research Institute.
- Sinsch, U., Leskovar, C., Drobig, A., König, A., Grosse, W.-R., 2007. Life-history traits in green toad (*Bufo viridis*) populations: indicators of habitat quality. *Can. J. Zool.* 85, 665–673. doi:10.1139/Z07-046
- Sinsch, U., Oromi, N., Miaud, C., Denton, J., Sanuy, D., 2012. Connectivity of local amphibian populations: Modelling the migratory capacity of radio-tracked natterjack toads. *Anim. Conserv.* 15, 388–396. doi:10.1111/j.1469-1795.2012.00527.x
- Smith-Patten, B.D., Patten, M. a, 2008. Diversity, seasonality, and context of mammalian roadkills in the southern Great Plains. *Environ. Manage.* 41, 844–852. doi:10.1007/s00267-008-9089-3
- Smith, D.J., van der Ree, R., Rosell, C., 2015. Wildlife crossing structures: an effective strategy to restore or maintain wildlife connectivity across roads, in: *Handbook of Road Ecology*. pp. 172–183.
- Smith, G., 2007. Lack of effect of nitrate, nitrite, and phosphate on wood frog (*Rana sylvatica*) tadpoles. *Appl. Herpetol.* 4, 287–291. doi:10.1163/157075407781268309
- Smith, J.K., Coulson, G., 2012. A comparison of vertical and horizontal camera trap orientations for detection of potoroos and bandicoots. *Aust. Mammal.* 34, 196. doi:10.1071/AM11034
- Smith, M., Green, D., 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography (Cop.)*. 28, 110–128.
- Smith, R., Vaughan, J., Harris, S., 2005. A quantitative analysis of the abundance and demography of European hares *Lepus europaeus* in relation to habitat type, intensity of agriculture and climate. *Mamm. Rev.* 35, 1–24. doi:10.1111/j.1365-2907.2005.00057.x
- Smith, T.B., Wayne, R., Girman, D., Bruford, M., 1997. A Role for Ecotones in Generating Rainforest Biodiversity. *Science (80-)*. 276, 1855–1857. doi:10.1126/science.276.5320.1855
- Snodgrass, J.W., Casey, R.E., Joseph, D., Simon, J.A., 2008. Microcosm investigations of stormwater pond sediment toxicity to embryonic and larval amphibians: Variation in sensitivity among species. *Environ. Pollut.* 154, 291–297. doi:10.1016/j.envpol.2007.10.003

