

**Institut Pluridisciplinaire  
Hubert Curien**  
UMR 7178, CNRS, Unistra

**Office de Génie  
Écologique**

**Université de Strasbourg**  
École doctorale 414  
Sciences de la vie et de la santé

Thèse présentée par :

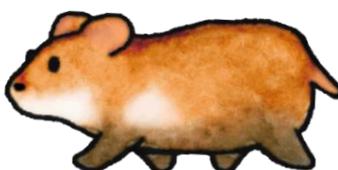
**Timothée GÉRARD**

Soutenue le **17 décembre 2024**

En vue de l'obtention du grade de **Docteur de l'Université de Strasbourg**

Discipline : Sciences de la vie et de la santé

# Restauration de l'agrosystème de la plaine alsacienne à travers la protection d'une espèce emblématique ; le hamster commun



Thèse dirigée par :

**Dr Caroline HABOLD**

Directrice de Recherche, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, CNRS, UMR 7178, Université de Strasbourg.

**Mme Claude LAURY**

Directrice territoriale Nord-Est, Office de Génie Écologique.

Rapporteurs :

**Dr Stéphane BOYER**

Professeur, Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, CNRS, UMR 7261, Université de Tours.

**Dr Renaud SCHEIFLER**

Professeur, Chrono-Environnement, CNRS, UMR 6249, Besançon.

Examineurs :

**Dr Sylvie MASSEMIN**

Professeure, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, CNRS, UMR 7178, Université de Strasbourg.

**Dr Olivier CHASTEL**

Directeur de Recherche, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372, Université de la Rochelle.



## Affiliation et Financement

Ce projet de doctorat a fait l'objet d'une Convention Industrielle de Formation par la Recherche (CIFRE). Le projet a été porté par l'Office de Génie Écologique (O.G.E.) ; bureau d'études, de conseil et d'expertise en ingénierie écologique, en partenariat avec le Département Écologie, Physiologie et Ethologie (DEPE) de l'Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien (IPHC - UMR 7178, CNRS, Université de Strasbourg).

Le projet a été financé par SOCOS, membre du groupe VINCI Autoroutes, dans le cadre des compensations du Contournement Ouest de Strasbourg (COS). SOCOS a notamment fourni et entretenu l'enclos d'Ittenheim employé pour l'hébergement des hamsters en milieu semi-naturel. Le projet a aussi été soutenu par l'Association Nationale de la Recherche et de la Technologie (ANRT - ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation).

## Ethique

Les suivis d'animaux présentés dans ce manuscrit ont été conduits conformément aux recommandations de la directive européenne 2010/63/UE relative aux expérimentations animales, ainsi qu'au soin et à l'utilisation des animaux de laboratoire. Les protocoles ont été approuvés par un comité d'éthique (CREMEAS) sous les numéros d'accord 17484-2018103016124862 (2019 - 2024) et 39706-2022112816046995 (2023 - 2028). Le bien-être des animaux suivis a été pris en compte en optimisant les effectifs et en raffinant au maximum les interventions réalisées. En fin de suivi, les animaux ayant participé ou étant nés au cours de ces expériences ont été réintroduits en milieu sauvage dans le cadre des opérations de renforcement de population (Virion, 2018).



# Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier les membres du jury qui ont aimablement accepté d'évaluer mes travaux. Un grand merci à Stéphane Boyer, Renaud Scheifler, Olivier Chastel et Sylvie Massemin pour le temps qu'ils prendront pour lire ce manuscrit et pour les échanges à venir.

Je voudrais remercier SOCOS et le groupe VINCI Autoroutes pour leur appui financier et pour la provision de l'enclos où ont été conduits les suivis en conditions semi-naturelles. L'enclos a fait des envieux dans le monde de la recherche sur le hamster commun, et peu de doctorants peuvent profiter d'un cadre expérimental d'une telle qualité. Je remercie en particulier Arnaud Guillemin et Elodie Spielmann pour leur disponibilité, leur investissement dans le projet et leur soutien logistique.

Je remercie aussi les équipes de l'Office de Génie Écologique pour leur accueil. Découvrir vos activités et y prendre part a été très enrichissant. Je me souviendrai longtemps des journées de prospection pour dénicher des terriers de hamster (presque toujours) dans la bonne humeur. Claude, je te remercie tout particulièrement pour ton accompagnement, ton investissement dans les négociations de budget, tes relectures de ce manuscrit et tes remontrances quand le rythme de terrain n'était pas tout à fait équilibré.

Je voudrais adresser un très grand merci à Caroline pour son encadrement et son soutien tout au long de mes travaux sur le hamster. Caroline, j'ai commencé à travailler avec toi début 2019 lors de mon stage de fin d'études et, six ans plus tard, je ne changerai d'encadrante pour rien au monde. Pendant ces trois ans et demi de thèse, j'ai eu la liberté de mener mon projet là où j'en avais envie, tout en ayant toujours ton appui et tes recadrages quand il y en avait besoin. J'ai énormément de gratitude pour la confiance que tu m'as accordée. Ta supervision a été particulièrement épanouissante. Tu as su, par exemple, m'encourager à écrire sans que cela ne devienne une pression, et toujours accompagner tes nombreuses relectures de retours constructifs et valorisants. J'ai apprécié chaque moment où nous sommes sortis du cadre strictement professionnel, en congrès, lors des captures ou en visite à Chizé. J'espère que nous continuerons à collaborer encore longtemps !

Comment continuer ces remerciements sans mentionner mon ingénieur préféré, Hugo Chignec ? Mon Cher Yugow, les travaux que je présente dans ce manuscrit n'auraient jamais pu voir le jour sans ta présence tout au long du projet. Tu as été un appui indispensable pour le terrain et pour le labo. Je me souviens encore du moment où tu m'as fait réaliser que, non, le terrain à deux n'était pas envisageable, et que tu t'es lancé dans le recrutement de nos futurs stagiaires. Je ne connais personne d'autre aussi doué pour dégoter des bénévoles motivés et pour répandre de la bonne humeur dans l'enclos, même en fin de captures à 3h du matin. À nous deux, nous avons pouponné 10 stagiaires et plus de 500 petits hamsters. C'est beau quand même, non ?

Je voudrais justement remercier chaleureusement chacun des stagiaires venus nous aider dans nos suivis de terrain ; Aurélie Saussais et Roméo Bélardi en stage de M2, et Carlotta Zanon, Zoé Sins, Marie Leroy, Agathe Roselli, Cloé Graff, Eva Toudic, Margaux Esse, Léo Korst et Lucie Nowicki durant des stages plus courts. Encadrer chacun d'entre vous a été l'une des expériences les plus enrichissantes de ces 3.5 années de thèse. Grâce à vous, je me suis découvert un goût pour la gestion d'équipe, la transmission et les pique-niques dans le cabanon. L'enthousiasme de chacun a été un moteur quand les nuits de terrains commençaient à se faire longues. Je vous souhaite à chacun le meilleur pour la suite ! Merci aussi à Martin Quignard. Te co-encadrer sur les projets de la CAA et échanger avec toi sur les suivis agronomiques a été très enrichissant. J'ai hâte que nous valorisons le fruit de tes travaux !

J'en profite pour remercier les bénévoles venues nous aider dans nos captures, une ou plusieurs fois ; Laura C., Nicolas J., Julie F., Arthur H., Meven Le B., Anouk C., Tiphaine D., Robin J., Louis R., Lorène G., Jehan C., Marjorie H., Nicolas S., Stéphanie S., Justin C., Léa D., Jérémy P., Reinier V.D.B., Caroline D., Thomas D., Camille L., Fabrice C., Komlan T., Bastien B., Alexandra S., Justine A., Oriane V., Emma R., Marine H., Alex V., Lilia G., Pierre B., Théo C., Johanna B., Dorine B., Annaëlle D. et Léon M. Nous épauler jusqu'à tard dans la nuit n'avait rien de trivial. Que vous ayez porté des pièges ou aidé aux puçages, nous n'aurions jamais pu y arriver sans vous !

Un grand merci à ces collègues qui ont été autant collaborateurs qu'encadrants. JP Robin, travailler avec toi a été un grand plaisir ! Le labo sans tes jeux de mots n'est plus pareil. Merci pour la grande qualité de tes remarques scientifiques et pour ta bienveillance. Florian Kletty, tu m'as transmis les ficelles des suivis de hamster et lancé dans mon propre projet de thèse. Tes remarques et idées au moment où je dessinais mes premiers protocoles ont été précieuses.

Je voudrais aussi remercier Chantal Poteaux et Émilie Long du Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée pour leur aide dans l'analyse génétique des liens de parenté des hamsters, et leur investissement pour faire rentrer les tests de multi-paternité dans ce manuscrit. Travailler avec vous m'a beaucoup apporté en termes de compétence et de connaissance. C'était par ailleurs très agréable, j'espère que nous en aurons à nouveau l'occasion ! Merci aussi à Claire Villette, Dimitri Heintz et Julie Zumsteg de la plateforme de spectrométrie de l'Institut de biologie moléculaire des plantes, pour cette première étude de métabolomique que nous avons lancée en fin de thèse. J'ai hâte de voir tous les projets que votre arrivée au DEPE va permettre de lancer !

Merci à la Chambre d'Agriculture d'Alsace, en particulier à Philippe Osswald, ainsi qu'à l'ensemble des exploitants agricoles rencontrés dans le cadre de ce projet. Le projet de recherche sur le hamster tire tout son sens de l'applicabilité de nos résultats en plein champ. En participant à nos échanges et en partageant vos expertises, vous contribuez grandement à la pertinence de nos travaux. J'en profite aussi pour remercier l'association Sauvegarde Faune Sauvage pour la fourniture de hamsters lorsque nous manquions d'effectifs et l'Office Français de la Biodiversité pour le prêt du matériel de capture.

Je voudrais exprimer un grand merci à Hélène Gachot, Aurelie Hranitzky, David Bock, Nicolas Spanier, Fabrice Auge de l'équipe CERF du DEPE pour leur appui technique à travers la gestion de l'animalerie. Les travaux en laboratoire ne seraient pas possibles sans les soins et la gestion que vous assurez quotidiennement. Merci aussi pour votre aide logistique en cas de besoins matériels et votre investissement sur le terrain.

Mon quotidien de thésard n'aurait pas été aussi riche sans les apports scientifiques et le soutien humain de chacune des personnes que j'ai côtoyées au laboratoire. Je voudrais donc remercier chaleureusement l'intégralité du personnel du DEPE. Merci notamment à Sandrine Zahn pour son expertise et son soutien logistique lors des dosages en laboratoire. Merci à Élisabeth qui prend soin de tous nos besoins administratifs. Merci à Fabrice Capber pour son investissement lors des chirurgies et son expertise vétérinaire. Merci à Carsten pour ses formations à l'écriture. Merci à l'équipe MIBE pour ses travaux sur les antennes terrier. Merci à Jeremy Terrier et à Vincent Viblanc pour leur accompagnement lors des CST, ainsi qu'à Audrey Bergouignan et Claire Sarraux lors des comités bien-être doctorants et à Mathilde Tissier pour ses conseils et relectures.

Je remercie aussi tous les doctorants (et autres non-permanents) passés et présents qui ont peuplé le laboratoire pendant cette thèse, avec une pensée particulière pour Anouch, Benjamin, Nicolas, Julie, Reinier, Cyrielle, Clément, Lilia, Camille, Aude, Pauline et Maëlle. Partager quotidiennement les difficultés et les joies du quotidien de doctorants dans le monde de la recherche a été un soutien incommensurable. Je voudrais aussi remercier Violette, sans qui je n'aurais peut-être pas choisi de me lancer dans cette belle aventure hamsteresque, et adresser toute ma gratitude à mes amis Anouck, Léa, Julia et Romain qui ont chacun apporté un soutien tout particulier aux moments où j'en avais le plus besoin. Merci à chacune de ces magnifiques personnes pour leur bienveillance et leur écoute.

Je voudrais enfin remercier ma famille pour son soutien et sa présence. Merci à mes parents qui m'ont transmis l'amour du vivant, de la nature et de la science. Merci à mon petit frère Eloi sans qui je ne serais pas la personne que je suis aujourd'hui. Merci à mon frère Florian et à ma sœur Claire pour leur soutien inconditionnel et leur bienveillance protectrice d'ainés. Vous savoir chacun à mes côtés pour ma soutenance est un réconfort sans pareil. Et bien sûr, un énorme merci à Laura pour tout ce que nous partageons. Ton soutien, tes encouragements et ta présence rendent la vie plus belle et m'ont infiniment aidé dans cette épreuve qu'a été la rédaction de ma thèse.

Pour conclure, j'aimerais adresser une pensée toute particulière aux hamsters que j'ai côtoyés depuis bientôt six ans. La rencontre et la proximité avec ces petites bêtes mordeuses mais sympathiques m'ont aussi énormément apporté sur le plan personnel. Merci à eux qui enrichissent nos paysages alsaciens.



# SOMMAIRE

Affiliation, Financement et Ethique	I
Remerciements	III
Liste des tables et figures, liste des encadrés clefs	IX
Liste des communications, Enseignements et Encadrements	XII
Glossaire et acronymes	XIV
Avant-propos	1

## - INTRODUCTION -

I. Enjeux environnementaux des agrosystèmes d'Europe	6
A. <i>Caractéristiques de l'agriculture moderne</i>	6
B. <i>Enjeux environnementaux de l'agriculture moderne</i>	9
C. <i>Services écosystémiques</i>	20
D. <i>Méthodes Agroécologiques</i>	21
E. <i>Considérations Socio-Ecosystémiques et cas du hamster commun</i>	22
II. Le hamster commun	25
A. <i>Statuts du hamster commun</i>	25
B. <i>Biologie de l'espèce</i>	27
C. <i>Causes du déclin du hamster commun</i>	35
D. <i>Mesures de conservation du hamster commun</i>	40
III. Objectifs et travaux de recherche	45

## - METHODOLOGIE -

### SUIVI DES HAMSTERS EN LABORATOIRE ET MESOCOSME

I. Hébergement	49
A. <i>Suivis en laboratoire</i>	49
B. <i>Suivis en mésocosme</i>	51
II. Suivi	56
A. <i>Manipulations et implants</i>	56
B. <i>Méthodes de suivi de l'hibernation</i>	57
C. <i>Méthodes de suivi du succès reproducteur</i>	57
III. Synthèse	66

## - CHAPITRE 1 -

### TESTS DE CULTURES FAVORABLES EN CONDITIONS DE LABORATOIRE

I.	Les associations de cultures	71
II.	Publication n°1	75
A.	<i>Introduction</i>	77
B.	<i>Materials and Methods</i>	79
C.	<i>Results</i>	84
D.	<i>Discussion</i>	94
III.	Résumé des résultats et perspectives	100

## - CHAPITRE 2 -

### TESTS DE CULTURES FAVORABLES EN CONDITIONS SEMI-NATURELLES

I.	Présentation de l'étude n°2	107
II.	Publication n°2	109
A.	<i>Introduction</i>	111
B.	<i>Material and Methods</i>	113
C.	<i>Results</i>	120
D.	<i>Discussion</i>	129
III.	Principaux résultats	136
IV.	Complément d'information et ouverture	139

## - CHAPITRE 3 -

### COMPROMIS ENTRE MAINTENANCE SOMATIQUE ET REPRODUCTION DES FEMELLES

I.	Introduction	147
II.	Matériel et méthodes	150
III.	Résultats	155
IV.	Discussion	162

## - CHAPITRE 4 -

### HIBERNATION EN MÉSOCOSME

I.	Suivi hivernal de 2022 - 2023	172
A.	<i>Objectifs et Méthode</i>	172
B.	<i>Résultats</i>	173
C.	<i>Discussion</i>	173
II.	Suivi hivernal de 2023 - 2024	176
A.	<i>Objectifs et Méthodes</i>	176
B.	<i>Résultats</i>	179
C.	<i>Discussion</i>	182

## - CHAPITRE 5 -

### GESTION AGRONOMIQUE ET INTERET NUTRITIONNEL DES BANDES REFUGES

I.	Introduction	187
II.	Matériel et Méthode	192
III.	Résultats	194
IV.	Discussion	201

## - DISCUSSION -

I.	Les besoins du hamster commun	214
A.	<i>Hibernation et nutrition</i>	214
B.	<i>Reproduction et nutrition</i>	216
II.	Restauration de l'Agrosystème Alsacien	222
A.	<i>Des assemblages de cultures pour favoriser le hamster</i>	222
B.	<i>Bénéfices écosystémiques de la conservation du hamster</i>	227
III.	Perspectives	228
A.	<i>Des études en laboratoire et mésocosme</i>	228
B.	<i>Des suivis en plein champ</i>	229
IV.	Conclusion	235
	Références	236

# Liste des tables et figures

## - Introduction -

Figure 1 : Vue aérienne montrant l'évolution du paysage agricole.	8
Figure 2 : Les neuf limites planétaires.	9
Figure 3 : Flux d'azote entre les principales composantes du système agro-alimentaire.	12
Figure 4 : Evolution du coût de production des principales grandes cultures entre 2005 et 2022.	13
Figure 5.1 et 5.2 : Effet de la complexité paysagère sur la diversité spécifique.	15
Figure 6 : Principaux impacts des pesticides sur les communautés de l'écosystème.	17
Figure 7 : Temporalité approximative des grandes cultures.	18
Figure 8 : Evolution de l'abondance de passereaux communs au Royaume-Uni (1970-2015).	19
Figure 9 : Représentation conceptuelle du socio-écosystème agricole alsacien.	24
Figure 10 : Photographie d'un hamster commun.	25
Figure 11 : Aire de répartition actuelle du hamster en Europe et en Alsace.	26
Figure 12 : Cycle annuel du hamster commun.	28
Figure 13.1 et 13.2 : Température corporelle d'un hamster pendant l'hibernation.	29
Figure 14 : Balance énergétique liée à l'équilibre entre apport et dépenses d'énergie.	31
Figure 15 : Illustration du recouvrement entre domaines vitaux et parcelles agricoles.	38
Figure 16 : Photographie d'une bande de couvert diversifiée entre deux parcelles de blé moissonnées.	41

## - Méthodologie -

Figure 17 : Système d'hébergement en cages individuelles en laboratoire.	49
Figure 18 : Plan de l'enclos d'Ittenheim.	51
Figure 19 : Photographie de l'intérieur de l'enclos illustrant sa structure.	52
Figure 20 : (A) un piège pit-fall placé dans un des sous enclos. (B) Couvert végétal en enclos.	53
Figure 21 : (A) Un hamster capturé. (B) Dispositifs de suivi autour d'un terrier.	54
Figure 22 : Analyse des polluants présents en enclos.	55
Figure 23 : (A) Une puce RFID et (B) un iButton®.	56
Table 1 : Génotypes des individus étudiés dans le cadre des tests de multi-paternité.	60
Figure 24 : Température corporelle de 4 femelles suivies en laboratoire pendant la reproduction.	61
Figure 25 : Température corporelle de 3 femelles suivies en mésocosme pendant la reproduction.	63
Figure 26 : Illustration de la méthode d'attribution des dates de naissance.	65
Figure 27 : Récapitulatif des mesures réalisées en fonction des conditions d'expérimentation.	67
Figure 28 : Chronogramme expérimental du projet de thèse.	68

## - Chapitre1 -

Table 1.1 : Synthèse de l'effet des régimes observé par Tissier et al. (2021).	72
Table 1.2 : Synthèse de l'effet des régimes observé par Kletty et al. (2020).	73
Table 1.S1 : Nutritional content of tested crops.	80
Table 1.S2 : Female hamster intakes in food, energy, lipids, proteins and carbohydrates.	85
Table 1.3 : Female hamster food preferences during winter and before hibernation.	86
Figure 1.1 : Principal component analysis characterising hibernation.	87
Figure 1.S1 : (A) Time spent in torpor during females' hibernation. (B) Females' date of emergence.	88
Figure 1.2 : Total time spent in torpor by females.	89

Figure 1.3 : Females' body mass before and after winter as a function of their diet.	90
Figure 1.4 : Body mass variation of females over winter as a function of their lipid intake.	91
Figure 1.5 : Number of pups at birth and weaning per reproductive trial.	92
Figure 1.6 : (A) Parturition as a function the mother's protein consumption (B) Pups' survival as a function of mother's body mass (C) Pups body mass at weaning as a function of the mother's diet.	93
Table 1.4 : Synthèse de l'effet des régimes observé dans l'étude Gérard et al. ( <i>in press</i> )	101

## - Chapitre 2 -

Table 2.S1 : Water and nutritional content of the crops, weeds and arthropods.	114
Table 2.S2 : Details of the analysed microsatellite loci.	118
Figure 2.1 : Female' food consumption (A) and energy (B) and lipids (C) intakes as a function of their diet.	120
Table 2.S3 : Females' nutritional intakes over their hibernation and post-hibernation periods.	121
Figure 2.2 : Nutrient balance in females' intake during hibernation.	121
Figure 2.3 : Time spent in torpor by females as a function of their food consumption and diets.	123
Figure 2.4 : Variation of female hamsters' body mass through winter.	124
Figure 2.5 : Number of litters produced by females as a function of their body mass at the end of winter.	125
Table 2.S4 : Females overall reproductive outputs, parturitions dates and litters sizes.	126
Figure 2.6 : (A) Number of pups per female (B) Number of pups captured according to their litter number.	127
Figure 2.7 : (A) Pups' growth as a function of the diet. (B) Pups' growth as a function of their birth date.	129
Figure 2.8 : Photographies prises par pièges photographiques à l'enclos.	138
Figure 2.9 : Relation entre l'âge et la masse des juvéniles.	140
Figure 2.10 : Sex-ratio des portées observées en enclos en 2022.	141
Figure 2.11 : Temporalité des portées au fil de la saison de reproduction.	143

## - Chapitre 3 -

Table 3.1 : Tables de sortie d'ANOVA des modèles.	154
Figure 3.1 : Photographies des sous-enclos <i>W</i> et <i>ML</i> le 15 juin 2023.	155
Figure 3.2 : Dispersion des femelles adultes lors du suivi de 2023.	156
Figure 3.3 : ACP illustrant les corrélations entre masse, OXY, ROM, Cortisol et Ocytocine.	157
Figure 3.4 : Taux de ROM en fonction de l'enclos et de la période.	158
Figure 3.5 : Nombre de portées et de juvéniles produits par les mères en fonction de leurs enclos.	159
Figure 3.6 : Taux d'ocytocine en fonction du statut reproducteur de l'individu.	160
Figure 3.7 : Variation de la taille des télomères à P1 et P2 par rapport à P0.	161

## - Chapitre 4 -

Figure 4.1 : (A) Photographie d'un déblais. (B) Un hamster actif en dehors de son terrier.	174
Figure 4.2 : Illustration de la variation journalière de l'intensité lumineuse en extérieur et en animalerie.	175
Figure 4.3 : (A, B et C) Illustrations de la méthode utilisée pour estimer la profondeur des terriers.	177
Figure 4.4 : Analyse en composante principale de la reproduction et immurgence.	179
Figure 4.5 : Nuage de points illustrant le temps passé en torpeur en fonction de la profondeur.	180
Figure 4.6 : Analyse en composante principale de l'hibernation.	181

## - Chapitre 5 -

Figure 5.1 : Couvert végétal des cultures et cycle du hamster.	187
Figure 5.2 : Part d'adventices dans le couvert en fonction de l'âge de la bande.	189
Figure 5.3 : Photographies illustrant les bandes testées.	191
Table 5.1 : Mélanges et dates de semis des différentes modalités.	192
Figure 5.4 : Evolution du recouvrement lors des cinq relevés.	195
Figure 5.5 : Évolution de la maturité du couvert au fil des mois de suivi.	196
Figure 5.6 : Évolution du recouvrement en fonction de la biomasse du couvert.	197
Figure 5.7 : Représentation des teneurs en protéines dans les bandes en fonction de la modalité.	198
Figure 5.8 : Taux de protéines moyen du couvert en fonction de la part de graminées dans la bande.	199
Figure 5.9 : Biomasse des arthropodes capturés dans les pièges pit-falls, en fonction des modalités.	200
Figure 5.10 : Biomasse des adventices au passage 4, en fonction des modalités.	200
Table 5.2 : Synthèse des résultats	201
Figure 5.11 : Cumul des précipitations annuelles entre 2021 et 2024.	208
Figure 5.12 : Arbre de décision pour le choix de la modalité de bande la plus adaptée.	210

## - Discussion -

Table 2 : Synthèse des résultats obtenus lors des suivis de hamsters.	213
Figure 29 : Évolution de la masse de femelles au fil d'évènements de reproduction.	219
Figure 30 : Exemple de variation de température corporelle de mères autour de mise bas.	221
Figure 31.1 : Illustration de la diversification du couvert par technique de <i>relay-cropping</i> .	226
Figure 31.2 : Illustration de la diversification des couverts par alternance de bandes.	227
Figure 32 : Photographie d'une expérimentatrice employant une antenne de radio-tracking.	231
Figure 33 : (A) Une antenne RFID adaptée sur une mangeoire. (B) Nombre de détection RFID.	232
Figure 34 : Volcano plot répartissant les molécules observées avant et après lâcher.	234
Figure 35 : Familles de métabolites dont l'abondance a varié entre pré- et post- lâcher.	235

## Liste des encadrés clefs

Points clefs de l'Introduction, Partie 1	24
Points clefs de l'Introduction, Partie 2	44
Points clefs du Chapitre 1	104
Points clefs du Chapitre 2	144
Points clefs du Chapitre 3	168
Points clefs du Chapitre 4	185
Points clefs du Chapitre 5	210

# Liste des communications

## Articles scientifiques

- **Timothée Gérard**, Jean-Patrice Robin, Florian Kletty\*, Caroline Habol\*. The endangered common hamster needs proteins: identifying diversified crop-based diets improving hibernation and reproductive success. - *In press in Conservation Physiology* - doi : 10.1093/conphys/coae082
- **Timothée Gérard**, Hugo Chignec, Aurélie Saussais, Chantal Poteaux, Emilie Long, Jean-Patrice Robin, Sandrine Zahn, Caroline Habol. Enhancing hamster conservation - How crop associations can benefit *Cricetus cricetus* under semi-natural conditions. – *In prep.*

## Conférences scientifiques :

- **Timothée Gérard**, Florian Kletty, Jean-Patrice Robin, Caroline Habol (2022). Effect of various crop associations on the health and reproductive success of the European hamster – *Oral presentation.*  
*Ecology and Behaviour, 15<sup>th</sup> Meeting – March 2022 – Strasbourg, France.*
- **Timothée Gérard**, Florian Kletty, Jean-Patrice Robin, Caroline Habol (2022). Effect of various crop associations on the health and reproductive success of the European hamster – *Oral presentation.*  
*29<sup>th</sup> International Hamster Workgroup Meeting – October 2022 – Brussel, Belgium*
- **Timothée Gérard\***, Hugo Chignec\*, Caroline Habol (2023). A potential 4th litter per season for the European hamster ? Using body temperature monitoring to determine parturition dates. - *Poster presentation.*  
*30<sup>th</sup> International Hamster Workgroup Meeting – September 2023 – Vienna, Austria.*
- **Timothée Gérard**, Hugo Chignec, Aurélie Saussais, Chantal Poteaux, Emilie Long, Jean-Patrice Robin, Sandrine Zahn, Caroline Habol (2023). Testing the effect of crop associations on the hibernation and reproductive success of the European Hamster ; Promising results for the protection of the species - *Oral presentation.*  
*30<sup>th</sup> International Hamster Workgroup Meeting – September 2023 – Vienna, Austria.*
- **Timothée Gérard**, Hugo Chignec, Aurélie Saussais, Chantal Poteaux, Emilie Long, Jean-Patrice Robin, Sandrine Zahn, Caroline Habol (2023). Etude en mésocosmes de différentes associations de cultures sur l'hibernation et la reproduction du Hamster d'Europe (*Cricetus cricetus*). - *Oral presentation.*  
*Colloque d'Ecophysiologie Animale (CEPA), 6<sup>ème</sup> édition – October 2023 - Tours, France.*
- **Timothée Gérard**, Hugo Chignec, Aurélie Saussais, Chantal Poteaux, Emilie Long, Julien Courtecuisse, Jean-Patrice Robin, Caroline Habol (2024). Testing the effect of crop associations on the hibernation and reproductive success of the European hamster (*Cricetus cricetus*) ; Using RFID monitoring and temperature loggers to follow the species in semi-natural conditions. - *Poster presentation*  
*8<sup>th</sup> International Bio-Logging Science Symposium - March 2024 - Tokyo, Japan.*

\* Ces auteurs ont contribué de manière équivalente aux travaux.

### Articles de vulgarisation :

- Timothée Gérard, (2023). Agriculture et Biodiversité ; un Hamster sauvage en médiateur. *De la recherche à l'enseignement des sciences naturelles, Scientia Naturalis, n° 5, 57.*

### Présentations non-scientifiques :

- Timothée Gérard, Caroline Habold. Restitution des avancées scientifiques. *Comité de suivi du Plan National d'Action en faveur du hamster commun.* Juin 2021 et Novembre 2022
- Timothée Gérard, Caroline Habold. Restitution des avancées scientifiques. *Comité de pilotage (COPIL) PNA hamster et biodiversité en plaine Alsace.* Décembre 2022 et Mars 2024.
- Timothée Gérard, Julie Fleitz, Hugo Chignec, Arthur Hebrard (2022). Le Hamster d'Europe ; Recherche en biologie de la conservation. *Rencontre Coup de lame, VINCI Autoroute.* Novembre 2022.
- Timothée Gérard, Caroline Habold. Le hamster, biologie et enjeux de conservation. *Tour de plaine ; rencontre entre exploitants agricoles, chambre d'agriculture et CNRS.* Octobre 2023.
- Timothée Gérard, Caroline Habold. Le Grand Hamster d'Alsace *Cricetus cricetus* ; Présentation de l'espèce et de son écologie. *Conférence Grand Hamster et Expo - KOOMA.* Avril 2024.
- Martin Quignard, Timothée Gérard, Caroline Habold, Phillippe Osswald. Mesures compensatoires intensives pour la préservation du hamster commun. Expérimentations de nouvelles pratiques en 2024, évaluation de leur intérêt agronomique et pour la survie de l'espèce. *Tour de plaine ; rencontre entre exploitants agricoles, chambre d'agriculture et CNRS.* Juillet 2024.

## Enseignement

Diversité du monde du vivant (Licence 1) : 16 heures de travaux dirigés (TD) et 72 heures de travaux pratiques (TP).

## Encadrement

Co-encadrement de trois stages longs de fin d'étude (6 mois) et de huit stages courts (de deux semaines à deux mois) d'étudiants en études supérieures.

# Glossaire

**Environnement** : ensemble des éléments (biotiques et abiotiques) qui entourent un organisme ou une espèce. L'environnement peut être qualifié à plusieurs échelles telles que l'environnement d'un organisme ou le paysage.

**Durabilité** : les pratiques dites durables correspondront ici à des modèles de production résilients face aux changements climatiques, indépendants des intrants de synthèse et non-néfastes pour l'environnement.

**Modèle agricole** : type d'agriculture pratiquée. Le modèle dominant est l'**agriculture conventionnelle**, ou **intensive**, qui vise à maximiser les rendements. En opposition, les modèles extensifs environnementalement plus durables sont l'agriculture biologique, raisonnée, de conservation...

**Pratiques agricoles** : caractéristiques du modèle agricole pratiqué, telles que les espèces cultivées, la mise en monocultures ou la pratique du labour.

**Itinéraire technique** : caractéristiques des interventions pratiquées par un exploitant sur une parcelle, telles que la date de semis, de labour ou de récolte.

**Céréales** : culture de la famille des graminées (nom vernaculaire des *Poaceae*), telles que le blé, l'orge, le maïs...

**Légumineuses** : nom vernaculaire des *Fabaceae*, tel que les pois, haricot, luzerne, soja...

**Oléagineux** (*oilseed* en anglais) : les oléagineux ne sont pas une famille au sens strict. Cette dénomination regroupe les espèces dont les graines sont riches en acides gras (colza, tournesol, soja...).

**Nutriment** : composé apporté par l'alimentation et qui permet le développement et l'entretien de l'organisme (macronutriments, vitamines, minéraux...)

**Macronutriment** : carbohydrates, lipides et protéines.

**Torpeur** : période d'hypométabolisme et d'hypothermie temporaire et réversible, qui entraîne une réduction importante de la dépense énergétique. Les torpeurs peuvent être courtes (<24h) ou longues.

**Réveils** : période active entre deux torpeurs consécutives.

**Hibernation** : période durant laquelle les hibernants effectuent des torpeurs longues.

**Immergence et émergence** : date d'arrêt et de début de la saison active des hibernants.

**Post Hibernation** : phase d'euthermie continue pré-émergence.

# Acronymes

**OGE** : Office de Génie Écologique

**CNRS** : Centre National de la Recherche Scientifique

**IPHC** : Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien

**DEPE** : Département Écologie, Physiologie et Éthologie

**UE** : Union Européenne

**CA** : Chambre d'Agriculture

**CAA** : Chambre d'Agriculture d'Alsace

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

**OFB** : Office Français de la Biodiversité

**DDT** : Direction Départementale des Territoires

**PIMS** : Plant Imaging Mass Spectrometry – Plateforme de spectrométrie - Unistra

**STB** : *Shallow Torpor Bout* – Torpeur de moins de 24h

**MDT** : *Multi Day Torpor* – Torpeur de plus de 24h

**W** : pour *Wheat* - Blé

**WS** : pour *Wheat-Soybean* – mélange Blé-Soja

**RF** : pour *Rapeseed-Favabean* – mélange Colza-Fèverole

**ML** : pour *Maize-Lablab* – mélange Mais-Lablab

**SAW** : pour *Sunflower-Alfalfa-Wheat* – mélange Tournesol-Luzerne-Blé

# Avant-propos

*« La prochaine espèce à disparaître, ça  
pourrait être les agriculteurs »*

F. Humann, 2024

Face au dérèglement climatique et au déclin de la biodiversité, il est aujourd'hui de plus en plus évident que nos systèmes de production vont devoir évoluer drastiquement pour incorporer les problématiques de préservation de l'environnement. Peu de secteurs d'activité sont aussi révélateurs de cet état de fait que l'agriculture, domaine qui exploite et dépend du vivant pour subvenir à notre alimentation, façonnant ainsi plus de la moitié du territoire français. L'agriculture telle qu'elle est pratiquée aujourd'hui impacte massivement le monde, favorisant le développement de pathologies chez les exploitants et les consommateurs, érodant la biodiversité, polluant les eaux et les sols, émettant de larges quantités de gaz à effet de serre et usant excessivement des ressources en eau.

La complexité de la question de l'agriculture émane d'importants enjeux sociétaux et économiques liés aux performances de la production agricole. En plus d'être la clef de voûte de la sécurité alimentaire, l'agriculture est aussi la source des biomatériaux et biocarburants, technologies prometteuses pour fournir une alternative aux ressources fossiles. Dans ce contexte, la production agricole est primordiale économiquement, mais aussi fortement déstabilisée par les contextes climatique et géopolitique qui font exploser les coûts de production. La communauté des exploitants agricoles subit le plus fortement ce contexte économique, législatif et climatique incertain. Ces préoccupations ont été le cœur de leur mouvement de contestation de début 2024, dénonçant des revenus trop modestes, *l'agri-bashing*, des mesures agro-environnementales considérées comme excessivement contraignantes, et traduisant une forte inquiétude face aux changements climatiques à venir.

En parallèle, la montée en puissance des préoccupations environnementales est tangible et s'illustre par exemple actuellement dans les projets de réforme verte de la Politique Agricole Commune Européenne (PAC). Régulation des intrants, promotion des couverts d'intercultures, des rotations, des jachères ou des cultures biologiques sont autant d'axes d'actions qui favoriseraient des pratiques environnementalement bénéfiques. En effet, ces pratiques favorisent les services écosystémiques tels que la dynamique des flux géochimiques, la régulation des communautés végétales et animales ou la rétention de l'eau. Ainsi, dans le cas de l'agriculture, promouvoir le fonctionnement écosystémique global permettrait de tendre vers une production plus durable et résiliente. Dans cette transition, la

place de la biodiversité, porteuse des services écosystémiques, est complètement reconsidérée. Nous proposons de participer à cette réflexion à travers le prisme du hamster commun, une espèce sauvage emblématique des plaines agricoles alsaciennes qui peut, de par son statut et sa biologie, contribuer à la mise en place de pratiques raisonnées.

Du fait de ces implications économiques et sociétales, la transition vers des méthodes alternatives ne peut se faire qu'à travers l'inclusion des différents acteurs du milieu. Ainsi, ce projet de thèse vise à apporter des connaissances scientifiques qui pourront être mobilisées par les programmes de conservation, afin de favoriser les retombées socio-économiques potentielles. À ce titre, dans ce projet, le dialogue a été entretenu avec les différents acteurs du paysage agricole entourant le hamster commun ; agriculteurs, chambre d'agriculture, compensateurs d'impact et directions des territoires.

L'objectif de mes travaux est d'identifier des pratiques agricoles permettant de favoriser le hamster commun tout au long de son cycle annuel. Mon manuscrit commencera par une introduction traitant des enjeux environnementaux de l'agriculture et de leur lien avec la conservation du hamster commun. Je présenterai ensuite dans un chapitre méthodologique les intérêts et méthodes nécessaires pour le suivi des hamsters en animalerie et en conditions semi-naturelles. Dans les Chapitres 1 (en conditions de laboratoire) et 2 (en conditions de laboratoire et semi-naturelles), je décrirai les mesures réalisées pour évaluer l'intérêt nutritionnel d'associations culturales pour l'hibernation et la reproduction du hamster. Je me pencherai ensuite sur les contraintes physiologiques associées à la reproduction chez cette espèce dans le Chapitre 3. Je caractériserai plus finement l'hibernation en conditions semi-naturelles dans le Chapitre 4. Enfin, je présenterai des travaux portant sur la viabilité agronomique des mesures de conservation en plein champ dans le Chapitre 5. Dans le but de rendre le contenu de ces travaux plus accessibles aux acteurs du monde agricole alsacien, ce manuscrit a été rédigé en français. Les parties en anglais (articles scientifiques des chapitres 1 et 2) sont accompagnées d'une synthèse en français.





## - Introduction -



Oberschaeffolsheim – le 22 juillet 2024  
Une bande refuge de couvert diversifié dans une parcelle moissonnée de blé.



# I. Enjeux environnementaux des agrosystèmes d'Europe

## A. Caractéristiques de l'agriculture moderne

La population humaine mondiale n'a cessé de croître au fil du siècle dernier. Avec des effectifs de 2.5 milliards d'individus en 1950 et 8 milliards aujourd'hui, les projections pour 2050 avoisinent les 10 milliards d'êtres humains (Leridon, 2020). Cette explosion démographique s'est accompagnée d'une intense augmentation des besoins en matières premières, induisant une évolution drastique des secteurs de production. Ceci est notamment vrai pour l'agriculture, secteur subvenant aux besoins en denrées alimentaires et en biomatériaux. A ce titre, les enjeux économiques liés à l'agriculture sont primordiaux (la subvention de ce secteur représentant par exemple un tiers du budget communautaire de l'Europe - Cour des comptes de l'UE, 2021), et son impact sur le territoire est majeur. En France, les surfaces agricoles couvrent actuellement 50.9 % du territoire (Ministère de l'Agriculture, 2015), dont la majorité sont exploitées en grandes cultures (encadré 1).

L'agriculture est définie comme « l'ensemble des processus par lesquels les êtres humains aménagent leurs écosystèmes et contrôlent le cycle biologique d'espèces domestiquées, dans le but de produire des aliments et d'autres ressources utiles à leurs sociétés » (adapté de l'article L311-1 du Code rural et de la pêche maritime). Dans le cas des cultures, la production agricole vise ainsi à exploiter les processus naturels de fixation du carbone atmosphérique sous forme organique par photosynthèse (Murchie et al., 2009). Pour maximiser l'efficacité de ces mécanismes, les pratiques agricoles ont radicalement évolué au cours du XXème siècle (Stoate et al., 2009).

### Encadré 1: Agriculture

En France, sur les 55 millions d'hectares qui constituent le territoire, 28 sont occupés par des activités agricoles (Ministère de l'Agriculture, 2015). Celles-ci se divisent en :

- 37 % de grandes cultures (céréales, oléo-protéagineux...)
- 34 % d'arboriculture fruitière et de sylviculture
- 19 % de surfaces toujours en herbe (activité pastorale)
- 6 % de landes, friches, maquis...
- 4 % d'autres cultures

Dans ce travail, nous nous concentrerons sur les grandes cultures, qui sont les pratiques ayant le plus fort impact sur les sols et les paysages.

L'intensification des pratiques agricoles a débuté durant l'industrialisation des activités humaines après la Seconde Guerre Mondiale et de manière relativement synchrone dans l'ensemble des agrosystèmes d'Europe occidentale (Rabbinge and van Diepen, 2000). A l'échelle de notre territoire, cette « révolution verte » a été amorcée par la Communauté Économique Européenne à travers une première version de Politique Agricole Commune (PAC), initiée à l'occasion du traité de Rome de 1957. Dans ce contexte d'après-guerre, l'objectif de cette politique était d'augmenter la production agricole, afin de rendre la Communauté européenne auto-suffisante et de stabiliser les marchés (CVCE, 2016). L'intensification des pratiques a permis une forte augmentation des rendements annuels, estimés en France entre 1 à 2 T/ha en 1940 contre 6 à 9 T/ha depuis les années 2000 (blé et maïs, Schauburger et al., 2018). Les rendements moyens se sont depuis stabilisés, à l'exception de ceux du maïs qui continuent d'augmenter (Schauburger et al., 2018). Cette augmentation a été rendue possible par la mise en place de systèmes de production, aujourd'hui désignés sous le terme d'**agriculture conventionnelle**, qui se caractérise par :

- Une optimisation des pratiques via une mécanisation des interventions, une modification des biotopes (conversion des zones humides) et un remembrement des parcelles pour cultiver de larges surfaces monoculturelles (Figure 1), ainsi qu'une spécialisation dans quelques cultures largement dominantes.
- L'usage d'intrants, autrefois pour supplémer, et aujourd'hui pour pallier au déficit de certains services écosystémiques (voir partie C) ; pesticides pour la régulation des espèces susceptibles d'occasionner des dégâts, fertilisant pour compenser l'ouverture des cycles de nutriments.
- Une sélection de variétés à hauts rendements.
- Une généralisation de l'irrigation.

À l'image de la majorité des agrosystèmes d'Europe, l'Alsace est un résultat typique de cette transformation. La taille moyenne des parcelles alsaciennes modernes oscille entre 1 et 3 ha, ce qui est relativement petit en comparaison au reste de la France (5 à 15 ha dans le Bordelais par exemple) mais reste largement supérieur à la taille des parcelles en 1950 (0.1 ha, Figure 1 ; Ministère de l'Agriculture, 2021a). La taille moyenne des parcelles continue de croître au fil des remembrements qui sont motivés par la facilitation du travail agricole mais aussi par les conflits d'usage des sols (artificialisation via le développement des zones urbaines, du réseau routier ...). Les surfaces agricoles utilisées couvrent 53% du territoire alsacien. Deux tiers de ces surfaces sont dédiés aux grandes cultures, représentées

majoritairement par des cultures de maïs (48.2%) et de blé (25.7% ; DDT, 2023). De fait, les cultures alsaciennes sont particulièrement homogènes, et notées de 0 à 4 sur l'échelle de Simpson (contre 7 à 15 en Bretagne par exemple ; Ministère de l'Agriculture, 2021 ; L'indice de Simpson représente ici la moyenne du nombre de cultures pondéré par la surface occupée. Un indice faible indique une occupation déséquilibrée des surfaces par quelques cultures majoritaires). Ces caractéristiques entraînant un impact important de l'agriculture sur l'environnement.

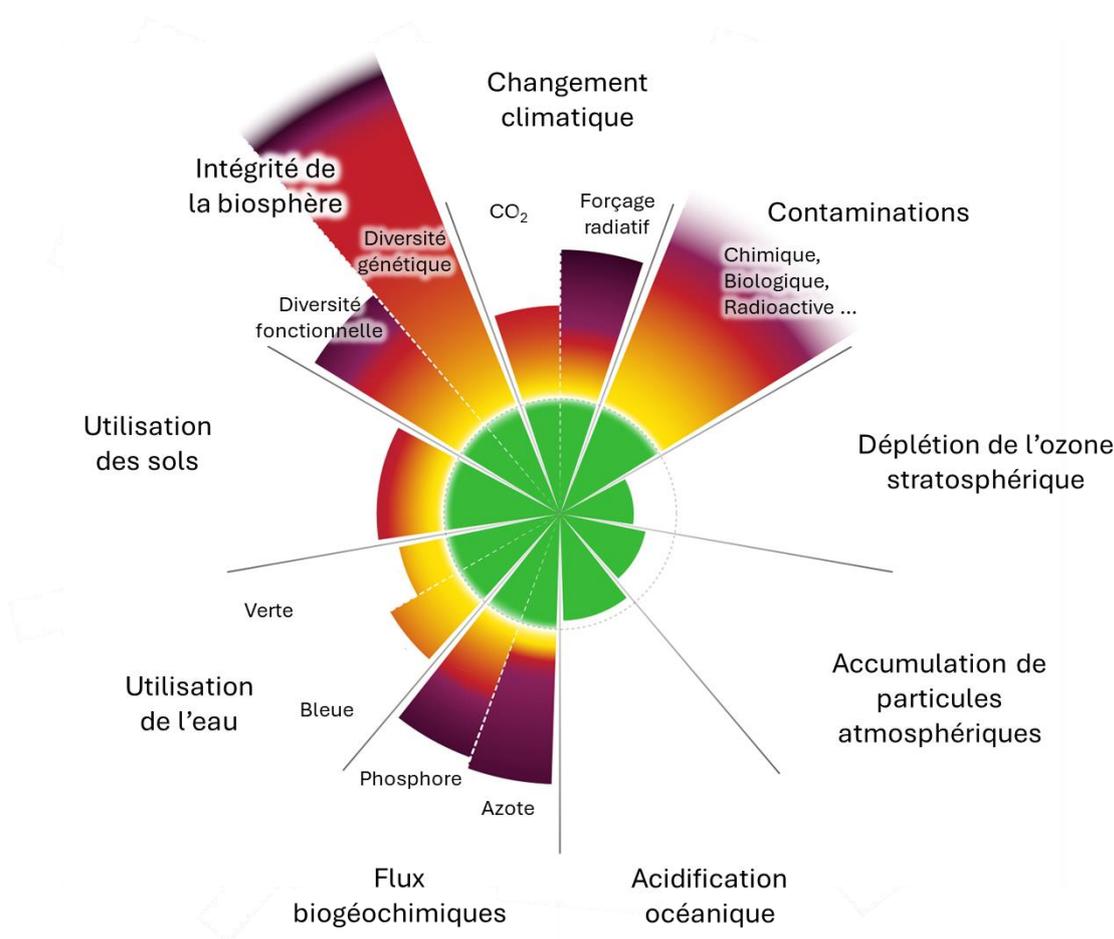


**Figure 1 : Vue aérienne montrant l'évolution du paysage agricole (1949 et 2021) dans la zone d'Ittenheim (Alsace, France; 48°36' à 59' N, 7°36' à 65' E). Dans cette zone, la taille moyenne des parcelles est passée de 0,1 à 1,5 ha tandis que les zones urbaines et le réseau routier (ici, les routes nationales et le contournement Ouest de Strasbourg) se sont développés. (Ministère de l'Agriculture, 2021a ; IGN, 2021).**

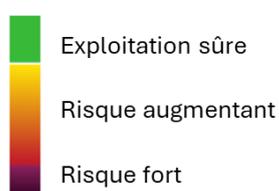
## B. Enjeux environnementaux de l'agriculture moderne

### a. Limites planétaires

Il est aujourd'hui largement établi que les activités humaines impactent de manière significative les caractéristiques environnementales de notre planète, aux échelles globales et locales (Waters et al., 2016). En exploitant des ressources limitées et en émettant des polluants, celles-ci exercent un impact d'amplitude comparable aux processus naturels planétaires et modifient l'ensemble des conditions physiques, chimiques et biologiques des milieux (Steffen et al., 2011). Ainsi, les proportions dans



Chances d'altérer les caractéristiques planétaires correspondant à l'Holocène ;



**Figure 2 : Les neuf limites planétaires** identifiées (2009) et quantifiées (2023) par Richardson et al. Les couleurs indiquent le risque que les activités humaines dépassent les capacités des processus environnementaux, entraînant une modification profonde et irréversible des caractéristiques de ceux-ci. Les limites les plus largement dépassées sont les contaminations, l'intégrité de la biosphère, les flux biogéochimiques et le changement climatique.

lesquelles les processus naturels environnementaux sont en mesure de soutenir nos activités ne sont pas illimitées. Ceci a mené à l'identification de neuf **limites planétaires** représentant les compartiments de l'environnement dont les caractéristiques sont susceptibles d'évoluer en réponse aux activités humaines (Rockström et al., 2009). Sur ces neuf caractéristiques, six sont considérées comme présentant un risque important d'altération irrévocable (Figure 2 ; Richardson et al., 2023). Les caractéristiques des grandes cultures modernes conventionnelles et leur large occupation du territoire en font l'un des acteurs majeurs de cette crise environnementale (Stoate et al., 2009). Cet effet est notamment induit par l'émission de gaz à effet de serre (lié au changement climatique), l'irrigation (utilisation de l'eau), l'altération des sols (liés aux flux géochimiques), l'émission de polluants (contaminants) et la dégradation de la biodiversité (intégrité de la biosphère).

#### b. Emission de gaz à effet de serre et forçage radiatif

Le lien entre agriculture et changement climatique émane principalement des émissions de gaz à effet de serre (Stoate et al., 2009). Celles-ci sont quantifiées en équivalence de dioxyde de carbone (tCO<sub>2</sub>eq), c'est-à-dire sur la base de leur potentiel de réchauffement global. En 2022, le secteur agricole français a émis 42.6 millions de tCO<sub>2</sub>eq de méthane (CH<sub>4</sub>), 22.5 millions de tCO<sub>2</sub>eq de protoxyde d'azote (N<sub>2</sub>O) et 10.9 Mt de CO<sub>2</sub>, soit près d'un cinquième des émissions de gaz à effet de serre nationales (INSEE, 2024). Ces émissions incombent largement aux activités d'élevage, mais 26.5% émanent des grandes cultures, et jusqu'à 80% pour les émissions de N<sub>2</sub>O (CITEPA, 2024), composé induisant une déplétion de l'ozone stratosphérique en plus de la pollution de l'air troposphérique (Fields, 2004; Harrison and Webb, 2001). Par ailleurs, les changements de couverture du sol peuvent impacter la part de radiation solaire réfléctée dans le spectre visible ou infrarouge (Betts, 2001). Ainsi, des sols nus (après récolte) ou en paille (après fauchage) présentent des températures de surface moyennes plus hautes de plusieurs degrés en comparaison aux sols sous couvert végétal (+ 10°C rapporté par Sayão et al., 2020). Ces deux facteurs (gaz à effet de serre et couverture du sol) jouent sur le forçage radiatif, c'est-à-dire, sur la part d'énergie solaire réfléctée hors du système planétaire et sur celle incorporée au système sous forme de chaleur, induisant une potentielle augmentation de température moyenne (IPCC, 2023).

#### c. Irrigation et résilience climatique

L'irrigation des cultures en période sèche fait des grandes cultures le secteur le plus gourmand en eau douce, avec jusqu'à 58% de la consommation globale en France (Ministère de la Transition Écologique,

2023). Les conflits autour des ressources en eau douce s'illustrent par exemple dans les polémiques entourant la construction de réserves de substitution (méga-bassines) dans les Deux-Sèvres (Valo pour *Le Monde*, 2024). La disponibilité de l'eau douce étant l'une des limites planétaires de plus en plus limitante, il est estimé que la demande à l'échelle mondiale dépassera la provision de 40% d'ici 2030 (UN, 2023). La dépendance de l'agriculture à l'irrigation est exacerbée par les changements climatiques globaux face auxquels les méthodes de l'agriculture conventionnelle sont particulièrement peu résilientes (Lin et al., 2008; Zong et al., 2022). Les changements climatiques entraînent une augmentation des températures moyennes et de la fréquence des événements météorologiques extrêmes (Lesk et al., 2016; Lin et al., 2008), deux composantes ayant des effets différents.

Le réchauffement moyen a des effets contrastés en fonction des cultures et des pays (Füssel, 2007), le potentiel défavorable étant particulièrement prononcé dans les zones semi-arides (Stokes and Howden, 2010). Celui-ci a aussi des effets directs d'avancement de la phénologie des cultures. Par exemple, un avancement de 23 jours de la date de maturité moyenne du blé a été observé en Roumanie durant le dernier siècle (1906-2012 ; Croitoru et al., 2012). Enfin, celui-ci peut avoir des effets indirects liés à la dérégulation des écosystèmes. Par exemple, les conditions climatiques hivernales plus chaudes entraînent une répartition plus large des espèces indésirables et pathogènes, et par conséquent, une augmentation de la prévalence et de la sévérité des dégâts qu'ils occasionnent (Bebber et al., 2013).

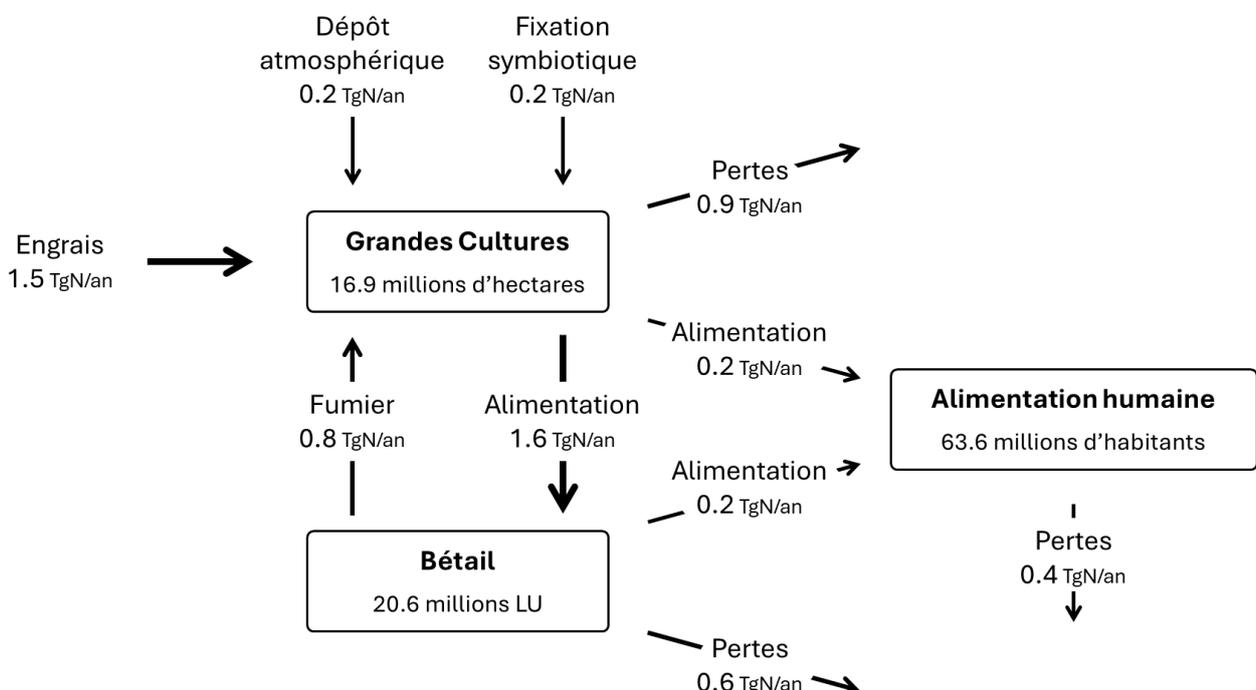
L'augmentation de la fréquence des événements climatiques extrêmes expose les cultures à un nombre accru de sécheresses, vagues de chaleur et inondations (Hawkins et al., 2013; van der Velde et al., 2012; Zong et al., 2022). Ceci a pour effet direct la destruction des cultures (van der Velde et al., 2012). La relation entre instabilité climatique et pertes de rendement est fortement établie (Agovino et al., 2019). De fait, les vagues de chaleur et sécheresse entraînent une réduction de 10% des rendements annuels (toutes cultures confondues, Lesk et al., 2016). Selon les scénarios climatiques actuels, il est prédit que les conditions climatiques continuent à se dégrader, aggravant cette tendance (Agovino et al., 2019). En France par exemple, une diminution de 12% des rendements moyens de maïs est attendue à horizon 2035 (Hawkins et al., 2013).

#### d. Sols, engrais et flux géochimiques

Les systèmes de production extensifs préindustriels étaient caractérisés par un cycle des nutriments dit « fermé ». Les nutriments limitants, majoritairement l'azote (N), le phosphore (P) et le potassium (K), étaient à l'équilibre dans le système ; l'apport permis par la fixation d'azote atmosphérique, favorisée par la variation d'usage des sols, et l'épandage de matière organique compensant les exports de ces

nutriments lors des récoltes (Billen et al., 2021). Cette cyclicité était permise par une forte hétérogénéité paysagère, mêlant des parcelles de petite taille (en moyenne 0.1 à 0.4 ha en France ; Ministère de l'Agriculture, 2021a) exploitées en rotations de cultures, mises en jachère et pâturage, ainsi que des bocages et des zones humides qui équilibraient le système global (Le Roux et al., 2008).

L'ouverture des cycles des nutriments via l'usage intensif d'engrais de synthèse a grandement joué dans l'augmentation des rendements, mais elle a entraîné des conséquences environnementales dommageables (Stoate et al., 2009). La synthèse d'engrais azotés (N) est dépendante des ressources pétrolières, tandis que la production d'engrais phosphatiques (P) et potassiques (K) dépend de l'exploitation minière de ressources fossiles limitées (Sutton et al., 2011). En sus des émissions de gaz à effet de serre liées à la mécanisation de l'épandage de ces engrais, une partie de l'azote apporté est réémise vers l'atmosphère sous forme de N<sub>2</sub>O. La synthèse de N<sub>2</sub>O est réalisée par les communautés microbiennes du sol (Lipschultz et al., 1981). Celle-ci est notamment favorisée par des conditions anoxiques du sol induites par sa compaction (tassement) qui limite l'infiltration de l'eau, de l'air, et des systèmes racinaires (Coleman et al., 2024; Nawaz et al., 2013; Schnurr-Pütz et al., 2006). Ces mêmes problématiques de compaction favorisent l'érosion et le lessivage des sols par les eaux de pluies,

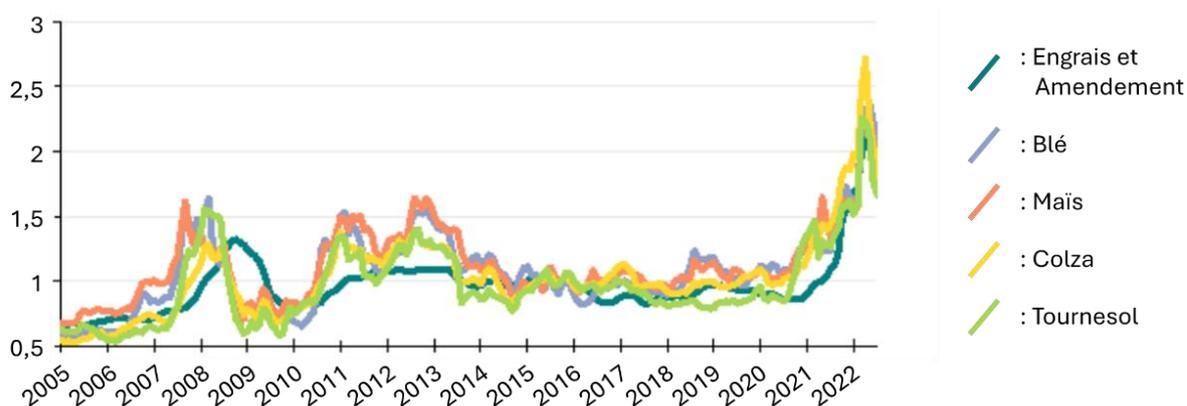


**Figure 3 : Flux d'azote (N) entre les principales composantes du système agro-alimentaire à l'échelle de la France entre 2009 et 2013.** Les valeurs sont données en millions de tonnes d'azote par an (soit 10<sup>12</sup> g par an ou TgN/an). Notez la part importante d'apport d'engrais azotés synthétiques (1.5 TgN/yr) et de pertes (0.9 TgN/yr) liées aux grandes cultures et caractéristiques d'un cycle ouvert. Schéma simplifié adapté de Billen et al., 2021.

entraînant des pertes des nutriments vers les environnements aquatiques et terrestres (Billen et al., 2021; Camargo and Alonso, 2006). Les apports et pertes importantes de nutriments, et notamment d'azote sont caractéristiques d'un cycle dit « ouvert », quantifié à l'échelle de la France en Figure 3 (adapté de Billen et al., 2021). Le lessivage des nutriments vers l'environnement induit une pollution des cours d'eau et des nappes phréatiques, entraînant des phénomènes d'eutrophisation des écosystèmes aquatiques (continentaux et maritimes) et une perte importante de biodiversité de ces milieux (Clark et al., 2013; Hart et al., 2004). La lutte contre ces phénomènes a donné lieu à divers plans de régulation, tels que la directive « Nitrates », qui vise à raisonner l'usage d'intrants et à éviter la pollution des systèmes aquatiques (via la régulation des quantités épandues, le contrôle des épandages près des cours d'eau et sur les terrains en pente, l'interdiction d'épandages sur sols gelés ou inondés... Directive 91/676/CEE, 1991, 2013).

Outre leurs effets délétères environnementaux, les engrais posent aussi aujourd'hui un problème économique. Les crises énergétiques et géopolitiques ont entraîné une importante hausse des prix des intrants au cours de l'année 2022 (N : + 126%, P : + 71%, K : +108% ; CA 2022) induisant, de concert avec l'augmentation du prix des semences et des carburants, une augmentation importante des coûts de production. Ce phénomène est illustré sur la Figure 4, qui montre l'évolution conjointe des prix des engrais et des coûts de production depuis 2005.

Indice des prix des engrais et de la production des cultures (index : 2015 = 1)



**Figure 4 : Evolution du prix des intrants et du coût de production des principales grandes cultures entre 2005 et 2022, indexés sur 2015 (valeur = 1).** Les prix de production des grandes cultures principales ont largement augmenté dans les dernières années, notamment à cause de l'augmentation des prix des intrants (courbe bleu foncé), des carburants et des semences depuis 2020. Sources : CA, 2022.

#### e. Pesticides

Les pratiques agricoles conventionnelles sont également caractérisées par d'importants apports préventifs de pesticides (Sánchez-Bayo et al., 2011). Les besoins en pesticides (herbicides, fongicides, insecticides...) sont liés à une sensibilité accrue des espèces sélectionnées aux maladies et aux ravageurs (Sánchez-Bayo et al., 2011). À l'échelle des cultures, des semis à haute densité, et profitant d'un important apport en azote favorisent un haut risque de développement des adventices, des pucerons et des maladies fongiques (Stoate et al., 2009). À l'échelle des parcelles, les monocultures sont particulièrement sujettes aux dégâts occasionnés par les ravageurs. Ce phénomène est notamment lié à l'homogénéité spatiale et génétique des cultures. Celle-ci favorise les phénotypes des organismes phytophages adaptés aux mécanismes de défenses de leurs hôtes végétaux composant l'environnement (Wetzel et al., 2016 ; Adler and Karban, 1994). À l'inverse, un environnement diversifié permet une régulation dite *bottom-up* des phytophages, où la disponibilité et la variabilité des défenses de leurs ressources alimentaires régulent leurs effectifs (Bianchi et al., 2006). Ce mécanisme est complété par un bénéfice de l'hétérogénéité culturelle sur la biodiversité à tous les niveaux trophiques, ce qui permet aussi une régulation *top-down* (régulation des consommateurs par leurs prédateurs) en favorisant la présence de prédateurs (Fahrig et al., 2011).

Historiquement, les impacts négatifs des pesticides ont été amplifiés par leur persistance dans l'environnement, les rendant disséminables et bioaccumulables (Köhler and Triebkorn, 2013). Indépendamment de leur persistance, les effets négatifs des pesticides émanent de la faible spécificité de leur action (Köhler and Triebkorn, 2013). Les formulations actuelles visent à maximiser l'efficacité de l'action désirée sur les cibles, tout en minimisant les effets secondaires sur les organismes environnants et la persistance des composés. Néanmoins, du fait de la forte proximité phylogénétique entre espèces cibles et non-cibles, cet objectif n'est que très marginalement atteint (Sánchez-Bayo et al., 2011). Par ailleurs, les molécules employées interviennent dans des voies métaboliques souvent très générales (inhibiteur de biosynthèse de protéines, de respiration mitochondriale, des structures synaptiques...), ce qui entraîne aussi une prévalence importante d'effets sub-létaux sur des organismes éloignés phylogénétiquement (Rani et al., 2021). De fait, l'épandage de pesticides est un facteur important de l'érosion de la biodiversité, comme discuté ci-dessous.