- Spellerberg, I., 1998. Ecological effects of roads and traffic : a literature review. *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.* 7, 317–333.
- Spielman, D., Brook, B.W., Frankham, R., 2004. Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101, 15261–4. doi:10.1073/pnas.0403809101
- Spitz, F., Le Louarn, H., Poulet, A., Dassonville, R., 1974. Standardisation des piégeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *La Terre la vie* 4, 564–578.
- Steele, M., Wauters, L., Larsen, K., 2005. Selection, predation and dispersal of seeds by tree squirrels in temperate and boreal forests: are tree squirrels keystone granivores?, in: Forget, P.-M., Lambert, J., Hulme, P., Vander Wall, S. (Eds.), *Seed Fate Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. CABI, pp. 205–222.
- Steimer, T., 2011. Animal models of anxiety disorders in rats and mice: some conceptual issues. *Dialogues Clin. Neurosci.* 13, 495–506.
- Steiner, M., Öckinger, E., Karrer, G., Winsa, M., Jonsell, M., 2016. Restoration of semi-natural grasslands, a success for phytophagous beetles (Curculionidae). *Biodivers. Conserv.* 25, 3005–3022. doi:10.1007/s10531-016-1217-4
- Stephens, P.A., Sutherland, W.J., 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends Ecol. Evol.* 14, 401–405. doi:10.1016/S0169-5347(99)01684-5
- Stoate, C., Boatman, N., Borralho, R., Carvalho, C.R., Snoo, G.R. d., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J. Environ. Manage.* 63, 337–365. doi:10.1006/jema.2001.0473
- Stuart, S.N., 2004. Status and Trends of Amphibian Declines and Extinctions Worldwide. *Science* (80-.). 306, 1783–1786. doi:10.1126/science.1103538
- Sunnucks, P., 2011. Towards modelling persistence of woodland birds: the role of genetics. *Emu* 111, 19. doi:10.1071/MU10008
- Sunyer, P., Muñoz, A., Mazerolle, M.J., Bonal, R., Espelta, J.M., 2016. Wood mouse population dynamics: Interplay among seed abundance seasonality, shrub cover and wild boar interference. *Mamm. Biol. - Zeitschrift für Säugetierkd.* 81, 372–379. doi:10.1016/j.mambio.2016.03.001
- Šver, L., Bielen, A., Križan, J., Gužvica, G., 2016. Camera Traps on Wildlife Crossing Structures as a tool in Gray Wolf (*Canis lupus*) Management - Five-Years Monitoring of Wolf Abundance Trends in Croatia. *PLoS One* 11, e0156748. doi:10.1371/journal.pone.0156748
- Swann, D.E., Hass, C.C., Dalton, D.C., Wolf, S. a., 2004. Infrared-triggered cameras for detecting wildlife: an evaluation and review. *Wildl. Soc. Bull.* 32, 357–365. doi:10.2193/0091-7648(2004)32[357:ICFDWA]2.0.CO;2
- Sydenham, M.A.K., Eldegard, K., Totland, Ø., 2014. Spatio-temporal variation in species assemblages in field edges: seasonally distinct responses of solitary bees to local habitat characteristics and landscape conditions. *Biodivers. Conserv.* 23, 2393–2414. doi:10.1007/s10531-014-0729-z
- Tansley, A., 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology* 16, 284–307.
- Tattersall, F.H., Macdonald, D.W., Hart, B.J., Johnson, P., Manley, W., Feber, R., 2008. Is habitat linearity important for small mammal communities on farmland ? *Society* 39, 643–652.
- Tattersall, F.H., Macdonald, D.W., Hart, B.J., Manley, W.J., Feber, R.E., 2001. Habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*) in a changeable arable landscape. *J. Zool.* 255, 487–494. doi:10.1017/S095283690100156X
- Taylor, B.D., Goldingay, R.L., Lindsay, J.M., 2014. Horizontal or vertical? Camera trap orientations and recording modes for detecting potoroos, bandicoots and pademelons. *Aust. Mammal.* 36, 60. doi:10.1071/AM13012
- Taylor, S., Buergelt, C., Roelke-Parker, M., Homer, B., Rotstein, D., 2002. Causes of mortality of free-ranging

- Florida panthers. *J. Wildl. Dis.* 38, 107–114.
- Théou, P., Bego, F., 2013. Etude des populations de chiroptères de l'île de Sazani. Note naturaliste Initiative PIM.
- Thomas, M.B., Wratten, S.D., Sotherton, N.W., 1991. Creation of "island" habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and emigration. *J. Appl. Ecol.* 28, 906–917. doi:10.2307/2404216
- Tikka, P., Hogmander, H., Koski, P., 2001. Road and railway verges serve as dispersal corridors for grassland plants. *Landsc. Ecol.* 16, 659–666.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., Nowak, M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371, 65–66. doi:10.1038/371065a0
- Tissier, M.L., Handrich, Y., Robin, J.-P., Weitten, M., Pevet, P., Kourkgy, C., Hahold, C., 2016a. How maize monoculture and increasing winter rainfall have brought the hibernating European hamster to the verge of extinction. *Sci. Rep.* 6, 25531. doi:10.1038/srep25531
- Tissier, M.L., Jumeau, J., Croguennec, C., Petit, O., Hahold, C., Handrich, Y., 2016b. An anti-predation device to facilitate and secure the crossing of small mammals in motorway wildlife underpasses. (I) Lab tests of basic design features. *Ecol. Eng.* 95, 738–742. doi:10.1016/j.ecoleng.2016.07.012
- Tjørve, E., 2010. How to resolve the SLOSS debate: Lessons from species-diversity models. *J. Theor. Biol.* 264, 604–612. doi:10.1016/j.jtbi.2010.02.009
- Tobler, M.W., Carrillo-Percastegui, S.E., Leite Pitman, R., Mares, R., Powell, G., 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Anim. Conserv.* 11, 169–178. doi:10.1111/j.1469-1795.2008.00169.x
- Torre, I., Arrizabalaga, A., Diaz, M., 2002. Ratón de campo (*Apodemus sylvaticus* LINNAEUS, 1758). *Galemys* 14, 1–26.
- Traill, L.W., Bradshaw, C.J.A., Brook, B.W., 2007. Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biol. Conserv.* 139, 159–166. doi:10.1016/j.biocon.2007.06.011
- Traill, L.W., Brook, B.W., Frankham, R.R., Bradshaw, C.J.A., 2010. Pragmatic population viability targets in a rapidly changing world. *Biol. Conserv.* 143, 28–34. doi:10.1016/j.biocon.2009.09.001
- Trehwella, W.J., Harris, S., McAllister, F.E., 1988. Dispersal Distance, Home-Range Size and Population Density in the Red Fox (*Vulpes vulpes*): A Quantitative Analysis. *J. Appl. Ecol.* 25, 423. doi:10.2307/2403834
- Trombulak, S.C., Frissell, C.A., 2000. Review of Ecological Effects of Roads on Terrestrial and Aquatic Communities 14, 18–30.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - Ecosystem service management. *Ecol. Lett.* 8, 857–874. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Lurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 87, 661–85. doi:10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x
- Turner, R.K., Daily, G.C., 2008. The Ecosystem Services Framework and Natural Capital Conservation. *Environ. Resour. Econ.* 39, 25–35. doi:10.1007/s10640-007-9176-6
- Underhill, J.E., Angold, P.G., 2000. Effects of roads on wildlife in an intensively modified landscape. *Environ. Rev.* 8, 21–39.
- United Nations, 2017. World Population Prospects: The 2017 Revision, Key Findings and Advance Tables.
- Vacher, J., Michel, V., Fizesan, A., Thiriet, J., Zrak, E., Gosselin, F., 2015. Bilan de dix années de suivi des

- indicateurs de la biodiversité en Alsace. Richesse et diversité spécifiques des communautés d'amphibiens au sein d'un réseau de mares. *Ciconia* 39, 128–136.
- Vadell, M. V., Villafañe, G., Cavia, R., 2014. Are life-history strategies of Norway rats (*Rattus norvegicus*) and house mice (*Mus musculus*) dependent on environmental characteristics? *Wildl. Res.* 41, 172. doi:10.1071/WR14005
- Valero, E., Picos, J., Álvarez, X., 2015. Road and traffic factors correlated to wildlife-vehicle collisions in Galicia (Spain). *Wildl. Res.* 42. doi:10.1071/WR14060
- Vallance, M., Poly, J., 2007. Faune sauvage de France : biologie, habitats et gestion. Éd. du Gerfaut.
- Valtonen, A., Saarinen, K., 2005. A highway intersection as an alternative habitat for a meadow butterfly : effect of mowing , habitat geometry and roads on the ringlet (*Aphantopus hyperantus*) 545–556.
- Van Buskirk, J., 2005. Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology* 86, 1936–1947. doi:10.1890/04-1237
- Van Der Grift, E.A., Van Der Ree, R., 2015. Guidelines for Evaluating Use of Wildlife Crossing Structures, in: *Handbook of Road Ecology*. pp. 119–128. doi:10.1002/9781118568170.ch15
- van der Grift, E. a., van der Ree, R., Fahrig, L., Findlay, S., Houlahan, J., Jaeger, J. a. G., Klar, N., Madriñan, L.F., Olson, L., 2012. Evaluating the effectiveness of road mitigation measures. *Biodivers. Conserv.* 22, 425–448. doi:10.1007/s10531-012-0421-0
- van der Ree, R., Heinze, D., McCarthy, M., Mansergh, I., 2009. Wildlife tunnel enhances population viability. *Ecol. Soc.* 14. doi:7
- van der Ree, R., Jaeger, J.A.G., Rytwinski, T., van der Grift, E.A., 2015. Good Science and Experimentation are Needed in Road Ecology, in: *Handbook of Road Ecology*. pp. 71–81. doi:10.1002/9781118568170.ch10
- Van Der Ree, R., Jaeger, J.A.G., Van Der Grift, E.A., Clevenger, A.P., 2011. Effects of roads and traffic on wildlife populations and landscape function : Road Ecology is moving toward larger scales. *Ecol. Soc.* 16, 48.
- Van der Ree, R., Smith, D.J., Grilo, C., 2016. *Handbook of road ecology*.
- van der Ree, R., Smith, J., Grilo, C., 2015. The ecological effects of linear infrastructure and traffic: challenges and opportunities of rapid global growth, in: *Handbook of Road Ecology*. pp. 1–9.
- van der Ree, R., van der Grift, E., Gulle, N., Holland, K., Mata, C., Suarez, F., 2007. Overcoming the barrier effects of roads-how effective are mitigation strategies? An international review of the use and effectiveness of underpasses and overpasses designed to increase the permeability of roads for wildlife. *Int. Conf. Ecol. Transp.* 20–25.
- van der Well, L., van Beveren, A., n.d. Bunkersite.com [WWW Document]. URL <http://bunkersite.com/index.php> (accessed 7.4.16).
- van Halder, I., Thierry, M., Villemey, A., Quin, A., Archaux, F., Barbaro, L., Balent, G., Benot, M.-L., 2017. Trait-driven responses of grassland butterflies to habitat quality and matrix composition in mosaic agricultural landscapes. *Insect Conserv. Divers.* 10, 64–77. doi:10.1111/icad.12200
- Vandeveld, J.-C., Bouhours, A., Julien, J.-F., Couvet, D., Kerbirou, C., 2014. Activity of European common bats along railway verges. *Ecol. Eng.* 64, 49–56. doi:10.1016/j.ecoleng.2013.12.025
- Velli, E., Bologna, M.A., Silvia, C., Ragni, B., Randi, E., 2015. Non-invasive monitoring of the European wildcat (*Felis silvestris silvestris* Schreber, 1777): comparative analysis of three different monitoring techniques and evaluation of their integration. *Eur. J. Wildl. Res.* 61, 657–668. doi:10.1007/s10344-015-0936-2
- Vermeulen, H.J.W., 1994. Corridor function of a road verge for dispersal of stenotopic heathland ground beetles carabidae. *Biol. Conserv.* 69, 339–349. doi:10.1016/0006-3207(94)90433-2
- Vermonden, K., Leuven, R.S.E.W., van der Velde, G., van Katwijk, M.M., Roelofs, J.G.M., Jan Hendriks, A., 2009. Urban drainage systems: An undervalued habitat for aquatic macroinvertebrates. *Biol. Conserv.* 142,