#### f. Erosion de la biodiversité agricole

Le déclin actuel de la biodiversité est caractérisé par une réduction importante de la **diversité spécifique**, c'est-à-dire une extinction des espèces animales, végétales, fongiques, bactériennes (...) (Barnosky et al., 2011). L'amplitude de celui-ci est telle qu'elle caractérise une sixième extinction de masse (Monastersky, 2014).

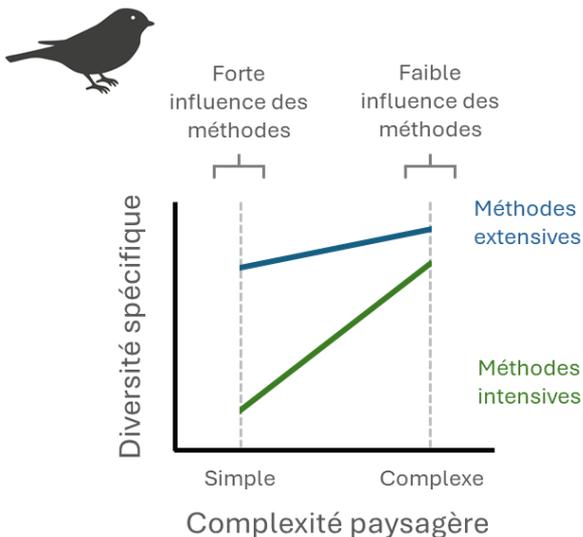
À l'échelle du milieu agricole, le déclin de la biodiversité spécifique est lié aux caractéristiques des modèles agricoles intensifs employés (Altieri, 1999). De par sa prévalence importante sur les territoires, l'intensification de l'agriculture a entraîné la destruction et la dégradation d'habitats autrefois diversifiés (Stoate et al., 2009). Cette dégradation des habitats a été identifiée comme l'un des phénomènes impliqués dans le déclin des espèces animales caractérisant la 6<sup>ème</sup> extinction de masse. (Voir encadré 2 ; Barnosky et al., 2011; Monastersky, 2014). Ceci s'explique par des modifications importantes à l'échelle du paysage et des parcelles de cultures.

#### Encadré 2: 6<sup>ème</sup> extinction de masse

Les travaux menés par l'IPBES (2019) ont identifié les phénomènes majeurs expliquant l'impact des activités humaines sur la biodiversité spécifique. L'impact de ces effets a été quantifié par Monastersky (2014 ; exprimé en pourcentage d'espèces animales dont le phénomène est à l'origine du déclin). Ainsi, la disparition des espèces est liée à :

- La destruction (31%) et la dégradation (13%) des habitats\*.
- La surexploitation (37%) via l'utilisation non contrôlée des ressources naturelles\*.
- Le changement climatique (7%)\*.
- Les pathogènes et la compétition avec des espèces exotiques envahissantes (7%).
- La pollution (4%)\*.

\* Facteurs en lien avec l'agriculture.

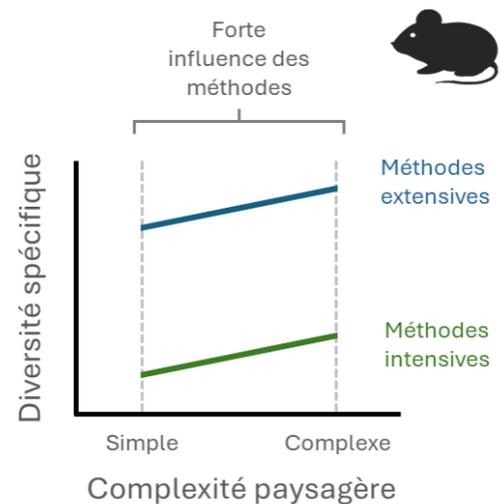


**Figure 5.1 : Effet de la complexité paysagère et de l'intensité des méthodes agricoles sur la diversité spécifique**, pour des espèces à fort potentiel de dispersion (Le Roux et al, 2008).

À l'échelle du paysage, la destruction des habitats est liée à la conversion des milieux en parcelles agricoles, impliquant la disparition des habitats naturels, tel que les bocages et zones humides, ainsi que les habitats semi-naturels exploités extensivement, tels que les prairies, pâturages, jachères, marges de champs et fossés (Hietala, 2002; Stoate et al., 2009). Ces milieux assurent une fonction de refuge et leur proximité est liée à une augmentation de la diversité spécifique de divers groupes d'arthropodes (abeilles sauvages, carabes, syrphidés, hétéroptères et araignées ; Hendrickx et al., 2007). Par ailleurs, l'homogénéité des paysages exploités est favorisée par une spécialisation des territoires dans des filières spécifiques, avec une prévalence importante des quelques variétés les plus rentables (*cash crops*).

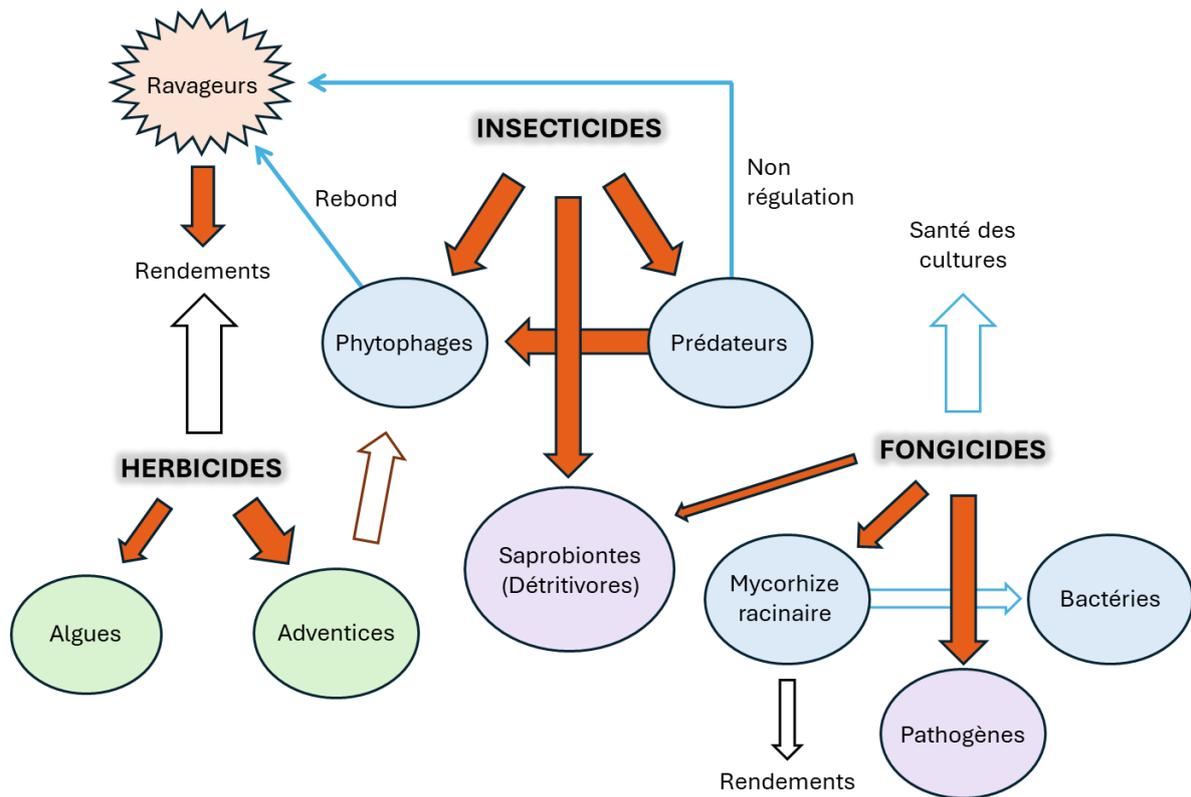
Ces caractéristiques touchent principalement les espèces animales qui exploitent un large domaine vital, ou ayant un large potentiel de dissémination (Le Roux et al., 2008; Roschewitz et al., 2005). Pour ces espèces, la complexité paysagère a un effet très fort, avec le potentiel de contrebalancer des pratiques agricoles localement défavorables (représentées en vert sur la Figure 5.1), dont les effets délétères ne sont observables que dans le cas d'un paysage homogène. Ainsi, l'hétérogénéité parcellaire des plaines agricoles a un effet bénéfique plus important sur la diversité aviaire que la prévalence de méthodes extensives (Herzon et al., 2008; Piha et al., 2007; Roschewitz et al., 2005).

À l'inverse, les caractéristiques à l'échelle des parcelles de culture impactent principalement les espèces à faible capacité de dispersion, dont la probabilité d'être inféodées à une unique parcelle de culture augmente avec la taille des parcelles monoculturales (Le Roux et al., 2008; Roschewitz et al., 2005). Ces espèces répondent peu à la diversification du paysage agricole, si bien que la nature des méthodes agricoles pratiquées devient déterminante (illustré par la variation parallèle des droites sur la Figure 5.2). Ces pratiques impactent les caractéristiques environnementales à petite échelle et sont liées à des apports d'intrants, des perturbations du sol, une réduction des couverts végétaux et une réduction de la diversité et disponibilité alimentaire.



**Figure 5.2 : Effet de la complexité paysagère et de l'intensité des méthodes agricoles sur la diversité spécifique**, pour des espèces à faible potentiel de dispersion (Le Roux et al., 2008).

Les apports effectués dans les parcelles ont été identifiés comme ayant d'importants effets sur la biodiversité. L'effet le plus évident est celui des pesticides qui ont un large impact sur les arthropodes (Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019) et plus globalement sur l'ensemble des organismes présents dans les parcelles (Sánchez-Bayo et al., 2011). Cet impact peut être direct et lié à de la mortalité, communément observée au moment des épandages (Mineau, 2002), ou à des effets sub-létaux (Chinchilla, 2021). Les effets sont aussi indirects via la perturbation des chaînes trophiques, comme le montre l'interdépendance de divers groupes fonctionnels illustré par la Figure 6 (Sánchez-Bayo et al., 2011). L'épandage d'engrais a aussi des effets sur l'entomofaune, notamment les lépidoptères (Maes and Dyck, 2005), et favorise les espèces végétales nitrophiles annuelles au dépens d'autres espèces parfois menacées (Jäck et al., 2021).



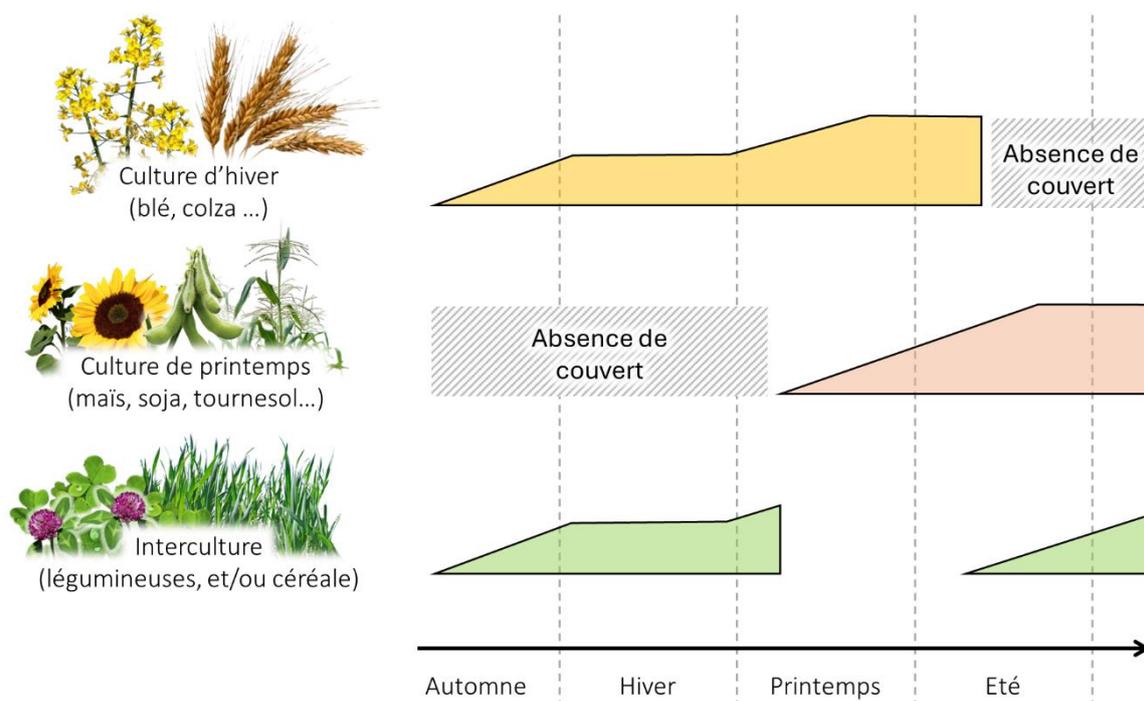
**Figure 6 : Diagramme montrant les principaux impacts des pesticides sur les communautés du sol, végétales et d'arthropodes.** Les flèches rouges indiquent une diminution et les bleues une augmentation. Les flèches vides indiquent des effets indirects. Adapté de Sánchez-Bayo et al. (2011).

Les phénomènes de tassement induisent quant à eux une réduction de la biomasse microbienne (Pupin et al., 2009) et de la faune endogée (notamment les nématodes bactériovores, omnivores et les annélides ; Bouwman and Arts, 2000; Chan and Barchia, 2007).

La réduction des couverts végétaux est liée à la phénologie des cultures mises en place, représentée en Figure 7. Les cultures d'hiver (blé d'hiver, colza...) procurent un couvert du semis en début d'automne jusqu'à la récolte pendant l'été. À l'inverse, les cultures de printemps (maïs, soja, tournesol ...) sont semées au printemps et récoltées à l'automne. Ceci joue sur les espèces exploitant ces milieux, une abondance plus importante de carabes et d'araignées étant par exemple observée dans les cultures d'hiver (Hummel et al., 2002). La phénologie des cultures conditionne aussi le cortège d'espèces végétales pouvant se développer dans les parcelles (Fried et al., 2008). Ainsi, celle-ci impacte largement les caractéristiques du milieu. Entre récolte et semis, les sols sont habituellement laissés à nu. Ils peuvent aussi être enrichis par des couverts d'intercultures détruits naturellement par le gel ou mécaniquement avant le semis des cultures suivantes, bien que cette pratique ait été minoritaire dans

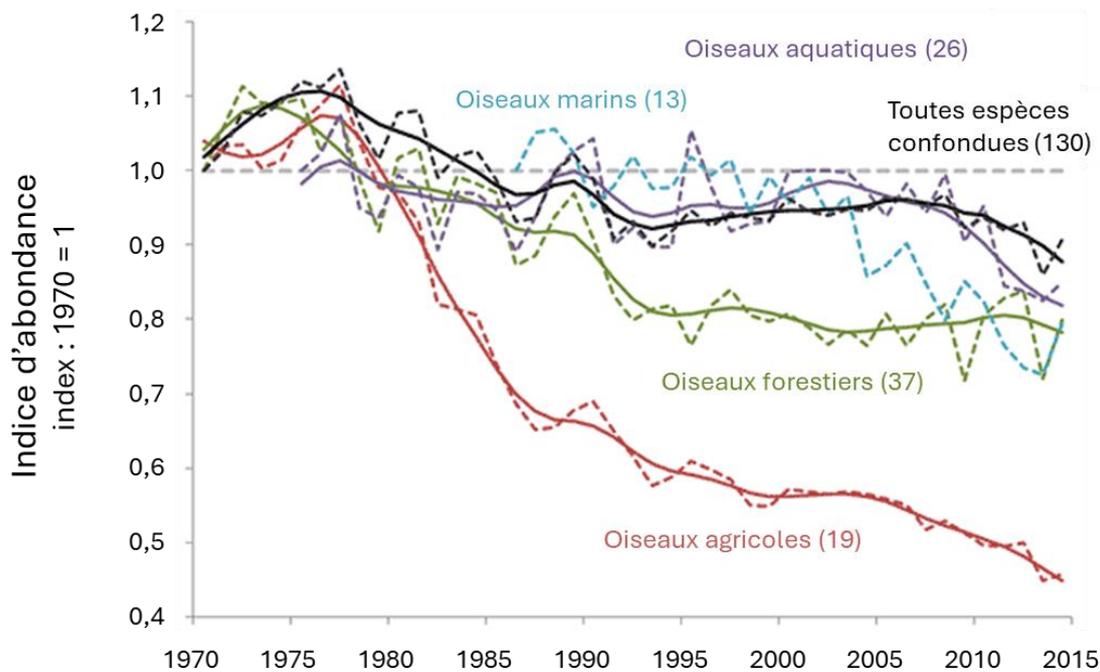
le contexte de l'agriculture conventionnelle (Stoate et al., 2009). Du fait de la grande taille des parcelles actuelles, ceci implique de larges surfaces sans couvert végétal une partie importante de l'année. Ce phénomène est amplifié par un avancement de la phénologie des espèces cultivées liée à l'augmentation des températures (Croitoru et al., 2012). Cette périodicité du couvert est associée à des effets négatifs sur la faune en cas de décalage entre les phénologies des espèces et des cultures (Stoate et al., 2009). La phénologie et la constitution des couverts a de fortes conséquences nutritionnelles sur les organismes habitant les parcelles de culture (Brodeur et al., 2011 ; Tissier et al., 2016). Ainsi, les cultures peuvent impacter la condition corporelle des organismes. Par exemple, celle-ci est meilleure chez des carabes capturés dans des champs de colza, en comparaison au blé et à l'orge (Labruyere et al., 2016).

**Figure 7 : Temporalité approximative des grandes cultures.**



L'érosion de la biodiversité induite par les caractéristiques des territoires agricoles actuels est observable dans tous les taxons, des communautés bactériennes et fongiques (Vukicevich et al., 2016), aux adventices (Storkey and Westbury, 2007), invertébrés (Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019), amphibiens (Arntzen et al., 2017), oiseaux (Stanton et al., 2018), et mammifères (Fischer et al., 2011). Ce phénomène est particulièrement prononcé, la biodiversité agricole montrant l'un des déclinés les

plus rapides, comme illustré dans le cas des oiseaux du Royaume-Uni par la Figure 8. Ainsi, parmi les espèces protégées par les directives européennes « Oiseaux et Habitats » au Portugal par exemple, 46.8% des espèces de vertébrés et 34.7% des espèces végétales dépendent des habitats agricoles (Moreira et al., 2005).



**Figure 8 : Evolution de l'abondance de passereaux communs au Royaume-Uni (1970-2015)** indexée sur les abondances de 1970 (valeur = 1) en fonction de leur milieu de vie (espèces marines, aquatiques, forestières ou agricoles). Les espèces agricoles (en rouge) sont celles qui ont présenté le plus fort déclin. Source : British trust for ornithology (BTO, 2024).

Ce déclin général de la diversité spécifique s'accompagne d'une altération des caractéristiques des communautés biologiques et des fonctions qu'elles remplissent (Rockström et al., 2009). La diversité de ces fonctions, qualifiées de **diversité fonctionnelle**, est primordiale pour les activités humaines (Hillebrand and Matthiessen, 2009; Naeem et al., 1994). En effet, celles-ci dépendent d'une variété de processus assurés par le vivant et d'intérêt pour l'Homme, appelés **services écosystémiques** (MEA, 2005).

## C. Services écosystémiques

L'agriculture est basée sur l'exploitation de mécanismes naturels, tels que la photosynthèse. La provision de matière première par le vivant est considérée comme un premier type de services écosystémiques, regroupés sous le terme de **services de provision** (MEA, 2005). Toutefois, les dynamiques écologiques exploitées par l'agriculture sont aussi non-provisionnementnelles.

Les autres types de services écosystémiques sont notamment catégorisés comme **services de support** (cycles des nutriments et de l'eau, formation des sols, provision de niches écologiques...) et **services de régulation** (stabilisation climatique, prévention des érosions, régulation des pathogènes, pollinisation... ; Altieri, 1999; van Zanten et al., 2014; MEA, 2005). À l'échelle des écosystèmes agricoles, ces services non-provisionnementnels sont liés au maintien des propriétés physico-chimiques du sol et à la régulation des espèces susceptibles d'occasionner des dégâts (Le Roux et al., 2008). La faune endogée, par action de décompaction, perméabilise le sol (Coleman et al., 2024; Petersen and Luxton, 1982). Ceci permet une capacité accrue de stockage et de restitution de la ressource en eau (Shaheb et al., 2021). De la même manière, ceci augmente la biomasse des communautés de microorganismes (bactéries, champignons), dont dépend l'activité enzymatique du sol (phosphatase, uréase, amidase, déshydrogénase... Dick et al., 1988). Ces activités sont impliquées dans des processus divers, tels que la fixation de l'azote atmosphérique (symbiose rhizobia-légumineuses), la minéralisation des nutriments stockés sous forme organique ou fixés dans le sol, ou encore la séquestration de carbone (Coleman et al., 2024), des fonctions analogues à celles remplies par les intrants synthétiques. Par ailleurs, celles-ci ont un rôle important dans la prévention des processus de lessivage et impactent la qualité de l'eau restituée des parcelles vers les nappes et les cours d'eau (Alaoui et al., 2018). Enfin, les réseaux trophiques permettent le contrôle biologique des ravageurs des cultures (par exemple : effet bénéfiques des carabes et coccinelles carnivores ; Bianchi et al., 2006), la limitation de la prévalence des adventices et les processus de pollinisation (Albrecht et al., 2020).

L'intensification des pratiques agricoles a permis de grandement amplifier la performance des services de production à l'échelle des parcelles de cultures. Toutefois, dans cette approche, la prise en compte et la valorisation des services de support et de régulation sont faibles, voire absentes, ce qui va de pair avec les enjeux environnementaux soulevés par l'agriculture moderne (Gaba et al., 2015). Augmenter la performance de ces services écosystémiques est un point clef pour tendre vers des systèmes de production plus **durables**, c'est-à-dire, des systèmes résilients face au changement climatique, indépendants des intrants de synthèse et non-néfastes pour l'environnement. Les services sont notamment assurés par les communautés biologiques, ce qui amène à reconsidérer la place de la biodiversité dans les systèmes agricoles (Altieri, 1999). Afin de dynamiser les services, et de promouvoir la biodiversité, des alternatives agronomiques ont vu le jour.

## D. Méthodes Agroécologiques

Les méthodes agronomiques alternatives visant à établir un système agricole durable se basent notamment sur la stimulation des services écosystémiques pour limiter les besoins en produits phytosanitaires et engrais de synthèse, ainsi que sur une diversification des milieux pour gagner en résilience face aux aléas climatiques (Altieri, 1999; Wezel et al., 2014). Cette approche, qualifiée d'agroécologie, envisage le système de production comme partie intégrante des écosystèmes (Altieri, 1999). L'objectif est de maintenir les performances agronomiques en améliorant les performances environnementales, ce qui passe notamment par le fait de considérer la biodiversité comme facteur de production à part entière (Wezel et al., 2014). Pour ce faire, ces approches se basent sur trois aspects techniques principaux (Altieri, 1999) :

- **Un travail du sol limité ou absent.** Ceci permet de préserver les communautés d'espèces endogées (bactéries, champignon, invertébrés), favorisant ainsi l'activité enzymatique du sol et la performance des flux géochimiques des nutriments (Dick et al., 1988). La réduction du labour permet aussi de limiter les phénomènes de compaction du sol (Anderson et al., 2017; Chan, 2001). Ces aspects permettent une capacité de rétention de l'eau accrue et augmentent la résilience face aux sécheresses (Bogunovic et al., 2018).
- **L'évitement maximal des sols nus.** La maximisation des couverts passe notamment par la mise en place de couverts d'intercultures. Ceux-ci permettent de limiter les phénomènes d'érosion hydriques ou éoliens, d'évaporation de l'eau du sol, et de ruissellement de polluants des parcelles agricoles vers les milieux environnants (Hummel et al., 2002; Vukicevich et al., 2016). De plus, leur pérennisation peut limiter la croissance des adventices et donc les besoins en herbicides (Weisberger et al., 2023). En réduisant le forçage radiatif du milieu et l'évaporation, ceux-ci améliorent également les conditions microclimatiques (Blanco-Canqui et al., 2012; Wezel et al., 2014). Par ailleurs, l'apport supplémentaire de nutriments (notamment carbone et azote) permet de dynamiser les flux géochimiques en enrichissant les sols et de réduire les besoins en engrais (Vukicevich et al., 2016; Wezel et al., 2014).
- **Une diversité des espèces cultivées à toutes les échelles.** À l'échelle génomique, la diversification des variétés pour une même espèce permet une meilleure résistance aux aléas climatiques et aux espèces susceptibles d'occasionner des dégâts (Garland and Curry, 2022). Une diversification des espèces à l'échelle d'une parcelle apporte les mêmes bénéfices (Adler

and Karban, 1994; Zong et al., 2022). Le choix d'espèces rustiques et locales permet d'augmenter la résilience des cultures et permet typiquement de réduire les besoins en eau (Altieri and Nicholls, 2017). Enfin, une variabilité dans le temps, permise par des rotations de cultures, favorise le maintien des communautés de microorganismes symbiotiques, et contribue ainsi à dynamiser l'activité du sol (Weiner, 2017; Wezel et al., 2014).

Les principes agroécologiques se retrouvent dans la majorité des méthodes agricoles alternatives à l'agriculture conventionnelle, telles que les agricultures biologiques et intégrées (basée sur une réduction des intrants de synthèse grâce à l'utilisation de techniques telles que binage, faux-semis et allongement des rotations ; Lotter, 2003), l'agroforesterie (associations de cultures annuelles et d'éléments arboricoles ; Jamnadass et al., 2013) ou la permaculture (diversification importante à petite échelle ; Ferguson and Lovell, 2014). De manière globale, ces approches permettent de gagner en résilience et en autosuffisance (Altieri, 1999; Wezel et al., 2014). De fait, elles ont été identifiées comme des stratégies d'importance capitale par le fonds international pour le développement de l'agriculture (IFAD, 2022) et l'organisation pour l'alimentation et l'agriculture des Nations-Unies (FAO, 2017) pour s'adapter aux aléas climatiques et atteindre les objectifs de développement durable, tant au niveau de la production alimentaire que de la protection des écosystèmes.

## E. Considérations Socio-Ecosystémiques et cas du hamster commun

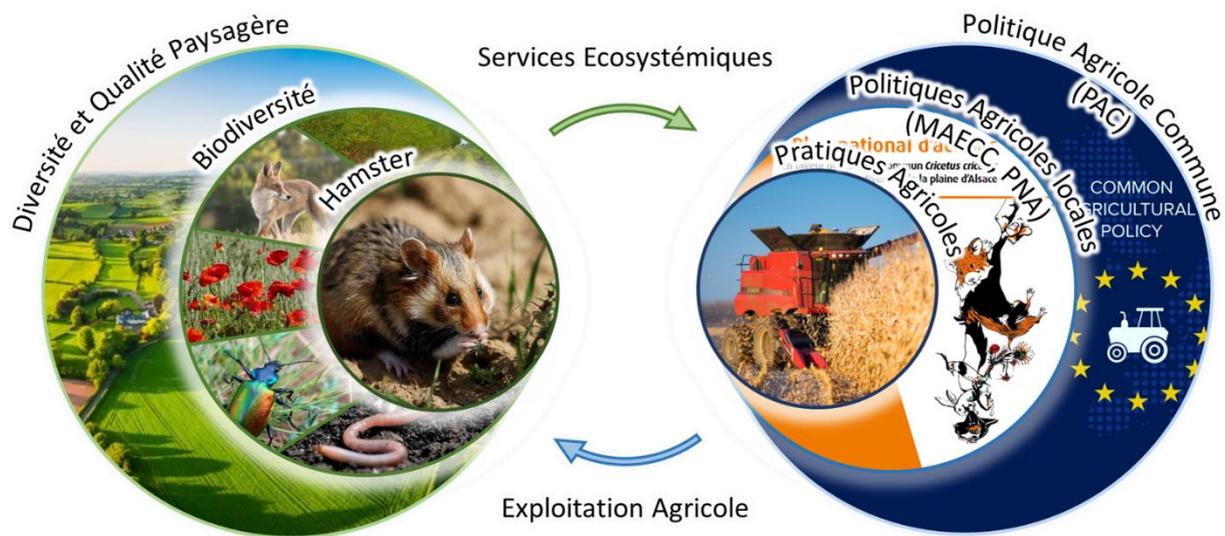
Les bénéfices des approches agroécologiques sont largement documentés dans la littérature scientifique (Par exemple, Bezner Kerr et al., 2022, 2021; D'Annolfo et al., 2017; Liere et al., 2017; Wezel et al., 2014...). Pourtant, l'implémentation concrète de ces mesures reste minoritaire sur nos territoires (Ministère de l'Agriculture, 2023). Une importante difficulté de mise en place des pratiques agroécologiques est liée à l'inertie des processus écologiques mobilisés pour la production agricole (Altieri and Nicholls, 2017). Typiquement, retrouver une production viable, basée sur la restauration d'un sol dynamique, d'une communauté d'auxiliaires limitant les ravageurs et d'un flux viable des nutriments nécessite une gestion agricole adaptée pendant *a minima* 10 à 15 ans (Adl et al., 2006; Burke et al., 1995; De et al., 2020). Ainsi, en opposition au système conventionnel basé sur les résultats instantanés des apports d'intrants, les alternatives apparaissent comme peu viables économiquement sur le court terme. La difficulté à opérer une transition vers des méthodes de production alternatives s'explique ainsi par des facteurs extra-agronomiques. Les méthodes agricoles actuelles sont accompagnées par une administration et des filières de distribution complexes et spécialisées, une

industrie phytosanitaire très présente et une spécialisation technologique des machines et des variétés pour l'exploitation de parcelles homogènes (Lamine et al., 2010). Ces aspects sont caractéristiques d'un phénomène de **verrouillage socio-technique** (*lock-in effect* ; Cowan and Gunby, 1996), qui résulte d'une spécialisation des filières dans la méthode de production la plus efficiente historiquement. En résulte une dynamique d'auto-renforcement où les méthodes de production alternatives, bien que potentiellement plus optimales, restent désavantageuses économiquement, car en marge de la filière dominante (Lamine et al., 2010). Dans ce contexte, la transition vers des méthodes alternatives est difficile et coûteuse, et nécessite typiquement une intervention extérieure, menée par exemple par les politiques publiques.

Ainsi, la problématique agricole est au croisement d'enjeux économiques, techniques, sociétaux et environnementaux, et les considérations écologiques présentées précédemment ont d'importantes retombées sur les autres composantes de ce système. De fait, plutôt que comme un « simple » système de production, le système agricole peut être plus globalement considéré comme un **Socio-Eco-Système**, à la croisée d'enjeux multiples.

En Alsace, une composante particulière de ce système est la conservation du hamster commun, un rongeur en danger critique d'extinction, qui vit dans les parcelles de cultures. L'espèce est protégée depuis 1993 et bénéficie actuellement d'un quatrième Plan National d'Action (PNA ; Virion, 2018). Les actions en faveur de sa conservation visent notamment à restaurer un habitat agricole favorable. Ceci est porté par des Mesures Agroenvironnementales et Climatiques Collectives (MAECC ; Ministère de l'Agriculture, 2024) implémentées dans des zones de protection couvrant 9 000 hectares de plaine alsacienne. L'importance donnée à cette espèce par les efforts financiers et techniques, ainsi que les outils mis en place pour améliorer son environnement en font un maillon central du Socio-Ecosystème alsacien (Figure 9) et une opportunité d'accompagner localement une transition vers des pratiques pertinentes sur le plan agro-environnemental.

Figure 9 : Représentation conceptuelle du socio-écosystème agricole alsacien.



Points clefs de la 1<sup>ère</sup> partie :

- Les pratiques agricoles conventionnelles ne sont pas viables au regard de leur impact environnemental, de leur faible résilience face aux aléas climatiques et de leur dépendance aux intrants de synthèse.
- L'exploitation agricole conventionnelle a un fort impact négatif sur la biodiversité agricole.
- Le manque de durabilité des modèles conventionnels est lié à une maximisation des services écosystémiques de production au détriment des services de support et de soutien.
- Les méthodes alternatives basées sur une approche agroécologique peuvent favoriser ces services écosystémiques.

## II. Le hamster commun

### A. Statuts du hamster commun

Le hamster commun est aussi appelé hamster d'Europe (*Cricetus cricetus* ; Linnaeus, 1758 ; Figure 10) et plus localement, grand hamster d'Alsace. En France, l'espèce vit dans les parcelles de grandes cultures, mais elle peut aussi exploiter des environnements péri-urbains dans d'autres pays (comme les cimetières de Vienne, Siutz et al., 2016). Le hamster était extrêmement abondant jusqu'au début de l'industrialisation agricole. Les densités moyennes rapportées étaient de 10 à 80 individus par hectare avec des pullulations estimées à 2000 individus par hectare lors des saisons de reproduction (Surov et al., 2016). De telles densités induisaient d'importants dégâts sur les cultures, les hamsters consommant des lignes de semences entières (Kayser et al., 2003). Le hamster était donc considéré comme une espèce nuisible à réguler, voire à éradiquer. En France, la régulation active de l'espèce a été encouragée par les politiques publiques (Virion, 2018). Celle-ci a été pratiquée via des captures directes ou encore des empoisonnements et inondations des terriers (Kayser et al., 2003), des pratiques qui étaient courantes dans la jeunesse d'une partie importante des exploitants agricoles encore en activité aujourd'hui. La régulation de l'espèce a entraîné un fort déclin de ses effectifs et une réduction de sa répartition en France et en Europe comme montré par les zones bleues de la Figure 11. Aujourd'hui, la densité dans les zones de présence de l'espèce est d'environ un individu par hectare (Surov et al., 2016).



**Figure 10 :**

**Photographie d'un hamster commun**

© Grzegorz Lesniewski

~ 2 cm

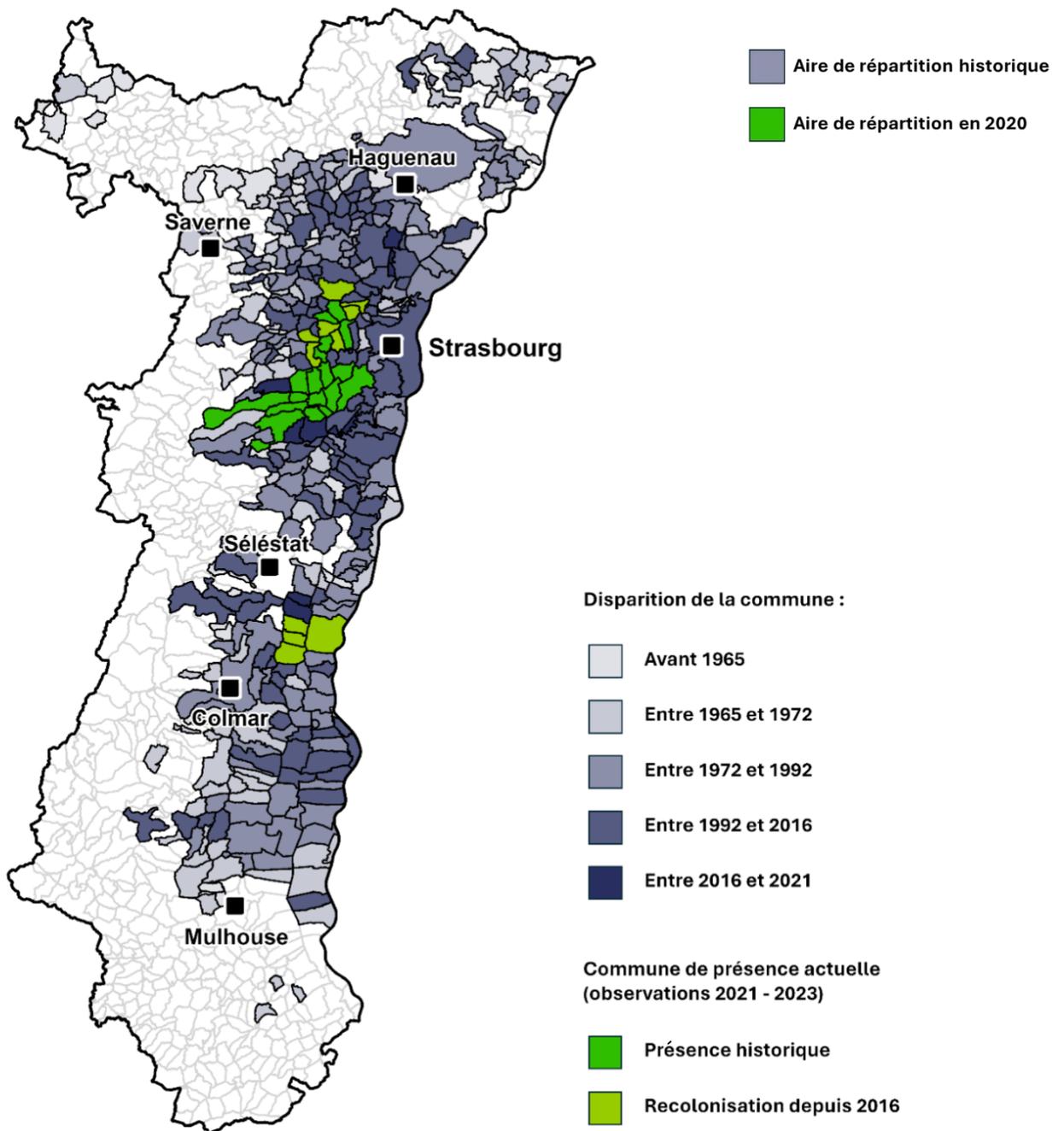


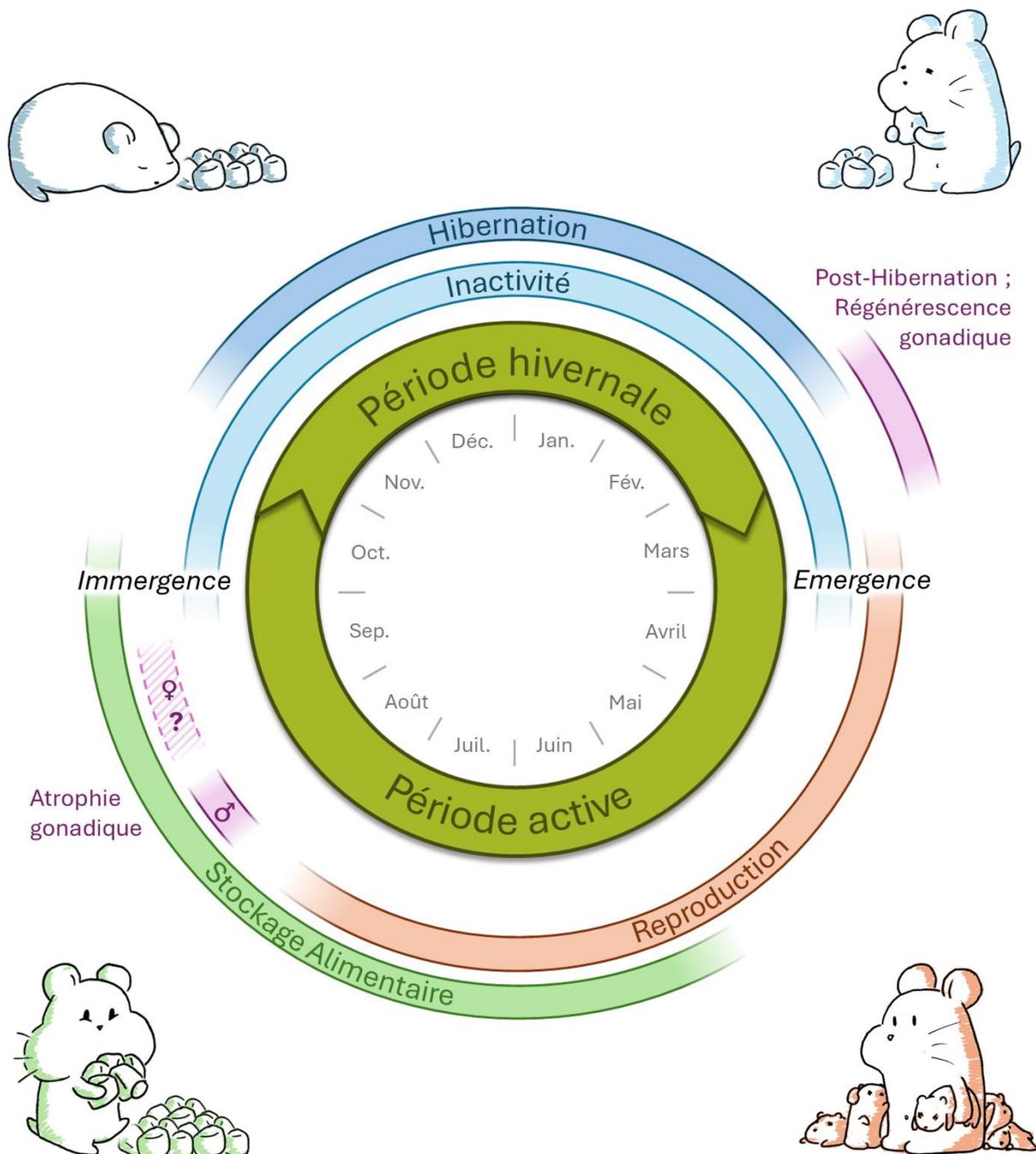
Figure 11 : Aire de répartition actuelle du hamster en Europe (adapté de Banaszek et al, 2020) et Carte de l'Alsace montrant la réduction de l'aire de présence du Hamster depuis 1965. Les couleurs des communes indiquent la période à laquelle le hamster a disparu. Source des données : OFB

Le hamster a été protégé à l'échelle nationale en 1993. Toutefois, la régulation des populations n'est pas le seul facteur ayant contribué au déclin du hamster. Sa disparition a aussi été liée au changement de son habitat induit par l'évolution de l'agriculture, ainsi qu'au réchauffement climatique (discutés plus en détail ci-après ; Surov et al., 2016; Tissier et al., 2016). Ainsi, l'arrêt des programmes de destruction n'a pas suffi à endiguer le déclin de l'espèce (Surov et al., 2016). Ceci explique que la raréfaction du hamster ait été constatée sur l'ensemble de son aire de répartition, à l'exception de la Russie où les données manquent. De fait, le hamster commun a récemment été inscrit comme étant en « danger critique d'extinction » sur la liste rouge de l'IUCN (IUCN Red List, Banaszek et al., 2020).

## B. Biologie de l'espèce

Le hamster commun est une espèce solitaire (Surov et al., 2019). Il creuse et exploite des terriers allant jusqu'à deux mètres de profondeur en hiver (Nechay et al., 1977). En période active, les individus sont crépusculaires et nocturnes. Les hamsters ont un régime alimentaire opportuniste constitué des cultures dans lesquelles ils évoluent (parties vertes et graines) ainsi que des adventices, invertébrés, amphibiens et micromammifères qu'ils prédatent (Tissier et al., 2019). Ils sont eux-mêmes la proie des renards et des rapaces, mais aussi des chats domestiques et des mustélidés. Juvéniles, ils peuvent aussi être consommés par des petits rapaces, corvidés, échassiers, rats, ou par des hamsters adultes (Kletty, 2020).

Le déclin des populations de hamster commun est lié à des modifications de son environnement au fil de l'évolution des pratiques agricoles (Tissier et al., 2016). Toutefois, ce déclin est particulièrement prononcé en comparaison à celui d'autres micromammifères tels que les campagnols des champs, dont les populations fluctuent également en fonction des pratiques agricoles sans que cela ne menace les espèces (Bonnet et al., 2013; Yigit, 2016). Cette sensibilité particulière du hamster commun en fait un modèle bioindicateur, c'est-à-dire que son déclin témoigne d'un déséquilibre global de l'environnement agricole. Cette sensibilité est liée à un cycle annuel marqué, divisé entre période hivernale et période active (Figure 12).

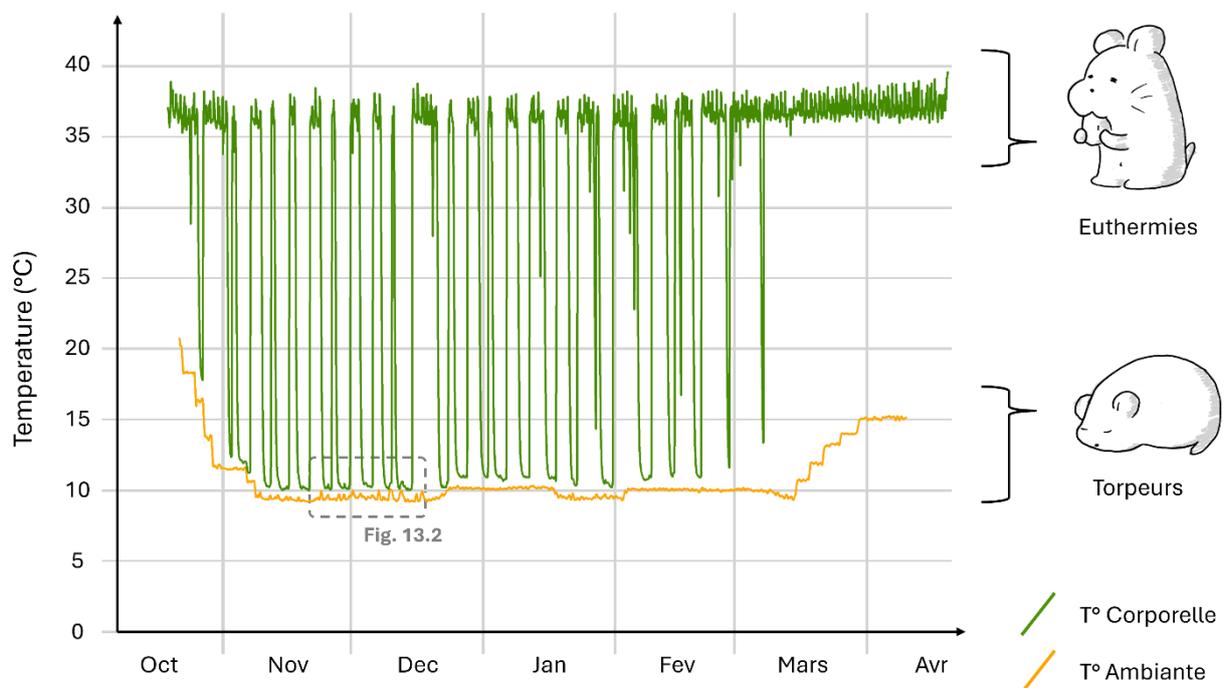


**Figure 12 : Cycle annuel du hamster commun.** Le cycle est décomposé entre une saison hivernale, où les hamsters sont inactifs dans leurs terriers et une saison active. Pendant la saison active, les hamsters se reproduisent et stockent de la nourriture. Pendant la saison hivernale, ils hibernent en réalisant des torpeurs et consommant leurs réserves. Les dates d'entrée (immergence) et de sortie (émergence) de la phase d'inactivité, d'hibernation et de fin de la reproduction sont variables. La reproduction est anticipée et suivie d'une régénérescence et d'une régression gonadique. Ces différents éléments sont développés ci-après.

## a. Période Hivernale

- Les torpeurs

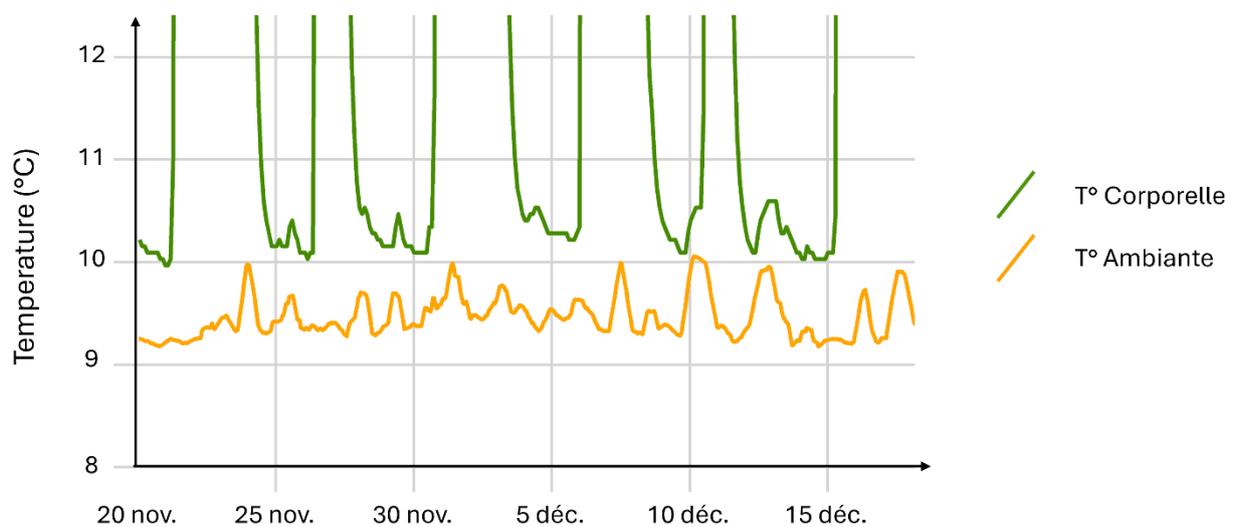
Durant la saison hivernale, les hamsters présentent une **période d'inactivité** où ils restent dans leur terrier. Une partie de cette période est consacrée à l'**hibernation**, qui est une succession de **torpeurs**. Les torpeurs sont des périodes d'hypométabolisme et d'hypothermie temporaires et réversibles qui entraînent une réduction importante de la dépense énergétique. Celles-ci se traduisent en une chute de température corporelle, une importante réduction des rythmes respiratoire et cardiaque ainsi qu'une inactivité de l'organisme. Pendant la période active, les torpeurs sont rares, peu profondes (température corporelle minimale entre 12 et 25°C) et courtes (durant typiquement moins d'une journée), raison pour laquelle elles sont qualifiées de *Shallow Torpor Bouts* ou **STB** (Giroud et al., 2020). À l'inverse, l'hibernation se caractérise par un enchaînement de torpeurs plus longues (plusieurs jours), profondes (température minimale entre 0 et 10°C) et fréquentes (comme illustré par la Figure 13). Ces torpeurs de plusieurs jours sont nommées *Multi Day Torpors* ou **MDT**. Celles-ci sont entrecoupées de **réveils** durant lesquels les hamsters consomment de la nourriture qu'ils auront préalablement accumulée pendant la saison active. Ce comportement d'hibernation basé sur la consommation de nourriture plutôt que la dépendance aux tissus adipeux pour la provision d'énergie est qualifié de **stratégie « food-storing »**.



**Figure 13.1 : Température corporelle d'un hamster (en vert, °C) et température ambiante (en orange, °C) en conditions contrôlées d'octobre à avril. Les périodes de basse température du hamster correspondent à des torpeurs, tandis que les périodes avoisinant les 37°C correspondent à des phases actives.**

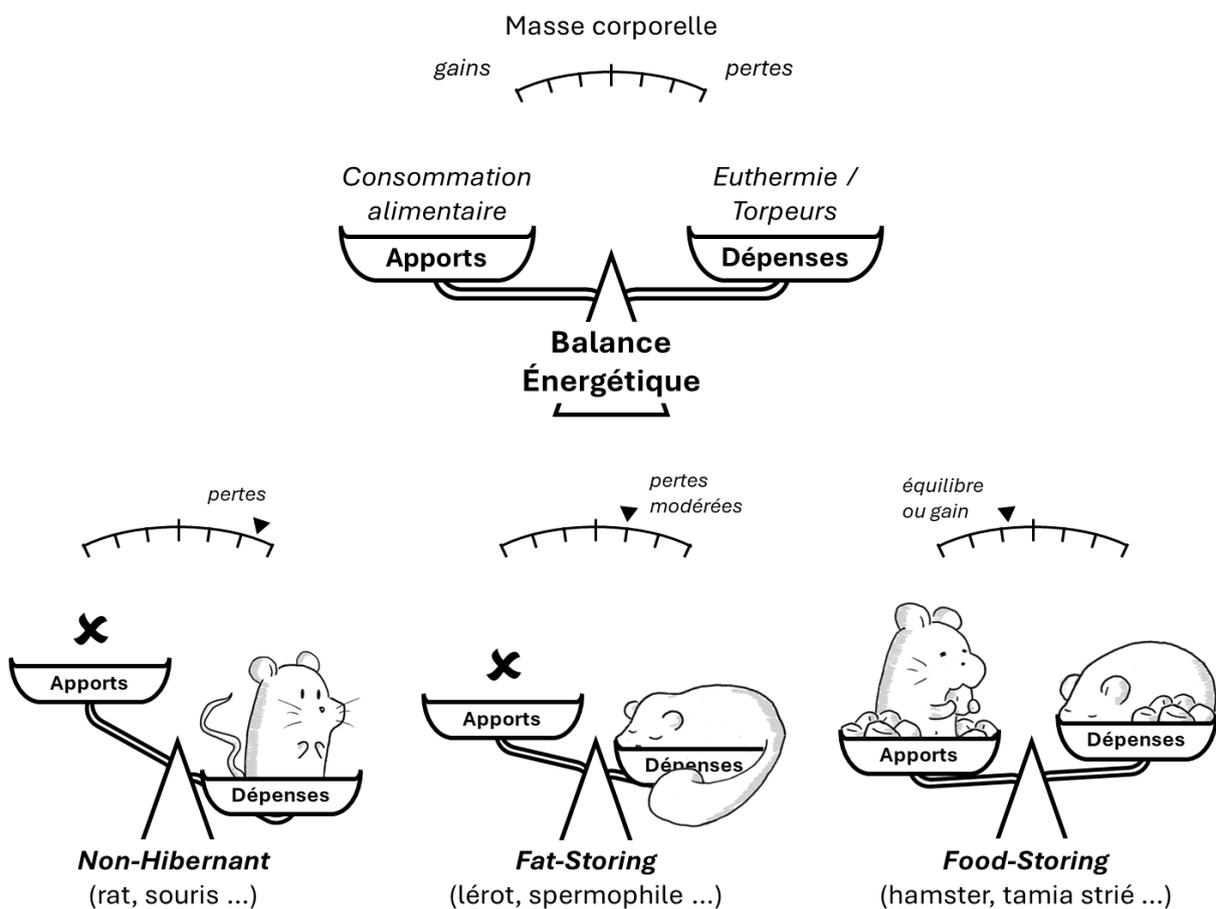
- Balance énergétique

En permettant des économies d'énergie, les torpeurs impactent l'équilibre entre apports et dépenses énergétiques des animaux, appelé **balance énergétique** (Illustré en Figure 14). La baisse du métabolisme durant les torpeurs est liée à la réduction thermodynamique de l'activité biochimique permise par la baisse de température corporelle (Guppy and Withers, 1999). Toutefois, une inhibition physiologique complémentaire du métabolisme, via des modifications du pH ou de l'oxygénation des tissus par exemple, a aussi été mise en évidence (Guppy and Withers, 1999; Malan, 1986). La baisse du taux métabolique en torpeur est dépendante de la température atteinte par l'individu hibernant, qui est elle-même dépendante de la température ambiante, le refroidissement de l'organisme étant passif (Heldmaier et al., 2004). Ainsi, en MDT, les hibernants se stabilisent à une température 0.5 à 3°C supérieure à la température ambiante (Geiser, 2004; Waßmer and Wollnik, 1997 ; illustré chez le hamster commun par la Figure 13.2), une différence que l'on peut attribuer à la thermogénèse liée à l'activité métabolique résiduelle. Toutefois, des processus de régulation restent actifs durant les torpeurs, empêchant les organismes de sortir de la plage de température qu'ils peuvent tolérer (Richter et al., 2015). La température corporelle minimale tolérable est spécifique aux espèces (par exemple, 2°C chez le spermophile doré *Callospermophilus lateralis*, et -1°C chez le spermophile arctique *Urocitellus parryii* ; Richter et al., 2015). Toutefois, les températures du sol étant très stables à deux mètres de profondeur (Gülser and Ekberli, 2004), il est considéré que les hamsters sont exposés à des températures hivernales plus clémentes, de 8 à 12°C. En torpeur, les animaux présentent une



**Figure 13.2 : Détail du lien entre température ambiante (en orange) et température corporelle d'un hamster en hibernation (en vert) en conditions contrôlées durant une période de 30 jours. Ici, l'individu présente une température corporelle de 0,5 à 1°C supérieure à la température ambiante.**

réduction importante du métabolisme, et donc de la dépense énergétique, à des taux avoisinant 5% de la dépense à l'euthermie (estimé sur l'ensemble des hibernants ; Ruf and Geiser, 2015). La phase la plus coûteuse énergétiquement, est le réchauffement pour le retour à l'euthermie (température corporelle de 37-40°C). Le réchauffement peut induire un taux métabolique 10 fois supérieur au taux métabolique basal, et représenter jusqu'à 80% de la dépense énergétique réalisée pendant une torpeur (estimé chez un spermophile, *Urocitellus richardsonii* ; Wang, 1978). Néanmoins, malgré le coût des réchauffements périodiques et des réveils, la dépense énergétique durant l'hibernation peut être réduite jusqu'à 15% de ce qu'elle aurait été pour un animal resté en euthermie constante (Wang and Hudson, 1970) et permettent ainsi de rééquilibrer la balance énergétique durant les périodes d'indisponibilité alimentaire (illustration en Figure 14).



**Figure 14 : Balance énergétique liée à l'équilibre entre apport et dépenses d'énergie.** Chez les espèces non-hibernantes, l'indisponibilité alimentaire induit une perte de masse importante. Les hibernants peuvent réaliser des torpeurs pour réduire leur dépense énergétique. Ceci permet aux *fat-storers* d'épargner leurs réserves adipeuses. Chez les espèces *food-storing* telles que le hamster, la constitution de réserves alimentaires permet un apport énergétique, même en hiver, permettant un bilan énergétique positif.

Si les torpeurs permettent des économies d'énergie substantielles, celles-ci sont toutefois associées à des coûts physiologiques (revue des hibernants, Humphries et al., 2003). En effet, les torpeurs impliquent une immunodépression (par exemple, chez un écureuil terrestre, *Callospermophilus lateralis*, Prendergast et al., 2002) ainsi que l'accumulation d'un stress oxydant, lié à une importante réduction de la longueur des télomères (un marqueur de sénescence) durant l'hibernation (démonstré chez le loir gris, *Glis glis*, Bieber and Ruf, 2009). Par ailleurs, l'état torpide est associé à une dégénérescence neurale (démonstré chez un écureuil terrestre, *Uroditellus undulatus*, Popov et al., 1992), régénérée durant les périodes d'éveils, notamment via le sommeil (revue des hibernants, Larkin and Heller, 1999). Ces coûts physiologiques des torpeurs, contrebalançant leurs bénéfices énergétiques, font du comportement d'hibernation la résultante d'un compromis.

Le hamster commun pratique une stratégie d'hibernation dite *food-storing* (Nechay et al., 1977; Siutz et al., 2017), en opposition à la majorité des hibernants qui dépendent de leurs réserves corporelles adipeuses pour survivre durant la saison hivernale (stratégie *fat-storing*). Ainsi, chez le hamster, l'apport énergétique pendant la période inactive est permis par la consommation de nourriture stockée en amont dans les terriers, durant la phase active (Figure 14, Nechay et al., 1977; Siutz et al., 2017) et permet même aux *food-storers* de gagner de la masse pendant l'hiver (Siutz et al., 2017, 2018). Les réserves alimentaires sont majoritairement constituées de graines, qui ont l'avantage d'être peu périssables. De plus, de par leur faible contenu en eau, celles-ci permettent un plus haut rendement énergétique par unité de masse que les tissus frais. Les estimations de la taille des réserves réalisées par les hamsters varient largement, allant de quelques kilogrammes à une centaine de kilogrammes (Nechay et al., 1977). Énergétiquement, trois à cinq kilogrammes de graines sont suffisants pour subvenir aux besoins d'un individu normotherme durant les cinq mois de la saison hivernale (Humphries et al., 2003; Siutz and Millesi, 2017). Abstraction faite de leur périssabilité, les plus grosses réserves observées pourraient donc subvenir aux besoins d'individus pendant une durée dépassant largement leur espérance de vie. Le maintien des fonctions digestives et la consommation de nourriture durant l'hibernation impliquent des phases d'euthermie plus longues que chez les autres hibernants (Humphries et al., 2001). Ainsi, les euthermies des hamsters durent quelques jours, contre quelques heures chez les *fat-storers*.

Chez le hamster, le contexte énergétique non-limitant permis par la stratégie *food-storing* peut inhiber la réalisation de torpeurs, jusqu'à supprimer complètement les comportements d'hibernation, ce qui a amené à qualifier le hamster d'hibernant facultatif en laboratoire (Siutz and Millesi, 2017). À l'état sauvage, les femelles hamsters entrent en hibernation plus tardivement que les mâles, ce qui est attribué à la constitution de réserves plus importantes (Siutz et al., 2018) et/ou à une fin de reproduction retardée par l'élevage des jeunes (Siutz et al., 2016). D'autres facteurs peuvent influencer

la réalisation de torpeurs, telles que la condition corporelle (des hamsters en meilleure condition corporelle faisant moins de torpeurs, Weitten et al., 2018) ou la composition des réserves alimentaires. En effet, du fait d'une teneur en énergie supérieure, des régimes plus riches en lipides réduisent l'utilisation de la torpeur et favorisent une bonne condition corporelle en sortie d'hibernation (énergie métabolisable ; 37.3 KJ/g de lipides contre 17.2 KJ/g de protéines et de carbohydrates, Schmidt-Nielsen, 1997; Tissier et al., 2021).

- Phénologie

La phénologie de la période inactive et de l'hibernation du hamster est régie par une horloge endogène circannuelle (Monecke et al., 2009). Celle-ci se synchronise à la photopériode durant une période de sensibilité au raccourcissement de celle-ci en début d'été (Monecke et al., 2009). L'horloge circannuelle induit l'anticipation de la saison hivernale par le comportement de stockage alimentaire et l'atrophie du système reproducteur (Saboureau et al., 1999). Chez les mâles, l'atrophie des testicules se produit en août (Monecke et al., 2009). Peu de données existent chez les femelles, dont l'atrophie génitale est observable par la fermeture de l'orifice vaginal (Masson-Pévet et al., 1994). Toutefois, comme les femelles assurent le soin des jeunes, il est probable que la mise en dormance reproductive (des systèmes ovariens et mammaires) soit plus tardive. Du fait de l'effet de l'horloge endogène, la date d'**immersion** des hamsters (date de fin d'activité hors terrier et de début de la période d'inactivité) ne dépend pas directement de facteurs tels que la température ambiante ou la disponibilité alimentaire, qui ne font que moduler la cyclicité des hamsters (Siutz et al., 2018, 2016). Ainsi, il est fréquent que des animaux stoppent leur activité dans un contexte où le stockage alimentaire est encore possible (Humphries et al., 2002). La phénologie de l'immersion est influencée par d'autres facteurs, notamment l'âge des individus (chez une variété d'hibernants, y compris le hamster, Constant et al., 2023). Les juvéniles de l'année étant astreints à une période active plus courte, leur immersion est plus tardive que celle des adultes (Siutz et al., 2016).

La fin de l'hibernation et la reprise de l'activité sont aussi soumises au rythme endogène circannuel (Monecke et al., 2009). La reproduction débute peu de temps après l'**émergence** (date de reprise de l'activité hors terrier). De fait, l'émergence est anticipée par la régénérescence des fonctions reproductrices (Siutz et al., 2016). La régénérescence tissulaire nécessite anabolisme protéique et réplication cellulaire, des processus inhibés par les torpeurs (van Breukelen and Martin, 2002). Ainsi, l'émergence est anticipée par une période inactive d'euthermie prolongée, qualifiée de **Post-Hibernation**. La phénologie de l'émergence joue sur la mobilisation des réserves alimentaires (Siutz et al., 2018), impactant la survie et la reproduction. Une émergence tardive favorise la survie en réduisant

le risque de mortalité extrinsèque (liée à la prédation ; Constant et al., 2023, 2020), tandis qu'une émergence précoce est corrélée à un meilleur succès reproducteur (Siutz et al., 2017). Du fait de ce compromis, la compétition sexuelle pousse les mâles à émerger plus tôt, ce qui pourrait être lié à des comportements territoriaux (Siutz et al., 2018). Chez les femelles, des réserves résiduelles en fin d'hiver (permises par un stockage plus efficace l'année précédente ou un temps plus important passé en torpeur) permettent de se protéger de la prédation en retardant l'émergence, et peuvent être un apport nutritionnel supplémentaire pendant la reproduction (Hufnagl et al., 2011; Siutz et al., 2018).

### b. Période d'activité

Les caractéristiques de la période d'inactivité impactent donc la date d'émergence, la condition corporelle et les réserves alimentaires résiduelles des hamsters en fin de période hivernale. Ceci conditionne le succès reproducteur de la saison qui suit (Humphries et al., 2003). Ainsi, une masse plus importante en sortie d'hibernation a été liée à un nombre de portées plus important, des portées plus grandes et une meilleure survie des petits au sevrage (De Roos et al., 2003; Hufnagl et al., 2011; Siutz et al., 2017, 2018). Par ailleurs, chez les hibernants, une reproduction plus précoce est considérée comme bénéfique pour la survie lors de l'hiver suivant, puisqu'elle permet une saison active plus longue pour constituer les réserves (par exemple chez la marmotte, Ozgul et al., 2010).