1105–1115. doi:10.1016/j.biocon.2009.01.026

- Vieira, E.M., Paise, G., Machado, P.H.D., 2006. Feeding of small rodents on seeds and fruits: a comparative analysis of three species of rodents of the Araucaria forest, southern Brazil. *Acta Theriol. (Warsz)*. 51, 311–318. doi:10.1007/BF03192683
- Vierling, K.T., Vierling, L.A., Gould, W.A., Martinuzzi, S., Clawges, R.M., 2008. Lidar: shedding new light on habitat characterization and modeling. *Front. Ecol. Environ.* 6, 90–98. doi:10.1890/070001
- Vignon, V., Barbarreau, H., 2008. Collisions entre véhicules et ongulés sauvages : quel coût économique ? Une tentative d'évaluation. *Faune Sauvag.* 279, 31–35.
- Villemey, A., Besnard, A., Grandadam, J., Eidenschenck, J., 2013. Testing restocking methods for an endangered species: Effects of predator exclusion and vegetation cover on common hamster (*Cricetus cricetus*) survival and reproduction. *Biol. Conserv.* 158, 147–154. doi:10.1016/j.biocon.2012.08.007
- Villemey, A., van Halder, I., Ouin, A., Barbaro, L., Chenot, J., Tessier, P., Calatayud, F., Martin, H., Roche, P., Archaux, F., 2015. Mosaic of grasslands and woodlands is more effective than habitat connectivity to conserve butterflies in French farmland. *Biol. Conserv.* 191, 206–215. doi:10.1016/j.biocon.2015.06.030
- Villette, P., Krebs, C.J., Jung, T.S., Boonstra, R., 2016. Can camera trapping provide accurate estimates of small mammal (*Myodes rutilus* and *Peromyscus maniculatus*) density in the boreal forest? *J. Mammal.* 97, 32–40. doi:10.1093/jmammal/gyv150
- Vogel, P., Genoud, M., Frey, H., 1981. Rythme journalier d'activité chez quelques Crocidurinae africains et européens (Soricidae, Insectivora). *Rev. d'écologie* 35, 97–108.
- Vogiatzis, A.K., Loubourdis, N.S., 1999. Exposure of *Rana ridibunda* to lead I. study of lead accumulation in various tissues and hepatic δ -aminolevulinic acid dehydratase activity. *J. Appl. Toxicol.* 19, 25–29. doi:10.1002/(SICI)1099-1263(199901/02)19:1<25::AID-JAT537>3.0.CO;2-Q
- Von Somsok, S., Steiner, H., 1991. Zur Größe des Aktionsraumes von *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). *Zeitschrift für Säugetierkd.* 56, 200–206.
- Vos, C., Chardon, J., 1998. Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*. *J. Appl. Ecol.* 35, 44–56.
- Vos, C., Goedhart, P., Lammertsma, D., Spitzen-Van der Sluijs, A., 2007. Matrix permeability of agricultural landscapes: an analysis of movements of the common frog (*Rana temporaria*). *Herpetol. J.* 17, 174–182.
- Wagner, N., Lötters, S., 2013. Effects of water contamination on site selection by amphibians: Experiences from an arena approach with European frogs and newts. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 65, 98–104. doi:10.1007/s00244-013-9873-9
- Wagner, N., Züghart, W., Mingo, V., Lötters, S., 2014. Are deformation rates of anuran developmental stages suitable indicators for environmental pollution? Possibilities and limitations. *Ecol. Indic.* 45, 394–401. doi:10.1016/j.ecolind.2014.04.039
- Wake, D.B., Vredenburg, V.T., 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 11466–11473. doi:10.1073/pnas.0801921105
- Walf, A.A., Frye, C.A., 2007. The use of the elevated plus maze as an assay of anxiety-related behavior in rodents. *Nat. Protoc.* 2, 322–328. doi:10.1038/nprot.2007.44
- Walker, B., Hollin, C., Carpenter, S., Kinzig, A., 2004. Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecol. Soc.* 9, 5.
- Wallace, K.J., 2007. Classification of ecosystem services: Problems and solutions. *Biol. Conserv.* 139, 235–246. doi:10.1016/j.biocon.2007.07.015
- Wang, J., 2014. Effectiveness of wildlife crossing structures on providing habitat connectivity for wild animals. doi:10.14288/1.0075574