La reproduction du hamster commun dure d'avril à septembre et est conduite en parallèle des activités de stockage alimentaire en prévision de l'hiver (Nechay et al., 1977). Le hamster commun peut réaliser trois portées par an, voire plus en conditions contrôlées (jusqu'à 5 rapportées dans une étude de Samosh, 1975). Les accouplements peuvent avoir lieu hors des terriers (Surov et al., 2019), et potentiellement dans ceux-ci si les mâles visitent les femelles avant leur émergence. À cette période, une forte compétition des mâles se traduit en comportements agressifs (Surov et al., 2019). Le soin parental est pourvu exclusivement par les mères à travers la lactation (Nechay et al., 1977; Speakman, 2008). La période de gestation dure 18 à 21 jours, tandis que l'allaitement dure 28 à 35 jours (Nechay et al., 1977). Les femelles hamsters présentent un œstrus *post partum*, et peuvent donc être fécondées dans les jours qui suivent une mise-bas. Cela signifie que les femelles peuvent être gestantes et lactantes simultanément, si leur condition corporelle le permet (Nechay et al., 1977). Ainsi, deux portées peuvent théoriquement naître à trois semaines d'intervalle. Cette capacité est liée au très haut potentiel reproducteur de l'espèce, caractérisé par un succès reproducteur estimé à 25 petits par femelles et par an avant 1950 (Surov et al., 2016).

Après sevrage, les hamsters juvéniles dispersent dans un rayon de 200 m pour les femelles et 600 m pour les mâles (Ulbrich and Kayser, 2004). Le domaine vital est restreint, et se cantonne à un rayon de 30 m autour du terrier pour les femelles (0.3 ha ; Ulbrich and Kayser, 2004). Les mâles prospectent sur des distances plus larges (1.8 ha), notamment pour favoriser les occasions d'accouplement.

## C. Causes du déclin du hamster commun

### a. Dynamique de population

Le déclin d'une espèce est lié à un déséquilibre de la dynamique des populations, c'est-à-dire que la mortalité entraîne la disparition de plus d'individus que la reproduction ne permet d'en produire. Entre 1994 et 1997, Kayser et al (2003) ont estimé que les causes majoritaires de mortalité du hamster commun étaient liées à la prédation (rapaces et carnivores, 40 à 85% des mortalités observées) et à l'hibernation (mortalité liée à l'âge, à la famine ou à une pathologie durant l'hiver, 0 à 25 % des mortalités observées, bien qu'un biais expérimental rende une sous-estimation probable, La Haye et al., (2014) l'estimant plutôt à 37% sur les 6 mois d'hibernation), puis dans une moindre mesure aux interventions agricoles (fauchage ou écrasement par les machines, 5 à 10% des mortalités observées) et aux pathogènes (tularémie, rage, rickettsioses, listérioses et leptospiroses identifiées par Nechay et al., 1977, 0 à 10 % des mortalités observées). Dans cette étude, la pression de prédation était majoritairement liée à la prévalence des prédateurs dans la zone de suivi, ainsi qu'aux caractéristiques (présence/absence et diversité paysagère) du couvert. L'importance de ce second facteur est confirmée par les modèles de La Haye et al, (2014) qui identifient la dynamique des populations comme étant particulièrement impactée par les variations de mortalité aux périodes des récoltes de juin (cultures d'hiver) et de septembre (cultures de printemps), confirmant un fort impact de la destruction du couvert végétal sur la prédation. De manière intéressante, la mortalité hivernale et par les pathogènes sont décrites comme inversement corrélées à la prédation (Kayser et al., 2003). Ceci pourrait illustrer que la prédation élimine les individus les plus fragiles, ou qu'elle réduit la compétition pour les ressources alimentaires et/ou les terriers, augmentant ainsi la survie, comme décrit par Millesi et al. (1999) chez les spermophiles. Tous ces facteurs cumulés entraînent une mortalité mensuelle oscillant entre 3 et 17%, soit une mortalité annuelle estimée à environ 80% (Kayser et al., 2003; La Haye et al., 2014; Leirs, 2003). Ainsi, un couple de hamsters devrait en moyenne produire 10 individus par an pour maintenir une population stable. Dans ce contexte, le succès reproducteur historique de 25 petits par femelle et par an (soit une moyenne de 12.5 petits par parent) entraînait une dynamique de population positive. De fait, le déclin actuel du hamster peut être lié à une augmentation de la mortalité, et/ou à une réduction du succès reproducteur par rapport aux taux historiques.

## b. Causes de mortalité

Pour la plupart des causes de mortalité du hamster, aucune preuve d'augmentation n'a été mise en évidence (Surov et al., 2016). Ainsi, en 2011 et 2014, les taux de mortalité par prédation rapportés aux Pays-Bas étaient équivalents à ceux décrits par Kayser et al. en 1994-1997 (révisé dans Surov et al., 2016). Au contraire, il semble que la proportion de hamsters dans l'alimentation des rapaces diminue, passant de 50% en 1962 à 0-15% en 2010 chez le Milan royal par exemple, quoique la diminution de la densité des hamsters soit un facteur confondant (*Milvus milvus*; Allert et al., 2011). Ce phénomène peut être amplifié en cas de déclin des prédateurs eux-mêmes (Surov et al., 2016). De la même manière, la diminution de la densité de population réduit les taux de mortalité par transmission des pathogènes (Hindle et al., 2022).

La mortalité hivernale peut avoir été impactée par le changement climatique. En effet, Tissier et al. (2016) ont mis en évidence une réduction de 21% de la masse corporelle des hamsters en sortie d'hibernation entre 1937 et 2014. Cette baisse de la condition corporelle est positivement corrélée à une augmentation de la pluviométrie hivernale. Les auteurs font l'hypothèse que l'augmentation des précipitations signifierait une baisse des chutes de neige et donc des couverts neigeux qui permettraient l'isolation thermique des sols. En conséquence, les précipitations refroidiraient et humidifieraient les sols, ce qui pourrait favoriser la dégradation des réserves alimentaires dans les terriers et augmenter la dépense énergétique des hamsters pour la thermogenèse. Les hamsters perdraient donc davantage de masse en hiver. Alternativement, cet effet pourrait être dû à un rajeunissement de la population qui serait majoritairement composée d'adultes plus jeunes, lié à une réduction de l'espérance de vie des animaux (La Haye et al., 2014). Dans les deux cas, étant donné la relation entre condition corporelle et survie, cet effet pourrait être lié à une augmentation de la mortalité pendant et après la période hivernale (Ozgul et al., 2010). Par ailleurs, cette condition corporelle dégradée entraînerait une réduction du succès reproducteur, puisque des femelles dont la masse corporelle en sortie d'hibernation est inférieure à 200g ne peuvent pas se reproduire (Tissier et al., 2016).

## c. Baisse du succès reproducteur

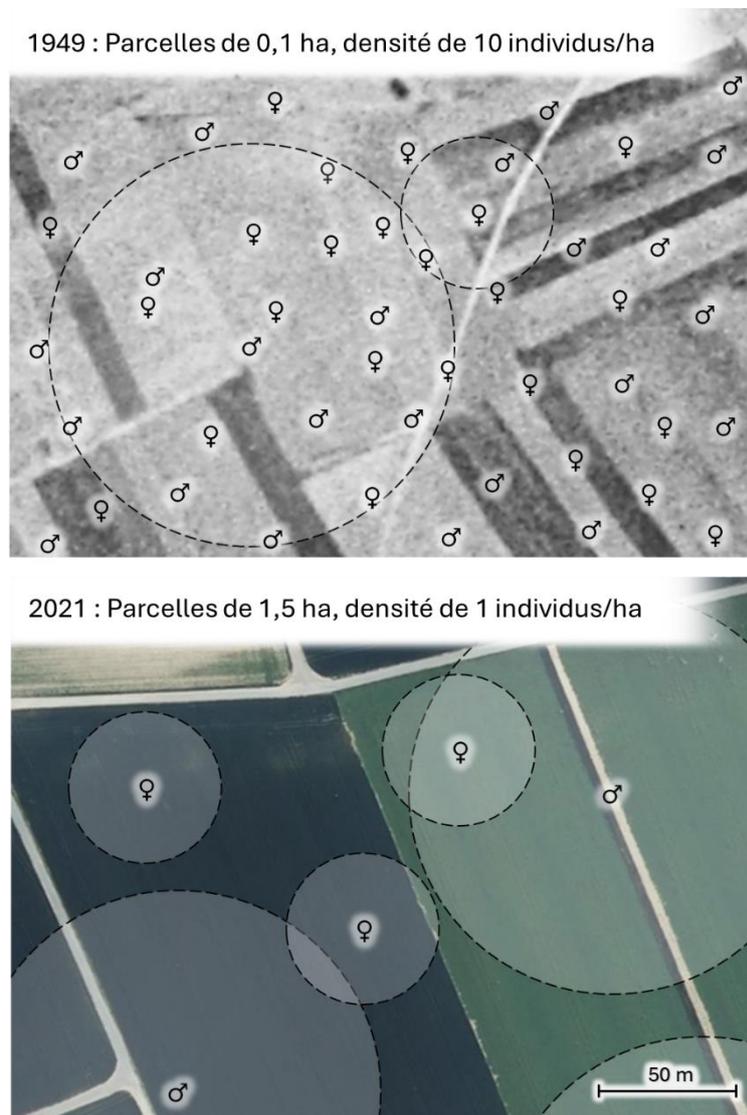
Le succès reproducteur du hamster commun a significativement diminué au fil du siècle dernier (Surov et al., 2016), en raison tout d'abord d'une réduction de la taille des portées. Celle-ci était en moyenne de 8 à 10 petits jusqu'en 1950, tandis qu'elle est aujourd'hui estimée à 3 à 4 petits. La diminution du nombre de petits par portée semble homogène sur l'aire de répartition de l'espèce (Surov et al., 2016). Elle est couplée à une diminution du nombre moyen de portées par femelle et par an, passé de 2.5 (en

1985) à 1.6, voire 0.8 portées par an et par femelle en France (Kourkgy and Eidenschenck 2015). Ces valeurs ont permis à Surov et al. (2016) d'estimer un succès reproducteur actuel de 5.6 petits par femelle et par an, largement inférieur aux données historiques de 25 petits. Ces estimations sont corroborées par des mesures de terrain en Allemagne, décrivant entre 4 et 7 petits produits par femelle et par an (Hufnagl et al., 2011 ; Albert, 2013). De tels succès reproducteurs expliqueraient le déclin de l'espèce, ceux-ci ne permettant pas de compenser les taux de mortalité estimés (Kayser et al., 2003a; La Haye et al., 2014).

Les hypothèses expliquant les causes de la chute du succès reproducteur sont multiples et non exclusives. Surov et al. (2016) propose notamment que cette chute puisse être due à un décalage croissant entre les besoins nutritionnels des hamsters reproducteurs et le pic de disponibilité alimentaire. Ceci pourrait être dû à un avancement de la phénologie des cultures induit par le réchauffement climatique (Croitoru et al., 2012). Le décalage pourrait aussi être induit par un retard de reproduction des hamsters, induit par une dérégulation de l'horloge circannuelle, qui entraînerait ainsi une saison de reproduction plus courte. Ce retard reproductif pourrait être dû à une dérégulation de l'horloge circannuelle, induite par un changement de l'exposition des hamsters à la lumière. Ceci pourrait être lié à la pollution lumineuse croissante dans l'aire de répartition du hamster (Navara and Nelson, 2007) ou à la destruction des couverts végétaux pendant la période de photosensibilité des hamster, inhibant leur activité hors-terrier (Wendt, 1989). Le succès reproducteur réduit pourrait aussi être dû aux effets sub-létaux de polluants, les dernières analyses n'ayant toutefois relevé que de faibles taux de pesticides et de métaux lourds dans les tissus des hamsters sauvages (Kayser et al., 2003b; Kayser et al., 2001). Par ailleurs, le déclin du hamster pourrait être entretenu par des phénomènes densité-dépendants (effet *Allee* ; Stephens et al., 1999), liés à la réduction des chances de rencontre entre partenaires, comme illustré par le faible recouvrement des domaines vitaux illustrés en Figure 15. Ces phénomènes seraient exacerbés par la fragmentation du paysage par les infrastructures routières (La Haye et al., 2011). En effet, la faible capacité de dispersion du hamster rend l'espèce très sensible à la présence de barrières écologiques (Banaszek et al., 2012). Néanmoins, les suivis les plus récents montrent que la diversité génétique des populations rémanentes est satisfaisante (Reiners et al., 2014).

Enfin, la réduction de succès reproducteur est liée à l'évolution de l'environnement nutritionnel des hamsters (Surov et al., 2016). Le hamster commun vivant dans les champs, son environnement a profondément changé au fil de la modernisation de l'agriculture. Ainsi, les hamsters sont exposés à des environnements beaucoup plus homogènes, ce qui s'explique par une spécialisation dans quelques cultures largement majoritaires et un agrandissement des parcelles à des surfaces (1.5 ha en moyenne en Alsace) dépassant l'aire vitale des individus, notamment des femelles (0.3 ha), comme illustré par

la Figure 15. Chez cette espèce, l'aspect monoculturel de l'environnement a été mis en lien avec une importante réduction du succès reproducteur (Tissier et al., 2016). Ainsi, dans des mésocosmes, les hamsters montrent une reproduction 5 fois plus efficace lorsqu'ils sont exposés à un mélange plurispécifique (maïs, blé, luzerne et tournesol) en comparaison aux monocultures de blé et de maïs (Tissier et al., 2018). Cette différence s'explique par une diversification du régime alimentaire des hamsters, qui passe par les cultures elles-mêmes, mais aussi une plus grande proportion d'invertébrés et d'adventices dans ces cultures, qui jouent sur les apports énergétiques et nutritionnels des animaux, notamment pendant la reproduction.



**Figure 15 : Illustration du recouvrement entre domaines vitaux et parcelles agricoles en 1949 et 2021.** En 1949, par souci de clarté, seules deux aires ont été représentées. En 1949 (densité de 10 indiv/ha, parcelles de 0.1ha), la probabilité que l'aire exploitée par un individu recouvre plusieurs parcelles et des domaines d'individus de l'autre sexe était haute. En 2021 (densité de 1 indiv/ha, parcelles de 1.5 ha), certaines femelles peuvent être inféodées à une unique parcelle et ne pas rencontrer de mâles. Fond de carte : IGN, 2021.

Chez les femelles mammifères, qui assurent la gestation et la lactation, la reproduction est un processus particulièrement coûteux. Ce coût est lié à un investissement important d'énergie et de nutriments. L'augmentation du besoin d'énergie se traduit par une augmentation de la consommation alimentaire.

Chez des modèles murins par exemple, celle-ci passe de 5 g/jour en temps normal à 8 g/jour pré parturition et 23 g/jour pendant la lactation (*Mus musculus*, Johnson and Speakman, 2001). Des études ont cependant mis en évidence que le coût énergétique de la lactation dépasse rapidement la capacité maximum d'acquisition d'énergie, si bien que le bilan énergétique de la mère est négatif (Schneider, 2004). L'investissement maternel passe aussi par la provision d'une variété de nutriments. Ceux-ci peuvent devenir limitants de par leur quantité et en fonction de leur nature s'ils sont **essentiels**, c'est-à-dire exclusivement acquis via l'alimentation et non-synthétisables. C'est le cas par exemple de certains acides aminés, acides gras polyinsaturés, minéraux et vitamines. Ainsi, la petite taille des portées des chauves-souris insectivores en comparaison à la taille corporelle des mères est attribuée à la faible teneur en calcium de leur alimentation (revue de la littérature, Barclay, 1994). La prévalence de ce type de limitation est considérée importante chez la faune sauvage, qui ne bénéficie pas d'une alimentation artificiellement optimisée comme celle distribuée en laboratoire (Speakman, 2008). En cas de déficit énergétique ou nutritionnel, la provision du facteur limitant se fait alors sur la base des réserves de la mère, ce qui se traduit par une réduction de la condition corporelle (provision d'énergie) ou de la masse osseuse (provision de calcium) par exemple (Speakman, 2008; Zeni et al., 1999). Une quantité insuffisante de nutriments ou d'énergie peut entraîner des retards de croissance ou une diminution de la survie des juvéniles. En effet, chez les rongeurs, les mères ont communément tendance à éliminer des juvéniles quand les contraintes ne peuvent être compensées (Speakman, 2008). Tout facteur nutritionnel limitant peut ainsi être la source de carences et entraîner une réduction du succès reproducteur.

Chez le hamster d'Europe, les carences alimentaires ont été mises en lien avec une importante réduction du succès reproducteur. Ces carences ont de plus fortes chances de survenir dans le cas de régimes alimentaires limités à une seule espèce culturale. Dans le cas d'un régime monoculturel à base de blé par exemple, les femelles sèvent moins d'un petit par portée en moyenne (Tissier et al., 2017). Lorsqu'elles sont supplémentées avec un apport en vers de terre (riche en protéines), les femelles sèvent 3 petits par portée. Les femelles supplémentées présentent aussi un taux plasmatique d'ocytocine, hormone favorisant le soin parental, plus élevé. Ce résultat illustre une limitation du succès reproducteur par les protéines manquantes dans le blé, bien que le succès reproducteur de femelles nourries de blé et de vers de terre reste relativement faible, suggérant l'existence d'autres carences nutritionnelles. Dans le cas d'une alimentation à base de maïs, Tissier et al, (2017) ont identifié une carence en vitamine B3. En effet, les femelles nourries avec du maïs et non supplémentées sèvent en moyenne un petit par portée, et présentent une condition corporelle et des taux d'ocytocine (hormone maternelle) réduits. Dans ces portées, une forte mortalité est expliquée par un taux d'infanticide de 95%. À l'inverse, les femelles supplémentées en vitamine B3 sèvent en moyenne 5

petits par portée, les petits présentant par ailleurs une masse plus importante. Ainsi, le régime alimentaire des hamsters apparaît comme un important facteur limitant pour le succès reproducteur de l'espèce.

De manière intéressante, des travaux supplémentaires ont mis en évidence que la diversification du régime alimentaire, via la mise en association de deux cultures complémentaires par exemple, à le potentiel de compenser les carences et de restaurer un succès reproducteur (Tissier et al., 2021). Dans le cas du maïs, le tournesol permet de pallier le manque de vitamine B3, tandis que le radis et le soja sont inefficaces. À l'inverse, parmi ces trois suppléments, seul le soja compense le manque de protéines du blé (Tissier et al., 2021, 2018; Kletty 2020). L'effet bénéfique de l'enrichissement du régime alimentaire du hamster avec des espèces nutritionnellement complémentaires illustre comment un manque de diversité dans l'environnement peut favoriser la prévalence des carences.

Le changement de régime alimentaire induit par une homogénéisation de l'environnement agricole est donc un facteur prépondérant dans la dynamique de population négative à l'origine du déclin du hamster commun. Ainsi, l'enrichissement et la diversification de cet environnement sont au cœur des programmes de conservation mis en place pour préserver l'espèce.

#### **D. Mesures de conservation du hamster commun**

La classification du hamster comme espèce protégée en France en 1993 a entraîné la mise en place d'un important effort de conservation de l'espèce. Celui-ci a été porté par une succession de quatre Plans Nationaux d'Actions en faveur des espèces menacées (PNA), le quatrième étant actuellement en cours (2019-2028 ; Virion, 2018). Les mesures mises en place sont multiples : renforcement de populations, sensibilisation des agriculteurs et du grand public, développement de filières agricoles favorables au hamster, approfondissement des connaissances de la biologie de l'espèce, etc. L'un des objectifs clefs de ces PNA est de restaurer un environnement viable pour le hamster, c'est-à-dire, un environnement qui permette une dynamique de populations positive, permettant à terme de s'affranchir des renforcements de population. Pour ce faire, des Zones de Protection Statiques (ZPS) entourées de Zones d'Accompagnements (zones tampons, ZA) ont été établies sur 8500 hectares de cultures englobant les zones rémanentes de présence du hamster (Figure 11 ; Virion, 2018). Au sein de celles-ci, un cahier des charges de mesures agro-environnementales portées par des subventions aux exploitants, permet de favoriser un habitat favorable au hamster.

Ce cahier des charges est l'application concrète de Mesures Agroenvironnementales et Climatiques Collectives (MAECC), un dispositif visant à accompagner les exploitants dans le développement de pratiques combinant performance économique et performance environnementale (Ministère de l'Agriculture, 2021b) et défini sur la base des apports scientifiques du CNRS. Pour favoriser une cohérence à l'échelle du paysage, les subventions sont accordées à l'ensemble des exploitants si l'effort de ceux-ci remplit, collectivement, les conditions fixées par le cahier des charges (Ministère de l'Agriculture, 2024). Dans les zones de protection du hamster, les objectifs sont que :

- Les **cultures favorables** à l'espèce soient favorisées. Concrètement, que 35% des cultures soient des céréales d'hiver (tel que du blé, seigle, orge...) et 5% soient des luzernières exploitées en fauches alternées.
- Des **bandes refuges de couvert diversifié** (météil favorable : une céréale, une légumineuse, du tournesol, 6 m de large) soient implantées tous les 72 mètres (illustrés en Figure 16). Ces bandes doivent assurer un couvert après récolte des cultures d'hiver et être maintenues jusqu'au 15 octobre minimum, date à laquelle les hamsters ont normalement immergé.
- Des **îlots de non-récolte**, parcelles où le blé d'hiver n'est pas récolté, soient mis en place ponctuellement dans les zones de présence de l'espèce, identifiées annuellement par les opérations de comptage.



**Figure 16 : Photographie d'une bande de couvert diversifiée entre deux parcelles de blé moissonnées.** Les bandes de 6 m de large sont implantées tous les 72 m. Elles doivent être composées d'un mélange de tournesol, légumineuses et céréales. Leur destruction avant le 15 octobre est interdite. Voir Chapitre 5.

- L'intégralité des cultures d'hiver soit suivie de l'implantation d'un **couvert d'interculture plurispécifique** (*a minima* une légumineuse, une céréale, et du tournesol) après récolte et maintenu jusqu'au 15 octobre minimum.
- L'intégralité des parcelles de luzernes soit exploitée en **fauche alternée**, si bien que 50% du couvert fasse *a minima* 25 cm de hauteur en tout temps.
- Le **travail du sol** soit drastiquement réduit (pas de labour à plus de 30 cm).
- Aucun rodenticide ne soit appliqué.

Pour préserver le hamster, ces mesures visent à promouvoir une protection contre la prédation en favorisant la présence d'un couvert végétal (mise en place de cultures d'hiver complétées d'intercultures, de bandes diversifiées, de non-récolte et de fauches alternées) et à améliorer l'alimentation des hamsters en diversifiant les cultures à une échelle suffisamment petite (mise en place des cultures favorables, de bandes diversifiées et de couverts d'interculture). La réduction des labours et de l'usage de rodenticides vise quant à elle à limiter les perturbations et dégradation de l'environnement des hamsters. Ce faisant, ces pratiques se rapprochent des principes agroécologiques qui visent à la pérennisation des couverts, à la diversification des cultures, et à la réduction des perturbations du sol. En favorisant l'implémentation de pratiques raisonnées, ces mesures tendent donc à favoriser des pratiques agricoles plus durables au regard du changement climatique, de la gestion des sols, de l'érosion, des pollutions, de la dépendance aux intrants, et des impacts sur la biodiversité dans son ensemble. Les programmes de protection placent ainsi le hamster en position d'espèce parapluie, dont la conservation peut bénéficier à la biodiversité de l'écosystème des grandes cultures alsaciennes dans son ensemble.

La définition du caractère favorable d'une culture a été réalisée en concertation avec mon équipe au CNRS et sur la base des connaissances de la biologie de l'espèce présentées précédemment. Elle est basée sur la phénologie des cultures (Virion, 2018). Les céréales d'hiver, telles que blé, orge ou seigle, sont considérées favorables du fait du couvert végétal qu'elles fournissent au moment de l'émergence des hamsters au printemps. À l'inverse, les cultures céréalières de printemps, telles que le maïs et le sorgho, qui fournissent un couvert tardif n'assurant aucune protection ou provision alimentaire en début de saison de reproduction, sont considérées défavorables. Ceci est aussi dû à leur contenu nutritionnel peu bénéfique, susceptible d'induire des carences en protéines, voire en vitamine B3 dans le cas du maïs. D'autres cultures, les légumineuses et oléagineux, sont davantage prometteuses nutritionnellement. Les légumineuses ont un contenu protéique élevé dans leurs parties vertes et leurs graines, qui peut bénéficier à la reproduction. Les oléagineux sont considérés bénéfiques de par la richesse en lipides (et donc en énergie) de leurs graines, bénéfiques pour l'hibernation. Enfin, les

travaux qui ont illustré l'intérêt de la mise en association de cultures ont mené à l'élaboration du mélange céréale (couvert végétal) - légumineuse (protéines) – tournesol (lipides) pratiqué comme bande refuge et interculture.

Les mesures portées par la conservation du hamster présentent néanmoins plusieurs limites. Sur le plan biologique, les cultures favorables restent peu diversifiées, ce qui peut limiter leur apport nutritionnel (cas des céréales d'hiver pauvres en lipides et protéines) ou leur capacité à fournir des graines stockables pour l'hiver (cas des luzernières fauchées avant d'atteindre la grainaison). Les bandes refuges diversifiées génèrent quant à elles de fortes difficultés techniques, l'exploitation conjointe d'une diversité d'espèces entraînant une forte levée des adventices, problématique pour les agriculteurs. Enfin, les bandes et les îlots de non-récoltes mobilisent une part non-négligeable des surfaces agricoles, ce qui induit des pertes économiques, ne les rendant viables que grâce aux subventions qui les accompagnent actuellement. Un raffinement de ces mesures, pour permettre une meilleure performance agronomique en maintenant voire augmentant les performances écologiques et les bénéfices pour le hamster, est donc nécessaire.

Points clefs de la 2<sup>nd</sup> partie :

- Le cycle annuel du hamster est divisé entre saison hivernale et saison active.
- Pendant la saison hivernale, les hamsters hibernent dans leurs terriers. Leur balance énergétique est dépendante de la consommation de leurs réserves alimentaires et du temps qu'ils passent en torpeur. Cette balance impacte leur date d'émergence et leur condition corporelle.
- La reproduction se déroule pendant la saison active. Les hamsters sont sensibles aux carences nutritionnelles, induites notamment par l'homogénéité de leur environnement.
- Les cultures dans lesquelles évoluent les hamsters impactent leur exposition à la prédation, leur apport nutritionnel, et la qualité/quantité de leurs réserves alimentaires pour l'hiver suivant.
- Le déclin du hamster commun est notamment dû au changement de l'environnement agricole, induit par la modernisation des pratiques conventionnelles.
- Ces changements ont induit une forte réduction du succès reproducteur, passé de 25 en 1950 à 5.6 petits par femelle et par an aujourd'hui.

### III. Objectifs et travaux de recherche

L'objectif de cette thèse est d'identifier des associations de cultures permettant de favoriser la condition corporelle, l'hibernation et la reproduction du hamster commun, tout en considérant les contraintes techniques de ces pratiques culturelles pour les agriculteurs. Ce faisant, nous avons aussi cherché à approfondir les connaissances de la biologie de l'espèce, qui pourront bénéficier aux différents programmes de recherche et de conservation. Pour ce faire, des hamsters ont été suivis en laboratoire et en mésocosme (conditions semi-naturelles).

Ces suivis ont nécessité l'adaptation et le développement de protocoles qui seront présentés dans une première partie ; **Méthodologie ; Suivi des hamsters en laboratoire et mésocosme**. Je détaillerai dans cette partie les mesures utilisées pour caractériser et quantifier les réponses comportementales et physiologiques des hamsters à leur régime alimentaire, tout au long de leur cycle annuel. Les possibilités et intérêts des suivis en laboratoire et en mésocosmes seront comparés et discutés. Les suivis en mésocosmes ont nécessité le développement d'un panel de techniques permettant de pallier l'accessibilité réduite aux animaux, telles qu'une approche génétique pour identifier les parents de chaque petit, et une analyse de la température corporelle des femelles pour identifier les mises-bas. Je détaillerai ces techniques et les connaissances de la biologie de l'espèce qu'elles ont permis de mettre à jour.

Dans les deux premiers chapitres de recherche, je présenterai ensuite les suivis réalisés pour évaluer l'intérêt nutritionnel d'associations culturelles pour l'hibernation et la reproduction du hamster. Outre l'évaluation de l'intérêt d'association culturelles, ces études viseront aussi à affiner nos connaissances des besoins nutritionnels des hamsters, et à raffiner les connaissances de la biologie de l'espèce. Le **Chapitre 1 ; Tests de cultures favorables en laboratoire** sera introduit par une synthèse détaillée des résultats obtenus lors de précédents travaux menés au CNRS sur ces thématiques. Notre première étude évaluera, en condition de laboratoire, l'intérêt de huit régimes alimentaires aux caractéristiques nutritionnelles variables, tous constitués de mélanges de cultures pertinents pour une exploitation en plein champ. Cette étude aura aussi pour objectif de réaliser une première estimation de l'effet que peut avoir le stade germinatif des items consommés par le hamster, ce qui m'amènera notamment à discuter de l'importance de la présence d'éléments végétatifs dans l'environnement des hamsters durant leur période d'activité. Ces considérations mèneront à une seconde étude, présentée en **Chapitre 2 ; Tests de cultures favorables en conditions semi-naturelles**. Cette étude a été menée en conditions mixtes : en laboratoire pendant la période hivernale puis en mésocosmes pendant la période d'activité. Le suivi de la reproduction en mésocosme permettra de confronter les connaissances issues du laboratoire à des conditions plus représentatives du milieu naturel. La réponse des hamsters aux cultures sera donc analysée comme une réponse à un environnement global enrichi.

Sur la base des observations réalisées lors des reproductions des deux premières études, un troisième suivi visera à mieux caractériser les contraintes physiologiques qui pourraient limiter l'investissement reproducteur des femelles en conditions semi-naturelles. Cette troisième étude sera présentée en **Chapitre 3 ; Compromis entre maintenance somatique et reproduction des femelles**. Celle-ci sera basée sur un suivi de la reproduction en mésocosme couplé au dosage des taux d'ocytocine (hormone maternelle), de cortisol (hormone de stress), de la balance oxydante et de la dynamique des télomères des femelles. Ces différents marqueurs de l'investissement reproducteur et du stress physiologique subi par les animaux permettront de discuter du coût de la reproduction chez cette espèce.

Les différents suivis de reproduction ayant été réalisés en laboratoire et mésocosme, ceux-ci permettront de discuter de la différence des contraintes subies par les hamsters en reproduction entre ces deux conditions d'hébergement. Cette comparaison sera complétée par des suivis de l'hibernation des hamsters en mésocosme, présenté en **Chapitre 4 ; Hibernation en mésocosme**. Ce chapitre présentera le suivi de l'hibernation des animaux en enclos durant les hivers 2022-23 et 2023-24. Ils permettront d'étudier les liens entre comportements d'hibernation, survie hivernale et condition corporelle à l'émergence, puis de discuter les potentielles implications en termes de dynamique des populations.

Afin d'ouvrir nos travaux aux problématiques agronomiques, une dernière étude, centrée sur la viabilité technique de mesures de conservation du hamster, sera présentée en **Chapitre 5 : Gestion agronomique et intérêt nutritionnel des bandes refuges**. Celui-ci étudiera un ensemble de mélanges alternatifs pratiqués dans les bandes refuges de couvert diversifié pour remplacer le mélange céréale-légumineuse-tournesol, qui génère aujourd'hui un fort mécontentement des exploitants agricoles. Nous comparerons ainsi la pertinence agronomique (régulation des adventices) et de conservation (provision d'un couvert végétal et d'enrichissements nutritionnels), pour discuter des alternatives les plus favorables à proposer aux agriculteurs, tout en optimisant le bénéfice des bandes pour les hamsters.

Pour conclure ce travail, les différents résultats seront reconsidérés par le prisme de la conservation de l'espèce dans une **Discussion générale et perspectives**. Je reviendrai sur les facteurs environnementaux impactant l'hibernation et la reproduction des hamsters, et sur les conditions qui leur sont bénéfiques. Je discuterai de la manière dont l'environnement agricole intensif pourrait être altéré pour mieux correspondre aux besoins de l'espèce. Enfin, j'aborderai les autres facteurs qui peuvent affecter la survie et la reproduction du hamster en milieu naturel, comme l'exposition aux polluants. J'ouvrirai ensuite sur des perspectives concernant les protocoles de suivi en milieu naturel, grâce à de nouveaux outils développés dans le cadre de ma thèse, et ceux qui pourraient être développés dans le futur.



## - Méthodologie-

### Suivi des hamsters en laboratoire et mésocosme



# I. Hébergement

## A. Suivis en laboratoire

Les protocoles de suivi en laboratoire sont pratiqués depuis plusieurs années et ont été raffinés par Weitten et al. (2018), Tissier et al. (2021) et Kletty (2020). En laboratoire, les hamsters étaient hébergés dans des cages individuelles, afin d'accommoder leur tempérament solitaire (intolérance totale des congénères hors-reproduction). Les hamsters étaient hébergés préférentiellement dans des cages de type T4 : 380 x 590 x 257 mm (l x L x h, voir Fig. LABO), ou à défaut, de type T3 : 265 x 420 x 237 mm (l x L x h). Les hamsters avaient accès à de l'eau *ad libitum*, à un abri en PVC, des bûchettes à ronger et de la fibre de cellulose pour faire des nids. Les variations d'éclairage étaient graduelles et synchronisées sur la photopériode à la latitude de Strasbourg, permettant ainsi la synchronisation normale des rythmes endogènes. La température était maintenue constante, à  $20 \pm 1^\circ\text{C}$  pendant la phase active et à  $10 \pm 1^\circ\text{C}$  pendant la période hivernale, avec une transition progressive sur deux semaines entre ces deux périodes.



Figure 17 : Système d'hébergement en cages individuelles en laboratoire.

### a. Alimentation

En laboratoire, l'hébergement individuel des animaux permet d'imposer un régime alimentaire précis et de quantifier la consommation alimentaire. Pour cela, sur les périodes de suivi, la quantité de chaque aliment distribué était pesée. La consommation a été obtenue en déduisant la quantité de nourriture restante dans les cages de la quantité distribuée (converties en masse sèche). Le tri des graines dans la litière étant très chronophage, la quantité de nourriture résiduelle a été estimée à partir d'un échantillon du contenu de la cage homogénéisé (environ 10%). Cet échantillon était déshydraté avant pesée afin d'éliminer le biais lié aux variations de contenu en eau. Le contenu macro-nutritionnel des items alimentaires a été quantifié pour les lipides (mg/g), minéraux (mg/g), et teneur énergétique (kJ/g), puis estimée pour les carbohydrates (mg/g) et les protéines (mg/g). La valeur énergétique a été mesurée sur des échantillons de 1 g avec un calorimètre Parr 6200 en utilisant de l'acide benzoïque comme étalon externe. Les lipides totaux ont été déterminés sur des échantillons de 1 g par extraction dans un mélange de chloroforme : méthanol (2 : 1, v/v). La teneur en minéraux a été mesurée par calcination complète d'échantillons de 1 g à 450°C pendant 24 heures. Du fait d'une difficulté technique, la quantification de l'azote n'a pas pu être réalisée et les teneurs en protéines ont été obtenues à partir du site de référence Feedipedia (Heuzé et al., 2017). Enfin, la teneur en glucides a été estimée comme la partie restante de la constitution de l'échantillon.

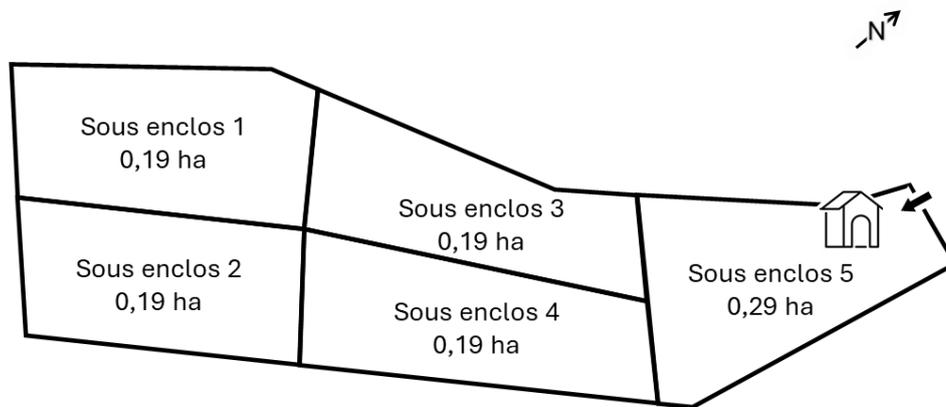
### b. Protocole de reproduction

En laboratoire, la reproduction est permise par la réalisation d'évènement de reproduction. Pour ce faire, un mâle et une femelle étaient placés dans une même cage T4 enrichie de plusieurs abris, points d'eau et stocks de nourriture durant une période de 7 à 15 jours (1 à 3 cycles estriens). Durant cette période, les couples étaient étroitement surveillés pour être séparés rapidement en cas de non réceptivité des individus (entraînant des comportements agressifs impliquant un risque de blessure). À l'issue de cette période, mâles et femelles étaient séparés et les femelles étaient surveillées quotidiennement pendant 21 jours (durée maximale de gestation) pour relever la date et nombre de petits en cas de parturition. Pour permettre le soin maternel, les petits étaient laissés dans la cage de la mère pendant 4 à 5 semaines avant d'être répartis dans des cages individuelles. Après sevrage, ou si aucune parturition n'était observée, les femelles pouvaient être exposées à un nouveau mâle (non apparenté au premier) pour initier un nouvel évènement de reproduction. Pendant la reproduction, les femelles étaient supplémentées en protéines (nature et quantité de la supplémentation variable en fonction des études).

## B. Suivis en mésocosme

### a. Structure

Les suivis en conditions semi-naturelles ont été réalisés de 2022 à 2024, à Ittenheim, dans un enclos de 1,05 hectare subdivisé en cinq sous-enclos (mésocosmes) indépendants de 0.19 (4) et 0.29 (1) hectare (Figure 18). Cette structure étant très différente de celle employée par Tissier et al., (2018; enclos individuels de 16 m<sup>2</sup>), le protocole de suivi a été intégralement développé dans le cadre de la thèse.



**Figure 18 : Plan de l'enclos d'Ittenheim.** La flèche indique la position du portail et l'emplacement du cabanon, structure dédiée au stockage de matériel et à l'anesthésie des hamsters.

L'enclos d'Ittenheim avait pour objectif d'exposer des hamsters à un environnement semi-naturel aux caractéristiques proches du plein champ en s'affranchissant du risque de prédation et de l'usage de produits phytosanitaires. Les barrières extérieures de l'enclos ont été réalisées avec des palplanches de métal enterrées à 2 m, évitant l'entrée et la sortie d'animaux fouisseurs, dont les hamsters (2 m correspondent à la profondeur maximale des terriers ; Nechay et al., 1977 ; Figure 19 – 2). Celles-ci étaient surmontées d'un grillage. Le tout était couvert par un filet anti-prédation supporté par des poteaux en métal (d'un écartement de 10 m) évitant l'entrée des rapaces (Figure 19 – 1). Les sous-enclos étaient séparés par des murets en béton d'une profondeur de 2 m (Figure 19 – 3). La hauteur de ceux-ci était fixée à 40 cm, hauteur rapportée suffisante pour éviter le passage des individus (Fleitz et al., 2018). De la toile de paillage était posée à la base des murets pour éviter que la végétation ne crée des points de passage (Figure 19 – 4).

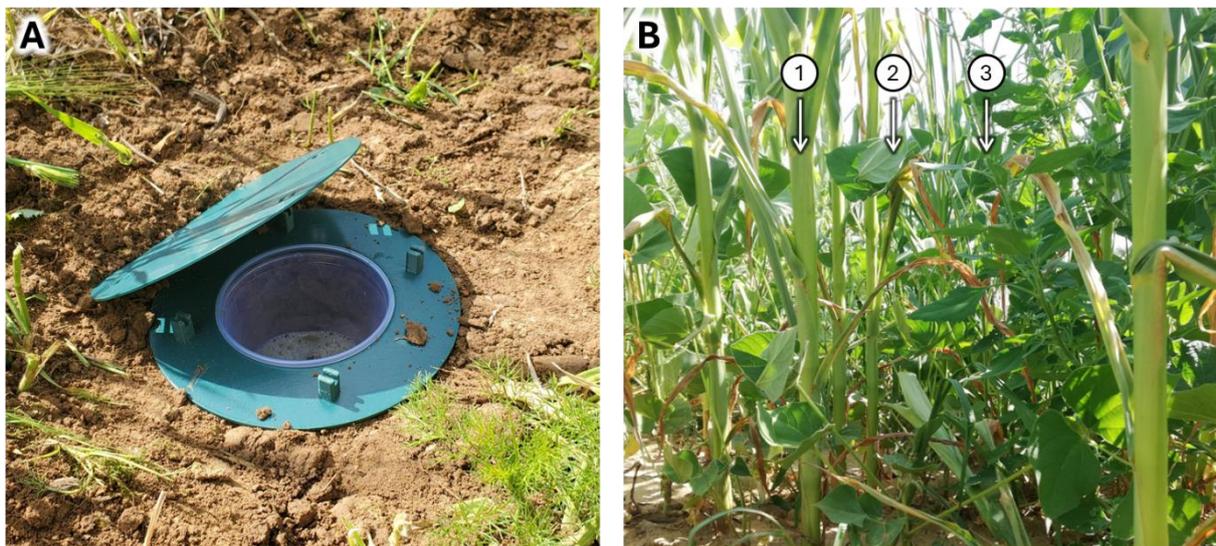


**Figure 19 : Photographie de l'intérieur de l'enclos illustrant sa structure.** On peut y voir un sous enclos semé en blé. Point d'intérêt : ① Filet anti-prédation, ② Enceinte profonde de 2 m, ③ Muret béton entre les sous-enclos et ④ toile de paillage.

## b. Alimentation

En enclos, les ressources alimentaires disponibles étaient constituées des cultures présentes (Figure 20.B – 1 et 2), aux différents stades végétatifs qu'impliquait leur phénologie, ainsi que des adventices (Figure 20.B - 3) et de la microfaune (arthropodes, vers, campagnols...). Durant les suivis, les enclos ont été supplémentés 1 fois par semaine avec les graines correspondant aux cultures testées. Ceci implique que les hamsters ont eu accès aux graines des cultures en dehors des périodes où les celles-ci sont en grain. Ce choix a été fait pour plusieurs raisons ; 1 – les effectifs d'animaux dans chaque sous-enclos induisaient une densité importante qui pouvait mener à de la compétition alimentaire, ces phénomènes densité dépendants représentant un biais expérimental, 2 - Les hamsters lâchés n'avaient pas eu l'occasion de faire des réserves l'année précédant leur lâcher, alors qu'une partie de leur consommation en milieu naturel est constituée par ces stocks de graines, 3 – les graines ajoutées détournaient les hamsters de la consommation des semences et favorisaient donc la levée du couvert végétal. La présence d'adventices a été évaluée visuellement en continu au fil du suivi. La présence d'arthropodes a été évaluée grâce à des pièges *pit-falls*. Ceux-ci sont des pots affleurant à la surface du sol, permettant la chute de la faune épigée. Ils étaient remplis aux deux tiers d'une solution d'eau avec

du liquide vaisselle (permettant de faire couler les arthropodes en brisant la tension superficielle) et saturés en sel (NaCl, tuant les invertébrés par choc osmotique). Les pièges ont été couverts d'un dispositif empêchant l'accès et chute accidentelle des hamsters, notamment juvéniles (les pièges sont illustrés en Figure 20.A). Ils étaient placés en cinq endroits dans chaque enclos pendant des sessions consécutives d'une semaine (pratiquées à des dates variables entre les années). Le principal indicateur utilisé a été la biomasse des organismes récoltés (en masse sèche). Les contenus en lipides des arthropodes et des principales adventices observées ont été quantifiés. Le régime alimentaire des hamsters en enclos peut se composer de n'importe quels items alimentaires présents en quantité dépendante de leur sélection et consommation. Ainsi, en enclos, la quantification exacte de la consommation alimentaire et de l'apport nutritionnel est impossible. Les conclusions seront donc basées sur les caractéristiques globales de l'environnement des hamsters.

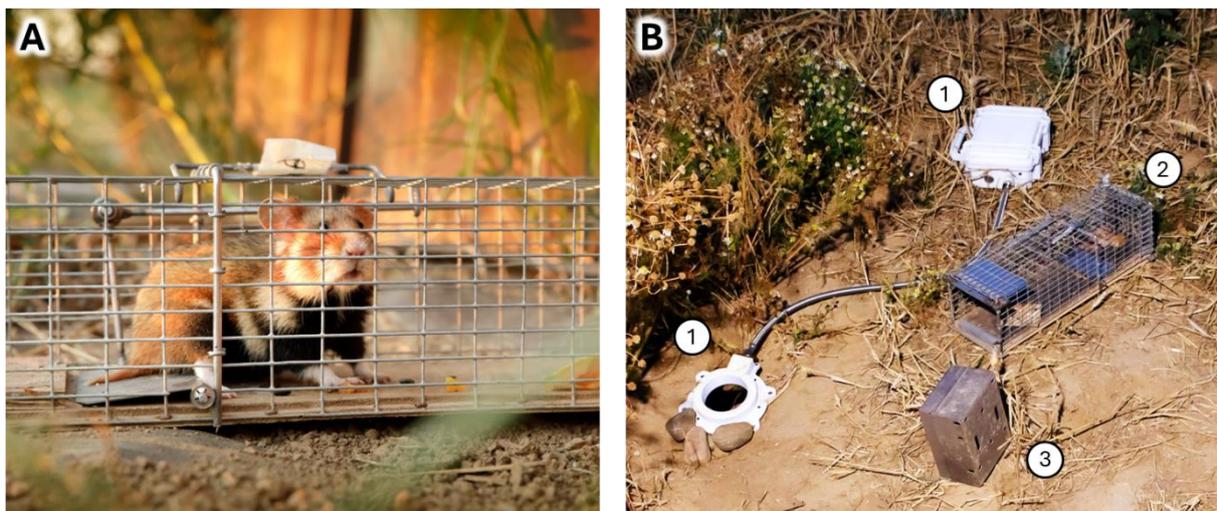


**Figure 20 :** (A) un piège *pit-fall* placé dans un des sous enclos. Ici, le couvercle est ouvert pour montrer le pot au fond duquel se trouve la solution de collecte. En temps normal, la fermeture de celui-ci empêche la pluie et les hamsters d'accéder au pot tout en permettant le passage de la faune épigée. (B) Couvert végétal en enclos. Un pied de chénopode ③ commence à grainer dans un couvert de maïs ① et de haricot lablab ②.

### c. Protocole de capture

En enclos, le suivi des animaux a été permis par des captures (Voir Figure 21.A) hebdomadaires, ou bihebdomadaires durant le pic de reproduction. Les captures ont été pratiquées de nuit, aux terriers, grâce à des pièges à rongeurs non-létaux appâtés avec des items appétants (petites portions de pomme ou de melon ; voir Figure 21.B - 2). Les captures étaient optimisées grâce à un suivi de l'activité des différents terriers au travers d'un roulement de pièges photographiques (Voir Figure 21.B - 3) et

d'antennes terrier RFID (dispositif relevant le numéro de puce des individus qui le traversent ; voir Figure 21.B – 1). Lors des captures, les juvéniles capturés pour la première fois étaient anesthésiés (voir protocole d'anesthésie ci-après) pour être identifiés à l'aide d'une puce RFID, pesés, mesurés et sexés. Les juvéniles déjà identifiés étaient uniquement pesés, comme les adultes. Les individus capturés étaient ensuite isolés dans des boîtes en bois jusqu'à la fin de la session de capture (maximum 6 h), avant lâcher au terrier de capture, pour éviter leur recapture dans la même soirée. Pour éviter qu'ils ne se reproduisent, les juvéniles dépassant une masse seuil (140 g en 2022, 160 g en 2023) étaient rapatriés au laboratoire. Les captures et les données issues des antennes terriers ont permis de mettre en évidence que certains animaux arrivaient à passer d'un enclos à l'autre. Dans ce cas, les mâles étaient replacés dans leur enclos d'origine, tandis que les femelles, potentiellement allaitantes, étaient laissées sur place. Les phénomènes de dispersion ont été suivis grâce aux captures et aux antennes RFID, et ont été systématiquement pris en compte dans les analyses.

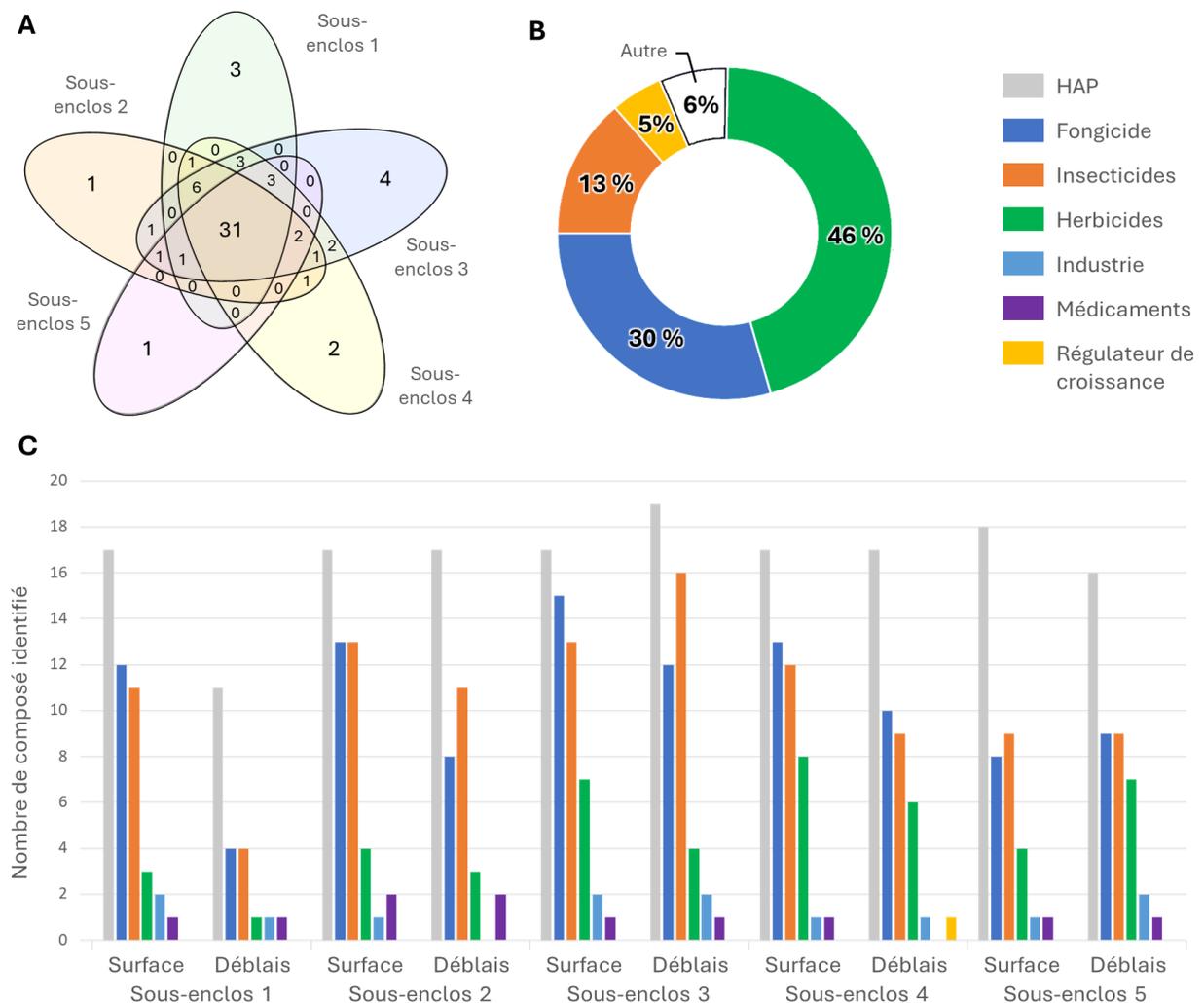


**Figure 21 : (A) Un hamster capturé.** Crédit : Nicolas Busser. **(B) Dispositifs de suivi autour d'un terrier.** ① Une antenne terrier RFID (antenne et boîtier), ② Un piège de capture et ③ Un piège photographique autour d'un terrier de hamster. Les antennes RFID et pièges photo étaient employés en roulement, l'activité d'un terrier étant suivie environ une fois par mois.

#### d. Estimation de la pollution rémanente en enclos

Aucun traitement n'a été appliqué dans l'enclos pendant nos suivis. Afin d'évaluer la présence éventuelle de polluants rémanents dans le sol de l'enclos, des échantillons ont été prélevés dans chaque sous-enclos, en surface et dans les déblais à la sortie de terriers de hamsters (représentatifs du sol en profondeur) le 8/11/2023. Chaque échantillon était constitué de trois prélèvements de sol mélangés. Les échantillons ont été analysés par la plateforme *Plant Imaging & Mass Spectrometry*

(PIMS) de l'Université de Strasbourg (protocole de spectrométrie ciblée, recherches de polluants hydrophobes et hydrophiles). Les profils de polluants étaient similaires entre les sous-enclos (Figure 22.A et C) et entre surface et déblais (Figure 22.C). Des effets éventuels de ces polluants sur la biologie des hamsters seraient donc similaires entre les différents sous-enclos. La plus grande famille de polluants identifiés correspondait aux hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) qui sont caractéristiques des zones routières et des sols après travaux (Bouchez et al., 1996). Les autres polluants correspondaient majoritairement à une rémanence de pesticides employés en plein champ, notamment des fongicides, des insecticides et des herbicides (Figure 22.B, DRAAF, 2021).



**Figure 22 : (A) Diagramme de Venn illustrant le nombre de composés communs aux différents sous-enclos (en surface), Figure de Claire Vilette (B) Doses d'intrants par fonction entre 2017 et 2019 en Grand Est (DRAAF Grand-Est, 2021) (C) Nombre de composés identifiés par fonction entre les sous-enclos et prélèvements. Figure de Claire Vilette (PIMS).**

## II. Suivi

### A. Manipulations et implants

Chez le hamster commun adulte, la masse corporelle est un bon proxy de leur condition corporelle (Tissier et al., 2016), et celle-ci a donc été mesurée aux différents points clef du cycle de vie du hamster (avant et après hibernation, au fil de la reproduction...). Chez les juvéniles, nous avons également suivi la croissance par des mesures de taille du corps (depuis le museau jusqu'à la base de la queue), lorsque ceux-ci étaient anesthésiés pour identification. Ceci a été réalisé dans les études en enclos (Chapitres 2 et 3) mais pas en laboratoire (Chapitre 1). Dans les travaux présentés ici, les manipulations pouvant induire une douleur (prélèvement biologique, puçage ...) ont été pratiquées en anesthésie gazeuse sous l'isoflurane (1.5 à 5% dans 1.2 L/min d'air) comme pratiqué par Weitten et al. (2018), Tissier et al. (2021), et Kletty (2020).

L'intégralité des animaux suivis dans le cadre de cette thèse étaient identifiés avec des puces RFID individuelles (Figure 23.A). Cette méthodologie d'identification est courante dans les études portant sur les vertébrés sauvages et induit peu ou pas de conséquences néfastes (Gibbons and Andrews, 2004). Les puces étaient implantées en sous-cutané au niveau de la nuque des hamsters après désinfection du plan cutané à l'alcool vétérinaire. Les juvéniles étaient pucés au sevrage (en laboratoire) ou à la première capture (en mésocosme).

Chez certains adultes, le suivi de la température corporelle a été réalisé grâce à des enregistreurs de température (iButton®, ref. DS1922L, Maxim Integrated ; Figure 23.B). Les iButtons ont

été implantés chirurgicalement dans la cavité abdominale, enrobés de cire biocompatible selon la procédure décrite par Weitten et al (2018). Le poids d'un iButton enrobé est de 4g, soit 1.5% de la masse d'un hamster adulte. La récupération des données nécessite le retrait des iButtons en fin de suivi, ce qui a été réalisé en suivant la même procédure. Cette procédure est pratiquée en routine au laboratoire (Weitten et al., 2018, Tissier et al., 2021, Kletty, 2020), et est bien supportée par les hamsters, qui cicatrisent habituellement en quelques jours. Les iButtons enregistrent la température avec une résolution de 0.06°C. La fréquence des enregistrements est limitée par la mémoire des iButtons, et a été adaptée en fonction des différents suivis.



**Figure 23 :** (A) Une puce RFID et (B) un iButton® (avant enrobage de cire biocompatible).

## B. Méthodes de suivi de l'hibernation

L'hibernation des hamsters est étudiée grâce aux suivis de leur température corporelle. Les torpeurs sont identifiables comme les périodes où la température corporelle des hamsters chute sous un seuil fixé à 30°C (Siutz et al., 2017, 2018). La durée de cet état permet de différencier les torpeurs journalières (moins de 24h), qui peuvent survenir hors hibernation, et les MDT (*Multi-day-torpors* ; plus de 24h), qui sont caractéristiques de l'hibernation. L'analyse des températures permet aussi d'identifier les dates de début et de fin d'hibernation, de quantifier la durée moyenne des torpeurs et des réveils, le temps total passé en torpeur, etc. Ces différents facteurs seront mis en relation avec l'évolution de la condition corporelle durant l'hibernation.

En laboratoire, l'hébergement des hamsters en cage ne permet pas d'observer les comportements d'immersion et d'émergence. La phénologie de la saison hivernale est donc approximée aux dates de première et dernière torpeurs. À l'inverse, en mésocosme, ces dates sont observables à travers la cessation et la reprise de l'activité hors-terrier. Ainsi, le décalage entre dernière torpeur et la date d'émergence permet de mettre en évidence la période post-hibernation. À titre exploratoire, l'évolution de la température corporelle sera aussi employée pour estimer la profondeur de l'hibernaculum de hamster en mésocosme. Cette méthodologie sera détaillée en Chapitre 4.

## C. Méthodes de suivi du succès reproducteur

Le succès reproducteur individuel a été quantifié comme le nombre de petits sevrés au fil de la saison active. Ce succès est dépendant du nombre de portées réalisées, du nombre de petits par portée, et de la survie de ceux-ci jusqu'au sevrage. Dans le cas des études en enclos, où les animaux peuvent se reproduire librement, un autre facteur clef est la temporalité des portées. La date de première portée peut être représentative de la qualité de l'hibernation, des femelles en meilleure condition entamant la reproduction plus tôt (Franceschini-Zink and Millesi, 2008; Siutz et al., 2017). La date de dernière portée impactera quant à elle le temps qu'auront les juvéniles et les adultes pour se préparer à l'hibernation suivante. La date des portées sera donc analysée en mésocosme.

Néanmoins, la moindre accessibilité des animaux en mésocosme ne permet pas une observation directe des mise-bas comme en laboratoire. Différentes méthodes présentées ci-dessous ont donc été développées et employées pour affiner la quantification du succès reproducteur en mésocosme.

## a. Génotypage et Parenté

En mésocosme, les liens de parenté ont été établis grâce au génotypage de l'intégralité des individus, réalisé en collaboration avec le Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée de l'université Sorbonne Paris Nord. L'extraction d'ADN a été réalisée sur des échantillons prélevés avant lâcher pour les adultes, et à l'occasion du puçage pour les juvéniles. En 2022, des poils ont été prélevés pour extraction de l'ADN des bulbes. Si cette pratique impactait peu les animaux, le traitement des poils s'est avéré chronophage et l'extraction d'ADN laborieuse. Lors des suivis suivants, le prélèvement d'un petit triangle de peau en extrémité de l'oreille a donc été préféré. Ceci permettait par ailleurs de différencier les animaux pucés des non-pucés sur les clichés pris par les pièges photographiques. L'ADN a été extrait via une méthode standard de *salting-out* (Hue et al., 2012; Rivero et al., 2006). Les échantillons ont été digérés avec de la protéinase K pendant la nuit. L'ADN a été précipité dans de l'isopropanol à -20°C avant d'être solubilisé dans de l'eau stérile.

Le génotypage a été réalisé par amplification de quinze microsatellites décrits par Neumann and Jansman (2004) et Jakob and Mammen (2006). L'amplification par PCR a été réalisée en suivant le protocole décrit par Reiners et al. (2014). Celle-ci a été faite selon trois combinaisons de loci ; Mix 1 : Ipk 01, Ipk 12, Ipk 05, Ipk 07, Ipk 09 et Ipk 06, Mix 2 : Ccrμ 15, Ccrμ 3, Ccrμ 20 et Ccrμ 10, Mix 3 : Ccrμ 11, Ccrμ 4, Ipk 02, Ccrμ 17 et Ccrμ 19. En raison d'une faible amplification du locus Ipk 06, celui-ci a été amplifié seul et ajouté ultérieurement au mix 1 (1:1 v/v). Les échantillons amplifiés ont été génotypés à l'aide d'un séquenceur automatisé ABI 3100 (Applied Biosystems). En cas de résultats d'amplification infructueux ou incohérents (inadéquation entre un juvénile et l'intégralité des couples de parents), une nouvelle extraction et amplification ont été réalisées. Ainsi, 99,9 % des loci ont été génotypés en 2022 et 97.5% en 2023. Les résultats d'amplification ont été notés à l'aide de PeakScanner v1.0 (Thermo Fisher Scientific).

Les liens de parenté ont été estimés à l'aide du logiciel Cervus v3.0.7 (Kalinowski et al., 2007). Les simulations de filiation étaient basées sur l'édition d'un jeu de 10000 juvéniles hypothétiques, en considérant une probabilité d'erreur de génotypage à 1% et aucune chance que des parents inconnus aient participé à la reproduction. Pour pallier au phénomène de dispersion entre les sous enclos, tous les adultes ont été considérés comme parents potentiels de tous les juvéniles. Le cadre expérimental fermé, et la certitude de connaître 100% des parents potentiels, ont rendu les assignations extrêmement fiables. Cette fiabilité est illustrée par le fait qu'aucun juvénile n'ait été attribué à des parents morts (n'ayant jamais été recapturés) par le logiciel. En 2022, l'intégralité des juvéniles (n = 320) ont pu être assignés avec un niveau de confiance de 97%. En 2023, les juvéniles ont été attribués avec une confiance de 95% (113 sur 170) et 80% (57 des 170).

## b. Multi-paternité

La possibilité de multi-paternité (*i.e.* que des petits d'une même portée aient des pères différents) a été démontrée chez plusieurs rongeurs (*Mus domesticus*, Dean et al., 2006 ; *Rattus sp.*, Miller et al., 2010). Chez le hamster commun, celle-ci n'a été vérifiée que dans une étude, qui a identifié la paternité d'*a minima* deux pères chez 15 fœtus prélevés dans un cadavre de femelle gestante ( $n = 1$  ; Surov et al., 2019). Néanmoins, la démonstration semble incomplète, les génotypes paternels et maternels, ainsi que ceux de certains petits étant manquants, et des amplifications n'ayant pas été effectuées pour vérifier les allèles particuliers. Par ailleurs, cette étude portait sur des hamsters habitant un environnement périurbain, ce qui semble impacter largement leurs comportements reproducteurs (Surov et al., 2019). La possibilité de multi-paternité restait donc à valider pour confirmer nos assignations génétiques.

Lors des études menées en enclos, il a été fréquent que certains petits attribués à une même portée soient de pères différents. Par exemple, sur les 54 portées observées en 2022, 25 étaient mono-paternelles, contre 29 multi-paternelles (de 2 à 4 pères assignés). Pour valider ces assignations, la possibilité physiologique et comportementale de production de portées multi-paternelles en environnement semi-naturel nécessitait donc d'être vérifiée. Ceci a pu être fait grâce au rapatriement de trois femelles gestantes lors de l'expérience présentée en Chapitre 4 (suivi de l'hibernation 2023-24). Avant rapatriement, ces femelles avaient été exposées en enclos à la présence de 12 mâles. Une fois en laboratoire, celles-ci ont donné naissance à des portées de 8 (portée A), 6 (portée B) et 11 petits (portée C) qui ont été génotypés. La Table 1 compare les génotypes des 25 juvéniles, 3 mères et des 6 pères retenus (sur les 12 potentiels) mesurés dans le cadre des tests de multi-paternité, pour 6 des 15 loci étudiés. Les valeurs indiquent la longueur des allèles (en paires de bases, les valeurs manquantes sont indiquées par un x). Les allèles issus des mères (avec certitude) sont grisés, mettant en avant les allèles apportés par les pères. Ceux-ci sont regroupés dans les lignes "Allèles paternels". La multi-paternité est vérifiée si un minimum de trois allèles a été apporté par les pères pour un locus donné (cas en gras dans la table), des pères diploïdes ne pouvant en apporter que deux. Ainsi, plusieurs pères ont contribué aux portées A et B. L'analyse des génotypes des 12 pères potentiels révèle que la portée A était tri-paternelle et la portée B bi-paternelle. La portée C'était quant à elle mono-paternelle. Ces résultats confirment que les hamsters sont capables de réaliser des portées multi-paternelles en enclos et valident la cohérence des assignations génétiques obtenues dans nos études.

Table 1 : Génotypes des individus étudiés dans le cadre des tests de multi-paternité.

Locus :		Ipk 12	Ipk 09	Ссрμ 3	Ссрμ 20	Ссрμ 10	Ссрμ 19
Portée A	Mère	106 108	181 185	203 203	164 164	152 158	132 132
	Juv 1 (Père B)	106 106	177 181	203 207	158 164	158 158	132 132
	Juv 2 (Père A)	108 108	177 181	203 203	164 164	158 158	130 132
	Juv 3 (Père B)	106 106	177 181	203 203	158 164	158 158	132 132
	Juv 4 (Père B)	106 106	177 181	203 203	164 164	158 158	132 132
	Juv 5 (Père A)	108 108	185 185	203 203	160 164	152 152	130 132
	Juv 6 (Père C)	108 108	181 181	203 207	164 164	152 158	132 132
	Juv 7 (Père B)	106 108	177 181	203 207	164 164	158 158	128 132
	Juv 8 (Père B)	106 108	x x	203 203	164 164	158 158	132 132
	Allèles Paternels	106, 108	177, 181, 185	203, 207	158, 160, 164	152, 158	128, 130, 132
Père A	108 108	177 185	203 203	160 164	152 158	130 132	
Père B	106 106	177 181	203 207	158 164	158 158	128 132	
Père C	106 108	179 181	207 207	164 164	152 158	132 132	
Portée B	Mère	108 108	179 181	203 207	164 164	152 156	128 132
	Juv 1 (Père E)	106 108	179 179	207 207	164 164	156 156	128 128
	Juv 2 (Père F)	106 108	177 179	199 207	164 164	156 158	128 128
	Juv 3 (Père F)	106 108	179 181	199 203	164 164	152 156	128 132
	Juv 4 (Père F)	108 108	181 181	199 203	164 164	152 152	128 132
	Juv 5 (Père F)	106 108	177 181	199 203	164 164	152 158	128 128
	Juv 6 (Père E)	108 108	181 181	203 203	164 164	152 158	128 132
	Allèles Paternels	106, 108	177, 179, 181	199, 203, 207	164	152, 156, 158	128
	Père E	106 108	179 181	203 207	158 164	156 158	128 128
	Père F	106 108	177 181	199 199	164 164	152 158	128 130
Portée C	Mère	106 108	181 185	203 207	158 164	152 158	128 128
	Juv 1 (Père G)	106 108	181 185	199 203	156 164	152 158	128 132
	Juv 2 (Père G)	106 108	181 185	199 207	156 158	152 158	128 132
	Juv 3 (Père G)	106 108	181 185	199 203	156 164	152 158	128 132
	Juv 4 (Père G)	106 108	181 181	203 207	156 158	158 158	128 132
	Juv 5 (Père G)	106 108	185 185	207 207	158 158	152 152	128 132
	Juv 6 (Père G)	108 108	181 181	199 203	156 164	158 158	128 132
	Juv 7 (Père G)	108 108	185 185	203 207	158 164	152 152	128 132
	Juv 8 (Père G)	106 108	181 181	207 207	156 158	158 158	128 132
	Juv 9 (Père G)	106 106	181 185	199 207	158 158	152 158	128 132
	Juv 10 (Père G)	106 108	181 181	199 203	158 158	158 158	128 132
	Juv 11 (Père G)	106 106	181 185	199 207	156 158	152 158	128 132
Allèles Paternels	106, 108	181, 185	199, 207	156, 158	152, 158	132	
Père G	106 108	181 185	199 207	156 158	152 158	132 132	

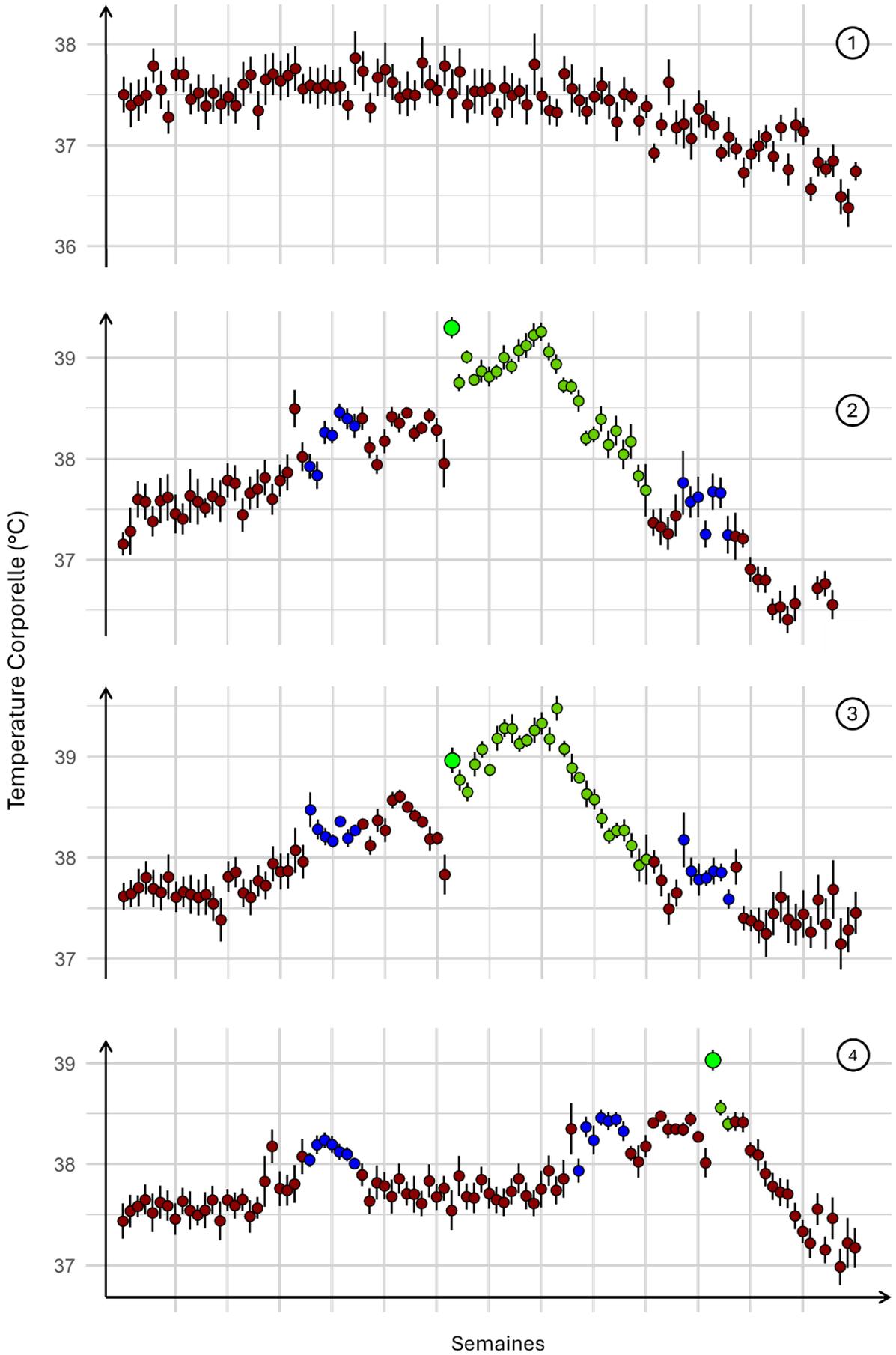
### c. Mise-bas

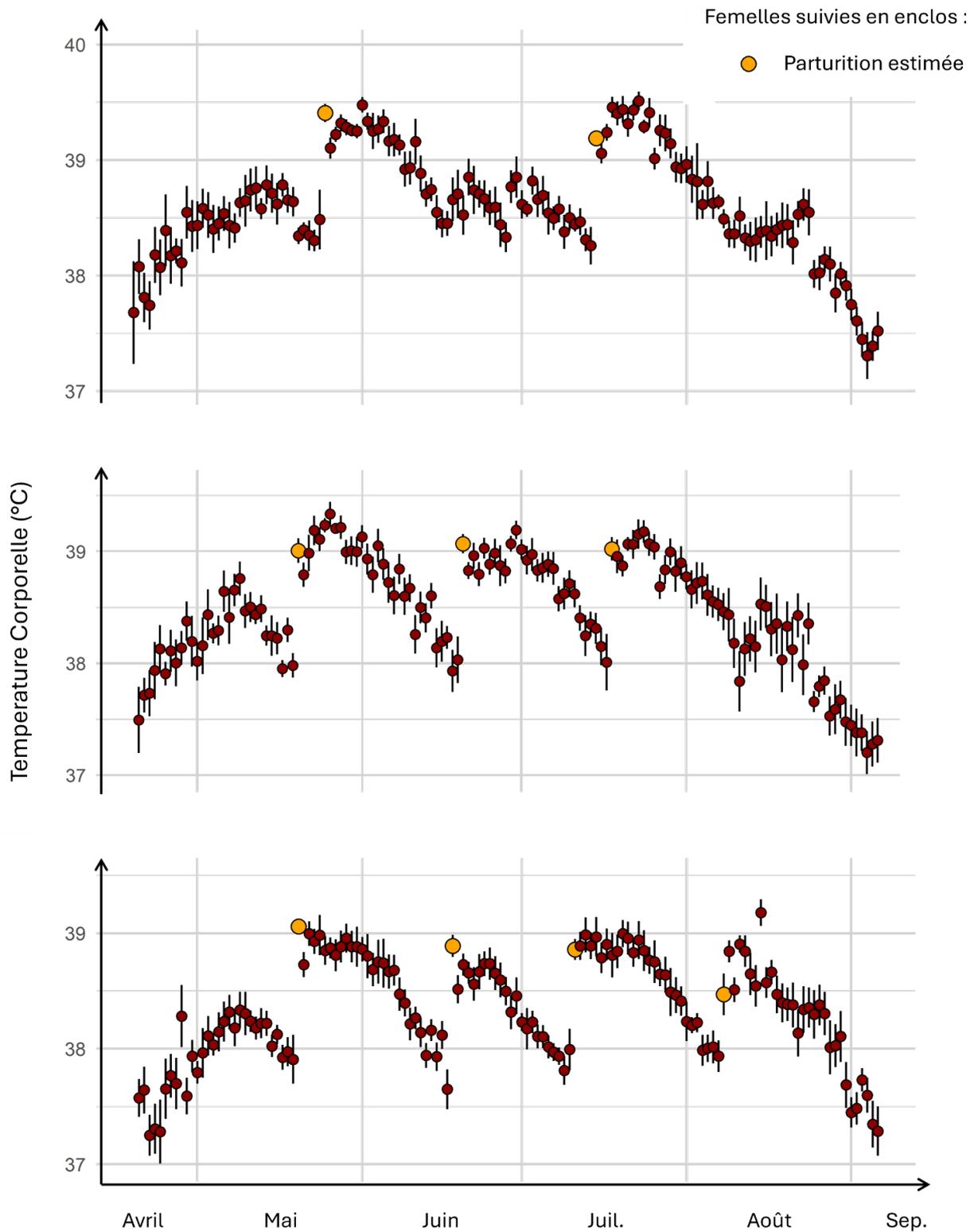
L'approche génétique permet d'attribuer chaque petit à un couple d'adultes et donc d'évaluer leur succès reproducteur annuel. Néanmoins, l'obtention du détail de leur reproduction nécessite aussi d'estimer les dates de mise-bas des femelles. Chez certaines espèces, la mise-bas a été mise en lien avec une évolution caractéristique de la température corporelle. Chez le rat par exemple, une réduction de la température corporelle moyenne et de l'amplitude des variations circadiennes sont observées pendant la gestation. La parturition entraîne quant à elle un pic de température corporelle (*Rattus norvegicus*, Fewell, 1995). Ceci a aussi été validé chez les écureuils arctiques en conditions naturelles (*Uroditellus parryii*, Williams et al., 2011). Les hamsters étant équipés de iButtons, nous avons donc cherché à savoir si ceux-ci pourraient permettre d'identifier les parturitions.

Pour ce faire, 4 femelles ont été équipées de iButtons avant leur reproduction en laboratoire. Les iButtons ont été paramétrés de manière identique à ceux déployés sur les femelles lâchées en enclos (un point tous les 2h15 à une résolution de 0.06°C). Trois des quatre femelles ont été exposées à deux événements de reproduction (présence d'un mâle pendant 7 jours, période représentée par des points bleus sur la Figure 24). Ces femelles ont mis bas. L'évolution de la température corporelle des femelles en fonction du temps, et de la période de présence des mâles et des juvéniles, est représentée sur la Figure 24. Si la variabilité journalière de la température corporelle des femelles semble effectivement impactée par la gestation, elle semble l'être également par la présence du mâle. Ceci est notamment visible chez l'individu 4. Lors du premier événement de reproduction, la présence du mâle a induit une augmentation de la température corporelle moyenne ainsi qu'une réduction de la variabilité journalière, sans mise-bas par la suite. Le pic observé à la mise-bas (élévation soudaine d'1°C) a donc été conservé comme étant le signal le plus fiable qu'une mise-bas a eu lieu.

Femelles suivies en laboratoire :	① Contrôle ; Pas d'évènement de reproduction	② Femelles exposées à deux évènements de reproduction chacune. Une portée est née du premier (n=10 petits dans les deux cas) et a été menée jusqu'au sevrage à quatre semaines.
● Femelle seule		③ Femelle exposée à deux évènements de reproduction. Une portée est née du second. Les petits (n=5) sont morts dans les premiers jours.
● Présence d'un mâle	④	
● Parturition observée		
● Présence de juvéniles		

**Figure 24 : Moyenne journalière de température corporelle de 4 femelles suivies en laboratoire pendant la saison de reproduction.** Les barres indiquent la variabilité (calculée en erreur standard à la moyenne - SEM). Des parturitions ont été observées pour 3 femelles, comme décrit dans la légende.





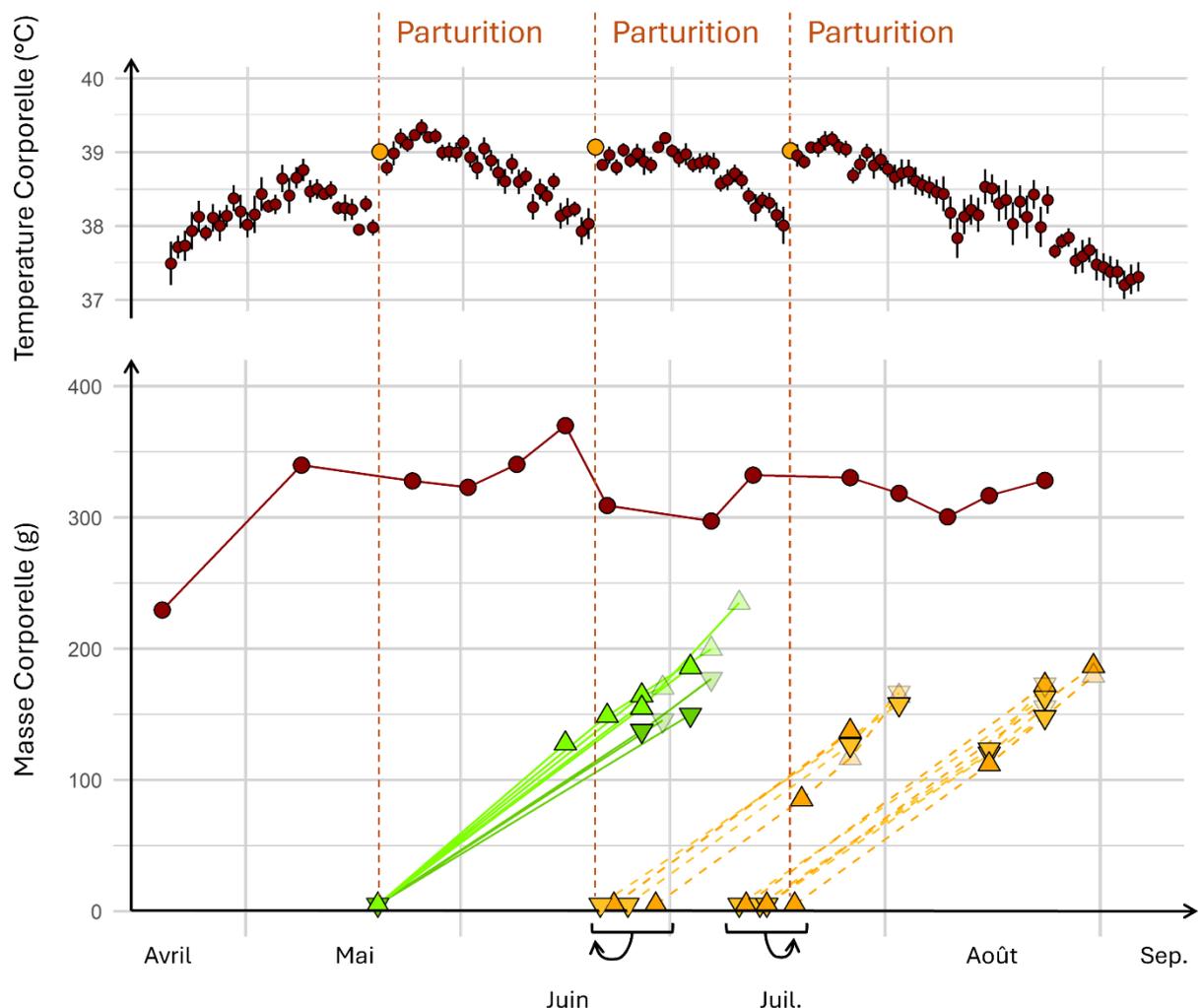
**Figure 25 : Moyenne journalière de température corporelle de 3 femelles suivies en mésocosme pendant la saison de reproduction.** Les barres indiquent la variabilité (calculée en erreur standard à la moyenne - SEM). Les points oranges indiquent les dates de parturition déduites des pics de température (respectivement 2, 3 et 4 mises bas).

Les iButtons imposent la recapture des animaux pour que les données de température puissent en être extraites. Ainsi, les données n'ont pu être récupérées sur les animaux disparus (le plus probablement morts dans les terriers). Les données ont pu être obtenues sur 27 des 32 femelles en 2022, et sur 20 des 32 femelles en 2023. En enclos, les profils de température corporelle sont apparus plus stables qu'en laboratoire. Ceci est probablement dû à un milieu aux caractéristiques plus constantes qu'en laboratoire (pas de dérangement autre que les captures, présence des mâles constante, possibilité de retrait dans les terriers...). Les variations observées autour des parturitions estimées ont donc été encore plus claires. La Figure 25 présente l'exemple de 3 femelles type, considérées comme ayant eu respectivement 2, 3 et 4 portées en mésocosme.

En enclos, les femelles ont eu la possibilité d'exprimer des comportements naturels, comme le fait de sortir du terrier après avoir mis bas pour s'accoupler. Celles-ci ont donc pu s'accoupler durant leur œstrus *post-partum*. Cela est impossible en laboratoire, où l'on ne peut mettre un mâle en présence d'une portée sans risquer la mortalité de celle-ci. En enclos, cela a permis à certaines mères de réduire l'écart entre deux portées à la durée minimale de la gestation. En 2022, cela a mené à jusqu'à 4 portées en une saison (3<sup>ème</sup> femelle de la Figure 25) séparées d'environ 4 semaines. La possibilité qu'une femelle produise plus de 3 portées par an était détaillée dans la littérature datant d'avant 1975 (Samosh, 1975). Ce résultat n'est donc pas étonnant vis-à-vis de la biologie de l'espèce. Par contre, il est largement supérieur au très faible nombre de portées rapporté pour les populations sauvages actuelles (1.6 portée par femelle à l'échelle globale, 0.8 localement ; Surov et al., 2016 ; Kourkgy and Eidenschenck 2015). Cet aspect sera discuté dans le Chapitre 2.

#### d. Attribution des dates de naissance

La génétique et l'analyse des températures corporelles ont donc permis d'estimer la parenté et date de mise-bas des mères. L'attribution d'une date de naissance à chaque petit a été réalisée grâce à leur masse à la première capture (méthode employée pour le suivi de 2022, trop peu de iButton ayant été récupérés en 2023). La masse à la naissance a été fixée à 6 g sur la base de mesures effectuées sur des portées nées en laboratoire (moyenne à  $5.9 \pm 0.2$ ,  $n = 12$  petits issus de 2 portées). Les petits dont la date de naissance était sûre - ceux nés d'une mère ayant eu une seule portée, ou capturés pour la première fois avant la troisième semaine suivant la date de seconde mise-bas (donc trop tôt pour que la seconde portée ait déjà été sevrée ; 108/320 petits en 2022) – ont été utilisés pour déterminer une croissance moyenne par sous-enclos et par sexe. Cette croissance moyenne a ensuite été utilisée pour identifier la date de parturition étant la plus probable pour les autres petits (méthode illustrée en Figure 26). Ce faisant, la prise de masse des petits a été assumée linéaire dans les premières semaines de vie, ce qui est une approximation soutenue par la littérature (Vohralík, 1975) et par le fait



● Mère

Juvéniles à date de naissance sûre :

- ▼ Juvéniles ♀ (naissance et 1<sup>ère</sup> capture )
- ▼ Juvéniles ♀ (2<sup>ème</sup> et 3<sup>ème</sup> capture )
- ↗ Croissance ♀ observée
- ▲ Juvéniles ♂ (naissance et 1<sup>ère</sup> capture )
- ▲ Juvéniles ♂ (2<sup>ème</sup> et 3<sup>ème</sup> capture )
- ↗ Croissance ♂ observée

Juvéniles à date de naissance déduite :

- ▼ Juvéniles ♀ (naissance et 1<sup>ère</sup> capture )
- ▼ Juvéniles ♀ (2<sup>ème</sup> et 3<sup>ème</sup> capture )
- ↗ Croissance ♀ type pour ce groupe (3.6 g/jour)
- ▲ Juvéniles ♂ (naissance et 1<sup>ère</sup> capture )
- ▲ Juvéniles ♂ (2<sup>ème</sup> et 3<sup>ème</sup> capture )
- ↗ Croissance ♂ type pour ce groupe (3.9 g/jour)

**Figure 26 : Illustration de la méthode d'attribution des dates de naissance.** Moyenne journalière de température corporelle d'une femelle ayant eu trois portées. Masse de la mère à partir du lâcher en enclos (19 avr.) et des juvéniles au fil des mois. Les juvéniles à date de naissance sûre (en vert) ont été utilisés pour établir la croissance moyenne par régime et par sexe (ligne jaune). Ces croissances ont été utilisées pour estimer la date de naissance la plus probable des animaux nés plus tard (point jaunes).

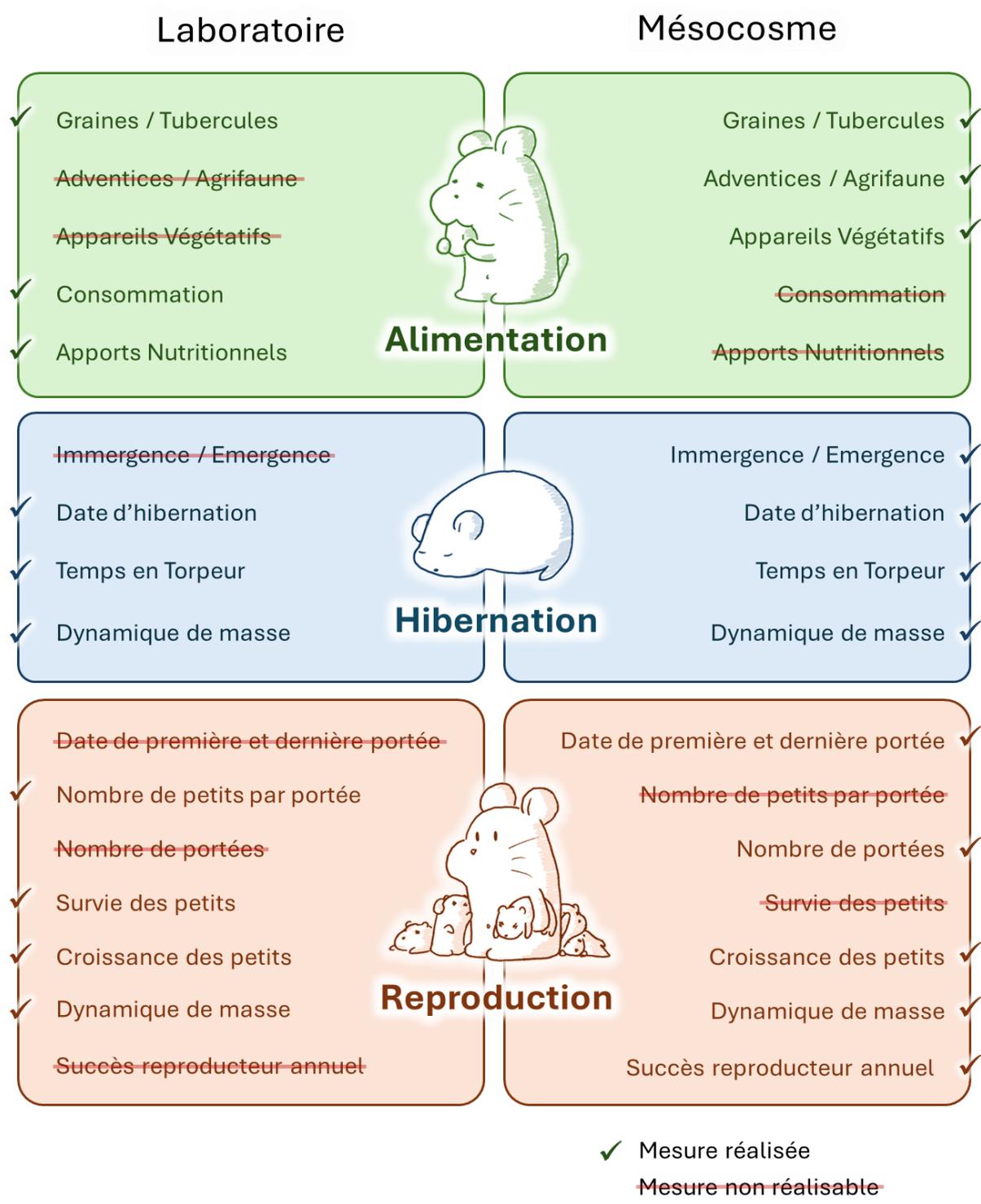
que la vitesse de prise de masse (en gramme par jour) est apparue équivalente entre la naissance et la première capture, et entre la première capture et les captures suivantes. Cet aspect, et la méthode d'attribution des dates de naissance en général, seront discutés en détail dans le Chapitre 2.

### III. Synthèse

Les méthodes présentées ici permettent donc de quantifier divers aspects des réponses physiologiques des hamsters au fil de leur cycle annuel. Celles-ci sont synthétisées dans la Figure 27.

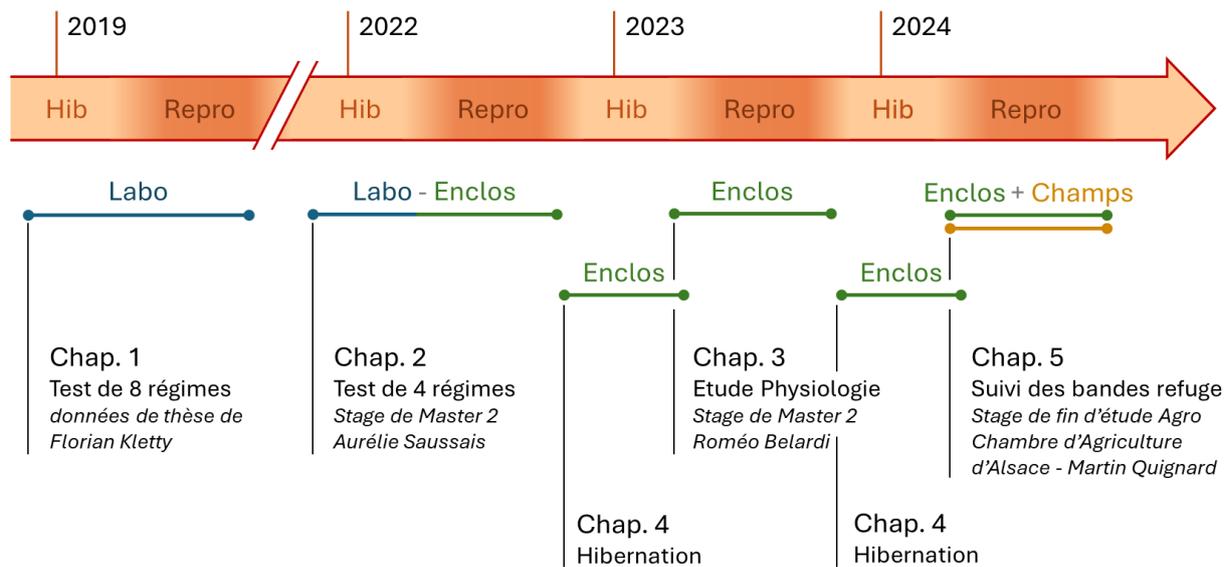
L'intérêt principal d'une étude en laboratoire est qu'elle permet un contrôle important de l'environnement auquel les animaux sont soumis. Leur suivi est grandement facilité par leur accessibilité. Ainsi, dans notre cas, les conditions contrôlées permettent notamment la quantification précise de l'apport nutritionnel de chaque individu. Néanmoins, ces conditions impliquent un régime alimentaire restreint en termes de diversité. Par ailleurs, la période de reproduction et le partenaire sont imposés, ce qui ne permet pas de mesurer un réel succès reproducteur annuel, et contraint les dates des portées.

À l'inverse, les conditions semi-naturelles permettent une consommation alimentaire et une reproduction libre de contraintes. Néanmoins, la quantification exacte de l'apport alimentaire est impossible, ce qui rend les conclusions sur les besoins nutritionnels de l'espèce plus délicates. Par ailleurs, l'accès aux portées étant impossible, la mortalité avant sevrage ne peut être évaluée, et le nombre de petits sur lequel est basé la quantification du succès reproducteur est le nombre de petits capturés à la sortie des terriers.



**Figure 27 : Récapitulatif des mesures réalisées en fonction des conditions d'expérimentation.** Les ✓ indiquent les mesures effectuées. Les mesures barrées indiquent celles que les conditions d'expérimentation ne permettent pas de quantifier.

Figure 28 : Chronogramme expérimental du projet de thèse.



Les suivis présentés dans cette thèse ont été conduits de 2019 à 2024, comme présenté par le chronogramme ci-dessus (Figure 28). Le suivi de 2019, présenté en Chapitre 1, a été conduit dans le cadre de la thèse de Florian Kletty et de mes travaux de fin de master, et analysé dans le cadre de ma thèse. Les Chapitres 2 et 3 ont mobilisé deux stagiaires de Master 2, Aurélie Saussais et Roméo Belardi, encadrés dans le cadre de ma thèse. Le Chapitre 5 porte sur les travaux menés par Martin Quignard dans le cadre de son stage de fin d'études effectué à la chambre d'Agriculture d'Alsace, co-encadré dans le cadre de la thèse à travers une collaboration avec le CNRS.



## - Chapitre 1-

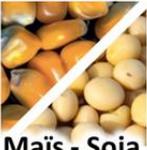
### Tests de cultures favorables en conditions de laboratoire



Les données présentées dans ce chapitre ont été acquises dans le cadre de la thèse de Florian Kletty et mon propre stage de fin d'études en 2019.

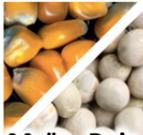
## I. Les associations de cultures

Pour diversifier l'environnement agricole, l'une des pistes prometteuses est le développement des associations de cultures. Les associations mélangent une variété d'espèces qui peuvent être exploitées simultanément sur une même surface. Les associations de cultures ont été identifiées comme bénéfiques agro-écologiquement (Mousavi and Eskandari, 2011), de par la pérennisation du couvert végétal, la dynamisation du sol, et la régulation des adventices qu'elles permettent (Bedoussac et al., 2015). De plus, par compétition, ou commensalisme, la présence d'une variété d'espèces peut entraîner un bénéfice de croissance. Les associations céréales-légumineuses par exemple augmentent la part en protéines des céréales, et peuvent mener à une augmentation des rendements totaux par hectare (Bedoussac et al., 2015). Agronomiquement, la mise en association de cultures est permise par des itinéraires techniques alternatifs. Le *co-cropping* par exemple, consiste à mélanger diverses cultures poussant simultanément (Bedoussac et al., 2015). Le *relay-cropping* correspond au semis d'une culture de printemps dans un couvert d'hiver déjà établi. Au moment de la récolte de celui-ci, la culture de printemps déjà implantée assure un couvert et poursuit son développement (Tanveer et al., 2017). L'exploitation de ces associations nécessite des machines spécifiques (trieuse à graines, barre de fauche surélevée...), et des techniques qui gagnent en complexité avec le nombre d'espèces cultivées. Ainsi, la majorité des mélanges de cultures associent deux espèces. Alternativement, une valorisation du couvert en ensilage (broyat pour l'alimentation des animaux d'élevage) permet de s'affranchir du besoin de trier les différentes graines et les tissus verts. Une association bénéfique pour le hamster peut aussi être implémentée sous forme de cultures séparées, alternées à petite échelle, si les capacités techniques ne permettent pas de *co-* ou *relay-cropping*. Dans ce contexte, nous avons testé diverses associations culturelles sur l'hibernation et la reproduction du hamster commun. Pour caractériser finement l'effet des régimes, ceux-ci ont d'abord été étudiés en laboratoire, à l'image de ce qui avait été fait dans les études de Tissier et al. (2021) et Kletty (2020) dont les résultats sont présentés dans les Tables 1.1 et 1.2.

Association	Intérêt nutritionnel	Hibernation 16 déc – 8 mars	Succès Reproducteur	Phénologie des cultures
 Blé - Soja	Lipides : ~ Protéines : +	Torpeur : + Masse : + - 20 g	~ 1 petit/♀	
 Blé - Tournesol	Lipides : + Protéines : ~	Torpeur : - Masse : ~ - 40 g	✗ 0 petit/♀	
 Blé - Radis	Lipides : + Protéines : ~	Torpeur : - Masse : - - 65 g	✗ 0 petit/♀	
 Maïs - Soja	Lipides : ~ Protéines : +	Torpeur : - Masse : - - 60 g	✗ 0 petit/♀	
 Maïs - Tournesol	Lipides : + Protéines : ~	Torpeur : + Masse : + - 20 g	~ 0,5 petit/♀	
 Maïs - Radis	Lipides : + Protéines : ~	Torpeur : + Masse : + - 35 g	~ 0,5 petit/♀	

**Table 1.1 : Synthèse de l'effet des régimes observé par Tissier et al. (2021).** Le succès reproducteur est exprimé en nombre moyen de petits sevrés par femelle.

Tissier et al. (2021) ont étudié des mélanges à base de maïs et de blé, associés à du soja, tournesol ou radis. La période de suivi hivernal a été fixée du 16 décembre au 8 mars (82 jours). Le nombre de tentatives de reproduction auxquelles chaque femelle a été exposée n'est pas détaillé. En reproduction, les femelles ont eu un apport en protéines supplémentaire de 5g de ver par jour. Le succès reproducteur indiqué dans ces tables est la moyenne du nombre de petits produits par chaque femelle, en tenant compte des femelles n'ayant pas mis bas (contrairement à ce qui est présenté dans l'article n'analysant que les portées nées).

Association	Intérêt nutritionnel	Hibernation 10 oct – 19 mars	Succès Reproducteur	Phénologie des cultures
 Maïs - Pois	Lipides : - Protéines : +	Torpeur : + Masse : ~ - 0 g	~ 0,5 petit/♀	
 Blé - Pois	Lipides : - Protéines : +	Torpeur : + Masse : ~ - 0 g	✗ 0 petit/♀	
 Colza - Féverole	Lipides : + Protéines : +	Torpeur : - Masse : ~ - 10 g	✗ 0 petit/♀	
 Colza - Sarazin	Lipides : + Protéines : -	Torpeur : ~ Masse : ~ - 10 g	✗ 0 petit/♀	

**Table 1.2 : Synthèse de l'effet des régimes observé par Kletty et al. (2020).** Le succès reproducteur est exprimé en nombre moyen de petits sevrés par de femelle.

Kletty (2020) a testé des mélanges de maïs-pois, blé-pois, colza-féverole et colza-sarrasin. Le suivi hivernal a été fixé du 10 octobre au 19 mars (160 jours). Les femelles ont eu trois opportunités de reproduction. La supplémentation protéique a été dispensée en luzerne ou vers (moitié des effectifs de chaque groupe). La luzerne n'a pas suffi à permettre la reproduction (aucun petit sevré dans chaque groupe). Les résultats présentés dans la Table 1.2 correspondent au succès reproducteur des femelles supplémentées en vers.

Les différences de protocoles ne permettent pas de comparer les résultats entre ces deux études. Néanmoins, la reproduction a été extrêmement faible dans les deux cas. De la même manière, la dynamique de masse observée dans ces deux études pendant l'hiver est très différente, ce qui peut être attribué à la différence de temporalité du suivi (82 contre 160 jours). L'étude de Tissier et al. (2021) a mis en évidence un important effet du régime sur les caractéristiques de l'hibernation. Une réduction de l'emploi des torpeurs était directement liée à un gain de masse plus important pendant l'hiver et un meilleur succès reproducteur, ce qui était notamment le cas dans le régime blé-soja.

Un aspect complémentaire de ces études est qu'elles illustrent comment une même culture peut avoir des effets variables en fonction de son complément. Si le soja associé au blé permet la meilleure reproduction, ce n'est pas le cas lorsqu'il est associé à du maïs (Tissier et al., 2021). Dans ce dernier cas, le succès reproducteur nul était dû à l'infanticide des petits par les mères, un comportement similaire à celui observé chez les femelles carencées en vitamine B3. Malgré un contenu riche en lipides et en protéines, le soja n'est donc pas adapté pour compenser un manque de vitamine B3 dans l'alimentation.

Ces résultats soulignent le besoin de tester les associations avant d'envisager une implémentation en plein champ. Dans cette optique, la première étude présentée ici vise à identifier d'autres associations prometteuses. Celles-ci ont été élaborées sur consultation de la chambre d'agriculture et de la communauté des exploitants agricoles, l'objectif étant que leur viabilité technique et leur intérêt économique favorisent leur potentielle application en plein champ. Les mélanges suivants ont ainsi été testés : du tournesol (*Helianthus annuus*) supplémenté d'avoine (*Avena sativa*), de sarrasin (*Fagopyrum esculentum*) ou de pomme de terre (PdT ; *Solanum tuberosum*), du maïs (*Zea mays*) supplémenté de pois (*Pisum sativum*) ou de haricots (*Phaseolus vulgaris*), et le mélange de blé (*Triticum sp.*) et de soja (*Glycine max*) comme contrôle positif. Enfin, étant une culture hautement rentable et une demande particulière des agriculteurs qui y trouvaient historiquement beaucoup de hamsters, la betterave sucrière (*Beta vulgaris*) a aussi été testée pendant l'hibernation, avant un régime blé-soja en reproduction. Cette étude a été menée en laboratoire, et les régimes donnés sous forme de graines et tubercules. Dans la nature, cela est représentatif de l'alimentation des hamsters consommant les réserves alimentaires réalisées l'année précédente. Toutefois, les hamsters bénéficient aussi d'un apport en matière fraîche durant la saison de reproduction, voire même pendant l'hibernation si leur stock de graines germe dans le terrier. Pour tester l'impact que peut avoir ce facteur, un dernier régime à base de blé germé a été testé.

En termes d'intérêt nutritionnel pour le hamster, le tournesol est très riche en lipides, tandis que les légumineuses associées au maïs sont riches en protéines. Le soja est à la fois riche en protéines et en lipides, tandis que la betterave est surtout riche en glucides et en eau (Voir Table 1.S1). Nous avons prédit que les associations de cultures permettant un apport lipidique plus élevé (régimes tournesol-supplément et blé-soja) induiraient une réduction du temps passé en torpeur au profit des réveils, en association avec une consommation alimentaire plus importante. Cet effet devrait être lié à une meilleure condition corporelle en fin d'hibernation comme décrit par Tissier et al. (2021). Les hamsters présentant une meilleure condition corporelle à la fin de l'hibernation devraient présenter un succès reproducteur plus élevé. Le succès de la reproduction devrait bénéficier directement des associations de cultures apportant une plus grande quantité de protéines pendant la période de reproduction (maïs-supplément et blé-soja).

## II. Publication n°1

Cet article a été accepté pour publication dans *Conservation Physiology* le 04 nov. 2024. Pour ce manuscrit, le matériel supplémentaire a été intégré dans le texte sous la nomenclature Table et Figure 1.S#. L'article anglophone est suivi d'une synthèse en français en fin de Chapitre 1.

### **The endangered common hamster needs proteins: identifying diversified crop-based diets improving hibernation and reproductive success.**

Timothée Gérard <sup>1,2,✉</sup>, Jean-Patrice Robin <sup>1</sup>, Florian Kletty \* <sup>1,3</sup>, Caroline Habold \* <sup>1,✉</sup>.

\* These authors contributed equally to this work

<sup>1</sup> UMR 7178, CNRS-IPHC, Université de Strasbourg, Strasbourg, France

<sup>2</sup> Office de Génie Écologique - O.G.E., 10 rue du Rieth 67200 Strasbourg, France

<sup>3</sup> ICL, Junia, Université Catholique de Lille, LITL, F-5900 Lille, France

✉ Corresponding authors: timothee.gerard@iphc.cnrs.fr (ORCID n°0009-0004-7757-4544)

caroline.habold@iphc.cnrs.fr (ORCID n°0000-0002-6881-6546)

doi : 10.1093/conphys/coae082

#### **Lay Summary**

This study aims at identifying agricultural practices suitable for the conservation of the common hamster, an endangered farmland species. The effects of eight technically and economically promising crop associations were tested on hamsters' hibernation and reproduction. Results highlight the benefits of balanced diets, identifying the wheat and soybean mix as the most promising.

## Abstract

Modern production-oriented farming has led to a decline in agricultural biodiversity. In Europe, one example of concern is the common hamster *Cricetus cricetus*, a hibernating rodent once largely distributed in farmlands and now listed as Critically Endangered. The decline of this species is tied to a significant decrease in hamsters' body mass at emergence from hibernation and in reproduction rate. Previous work has shown that monocultures of maize and wheat, which induce severe nutrient deficiencies, are a major cause of this phenomenon.

To prevent such deficiencies, we tested in controlled conditions the effect of eight nutritive diets on hamsters' hibernation and reproduction. Diets were selected for their nutritional content and based on farmers' consultation. We tested three lipid-rich associations (*oat-sunflower*, *potato-sunflower* and *buckwheat-sunflower*), two protein-rich associations (*maize-bean* and *maize-pea*) and an intermediate one (*wheat-soybean*), as well as *sprouted wheat* and *sugar beet*.

Hamsters fed the lipid-rich diets showed a better body condition at the end of hibernation. However, a low reproductive success was recorded in all groups, with only 17% of reproductive trials leading to birth. Nonetheless, the amount of protein ingested by the mothers before reproduction increased birth probability while pups' survival to weaning was positively correlated to mothers' body condition. Overall, our results show that hamsters need a balanced diet to ensure their ability to reproduce. Indeed, low-protein diets led to lower birth rates and low-lipid diets led to reduced body condition and subsequently low pups' survival. The *wheat-soybean* association best fulfilled hamsters' nutritional needs. Overall, these results highlight the need to improve current farming practices to provide a more fulfilling nutritional environment for common hamsters and the farmland fauna.

Keywords: European hamster, Conservation, Agriculture, Agroecology, Torpor.

## A. Introduction

Biodiversity is fading at an alarming rate (Barnosky et al., 2011). In western European farmlands, this phenomenon is closely linked to the farming industrialisation through the 20<sup>th</sup> century (Stoate et al., 2009). Modern production-oriented farming is characterized by monoculture and high uses of chemicals (González de Molina, 2010). This has led to homogenised, polluted, and poorly diversified farmland habitats, threatening farmland biodiversity (Stoate et al., 2009). Farmlands birds (Stanton et al., 2018), insects (Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019), earthworms (Blakemore, 2018) and mammals such as the common hamster *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758; Surov et al., 2016) are severely declining. This is threatening ecosystemic services, which in turn induces projected yield reductions and is therefore a key issue regarding agricultural production and human food security (Altieri, 1999; Schauburger et al., 2018).

The common hamster is native to steppe environments and initially thrived with the development of agricultural areas and the associated food abundance. However, it is today threatened throughout its range, from the Alsace region in northeastern France to Russia (Surov et al., 2016) and was recently listed as Critically Endangered on the IUCN Red List (Banaszek et al., 2020). In Alsace, the decline has been particularly steep. The species has gone from pest to critically endangered in just a few decades (Kletty et al., 2020). This decline was mainly caused by fur trapping and eradications policies aiming at the destruction of the species until 1993, when it was protected in France (Surov et al., 2016). However, populations have since struggled to recover, despite the implementation of several conservation plans based on population reinforcement with captive-bred individuals, and habitat restoration (Virion, 2018). The failure of wild populations to recover has been connected to climate change and to a degraded habitat dominated by monocultures, leading to major nutritional deficiencies, (Kletty, 2020; Tissier et al., 2017, 2016). We have previously identified that a deficiency in vitamin B3 and its tryptophan precursor in maize monotonous diets resulted in reproductive failure in hamsters, with 95% of females eating their offspring (Tissier et al., 2017). In wheat-dominated conditions, protein deficiencies induced a reduced reproductive success, with a lower number of pups showing a low survival and growth (Tissier et al., 2017, 2018). Wild females exhibit small home ranges of around 0.22 ha, several time smaller than average monocultural plots (Ulbrich and Kayser, 2004), thus preventing diet enrichment through inter-plot foraging. In the wild, the reproductive success of the common hamster is currently estimated to be 1.6 litters of 3 to 4 pups per year, while it used to be of at least 3 litters of 6 to 12 young in favourable years before 1950 (Surov et al., 2016). This estimate applies to its

entire range, not just our study area, testifying to the scale of the problem. Such low estimates explain why this prey species' reproductive success cannot currently compensate for mortality (Nechay et al., 1977; Surov et al., 2016). In addition to deficiencies, monocultures cause a lack of protective cover for a significant part of the year (from July to March for wheat and October to May-June for maize; Sánchez et al., 2014), further exposing common hamsters to predators during their active season (from April to September; Nechay et al., 1977).

Crops induced food availability is also a determining factor in winter survival. Common hamsters are hibernators, *i.e.* they decrease energy expenditure in winter by performing torpor bouts in their burrow, and periodically emerging back to euthermia to feed on the seed and tuber reserves they have accumulated before winter (Hufnagl et al., 2011; Monecke and Wollnik, 2005). This food-storing hibernation strategy makes non-perishable food items availability critical for hamsters in late summer and the beginning of autumn. Energy balance during hibernation and resulting hamster's body mass at emergence – as a marker of body condition – are tightly linked to the quantity and quality of food hoards as well as torpor use (Siutz et al., 2017; Siutz and Millesi, 2017). During hibernation, lipid-rich diets are linked to higher energy intake thus allowing a reduced use of torpor without negatively affecting body mass at emergence (Weitten et al., 2018). However, a 21% decrease in the body mass of male and female hamsters at emergence has been observed in Alsace since 1937 (Tissier et al., 2016). This is critical, especially for females, as hamster's body condition at the end of winter is crucial for reproduction (Nechay et al., 1977; Weitten et al., 2018). It is therefore essential to search for crops or crop associations that are beneficial for hibernation, body condition at emergence and reproduction in female common hamsters.

In a previous study conducted in mesocosms, Tissier et al. (2018) showed that mixed crops (wheat, maize, alfalfa and sunflower) allow for a restoration of the hamsters' reproductive success. In addition, Tissier et al. (2021) also showed that mixes such as *wheat-soybean* and, in a lower extent, *maize-sunflower* can enhance reproductive success. Nevertheless, a global diversification of the Alsatian farmland requires the implementation of more than two sets of crops. As part of the conservation plan for the species, the Alsatian agricultural agency and farmers were consulted. This allowed to identify technical and economical constraints shaping farming practices in the region. Crop associations were subsequently designed as viable to be implemented, either as mixed cropping, relay cropping or crop rotation. Farmers' consultation confirmed the necessity to complement crops of high economic values, such as wheat (*Triticum sp.*), maize (*Zea mays*) and sunflower (*Helianthus annuus*), or to test the suitability of sugar beet (*Beta vulgaris*) for hamsters. These crops were tested in association with other

crops of nutritional interest and agronomical relevance: soybean (*Glycine max*), oat (*Avena sativa*), buckwheat (*Fagopyrum esculentum*), potatoes (*Solanum tuberosum*), bean (*Phaseolus vulgaris*) and pea (*Pisum sativum*). *Maize* was associated with *bean* or *pea*, two legumes compensating for maize deficiencies in proteins. *Wheat* was associated with *soybean*. This association was previously identified as nutritious for hamsters and is the positive control in our experiment (Tissier et al. 2021). *Sunflower*, which has very low carbohydrate content, was supplemented with carbohydrate-rich *potatoes*, *oat* or *buckwheat*. *Sugar beet* was tested alone, as its interest had never been evaluated before and because it is especially difficult to couple with other species in the field. Finally, a group was fed *sprouted wheat* to evaluate if sprouting can improve the limited suitability of wheat diet for hamsters. Indeed, crop or weed seeds can sprout in hamsters' burrows and may be favourable through an increased nutrient bioavailability (Gunathunga et al., 2024).

Hamsters were monitored in laboratory-controlled conditions during hibernation and reproduction. They were fed with seeds or tubers from the tested crops, which they usually consume during hibernation and the beginning of the breeding season in the wild. Due to tuber conservation issues, the *sugar beet* diet was only provided during hibernation and switched to *wheat-soybean* for reproduction. We predicted that (1.a) cultural associations allowing for a higher lipid input (*oat-sunflower*, *potato-sunflower*, *buckwheat-sunflower* and *wheat-soybean*) would induce a reduced time spent in torpor in favour of activity, allowing more food ingestion. (1.b) This effect would be linked to a better body condition at the end of hibernation as described by Tissier et al. (2021). (1.c) Hamsters showing a better body condition at the end of hibernation would have a higher reproductive success. (2) Reproductive success will directly benefit from crop associations that provide a higher amount of proteins during the reproduction period (*maize-bean*, *maize-pea* and *wheat-soybean*).

## B. Materials and Methods

### a. Ethics

The study followed the European Directive 2010/63/EU on the protection of animals used for scientific purposes, and was approved by the Ethical Committee (CREMEAS) and the French Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche (MESR) under agreement number 00624-01 on 29 November 2013 and renewed on 2 April 2019, under APAFIS# agreement 17484-2018103016124862 v3.

## b. Hamster housing conditions and diets

The study was conducted in controlled laboratory conditions on 102 hamsters (51 males and 51 females) all around one year old, previously fed with a conventional diet (pellets 105, from Safe, Augy, France, composed of 19.3% protein, 54.9% carbohydrates, 5.1% lipids, 4.2% cellulose, 5.0% minerals and 11.5% water). The tested diets were designed with regards to documented macronutrient content of the crops and known hamsters' nutritional needs as well as agrotechnical constraints depicted by farmers (Feedipedia - Heuzé et al., 2017). The macronutrient and energy contents of the diets were quantified afterwards (see below) and are presented in Table 1.S1. On 19<sup>th</sup> September 2018, hamsters were split into 8 groups of 7 males and 7 females and assigned to the various diets; *oat-sunflower*, *potato-sunflower*, *buckwheat-sunflower*, *maize-bean*, *maize-pea*, *wheat-soybean*, *sugar beet* and *sprouted wheat*. Groups were made to ensure similar body mass mean and variation (computed as SEM). Due to an insufficient number of animals, the *maize-pea* group was only composed of 4 males and 4 females, and the *sugar beet* group of 5 males and 5 females. Throughout the study, hamsters had *ad libitum* access to water and to the food items constituting their respective diets. Hamsters received 150g of each food items when cages were changed because they needed cleaning. Unlimited access to food was ensured by providing an additional 150g of seeds or tubers whenever the remaining quantity of these foods approached 75g (quantity evaluated visually twice a week). An exception was made for the *sprouted wheat* group having *ad libitum* access to plain wheat grains and limited access to specific quantities of germinated wheat (germination: 7 days at 20°C; 10g during winter, 30g before

Seed / Tubber	Water content (% of fresh mass)	Energy (kJ/g of dry mass)	Lipids (mg/g of dry mass)	Proteins (mg/g of dry mass)	Carbohydrates (mg/g of dry mass)	Minerals (mg/g of dry mass)
Maize	5.8 %	18.3	48.2	68.0	874.0	9.8
Bean	8.2 %	18.2	33.8	265.0	656.7	44.5
Pea	5.8 %	18.3	23.4	210.6	737.4	28.6
Wheat	5.0 %	18.3	28.5	136.2	818.8	16.5
Soybean	6.1 %	23.5	228.9	413.6	302.8	54.7
Sunflower	4.1 %	31.4	622.1	190.8	152.1	34.9
Buckwheat	9.7 %	18.4	38.9	140.4	800.3	20.4
Potatoes	77.4 %	16.6	25.0	108.0	820.7	46.2
Oat	7.9 %	18.8	52.2	139.3	790.8	17.7
Sugar beet	64.9 %	16.5	20.6	78.0	877.4	24.0

**Table 1.S1: Nutritional content of tested crops.** Water content is expressed as mass proportion over the total fresh sample mass (FM). Energy, lipids, proteins, carbohydrates and minerals are expressed in mass proportion per unit of dry sample mass (DM).

reproduction and 50g during reproduction distributed twice a week - such quantities allowing *ad libitum* access to germinated wheat). *Sugar beet* fed hamsters were switched to a *wheat-soybean* diet at the end of hibernation (14 Mar 2019). All food items provided to the hamsters were organically produced, except *sugar beet* that was not organically cultivated in Alsace. Sugar beet, wheat and pea were directly purchased from local farmers. Other food items were purchased from CELNAT (Haute-Loire, France).

The study was performed in the CNRS breeding unit in Strasbourg, France. Housing conditions were similar to the ones provided in previous studies (Tissier et al., 2021; Kletty, 2020) and for maintenance breeding. Hamsters were housed individually in regulatory rodent cages (medium 265 x 420 x 237mm cages for males and large 380 x 590 x 257mm reproduction-compatible cages for females) and randomly distributed in two rooms with controlled temperature. Ambient temperature was set at  $10 \pm 1^\circ\text{C}$  from October to March (period latter referred as winter) and at  $20 \pm 1^\circ\text{C}$  latter on, after a two-week gradual transition. Humidity ranged from 35-55%. Light exposure followed the natural photoperiod at the latitude of Strasbourg, France ( $48.58^\circ\text{N}$ ). Enrichment was provided with a PVC tube, paper towels and wooden fibbers adequate for nest building.

#### c. Diet nutritional analysis

Seeds and tuber samples were freeze-dried to constant mass to obtain a dry weight (DW). The dried samples were crushed into a homogeneous powder with a RETSCH ZM200 grinder. Analyses were carried out in duplicate on samples weighed to the nearest 0.1mg. Before analyses, samples were freeze-dried again to eliminate any remnant traces of water. Energy content was determined on 1g pellets using a Parr 6200 calorimeter with benzoic acid as an external standard. Total lipids were determined on 1g samples using a chloroform:methanol (2:1, v/v) solution as extraction solvent. Protein content were obtained from the reference website Feedipedia (Heuzé et al., 2017). Mineral content was measured by complete calcination of 1g samples at  $450^\circ\text{C}$  for 24h. Carbohydrates content was estimated as the remaining part in sample constitution.

#### d. Nutritional intake monitoring

During hibernation (19 Sep 2018 to 13 Mar 2019), the quantity of each food item ingested by each hamster (*i.e.* food consumption) was measured, by collecting leftover food in the cages. The intervention was only carried out when changing the cage for cleaning if and only if the animal was

active, *i.e.* during the interbout euthermia phases, in order to minimize disturbance. (1 to 2 times for males and 0 to 1 time for females during winter). Food consumption was also measured before reproduction (26-29 Apr 2019); a shorter duration chosen to avoid the effect of post hibernation physiological processes (body condition or gonadal regeneration) on food consumption. Food consumption was obtained by deducting the mass of food leftovers from the mass of food given. The mass of food leftovers was estimated from a manually sorted dehydrated sample of the homogenised cage content ( $\approx 10\%$  of total cage content, except for tubers whose dehydrated remnants were fully sorted). All mass measurements were done to the nearest 0.1g. Hamsters' energy (J) and nutritional (g) intakes were obtained by multiplying tuber or grain nutritional content (in J/g and g/g of dry mass) with hamsters' food consumption (in g converted to dry mass).

#### e. Hibernation monitoring

During winter, torpor patterns were monitored by equipping hamsters with intraperitoneal iButton temperature loggers (ref. DS1922L, Maxim Integrated) coated in biocompatible bee wax. Chirurgical procedures were performed following the protocol described by Weitten et al (2018). Due to a limited availability of iButtons, we were only able to implant these devices in 42 females, which implies that in each group, 1 or even 2 females for larger groups, were not implanted. The choice was made randomly. All females for the sprouted wheat group were implanted, because we had no idea what to expect regarding the effects of germination on hibernation. Body temperature was recorded every 75 minutes at a resolution of 0.0625°C. Hamster sometime express daily shallow torpors outside of hibernation (Shankar et al., 2023). Thus, hibernation analyses were focused on the multi days deep torpor bouts that were defined as periods of more than 24h spent below a body temperature threshold of 20°C. Hibernation characteristics (hibernation duration and emergence date, number and duration of torpor bouts, total time spent in torpor and in euthermia) were computed from torpor patterns. Hibernation of each hamster was defined as the number of days between beginning of the first (immergence) and the end of the last (emergence) registered torpors. Individual body mass was measured before and after hibernation (19 Sep 2018 and 13 Mar 2019, respectively). Mass variation through winter was defined as the difference between these two dates.

#### f. Reproductive trials

Reproductive pairs were formed with males and females from the same groups using the ZooEasy software with a maximum inbreeding threshold of 6%. Males reproductive capability was evaluated through testis size as described by Masson-Pévet et al. (1994). Testis were measured to the nearest 0.1mm using a calliper (mean of 3 measures per testis). Females reproductive capability was assessed by checking vaginal orifice openness (categorised as either closed or open). Reproductive trials were conducted following the breeding unit protocol described by Tissier et al. (2017). Reproductive pairs were placed in clean 380 x 590 x 257mm cages and provided with individual PVC refuge boxes as well as several feeding and drinking sources. Hamsters were weighed before and after reproductive trials. The first reproductive trials were conducted from the 29 Apr 2019. Reproductive pairs were separated after two weeks and females were monitored for 20 days (maximal gestation duration). Females received an extra daily protein supply through earthworms following Tissier et al. (2017) protocol, though worm supplementation was reduced from 5g to 2g. If no parturition occurred, a new reproductive trial was initiated with a second male, genetically unrelated to the first one (at the beginning of June, for an 8 days reproductive period; males genetic proximity assessed using ZooEasy). If a parturition occurred, pups and mother were weighed weekly, until separation from the mother at 5 weeks. During that time, earthworm daily supplementation was increased each week by 0.5g per pup.

#### g. Statistical analysis

As mammals, hamster provide maternal care and females are thus the limiting factor in reproductive efficiency (Speakman, 2008). Therefore, the results presented below focussed on females. Statistical analyses were performed using R (version 4.3.1; R Core Team, 2023). Principal component analysis was performed using the FactoMineR package (version 2.9; Le et al, 2008). Effects were tested using linear models (lm) if the model fitted with parametrical analysis conditions. In this case, a Tukey post-hoc test was then conducted. If parametrical models were inappropriate, non-parametrical qualitative Kruskal-Wallis (KW) or quantitative Mann-Whitney (MW) approaches were used, followed by Dunn's post-hoc test if relevant.

Hibernation characteristics were analysed using both a qualitative simple linear model and a multifactorial model including energy, lipid and protein intakes, as well as total food consumption. AICc based model selection was used to determine relevant effects and identify collinearity between factors. This was done using the dredge function from the MuMIn package (version 1.47.5; Bartoń, 2023).

Model selection was also used to identify key factors impacting body mass at the end of winter. In that case, multifactorial analysis was performed using energy, lipid, protein and food consumption as well as the time spent in torpor and emergence date. For reproductive traits, models were constrained by low parturition occurrence. Linear models did not fit gaussian distribution, while poisson and quasipoisson model overdispersed. Negative binomial models were avoided with regards to the low effective. Due to the high number of unsuccessful reproductive trial (0 pups born), zero-inflated binomial model were coherent but the count model suffered from the low number of litters. Thus, for reproduction analyses, a non-parametrical approach was favoured. It was carried by testing the factors impacting the chance of litter production (binomial approach), the number of born pups (quantitative approach), the pups' survival (binomial approach) and the pups' mass at weaning (quantitative approach).

## C. Results

### a. Diet Grouping

Preliminary statistical tests showed that *sunflowers* groups (supplemented with *potatoes*, *oat* or *buckwheat*) exhibited similar results in terms of energy, lipid, carbohydrates and protein intakes (lm,  $p > 0.60$ ), hibernation behaviour (lm,  $p = 0.967$ ), winter body mass variation (lm,  $p = 0.722$ ), and reproductive outputs (lm,  $p = 0.575$ ). Similarly, *maize* groups (supplemented with *peas* or *beans*) showed similar results regarding these parameters (lm,  $p < 0.45$ ,  $p = 0.997$ ,  $0.190$ ,  $0.695$ ). Therefore, those diets were respectively grouped as “*supplemented sunflower*” and “*supplemented maize*” diets. For more details, grouped diets were represented by different dot shapes on figures.

### b. Hamsters' nutritional intakes

Females' daily food (in dry mass) and energy intakes during winter did not vary between groups (KW,  $p = 0.391$  &  $0.805$  respectively; See Table 1.S2.A). However, differences between groups were observed for lipid (KW,  $p < 0.001$ ), protein (KW,  $p = 0.003$ ) and carbohydrate intakes (KW,  $p < 0.001$ ). Lipid intake was statistically higher in the *supplemented sunflower* group (Dunn,  $p < 0.015$ ), and intermediate in the *wheat-soybean* group (Dunn,  $p < 0.048$ ). *Wheat-soybean* hamsters also exhibited a higher protein intake (Dunn,  $p < 0.007$ ). The three other groups had similar lower lipid and protein intakes (Dunn,  $p > 0.11$ ), that were compensated by a higher carbohydrate intake (Dunn,  $p < 0.013$ ).

Females' daily food intakes (in dry mass) significantly increased before reproduction compared to hibernation (MW,  $p < 0.020$ ; See Table 1.S2.B). Before reproduction, we observed differences between groups regarding food dry mass (KW,  $p < 0.001$ ), energy (KW,  $p = 0.003$ ), carbohydrate (KW,  $p < 0.001$ ), lipid (KW,  $p < 0.001$ ) and protein (KW,  $p < 0.001$ ) intakes. Food and energy intakes were higher for the *sprouted wheat* group (Dunn,  $p < 0.041$ ). This group also had a statistically higher carbohydrate intake (Dunn,  $p < 0.014$ ) than other groups, except the *supplemented maize* one (Dunn,  $p = 0.111$ ). The *supplemented sunflower* groups had the highest lipid intake (Dunn,  $p < 0.029$ ), while the highest protein intake was observed for the *wheat-soybean* (original and following *sugar beet*) and *sprouted wheat* groups (Dunn,  $p < 0.021$ ).