- Warchałowski, M., Łupicki, D., Cichocki, J., Pietraszko, M., Rusek, A., Zawadzka, A., Nikodem, M., 2013. Zimowanie nietoperzy Chiroptera w wybranych obiektach wolno stojących Frontu Fortecznego Łuku Odry i Warty. *Kulon* 18, 139–147.
- Ward, A.I., Dendy, J., Cowan, D.P., 2015. Mitigating impacts of roads on wildlife: an agenda for the conservation of priority European protected species in Great Britain. *Eur. J. Wildl. Res.* 61, 199–211. doi:10.1007/s10344-015-0901-0
- Ward, K., Ward, R., 2001. Diversity and abundance of carabid beetles in short-rotation plantings of sweetgum, maize and switchgrass in Alabama. *Agrofor. Syst.* 53, 261–267.
- Way, J.M., 1977. Roadside verges and conservation in Britain: A review. *Biol. Conserv.* 12, 65–74. doi:10.1016/0006-3207(77)90058-1
- Weigl, R., 2005. Longevity of mammals in captivity : from the living collections of the world : a list of mammalian longevity in captivity. E. Schweizerbart'sche.
- Weingarth, K., Zimmermann, F., Knauer, F., Heurich, M., 2013. Evaluation of six digital camera models for the use in capture-recapture sampling of Eurasian Lynx. *For. Ecol. Landsc. Res. Nat. Conserv.* 13, 87–92.
- Welbourne, D.J., MacGregor, C., Paull, D., Lindenmayer, D.B., 2015. The effectiveness and cost of camera traps for surveying small reptiles and critical weight range mammals: a comparison with labour-intensive complementary methods. *Wildl. Res.* 42, 414. doi:10.1071/WR15054
- West, B.C., 2008. Echinacea and deer whistles : science and trust in the wildlife arena. *Human-Wildlife Interact.* 67, 7–8.
- White, G.C., Burnham, K.P., 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46, S120–S139. doi:10.1080/00063659909477239
- Wik, A., Lycken, J., Dave, G., 2008. Sediment Quality Assessment of Road Runoff Detention Systems in Sweden and the Potential Contribution of Tire Wear. *Water. Air. Soil Pollut.* 194, 301–314. doi:10.1007/s11270-008-9718-8
- Wilcove, D.S., McLellan, C.H., Dobson, A.P., 1986. Wilcove_et_al_1986.pdf. *Conserv. Biol.* (The Sci. Scarcity Divers.
- Willi, Y., van Kleunen, M., Dietrich, S., Fischer, M., 2007. Genetic rescue persists beyond first-generation outbreeding in small populations of a rare plant. *Proceedings. Biol. Sci.* 274, 2357–64. doi:10.1098/rspb.2007.0768
- Williams, P., Whitfield, M., Biggs, J., Bray, S., Fox, G., Nicolet, P., Sear, D., 2004. Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biol. Conserv.* 115, 329–341. doi:10.1016/S0006-3207(03)00153-8
- Wilson, M.C., Chen, X.-Y., Corlett, R.T., Didham, R.K., Ding, P., Holt, R.D., Holyoak, M., Hu, G., Hughes, A.C., Jiang, L., Laurance, W.F., Liu, J., Pimm, S.L., Robinson, S.K., Russo, S.E., Si, X., Wilcove, D.S., Wu, J., Yu, M., 2016. Habitat fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future challenges. *Landsc. Ecol.* 31, 219–227. doi:10.1007/s10980-015-0312-3
- Winterton, M.M., Cibien, C., Hewison, N.C., 1999. DE COLLISIONS AVEC LES GRANDS ONGULES ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE ET.
- With, K.A., 2002. The Landscape Ecology of Invasive Spread. *Conserv. Biol.* 16, 1192–1203. doi:10.1046/j.1523-1739.2002.01064.x
- With, K.A., Crist, T.O., 1995. Critical Thresholds in Species' Responses to Landscape Structure. *Ecology* 76, 2446–2459. doi:10.2307/2265819
- Woltz, H.W., Gibbs, J.P., Ducey, P.K., 2008. Road crossing structures for amphibians and reptiles: Informing design through behavioral analysis. *Biol. Conserv.* 141, 2745–2750. doi:10.1016/j.biocon.2008.08.010