<b>A</b>	Winter females	Food intake (dry mass, g/d)	Energy intake (kJ/d)	Lipid intake (g/d)	Protein intake (g/d)	Carbohydrates intake (g/d)
	Supplemented Maize Protein rich diets	7.81 ± 0.85 <sup>a</sup>	142.7 ± 15.3 <sup>a</sup>	0.33 ± 0.04 <sup>c</sup>	0.91 ± 0.13 <sup>b</sup>	6.40 ± 0.67 <sup>a</sup>
	Supplemented Sunflower Lipid rich diets	6.19 ± 0.39 <sup>a</sup>	158.1 ± 10.1 <sup>a</sup>	2.51 ± 0.18 <sup>a</sup>	1.00 ± 0.06 <sup>b</sup>	2.19 ± 0.14 <sup>b</sup>
	Wheat-Soybean Balanced diet	6.12 ± 0.54 <sup>a</sup>	135.7 ± 12.1 <sup>a</sup>	1.06 ± 0.11 <sup>b</sup>	2.07 ± 0.20 <sup>a</sup>	2.75 ± 0.28 <sup>b</sup>
	Sugar Beet Carbohydrate rich diet	6.50 ± 2.20 <sup>a</sup>	159.6 ± 53.9 <sup>a</sup>	0.20 ± 0.07 <sup>c</sup>	0.76 ± 0.26 <sup>b</sup>	8.51 ± 2.87 <sup>a</sup>
	Sprouted Wheat Germinated Diet	7.97 ± 1.59 <sup>a</sup>	148.7 ± 29.6 <sup>a</sup>	0.23 ± 0.05 <sup>c</sup>	1.11 ± 0.22 <sup>b</sup>	6.66 ± 1.32 <sup>a</sup>
<b>B</b>	Before Reproduction females	Food intake (dry mass, g/d)	Energy intake (kJ/d)	Lipid intake (g/d)	Protein intake (g/d)	Carbohydrates intake (g/d)
	Supplemented Maize Protein rich diets	11.85 ± 0.59 <sup>b</sup>	217.41 ± 10.71 <sup>b</sup>	0.48 ± 0.03 <sup>d</sup>	1.45 ± 0.18 <sup>b</sup>	9.71 ± 0.45 <sup>ab</sup>
	Supplemented Sunflower Lipid rich diets	6.91 ± 0.75 <sup>c</sup>	186.61 ± 15.85 <sup>b</sup>	3.05 ± 0.17 <sup>a</sup>	1.16 ± 0.10 <sup>b</sup>	2.45 ± 0.47 <sup>c</sup>
	Wheat-Soybean Balanced diet	8.39 ± 0.40 <sup>bc</sup>	188.78 ± 9.10 <sup>b</sup>	1.58 ± 0.10 <sup>b</sup>	3.00 ± 0.17 <sup>a</sup>	3.41 ± 0.23 <sup>c</sup>
	Wheat-Soybean following Sugar Beet	9.33 ± 0.59 <sup>bc</sup>	204.32 ± 10.89 <sup>b</sup>	1.55 ± 0.02 <sup>bc</sup>	3.05 ± 0.09 <sup>a</sup>	4.36 ± 0.47 <sup>bc</sup>
	Sprouted Wheat Germinated Diet	28.58 ± 0.67 <sup>a</sup>	318.03 ± 12.19 <sup>a</sup>	0.50 ± 0.02 <sup>cd</sup>	2.37 ± 0.09 <sup>a</sup>	14.23 ± 0.55 <sup>a</sup>

**Table 1.S2: Female hamster intakes in food (g dry mass / day), energy (kJ/d), lipids (g/d), proteins (g/d) and carbohydrates (g/d) during (A) hibernation (from 19 Sep 2018 to 13 Mar 2019), and (B) reproduction (from 26 Apr 2019 to 29 Apr 2019). Values are means ± SEM. Different letters indicate significant differences between values within a same column (Dunn,  $p < 0.05$ ).**

### c. Hamsters' food selection

Hamsters' food selection was studied based their dry mass intake, which better reflected nutritional intake as tubers have a much higher water content than seeds (see Table 1.S1). In all groups, hamsters preferred one item over the other during at least one period (proportion of consumption significantly differed from 50%; MW,  $p < 0.005$ ; See Table 1.3). Maize was largely favoured over beans while peas were only slightly avoided. Hamsters tended to consume much more soybean than wheat. Potato preference was variable, while other *supplemented sunflower* hamsters favoured oat and buckwheat over sunflower. A difference in food preferences between hibernation and before reproduction was only observed in the *supplemented sunflower* groups. Hamsters from these groups lowered even further their sunflower intake in favour of *oat* for reproduction, while they increased sunflower intake over *potatoes* (MW,  $p < 0.05$ ).

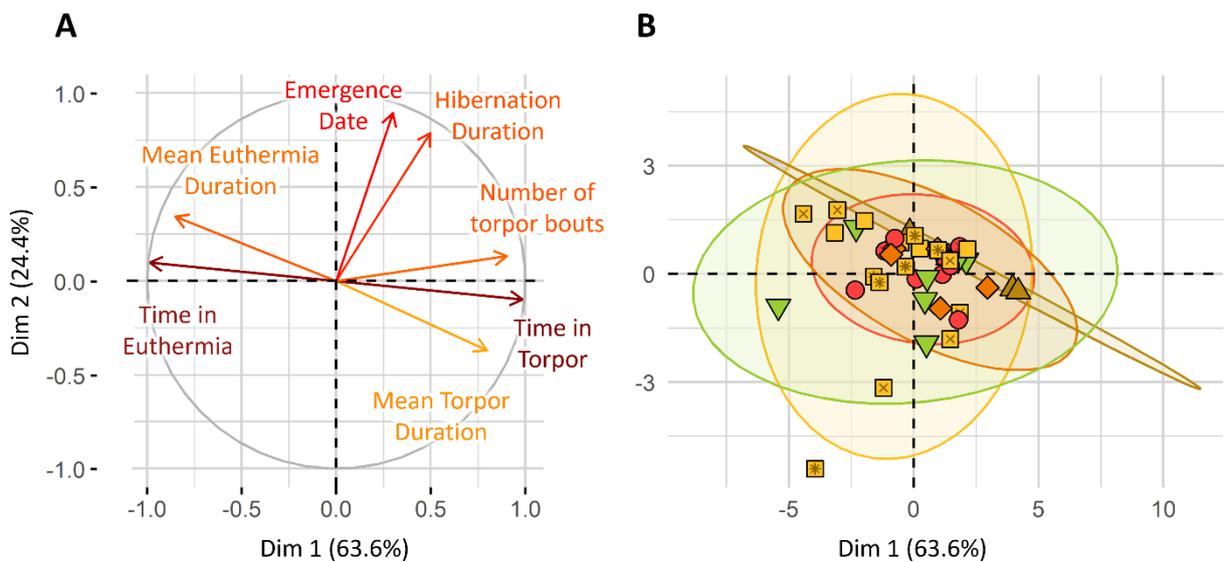
Diet		Proportion of main item intake in total dry mass intake		Preference Shift
Main item	Supplement	Winter Mean $\pm$ Sem MW, $p =$	Pré-réproduction Mean $\pm$ Sem MW, $p =$	MW, $p =$
Maize	Bean	85.0 $\pm$ 4.8 % <b>0.001</b>	87.4 $\pm$ 3.0 % <b>0.001</b>	0.798
	Pea	41.7 $\pm$ 2.6 % <b>0.021</b>	38.4 $\pm$ 9.2 % 0.281	0.999
Wheat	Soybean	27.6 $\pm$ 3.4 % <b>0.001</b>	20.3 $\pm$ 3.8 % <b>0.001</b>	0.259
Sunflower	Potatoes	44.7 $\pm$ 3.6 % 0.682	64.3 $\pm$ 10.9 % <b>0.020</b>	<b>0.026</b>
	Oat	28.0 $\pm$ 1.8 % <b>0.001</b>	8.7 $\pm$ 3.0 % <b>0.001</b>	<b>0.002</b>
	Buckwheat	33.0 $\pm$ 2.0 % <b>0.001</b>	16.4 $\pm$ 5.7 % <b>0.001</b>	0.053

**Table 1.3: Female hamster food preferences during winter and before hibernation.** Female hamster food preferences is indicated as the proportion of the main item over total food consumed (in dry mass) during winter (from 19 Sep 2018 to 13 Mar 2019) and before reproduction (from 26 Apr 2019 to 29 Apr 2019). Values are means  $\pm$  SEM with p values showing statistical divergence from a random selection of 50% (MW,  $p < 0.05$ ). Last column indicates whether a change in preference between the two periods is statistically significant. Statistically significant differences are indicated by bold p values (MW,  $p < 0.05$ ).

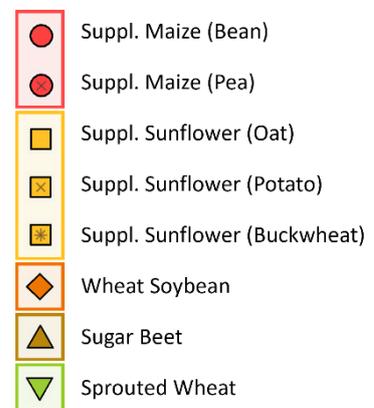
d. Winter

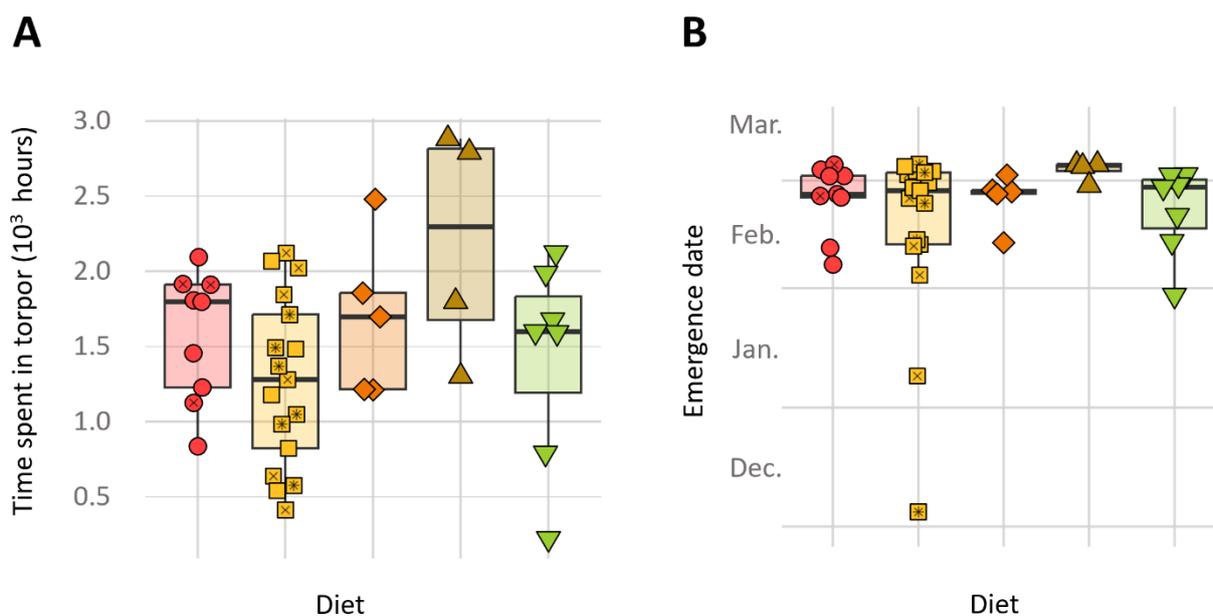
*Torpor and nutritional intakes during hibernation*

Principal component analysis (PCA, Figure 1.1) was performed on variables characterising hibernation. The PCA vectors showed a positive correlation between the total number of torpor bouts, the total time spent in torpor, and the mean torpor duration (Figure 1.1.A). These factors were also negatively correlated to the total time spent in euthermy and the mean duration of euthermy events. Hibernation duration and emergence date were also negatively correlated, but less or not correlated to other factors. Overall, the total time spent in torpor and the emergence date were well represented in the two first PCA dimensions (high  $\cos^2$ ), and showed low covariance (orthogonal vectors). They were therefore used to characterise females' hibernation in the following analysis.



**Figure 1.1: Principal component analysis (PCA) characterising hibernation. (A) Correlation between the various factors describing females' hibernation and the two first axes of the PCA. Vectors colour indicate how the corresponding factor correlates with the PCA first two axes ( $\cos^2$  indicator). (B) Individuals repartition over the PCA, with the groups indicated by colours and shapes. Ellipses represent the groups repartition in a 95% confidence interval.**

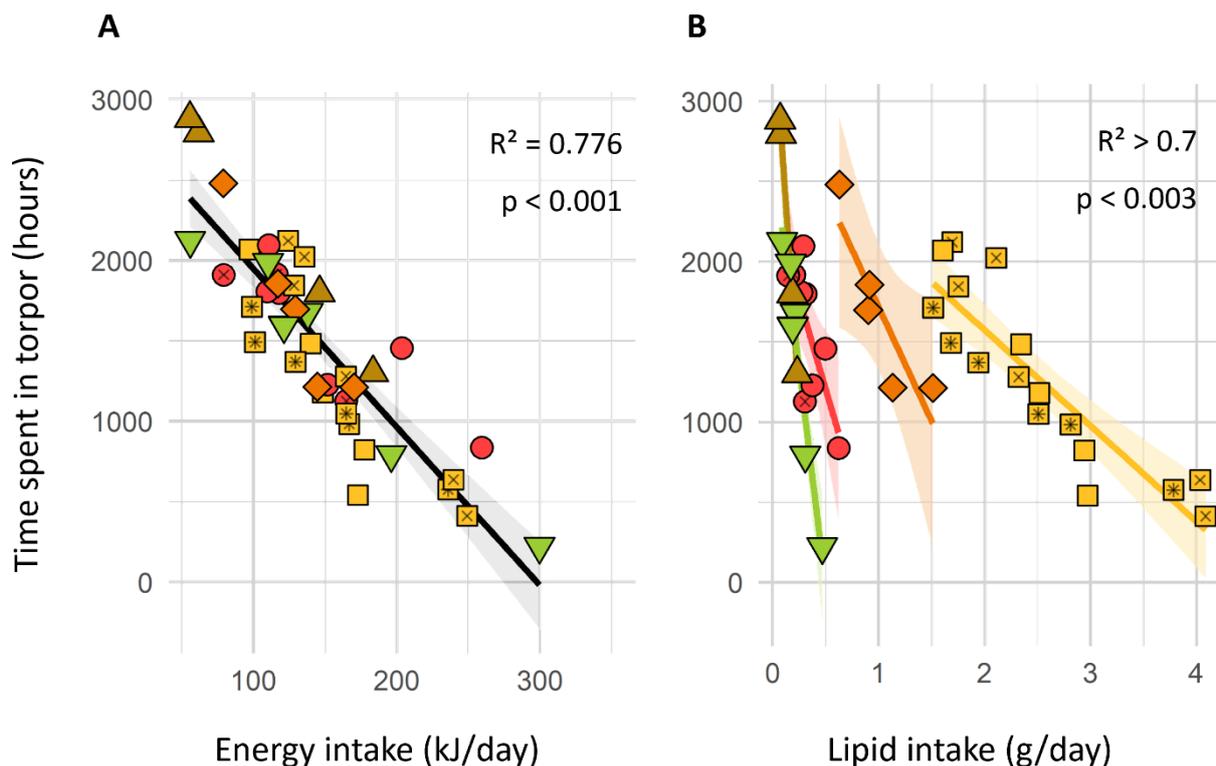




**Figure 1.S1: (A) Time spent in torpor during females' hibernation (hours) and (B) females' date of emergence from last torpor (end of hibernation).** Different colours and shapes represent different groups. Statistically significant group differences (Tukey,  $p < 0.05$ ) are indicated with different letters. Figure 1.S1 shares Figure 1.1 colour code.

Group distribution over the PCA were depicted as 95% confidence interval on Figure 1.1.B. Group distribution over the PCA were large, thus suggesting that individuals' time in torpor and emergence date were greatly variable inside groups. Indeed, in the *supplemented sunflower* groups for example, mean individual torpor use ranged from 17.6 to 84.0h per week. Moreover, group distribution over the PCA strongly overlapped, indicating no differences in hibernation parameters between groups. Statistical models showed no significant differences regarding torpor use (lm,  $p = 0.072$ ; see Figure 1.S1.A for details). No differences were observed in term of emergence date between groups either (lm,  $p = 0.527$ ; see Figure 1.S1.B for details).

Over winter, females from all groups spent a mean of  $30 \pm 20$  hours in torpor per week. Model selection based on relative AICc showed that the energy intake was the factor best predicting the time hamsters spent in torpor (lm,  $p < 0.001$ ; Figure 1.2.A), with a negative correlation. The time spent in torpor was also negatively correlated with lipid intake inside groups (lm,  $p = 0.001$ ; Figure 1.2.B) though this effect covaried with energy intake and was therefore not significant in models including both factors. Interestingly, though both lipids and energy effects were significant, energy intake itself was much more correlated to the hamsters' overall consumption ( $cor = 0.904$ ,  $p < 0.001$ ) than to their lipid consumption ( $cor = 0.362$ ,  $p < 0.001$ ), thus explaining why lipid content variations in the diets did not induce food or energy intake differences between groups (Table 1.S2).

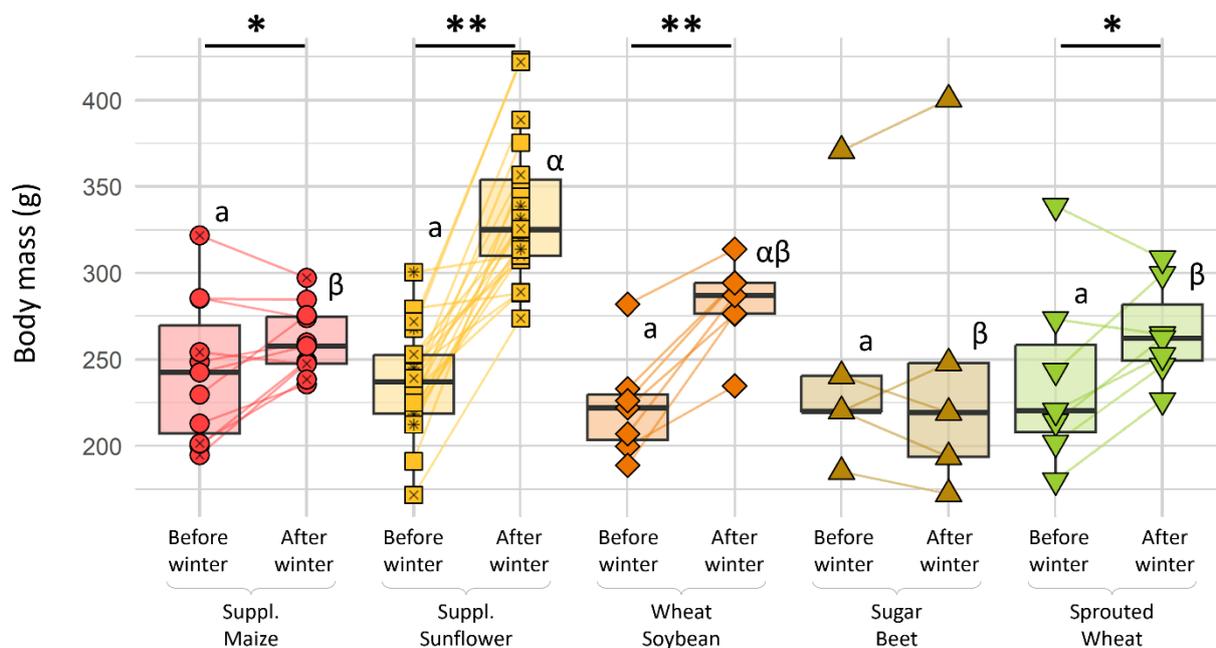


**Figure 1.2: Total time spent in torpor (in hours) by females equipped with temperature loggers over winter, as a function of (A) energy and (B) lipid intake.** Different groups are represented by different colours and shapes. Linear regression for all groups combined (A, in black) or per group when significantly different (lm,  $p < 0.05$ ; B, coloured by group), with the confidence intervals (95%) shown by the grey areas (lm,  $p < 0.05$ ). In Graph B, indicated values are the minimal  $R^2$  and maximal p-values.

- Suppl. Maize (Bean)
- Suppl. Maize (Pea)
- Suppl. Sunflower (Oat)
- ⊠ Suppl. Sunflower (Potato)
- ⊞ Suppl. Sunflower (Buckwheat)
- ◆ Wheat Soybean
- ▲ Sugar beet
- ▼ Sprouted Wheat

### Body mass variation over winter

Females from all groups started winter with a similar mean body mass of  $237.4 \pm 5.6\text{g}$  (lm,  $p = 0.985$ ). Females from the *supplemented sunflower* group had a body mass of  $333.4 \pm 9.0\text{g}$  at the end of winter, which was significantly higher than in the *supplemented maize* group ( $260.7 \pm 6.0\text{g}$ , Tukey,  $p = 0.018$ ), the *sugar beet* group ( $246.7 \pm 40.5\text{g}$ , Tukey  $p = 0.001$ ), the *sprouted wheat* group ( $265.6 \pm 11.0\text{g}$ , Tukey,  $p = 0.004$ ), but not the *wheat-soybean* group ( $282.4 \pm 9.3\text{g}$ , Tukey  $p = 0.054$ ; See Figure 1.3). All other differences in body mass between groups were not significant (Tukey,  $p > 0.6$ ). Females' body mass before and after winter were correlated (*i.e.* bigger hamsters before winter were bigger at the end) ( $\text{cor} = 0.550$ ,  $p < 0.001$ ). This was considered by using the difference in body mass over winter as a parameter in the following models. On average, hamsters from all the groups (Tukey,  $p < 0.05$ ) except *sugar beet* (Tukey,  $p = 0.999$ ) exhibited a body mass gain over winter (See Figure 1.3). In this *sugar beet* group, 3 of the 5 females lost body mass and ended winter period with the 3 lowest body mass of all females (Figure 1.3).



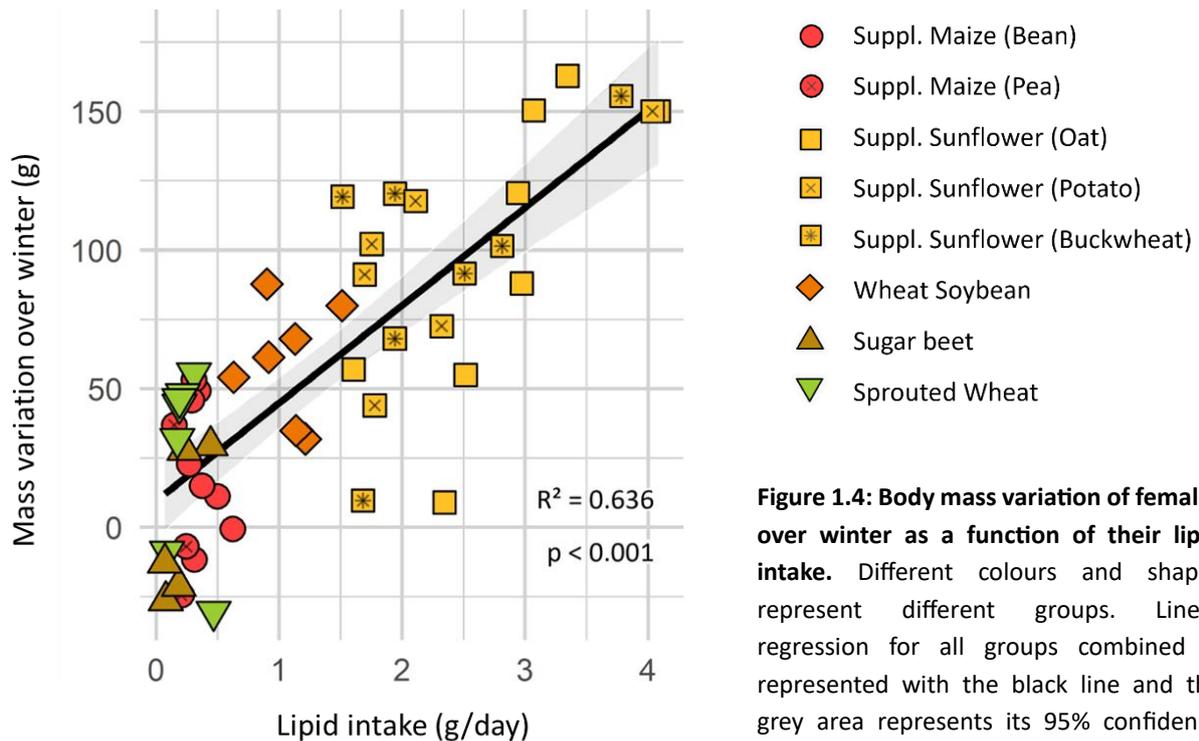
**Figure 1.3: Females' body mass before and after winter as a function of their diet.** Different colours and shapes represent different groups. For each group, statistically significant differences between periods are indicated by asterisks (lm,  $p < 0.05$ ). Statistically significant differences between groups (Tukey,  $p < 0.05$ ) are indicated with different Latin letters before winter and Greek letters after winter.

Females' body mass gain over winter was diet dependant (lm,  $p < 0.001$ ). Females from the *supplemented sunflower* groups had a significantly higher gain than all other groups (Tukey,  $p < 0.025$ ), except the *wheat-soybean* one (Tukey,  $p = 0.148$ ). Hamsters fed *wheat-soybean* also had a significantly higher gain in body mass than those fed *sugar beet* (Tukey,  $p = 0.003$ ). All other differences in body mass variation over winter weren't significant (Tukey,  $p > 0.07$ ). After relative AICc based model selection, the factor that correlated best with mass gain over winter was lipid consumption (lm,  $p < 0.001$ ; Figure 1.4), while proteins and carbohydrates had no effect (lm,  $p = 0.458$  &  $0.431$ ). Hamsters spending more time in torpor gained less body mass ( $cor = -0.397$ ,  $p = 0.009$ ). This effect was indirect, as it was not significant (lm,  $p = 0.670$ ) in models including lipid intake.

#### e. Reproductive success

##### *Birth rate*

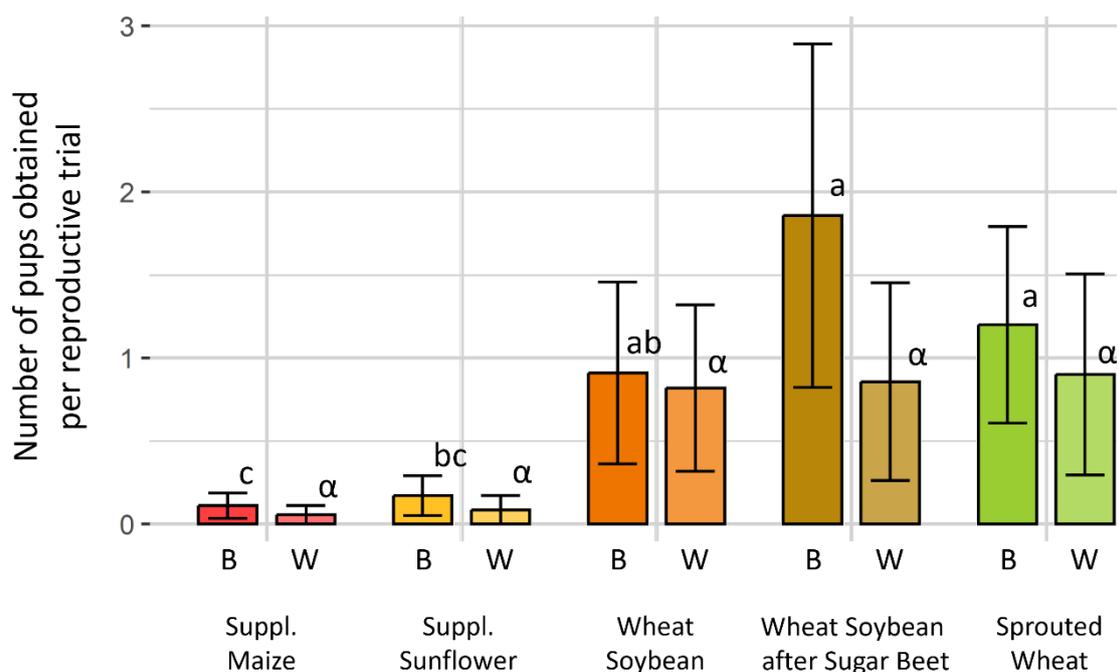
Reproduction was low in all groups, with only 17% of reproductive trials leading to birth events. Eight litters (29 pups) were produced after the first reproductive trial and seven (16 pups) after the second. Litter size at birth ranged from 1 to 7 pups with a mean of  $3.07 \pm 1.86$  pups per litter. Hamsters' diet



**Figure 1.4: Body mass variation of females over winter as a function of their lipid intake.** Different colours and shapes represent different groups. Linear regression for all groups combined is represented with the black line and the grey area represents its 95% confidence interval.

had a significant effect on the number of pups born per reproductive trial (KW,  $p = 0.017$ , See Figure 1.5). The *supplemented maize* and *supplemented sunflower* groups exhibited a reproductive success close to zero born pups. On the opposite, *wheat-soybean following sugar beet* had the more numerous born pups with  $1.85 \pm 1.00$  pups per reproductive trials followed by the *sprouted wheat* group. Those two groups differed significantly from *supplemented maize* (Dunn,  $p = 0.022$ ) and *supplemented sunflower* (Dunn,  $p = 0.006$ ). On the other hand, *wheat-soybean* only differed from *supplemented sunflower* (Dunn,  $p = 0.047$ ) and none of the other groups (Dunn,  $p > 0.108$ ).

At the beginning of the reproduction period, males had a mean mass of  $410.8 \pm 9.8$ g. They all had well developed testis (mean length of  $18.2 \pm 0.2$ mm), whereas females' vaginal orifices were all open, thus indicating that both were reproductively capable (Masson-Pévet et al., 1994). Females were exposed to a second unrelated male when the first reproductive trial failed, thus avoiding a potential genetic defect in the first male. No link was observable between the number of pups, their survival and mothers' emergence date (MW,  $p = 0.567$ ) or body mass variation through winter (MW,  $p = 0.872$ ). Surprisingly, the females successfully having litters were the ones that spent more time in torpor (MW,  $p = 0.008$ ), and had the lowest body mass at emergence (MW,  $p = 0.002$ ). These females also had the lowest mass at the beginning of the reproduction trial, as the mass of females coming out of hibernation was strongly correlated with their mass at the time of reproduction ( $cor = 0.733$ ,  $p < 0.001$ ). These females had the highest protein intake before reproduction (Figure 1.6.A; KW,  $p = 0.043$ ), but not during winter (KW,  $p = 0.139$ ). No effect of carbohydrate nor lipid intakes were found on partition probability (KW,  $p = 0.476$ ,  $0.422$ )



**Figure 1.5: Number of pups at birth (B) and weaning (W) per reproductive trial.** Colours represent different groups. Bars represent the mean number of pups  $\pm$  SEM. Statistically significant differences between groups (Dunn,  $p < 0.05$ ) are indicated with different Latin letters for birth and Greek letters for weaning.

#### *Pup's survival rate*

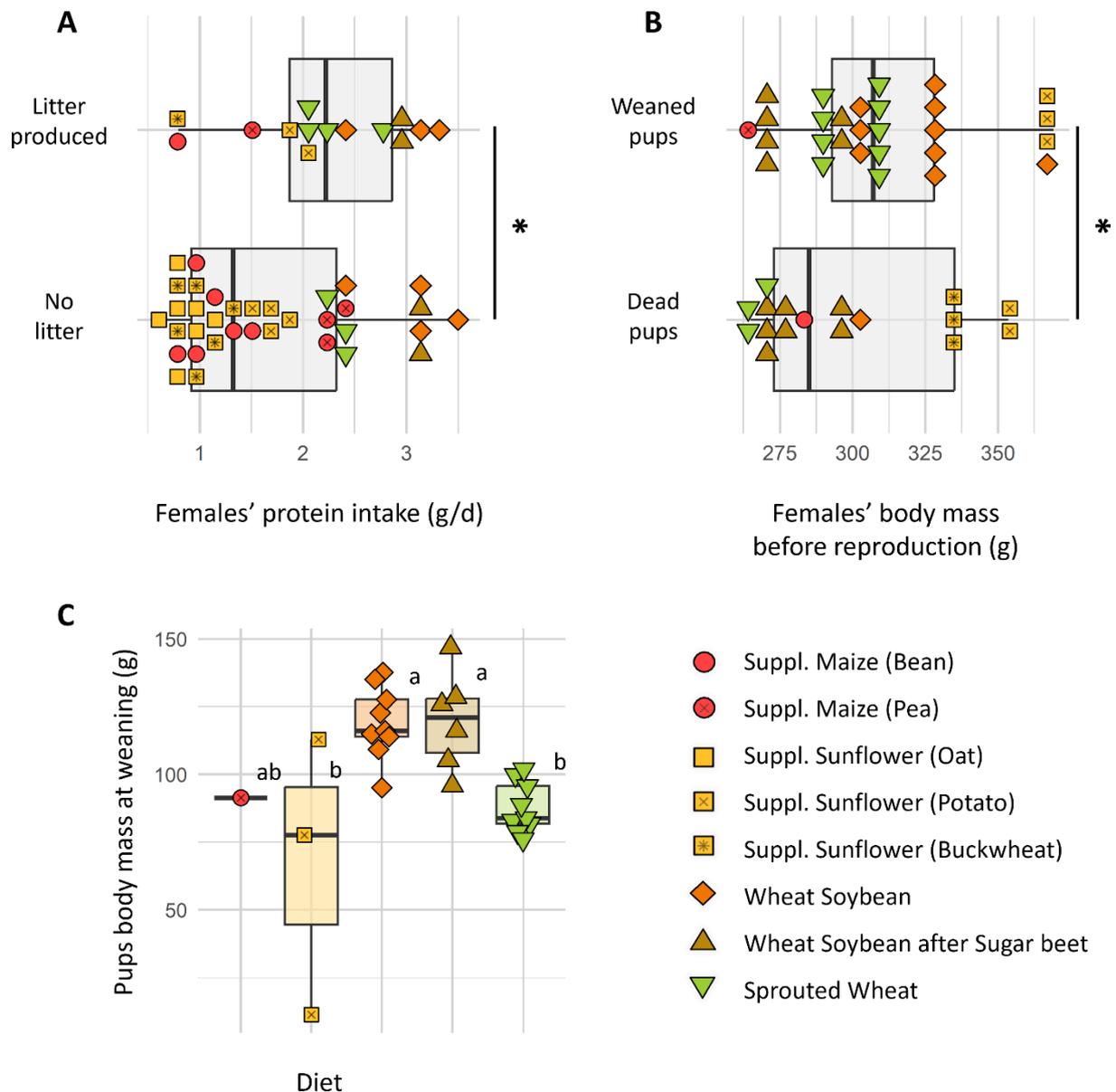
There was no correlation between the number of pups per litter at birth and their survival at weaning (cor test,  $p = 0.211$ ). The number of pups at weaning was similar in the *wheat-soybean* (both original or following *sugar beet*) and *sprouted wheat* groups ( $0.85 \pm 0.55$  pups; Dunn,  $p > 0.323$ ). It was higher than in *supplemented maize* and *supplemented sunflower* groups (See Figure 1.5), though the small number of litters did not permit to statistically confirm this tendency (KW,  $p = 0.061$ ).

At an individual scale, a pup's survival was not impacted by the time its mother had spent in torpor (MW,  $p = 0.536$ ), nor by her emergence date (MW,  $p = 0.776$ ) or body mass variation through winter (MW,  $p = 0.283$ ). Independently of diets, pup's survival was positively correlated with mothers' body mass at the time of reproduction (KW,  $p = 0.009$ ; Figure 1.6.B), but it was not linked to mothers' protein intake (KW,  $p = 0.088$ ). Similarly, neither carbohydrate nor lipid intakes had an effect on survival (KW,  $p = 0.144, 0.484$ ).

#### *Pup's body mass at weaning*

Pups mass at weaning was diet dependant (KW,  $p = 0.002$ ), as pups from both *wheat-soybean* groups had a higher mass ( $119.5 \pm 5.4$ g) compared to the other groups ( $82.9 \pm 3.1$ g; Dunn,  $p < 0.010$ ). Note

that this difference was not significant with the *supplemented maize* group since it was only composed of one survived pup (See Figure 1.6.C). Females' body mass variation over lactation (from week 1 to week 5 post parturition) was significantly impacted by the number of pups they weaned (KW,  $p < 0.001$ ). Indeed, linear regression showed that females lost a mean of 20g per pup fed through lactation ( $R^2 = 0.733$ , KW,  $p < 0.001$ ). This resulted for some females in a body mass loss of up to 87g (34% of their total body mass) from week 1 to week 5 after parturition.



**Figure 1.6: (A) Females having a litter or not as a function of protein consumption before reproduction.** One point was excluded from the successfully breeding females due to an experimental accident preventing food consumption quantification **(B) Pups' survival as a function of mother's body mass before reproduction.** Asterisk indicate significant differences between groups (MW,  $p < 0.05$ ). **(C) Pups body mass at weaning as a function of the mother's diet.** Statistically significant differences between groups (Dunn,  $p < 0.05$ ) are indicated with different letters.

## D. Discussion

Overall, the tested diets induced contrasted effects along the hamsters' seasonal cycle. These were linked with differences in nutrient intake. However, nutrient intakes were shaped by hamsters' food selection and overall consumption, rather than diet quality, with a high variability inside the groups. This induced no group differences in term of hibernation behaviour, contradicting prediction (1.a). On the other hand, prediction (1.b) was verified, as hamsters from the lipid-rich groups (*supplemented sunflower* and *wheat-soybean*) exhibited a better body condition at the end of winter. Unexpectedly, hamsters with the best body condition at the end of winter had the worst reproductive success, opposing prediction (1.c). Reproductive success occurred especially in *wheat-soybean* and, unexpectedly in *sprouted wheat*. Nevertheless, the reproductive success was low in all our groups. Birth probability was higher for females that had a higher protein intake before reproduction, in accordance with prediction (2). Finally, pups' survival was positively correlated with females' body mass.

### a. Diet effects on hamsters' hibernation and body condition

During winter, independently of diets, large inter-individual variations in food consumption were observed (e.g. 3 to 10g/day in females from the *supplemented sunflower* groups). However, a lower consumption of lipids was compensated by a higher carbohydrate intake in all hamsters. Therefore, energy intake was more dependent on hamster's overall food consumption than on diets' nutritional characteristics. All diets enabled survival through winter, with no observed hibernation failure, and females even gained body mass during winter, with the exception of *sugar-beet* fed individuals. This showed that for all other groups, in an *ad libitum* food context, the tested diets fulfilled hamsters' needs. Hibernators typically depend on body fat reserves to survive through winter, thus making energy savings through torpors critical (Bieber et al., 2014; Humphries et al., 2003; Siutz et al., 2017). In those fat-storing species, body mass loss through hibernation is therefore the norm. Common hamsters exhibit a food-storing strategy, thus allowing them to rely on their food stock to meet their energy demands during winter (Nechay et al., 1977). This strongly impact the way hamster's manage their energetical balance and lowers their dependency on torpors (Humphries et al., 2003).

In our study, large inter-individual variations within groups appeared in hibernation behaviour. Overall, hamsters with the highest energy intake spent less time in torpor, thus illustrating the energy balance commonly observed in hibernators (Humphries et al., 2003) and previously described by Weitten et al. (2018) in common hamsters. On the other hand, food consumption was linked with body mass

variation, allowing most individuals to gain mass over winter, even more so in the most lipid rich diets. This is in accordance with previous studies in laboratory-housed (Siutz and Millesi, 2017) and free-ranging common hamsters (Siutz et al., 2017) reporting a gain in body mass during winter and a high variability in hibernation behaviour. In laboratory conditions, these authors showed that torpor expression was linked to the size of food stores, since hamsters having access to 2000g of food stores (sufficient to sustain prolonged euthermia) avoided torpors, while those having no stores but receiving 20g of food per day performed some (Siutz and Millesi, 2017). Since some individuals did not express any torpor during winter, the common hamster can be considered as “facultative hibernator”. Such reports were also made in the eastern chipmunk, another food-storing hibernator, though the benefit on body condition of performing torpor *versus* being active and feeding was not reported (French, 2000). Nevertheless, all hamsters from our study performed torpor, even with *ad libitum* food access. Surprisingly, an increased use of torpor was linked to a better reproductive success, despite lower mass gain during hibernation. Thus, the use of torpor could be linked to benefits unrelated to energy saving, such as somatic maintenance (Giroud et al., 2023) or reflect overwintering reproductive strategies that remain to be investigated in future studies.

*Sugar-beet* cannot be considered as a favourable diet for winter, as females did not gain mass in this group. Sugar beet is particularly rich in carbohydrates, while other groups were much more balanced in macronutrients (Table 1.S1). Thus, through their stored food, hamsters had a very limited access to lipids, a nutrient that tend to limit body mass loss in hibernators (Dark, 2005). This imbalance might also impair carbohydrate metabolism, as hamsters showed signs of polyuria (observed through the faster soiling of cages). Such symptoms are often observed in hyperglycaemia linked diseases in rodents (Xiao et al., 2013). They could affect hibernation, as renal functions normally tend to decrease drastically during torpors (Zatzman, 1984). Additionally, hamsters in the lab tended to move and store tubers as small shavings that dried and degraded much faster than intact tubers. In the wild, it is therefore likely that sugar beet stocks would be depleted long before spring, thus reinforcing the idea that sugar beet is not favourable for hamster’s hibernation.

Hamsters from the *supplemented sunflower* and *wheat-soybean* groups had the highest lipid consumption and gained more body mass. This result is coherent with the fact that lipids induce lower body mass loss through hibernation (Dark, 2005; Tissier et al., 2021). This is due to a higher energy content in lipids, as well as beneficial physiological effects of some fatty acids (Dark, 2005). For example, polyunsaturated fatty acids (PUFAs) allow deeper and longer torpor bouts than saturated and monounsaturated fatty acids (D. Munro and Thomas, 2004). In the wild, this effect might be even more significant, as hamsters’ food hoards might be more limited than in *ad libitum* laboratory conditions.

*Supplemented maize* and *sprouted wheat* groups had much lower lipid intake but exhibited no mass loss through winter. On average, their energy intake was comparable with the one of hamsters fed with higher-fat diets (*supplemented sunflower* and *wheat-soybean* groups). Thus, hamsters adapted their food intake to compensate the lower energy value of carbohydrates, in comparison with lipids, resulting in similar energy intake. Similar phenomenon has also been shown in other animal species (Bowen et al., 1995; Mayntz et al., 2009). Despite that, body mass gain during hibernation was lower compared to *supplemented sunflower* groups, highlighting the benefits of lipids for hibernation. These *supplemented maize* and *sprouted wheat* diets can therefore be considered as viable, but perfectible diets for hamster's hibernation.

#### b. Diet and body condition effect on reproduction

Reproductive outputs were contrasted, with *wheat-soybean* (both following *sugar beet* or not) and *sprouted wheat* hamsters producing offspring (24 pups weaned for 19 females). On the other hand, the *supplemented maize* and *supplemented sunflower* groups produced few pups (4 pups weaned for 32 females), despite the legume seed provided with *maize* and the high lipid content of *sunflower*. *Wheat-soybean* provided relatively high amounts of both lipids and proteins, which explains the beneficial effect of this diet on reproduction, favouring both pups' production and survival. On the other hand, only 36% of reproductive trials led to parturition events, with small litters of  $3.6 \pm 1.6$  pups and a low survival at weaning of 68.5%. Though comparable to the ones reported by Tissier et al. (2021) in laboratory conditions, such reproductive rates are much lower than the one reported in healthy wild populations by Surov et al. (2016). These cannot be attributed to our reproductive protocol, as it followed a standard one applied in our breeding unit with no reported decrease in reproductive efficiency. Thus, diet-induced limitations appear to be the main cause.

In the wild, even in the eventuality of food store consumption during reproduction, hamsters can benefit from nutritional diversification through fauna and sprouts of weeds and crops. On the other hand, seeds are known to be rich in anti-nutritional compound, such as amylase or protease inhibitors (Singh et al., 2023). Such compound resorb during the germination process, thus increasing nutrient availability (Bau et al., 1997; Zilic et al., 2015). The lack of germinated items in the hamsters' diets probably played a role in their reproductive failure. Such mechanism might explain why the *sprouted wheat* diet, despite its low protein content, gave results comparable to the *wheat-soybean* groups in terms of reproductive efficiency. By contrast, diets based on wheat seeds induced reproductive failure in previous studies (Tissier et al., 2017), even in association with protein-rich crops like pea (Kletty, 2020). Thus, germination might have increase nutrient bioavailability, turning *sprouted wheat* into a

viable diet. Similar observations were reported on rabbits, in which wheat germination increased sexual receptivity and reproductive success (Rodríguez-De Lara et al., 2007). Nevertheless, *sprouted wheat* pups grew more slowly, suggesting that mothers were still limited in some way. Sprouts have been observed in wild hamsters' burrows (Kletty F. personal observation) indicating that such items are likely to be found in natural conditions during winter or spring. Thus, germinated items, that can be a diversity of crops, cover-crops or weeds, appear as important contributors to hamsters' reproduction.

Reproductive success is a combination of two factors, 1/ the number of pups produced and 2/ their survival. In terms of pup production, females that ingested more proteins were more likely to have a litter. This is coherent with the fact that proteins have been identified as the reproduction limiting factor in several studies on hamsters (Tissier et al., 2017; Weitten et al., 2018) and other species (Bowen et al., 1995; Speakman, 2008). The females who ingested the most protein did not necessarily belong to protein-rich diets as *supplemented maize* diets. Indeed, higher protein intake was in fact induced by food selection (*wheat-soybean* groups) and/or higher overall food consumption (*sprouted wheat*). This is in accordance with previous work in mammals showing a preference for regulation of protein intake over carbohydrate intake (Simpson and Raubenheimer, 1997). However, hamsters from the *supplemented sunflower* groups tended to favour oat and buckwheat, especially before reproduction, thus lowering their intake in both proteins and lipids. The high amount of lipids in the protein-richer food may no longer make possible a food selection to increase protein intake. This highlights the need to carefully assess crop palatability when aiming at increasing nutrient availability in the hamsters' environment. In that sense, *soybean* appeared as the most promising tested legume, having the highest protein content and accounting for as much as 80% of the hamsters' food consumption.

Surprisingly, females that produced offspring had the lowest body mass at the end of winter and at reproduction. This is contrasting with most studies, including on hamsters, that show positive correlations between body mass and reproductive success (Bright Ross et al., 2021; Surov et al., 2016; Tissier et al., 2016). Two phenomena can explain the results of our study: 1/ females with the highest body mass after hibernation belonged to the *supplemented sunflower* groups, in which proteins were less abundant 2/ these females seemed to adapt their total food consumption to lipid or energy intake, resulting in lower food and protein intake than in other groups. This failure to adapt food intake to protein requirements has already been found in some species (Bowen et al., 1995) but contrasting results have been reported for others (Mayntz et al., 2009). The negative correlation between body mass and reproduction that we observed can therefore be considered as an indirect correlation induced by diets compositions rather than a direct effect. Such importance of protein intake during reproduction also explains the results observed in the *sugar beet* group. When following a *sugar beet* winter diet, *wheat-soybean* appeared sufficient to allow pups' production, even though females had

the lowest body mass. However, pup survival was reduced in this group in comparison with hamsters fed a *wheat-soybean* diet during hibernation. Indeed, females' body mass had a positive effect on pups' survival. This effect was expected, since lactation has a high energy cost and relies on the females' energy reserves (Bright Ross et al., 2021; Speakman, 2008). Females' body mass loss through the lactation phase correlated with the number of pups at weaning. This suggests that pups' survival was promoted by a better females' body condition allowing them to cope with the higher cost of raising more pups.

### c. Opening

As a food-storing species, the common hamster is able to hoard very large seed-based food reserves. Stores reported by Nechay et al. (1977) were even big enough to sustain hamsters' needs for longer than their lifetime (Humphries et al., 2003). Thus, seed and tuber based food stores are expected to be a significant part of the hamster diets during their yearly cycle, and not only during hibernation. Overall, hamsters' hibernation and reproduction benefited from well-balanced seed diets, especially the *wheat-soybean* one. Lipids favoured a better hibernation with hamsters showing better body mass. This result is particularly interesting to promote hamster winter survival in the wild. However, even if female hamsters had a better body condition before reproduction, this did not induce a better reproductive success. Indeed, other factors, especially proteins, play a key role. Proteins can be provided in the environment of wild hamsters by implementing legumes (nitrogen fixing crops). Their palatability needs to be carefully assessed, as demonstrated by hamster's avoidance of beans. Thus, soybean appeared as the most promising legume in our study. The results obtained in the *sprouted wheat* group suggest that increased nutrient bioavailability linked to germination can also allow to meet, at least in part, the nutritional needs of hamsters. Similarly, other nutrient source in the wild could come from the fauna and weeds of agricultural fields, as shown by Tissier et al. (2019, 2018), that could be favoured by crop diversification and sustainable crop management.

The reproductive success of the *wheat-soybean* following *sugar beet* group underlined the interest of considering hamsters' needs in crop rotation designs. Hamsters' reproduction in the wild can start as early as April (Monecke and Wollnik, 2005). In most spring crops, this is earlier than crop sowing. Though late growing crops are therefore beneficial for food storage when the crops reach maturity at the end of summer, this also means a lack of nutritional and protective cover at emergence from hibernation, a crucial time of the hamsters' cycle. This highlights the need to enrich spring crops, like soybean. On the other hand, winter crops, such as wheat, provide a vegetal cover at burrow emergence, but are harvested earlier, usually when the 2<sup>nd</sup> or 3<sup>rd</sup> litters are born. Therefore, crop

associations such as *wheat-soybean*, that can be grown in relay-cropping, are promising to provide shelter and food to hamsters through their entire active season (Tanveer et al., 2017).

Overall, these results illustrate the need to favour nutrient diversity in the diet of the common hamster, especially by providing proteins and lipid-rich storable items during their active season. This, could be done by implementing well-diversified crops, though their palatability needs to be evaluated. These aspects also highly depend on the timing and management of the crops in the hamster's environment. Thus, future agronomical studies should investigate how economically viable farming practises can provide proteins and lipids, but also vegetal cover and a diversified environment. Such considerations are certainly one of the ways that will enable the survival of this emblematic endangered species.

### **Acknowledgements**

We are very grateful to two anonymous reviewers as well as Mathilde Tissier for constructively reviewing the manuscript. We also want to thank Marie-Laure Rizzi-Desigaux, Aurélie Hranitzky and Hélène Gachot-Neveu for their work in animal keeping and their help during experimentations. Thanks to Théo Constant for his help during experimentations, and Pierre Uhlrich for the design and providing of the hamster's refuge-boxes. We also thank Kenan Kremic, Gildas Lemonnier, Jeanne Ledrapier, Melissa Ketlas and Laurène Iltis for their help in food energetic and nutritional content analysis.

### **Authors Contributions**

T. Gérard: Data curation, Formal analysis, Methodology, Writing original draft; J-P. Robin: Data curation, Formal analysis, Supervision, Validation, Methodology, Review original draft; F. Kletty: Conceptualization, Data curation, Formal analysis, Methodology, Review original draft, Project administration; C. Habol: Conceptualization, Resources, Supervision, Funding acquisition, Validation, Review original draft, Project administration.

### III. Résumé des résultats et perspectives

Les régimes testés ont eu des effets contrastés sur l'hibernation et la reproduction des hamsters (récapitulés dans la Table 1.4). Ceux-ci étaient liés à des différences dans l'apport en nutriments. Cependant, ces apports ont notamment été déterminés par la sélection et la consommation alimentaire individuelle des hamsters, en plus des caractéristiques nutritionnelles des régimes. Ainsi, sélection et consommation ont induit une grande variabilité au sein des groupes.

Concernant les comportements d'hibernation, cette importante variabilité au sein des groupes a pu gommer de potentielles différences induites par le contenu nutritionnel des régimes (Voir Table 1.S2 et Figure 1.S1). Le temps passé en torpeur était fortement corrélé avec l'apport énergétique des individus (voir Figure 1.2). La différence de contenu en lipides n'a pas permis un apport énergétique significativement plus élevé dans les régimes à base de tournesol (Voir Table 1.S2). De fait, l'apport énergétique était majoritairement dépendant de la consommation alimentaire, indépendamment de la composition du régime en macronutriments (Voir Figure 1.2.A). Il a donc été très variable, au sein même des groupes. Cette variabilité est décrite chez les hamsters sauvages (Siutz et al., 2017), mais elle peut aussi avoir été favorisée par le protocole de nourrissage, qui a limité la taille des stocks alimentaires. Bien que les hamsters aient toujours eu un accès *ad libitum* à la nourriture, le surplus de nourriture, décrit comme inhibant les torpeurs par Siutz et Millesi (2017), était moindre. En conditions naturelles, de plus importantes réserves pourraient davantage inhiber les torpeurs et augmenter l'impact de régimes riches en lipides.

La variation de masse pendant la saison hivernale a quant à elle été impactée par les régimes alimentaires. Un temps plus important passé en torpeur était corrélé à un gain de masse plus important. Ce gain de masse a été favorisé par les régimes riches en lipides (voir Figure 1.4), à savoir les régimes à base de tournesol et, dans une moindre mesure, le blé-soja (voir Figure 1.3), mais n'a pas été observé dans le régime betterave. Le gain de masse a pu être très important, avec certaines femelles gagnant jusqu'à 150 g pendant la période hivernale. Cet effet est probablement lié à une période de suivi particulièrement longue (du 19 septembre 2018 au 13 mars 2019 soit 175 jours), qui aurait laissé aux animaux le temps de reprendre de la masse une fois leur hibernation terminée. Néanmoins, cette période correspond à la période hivernale en condition naturelle et est donc représentative à l'échelle du cycle du hamster. Le déclin de l'espèce a été lié à une diminution de la condition corporelle moyenne en fin de saison hivernale (Tissier et al., 2016). Ainsi, les cultures riches en lipides sont particulièrement prometteuses pour bénéficier aux hamsters durant l'hiver.

Association	Intérêt nutritionnel	Hibernation 19 sept – 13 mars	Succès Reproducteur	Phénologie des cultures
 Tournesol - Avoine	Lipides : + Protéines : ~	Torpeur : ~ Masse : ~ + 100 g	✗ 0 petit/♀	
 Tournesol - PdT	Lipides : + Protéines : ~	Torpeur : ~ Masse : ~ + 110 g	✗ 0 petit/♀	
 Tournesol - Sarazin	Lipides : + Protéines : ~	Torpeur : ~ Masse : ~ + 100 g	✗ 0 petit/♀	
 Maïs - Haricot	Lipides : - Protéines : +	Torpeur : ~ Masse : ~ + 20 g	✗ 0 petit/♀	
 Maïs - Pois	Lipides : - Protéines : +	Torpeur : ~ Masse : ~ +15 g	✗ 0 petit/♀	
 Blé - Soja	Lipides : ~ Protéines : +	Torpeur : ~ Masse : ~ + 65 g	~ 1 petit/♀	
 Blé - Blé germé	Lipides : - Protéines : -	Torpeur : ~ Masse : ~ + 25 g	~ 1 petit/♀	
 Betterave → Blé - Soja	Lipides : - / ~ Protéines : - / +	Torpeur : ~ Masse : ~ + 0 g	~ 1 petit/♀	

Table 1.4 : Synthèse de l'effet des régimes observé dans l'étude Gérard et al. (in press)

En contradiction avec la littérature, ce sont les femelles avec la moins bonne condition corporelle qui ont davantage mis bas. Cette observation peut être attribuée à un effet indirect de la consommation en protéines (Voir Figure 1.6.A). En effet, dans cette étude, les compositions nutritionnelles contrastées des régimes ont créé une dichotomie lipides/protéines (Voir Table 1.S2). Ainsi, les hamsters des régimes tournesol, ayant la masse la plus importante, ont bénéficié d'un apport en protéines réduit, ce qui pourrait expliquer leur échec de reproduction. À l'inverse, les femelles du régime betterave nourries au blé-soja (riche en protéines) après l'hibernation, qui avaient une mauvaise condition corporelle, ont eu des portées. Ces résultats illustrent le fait que les apports nutritionnels au moment de la reproduction ont un effet plus important sur la mise-bas que la condition corporelle des mères. Ainsi, même des hamsters en bonne condition corporelle ne pourront se reproduire s'ils souffrent d'une carence alimentaire pendant la reproduction. De manière intéressante, les hamsters des groupes maïs-pois et maïs-haricot ont favorisé la consommation de maïs au détriment des suppléments qui étaient plus riches en protéines. En résultat, ces hamsters ont bénéficié d'un apport protéique intermédiaire et ont eu un mauvais succès reproducteur. La provision des protéines est donc clef, mais la palatabilité des sources protéiques a besoin d'être évaluée. Inversement au succès de mise-bas, la survie des petits a été favorisée par une meilleure condition corporelle des mères (Voir Figure 1.6.B).

Globalement, ces résultats illustrent des besoins très diversifiés chez le hamster. Les lipides, apportés par les oléagineux tels que le tournesol, le colza, ou par le soja, permettent une meilleure condition corporelle des animaux après l'hibernation et une meilleure survie des petits. Néanmoins, ce sont les protéines qui semblent limitantes dans la capacité à produire des petits. Ainsi, le soja, espèce qui allie le mieux lipides et protéines, semble être le plus bénéfique au hamster. Néanmoins, le succès reproducteur dans l'étude a été bas, quel que soit le régime. Les conclusions qui concernent la reproduction sont donc basées sur des effectifs faibles, et doivent être confirmées par de futures études. De plus, cela questionne sur les facteurs limitants de cette reproduction, y compris dans des régimes favorables, tels que le blé-soja. En effet, dans cette étude, les hamsters ont été nourris exclusivement avec des graines, tubercules, et une supplémentation ponctuelle en vers. Si ces régimes sont représentatifs de ce que consomment les hamsters durant la saison hivernale, ils sont bien moins diversifiés que les apports disponibles en milieu naturel pendant la saison active. A ce moment-là, les hamsters sauvages disposent à la fois de leurs réserves, mais ils bénéficient aussi, si un couvert végétal est présent, des parties vertes des cultures et adventices, ainsi que de la faune environnante. Les hamsters étant omnivores (Tissier et al., 2019), cette diversité peut être une source alimentaire importante. Les protéines peuvent ainsi être présentes en quantités variables à travers les différents tissus végétaux et animaux auxquels les hamsters peuvent avoir accès. À ce titre, la biodiversité dans

l'environnement du hamster est un autre facteur pouvant permettre d'augmenter son apport protéique et donc son succès reproducteur.

Par ailleurs, la disponibilité de tissus frais dans l'environnement des hamsters semble jouer un rôle sur la biodisponibilité des nutriments. Les graines contiennent une variété de facteurs antinutritionnels, limitant notamment l'absorption des protéines et des carbohydrates (Singh et al., 2023). Ces composés se dégradent lors du processus de germination, augmentant la biodisponibilité des nutriments (Bau et al., 1997). De tels processus expliquent les résultats observés dans notre étude dans le groupe nourri au blé germé. En effet, les animaux de ce groupe ont produit autant de jeunes que le régime blé-soja malgré une proportion de protéines moindre dans l'alimentation. Leur condition corporelle réduite (liée à une quantité de lipides moindre) a toutefois eu un impact négatif sur la croissance des petits (Figure 1.6.C). Ces résultats supportent l'idée que le faible succès reproducteur observé dans les différentes études menées en laboratoire par Tissier et al. (2021), Kletty (2020) et nous-mêmes, est probablement lié à une restriction excessive de la diversité des espèces et stades végétatifs composant le régime alimentaire des hamsters.

La reproduction en laboratoire est aussi contrainte par le protocole de mise en couple des hamsters. La gestion des comportements d'agression et le tempérament solitaire de l'espèce empêchent par exemple une initiation spontanée de la reproduction après hibernation, la sélection sexuelle ou la fécondation des femelles lors de leur *œstrus post-partum*. De la même manière, le soin parental est contraint sur une durée fixe par la présence des petits qui ne peuvent disperser dans la cage. Plus globalement, les hamsters n'ont pas l'opportunité de réaliser les comportements de sélection alimentaire, stockage, aménagement des terriers... Ainsi, ces études apportent des pistes d'amélioration des pratiques agricoles dans l'habitat du hamster commun, mais nécessitent d'être reproduites en conditions semi-naturelles afin de considérer aussi des aspects agronomiques, environnementaux, nutritionnels et comportementaux. Pour approfondir ces aspects, une seconde étude, menée en mésocosme, est présentée en Chapitre 2.

### Points clefs du Chapitre 1:

- Les hamsters ont montré une grande variabilité dans la quantité de nourriture consommée. Ceci impacte fortement l'apport nutritionnel des hamsters, source d'hétérogénéité entre les individus nourris avec un même régime.
- La propension des individus à réaliser des torpeurs est fortement corrélée à leur apport énergétique. Du fait de la grande variabilité des consommations au sein des régimes, ceux-ci n'ont pas eu d'effet sur l'hibernation.
- Des animaux consommant plus de lipides ont gagné plus de masse pendant le suivi hivernal. Ceci s'est traduit en effet positif des régimes à base de tournesol supplémenté et de blé-soja.
- La capacité des hamsters à mettre bas a été déterminée par leur apport en protéines.
- Une meilleure condition corporelle a permis une meilleure survie des juvéniles jusqu'au sevrage.
- Ces différents éléments ont fait du régime blé-soja le régime le plus bénéfique.
- Les régimes à base de graines imposés par les conditions de laboratoire semblent réduire fortement la capacité des animaux à se reproduire. Pour exposer les hamsters à des conditions plus proches du milieu sauvage, un suivi en mésocosme semble plus pertinent.



## - Chapitre 2 -

### Tests de cultures favorables en conditions semi-naturelles

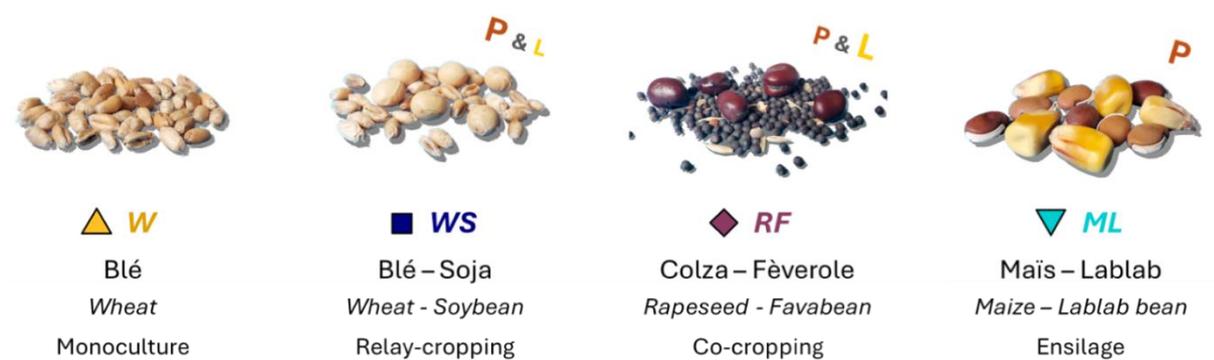


Les travaux présentés dans ce chapitre ont été au cœur du stage de Master 2 d'Aurélié Saussais, qui a contribué à l'acquisition, au traitement et à l'analyse des données.

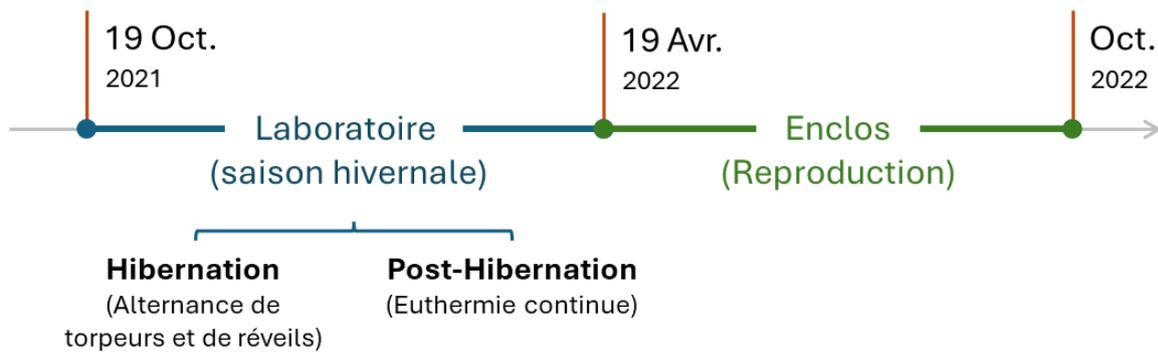
## I. Présentation de l'étude n°2

Les régimes alimentaires testés en animaleries ont permis de mettre en évidence quels facteurs nutritionnels impactent les hamsters lorsqu'ils sont contraints à des régimes à base de graines. Dans cette seconde étude, nous avons testé comment les hamsters réagissent à des régimes dans des conditions semi-naturelles qui leur permettent de se comporter de façon similaire au milieu naturel, et de consommer une variété d'items alimentaires absents en laboratoire.

Quarante-quatre hamsters (4 groupes de 8 femelles et 3 mâles chacun) ont été suivis pendant une année complète, de la période d'inactivité (d'octobre 2021 à avril 2022) à la reproduction (d'avril à octobre 2022). Les régimes testés ont été choisis pour leur contenu nutritionnel d'intérêt pour le hamster, et en concertation avec la Chambre d'Agriculture d'Alsace pour garantir leur applicabilité en plein champ. Les cultures suivantes ont été testées :



Les lettres **P** et **L** indiquent si les régimes sont riches en protéines et en lipides respectivement, et la taille des lettres donne une information quantitative sur la proportion de ces macronutriments dans le régime. Le code couleur des régimes sera repris dans l'article. En raison d'un retard de livraison de l'enclos, les hamsters ont été suivis en laboratoire pendant l'hibernation (19/10/21- 19/04/21). Ceci nous a donné l'opportunité d'étudier leur consommation alimentaire selon le protocole présenté dans le Chapitre 1. Un suivi visuel des torpeurs a permis de distinguer les périodes d'hibernation (*i.e.* période où les hamsters réalisent des torpeurs) de la post-hibernation (*i.e.* période d'euthermie continue). Les hamsters ont été lâchés en enclos le 19/04/22 et suivis tout au long de la saison de reproduction, comme présenté sur le chronogramme suivant :



Le retard de livraison de l'enclos a aussi empêché le semis des cultures avant l'hiver. Les sous-enclos ont donc été ensemencés avec des variétés de printemps imitant le couvert apporté par les cultures testées, à savoir le blé de printemps pour les groupes *W*, le blé de printemps et le soja pour le groupe *WS* et le maïs et le haricot lablab pour le groupe *ML*. Le sous-enclos *RF* a été semé avec du colza d'hiver, car nous ne disposons d'aucune variété de printemps pour cette culture, et avec du pois en remplacement de la féverole au printemps. Le semis a été réalisé après un labour superficiel de 10 cm de profondeur et recouvert par un hersage, le 30/03/2022 et le 03/05/2022 selon l'itinéraire technique approprié. Pour garantir une disponibilité alimentaire suffisante, des suppléments de 3 L de graines correspondant au régime de chaque groupe étaient dispersées de manière hebdomadaire dans chaque sous-enclos.

Nous nous attendions à ce que, ① durant l'hiver, les régimes les plus riches en lipides (*WS* & *RF*) impactent les comportements d'hibernation, entraînant des torpeurs moins nombreuses et une fin d'hibernation plus précoce. ② De fait, ces régimes devraient entraîner une consommation alimentaire plus importante pendant l'hibernation et une masse plus importante en fin d'hiver. ③ Cette meilleure condition corporelle devrait bénéficier à la reproduction, avec plus de jeunes produits. ④ Le succès reproducteur serait également favorisé par les régimes riches en protéines (*RF*, *WS* & *ML*) en comparaison au régime pauvre en protéines (*W*) qui devrait induire des carences alimentaires, empêchant le sevrage de juvéniles. ⑤ La croissance des juvéniles sera plus rapide dans les groupes riches en lipides (*WS* & *RF*).

## II. Publication n°2

Cet article est actuellement en cours de préparation. Pour ce manuscrit, le matériel supplémentaire a été intégré dans le texte, dans les parties *Supplementary method*. Les tables supplémentaires ont été intégrées avec la numérotation Table 2.S#. L'article anglophone est suivi d'une synthèse en français ainsi que par des compléments d'analyse en fin de Chapitre 2.

### **Enhancing hamster conservation – how crop associations can benefit *Cricetus cricetus* under semi-natural conditions.**

Timothée Gérard<sup>1,2,✉</sup>, Hugo Chignec<sup>1</sup>, Aurélie Saussais<sup>1</sup>, Chantal Poteaux<sup>3,✉</sup>, Emilie Long<sup>3</sup>, Jean-Patrice Robin<sup>1</sup>, Sandrine Zahn<sup>1</sup>, Caroline Habold<sup>1,✉</sup>

<sup>1</sup> UMR 7178, Centre National de la Recherche Scientifique, Institut Pluridisciplinaire Hubert (IPHC) CURIEN, Université de Strasbourg, Strasbourg, France

<sup>2</sup> Office de Génie Ecologique - O.G.E., 10 rue du Rieth 67200 Strasbourg, France

<sup>3</sup> Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, UE 4443, Université Sorbonne Paris Nord, 93430 Villetaneuse, France

✉ corresponding author;

timothee.gerard@iphc.cnrs.fr (ORCID n°0009-0004-7757-4544)

caroline.habold@iphc.cnrs.fr (ORCID n°0000-0002-6881-6546)

chantal.poteaux@univ-paris13.fr (ORCID n°0000-0002-6815-4650)

## Abstract

The current loss of biodiversity is particularly pronounced in agricultural areas, where intensive farming practices and monocultures have severely altered the ecosystems. In Alsace, this has led to the rapid decline of the common hamster. Hamsters suffer from altered diets that induce degraded body condition and reduced reproductive success. Diet diversification through crop association appeared promising in laboratory conditions for the restoration of this species. However, little is known about the effect of such associations in a wild-like environment.

Herein, we tested three crop associations chosen for their nutritional value for hamsters and technical interest for farmers: rapeseed and faba beans (*RF*) and wheat and soybean (*WS*, both rich in proteins and lipids) and maize and lablab beans (*ML*, rich in proteins) and we compared them to a negative control of wheat only (*W*, poor in both lipids and proteins). The diets were tested on groups of 8 females and 3 males monitored during their hibernation (in laboratory) and reproduction (in semi-natural conditions).

Hamsters' use of torpor strongly responded to their food consumption and only marginally to their diets. All hamsters successfully reproduced in semi-natural conditions, suggesting no protein deficiency, even in the *W* group. However, hamsters fed a lipid-rich diet (*RF* or *WS*) showed a better body condition before reproduction, doubled reproductive outputs and a faster growth of the pups. Overall, these results suggest that environmental diversification allows hamsters to compensate for protein shortage in monocultural crops, and that oilseed crops benefit reproduction. These results should help to better adapt the conservation measures implemented in France to protect hamsters and farmland biodiversity.

**Key Words:** European Hamster, Agroecology, Agriculture, Conservation, Deficiencies, Monoculture, Torpor.

## A. Introduction

Farmland ecosystems are challenged by modern agricultural practices. Production-oriented intensive farming is characterised by undiversified crop varieties cultivated in large monocultural plots. Such practices inhibit ecosystem services such as nutrient and water cycling or the regulation of predatory pests (Altieri, 1999; MEA, 2005). This makes current agricultural practices highly dependent on watering, fertilizers and pesticides (Ferreira Lustosa Filho et al., 2017; Le Noë et al., 2018) and unsustainable in the face of increasing global change (Altieri and Nicholls, 2017; Billen et al., 2021; Montanarella, 2015; Schauburger et al., 2018; Steffen et al., 2015).

A vanishing of farmland biodiversity is observed from soil microbial communities to weeds, invertebrates, bird and mammal species (Blakemore, 2018; Fischer et al., 2011; Li et al., 2018; Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019; Schumacher et al., 2018). In Europe, intensive agricultural practices are threatening an emblematic rodent species: the common hamster *Cricetus cricetus* (Tissier et al., 2016). Common hamsters used to live in steppes and adapted to farmlands as agriculture developed (Nechay et al., 1977). Over the 20<sup>th</sup> century, destruction policies and changes in agricultural practices induced drastic population declines, until populations almost locally disappeared (Kletty et al., 2020). The common hamster is now listed as “critically endangered” throughout its range (IUCN Red List, Banaszek et al., 2020). In Alsace (France), the species is protected since 1993. Conservation measures of this species are notably based on habitat restoration through the implementation of “favourable” crops (Virion, 2018). However, populations are struggling to recover because of the complex and varied needs of the hamsters, highlighting the need to refine these favourable crops.

Hamster needs are linked to a complex annual life cycle, divided between **winter** and **active season** (Hufnagl et al., 2011; Nechay et al., 1977). In winter, hamsters hibernate, becoming transiently heterothermic by performing torpor bouts (a period called ‘**Hibernation**’ in this manuscript). Torpors are phases of hypometabolism and hypothermia, separated by arousal phases during which hamsters return to euthermia (Hufnagl et al., 2011; Monecke and Wollnik, 2005). Torpors induce significant energy savings (Humphries et al., 2003), but also expose individuals to homeostatic challenges, such as immune depression or oxidative damage (Giroud et al., 2020; Daniel Munro and Thomas, 2004). The use of torpor strongly depends on the quantity and quality of the reserves (internal or external) accessible during hibernation (Humphries et al., 2003). Hamsters have an external food – rather than an internal fat - storing strategy. In late summer and autumn, common hamsters store large quantities of non-perishable grain and/or tuber, that they consume in winter during euthermia (Siutz and Millesi, 2017) and, if some is left, at the beginning of the reproductive season (Nechay et al., 1977). These stocks strongly impact hamsters hibernation, as a high lipid content in the diet has been shown to

reduce torpor use, hibernation duration, and promote a better body condition at the end of hibernation (Siutz et al., 2017; Tissier et al., 2021; Weitten et al., 2018). At some point before the end of hibernation, before exiting the burrows, hamsters undergo a torpor-less period necessary to regenerate their reproductive system (a period called **'Post-Hibernation'** in this manuscript; Monecke and Wollnik, 2005; Siutz et al., 2016). Food consumption and torpor behaviour impact the hamsters' body condition at the end of winter. Hamsters body condition at that time is critical for their reproductive success, but has been declining over the last decades (Humphries et al., 2003; Tissier et al., 2016).

The hamsters' active season runs from April to October. During that time, hamsters perform above ground activity, such as reproductive mate search and food foraging (Saboureau et al., 1999). They are therefore dependant of the vegetal cover for both protection from predation and food availability (Tissier et al., 2016). Up until 1950, common hamsters produced up to 3 litters of 8 to 12 pups per year, a high reproductive capacity that could compensate for the high mortality rate caused by winter and predation (Kayser et al., 2003a; Surov et al., 2016). Nevertheless, nowadays, a reduced reproductive success is observed in Europe (1.6 litter of 5 to 6 pups per year; Surov et al., 2016), including France (0.76 litter of 1.9 pups per year; Kourkgy et al., 2014) and could explain the currently weak population dynamics. This low reproductive rate is linked to nutritional deficiencies in the hamsters' diet. Maize and wheat monocultures, the two main crops in Alsace, do not cover the hamster's protein requirements (Tissier et al., 2017). Maize also induce a deficit in vitamin B3 and its precursor (tryptophan), causing infanticides in 95% of females (Tissier et al., 2018, 2017). The susceptibility of hamsters to deficiencies can be explained by the females restricted home range of around 0.3 ha, constraining them to a monotonous diet in wide monocultural fields (Hufnagl et al., 2011; Ulbrich and Kayser, 2004). Tissier et al., (2021) tested crop associations to improve hamsters' reproductive success in laboratory condition. They especially identified the combination of wheat and soybean as promising diets. Further investigations by Gérard et al. (*in press*, Chapter 1) showed that the balanced macronutrient composition of soybean was responsible for the improved reproductive outputs: soybean provides proteins essentials for pups' production, but also lipids that promote pup's early life survival and growth.

Nevertheless, most of what is known about diet effect overlooks the effect of environmental factors (controlled conditions, Tissier et al., 2021, 2017; Gérard et al., *in press*, Chapter 1). Hamsters are omnivorous and can diversify their diet by eating crop green parts, and also weeds and fauna, if available in their environment, which is often not the case in monocultural fields (Tissier et al., 2019, 2018). To date, only one study has tested the effects of a diversified cropping versus monocultures in mesocosms, but the tested crop was a mix of wheat, maize, sunflower and alfalfa that is not agronomically realistic (Tissier et al., 2018). Therefore, the effect of diet and environment

diversification on hamsters' hibernation and reproduction remains to be thoroughly investigated. In this study, we aimed at testing crop association on hamsters' hibernation in controlled laboratory conditions and reproduction in a semi-natural environment (mesocosm). These associations were elected for their suitability as habitat restoration measures thanks to their technical and economic interests for farmers. We tested the **WS** association, composed of wheat (*Triticum sp.*) and soybean (*Glycine max.*) which was identified as the most beneficial for hamsters and thus constituted our positive control (Tissier et al., 2021, Gérard et al., *in press*, Chapter 1). **WS** is particularly rich in proteins but also contains lipids. The other associations tested were another balanced mix (especially rich in lipid): **RF** composed of rapeseed (*Brassica napus*) and fava bean (*Vicia faba*) and a protein-rich but lipid poor mix: **ML** composed of maize (*Zea mays*) and lablab bean (*Lablab purpureus*). We compared these three associations to a monocultural wheat diet (**W**, poor in both lipids and proteins) used as a negative control (See Table 2.S1 for details about the selected crops nutritional content).

We predict that (1) over winter, lipid-rich diets (**WS** & **RF**) will affect hibernation behaviours, meaning that hamsters will perform less torpor bouts and end hibernation earlier. (2) This will enable hamsters from these groups to have higher food, energy and lipid intake and consequently gain mass during hibernation, and end winter with a better body condition. (3) The better body condition of these hamsters will benefit reproduction, as they will be able to reproduce earlier, and produce more pups. (4) The protein-poor diet (**W**) will not allow for the successful weaning of pups, as hamsters will experience protein deficiencies, while reproductive outputs will be promoted by protein-rich diets (**RF**, **WS** & **ML**). (5) The better body condition in mothers fed lipid-rich diets (**WS** & **RF**) will improve their pups' growth.

## B. Material and Methods

### a. Ethics:

The experimental protocol followed EU Directive 2010/63/EU guidelines for animal experiments and the care and use of laboratory animals. It was approved by the Ethical Committee (CREMEAS) under agreement number 39706-2022112816046995.

b. General setup:

The experiment was carried out on 32 females and 12 males of known pedigree from our breeding unit. All hamsters were nulliparous and aged 4 to 7 months at the beginning of the monitoring. They had previously been fed a conventional diet (Top Rongeurs Guyolap, Arvalis, France, composed of 21.5% protein, 63.1% carbohydrate, 5.0% lipid, 4.0% cellulose, 6.4% mineral).

Hamsters were divided in 4 groups of 8 females and 3 males with similar mean body masses and standard deviations between groups, and assigned to one of the four diets; **RF**, **WS**, **ML** or **W** (See Table 2.S1 for details about the crops nutritional content) Hamsters were kept in laboratory conditions during winter (period set from the 19/10/2021 to the 19/04/2022) in order to measure food consumption. Then, they were released in enclosures where reproduction was monitored during the active season (19/04/2022 to 19/10/2022).

c. *Supplementary method* – Diet nutritional analysis:

Nutritional content was assessed on food items accessible to hamsters through the monitoring: crops, weeds and fauna. Samples were freeze-dried to constant mass to obtain dry weight (DW). The dried

**Table 2.S1: Water content of the Fresh Mass (FM) and nutritional content on a Dry Mass (DM) basis of the crops, weeds and arthropods.** Values are indicated as mean  $\pm$  SEM when averaged over several measures.

Item	Water mg/g, FM	Energy kJ/g, DM	Lipids mg/g, DM	Proteins mg/g, DM	Carbohydrates mg/g, DM	Minerals mg/g, DM
Data source	Measured	Measured	Measured	Feedipedia	Infered	Measured
Wheat grain	66.2 $\pm$ 0.2	17.9 $\pm$ 0.1	35.7 $\pm$ 5.6	126.0	821.5	16.6 $\pm$ 0.7
Soybean grain	50.8 $\pm$ 1.9	23.4 $\pm$ 0.0	230. $\pm$ 5.9	396.0	313.8	59.2 $\pm$ 1.8
Maize grain	57.6 $\pm$ 0.0	18.1 $\pm$ 0.0	54.5 $\pm$ 3.6	95.0	836.4	13.9 $\pm$ 1.5
Lablab bean grain	56.0 $\pm$ 0.7	17.9 $\pm$ 0.1	28.1 $\pm$ 1.9	252.0	674.6	45.2 $\pm$ 0.6
Rapeseed grain	44.5 $\pm$ 2.3	27.5 $\pm$ 0.1	446.7 $\pm$ 11.6	209.0	299.5	44.6 $\pm$ 1.0
Fava bean grain	80.0 $\pm$ 2.1	18.0 $\pm$ 0.1	30.2 $\pm$ 3.0	290.0	637.5	42.2 $\pm$ 0.6
Chamomile leave	798.5 $\pm$ 4.8	x	95.0 $\pm$ 3.6	x	x	x
Chamomile flower	701.2 $\pm$ 7.8	x	92.1 $\pm$ 2.7	x	x	x
Goosefoot leave	771.6 $\pm$ 10.3	x	82.6 $\pm$ 5.1	217.0	x	x
Goosefoot grain	681.4 $\pm$ 3.2	x	66.9 $\pm$ 1.2	x	x	x
Arthropods	793.5 $\pm$ 30.3	x	19.55 $\pm$ 9.1	526.6 $\pm$ 71.2	x	x

samples were ground with a RETSCH ZM200 grinder into a homogeneous powder. Before analyses, samples were freeze-dried again to eliminate any remnant traces of water. Energy content was determined on 1g pellets using a Parr 6200 calorimeter with benzoic acid as an external standard. Total lipids were determined on 1g samples using a chloroform:methanol (2:1, v/v) solution as extraction solvent. Lipid extraction was also performed on weeds and epigenic fauna. Analyses were carried out in duplicate on samples weighed to the nearest 0.1mg. Mineral content was measured by complete calcination of 1g samples at 450°C for 24h. Due to technical difficulties, we weren't able to quantify protein content in seeds, weeds and collected fauna. Protein content was thus obtained from the reference website Feedipedia (averaged for arthropods; Heuzé et al., 2017). Carbohydrates content was estimated as the remaining part in sample constitution. Obtained data are presented in Table 2.S1.

#### d. Body temperature monitoring:

All 44 hamsters were equipped with intraperitoneal iButton temperature loggers (ref. DS1922L, Maxim Integrated), with a 135 minutes sample rate at a 0.0625°C resolution. Chirurgical procedures followed the protocol described by Weitten et al (2018). Implantation was performed 3 weeks prior to the monitoring to ensure hamsters' complete recovery. Logger retrieval was performed using the same procedure. iButtons could not be recovered from females that disappeared after release (*i.e.*, never captured; 1 *WS*, 1 *ML*, 1 *W*) or after reproduction (*i.e.* not recaptured after August; 2 *W*, 1 *ML*; for details, see Table 2.S4).

#### e. Hamsters housing during hibernation:

Hamsters were housed in individual cages (W x D x H: 380 x 590 x 257mm), and provided with a PVC tube for shelter ( $\varnothing$  x H: 17 x 200mm, vertically placed and pierced to allow access). Cages were enriched with cellulose sheets for nest building and wooden sticks to gnaw. Light exposure followed the natural variation of photoperiod at the latitude of Strasbourg, France (48.58° N). Temperature was maintained at 10°C throughout hibernation. Each hamster had *ad libitum* access to its diet. Food consumption was quantified following Gérard et al (*in press*, Chapter 1). Visual monitoring enabled us to differentiate hibernation and post-hibernation periods (see supplementary material).

Body temperature patterns were used to describe hibernation. To exclude short and shallow torpor bouts that hamsters may perform during the active season, torpor was defined according to Kletty (2020) as a period during which body temperature dropped below 30°C for a minimum of 24h. Isolated

torpor bouts that occurred more than 15 days after the end of the main hibernation were not considered in our analysis. Females' time spent in torpor during winter correlated with their hibernation duration (*i.e.* time between first and last torpor,  $R^2 = 0.725$ ,  $p < 0.001$ ), and their torpor bouts count ( $R^2 = 0.934$ ,  $p < 0.001$ ). We thus retained the time spent in torpor to characterize hibernation behaviour in our analysis.

f. *Supplementary method* – Food consumption monitoring:

Food consumption was quantified during the winter period. On the 19/09/2021, weighed doses of 200 to 250g of each grain were provided to hamsters according to their diets. Unrestricted access to each grain was ensured by providing an additional dose when approximately 50% of a given grain had been consumed (assessed visually twice a week with no hamster disturbance). Cages content was removed for cleaning and at the end of monitoring. The remaining grains were sorted, dehydrated and weighed. Cage change was performed on active animals and with great care not to disturb neighbouring hamsters' torpors (making as little noise and vibration as possible). Hamsters' consumption of each grain was obtained by subtracting the remaining food mass from the given one (correcting given food mass for its water content to avoid an effect of water content variation in cages).

Torpors were monitored visually (6 times/week). Hibernation was considered over when a hamster was active during a full week. Body mass was recorded, and the cage was changed. This allowed to dissociate hibernation and post hibernation food consumption. The difference in hibernation end date between visual estimation and the iButton body temperature data later recovered averaged 9 days (of which 7 were due to the visual monitoring protocol where we waited for hamster to being active during a full week). Hamsters nutritional intakes in lipids (mg/gay), proteins (mg/day), carbohydrates (mg/day) and energy (kJ/day) were computed by multiplying daily consumption and items nutritional content.

g. *Mesocosm monitoring*:

The enclosure used for the study is located near Ittenheim, France (48°36 N; 7°37 E). It was divided in four sub-enclosures each 0.19ha wide. The overall structure was protected by a wall of iron Larssen sheet piles buried two meters deep and protruding one meter above ground. The iron wall was mounted with a fence supporting a net, thus preventing entry of any terrestrial and avian predators. Sub-enclosures were separated by a 40cm high and 2m deep concrete wall, reportedly sufficient to avoid hamsters crossing (Fleitz et al., 2018). Due to delays in enclosure delivery, no winter crops could

be sown before winter. The sub enclosures were sown with spring growing varieties mimicking the cover provided by the tested crops, namely spring wheat for the *W* group, spring wheat and soy for the *WS* group and maize and lablab beans for the *ML* group. The *RF* sub-enclosure was sown with winter rapeseed as no spring varieties were available, and pea as a spring replacement for fava bean. Sowing was performed after a superficial 10cm deep ploughing and covered by harrowing, on the 30/03/2022 and the 03/05/2023, considered as agronomically relevant.

Hamsters were released in the enclosure on the 19/04/2022 in crops corresponding to their hibernation diet. To ensure enough food availability, a supplementation of 3L of the diet seeds was randomly dispersed weekly in the sub-enclosure during the monitoring period, similarly to what had been done in previous mesocosm studies (Tissier et al., 2018). From April to October, trapping sessions were conducted once or twice a week (depending on pups' density) in order to identify pups and weight adults. Trapping effort was the same in all sub-enclosures. When trapped for the first time, pups were sedated under isoflurane (1.5% in 1.2 L/min air) for RFID microchip injection, weighed and measured (gently stretched, from the tip of the snout to the base of the tail). Hair samples were collected for DNA extraction. This procedure lasted a maximum of 5 minutes. Their awakening was then monitored before releasing them at the exact place where they were captured. During each session, trapped adults and already tagged pups were RFID identified and weighed (to the nearest 0.1g). Adult mean mass through reproduction was obtained by averaging their mass at each capture. To avoid a bias linked to population density or pups' reproduction, pups were brought to the laboratory breeding unit when weighing more than 140g. Adults were taken back to the laboratory breeding unit at the end of their reproductive season (from 20/07/2022 for males and 01/09/2022 for females).

Pups capture could only occur when weaned pups freely exited burrows. This means that an unknown proportion of born but not weaned pups could have died before being captured, as post-natal mortality is commonly reported in this species (Tissier et al., 2021, Gérard et al., *in press*, Chapter 1). Therefore, subsequent references to “**pups**” will be referring to the number of trapped pups and not the number of born pups. As only weaned pups can be recruited, their number was used as indicator of reproductive success.

During summer, epigeal fauna was collected using pitfall traps. Traps were cylindrical pot ( $\emptyset$  x H: 52 x 100 mm) buried to match ground level. They were protected by a 3 cm high roof (preventing hamsters' access) and half filled with a mix of salt (NaCl) saturated water and dishwasher. Collect was done in two sessions of 3 times a week (starting on the 18/05/2022 and the 26/07/2022) with 5 traps per sub-enclosure. Traps damaged by hamsters were excluded from analyses, leaving a total of 114 analysed traps. After being recovered, the content of the traps was rinsed, then lyophilised, weighed (to the nearest 0.01g) and frozen for further analyses. Samples of weeds were also collected on the most dominant species; goosefoot *Chenopodium album* (seeds and leaves) and mayweed *Matricaria sp.* (leaves and flowers) and frozen before nutritional content measurement (See supplementary material).

#### h. *Supplementary method – Genetics:*

After collection, hair samples were stored at -20°C until DNA extraction. DNA was extracted on hair bulb samples weighing  $2.0 \pm 1.0$ mg. Procedure followed a standard salting-out protocol (Hue et al., 2012; Rivero et al., 2006). Samples were digested using proteinase K overnight. DNA was precipitated in cold isopropanol before solubilisation in sterile water.

A total of fifteen microsatellite loci previously published by Neumann and Jansman (2004) and Jakob and Mammen, (2006) were investigated, following the protocol described by Reiners et al. (2014). Multiplex PCR were divided in three sets of loci (see Table 2.S2). Due to weak PCR rate, the IPK 06 locus was amplified alone and added subsequently to mix 1 (1:1 v/v). Multiplexed PCR products were genotyped using an ABI 3100 automated sequencer (Applied Biosystems). For each locus, the number of alleles, number of typed individuals, observed and expected heterozygosities, polymorphic information content, and the F score for the null allele frequencies are presented in Table 2.S2. Amplifications were conducted again if the amplification results were either unsuccessful or incoherent (mismatch between pups and all potential parent pairs). Doing so, 99.9% of loci were typed. Electropherograms were scored using PeakScanner v1.0 (Thermo Fisher Scientific). Four pups consistently showed unique alleles absent from the parental population (on loci IPK09, Ccr $\mu$ 03, Ccr $\mu$ 15 and Ccr $\mu$ 20) that were attributed to *de novo* mutations.

**Table 2.S2: Details of the analysed microsatellite loci.**

Loci	mix	k	n	HObs	HExp	PIC	F(Null)
IPK 01	1	6	363	0.807	0.722	0.674	-0.0580
IPK 12	1	5	363	0.590	0.523	0.409	-0.0618
IPK 05	1	4	363	0.471	0.453	0.401	-0.0171
IPK 07	1	7	363	0.741	0.677	0.636	-0.0442
IPK 09	1	5	363	0.763	0.693	0.640	-0.0538
IPK 06	1 *	4	363	0.639	0.543	0.490	-0.0883
Ccr $\mu$ 15	2	4	364	0.681	0.633	0.555	-0.0399
Ccr $\mu$ 3	2	5	364	0.536	0.528	0.465	-0.0118
Ccr $\mu$ 20	2	6	364	0.706	0.619	0.568	-0.0778
Ccr $\mu$ 10	2	3	364	0.679	0.646	0.569	-0.0259
Ccr $\mu$ 11	3	7	363	0.749	0.749	0.707	-0.0246
Ccr $\mu$ 4	3	2	363	0.515	0.494	0.372	-0.0217
IPK 02	3	4	364	0.690	0.688	0.630	0.0020
Ccr $\mu$ 17	3	3	364	0.143	0.135	0.129	-0.0280
Ccr $\mu$ 19	3	3	364	0.544	0.473	0.391	-0.0733

Parentage assignments were performed using Cervus v3.0.7 (Kalinowski et al., 2007). Parentage simulations were based on 10000 hypothetical pups, allowing for a 1% chance of loci mistype and no chance of unknown parents to obtain the critical delta in Likelihood-of-Difference (LOD) value of 0.01 for 97% confidence. Parent assignment was performed using all adults as candidates for each pup, in order to account for potential dispersion of individuals between sub-enclosures. Using these parameters, all the 320 pups were successfully assigned to a couple of parents at the 97% confidence level.

Parentage assignments from Cervus were not compared with those from other software as it was proven to add little information when dealing with closed populations (Guerier et al., 2012). The very high confidence in parent attribution resulted from the absence of unknown parents and a sufficient genetic diversity maintained within the breeding unit.

i. **Reproductive success quantification:**

Each pup was attributed to a couple of parents with a confidence interval of 97% through genetical analyses (detailed in supplementary material). Body temperature was used to determine parturition dates. This was done by identifying sudden increase of 1°C in mean daily body temperature, which is characteristic of parturition (see Figure 25 of the Methods Chapter for examples). This method was validated in rodent models (Fewell, 1995) and in the common hamster in our laboratory (unpublished data). A litter being the 1<sup>st</sup>, 2<sup>nd</sup> or 3<sup>rd</sup> litter of a female will later be referred as **litter number**. Females' pups were then assigned to a specific parturition date. Pups that were undoubtedly from the first litter (pups captured too early to be from the second litter; 108 out of 320 individuals) were used to estimate standard growth rates (sex and group dependant, in g/day). This was done by using pups' mass, rather than size, as more measures were available for each individual. These standard growth rates were used to assign other pups to the most likely parturition date. This method appeared robust, as inferred birth dates (*i.e.* computed from growth rates) and actual birth dates (*i.e.* deduced from females' body temperature) only differed by  $5.0 \pm 0.3$  days, while the mean interval between two parturition dates was  $30.0 \pm 1.3$  days.

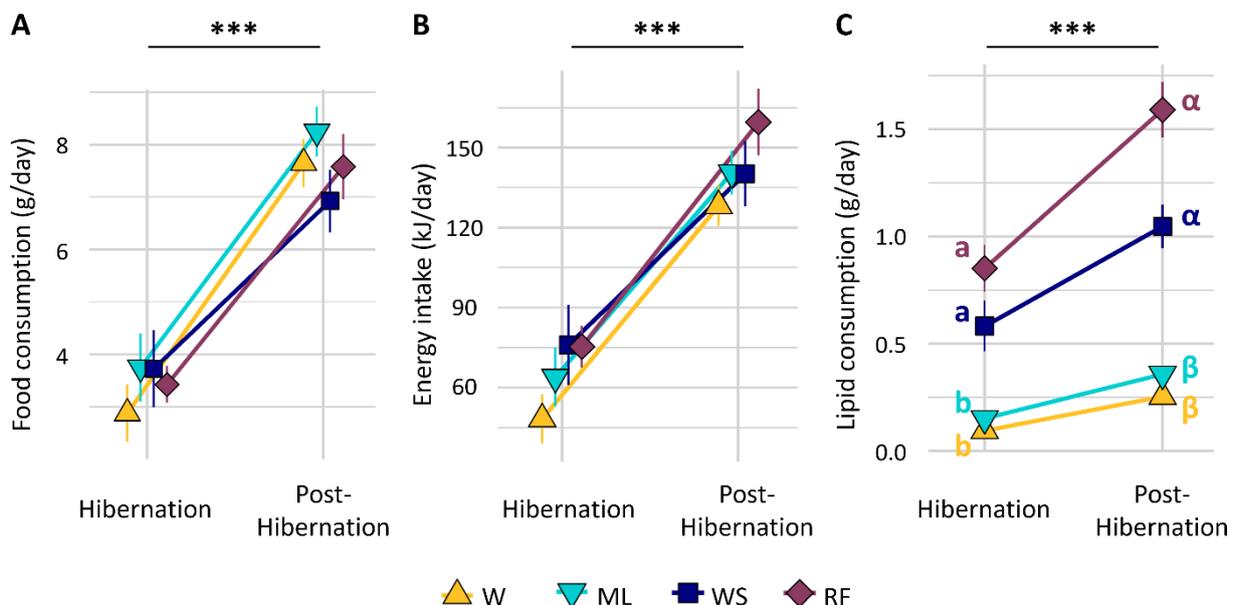
j. **Statistics:**

All standard variances were computed as standard error of mean (SEM). Statistics were conducted on R (version 4.3.1; R Core Team, 2023). The significance threshold was set to 0.05. Parametric analyses were preferred if the application conditions were met. Standard Linear Model (lm) was employed for

qualitative or quantitative analyses. For count data (expl: number of pups), Generalised Linear Models (glm) based on Poisson distribution were employed. To account for random effects (expl: test body mass effect on reproductive success independently of diets), Linear Mixed-Effects Models (lmem or glmem for poisson distribution) or from the package lme4 (version 1.1-23; Bates et al., 2023) were employed. AICc based model selection was used to determine relevant effects and identify collinearity between factors. This was done using the dredge function from the MuMIn package (version 1.47.5; Bartoń, 2023). If parametric models were inappropriate, non-parametric qualitative Kruskal-Wallis (KW) or quantitative Mann-Whitney (MW) approaches were used. Post-hoc tests were performed using either Tukey or Dunn methods as appropriate. The quantification of nutritional intake had been calculated from the hamsters' food consumption with regard to their diets. Thus, diets and macronutrient intakes were dependant and were analysed separately. This was done by performing models with diet and overall consumption and models with macronutrient intakes separately. Graphical representations were designed using the ggplot2 package (3.5.0; Wickham, 2016).

## C. Results

### a. Hibernation:



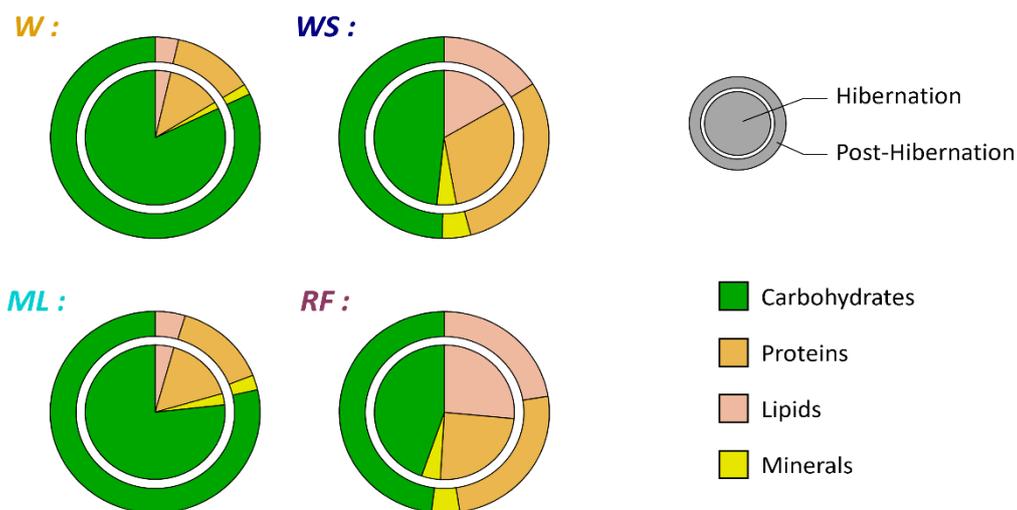
**Figure 2.1: Female hamsters' food consumption (A) and energy (B) and lipids (C) intakes as a function of the winter period (x axis) and their diet (dots colour and shape).** Asterisk and letter indicate statistically significant differences between periods (lm & Tukey,  $p < 0.05$ ). Latin and Greek letters correspond to independent statistical analysis (one for each period). Error bars are SEM.  $n = 32$ . Abbreviations indicate hamsters' groups and diet; wheat (W), wheat-soybean (WS), rapeseed-fava bean (RF) and maize-lablab bean (ML).

*Food consumption during hibernation:*

Females' mean food intakes across groups was significantly lower (lm,  $p < 0.001$ ) during hibernation ( $3.45 \pm 0.89\text{g/day}$ ) than during post-hibernation ( $7.60 \pm 0.27\text{g/day}$ ), as depicted in Figure 2.1.A. Energy intake varied accordingly, as shown in Figure 2.1.B (lm,  $p < 0.001$ ). No differences in food nor energy intake were observed between diets during hibernation (KW,  $p_{\text{food}} = 0.654$  &  $p_{\text{energy}} = 0.180$ ), nor post-hibernation (KW,  $p_{\text{food}} = 0.325$  &  $p_{\text{energy}} = 0.287$ ).

**Table 2.S3: Females' nutritional intakes over their hibernation and post-hibernation periods.**

Period	Females' Diet	Lipid (mg/d)		Protein (mg/d)		Carbohydrate (mg/d)	
		mean $\pm$ sem		mean $\pm$ sem		mean $\pm$ sem	
Hibernation	▲ Wheat	96.1 $\pm$ 18.3	b	338.8 $\pm$ 64.7	c	2 209 $\pm$ 422	NS
	▼ Maize & Lablab bean	153.2 $\pm$ 23.3	b	572.9 $\pm$ 120.9	bc	2 717 $\pm$ 448	NS
	■ Wheat & Soybeans	583.5 $\pm$ 118.4	a	1 077.0 $\pm$ 216.1	a	1 701 $\pm$ 345	NS
	◆ Rapeseed & Faba beans	852.9 $\pm$ 109.3	a	786.9 $\pm$ 81.7	ab	1 440 $\pm$ 158	NS
Post-Hibernation	▲ Wheat	255.4 $\pm$ 15.3	$\beta$	900.3 $\pm$ 54.2	$\beta$	5 870 $\pm$ 354	$\alpha$
	▼ Maize & Lablab bean	359.8 $\pm$ 28.6	$\beta$	1 120.3 $\pm$ 91.1	$\beta$	6 111 $\pm$ 390	$\alpha$
	■ Wheat & Soybeans	1 048.1 $\pm$ 101.9	$\alpha$	1 950.8 $\pm$ 182.7	$\alpha$	3 252 $\pm$ 273	$\beta$
	◆ Rapeseed & Faba beans	1 591.6 $\pm$ 129.2	$\alpha$	1 790.3 $\pm$ 152.7	$\alpha$	3 407 $\pm$ 309	$\beta$



**Figure 2.2: Pie charts represent nutrient balance in females' dry mass intake during hibernation (inner circle) and post-hibernation (outer circle).** Colours represent nutrients as indicated in the legend. Details on group differences are presented in supplementary material (Table 2.S3).  $n = 32$ .

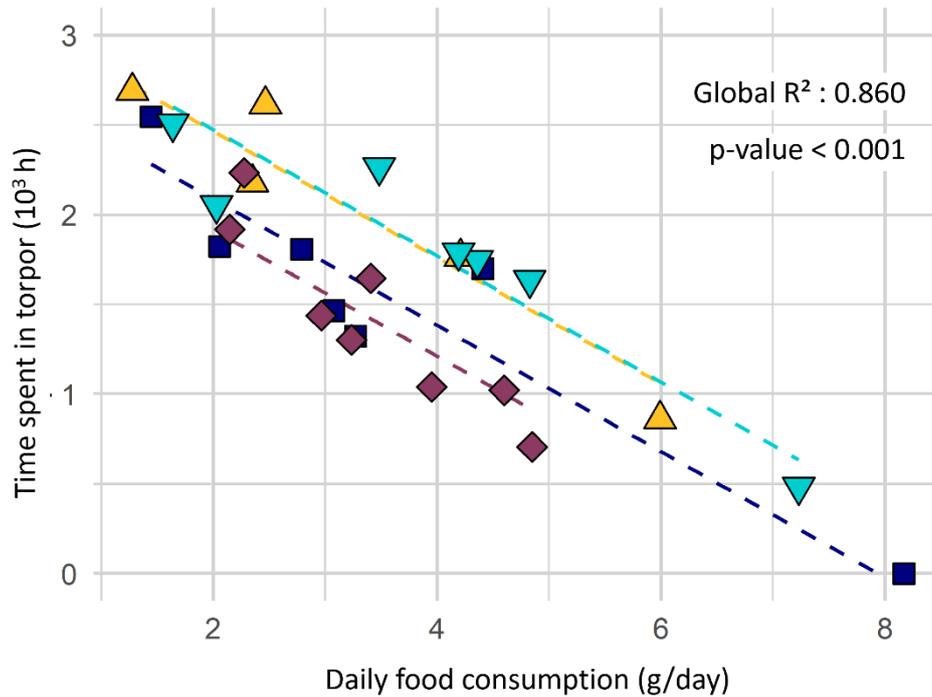
*WS* females showed a significant preference for soy that constituted  $67.2 \pm 9.4\%$  of their intake (MW,  $p < 0.001$ ). *ML* females showed a preference for maize that constituted  $65.2 \pm 19.2\%$  of their intake, though it wasn't significant (MW,  $p = 0.055$ ). *RF* females ate no grain preferentially ( $50.8 \pm 13.0\%$  of rapeseed, MW,  $p_{RF} = 0.205$ ). Females' food preferences – and thus the composition of their food intake – did not significantly vary between hibernation and post-hibernation (MW<sub>RF</sub>,  $p = 0.235$ , MW<sub>BS</sub>,  $p = 0.328$ , MW<sub>ML</sub>,  $p = 0.645$ , Figure 2.2, details in Table 2.S3). *W* and *ML* had statistically similar intakes in macronutrient during hibernation and post-hibernation (Dunn *lipids*,  $p_{Hib} = 0.175$ ,  $p_{Post-Hib} = 0.110$ , *protein*,  $p_{Hib} = 0.082$ ,  $p_{Post-Hib} = 0.126$ ; *carbohydrates*,  $p_{Hib} = 0.204$ ,  $p_{Post-Hib} = 0.405$ ). The same result was observed for *RF* and *WS* (Dunn *lipids*,  $p_{Hib} = 0.236$ ,  $p_{Post-Hib} = 0.110$ , *proteins*,  $p_{Hib} = 0.228$ ,  $p_{Post-Hib} = 0.426$ , *carbohydrate*,  $p_{Hib} = 0.325$ ,  $p_{Post-Hib} = 0.426$ ). However, *WS* and *RF* females consumed more lipids (3 to 8-fold; Figure 2.1.C) and more proteins (2 fold) than the *ML* and *W* groups. This difference was significant ( $p < 0.02$  for all macronutrients) except for proteins between *RF* and *ML* groups during hibernation (Dunn,  $p = 0.083$ ). The carbohydrate consumption of *W* and *ML* groups was also 2-fold higher than in the *WS* and *RF* groups during post-hibernation (KW,  $p = 0.085$ ; Dunn,  $p < 0.001$ ).

During hibernation, males and females had similar food consumption (KW,  $p = 0.456$ ), food preference (KW,  $p = 0.555$ ) and nutrient intakes (KW *energy*,  $p = 0.326$ ; *lipids*,  $p = 0.069$ ; *proteins*,  $p = 0.227$ ). During post hibernation, males had a significantly higher mean food consumption of  $9.6 \pm 0.6\text{g/day}$  (KW,  $p = 0.001$ ). This induced significantly higher nutrient intakes (KW *energy*,  $p < 0.001$ ; *lipids*,  $p = 0.001$ ; *proteins*,  $p = 0.013$ ).

#### *Hibernation behaviour:*

All hamsters survived hibernation. One female from the *WS* group did not perform torpor (thus excluded from Figure 2.4's middle point). All others started performing torpors shortly after the beginning of the monitoring (mean date: 23/10/2021  $\pm 1.7$  days, 4 days after monitoring beginning). Diet did not induce any difference in the dates of start (lm,  $p = 0.451$ ) and end of hibernation (mean date: 14/03/2022  $\pm 3.9$  days; lm,  $p = 0.098$ ). Diet had no significant effect on the time females spent in torpor, if analysed alone (lm,  $p = 0.394$ ), but it had a significant effect when food consumption was considered in the model (lm,  $p < 0.001$ ; Figure 2.3). *RF* and *WS* females spent less time in torpor than *W* and *ML* females. The difference was significant (Tuckey,  $p < 0.04$  in all cases) except between *WS* and *W* (Tuckey *W- WS*,  $p = 0.074$ ). Model selection showed that the time spent in torpor was best predicted by hamsters' energy intake (lm,  $p > 0.001$ ).

Males' hibernation timing was similar to females' (lm *beginning*,  $p = 0.367$ ; *end*,  $p = 0.142$ ) but males spent a higher time in torpor than females ( $2278.1 \pm 181.8\text{h}$ , accounting for 59.9% of their hibernation; lm,  $p = 0.036$ ).



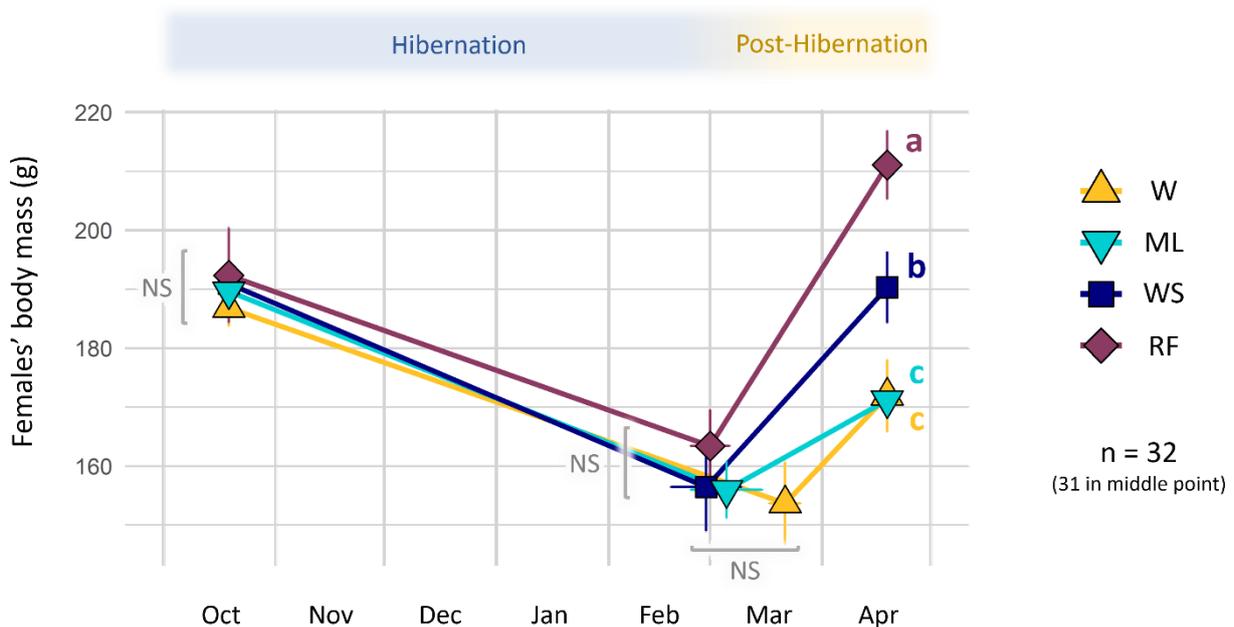
Symbol	Group	Mean time in torpor (h)	% of hibernation spent in torpor:	Group R <sup>2</sup>	Group p value	Stat	n
▲	W	2021.8 ± 334.2	54.2%	0.909	0.008	a, b	5
▼	ML	1782.6 ± 245.8	50.9%	0.846	0.002	a	7
■	WS	1522.9 ± 293.1	50.7%	0.839	0.002	b, c	7
◆	RF	1412.7 ± 178.4	46.0%	0.832	< 0.001	c	8

**Figure 2.3: Time spent in torpor by females as a function of their food consumption and diets.** The colours and shapes of dots correspond to the hamsters' diet. Lines represent the linear regression between time in torpor and food consumption fitted with the group specific intercepts. Groups specific regression R<sup>2</sup> and p-values are indicated in the table below, with hamster mean time spent in torpor (hours), share of hibernation period spent in torpor (%) and group effectives. The stat column indicate statistically significant differences between groups (Tukey, p < 0.05).

*Mass dynamic during and post hibernation:*

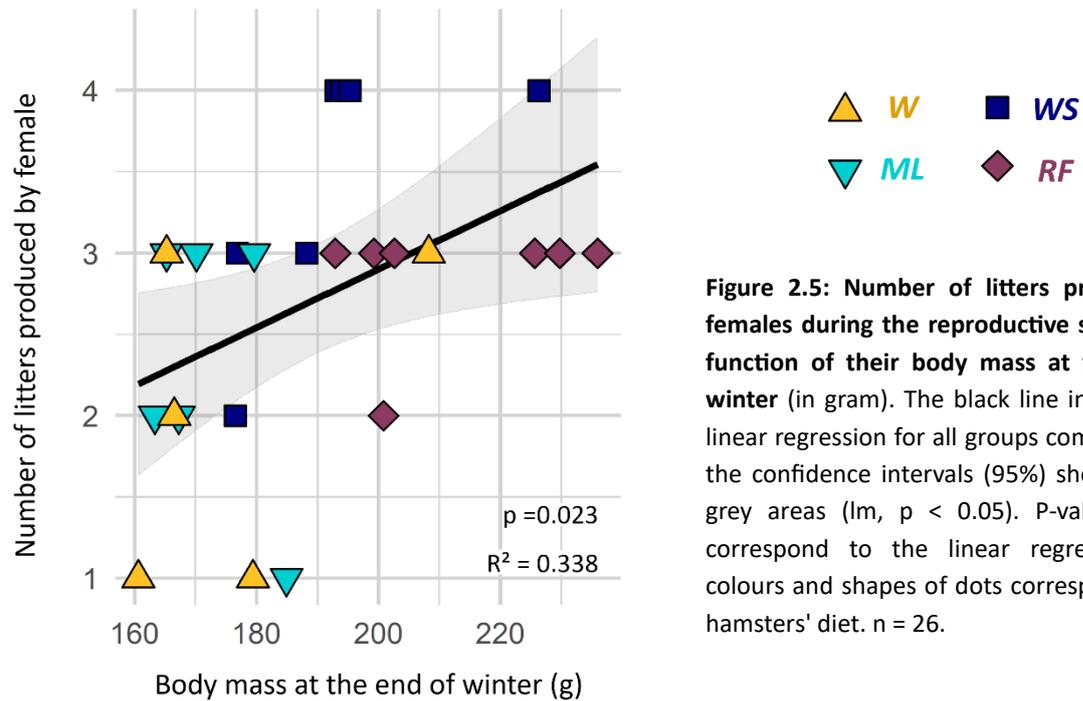
All females lost body mass during hibernation and gained mass during post-hibernation (Figure 2.4). All the groups had a similar mean body mass at the beginning ( $190 \pm 2\text{g}$ ,  $l_m$ ,  $p = 0.902$ ) and the end of hibernation ( $157 \pm 3\text{g}$ ;  $l_m$ ,  $p = 0.780$ ). The body mass of female hamsters was correlated between the beginning and end of hibernation ( $R^2 = 0.847$ ,  $p < 0.001$ ) as well as for post-hibernation ( $R^2 = 0.790$ ,  $p < 0.001$ ). This effect was considered by the two-way ANOVA models including body mass at the beginning of the monitoring as factor. The body mass variation through hibernation was best described by models containing either food ( $l_m$ ,  $p < 0.001$ ) or energy ( $l_m$ ,  $p < 0.001$ ) intakes. Females' body mass

differed between groups at the end of post-hibernation ( $l_m$ ,  $p < 0.001$ ). Females from the *RF* group had a significantly higher body mass of  $211.1 \pm 5.8$  g (Tukey *WS-RF*,  $p = 0.007$ ) than all other groups. *WS* had an intermediate body mass of  $190.3 \pm 6.0$  g (Tukey *WS-W*,  $p = 0.018$ , *WS-ML*,  $p = 0.013$ ). The body mass of *W* and *ML* females were not significantly different ( $171.9 \pm 6.1$  g, Tukey *W-ML*,  $p = 0.999$ ). Model selection identified lipid intake as best predictor of hamsters' body mass at the end of winter ( $l_m$ ,  $p < 0.001$ ).



**Figure 2.4: Female hamsters' body mass** (in grams) **before hibernation** (19/10/2021), **after hibernation** (second set of points) **and at the end of post-hibernation** (19/04/2022). Error bars are SEM. Letters indicate statistically significant mass differences between groups at each timepoint (Tukey,  $p < 0.05$ ). The colours and shapes of dots correspond to the hamsters' diet.

Males' body mass followed a similar trend, with a body mass of  $259.2 \pm 10.2$  g before hibernation,  $211.0 \pm 4.8$  g after hibernation and  $252.5 \pm 10.1$  g at the end of winter. It was globally higher than females' ones (KW,  $p < 0.001$ ), which was consistent with the species sexual dimorphism. Males body mass did not significantly differ between groups at any point of winter (KW,  $p = 0.910$ ,  $0.514$  &  $0.081$ ), though their low effectiveness ( $n=3$  males per groups) is responsible for low statistical power.



b. Effect of the winter on reproduction:

The hibernation end date had no effect on the date of first parturition (lm,  $p = 0.571$ ), number of litters (glm,  $p = 0.761$ ) or number of pups per female (glm,  $p = 0.426$ ). To check for an effect of body mass independently of the diet, diet was set as a random effect in the following models. Doing so, no effect of the hamster mass at the end of winter on the date of first parturition (lmem,  $p = 0.723$ ) or on the number of pups produced (glm,  $p = 0.307$ ) was observed. Females' body mass at the end of winter had a positive effect on the number of litters they produced (glm,  $p = 0.023$ ; Figure 2.5). This effect was weak, as shown by the low marginal coefficients of determination ( $R^2_m = 0.200$ ).

c. Enclosure and reproduction:

*Reproductive outputs:*

During the reproductive season, females' body mass ranged from 230 to 400 g. All groups had a similar mean body mass of  $297.5 \pm 2.3$ g (Tukey,  $p > 0.9$ ), except the W group, that had a significantly lower mean mass of  $263.0 \pm 9.3$ g (Tukey,  $p < 0.001$ ). Across all groups, a total of 320 pups were captured. One RF female crossed into another sub-enclosure and was thus excluded from reproduction analyses.

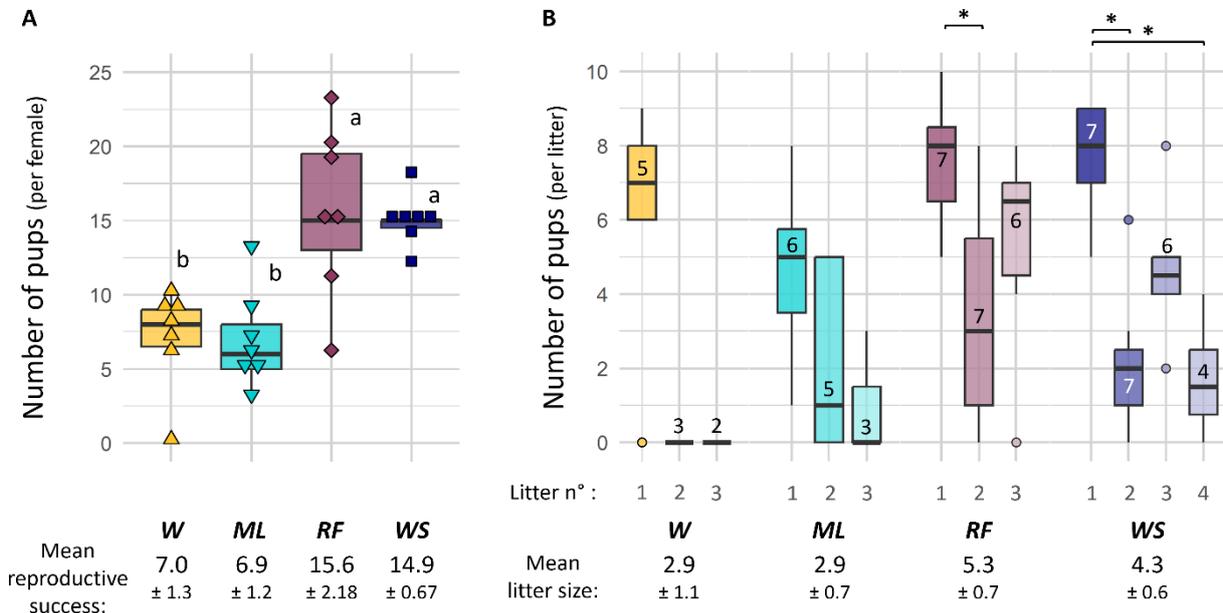
**Table 2.S4: Females overall reproductive outputs, parturitions dates and litters sizes.**

Female	Diet	Reproduct. output	1 <sup>st</sup> Litter	2 <sup>nd</sup> Litter	3 <sup>rd</sup> Litter	4 <sup>th</sup> Litter
21.S04.1	W	7	May 25: 7 pups	June 24: 0 pups	x	Found dead on July 18
21.S07.1	W	0	June 04: 0 pups	June 22: 0 pups	July 15: 0 pups	x
21.S09.1	W	10	Temperature data logger unrecovered			
21.S11.1	W	9	Temperature data logger unrecovered			
21.S12.1	W	8	May 25: 8 pups	x	x	x
21.S22.1	W	6	May 23: 6 pups	June 22: 0 pups	July 13: 0 pups	x
21.S38.1	W	X	No pups attributed - Assumed to have died before reproduction			
21.S39.1	W	9	May 28: 9 pups	x	x	x
21.S03.1	ML	3	June 15: 3 pups	July 11: 0 pups	Aug 03: 0 pups	x
21.S10.1	ML	6	Temperature data logger unrecovered			
21.S25.1	ML	13	June 07: 8 pups	July 18: 5 pups	x	x
21.S30.1	ML	5	June 17: 5 pups	x	Found dead on July 18	
21.S33.1	ML	9	June 05: 1 pups	July 02: 5 pups	Aug 03: 3 pups	x
21.S34.1	ML	7	June 01: 6 pups	July 03: 1 pups	July 22: 0 pups	x
21.S36.1	ML	X	No pups attributed - Assumed to have died before reproduction			
21.S37.1	ML	5	June 19: 5 pups	Aug 09: 0 pups	x	x
21.646.3	RF	11	May 30: 5 pups	July 04: 0 pups	July 23: 6 pups	x
21.S06.1	RF	15	May 29: 7 pups	July 15: 8 pups	x	x
21.S23.1	RF	19	May 22: 9 pups	June 20: 2 pups	July 17: 8 pups	x
21.S24.1	RF	10	Crossed to the W enclosure before reproduction			
21.S26.1	RF	20	May 20: 8 pups	June 20: 5 pups	July 18: 7 pups	x
21.S27.1	RF	6	May 28: 6 pups	June 25: 0 pups	Aug 21: 0 pups	x
21.S31.1	RF	23	May 24: 10 pups	June 24: 6 pups	July 23: 7 pups	x
21.S35.1	RF	15	May 21: 8 pups	June 20: 3 pups	July 10: 4 pups	x
21.S01.1	WS	15	May 24: 9 pups	July 15: 6 pups	x	x
21.S02.1	WS	15	May 18: 9 pups	June 20: 2 pups	July 17: 4 pups	x
21.S05.1	WS	15	May 20: 7 pups	June 18: 2 pups	July 11: 5 pups	Aug 09: 1 pups
21.S08.1	WS	14	May 24: 8 pups	June 20: 0 pups	July 09: 4 pups	Aug 09: 2 pups
21.S28.1	WS	18	May 16: 7 pups	June 12: 3 pups	July 01: 8 pups	Aug 09: 0 pups
21.S29.1	WS	15	June 03: 9 pups	July 01: 0 pups	July 20: 2 pups	Aug 12: 4 pups
21.S32.1	WS	12	May 21: 5 pups	June 18: 2 pups	July 17: 5 pups	x
21.S41.1	WS	X	No pups attributed - Assumed to have died before reproduction			

Males exhibited a high mortality (2 confirmed death and 6 disappearances), which was attributed to male competition as aggression wounds were commonly observed (no wounds were observed on females). Some males (6 out of 12) succeeded in regularly passing from one sub-enclosures to an other. This led to a males' highly contrasted reproductive success, with two of them fathering 27.9 and 27.3% of pups. The others each fathered  $5.0 \pm 2.6$  % of pups. Because of this bias and because females reproductive capacities are limiting reproduction (Speakman, 2008), males' reproductive success was not further analysed.

*Effect of the diet on reproductive success:*

Diets had a significant effect on reproductive outputs (glm,  $p < 0.001$ ; Figure 2.6.A, details in Table 2.S4). higher (Tukey *W-WS*, *W-RF*, *WS-ML*,  $p < 0.001$ ) than for *W* and *ML* (Tuckey *W-ML*,  $p = 0.999$ ). Only females from the *WS* group (4 out of the 7) had four litters, while other females had between 1 and 3 litters. Globally, the first litter size was significantly higher (mean size:  $6.6 \pm 0.5$ , glm,  $p < 0.001$ ; Tukey *1-2*, *1-3*, *1-4*,  $p < 0.003$ ) than for 2<sup>nd</sup>, 3<sup>rd</sup> and 4<sup>th</sup> litters, which were similar (mean size:  $2.3 \pm 0.5$ ,  $3.7 \pm$



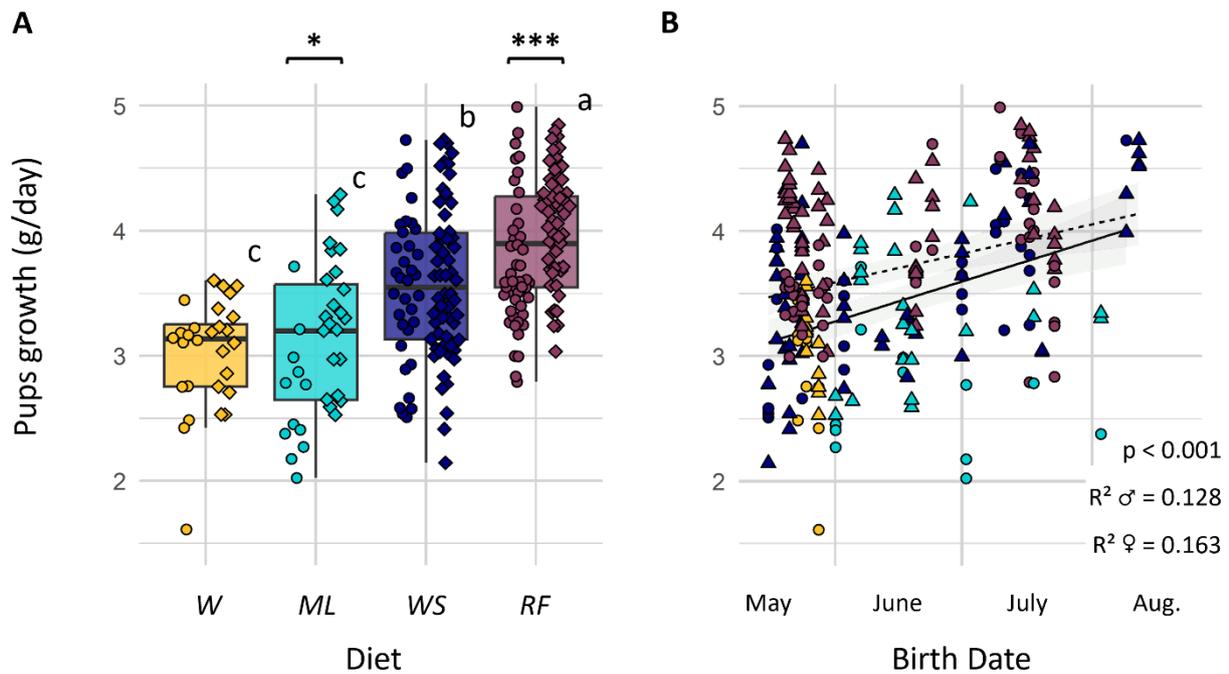
**Figure 2.6: (A) Number of pups per female captured over the reproductive season (all litters combined) as a function of the females' diet.** Letters indicate statistically significant differences between groups (Tukey,  $p < 0.05$ ). The colours and shapes of dots correspond to the hamsters' diet. Values under the legend indicate the mean number of pups per female.  $n = 28$ . **(B) Number of pups captured according to their litter number, for each diet.** Values in the boxplots indicate how many litters were observed. Asterisks indicate statistically significant differences between groups (Tukey,  $p < 0.05$ ). Values under the legend indicate the mean number of pups per litter.

0.7 and  $1.8 \pm 0.9$  respectively, Tukey 2-3, 3-4, 2-4,  $p > 0.3$ ). Litter size was diet dependant (glm,  $p < 0.001$ ). It was higher in the *RF* group compared to the *W* (Tukey *RF-W*,  $p = 0.019$ ) and *ML* (Tukey *RF-ML*,  $p = 0.005$ ), but not to the *WS* group (Tukey *RF-WS*,  $p = 0.330$ ; Figure 2.6.B). *WS*, *ML* and *W* litter size did not significantly differ (Tukey *W-WS*, *ML-WS* and *ML-W*,  $p < 0.178$ ) Litter size was positively correlated with the body mass of females before parturition (glm,  $p = 0.042$ ). Interestingly, litter size was very variable (0 to 10 observed pups per litter), and no correlation between number of litters and reproductive success was observed ( $R^2 = 0.280$ ,  $p = 0.166$ ).

First parturition occurred on the 24/05/2022  $\pm 1.1$  day in *WS*, *RF* and *W* (Tukey *W-WS*, *W-RF*, *WS-RF*,  $p > 0.6$ ). It was delayed by  $16 \pm 3$  days in the *ML* group (lm,  $p < 0.001$ ; Tukey *ML-W*, *ML-RF*, *ML-WS*,  $p < 0.001$ ). The average delay between two litters was  $30 \pm 1$  days, while the shortest was 19 days (observed in all groups), meaning that females were lactating litters while pregnant. For larger litters, the delay with the next was longer (lm,  $p = 0.006$ ). However, the delay between litters was not impacted by females' diet (lm,  $p = 0.207$ ), body mass before previous parturition (lm,  $p = 0.264$ ), or litter number (lm,  $p = 0.101$ ). Litters sex-ratio remained stable during the reproductive season, with around one third of captured pups being females ( $\sigma / \text{♀}$ :  $63.3/36.7 \pm 0.03\%$ ; lm,  $p = 0.978$ ).

#### *Effect of the diet on pups' growth and body condition:*

Pups that dispersed ( $n=36$ ) and pups whose birth date was unknown (iButton of mothers unrecovered;  $n=25$  pups) were excluded from growth analysis. Pups' body mass and size strongly correlated ( $R^2 = 0.921$ ,  $p < 0.001$ ) and mass and age covaried linearly ( $R^2 = 0.671$ ,  $p < 0.001$ ). Pups' diet and sex had strong effects on their growth (lm,  $p < 0.001$ ) (Figure 2.7.A). Sex effect was only significant in the *RF* (Tukey *RF $\sigma$  - ♀*,  $p = 0.001$ ) and the *ML* (Tukey *ML $\sigma$  - ♀*,  $p = 0.013$ ) groups, in which males gained respectively 0.355 and 0.672 additional grams per days compared to females. Taking diet as random effect, late-born pups appeared to have grown significantly faster than early-born ones (lmem,  $p < 0.001$ ; Figure 2.7.B). Growth of pups was also positively linked to mothers' body mass (lmem,  $p < 0.001$ ), but not to their litter size (lm,  $p = 0.077$ ).



**Figure 2.7: (A) Pups' growth (g/day) as a function of the diet.** Asterisks and letters indicate statistically significant differences (Tukey,  $p < 0.05$ ). Points are spread horizontally according to their sexes for better data visualisation. **(B) Pups' growth (g/day) as a function of their birth date.** P-value and  $R^2$  correspond to the linear regression lines. The grey area represents the 95% confidence interval around the regression line. The shape of the dots represents pups' sexes. Colours correspond to pups' diet.