- Wood, P.J., Greenwood, M.T., Agnew, M.D., 2003. Pond biodiversity and habitat loss in the UK. *Area* 35, 206–216. doi:10.1111/1475-4762.00249
- Wretenberg, J., Pärt, T., Berg, Å., 2010. Changes in local species richness of farmland birds in relation to land-use changes and landscape structure. *Biol. Conserv.* 143, 375–381. doi:10.1016/j.biocon.2009.11.001
- Wright, S., 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97–159.
- WWF International (Ed.), 2016. Living Planet Report 2016 Risk and resilience in a new era. Gland, Switzerland.
- Ximenès, M., Fouque, C., Barnaud, G., 2007. Etat 2000 et évolution 1990-2000 des zones humides d'importance majeure, Document technique IFEN-ONCFS-MNHN-FNC.
- Young, A., Boyle, T., Brown, T., 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol. Evol.* 11, 413–418. doi:10.1016/0169-5347(96)10045-8
- Young, R., Giessen, S. Vander, Vokurka, C.S., 2007. Relating Vehicle-Wildlife Crash Rates to Roadway Improvements. *Road Ecol. Cent.*
- Yu, J.-N., Han, S.-H., Kim, B.-H., Kryukov, A.P., Kim, S., Lee, B.-Y., Kwak, M., 2012. Insights into Korean Red Fox (*Vulpes vulpes*) Based on Mitochondrial Cytochrome *b* Sequence Variation in East Asia. *Zoolog. Sci.* 29, 753–760. doi:10.2108/zsj.29.753
- Yu, X., Wang, J., Kays, R., Jansen, P.A., Wang, T., Huang, T., 2013. Automated identification of animal species in camera trap images. *EURASIP J. Image Video Process.* 2013, 52. doi:10.1186/1687-5281-2013-52
- Zabala, J., Zuberogoitia, I., Garin, I., Aihartza, J., 2002. Seasonal activity-patterns of badgers (*Meles meles*) related to food availability and requirements. *Est. Mus. Cienc. Nat. Alava* 17, 201–207.
- Zakharov, E.S., Safronov, V.M., Koryakina, L.P., Smetanin, N.N., 2016. The ecology of the red fox (*Vulpes vulpes* L.) in the middle Lena River basin. *Russ. J. Ecol.* 47, 392–398. doi:10.1134/S1067413616040160
- Zduniak, P., Czechowski, P., Jedro, G., 2011. The effect of nesting habitat on reproductive output of the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). A comparative study of populations from atypical and typical nesting habitats in western Poland. *BELGIAN J. Zool.* 141, 38–43.
- Zedler, J.B., 2003. Wetlands at your service: reducing impacts of agriculture at the watershed scale. *Front. Ecol. Environ.* 1, 65–72. doi:10.1890/1540-9295(2003)001[0065:WAYSRI]2.0.CO;2
- Zhang, Z., Yang, H., Yang, H., Li, Y., Wang, T., 2010. The impact of roadside ditches on juvenile and sub-adult *Bufo melanostictus* migration. *Ecol. Eng.* 36, 1242–1250. doi:10.1016/j.ecoleng.2010.04.025
- Zhou, S.-R., Wang, G., 2004. Allee-like effects in metapopulation dynamics. *Math. Biosci.* 189, 103–113. doi:10.1016/j.mbs.2003.06.001
- Zimen, E., 1980. The Red Fox : Symposium on behaviour and ecology. W. Junk.
- Zollner, P.A., 2000. Comparing the landscape level perceptual abilities of forest sciurids in fragmented agricultural landscapes. *Landsc. Ecol.* 15, 523–533. doi:10.1023/A:1008154532512
- Zuberogoitia, I., del Real, J., Torres, J.J., Rodríguez, L., Alonso, M., de Alba, V., Azahara, C., Zabala, J., 2015. Testing pole barriers as feasible mitigation measure to avoid bird vehicle collisions (BVC). *Ecol. Eng.* 83, 144–151. doi:10.1016/j.ecoleng.2015.06.026
- Zurcher, A.A., Sparks, D.W., Bennett, V.J., 2010. Why the Bat Did Not Cross the Road? *Acta Chiropterologica* 12, 337–340. doi:10.3161/150811010X537918