Diet	n	
	♂ ♀	♂
W	12	16
ML	12	23
WS	34	56
RF	46	60

#### D. Discussion

This study aimed at identifying crops that would benefit hamsters' hibernation and reproductive success. We therefore tested four diets of variable nutritional composition. In accordance with prediction 1, torpor use was reduced in the most lipid-rich *RF* and *WS* groups. Nevertheless, this effect of diets was marginal compared to hamsters' food consumption, which induced a high variation in torpor use inside groups. Hamsters in all groups lost mass similarly during hibernation, and emerged at the same time, contradicting our 2<sup>nd</sup> prediction. During the post-hibernation period, hamsters in all groups then gained mass, but the *RF* and, to a lesser extent, *WS* groups gained more mass thanks to a higher lipid intake. In accordance with our 3<sup>rd</sup> prediction, hamsters with the highest body mass at the end of winter had more litters, though this effect was weak in comparison to the diet effect that strongly shaped reproduction. Surprisingly, reproductive failure was not observed in the *W* group, and a higher protein content in the diet did not promote a better reproductive success, contradicting

prediction 4. Indeed, hamsters from the protein rich *ML* group only produced a mean of 7 pups, comparable to the *W* control group. The most efficient reproduction of 15 pups per female was in fact observed in the *WS* and *RF* groups. Pups from these two groups also grew faster, as expected by prediction 5.

a. Effect of the diets on hibernation:

All females but one performed torpor. Our hamsters had unlimited access to food. Food restriction could have led to a higher part of hamsters skipping hibernation as described by Siutz et al. (2017). Torpor use involves costs (such as immune depression or oxidative damage...; Giroud et al., 2020) and risks (failure to rewarm) that can lead to mortality during hibernation, as reported in this species (Kayser et al., 2003a). A high time spent in torpor result in consequent energy and food sparing. Hamsters' food hoards can sometimes last until the beginning of reproduction, thus 1- allowing to prolong euthermic hibernation while vegetal cover is scarce and 2- providing a higher energy intake than green parts of plants available in spring. Therefore, hibernation behaviour could be maintained to favour food availability latter on.

We did not observe any effect of the diet on food and energy intake or body mass loss during hibernation. *WS* and *RF* groups ingested more lipids but not more energy during hibernation compared to *W* and *ML* groups. This can be explained by a 2 to 3 times higher carbohydrate intake in *W* and *ML*, compared to the lipid intake in all diets. Thus, this group difference in ingested macronutrients proportion resulted in groups similar energy intake. In addition, higher lipid intake in *WS* and *RF* did not lead to a decreased use of torpor, as already described in a previous study (Gérard et al., *in press*, Chapter 1). For all groups, hamsters' hibernation was mostly dependant on their energy intake, as those that ingested more energy performed less torpors. Taking this effect into consideration in our model, we observed that the time spent in torpor was also reduced in the lipid rich *RF* and *WS* groups, coherently with what was described by Weitten et al. (2018). We also observed no diet induced changes in hibernation offset. In this species, gonadal regeneration necessitates a torpor-less euthermic period. Thus, hamster typically spend a few weeks active in their burrow before emerging to start reproduction (a period corresponding to our post-hibernation; Siutz et al., 2016). Hibernation end have thus been shown to be regulated by an endogenous circannual clock which allows reproduction anticipation (Monecke and Wollnik, 2005). Therefore, even though lipid rich diets reduced torpor use, it seems they did not promote an earlier, endogenously-regulated, hibernation end.

The similar hibernation characteristics in all groups induced a homogenous mass loss, over the 4.5 months of hibernation. However, differences could be observed between groups during the post-hibernation period, as a higher lipid intake allowed hamsters to gain more mass, making *RF* and, to a lesser extent, *WS*, the more favourable diets. Hamster's decline has been linked to a decreased body condition at the end of post-hibernation (Tissier et al., 2016). Therefore, lipid-rich crops such as *RF* and *WS* appear to be a promising lead to favour the species.

Our laboratory conditions were representative of hibernation conditions in the wild, since the ambient temperature was similar to that of burrows at a depth of 2 m, and the food we provided was the same as that available to the hamster in the wild (Burda et al., 2007; Nechay et al., 1977). In our experimental set up, differences from the wild arise from the feeding protocol. Larger stocks, like the ones that hamsters can constitute in the wild, have been shown to inhibit hamsters' torpors (Siutz and Millesi, 2017). Thus, crops nutritional content may shape hibernation more strongly in wild condition and increase the benefit of lipid rich crop seeds.

#### **b. Link between hibernation and reproduction:**

An increased body mass at the end of post-hibernation was linked to an increased number of litters. The number of litters produced per year have been shown to be critical to allow a positive population dynamic (Leirs, 2003). Thus, the higher body condition allowed by *RF* and *WS* diets is quite relevant. Moreover, we also found that the *RF* and *WS* diet had a direct positive effect on reproductive success. Thus, mass and diet effect covaried and the weaker mass effect was hardly distinguishable. When released in the enclosure, hamsters from all groups quickly gained body mass, which was much higher at first parturition (more than 260g) than at the release (mean at 190g). Thus, the deleterious effect of a diet on the body mass at the end of winter could be compensated by a subsequent mass gain, as it has already been observed by Gérard et al. (*in press*, Chapter 1) in a study where hamsters having lost the highest mass during hibernation had the highest number of pups thanks to a change in spring diet.

Hamsters reproductive success is also known to be enhanced by an earlier reproductive readiness (Franceschini-Zink and Millesi, 2008; Hufnagl et al., 2011). In our study, first litters occurred 35 days after the release in the *W*, *WS* and *RF* groups, meaning that successful mating events occurred approximately 16 days after release (assuming a gestation period of 19 days). This delay could be an effect of release stress, delaying reproduction while hamsters would settle in the enclosure. In those groups, the synchronous release would have prevented hamster ready to reproduce earlier from doing so. Diets effect could thus have been reduced. On the other hand, *ML* reproductive onset was delayed by an additional 16 days. This delayed reproductive readiness might be explained by a slowed mass gained in the enclosure, or by nutritional limitations discussed below.

### c. Reproduction:

During the active season, all females attempted reproduction and had at least one litter. Nevertheless, reproductive outputs were very contrasted between *W* and *ML* groups, which produced 7 pups per female, and *RF* and *WS*, which had 15.

*W* and *ML* females reproduction followed a similar pattern, with most pups weaned being from the first litters, while the 2<sup>nd</sup> and 3<sup>rd</sup> litter were much smaller (and completely failed in the case of *W*). Reproductive failure was expected in the *W* protein-poor diet due to severe protein deficiency, which was demonstrated by Tissier et al. (2016; 2018) in laboratory (2 pups weaned per litter; 2016) and semi-natural (1 pup weaned per litter; 2018) conditions. In our study, females had both an access to more males (3 plus the dispersing ones vs one) and wider enclosures (1900 versus 32 m<sup>2</sup>) which were more diverse. Additionally to the sown crops, weeds, mainly goosefoot and mayweed, composed a significant share of the cover (around 20 to 60%). Hamsters have an omnivorous diet, and have been observed on camera traps consuming the supplemented crops grains but also the plants fresh parts, arthropods, and even voles, items whose dry mass contains 20 to 60% of proteins (Tissier et al., 2019, Heuzé et al., 2017). Therefore, diet enrichment appears to have preserved the *W* group from proteins deficiencies, thus allowing reproduction to occur. Nevertheless, mothers appeared unable to wean the 2<sup>nd</sup> and 3<sup>rd</sup> litters. This might illustrate that *W* female had trouble dealing with reproductive cost (discussed below), which would be coherent with the fact that they had a significantly lower mean body mass through reproduction compared to the other group.

On the opposite, *ML* females weaned (a few) pups from 2<sup>nd</sup> and 3<sup>rd</sup> litters. *ML* hamsters were expected to show a higher reproductive success than *W* ones, linked to the higher protein content of the lablab beans and green parts. It is not possible however to estimate how much fresh protein lablab was consumed by hamsters in the enclosure. *ML* reproductive outputs indicate that hamsters did not suffer from the complete niacin deficiency induced by monotonous maize diets (Tissier et al., 2017, 2016). Thus, niacin, or its tryptophan precursor, appears to be provided, at least in some extent, by either lablab beans or green parts, or other food sources in the hamsters' environment. Nevertheless, females from this group still had small litters (even though *ML* females had the same body mass as *RF* and *WS* females), and showed a delayed reproductive onset, which might be the result of niacin or another nutrient shortage (Speakman, 2008).

*WS* and *RF* consistently produced 3 to 4 litters. Such success is much higher than the current one reported in wild populations and consistent with positive population scenarios (Franceschini-Zink and Millesi, 2008; Leirs, 2003; Surov et al., 2016). Interestingly, the first litter size was similar in all groups. Thus, higher reproductive outputs were permitted by larger 2<sup>sd</sup>, 3<sup>rd</sup> and/or 4<sup>th</sup> litters. *WS* females had

litters of same size than the *W* and *ML* litters, but were able to produce 1 to 2 additional litters, while *RF* females systematically had 3 large litters. Litter size and pups' growth were dependent on diet and mothers' body mass, while the delay between two litters was litter-size dependent. Those factors are linked to the ability of mothers to cope with and recover from the high cost of pups' rearing. In mammals, reproduction is limited by mothers' energy constraints (Speakman, 2008). Thus, mammalian females might consume their body reserves to raise offspring. Nevertheless, hamsters are reported to compensate for this loss over the reproductive season (Franceschini-Zink and Millesi, 2008). In our study, hamsters' access to proteins appeared sufficient to perform reproduction, as suggested by the *W* group. Thus, the *RF* and *WS* increased reproductive success can be attributed to more available or concentrated lipidic energy sources. During reproduction, the mean delay between litters was 30 days and as low as 19 days, meaning that females were commonly lactating and gestating at the same time. Considering the high cost of both those functions, energy investment would have been particularly intense, and the need for efficient energy acquisition very high (Speakman, 2008). The most energy concentrated source are lipids, a macronutrient that was present in rapeseed and soybean grain, while being very scarce in *W*, *ML* and crops and weeds fresh parts (Table 1.S1, Heuzé et al., 2017).

Presence of lipid rich grains in hamster's environment therefore appears as a promising lead to favour reproductive success. In the wild, seeds availability and harvest timing during hoarding is thus a key aspect to consider. Indeed, if hamsters did not manage to build up long lasting food stocks, said grains would not be available until crops maturity, a few months after reproductive onset. Such considerations of reproductive timing are also critical to favour hamsters survival in the wild (La Haye et al., 2014). *ML* and *WS* last litters were born in August, while the hamster's annual cycle is strongly constrained by hibernation. This implies a reduced time to grow and hoard food and thus a reduced chance of winter survival for both mothers and pups. This issue is quite relevant as only an estimated 20% of pups are recruited in the population (Franceschini-Zink and Millesi, 2008). Oppositely, early born pups have recently been shown to be able to have two litters in their birth year under optimal conditions (Fleitz et al., 2024). Hibernation and reproduction can thus be favoured by accelerated growth, as permitted by *RF* and *WS* diets. Pups' growth could only be assumed linear from birth to first capture, a period including both lactation and autonomous feeding in variable and unknown proportion. This is a simplification, as growth can slow after weaning before reaching a plateau (Weitten et al., 2018). Nonetheless, pups ages, mass and size were linearly linked in the window that we followed (from body mass of 0 to approximately 175g), coherently with what is described in the literature (Vohralík, 1975). Thus, the marked growth differences remain informative regarding pups' responses to their environment. Faster growth is known to be favoured in late born garden dormice (Mahlert et al., 2018), consistently with what was observed in our study. A beneficial diet, both through their autonomous

feeding and their mother's milk, could also impact pup's growth. Milk quality and quantity is known to depend on the mother's diet and especially on the quantity of lipids available in its environment (Ofstedal, 1984). Lipid-rich diet can therefore be expected to improve pup's survival through improved growth.

d. Conclusion:

Our results highlight the need to diversify food sources in the environment of wild hamsters. Current monocultural plots are larger than hamsters home range and provide only one crop with minimal enrichments. Implementing nitrogen fixating legumes, and using agroenvironmentally friendly practices to promote biodiversity in farmland appear efficient to provide protein levels sufficient for hamsters' reproduction, though it is not sufficient to maximise reproductive success.

In this context, lipid-rich food appears promising to promote a better body condition of hamsters, especially after hibernation, and an overall better reproduction. To implement lipids, the main solution would be to promote lipid-rich crops such as rapeseed or soybeans. Nevertheless, key aspects such as timing of grain maturation or predation were not considered in this study. Matching of crops phenology with hamsters hoarding phase and promotion of vegetal cover during the active season thus need to be evaluated. To promote vegetal cover, association of spring and winter crop would be ideal. Thus, implementation of crop association such as winter wheat & spring soybean or winter rapeseed & spring fava bean are promising leads for the conservation of the common hamsters.

## **Acknowledgments**

Authors would like to express their deep gratitude toward every person that participated in the trapping sessions. We therefore thank our interns Carlotta Zanon, Zoé Sins, Marie Leroy, Agathe Roselli and Cloé Graff as well as our volunteers Laura Charlanne, Nicolas Joly, Julie Fleitz, Arthur Hebrard, Meven Le Brishoual, Anouk Charlot, Tiphaine Devaux, Robin Joannis, Louis Rubini, Lorène Garnier, Jehan Coentin, Marjorie Humbert, Nicolas Spanier, Stephanie Szollosy, Justin Chambrelin, Léa Debrut, Jeremy Pacary, Reinier Van Den Berg, Caroline Denechaud, Thomas Degraeve, Camile Lemonier and Fabrice Capber. We thank the Chambre d’Agriculture d’Alsace for their agronomical advices, as well as the Office Français de la Biodiversité for the hamster traps loaning. We also thank SOCOS for the providing and maintenance of the enclosure. We would also like to thank Hélène Gachot, David Bock, Aurélie Hranitzky and Nicolas Spanier of the housed animal unit for their much-needed support though animal care. Finally, we thank Florian Kletty, Julie Fleitz and Théo Constant for their help and advice during the project design.

## **Authors contribution:**

T. Gérard: conceptualization, methodology, field data collection and curation, laboratory and genetic analyses, statistical analysis, project administration, original draft writing. H. Chignec: field data collection and curation, laboratory and genetic analyses, project administration, review original draft. A. Saussais: field data collection and curation, statistical analysis, review original draft. C. Poteaux: genetic analyses, review original draft. E. Long: genetic analyses, review original draft. J-P. Robin: data curation, laboratory analyses, supervision, validation, methodology, review original draft. S. Zahn: laboratory analyses, review original draft. C. Hibold: conceptualization, resources, supervision, funding acquisition, validation, review original draft, project administration

### III. Principaux résultats

Pendant la saison hivernale, les quantités de nutriments ingérées par les hamsters étaient fortement biaisées entre *W* et *ML* d'une part (les hamsters de ces groupes ayant eu un fort apport en carbohydrates) et *RF* et *WS* d'autre part (les hamsters de ces groupes ayant eu un fort apport en lipides et protéines ; voir Figure 2.2 et table 2.S2). Cette différence d'apport nutritionnel était significative durant l'hibernation et la post-hibernation, à l'exception de la quantité de protéines ingérées, qui n'a été significativement différente qu'entre les groupes *WS* et *W* pendant l'hibernation (Figure 2.1 et Table 2.S2). Pendant l'hibernation, la perte de masse a été équivalente dans tous les groupes. Comme dans l'étude du Chapitre 1, la variabilité des consommations alimentaires au sein des groupes a gommé l'effet de la composition des régimes sur le comportement d'hibernation. Néanmoins, à consommation égale, les hamsters des groupes *RF* et *WS* ont eu tendance à réaliser moins de torpeurs (voir Figure 2.3). Les hamsters qui passent plus de temps en torpeur ont perdu plus de masse, en raison d'un apport énergétique moindre. Les différents régimes n'ont pas induit de différence dans la date de fin d'hibernation (voir Figure 2.4). En revanche, en post-hibernation, une différence de prise de masse a été observée entre les groupes (voir Figure 2.4). Celle-ci était corrélée à la consommation en lipides des hamsters. Ainsi, les femelles du groupe *RF* sont sorties d'hibernation avec une masse moyenne de  $210 \pm 6$  g, c'est-à-dire de 20 g supérieure à celle d'entrée en hibernation. Les hamsters du groupe *WS* avaient une masse moyenne de  $190 \pm 6$  g (+0 g par rapport au début d'hibernation) et ceux des groupes *W* et *ML* de  $170 \pm 6$  g (-20 g par rapport au début d'hibernation ; Figure 2.4).

Les régimes ont eu un fort effet sur la reproduction, qui était confondant avec l'effet qu'ils ont eu sur la dynamique de masse en post-hibernation. De plus, la date tardive des lâchers en enclos n'a pas permis à des hamsters éventuellement prêts à se reproduire plus tôt de le faire. De fait, dans cette étude, le lien entre hibernation et reproduction est faible. Seul un effet de la masse en fin d'hibernation sur le nombre de portées produites a pu être montré (voir Figure 2.5). Or, chez les hibernants, la phénologie de la reproduction et de l'hibernation sont interdépendantes (Humphries et al., 2003). Une sortie d'hibernation précoce, en meilleure condition corporelle, est associée à un meilleur succès reproducteur (Siutz et al., 2016). L'effet du régime pendant la saison d'hibernation serait probablement plus impactant en milieu sauvage.

La reproduction des hamsters a pu débuter après les lâchers en enclos le 19 Avril. Les premières mises-bas ont été observées en moyenne autour du 24 mai dans les groupes *W*, *WS* et *RF*. Considérant une période de gestation de 19 jours, cela implique que les premières fertilisations soient survenues 16 jours après le lâcher, suggérant un temps d'acclimatation à l'enclos où une non réceptivité des femelles.

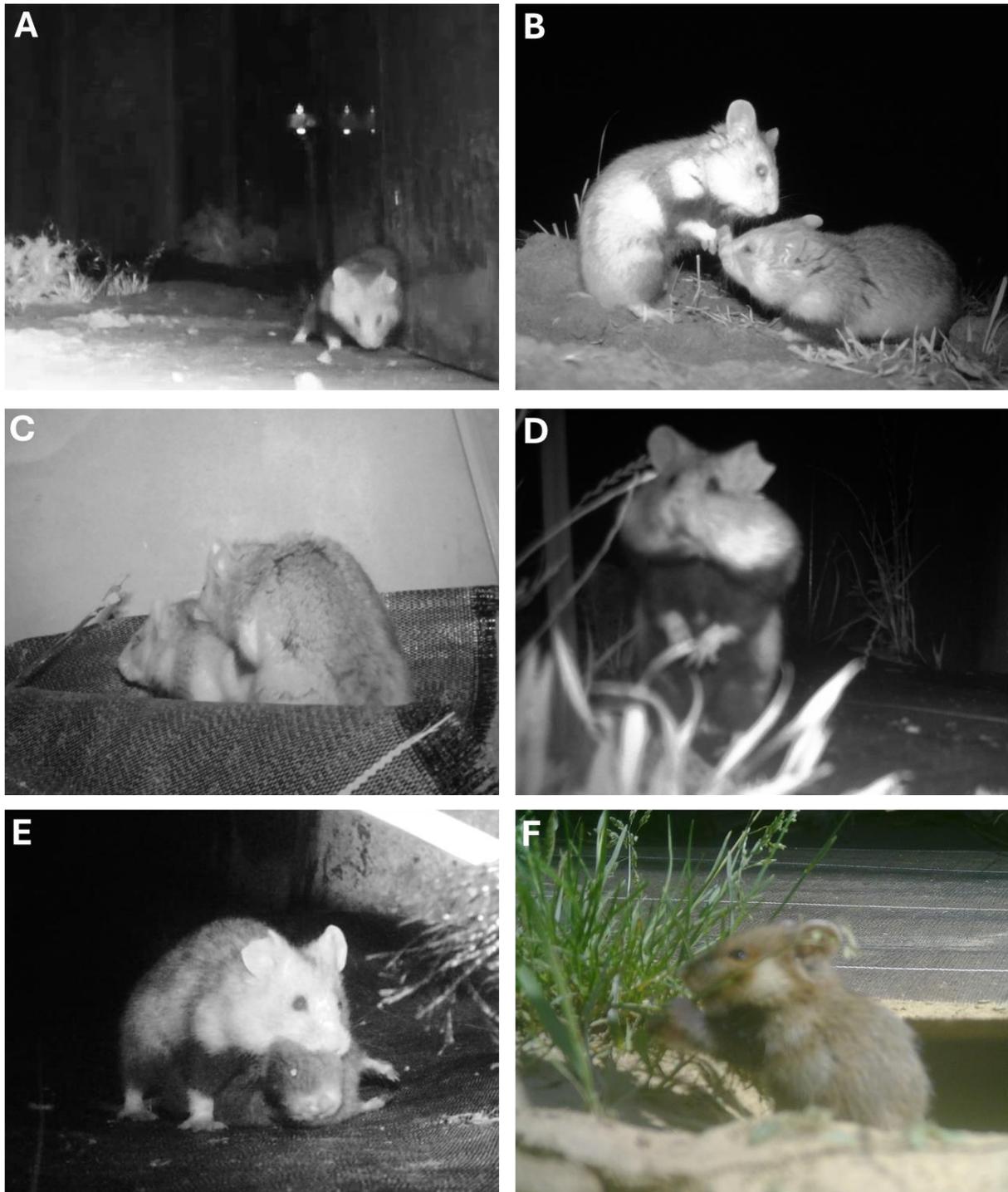
Les femelles du groupe *ML* ont mis bas pour la première fois avec un retard de 16 jours supplémentaires en comparaison aux autres groupes, ce qui peut être dû aux limitations nutritionnelles discutées ci-après.

Le milieu semi-naturel a permis un succès annuel moyen de  $11.2 \pm 1.1$  petits, avec des extrêmes de 0 et 23 petits par femelle (toutes portées confondues), et de 0 à 10 petits par portée. Les conditions expérimentales étaient donc meilleures qu'en laboratoire, où le succès reproducteur par femelle était de 0 à 5 petits. En enclos, les hamsters ont été observés réalisant une variété de comportements naturels, tels que du marquage par les mâles adultes (Figure 2.8.A), de la sélection de partenaire avant accouplement (Figure 2.8.B et C), du stockage alimentaire (Figure 2.8.D), de la prédation sur la faune de l'enclos (Figure 2.8.E), et l'exploration et dispersion naturelle des juvéniles (Figure 2.8.F).

En laboratoire, les hamsters nourris au blé présentent un faible succès reproducteur (en moyenne 2 à 3 petits par femelle si supplémentation avec des vers), qui a été attribué à des carences en protéines. En enclos, les femelles du groupe *W* ont produit en moyenne 7 juvéniles. Ce succès reproducteur suggère que les femelles ont exploité d'autres ressources que les cultures, telles que les adventices ou la faune environnante (Figure 2.8.E et F), limitant ainsi le déficit en protéines. De manière intéressante, nous n'avons pas observé de différence de succès reproducteur entre les femelles des groupes *ML* et *W*, malgré le contenu protéique élevé des graines et des parties végétatives du lablab. De fait, dans nos conditions expérimentales semi-naturelles, les hamsters semblent avoir bien compensé la faible quantité en protéines du blé par d'autres sources alimentaires. Ceci est aussi vrai pour le groupe *ML* qui ne semble pas avoir subi une carence totale en vitamine B3 comme observé en laboratoire. Toutefois, le retard de la première mise-bas et le succès reproducteur réduit dans ce groupe suggèrent que les femelles ont tout de même été limitées nutritionnellement, en vitamine B3 ou en un autre nutriment.

Le succès reproducteur a été favorisé par les régimes *RF* et *WS*, qui ont permis aux femelles de produire en moyenne 15 petits (voir Figure 2.6.A). Ces petits, plus nombreux, ont aussi montré une prise de masse plus rapide, en particulier dans le *RF*. Ce succès reproducteur plus élevé était dû à des portées plus grandes (notamment dans le cas du régime *RF*) et/ou plus nombreuses (notamment dans le cas du régime *WS* – jusqu'à 4 portées : voir Figure 2.6.B). Les portées plus grandes, et la croissance accélérée des juvéniles, étaient associées à une meilleure condition corporelle des mères avant parturition. Toutefois, cet investissement reproducteur plus important ne s'est pas traduit en une condition corporelle dégradée des mères, qui ont montré une masse moyenne équivalente au fil de la saison de reproduction dans les groupes *ML*, *WS* et *RF*, supérieure au groupe *W*. Ces éléments montrent que les mères des régimes *WS* et *RF* ont eu une capacité accrue à supporter les coûts de la reproduction. Dans sa revue de la littérature, Speakman (2008) identifie qu'en l'absence de carences

alimentaires, la dépense énergétique est le facteur limitant principal de la reproduction. Cette dépense est palliée par l'acquisition d'énergie et, en cas de déficit, par la mobilisation des réserves corporelles de la mère. Il est donc logique que des mères de masses plus importantes et pouvant réaliser un apport



**Figure 2.8 : Photographies prises par pièges photographiques à l'enclos. (A)** Mâle marquant un portail entre les sous-enclos. **(B)** Rencontre entre un mâle et une femelle. **(C)** Accouplement. **(D)** Hamster adulte aux abajoues remplies, signifiant qu'il réalise du stockage de nourriture. **(E)** Femelle adulte ayant prédaté un campagnol. **(F)** Juvénile consommant les parties végétatives d'une graminée à la sortie du terrier.

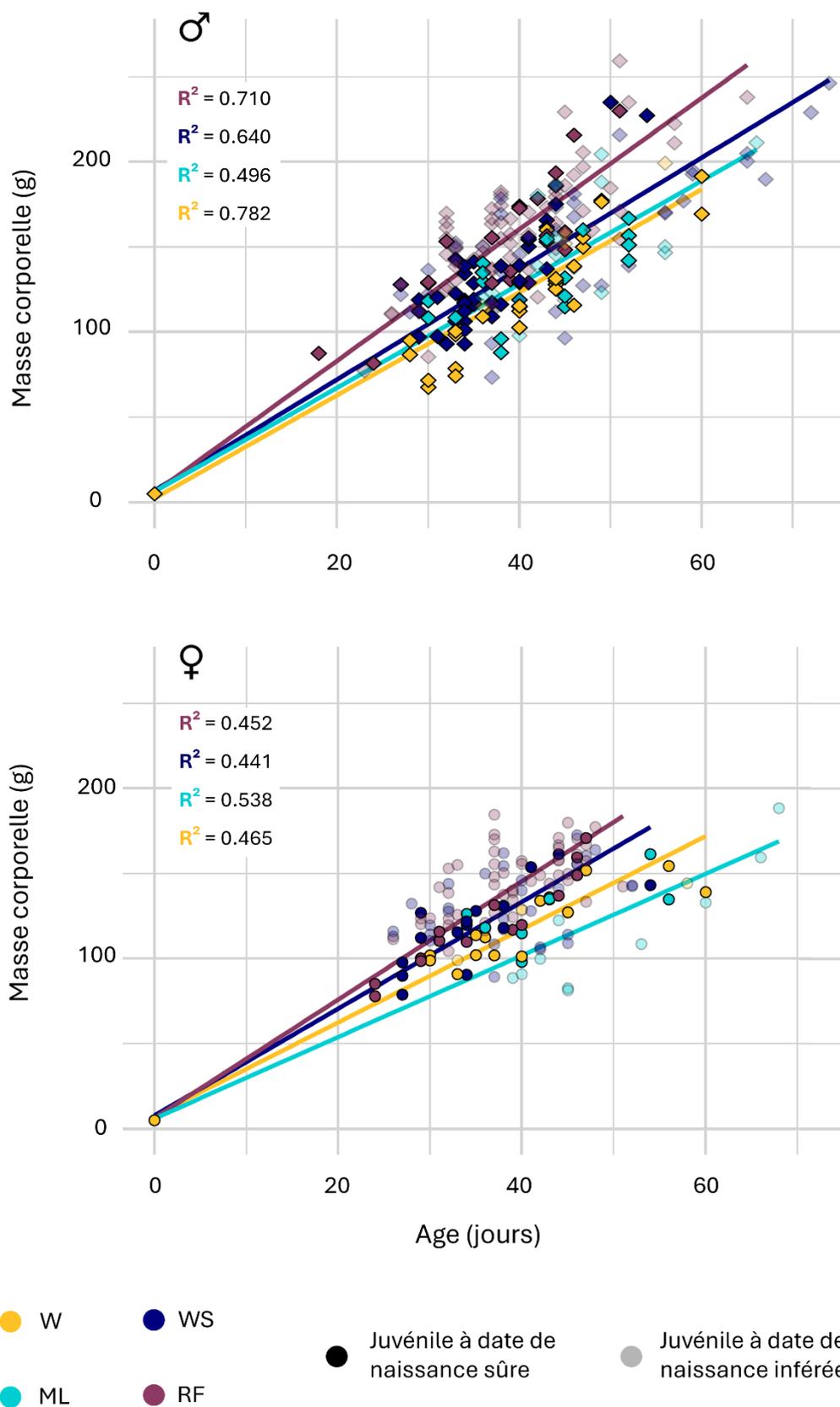
énergétique plus efficace présentent une meilleure reproduction. Les régimes *WS* et *RF* étaient les deux seuls régimes contenant une part importante de lipides, macronutriment qui apporte le double d'énergie par unité de masse (en kJ/g) en comparaison aux carbohydrates et aux protéines (Schneider, 2004). A l'inverse des protéines, les lipides sont rares dans les tissus verts, adventices et arthropodes, les graines des cultures en étant donc la source principale (Heuzé et al., 2017). Ainsi, l'augmentation du succès reproducteur dans les régimes *RF* et *WS* peut être attribuée à leur contenu en lipides. Les oléagineux apparaissent donc prometteurs pour favoriser les hamsters en plein champ.

A l'inverse du contenu nutritionnel des graines très varié, les parties végétatives des cultures et adventices sont, quant à elles, globalement similaires. L'exception concerne les légumineuses dont les parties vertes présentent un taux de protéines plus élevé. En enclos, le couvert différait du plein champ par sa phénologie (date de semis), diversité (présence d'adventices), voire composition (pois à la place de la féverole, deux légumineuses, mais des espèces néanmoins différentes). Les graines ayant été distribuées constamment, l'impact de la qualité du couvert végétal a probablement été limité. Les hamsters avaient accès en continu aux graines, au contenu énergétique et nutritionnel particulièrement concentré. En plein champ, ceci peut refléter la consommation des réserves effectuée l'année précédente par les hamsters. Néanmoins, celle-ci n'est pas possible si les réserves ont été intégralement consommées ou détruites pendant l'hiver. Cette disponibilité constante a effacé l'effet de la temporalité des cultures. Les graines de colza et soja ne sont disponibles qu'en juin et septembre, après les premières mises-bas. En plein champ, la date de maturité des cultures sera donc un important aspect à prendre en compte dans de futures études.

## IV. Complément d'information et ouverture

### a. Estimation de la date de naissance des hamsters en fonction de leur vitesse de croissance

Dans cette étude, la vitesse de croissance des juvéniles a été considérée linéaire pour estimer rétrospectivement leur date de naissance et pour l'analyse de leur croissance. Or, chez les mammifères, la prise de masse ralentit souvent au sevrage, l'alimentation autonome étant moins efficace que la lactation (Lui and Baron, 2011). La masse des animaux se stabilise ensuite lorsque leur croissance est terminée. Chez le hamster, une inflexion de la prise de masse se produit en laboratoire entre 150 et 200 g (Vohralík, 1975). Dans cette étude, nous avons capturé les hamsters après leur sevrage, et avant la fin de la croissance.

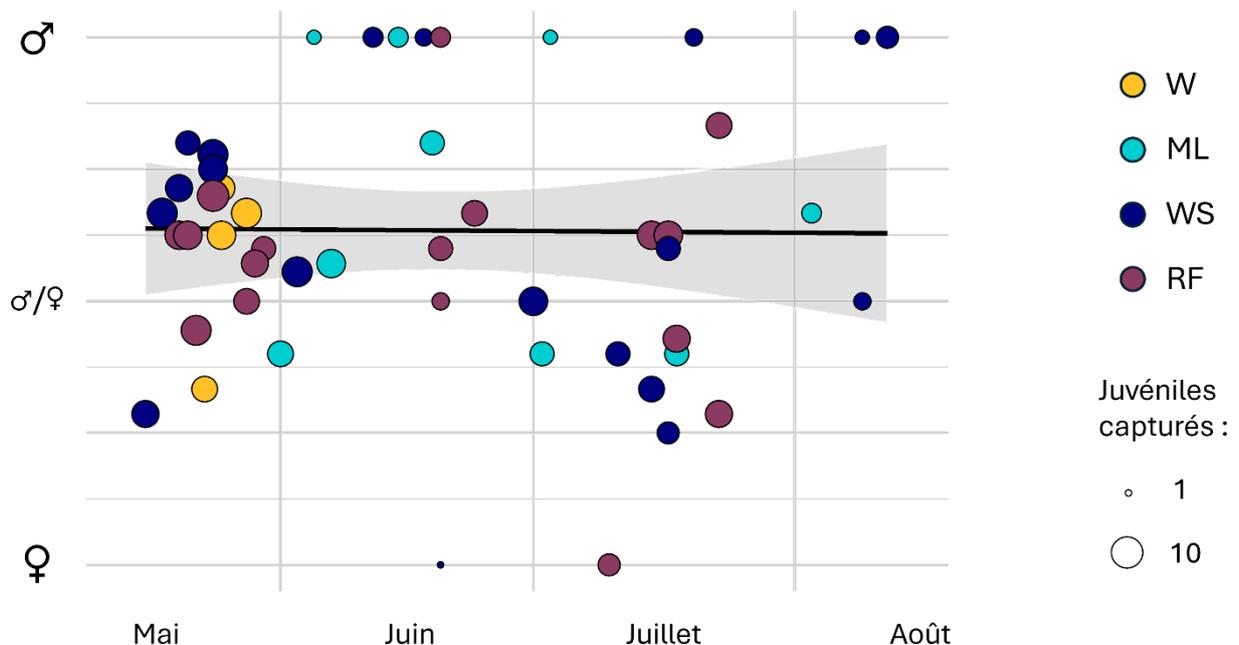


**Figure 2.9 : Relation entre l'âge et la masse des juvéniles mâles (♂) et femelles (♀).** La transparence des points indique si la date de naissance des juvéniles était sûre (voir Chapitre Méthodologie) ou estimée. Les points et courbes de régressions sont colorés par régime. Les coefficients de détermination ( $R^2$ ) correspondent aux droites de régression de chaque groupe.

La Figure 2.9 présente le rapport entre âge et masse pour les juvéniles capturés en 2022. Les coefficients de détermination suggèrent que la répartition des points est effectivement cohérente avec une relation linéaire entre âge et masse pendant la période de suivi des juvéniles.

La répartition des points (linéaire) est néanmoins dépendante de la méthode utilisée pour attribuer les petits à une date de naissance (basée sur le postulat que la relation serait linéaire). La méthode d'attribution pourrait donc avoir artificiellement contribué à l'observation de cette linéarité. Toutefois, nos assignations semblent robustes, la différence entre les dates de naissances théoriques et les parturitions des mères était en moyenne de 5 jours, tandis que l'écart entre deux portées était en moyenne de 30 jours (minimum 19). Peu de petits ( $n = 17$ , soit 5% des juvéniles) ont donc présenté une date de naissance théorique dont l'attribution à une date de parturition était ambiguë. Par ailleurs, sur la Figure 2.9, la répartition des points des juvéniles à naissance sûre (voir Chapitre Méthodologie) et estimée se recoupe largement, ce qui suggère que les croissances sont cohérentes.

#### b. Sex-ratio

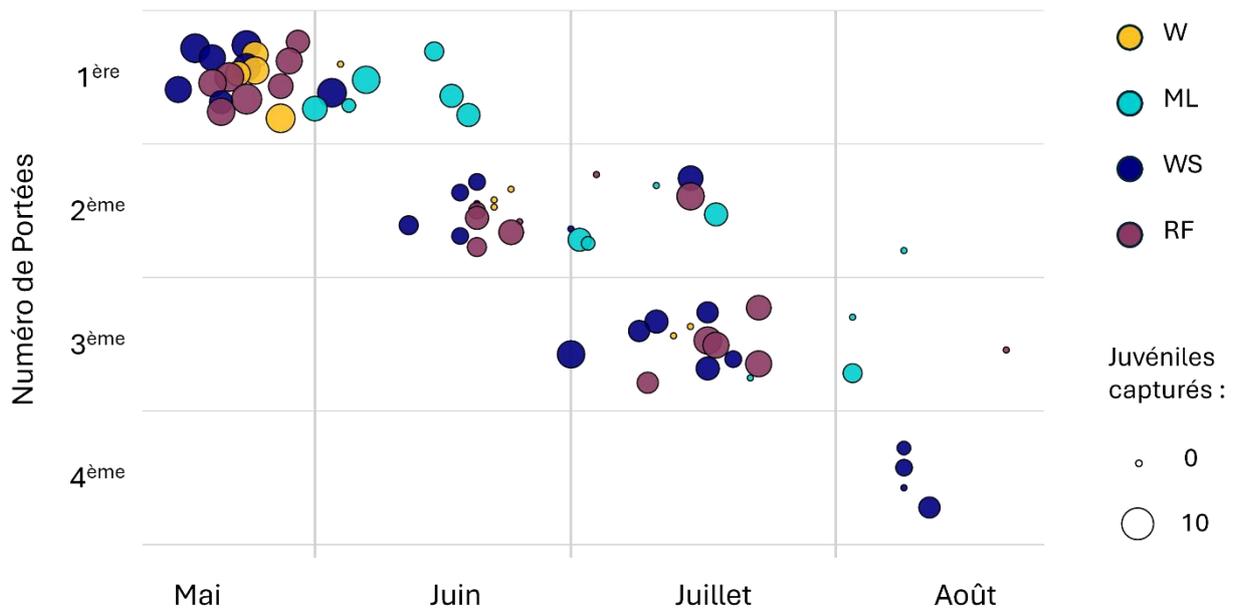


**Figure 2.10 : Sex-ratio des portées observées en enclos en 2022 en fonction de la date.** Les portées dans la moitié haute du graphique sont composées en majorité de juvéniles mâles ( $\sigma$ ) et celles du bas de juvéniles femelles ( $\varphi$ ). La couleur des points indique le groupe et la taille des points indique la taille de portée. La droite de régression montre l'évolution (nulle) du sex-ratio au fil de la saison de reproduction.

Dans la littérature, le *sex-ratio* des portées de hamsters est décrit comme équilibré (Surov et al., 2016), comme le sont les portées nées dans les élevages. En enclos, le *sex-ratio* observé chez les juvéniles était équilibré dans le groupe *W*, mais fortement biaisé en faveur des mâles dans les groupes *WS*, *RF* et *ML*, qui ont représenté 63.3% des juvéniles capturés (voir Figure 2.10). Ce déséquilibre peut être dû à un *sex-ratio* biaisé à la naissance, ou à une survie au sevrage réduite des juvéniles femelles. Sur les 320 petits identifiés, 272 ont été capturés ou recapturés à une masse dépassant 140 g et ramenés à l'animalerie. Au sein des juvéniles ramenés, 59.5% étaient des mâles. Le *sex-ratio* était donc similaire entre captures et rapatriement au laboratoire (quelques semaines plus tard), suggérant que la survie des femelles après sevrage était équivalente à celle des mâles. Par ailleurs, les régimes *WS* et *RF* étant particulièrement favorables à la reproduction, une forte survie au sevrage, *a minima* dans ces régimes, est probable. Certaines études chez les rongeurs ont montré que la condition corporelle des mères, en lien avec l'alimentation, peut avoir un effet sur le *sex-ratio* des portées (revue de Rosenfeld and Roberts, 2004), des femelles en meilleure condition corporelle pouvant produire davantage de mâles. De fait, des régimes pauvres en lipides augmenteraient la proportion de femelles. Dans nos modèles, nous n'avons pas identifié de facteurs impactant le *sex-ratio*, que ce soit le régime (lm,  $p = 0.783$ ), le numéro de portée (lm,  $p = 0.596$ ), la date de naissance (lm,  $p = 0.978$ ), la taille de la portée (lm,  $p = 0.095$ ), ou la condition corporelle de la mère (lm,  $p = 0.614$ ). Il est possible que toutes les femelles suivies aient été en bonne condition, ce qui aurait favorisé la production de mâles. Dans une optique de conservation, le *sex-ratio* des portées peut être important. Les femelles sont le facteur limitant de la production de petits, et un moindre nombre d'entre elles peut négativement impacter la dynamique des populations. Néanmoins, les faibles densités de population exposent les femelles au risque de ne pas trouver de mâles pour s'accoupler. Les mâles ayant un domaine vital plus large (1.8 ha contre 0.3 ha pour une femelle), un nombre plus important d'entre eux pourrait augmenter les chances de rencontre. La question du *sex-ratio* des portées reste donc à investiguer.

### c. Temporalité des portées

Dans cette étude, les hamsters ont été lâchés après l'hibernation, ce qui a pu se traduire par une synchronisation du début de la reproduction. Cet aspect a empêché de mettre en évidence un clair effet de l'hibernation sur la reproduction. Néanmoins, l'année suivante, des hamsters ayant hiberné en enclos (femelles lâchées fin septembre 2022, s'étant reproduites librement en 2023,  $n = 2$ , dû à une mauvaise survie hivernale – voir Chapitre 4) ont eu leurs premières portées les 24 et 28 mai, c'est-à-dire au même moment que les hamsters de l'année 2022. La temporalité des naissances en enclos



**Figure 2.11 : Temporalité des portées au fil de la saison de reproduction.** Les portées sont classées par rang (1ère, 2ème, 3ème et 4ème portées). La couleur des points indique le groupe et la taille des points indique la taille de portée.

semble donc tout de même représentative de la cyclicité naturelle des hamsters, malgré la contrainte imposée par le lâcher. Celle-ci est représentée en Figure 2.11. Le lien entre hibernation et reproduction en enclos restera quant à lui à étudier plus en détail (voir Chapitre 4). Les premières portées ont été synchrones dans les groupes *W*, *WS* et *RF*, et retardées dans le groupe *ML*. En raison du délai supplémentaire de 16 jours pour le groupe *ML*, et d'une quatrième portée pour le groupe *WS*, les individus de ces groupes sont les seuls à avoir terminé leur reproduction avec des portées viables (à minima 1 petit capturé) en août. En enclos, le succès reproducteur d'une femelle a été quantifié comme le nombre de ses petits capturés pendant la saison de reproduction. Néanmoins, ces petits ne contribueront à la dynamique de la population que s'ils se reproduisent eux-mêmes. Fleitz et al. (2024) ont récemment montré que des jeunes pouvaient se reproduire l'année de leur naissance, s'ils sont nés suffisamment tôt. De telles conditions correspondraient aux juvéniles nés de la première portée, fin mai. Pour les autres, la reproduction ne peut se faire qu'après une première hibernation. La survie hivernale est donc critique (La Haye et al., 2014). Cette survie peut être favorisée par une croissance importante et la possibilité de réaliser des réserves alimentaires suffisantes. Ainsi, pour favoriser les portées tardives et le recrutement des juvéniles, la disponibilité de graines, de préférence oléagineuses (comme illustré par la croissance plus rapide dans les groupes *WS* et *RF*), est à favoriser.

Points clefs du Chapitre 2 :

- L'intérêt des régimes pour l'hiver a été lié à une prise de masse en post-hibernation plutôt que pendant l'hibernation.
- Cette prise de masse en post-hibernation a été favorisée par les lipides des régimes *RF* et *WS*.
- En enclos, les hamsters du groupe *W* ont eu un meilleur succès reproducteur qu'en laboratoire, permis par un enrichissement important du milieu par les parties végétatives des cultures, les adventices, et la faune.
- Le succès reproducteur (nombre et croissance des juvéniles) des groupes *WS* et *RF* a été stimulé par la présence de lipides dans l'alimentation.
- Les lipides sont principalement fournis par les graines de cultures, rendant les oléagineux particulièrement bénéfiques.
- L'effet de la temporalité de la disponibilité des graines, ainsi que le lien entre hibernation et reproduction, restent à étudier.



## - Chapitre 3 -

### Compromis entre maintenance somatique et reproduction des femelles



Les travaux présentés dans ce chapitre ont été au cœur du stage de Master 2 de Roméo Belardi, qui a contribué à l'acquisition, au traitement et à l'analyse des données.

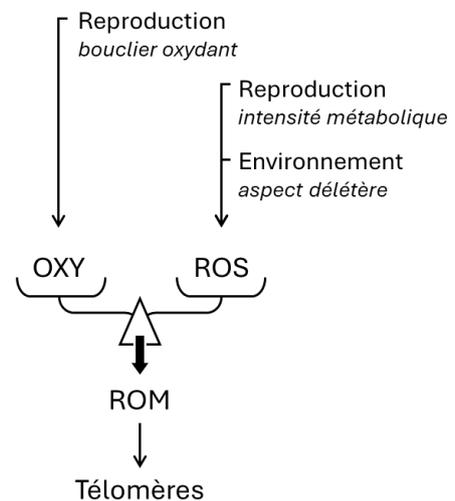
# I. Introduction

Les travaux présentés dans les chapitres précédents ont permis de préciser quels sont les besoins nutritionnels des hamsters et comment ceux-ci impactent le succès reproducteur des femelles. Néanmoins, ils n'ont que peu abordé les mécanismes physiologiques sous-jacents. C'est pourquoi, dans ce chapitre, je viserai à établir les liens entre les cultures, la reproduction, et les coûts physiologiques associés.

La gestation et le soin des jeunes par les femelles impliquent une variété d'adaptations énergétiques, morphologiques et comportementales (revue des mammifères, Lee and Beery, 2024; Speakman, 2008). Chez les rongeurs, une hormone maternelle essentielle dans la régulation de ces adaptations est l'ocytocine. L'**ocytocine** est produite avant la parturition et durant le soin maternel (*Rattus norvegicus*, Higuchi et al., 1985). Celle-ci est liée au déclenchement de la mise-bas (revue de la littérature, Blanks and Thornton, 2003), à la mise en place des comportements de soins (*Mus domesticus*, McCarthy, 1990) et à la lactation (*Rattus norvegicus*, Higuchi et al., 1985). L'ocytocine possède également des effets anxiolytiques, inhibant notamment la sécrétion de **cortisol** (hormone du stress ; revue de Takayanagi and Onaka, 2022). Chez le hamster commun, une réduction des taux d'ocytocine est associée à une chute du succès reproducteur (développé ci-après ; Tissier et al., 2017).

La reproduction induit des coûts pour l'organisme en lien avec l'investissement reproducteur. La théorie des traits d'histoire de vie postule que reproduction et maintenance somatique sont soumises à des contraintes énergétiques communes, empêchant un investissement maximal simultané dans ces activités (Blount et al., 2016; Stearns, 1992). Dans un contexte énergétiquement limitant, un investissement plus important dans la reproduction se ferait au détriment de l'espérance de vie (Stearns, 1992). Cet effet s'illustre par exemple par la corrélation entre investissement reproducteur et réduction de la longueur des télomères d'un individu (revue de la littérature, Sudyka, 2019; *Urocyon v. columbianus*, Viblanc et al., 2022). Les **télomères** sont des séquences non-codantes à l'extrémité des chromosomes dont la longueur se réduit au fil des divisions cellulaires. La longueur de ceux-ci est communément utilisée comme biomarqueur de la sénescence (revue de la littérature, Stier et al., 2015). En effet, le raccourcissement des télomères a été associé à l'intensité du métabolisme et identifié comme un indicateur de qualité individuelle et un prédicteur de la survie chez un large panel d'espèces (*Thalassarche melanophrys*, Angelier et al., 2019; révisé par Reichert and Stier, 2017). Ainsi, la capacité des animaux à compenser les coûts physiologiques de la reproduction est déterminante pour favoriser à la fois succès reproducteur et survie.

L'impact de la reproduction sur la maintenance somatique s'explique par les importants coûts physiologiques qui y sont associés (Speakman and Garratt, 2014). L'un des mécanismes principaux identifié est lié au déséquilibre de la balance oxydante (Reichert and Stier, 2017). La balance oxydante résulte de l'équilibre entre la production de **dérivés réactifs de l'oxygène (ROS)** par la chaîne respiratoire mitochondriale et leur gestion par les capacités antioxydantes des cellules (révisé par Bergamini et al., 2004). Les **capacités antioxydantes** (abrégées **OXY**) sont assurées par des enzymes et molécules en mesure de réduire les composés oxydants. Si les capacités antioxydantes sont trop faibles pour compenser la production de ROS, l'organisme peut souffrir de stress oxydant. En effet, les ROS peuvent réagir avec des lipides, des protéines ou des molécules ADN, entraînant des dégâts cellulaires et formant des **métabolites de l'oxygène réactif** (abrégés **ROM** ; Bergamini et al., 2004; balance illustrée dans le diagramme ci-dessous). Il a été montré qu'un taux plus important de ROM est lié à un raccourcissement plus rapide des télomères (Kirkwood, 2005). Pendant la reproduction, l'augmentation de la dépense énergétique passe par une mobilisation accrue des chaînes respiratoires mitochondriales et donc une synthèse plus importante de ROS (revue chez les oiseaux, Wiersma et al., 2004). Dans certains cas, ceci entraîne une augmentation du stress oxydant (Speakman and Garratt, 2014). Néanmoins, chez certaines espèces, la reproduction a été associée à une augmentation d'OXY, favorisant un « bouclier oxydant » (Blount et al., 2016; Viblanc et al., 2018). La capacité des organismes à faire face au stress physiologique engendré par la reproduction est donc particulièrement bien illustrée par la balance oxydante.

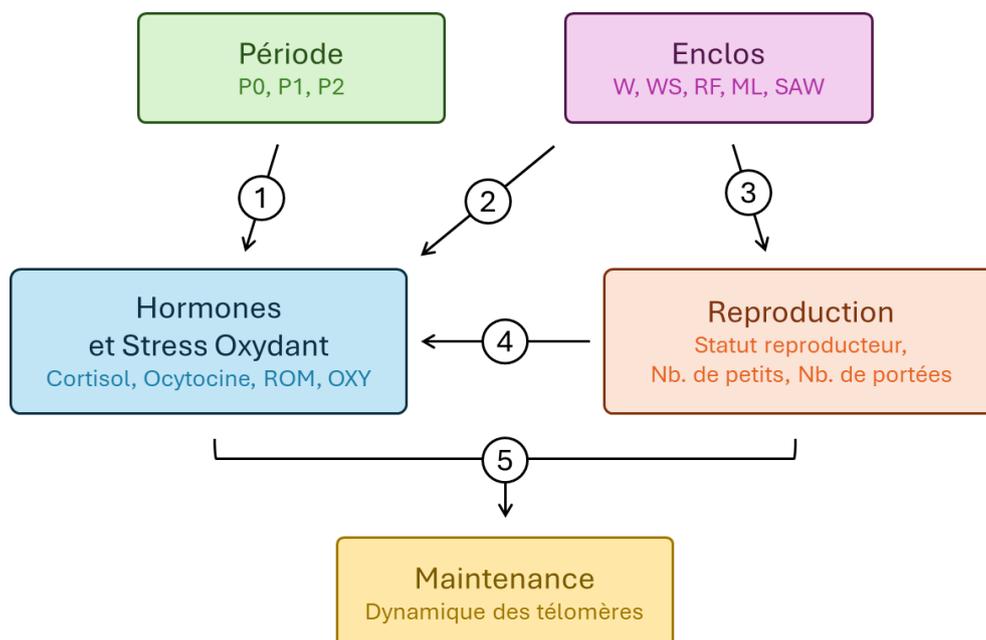


Indépendamment de la reproduction, les taux hormonaux, la maintenance somatique et la balance oxydante des animaux sont aussi dépendants de facteurs endogènes (cyclicité circadienne ou circannuelle) et exogènes (environnementaux). La balance oxydante est impactée par une restriction alimentaire (rongeurs, Geiger et al., 2012; Walsh et al., 2014), des carences nutritionnelles (*Rattus norvegicus*, Arruda et al., 2009) et plus globalement par les environnements délétères (revue de la littérature, Iakovou and Kourti, 2022). Le stress oxydant peut aussi être lié à une augmentation des taux de cortisol (revue de la littérature, Spiers et al., 2015). Chez le hamster commun, les taux de cortisol des mâles augmentent pendant la reproduction (ici quantifiés via les métabolites fécaux de glucocorticoïdes - molécules de la famille du cortisol - ; Franceschini et al., 2007). Ce résultat n'est cependant pas observé chez les femelles, ce qui suggère que cette augmentation est liée à la compétition des mâles pour l'accès à celles-ci. Par ailleurs, il a été montré qu'une alimentation monotone, à base de maïs par exemple, entraîne une réduction des taux d'ocytocine, associée à des comportements infanticides (Tissier et al., 2017). Ainsi, il existe des liens étroits entre balances

oxydante et hormonale, maintenance somatique, reproduction et environnement. Dans ce contexte, nous nous sommes intéressés aux liens entre succès reproducteur, stress physiologique et maintenance dans le contexte d'environnements variables sur le plan nutritionnel.

Pour ce faire, nous avons suivi 32 femelles lâchées en mai 2023 dans 5 enclos ensemencés de cultures différentes. Les régimes Blé (**W**), Blé-Soja (**WS**), Colza-Féverole (**RF**), Maïs-Lablab (**ML**), identiques à l'année précédente (présentée en Chapitre 2), ont été répétés. Les tests ont été complétés d'une cinquième association de cultures : un méteil de Tournesol-Luzerne-Blé (**SAW**), représentatif des mélanges semés dans les bandes de couvert diversifiées des zones de protection du hamster en Alsace (voir Chapitre 5). Les femelles ont été suivies durant la saison de reproduction jusqu'en septembre. Les petits ont été capturés et attribués à leurs parents par analyses génétiques. Différents prélèvements biologiques ont été effectués avant lâcher (P0), à 45 jours (P1) et à 95 jours post-lâcher (P2) : des prélèvements tissulaires pour mesurer la longueur des télomères, et des prélèvements sanguins pour doser dans le plasma les taux d'ocytocine et de cortisol, ainsi que les composantes de la balance oxydante (ROM/OXY).

Nous prédisons que ① suite au stress plus important et au déroulement de la reproduction, les taux hormonaux et oxydants dosés en enclos (P1 et P2) seront supérieurs à ceux dosés en laboratoire (P0). ② L'environnement des hamsters en enclos aura un effet sur les paramètres mesurés, un environnement moins riche (**W**) entraînant un stress plus important. ③ L'environnement entraînera également une variabilité du succès reproducteur, les régimes riches en lipides et en protéines (**WS**, **RF**, **SAW**) entraînant une meilleure reproduction. ④ Un investissement reproducteur plus important sera lié à un stress physiologique plus important. ⑤ Une augmentation du stress physiologique et de l'investissement reproducteur induira un raccourcissement des télomères plus important.



## II. Matériel et méthodes

### a. Conditions générales

Nous avons fait le choix de semer les mêmes cultures dans les mêmes enclos que lors de l'étude présentée en chapitre 2, à savoir Blé (**W**), Blé-Soja (**WS**), Colza-Féverole (**RF**), Maïs-Lablab (**ML**), afin d'éviter un effet confondant des stocks de nourriture accumulés par les hamsters dans des terriers l'année précédente avec les nouvelles cultures. La modalité Tournesol-Luzerne-Blé (**SAW**) a été semée dans l'enclos 5 (0.29 ha) qui n'était pas cultivé l'année précédente. Les cultures d'hiver (blé, colza et luzerne) ont été semées le 20 septembre 2022. Les semis de printemps (soja, féverole, maïs, lablab, et tournesol) ont été réalisés le 15 mai 2023. Les semis ont été réalisés à la volée après un travail du sol superficiel et enfouis par hersage. Dans le cas de semis de printemps dans un couvert d'hiver (**RF** et **WS**), les semis ont été pratiqués sur des bandes couvrant la moitié du sous-enclos. Pour compenser la forte densité de hamsters, une supplémentation hebdomadaire de 3L de graines correspondant aux cultures était épandue dans les sous-enclos à partir du 11 juillet, date à laquelle les cultures d'hiver étaient à maturité dans les parcelles environnantes.

Le suivi a été mené sur 32 femelles nées dans le cadre du suivi réalisé à l'enclos en 2022. Toutes ont été équipées d'enregistreurs de température (iButtons, ref. DS1922L, Maxim Integrated, résolution ;  $0.006^{\circ}\text{C}$ , fréquence :  $135 \text{ min}^{-1}$ ) trois semaines avant leur lâcher. Tous les animaux étaient nullipares et âgés de 9 à 12 mois à P0. Avant lâcher, les individus étaient nourris avec un régime conventionnel de croquettes pour rongeurs (Tope Rongeurs Guyolap, d'Avalis, France, composé de 21.5% de protéines, 63.1% de glucides, 5.0% de lipides, 4.0% de cellulose et 6.4% de minéraux). Les individus ont été répartis dans les groupes de manière aléatoire en s'assurant toutefois que la répartition permette des moyennes et écart-types de masses corporelles similaires entre les groupes, en évitant les apparentés au sein d'un même groupe, et une densité de hamster équivalente dans chaque sous-enclos. Les groupes étaient ainsi constitués de 6 femelles dans les régimes **W**, **WS**, **RF** et **ML**, et 8 dans le régime **SAW** semé sur une surface plus grande. Quatre femelles n'ont jamais été recapturées et le jeu de données a donc porté sur 28 femelles. À cause de difficultés logistiques (conflit d'utilisation de certains animaux avec le programme d'élevage), les femelles de chaque groupe ont été lâchées en deux fois ; une première moitié le 2 mai, et l'autre moitié le 22 mai 2023. La différence de date de lâcher a été prise en compte comme facteur aléatoire dans l'intégralité des analyses. Dans l'enclos, les femelles étaient exposées à 10 mâles présents dans le cadre d'un suivi de l'hibernation 2022-23 (Chapitre 4). Ce faible effectif a été complété de 10 mâles supplémentaires (2 par sous enclos) lâchés le 20/06/24.

Le protocole de capture, génotypage et estimation des dates de mise-bas a été pratiqué tel que présenté dans le chapitre Méthodologie. Le succès reproducteur a été quantifié comme le nombre de juvéniles capturés assignés à une mère par les analyses génétiques. La récupération des iButtons a pu être réalisée sur les femelles recapturées après la reproduction ( $n = 20$  des 32 femelles ; 3 *W*, 4 *RF*, 5 *WS*, 3 *ML*, 5 *SAW*). Chez ces femelles, le nombre de portées a pu être estimé. Le statut reproducteur au moment des prélèvements a été estimé : en reproduction (si le prélèvement est survenu dans les 15 jours avant ou 21 jours après la mise-bas, correspondant aux périodes de gestation et de lactation), hors reproduction (sinon) ou inconnu (pour les femelles dont le iButtons n'a pas été récupéré). Au fil de la saison de reproduction, 170 petits ont été capturés. Les génotypages ont permis leur attribution à des couples de parents avec une confiance de 95% (113 des 170 petits) et 80% (57 des 170 petits). Dû au trop grand nombre d'iButtons manquants, la détermination de la date de naissance des jeunes et l'analyse de leur croissance n'ont pas été réalisées dans le cadre de cette étude.

#### b. Dosages

Les dosages de ROM, OXY, cortisol et ocytocine ont été réalisés sur des échantillons de plasma. La longueur des télomères a été mesurée sur l'ADN extrait de tissus auriculaires. Les prélèvements ont été réalisés au lâcher (P0 ; sur l'intégralité des femelles ; seuls les échantillons des femelles reprélevées ensuite ont été analysés ;  $n = 28$ , mères de 142 des petits), ainsi qu'à  $45 \pm 1$  jours (P1 ; 27 femelles, 4 *W*, 6 *RF*, 5 *WS*, 6 *ML*, 6 *SAW*) et  $95 \pm 1$  jours (P2 ; 15 femelles, 2 *W*, 3 *RF*, 5 *WS*, 2 *ML*, 3 *SAW*) après lâcher. Les prélèvements ont été réalisés sous anesthésie à l'isoflurane (1.5 à 5% dans 1.2 L/min d'air) dans l'heure suivant la capture. Le tissu auriculaire (2 mm<sup>2</sup>) était prélevé à l'extrémité de l'oreille après désinfection à l'alcool et conservé dans des tubes dans la glace jusqu'à la fin des captures. L'échantillon sanguin (400 µL) était prélevé dans le sinus rétro-orbitaire à l'aide de capillaire à usage unique et conservés dans des tubes héparinés dans la glace. Au retour des captures, les échantillons sanguins ont été centrifugés (3000 G pendant 15 min à 4 °C) pour en extraire le plasma. Le plasma et le tissu auriculaire ont été conservés à - 80 °C jusqu'aux analyses.

Ce stockage intermédiaire des échantillons dans la glace avant centrifugation peut entraîner l'hémolyse des globules. Ce phénomène peut impacter les dosages hormonaux et oxydants effectués sur échantillon sanguin (Herrada et al., 2023). L'hémolyse a donc été quantifiée en mesurant l'absorbance du plasma dilué (1:20 dans le tampon Tris-salin utilisé pour le dosage du cortisol) à 540 nm. Cet indicateur de l'hémolyse a été inclus dans les modèles portants sur les dosages concernés, et n'a eu d'effet dans aucun cas (OXY, lmem,  $p = 0.918$  ; ROM, lmem,  $p = 0.945$  ; ocytocine, lmem,  $p = 0.547$  ; cortisol, lmem,  $p = 0.430$ ).

La longueur relative des télomères a été mesurée sur l'ADN extrait du tissu auriculaire à l'aide du kit NucleoSpin Tissue Kit, selon le protocole du fabricant (Macherey Nagel, Düren, Allemagne). Les mesures ont été effectuées par amplification quantitative en temps réel (Cawthon, 2002) adaptée aux tissus auriculaires et au hamster commun. Cette mesure est basée sur la mesure du nombre de cycles d'amplification nécessaires pour détecter un seuil minimal de signal fluorescent dans les échantillons. Ceci permet l'évaluation du nombre de séquences d'ADN répétées dans les télomères par rapport à un gène de référence (c-Myc), dont il a été établi précédemment qu'il avait un nombre de copies stable dans les génomes (Smith et al., 2011). Le gène de référence a été amplifié sur une portion de 54 bp (séquences d'amorces : 5'-GAG GGC CAA GTT GGA CAG TG-3' et 5'-TTG CGG TTG TTG CTG ATC TG-3'). Les amorces télomériques étaient 5'-CGG TTT GTT TGG GTT TGG GTT TGG GTT TGG GTT TGG GTT-3' et 5'-GGC TTG CCT TAC CCT TAC CCT TAC CCT TAC CCT TAC CCT-3'.

Les concentrations de cortisol et d'ocytocine ont été mesurées à l'aide de kits ELISA commerciaux (Enzo Life Sciences International Inc., PA, USA), avec des sensibilités respectives de 56.7 pg/ml et 15.0 pg/ml. Pour tous les tests, les échantillons de plasma ont été dilués à 1/20 dans un tampon de dosage (fourni avec les kits) et testés en dupliqua. Le coefficient de variation (CV) intra-individuel entre les dupliquas était de 2 % pour le cortisol (n = 194) et l'ocytocine (n = 131). Le CV inter-essais basé sur respectivement 1 et 3 échantillons répétés entre les plaques était de 8% pour le cortisol et 5% pour l'ocytocine. L'excrétion d'ocytocine et de cortisol étant exponentielle, les dosages ont été analysés corrigés par une fonction logarithme de base 2 (Enzo Life Sciences International Inc., PA, USA).

La capacité antioxydante (OXY) et la concentration des métabolites réactifs de l'oxygène (ROMs) ont été mesurées à l'aide des tests OXY-Adsorbent et d-ROMs en suivant les protocoles du fabricant (Diacron International SRL, Italie). Le test OXY-Adsorbent mesure la quantité d'un oxydant (HClO), que l'échantillon plasmatique est en mesure de réduire (exprimé en mmol d'HClO par ml). Le test d-ROMs quantifie principalement les hydroperoxydes (quantifiés en mg d'H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> par dL), indicateurs des dommages oxydants ayant affecté les lipides et les protéines. Toutes les mesures ont été effectuées en dupliqua. Le CV intra-individuel était de 2% (n = 137) pour le test OXY et de 3% (n = 137) pour le test d-ROMs. Le CV inter-essais basé sur un échantillon répété dans toutes les plaques (n = 6) était de 6 % pour le test OXY et de 4 % pour le test d-ROMs.