Les possibilités de dispersion et éléments d'habitat-refuge dans un
paysage d'agriculture intensive fragmenté par un réseau routier
dense : le cas de la petite faune dans la plaine du Bas-Rhin

Résumé

La fragmentation des paysages et des habitats induite par les infrastructures linéaires de transport terrestres est une des principales causes de la perte de biodiversité actuelle. Parmi ces infrastructures, la route est un acteur majeur de fragmentation, d'autant plus qu'elle possède des effets propres dus au trafic circulant qui induit des collisions véhicule-faune et une pollution des paysages. Afin de diminuer ces effets négatifs, des mesures de réduction sont mises en place, notamment des passages à faune permettant de faire traverser la faune de part et d'autre des voies. La route crée aussi de nouveaux habitats potentiels pour les espèces de la petite faune dans des paysages anthropisés et fragmentés.

Dans ce mémoire sont démontrées (1) la potentialité d'habitat de différents éléments routiers ; (2) la possibilité de prédire les collisions véhicule-faune afin de positionner au mieux les mesures de réduction ; (3) l'importance de la méthodologie dans l'évaluation de l'efficacité des passages à faune ; et (4) la possibilité d'améliorer les passages à faune existants.

Ces résultats permettront d'améliorer les stratégies de défragmentation des paysages.

Mots-Clefs : écologie de la route, paysage, fragmentation, passage à faune, pièges photographiques, capture-marquage-recapture, écoducs, petite faune

Summary

Habitats and landscape fragmentation, caused by linear land transports infrastructures, is one of the major cause for the current loss of biodiversity. Among those infrastructures, road is a major cause of fragmentation, especially as it possess specific traffic-linked effects, which induces wildlife-vehicles collisions and landscape pollution. In order to decrease those negative effects, mitigation measures are taken, among which wildlife crossings, enabling wildlife to cross the road. Road also creates new potential habitats for small wildlife species in anthropogenic and fragmented landscapes.

In this essay are shown (1) the potential as habitat of different road-linked elements; (2) the possibility to anticipate wildlife-vehicles collisions in order to improve the position of mitigation measures; (3) the importance of methodology in the evaluation of wildlife crossings effectiveness; and (4) the possibility to improve existing wildlife crossings.

Those results will allow improving landscape defragmentation strategies.

Keywords: road ecology, landscape, fragmentation, wildlife crossings, wildlife underpasses, camera traps, capture mark recapture release, small mammals, small wildlife