### c. Statistiques :

Les statistiques ont été conduites sous R (version 4.3.1; R Core Team, 2023), avec un seuil de significativité fixé à 5%. Les représentations graphiques ont été réalisées avec package ggplot2 (3.5.0; Wickham, 2016). Les analyses en composantes principales ont été réalisées avec le package FactoMineR (version 2.9; Le et al, 2008). Les taux de ROM, OXY, Cortisol et Ocytocine des femelles ont été étudiés dans des modèles linéaires à effets mixtes (lme4, package lme4, Bates et al., 2023) avec comme facteurs la période (P0, P1, P2), l'Enclos (« en laboratoire » à P0, puis *W*, *WS*, *RF*, *ML*, *SAW* à P1 et P2), en interaction avec la dispersion (voir plus bas), le statut reproducteur (en reproduction, hors reproduction, ou inconnu), la masse au prélèvement, et la mesure d'hémolyse. L'identité des individus, la date de leur lâcher ainsi que la plaque sur laquelle le dosage a été réalisé ont été renseignées en facteurs aléatoires. Ce faisant, l'explicativité du modèle portant sur OXY ( $R^2m = 0.096$ ,  $R^2c = 0.497$ ) était peu explicatif. Les modèle portant sur l'ocytocine ( $R^2m = 0.399$ ,  $R^2c = 0.550$ ), les ROM ( $R^2m = 0.545$ ,  $R^2c = 0.719$ ) et le cortisol ( $R^2m = 0.475$ ,  $R^2c = 0.579$ ) étaient plus performants.

Les comptages de portées et de petits ont été analysés dans un modèle linéaire généralisé à effet mixte (glmm, package lme4, Bates et al., 2023) basé sur une loi de poisson, prenant comme facteur l'enclos en interaction avec la dispersion, la masse moyenne de l'individu pendant la reproduction, les taux de ROM et d'OXY à P1, ainsi que la date de lâcher en facteur aléatoire. Plutôt qu'une moyenne, les dosages oxydants à P1 ont été retenus, car ils avaient été effectués sur un grand nombre de femelles (27 sur 28 contre 15 à P2) et correspondaient davantage à la période de reproduction (juin). Etant donné la nature ponctuelle des sécrétions hormonales, les dosages d'ocytocine et de cortisol n'ont pas été inclus dans ces modèles portant sur des réponses annuelles. Les modèles expliquaient mieux le nombre de petits ( $R^2m = 0.455$ ,  $R^2c = 0.478$ ) que le nombre de portées ( $R^2m = 0.156$ ,  $R^2c = 0.194$ ).

La dynamique des télomères a été étudiée en analysant les longueurs relatives à P1 et P2 corrigées par la longueur correspondante à P0. Ceci a été fait par l'intermédiaire d'un modèle linéaire généralisé, avec comme facteurs la longueur à P0, la masse moyenne de l'individu pendant la reproduction, l'enclos en interaction avec la dispersion, le succès reproducteur de l'individu (nombre de petits) ainsi que les taux de ROM et d'OXY à P1. L'identité du hamster et la session de lâcher étaient en facteur aléatoire ( $R^2m = 0.627$ ,  $R^2c = 0.632$ ). Les résultats des modèles sont présentés dans la Table 3.1.

Reponse :	Cortisol (Log2) n = 70		
Facteurs aléatoires :	Hamster, Plaque de dosage, Date de lacher		
Facteurs Fixes :	$\chi^2$	Df	p value
Période	6.8353	2	0.03279 *
Enclos	4.5707	4	0.33425
Dispersion (Y/N)	0.1518	1	0.69686
Enclos : Dispersion	0.9771	3	0.80680
Etat Reproducteur	1.4947	2	0.47361
Masse	2.3284	1	0.12703
Hémoglobine	0.6219	1	0.43035
R <sup>2</sup> m:	0.4753655	R <sup>2</sup> c :	0.5790759

Reponse :	Ocytocine (Log2) n = 70		
Facteurs aléatoires :	Hamster, Plaque de dosage, Date de lacher		
Facteurs Fixes :	$\chi^2$	Df	p value
Période	8.0357	2	0.01799 *
Enclos	10.8407	4	0.02841 *
Dispersion (Y/N)	0.1882	1	0.66440
Enclos : Dispersion	6.2740	3	0.09901 .
Etat Reproducteur	0.5071	2	0.77604
Masse	1.4145	1	0.23430
Hémoglobine	0.3621	1	0.54733
R <sup>2</sup> m:	0.3991041	R <sup>2</sup> c :	0.5502533

Reponse :	ROM n = 70		
Facteurs aléatoires :	Hamster, Plaque de dosage, Date de lacher		
Facteurs Fixes :	$\chi^2$	Df	p value
Période	16.6425	2	0.0002433 ***
Enclos	41.2273	4	2.412e-08 ***
Dispersion (Y/N)	0.0573	1	0.8108867
Enclos : Dispersion	4.3299	3	0.2279722
Etat Reproducteur	1.6922	2	0.4290802
Masse	2.4216	1	0.1196753
Hémoglobine	0.0047	1	0.9453374
R <sup>2</sup> m:	0.5444642	R <sup>2</sup> c :	0.7189401

Reponse :	OXY n = 70		
Facteurs aléatoires :	Hamster, Plaque de dosage, Date de lacher		
Facteurs Fixes :	$\chi^2$	Df	p value
Période	0.2223	2	0.8948
Enclos	2.8300	4	0.5867
Dispersion (Y/N)	0.8653	1	0.3523
Enclos : Dispersion	1.9767	3	0.5772
Etat Reproducteur	0.4037	2	0.8172
Masse	2.2100	1	0.1371
Hémoglobine	0.0107	1	0.9176
R <sup>2</sup> m:	0.096093	R <sup>2</sup> c :	0.4972482

Reponse :	Nombre de Petits (poisson) n = 28		
Facteur aléatoire :	Date de lacher		
Facteurs Fixes :	$\chi^2$	Df	p value
Enclos	5.1359	4	0.27364
Dispersion (Y/N)	0.0221	1	0.88177
Enclos : Dispersion	3.2217	2	0.19972
Masse moyenne	4.1206	1	0.04236 *
ROM (P1)	0.1508	1	0.69778
OXY (P1)	1.9181	1	0.16606
R <sup>2</sup> m:	0.4553666	R <sup>2</sup> c :	0.4780952

Reponse :	Telomère (P1 et P2 - P0) n = 42		
Facteurs aléatoires :	Hamster, Date de lacher		
Facteurs Fixes :	$\chi^2$	Df	p value
Telomere (P0)	19.3864	1	1.068e-05 ***
Enclos	3.6662	4	0.4531
Dispersion (Y/N)	0.0648	1	0.7991
Enclos : Dispersion	0.3949	2	0.8208
Période	1.5309	1	0.2160
Nbr de Petits	1.6226	1	0.2027
Masse moyenne	0.0347	1	0.8523
ROM (P1)	0.0466	1	0.8291
OXY (P1)	0.0000	1	0.9953
R <sup>2</sup> m:	0.6266431	R <sup>2</sup> c :	0.631887

Reponse :	Nombre de Portées (poisson) n = 20		
Facteur aléatoire :	Date de lacher		
Facteurs Fixes :	$\chi^2$	Df	p value
Enclos	1.5959	4	0.8095
Dispersion (Y/N)	0.0164	1	0.8980
Enclos : Dispersion	0.1558	2	0.9251
Masse moyenne	0.9843	1	0.3211
ROM (P1)	0.0046	1	0.9460
OXY (P1)	0.0316	1	0.8588
R <sup>2</sup> m:	0.1560096	R <sup>2</sup> c :	0.1943542

**Table 3.1 : Sorties ANOVA des modèles (lmem et glmem) portant sur les taux de Cortisol, d'Ocytocine, de ROM, d'OXY, les nombres de petits et de portées observés, et la longueur des télomères. Les tableaux indiquent les chi<sup>2</sup> (X<sup>2</sup>), les degrés de liberté (Df), les p-values, ainsi que les coefficients de détermination marginal (R<sup>2</sup>m) et conditionnel (R<sup>2</sup>c).**

### III. Résultats

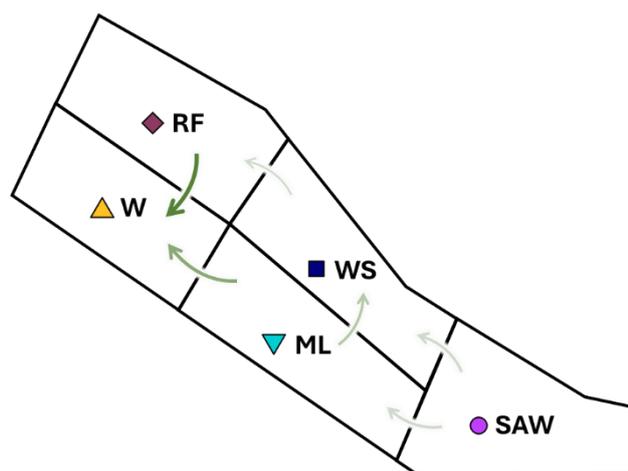
#### a. Cultures et dispersion :



**Figure 3.1 : Photographies des sous-enclos *W* et *ML* le 15 juin 2023.** A cette période, le blé (enclos *W*) est à maturité et sec, tandis que le maïs et le lablab (enclos *ML*) ont à peine germé.

Le blé d'hiver a bien levé tandis que le colza, probablement à cause du semi tardif (imposé par la conduite du suivi de 2022) est resté sporadique. L'année 2023 a été particulièrement chaude, entraînant une levée lente et inégale des cultures de printemps semées en enclos. Il en a résulté un couvert développé de blé dans le *W* et le *WS* (Figure 3.1.*W*), déjà à maturité en juin pendant la première partie de la reproduction, tandis que les sols des enclos *RF*, *ML* et *SAW* étaient quasi-nus (Figure 3.1.*ML*). La supplémentation ayant débuté en juillet, ces enclos étaient donc particulièrement défavorables, et ne correspondaient pas au couvert standard normalement assuré par cultures qui y étaient associées. De fait, l'effet des enclos ne sera pas discuté comme représentatif des conditions en plein champ. Par ailleurs, ceci a entraîné des phénomènes de dispersion importants.

n = 32 ♀ 19 session de captures		Enclos d'origine				
		W	RF	WS	ML	SAW
Enclos de capture	W	72	20		14	1
	RF		61	6	2	
	WS			120	9	5
	ML		2		57	4
	SAW	1	1	1		66

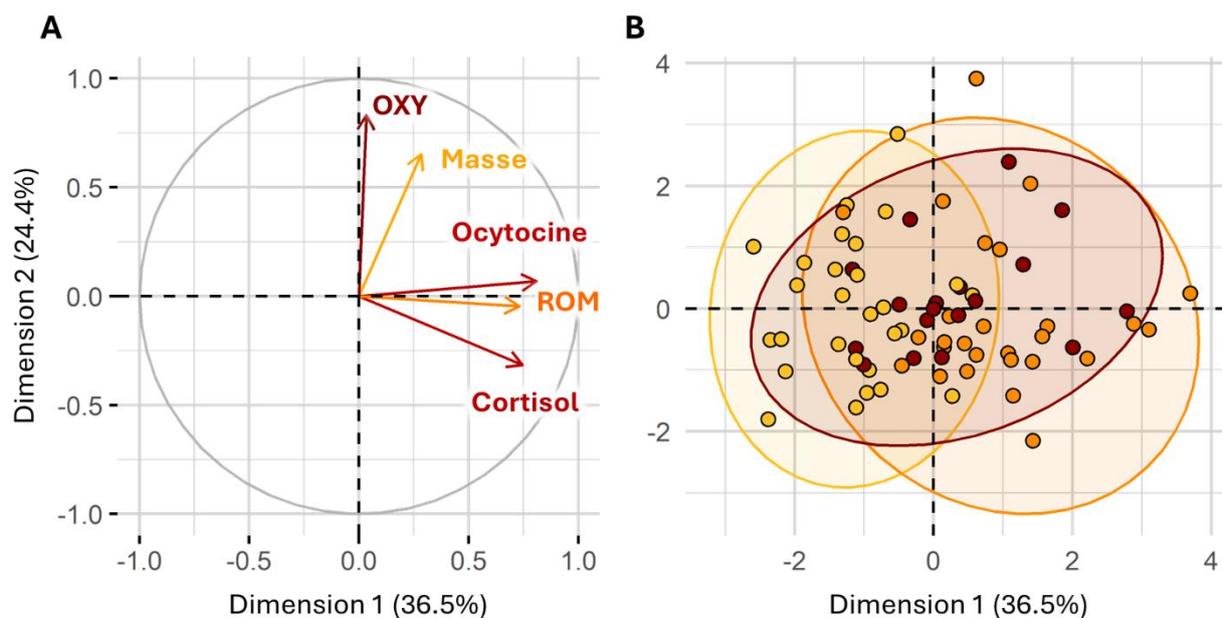


**Figure 3.2 : Dispersion des femelles adultes lors du suivi de 2023.** Le tableau montre le nombre de captures réalisées en fonction de l'enclos d'origine. Les dispersions majoritaires ( $n > 3$  observations) sont représentées sur un plan de l'enclos.

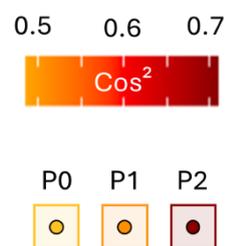
La propension des animaux à disperser a été évaluée à partir des captures (le compte des observations de dispersion est présenté en Figure 3.2). La dispersion a été étudiée dans un modèle binomial centré sur les captures en prenant les individus en facteur aléatoire (voir sortie du modèle ci-après). La dispersion était moins importante chez les individus du groupe W (-5 à -8%, Tukey,  $p < 0.009$ ) et statistiquement équivalente entre les autres groupes ( $p > 0.162$ ). L'enclos W est aussi l'enclos où la majorité des dispersants a été capturée (+5 à 9%, Tukey,  $p > 0.001$ ). La propension à disperser était plus importante chez les mâles (estimate = +3%) et les individus plus légers (estimate = -0.014%/g). Cette propension s'est accentuée au fil du suivi (lmem, estimate = +0.012%/j).

Reponse :	Dispersion (Y/N) n = 587		
Facteurs aléatoires :	Hamster		
Facteurs Fixes :	$\chi^2$	Df	p value
Date	5.6314	1	0.017641 *
Sexe	9.0381	1	0.002644 **
Masse	6.7122	1	0.009575 **
Enclos d'origine	25.1123	4	4.776e-05 ***
Enclos de capture	51.7491	5	6.073e-10 ***
R <sup>2</sup> m:	0.8499780	R <sup>2</sup> c :	0.9414527

Pour prendre en compte cet effet, un **indice de dispersion individuel** (pourcentage) a été calculé en divisant le nombre de fois où l'individu a été capturé dans le mauvais enclos par le nombre total de fois où il a été capturé. Les individus ont été considérés comme dispersants en cas de dispersion supérieure à 10%, (*i.e.* capturé dans le mauvais enclos plus d'une fois sur dix ; femelles ayant dispersé : 0 W, 3 RF, 1 WS, 3 ML, 4 SAW). Ce facteur a été systématiquement pris en compte, en interaction avec l'enclos d'origine, dans les analyses statistiques.



**Figure 3.3 : (A) Analyse en composante principale (ACP)** illustrant les corrélations entre masse, OXY, ROM, Cortisol et Ocytocine des prélèvements. La figure présente les deux premiers axes, expliquant 36.5 et 24.4% de la variance. La couleur des vecteurs ( $\cos^2$ ) indique à quel point la variation du facteur correspondant est expliquée par les dimensions 1 et 2. **(B) Répartition des prélèvements sur l'ACP.** La couleur des points et des ellipses indique la période du prélèvement ; Au lâcher (P0), à  $45 \pm 1$  jours (P1) et à  $95 \pm 1$  jours (P2).



### b. Covariance et modèles

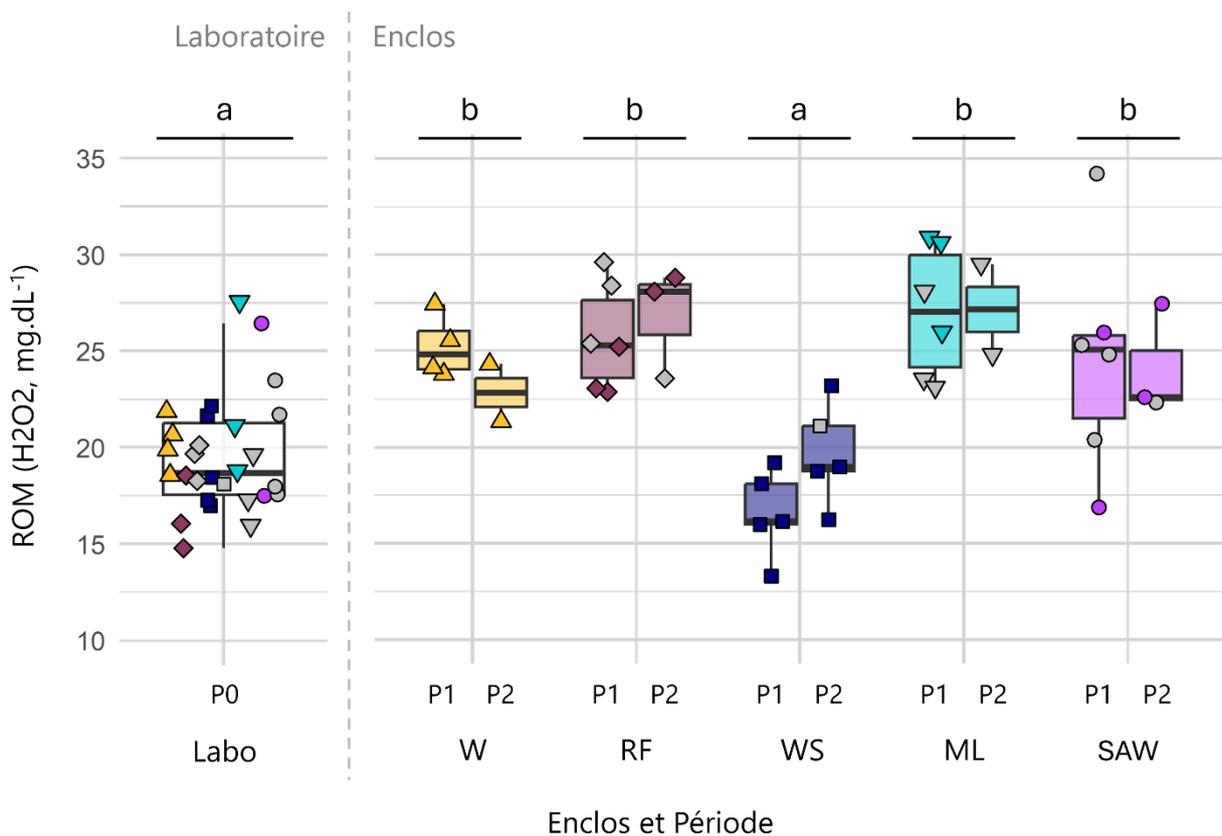
Au début du suivi (prélèvement P0), les groupes étaient homogènes en termes de masse corporelle ( $l_{\text{m}}$ ,  $p = 0.990$ ), ROM ( $l_{\text{mem}}$  ;  $p = 0.319$ ), OXY ( $l_{\text{mem}}$ ,  $p = 0.364$ ), Ocytocine ( $l_{\text{mem}}$ ,  $p = 0.722$ ) et Cortisol ( $l_{\text{mem}}$ ,  $p = 0.935$ ).

L'ACP (Figure 3.3.A) représente la covariance des taux mesurés d'ocytocine, cortisol, ROM et OXY ainsi que de la masse des individus au prélèvement. Les niveaux d'ocytocine, de ROM et de cortisol covariaient ( $\text{coeff}_{\text{ROM-Cort}} = 0.322$  ;  $\text{coeff}_{\text{ROM-Ocy}} = 0.409$  ;  $\text{coeff}_{\text{Cort-Ocy}} = 0.457$ ,  $p < 0.007$  dans les trois cas) et étaient majoritairement expliqués par la dimension 1 de l'ACP (36.5% d'explicativité). Les taux mesurés d'OXY étaient peu corrélés aux autres dosages ( $\text{coeff}_{\text{OXY-ROM}} = -0.020$ ,  $p = 0.872$  ;  $\text{coeff}_{\text{OXY-Cort}} = -0.199$  ;  $p = 0.098$  ;  $\text{coeff}_{\text{OXY-Ocy}} = 0.288$ ,  $p = 0.129$ ) et étaient majoritairement expliqués par la dimension 2 (24.4% d'explicativité). Sur l'ACP, les taux dosés étaient peu corrélés à la masse des animaux au moment du prélèvement (variable peu expliquée par les dimensions 1 et 2 de l'ACP ;  $\cos^2 = 0.5$ ). L'effet de la masse était ainsi non significatif dans les modèles ( $l_{\text{mem}}$ ,  $p_{\text{ROM}} = 0.120$ ,  $p_{\text{OXY}} = 0.137$ ,  $p_{\text{Ocy}} = 0.234$ ,  $p_{\text{Cort}} = 0.127$ ).

### c. Effet de la période

La période de prélèvement a impacté significativement les taux de cortisol (Imem,  $p = 0.033$ ), d'ocytocine (Imem,  $p = 0.018$ ) et de ROM (Imem,  $p < 0.001$ ) comme illustré par le décalage des points selon la dimension 1 de l'ACP (Figure 3.3.B). Les mesures de ROM étaient similaires entre P1 et P2 (Tukey,  $p_{P1-P2} = 0.901$ ) et supérieures à celles de P0 (Tukey,  $p_{P0-P1} = 0.008$ ,  $p_{P0-P2} < 0.001$ ). Les taux de cortisol suivaient la même tendance (Tukey,  $p_{P0-P1} = 0.040$ ,  $p_{P0-P2} = 0.049$ ,  $p_{P1-P2} = 0.737$ ). Dans le cas de l'ocytocine, seule la différence entre P0 et P2 était significative (Tukey,  $p_{P0-P1} = 0.071$ ,  $p_{P0-P2} = 0.014$ ,  $p_{P1-P2} = 0.999$ ). Comme suggéré par l'ACP (Figure ACP), l'effet de la période n'était pas significatif pour les taux d'OXY (Imem,  $p = 0.895$ ).

### d. Effet de l'enclos sur les taux plasmatiques de ROM, OXY, ocytocine et cortisol

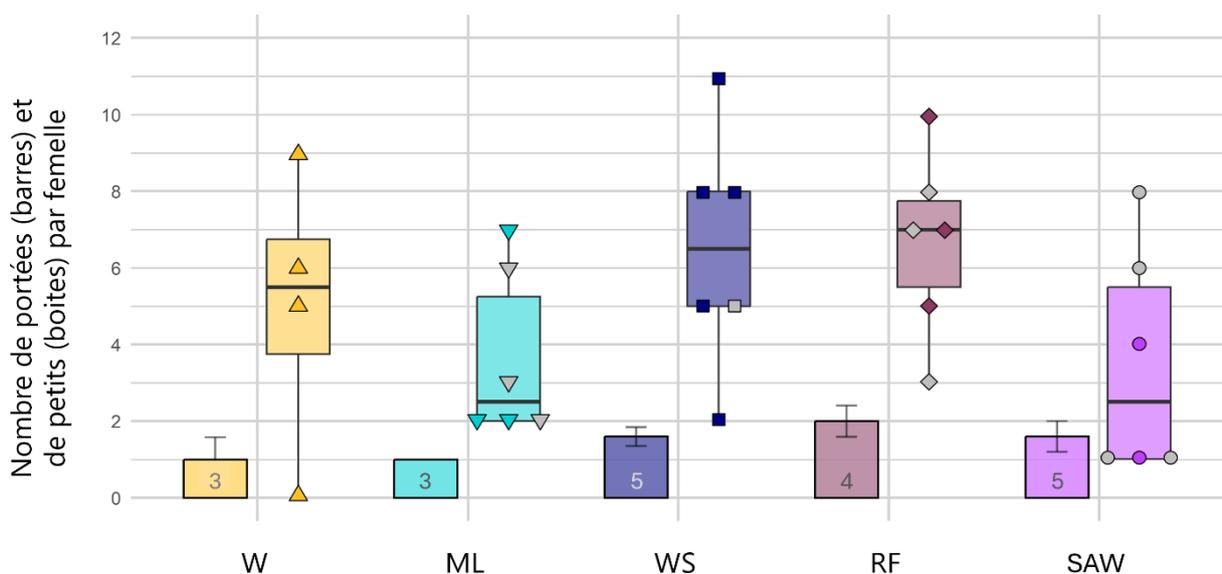


**Figure 3.4 : Taux de ROM (H2O2, mg.dL<sup>-1</sup>) en fonction de l'enclos et de la période.** La couleur et la forme des points correspondent à l'enclos de l'individu. Les points gris représentent les individus ayant dispersé entre les enclos. Les lettres indiquent les différences statistiquement significatives entre les enclos (Tukey,  $p < 0.05$ ).

La dispersion et l'interaction entre celle-ci et l'enclos d'origine des animaux n'ont pas eu d'effet sur les dosages de ROM (lmem,  $p_{Disp} = 0.811$ ,  $p_{inter} = 0.228$ ), OXY (lmem,  $p_{Disp} = 0.352$ ,  $p_{inter} = 0.577$ ), cortisol (lmem,  $p_{Disp} = 0.697$ ,  $p_{inter} = 0.807$ ) et ocytocine (lmem,  $p_{Disp} = 0.664$ ,  $p_{inter} = 0.099$ ). L'effet de l'enclos lui-même n'était pas significatif concernant les taux de cortisol (lmem,  $p_{Enclos} = 0.334$ ) et d'OXY (lmem,  $p_{Enclos} = 0.587$ ). L'effet significatif de l'enclos sur les taux d'ocytocine (lmem,  $p = 0.028$ ) concernait des différences entre les taux en laboratoire (P0) et les groupes (P1 et P2) *RF* (Tukey,  $p_{labo-RF} = 0.017$ ), *ML* (Tukey,  $p_{labo-ML} = 0.033$ ) et *SAW* (Tukey,  $p_{labo-SAW} < 0.001$ ), ainsi qu'une différence entre les groupes *SAW* et *WS* (Tukey,  $p_{SAW-WS} = 0.009$  ; autres  $p$  values  $> 0.218$ ), les taux en laboratoire et dans le *WS* étant en moyenne plus bas. Concernant les taux de ROM, l'effet significatif de l'enclos (lmem,  $p < 0.001$ ) était lié à des taux inférieurs en laboratoire (P0) et dans le groupe *WS* (P1 et P2) en comparaison des groupes *W*, *RF*, *ML* et *SAW* (P1 et P2) (Tukey,  $p_{WS-W, RF, ML \text{ et } SAW} < 0.003$ ,  $p_{labo-W, RF, ML \text{ et } SAW} < 0.013$ ,  $p_{WS-Labo} = 0.801$  ; Figure 3.4).

#### e. Effet de l'enclos sur la reproduction

Le délai entre le lâcher et la première mise-bas n'a été impacté ni par la date de lâcher (lm,  $p = 0.380$ ), l'enclos de lâcher (lm,  $p = 0.132$ ), la dispersion (lm,  $p = 0.329$ ) ou la masse au lâcher (lm,  $p = 0.568$ ). En moyenne, les femelles ont mis bas  $32 \pm 2$  jours après leur lâcher, avec un minimum de 23 et un

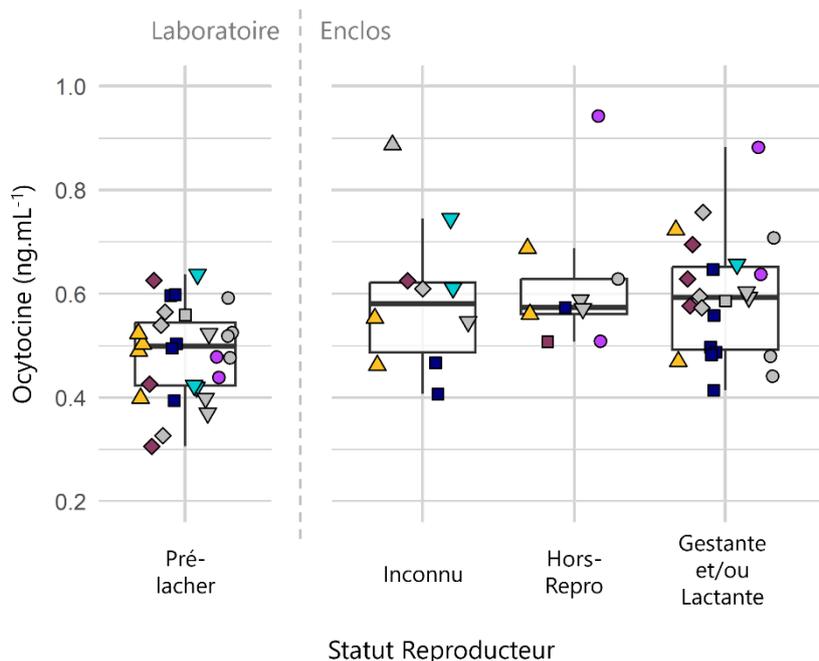


**Figure 3.5 : Nombre de portées (histogrammes) et de juvéniles (boîtes à moustache) produits par les mères en fonction de leurs enclos.** La couleur et la forme des points correspondent au groupe des hamsters (en gris si l'individu a dispersé). Les chiffres indiquent le nombre de mères pour lesquelles les portées ont pu être comptées. Aucune différence significative du nombre de portées ou de juvéniles produits n'a été observée (Tukey,  $p > 0.05$ ).

maximum de 54 jours. Les femelles ont eu en moyenne au total  $5.07 \pm 0.57$  petits et  $1.5 \pm 0.17$  portées. Dans cette étude, le nombre de petits était corrélé au nombre de portées produites par les mères ( $R^2 = 0.719$ ,  $p < 0.001$ ). Le nombre de portées observé n'a pas été significativement impacté par les facteurs étudiés dans le modèle (glmm, enclos et dispersion, masse moyenne de la mère  $p > 0.321$ , Tables 3.1). Le nombre moyen de petits par femelle était de  $6.5 \pm 1.1$  dans les groupes *WS* et *RF*,  $5.0 \pm 1.9$  dans le groupe *W*, et  $3.5 \pm 1.1$  dans les groupes *ML* et *SAW* (voir Figure 3.5). Néanmoins, la différence entre ces groupes n'a pas été significative (glmm,  $p = 0.273$ ). Seule la masse corporelle des femelles avait un effet significatif sur le nombre de jeunes produits, les femelles plus lourdes ayant plus de petits (glmm, estimate = +1 petit.100 g<sup>-1</sup>,  $p = 0.042$ ).

#### f. Reproduction, taux hormonaux et la balance oxydative

Le statut et le succès reproducteur des individus n'étaient pas liés aux taux hormonaux mesurés, ni à la balance oxydative. Le statut reproducteur des femelles (hors-repro ou gestante/lactante, estimé grâce aux iButtons) au moment du prélèvement n'a pas eu d'effet sur les dosages (glm,  $p_{\text{Cort}} = 0.474$ ,  $p_{\text{Ocy}} = 0.776$  - Voir Figure 3.6,  $p_{\text{ROM}} = 0.429$ ,  $p_{\text{OXY}} = 0.817$ ). Similairement, la balance oxydante n'était pas liée au nombre de petits (glmm,  $p_{\text{ROM}} = 0.698$ ,  $p_{\text{OXY}} = 0.166$ ) ou de portées (glmm,  $p_{\text{ROM}} = 0.946$ ,  $p_{\text{OXY}} = 0.859$ ).

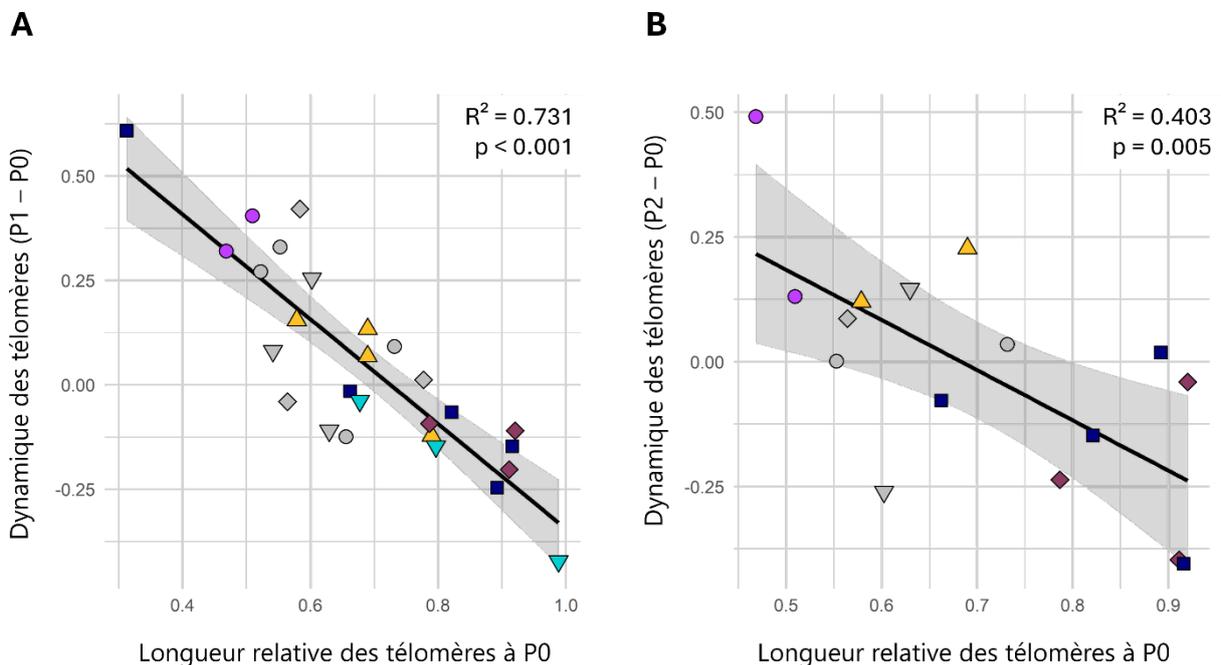


**Figure 3.6 : Taux d'ocytocine (ng.mL<sup>-1</sup>) en fonction du statut reproducteur de l'individu.** La couleur et la forme des points correspondent au groupe (en gris si l'individu a dispersé). Les prélèvements à P1 et P2 sont confondus. Aucune différence significative n'a été observée.

Enclos	Dispersion	
	Oui	Non
W	▲	△
ML	▼	▽
WS	■	□
RF	◆	◇
SAW	●	○

### g. Dynamique des télomères

La variation de la longueur des télomères (entre P0 et P1/P2) était fortement impactée par leur longueur initiale (à P0) (Imem,  $p < 0.001$ , Figure 3.7). Les télomères les plus courts ont montré une élongation (jusqu'à + 0.6, unité arbitraire) tandis que les plus longs ont quant à eux été érodés (jusqu'à -0.35, unité arbitraire). Au-delà de cet effet, aucun des facteurs étudiés n'a eu un impact significatif sur la dynamique des télomères, qui n'a été impactée ni par la période (Imem,  $p = 0.216$ ), par l'enclos (Imem,  $p = 0.453$ ), la dispersion (Imem,  $p = 0.799$ ), le succès reproducteur ( $p = 0.203$ ), ou la balance oxydante ( $p_{ROM} = 0.829$ ,  $p_{OXY} = 0.995$ ).

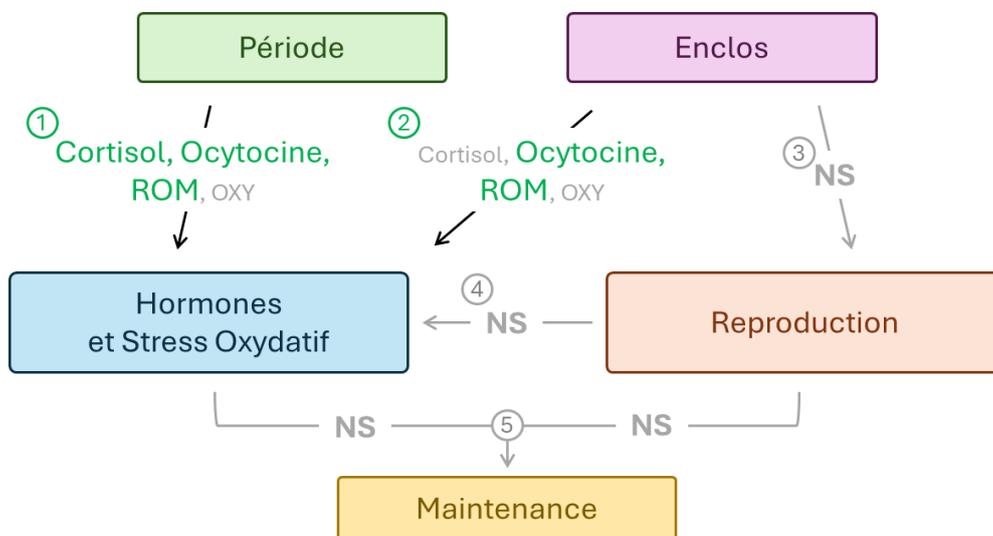


**Figure 3.7 : Variation de la taille des télomères à P1 et P2 par rapport à P0 en fonction de la longueur des télomères à P0.** La forme des points représente l'enclos dans lequel ont été lâchés les hamsters. Les points gris correspondent aux individus ayant dispersé. La droite représente la régression linéaire.

Enclos	Dispersion	
	Oui	Non
W	▲	△
ML	▼	▽
WS	■	□
RF	◆	◇
SAW	●	○

## IV. Discussion

L'objectif de cette étude était d'explorer le lien entre la reproduction des hamsters, le stress physiologique auquel ceux-ci sont soumis, et comment cela peut être influencé par leur environnement nutritionnel. Lors de notre suivi, nous avons observé un important effet de la période de prélèvement (P0 vs P1 et P2) sur les taux de ROMs et de cortisol, en accord avec notre prédiction ①. Nous n'avons toutefois pas observé d'effet de la période sur les taux d'OXY. Les taux d'ocytocine n'étaient différents qu'entre P0 et P2. Une fois en enclos, les différents groupes n'ont pas présenté de différence de taux de cortisol et d'OXY (attendu dans notre prédiction ②), ce qui peut être dû à une faible qualité paysagère et à la forte dispersion des animaux. Néanmoins, les taux de ROMs étaient moindres dans le groupe *WS*. L'ocytocine a aussi varié entre les groupes *WS* et *SAW*. La prédiction ③ a été invalidée par une reproduction globalement similaire entre les différents enclos. Par ailleurs, contrairement à ce qui était attendu en prédictions ④ et ⑤, le statut et l'investissement reproducteur n'étaient pas liés aux taux d'hormones, à la balance oxydante ou à la dynamique des télomères.



### a. Caractéristiques environnementales et dispersion

Malheureusement, les difficultés techniques de mise en place des cultures ne permettront pas ici d'extrapoler leurs effets au milieu de sauvage (plein champ). Le développement d'un couvert dans *W* et *WS* mais pas dans *RF*, *ML* et *SAW* a induit une forte dichotomie des conditions environnementales, qui

s'est traduite par une importante dispersion des animaux. Lors de l'année 2022 (Chapitre 2), une dispersion des mâles (6 sur 12 ; 50%) et des juvéniles (36 sur 320 ; 11.25%) avait déjà été observée. Chez ces individus, une motivation plus importante à passer les barrières pouvait s'expliquer par un comportement plus explorateur chez les mâles pendant la reproduction, et la dispersion des juvéniles après sevrage, puisqu'une seule femelle avait dispersé, à une seule occasion (Ulbrich and Kayser, 2004). Cette année, 11 femelles (35%) ont dispersé régulièrement. Cette propension plus importante semble avoir été liée aux caractéristiques du couvert, les dispersions depuis les enclos *ML*, *RF* et *SAW* ayant été majoritaires. Une motivation plus importante des hamsters à disperser en cas de conditions défavorables avait déjà été observée. Dans l'étude de Tissier et al. (2018), les hamsters des enclos monocultureaux avaient été jusqu'à ronger les grillages en métal pour sortir des sous-enclos, tandis que ce comportement n'avait pas été observé dans les enclos diversifiés. Dans notre étude, la dispersion était aussi liée à une moins bonne condition corporelle. L'hypothèse d'une exploration accrue en cas de mauvaise condition corporelle n'est pas soutenue pour toutes les espèces (*Microcebus murinus*, Dammhahn and Almeling, 2012; *Apodemus flavicollis*, Strijker et al., 2023), et n'a pas été démontrée chez le hamster commun. De fait, cette observation pourrait aussi refléter une compétition pour les ressources rares, les individus en bonne condition poussant les autres à disperser, comme observé chez les marmottes (*Marmota flaviventris*, Huang et al., 2011). Bien qu'il complexifie largement l'interprétation des résultats, ce biais aura toutefois été pris en compte en incluant la dispersion comme un facteur binomial en interaction avec l'enclos dans les modèles.

#### b. Effet du lâcher sur le stress et balance oxydante

Les taux de cortisol et de ROMs étaient plus élevés en enclos (P1 et P2) qu'en laboratoire (P0). Ces résultats, et la stabilité des taux dosés entre P1 et P2, suggèrent que l'hébergement en enclos a induit un stress persistant 80 jours après le lâcher. Néanmoins, il est difficile d'attribuer précisément l'origine de ce stress, qui peut être lié au changement des conditions d'hébergement (laboratoire vs enclos) ou d'alimentation (croquette vs cultures). Un autre effet pourrait être lié à l'heure des prélèvements (en fin d'après-midi à P0 vs soirée à P1 et P2), ou bien à la saisonnalité (début de la saison de reproduction à P0). Néanmoins, l'étude de Franceschini et al. (2007) montre que les taux circulants de glucocorticoïdes chez le hamster commun ne varieraient pas au cours d'une journée, et n'augmenteraient pas chez les femelles pendant la reproduction. Dans plusieurs études, une transition vers un hébergement en milieu semi-naturel est associée à une réduction des taux de cortisol (attribué à un stress induit par la captivité, chez des *Octodon degus* sauvages, Quispe et al., 2014; et des *Cavia aperea* nés en captivité, Schumann et al., 2014). Dans notre étude, la tendance inverse semble donc

liée à un environnement particulièrement délétère, qui peut être lié à l'alimentation ou aux caractéristiques du couvert par exemple. L'hypothèse d'un effet de l'environnement sur les taux de cortisol est soutenue par la variation analogue des taux de ROMs, qui peuvent être la conséquence d'un changement des conditions environnementales (alimentaires ou climatiques ; Geiger et al., 2012; Iakovou and Kourti, 2022). Ceci expliquerait pourquoi seul le groupe *WS* n'a pas montré d'augmentation de stress oxydant en enclos par rapport au laboratoire, celui-ci ayant bénéficié de l'environnement le plus favorable (régime blé-soja bénéfique et couvert végétal développé).

Concernant la variation des concentrations d'ocytocine, seule la différence entre *P0* et *P2* était significative. Les niveaux intermédiaires à *P1* suggèrent que l'augmentation des taux d'ocytocine n'a pas été le résultat d'un changement des conditions d'hébergement. Il suggère aussi que ce dosage n'a pas réagi à la différence de protocole de prélèvement (laboratoire vs enclos). À l'inverse, cette variation peut être la conséquence d'un effet du cycle du hamster, les prélèvements à *P2* ayant été réalisés en août à la fin de la saison de reproduction.

#### c. Effet des enclos sur le stress et balance oxydante

Concernant les dosages de cortisol et de la balance oxydante, les seules différences significatives ont été observées chez les individus de l'enclos *WS*. Ceux-ci ont présenté des niveaux comparables à ceux mesurés en laboratoire, tandis que les groupes *W*, *ML*, *RF* et *SAW* avaient des taux supérieurs, indépendamment de leur dispersion. De manière intéressante, les taux de ROMs étaient supérieurs dans le groupe *W* en comparaison au groupe *WS*, tandis que leurs caractéristiques environnementales étaient très similaires. Il semblerait donc que la présence d'un couvert végétal dans l'enclos *W* n'ait pas suffi à éviter une augmentation du stress oxydant identique à celle observée dans les autres enclos sans couvert développé. En revanche, la présence de soja a permis d'éviter ce stress oxydant. Même si le soja avait peu levé dans l'enclos *WS*, les hamsters ont eu accès aux semences (15 kg répartis dans l'enclos de 0.19 ha).

#### d. Effet des enclos sur la reproduction

La reproduction a montré une tendance globale comparable à celle observée lors de l'étude présentée dans le Chapitre 2, les régimes *RF* et *WS* permettant un meilleur succès reproducteur que les régimes *W* et *ML*. Néanmoins, le succès reproducteur a été fortement réduit durant cette seconde année de suivi, les femelles ne produisant en moyenne que 5 petits dans l'année (contre 7 pour *W* et *ML*, et 15

pour *WS* et *RF*, Chapitre 2). Il est probable que cette réduction du succès reproducteur soit responsable de la non-significativité de l'effet des enclos sur la reproduction. La réduction globale du succès reproducteur peut s'expliquer par l'environnement globalement défavorable (absence de couvert et supplémentation uniquement à partir du 11 juillet) auquel ont été soumis les hamsters.

Néanmoins, la réduction du succès reproducteur peut aussi être liée aux lâchers plus tardifs des individus. Lors de la première année de suivi, l'augmentation du succès reproducteur était principalement attribuée à un maintien des performances reproductrices au fil des 2<sup>ndes</sup>, 3<sup>èmes</sup> et parfois 4<sup>èmes</sup> portées. Ainsi, une reproduction tardive peut avoir limité la capacité des animaux à réaliser ces portées déterminantes, gommant l'intérêt des régimes bénéfiques. La réduction du succès reproducteur peut aussi être influencée par un climat exceptionnellement chaud et sec de l'été 2023, d'autres suivis en milieu naturel ayant montré une mortalité plus importante des hamsters cette année (Fleitz et al., *non publié*). Les effets du lâcher tardif et du climat chaud s'illustrent notamment dans le cas de l'enclos *W*, qui, bien que présentant des caractéristiques similaires entre les deux années (le couvert à maturité fournissant un apport en graines comparable), n'a permis aux femelles de n'avoir que 5 petits en moyenne en 2023 contre 7 en 2022.

Bien que la différence ne soit pas statistiquement significative, il est toutefois intéressant d'observer que le groupe *SAW* a présenté le plus faible succès reproducteur, avec 3.5 petits par femelle en moyenne. En termes de composition nutritionnelle, ce mélange se rapprochait du *WS* et du *RF*, avec une large part de lipides dans les graines de tournesol et des protéines dans la luzerne (graines et parties végétatives). Une reproduction efficace y était donc attendue. Néanmoins, la luzerne n'a pas pris après le semis, et celle-ci était donc absente du couvert. La faible reproduction de l'enclos *SAW* est donc potentiellement liée à un manque de protéines, qui n'aura pas été compensé, ni par les semences de luzernes (qui avaient été semées avant l'hiver), ni par le couvert peu développé, ni par d'autres ressources alimentaires liées au couvert comme les invertébrés.

#### e. Liens entre stress, balance oxydante et maintenance somatique

De manière étonnante, la reproduction a été très peu liée aux différents dosages hormonaux effectués. L'état reproducteur des femelles au moment des prélèvements (*i.e.* si la femelle était lactante et/ou gestante ou non) n'a pas eu d'impact sur les taux de cortisol et d'ocytocine. L'ocytocine est normalement sécrétée en plus grande quantité pendant le soin parental (*Ratus norvegicus*, Higuchi et al., 1985; *Mus domesticus*, McCarthy, 1990). Néanmoins, la sécrétion d'ocytocine est rapportée comme étant intermittente. Elle est d'abord favorisée pour anticiper la parturition, puis en réponse à la

stimulation du système mammaire par l'allaitement des juvéniles. Les pics d'ocytocine sont ainsi ponctuels, les taux retombant aux niveaux basaux en 1 à 46 minutes après la fin de la session d'allaitement chez le rat (*Rattus norvegicus* ; Higuchi et al., 1985). En laboratoire, les prélèvements sanguins peuvent être effectués dans cet intervalle de temps, les animaux étant facilement accessibles (par exemple chez le hamster commun ; Tissier et al., 2017). Ceci n'est pas possible en enclos, où les hamsters allaitent dans les terriers, tandis que les captures sont réalisées pendant les phases d'activité hors terrier. Cela est probablement une des raisons pour lesquelles l'ocytocine est apparue très constante au fil du suivi et peu dépendante des différents facteurs étudiés. De la même manière, une augmentation des taux de cortisol est également observée pendant la reproduction, en lien avec une mobilisation plus importante des réserves corporelles (*Cavia aperea*, Michel et al., 2011). Cependant, ici aussi, le fait de capturer les animaux hors des terriers, et non au moment de l'allaitement des jeunes, peut avoir gommé cet effet au profit des autres facteurs impactant le taux de cortisol, qui est notamment secrété pour favoriser des réponses physiologiques et comportementales adaptées face au danger et la survie à court terme (hormone du stress ; revue, Takayanagi and Onaka, 2022). Ceci remet en question la pertinence de l'étude des variations des taux d'ocytocine et de cortisol circulants durant la reproduction en milieu naturel et semi-naturel. Dans de futures études, d'autres méthodes moins impactées par le stress ponctuel, comme le dosage des glucocorticoïdes fécaux (indicateur qui reflète davantage les taux basaux), seraient à privilégier.

L'état reproducteur au moment des prélèvements n'a pas non plus eu d'impact sur les taux de ROM et OXY. De la même manière, les taux de ROM et d'OXY, mais aussi la maintenance somatique, illustrée par la dynamique des télomères, n'étaient pas liés au succès reproducteur des individus. L'hypothèse d'une augmentation du stress physiologique (augmentation des ROMs ; Wiersma et al., 2004), et du bouclier oxydant (augmentation d'OXY ; Blount et al., 2016) avec le succès reproducteur, n'a ainsi pas été vérifiée. Ceci étant, dans la littérature, le lien entre reproduction et stress oxydant n'est pas systématique (Sudyka, 2019; Viblanc et al., 2018). L'hypothèse d'une augmentation du stress oxydant et d'un raccourcissement des télomères avec l'effort reproducteur part du postulat que les individus ne pourront compenser le coût physiologique imposé par la reproduction. En milieu naturel, différentes études montrent que les hamsters qui se reproduisent plus ne perdent pas plus de masse pendant la saison de reproduction (Franceschini-Zink and Millesi, 2008 ; Chapitre 2). Il est envisageable que les femelles hamsters n'investissent dans la reproduction qu'à la hauteur de ce qu'elles sont capables de compenser, maintenant sur cette période une condition corporelle, ainsi qu'une balance oxydante et une maintenance somatique relativement stables. L'ajustement de l'investissement reproducteur pourrait alors se faire par résorption des fœtus, cannibalisme ou abandon des juvéniles durant l'allaitement (Speakman, 2008; Tissier et al., 2017). Il est possible qu'à travers ce phénomène, les

femelles tendent à privilégier l'investissement dans la maintenance, en ajustant leur investissement reproducteur. Cela se traduirait par des niveaux de stress similaires et une dynamique des télomères identique pour différents succès reproducteurs. En parallèle de l'environnement, les différences de succès reproducteur seraient alors liées à des différences de qualité individuelle, certaines femelles étant capables de tolérer une production supérieure de ROS, avec finalement une balance oxydante équilibrée, tout en produisant plus de jeunes. Une telle hypothèse ouvre la question de la qualité individuelle chez les hamsters et de leur stratégie de reproduction.

Néanmoins, ce raisonnement est basé sur un effectif de 27 femelles et peu de prélèvements, et reste donc à explorer plus en détail. Par ailleurs, dans cette étude, les télomères ont été mesurés à partir d'échantillons de peau et/ou cartilage prélevé sur les oreilles. Ce choix a été fait car une extraction d'ADN à partir de prélèvement buccaux n'a pas pu être mise au point chez le hamster commun, et le prélèvement auriculaire apparaissait ainsi comme étant l'alternative la moins invasive (Taitt and Kendall, 2019). Il est possible que le renouvellement cellulaire de ce tissu ne soit pas fortement impacté par l'augmentation du métabolisme pendant la reproduction. Une variation de la taille des télomères a toutefois été observée, celle-ci ayant été impactée par la taille des télomères à P0. Chez les hibernants, les télomères ont tendance à se régénérer pendant la saison active (en revue dans : Redon et al., 2024), après un raccourcissement lié à l'augmentation du stress oxydant pendant les torpeurs en hiver. Cet effet pourrait donc refléter une régénération plus tardive chez les individus ayant été le plus impacté par l'hiver. Ces résultats soutiendraient alors l'idée d'une stratégie de reproduction favorisant la maintenance somatique.

#### f. Conclusion

Cette étude n'aura pas permis de mettre en évidence des tendances globales reliant environnement nutritionnel, reproduction, stress physiologique et maintenance chez le hamster commun. Ceci pourrait être la résultante d'une stratégie de reproduction des hamsters femelles privilégiant un investissement dans leur condition et maintenance corporelle. Néanmoins, une telle hypothèse reste largement à démontrer. En effet, dans notre étude, les caractéristiques environnementales délétères responsables de la forte dispersion ont pu homogénéiser et/ou modifier de façon aléatoire la réponse de nos individus.

Par ailleurs, cette étude montre une augmentation du stress physiologique des hamsters (notamment en termes de balance oxydante) en enclos par rapport au laboratoire. Cela n'a cependant pas affecté le succès reproducteur des animaux, qui est supérieur à celui observé en animalerie (5 jeunes vs 1 en

moyenne par femelle ; Chapitre 1). Le stress mesuré en enclos n'aurait donc pas d'effets délétères sur la reproduction (comme observé globalement chez les rongeurs ; Rivier and Rivest, 1991). Si l'hébergement en enclos rend plus difficile la mise en place de protocole de prélèvement optimaux (permettant notamment l'obtention des taux hormonaux pendant l'allaitement), ceci confirme néanmoins l'intérêt de suivre des animaux en conditions semi-naturelles pour se rapprocher de leur état physiologique à l'état sauvage.

Points clefs du Chapitre 3 :

- Les hamsters semblent montrer des niveaux de stress (cortisol et ROMs) supérieurs en enclos en comparaison aux conditions contrôlées d'animalerie.
- Le caractère ponctuel des sécrétions d'hormones rend leur dosage peu adapté pour étudier la reproduction des hamsters en enclos.
- Nous n'avons pas mis en évidence de liens clairs entre environnement, reproduction, hormones, balance oxydative et maintenance somatique lors de cette étude.
- Ceci pourrait être un effet de la stratégie de reproduction des hamsters, qui favoriserait leur condition et maintenance somatique avant la reproduction. Cette hypothèse reste néanmoins à explorer.



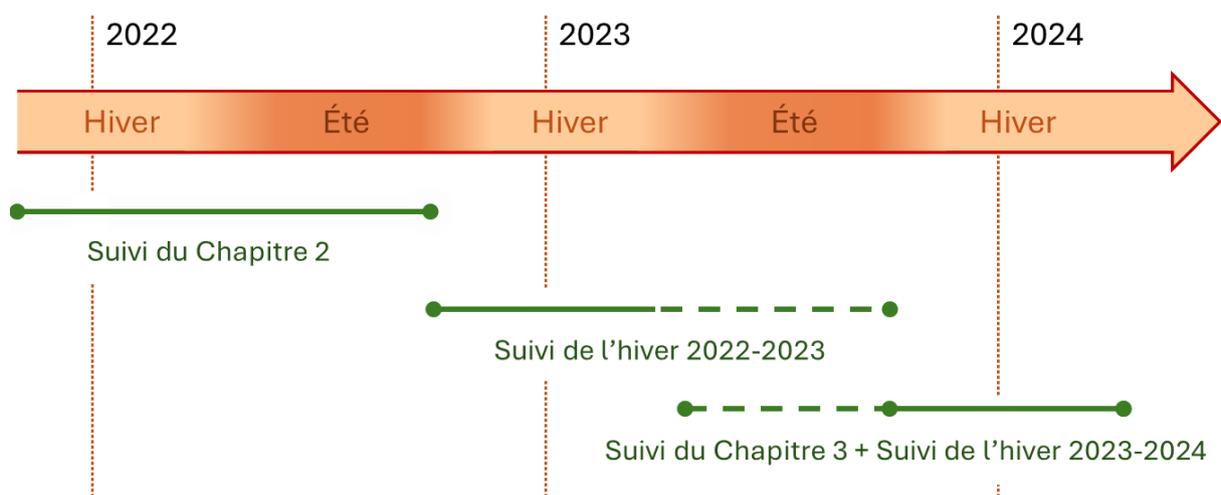
## - Chapitre 4 -

### Hibernation en mésocosme



Dans les Chapitres 1 et 2, nous avons observé d'importantes variations interindividuelles dans le comportement d'hibernation en laboratoire, même au sein des groupes. Certains hamsters étaient actifs pendant une part importante de l'hibernation, ce qui se traduisait par une consommation alimentaire accrue, tandis que d'autres ont passé plus de temps en torpeur, privilégiant l'économie d'énergie. Dans ces deux chapitres, le comportement d'hibernation a pu être influencé par les conditions d'hébergement. D'un côté, le protocole de nourrissage a pu favoriser les torpeurs. Les hamsters avaient un accès *ad libitum* à des stocks de nourriture dont la quantité oscillait au fil de l'hiver. Dans l'étude de Siutz and Millesi (2017), ceci a favorisé les torpeurs, en comparaison à la présence d'un stock constant. D'un autre côté, les conditions de laboratoire peuvent avoir inhibé les torpeurs. En effet, la captivité induit une tendance à la réalisation de torpeurs plus rares, courtes et moins profondes qu'en milieu sauvage, une tendance commune aux hibernants (Geiser et al., 2000). Ces deux facteurs ayant des effets opposés, il est possible qu'ils troublent la réponse des hamsters à leur régime alimentaire et jouent sur la variabilité des comportements d'hibernation observés au sein des groupes en laboratoire.

Ces aspects nous ont conduit à nous interroger sur la manière dont le comportement et la phénologie de l'hibernation réagiraient à l'environnement nutritionnel en conditions semi-naturelles, où ces biais ne seraient pas présents. Dans ce contexte, il est possible que les régimes induisent des différences beaucoup plus marquées, liées notamment à leur contenu en lipides. En effet, les lipides permettent une provision d'énergie plus importante par unité de masse de nourriture consommée, et jouent ainsi sur la balance énergétique durant l'hibernation (Siutz et al., 2018). Pour tester ceci, deux suivis de l'hibernation ont été réalisés dans l'enclos durant les hivers 2022-2023 et 2023-2024. L'enchaînement des suivis est illustré sur le chronogramme ci-après :



# I. Suivi hivernal de 2022- 2023

## A. Objectifs et Méthode

Dans la lignée des résultats présentés dans le Chapitre 2 (étude menée durant l'année 2022), le suivi de l'hiver 2022-2023 avait pour objectif d'étudier le comportement d'hibernation des hamsters exposés aux régimes *W*, *WS*, *RF* et *ML*, complété du régime *SAW*, en enclos. Nous avons formulé l'hypothèse que des régimes plus riches en lipides permettraient une émergence plus précoce d'hibernation avec une meilleure condition corporelle, entraînant une date de première mise-bas plus précoce et un meilleur succès reproducteur.

Pour tester cette hypothèse, 59 femelles (toutes équipées de iButtons) et 44 mâles (sans iButtons) ont été lâchés en enclos fin septembre 2022 (une date tardive imposée par la fin du suivi de la reproduction durant l'été). Ces hamsters ont été sélectionnés parmi les juvéniles nés en enclos durant l'été (ils étaient âgés de 2.4 à 4.4 mois au lâcher). Les hamsters ont été répartis équitablement, afin que chaque groupe soit constitué d'un nombre égal de mâles et de femelles issus de chaque sous-enclos (femelles : 3 *W*, 3 *WS*, 3 *RF* et 2 *ML*, mâles : 2 *W*, 2 *WS*, 2 *RF*, 2 *ML* dans chaque groupe). Les effectifs étaient donc de 11 femelles et 8 mâles par sous-enclos (0.19 ha), sauf dans l'enclos *SAW* où 15 femelles et 11 mâles ont été lâchés pour assurer une densité équivalente (sur les 0.29 ha). Afin de leur permettre de constituer des réserves alimentaires, 3 kg de graines par hamster (soit 60 kg par enclos, 80 kg dans le *SAW* ; cette quantité étant suffisante pour survivre à l'hiver en constante eutherme, Siutz and Millesi, 2017) ont été épandus dans les enclos au fil du mois d'octobre (un quart par semaine pendant 4 semaines). Le suivi par piège photo a été maintenu durant l'hiver et les captures hebdomadaires ont été réalisées à partir du 16 février pour suivre les individus dès l'émergence.

## B. Résultats

Durant l'hiver 2022, la survie a été très mauvaise, avec la recapture de 7 femelles (11.9 % des effectifs lâchés) et 10 mâles (22.7 % des effectifs lâchés). La probabilité de survie n'a pu être mise en lien avec aucun facteur (voir sortie du modèle).

Reponse :	Survie (Y/N) n = 103		
Facteur :	X <sup>2</sup>	Df	p value
Enclos de lâcher	6.9202	4	0.1402
Enclos de naissance	2.5647	3	0.4637
Sexe	0.0130	1	0.9092
Masse au lâcher	2.5683	1	0.1090
Age au lâcher	0.2012	1	0.6537

Les femelles ayant survécu à l'hiver se sont reproduites en parallèle des femelles lâchées dans le cadre du suivi présenté en Chapitre 3. Seules quatre d'entre elles se sont reproduites, 29 petits leur ayant été attribués par l'analyse génétique (en plus des 170 petits déjà décrits, ceux-ci ayant été exclus du chapitre 3). Seules deux d'entre elles ont été recapturées en fin de reproduction et leur iButtons récupérés. Ainsi, l'hibernation et la phénologie des mise-bas n'ont pu être obtenues que pour 2 des 59 individus. Ces deux femelles n'ont réalisé aucune torpeur au cours de l'hiver et ont produit une et deux portées respectivement. Même si elles n'étaient que deux, il est intéressant de noter que leur première mise-bas sont survenues les 24 et 28 mai 2023, précisément au même moment que les premières portées des groupes *W*, *WS* et *RF* du suivi présenté en Chapitre 2 (date moyenne ; 24/05/2022 ± 1.1) qui avaient été lâchées le 19 Avril 2022 après une hibernation en laboratoire.

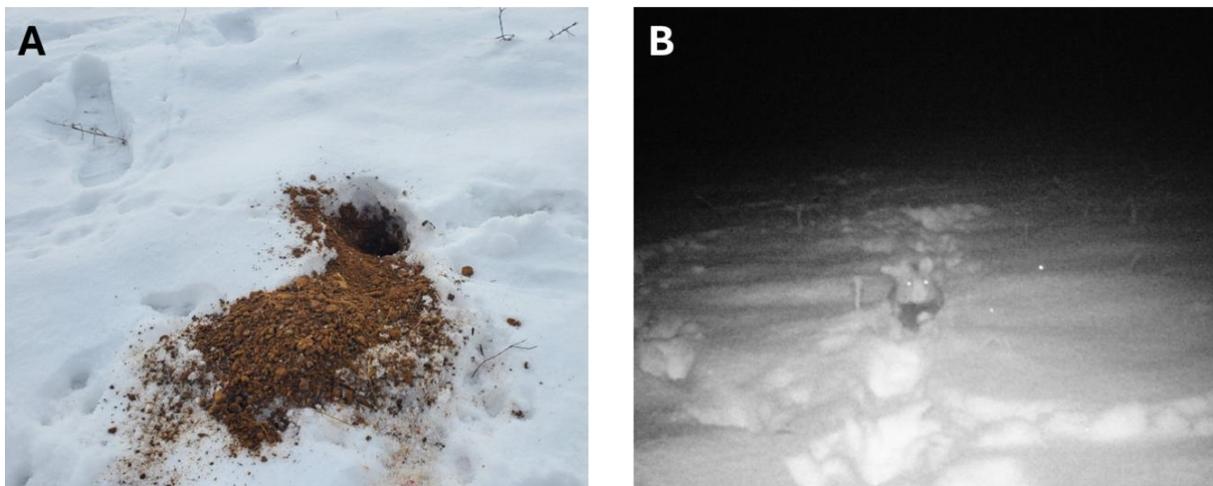
## C. Discussion

La mortalité hivernale des hamsters en milieu sauvage a été estimée entre 0 et 25% (Kayser et al., 2003a) et 37% (La Haye et al., 2014). Dans notre dispositif expérimental, une mortalité importante pouvait donc être attendue. Néanmoins, les taux de mortalité observés dépassent largement les maxima rapportés dans la littérature (84%). Ceci est probablement dû au protocole de lâcher qui aura induit des conditions hivernales particulièrement délétères, comme discuté ci-après.

Pour expliquer cette mortalité, une première hypothèse est que les hamsters auraient manqué de temps pour se préparer à l'hiver. Les hamsters ayant été hébergés en laboratoire, ceux-ci ont eu le temps de finir leur croissance. En enclos, la période avant hibernation aura donc pu être consacrée à l'aménagement d'un terrier et à la constitution de réserves alimentaires. En 2022, le mois d'octobre a été clément (moyenne de 15.9°C) et les températures froides ne sont survenues qu'en novembre

(moyenne 8.6°C ; Météo France). Les précipitations ont été supérieures à la normale (Oct. : +29%, Nov, +76%) et les premières précipitations neigeuses sont survenues mi-décembre (Météo France). Les conditions étaient donc relativement défavorables à partir de novembre, laissant un mois aux hamsters lâchés pour aménager un hibernaculum et constituer des réserves, ce qui peut paraître court en comparaison du temps disponible pour les juvéniles nés en mai à l'état sauvage. Ceci peut avoir eu pour conséquence des réserves alimentaires et des terriers de moins bonne qualité.

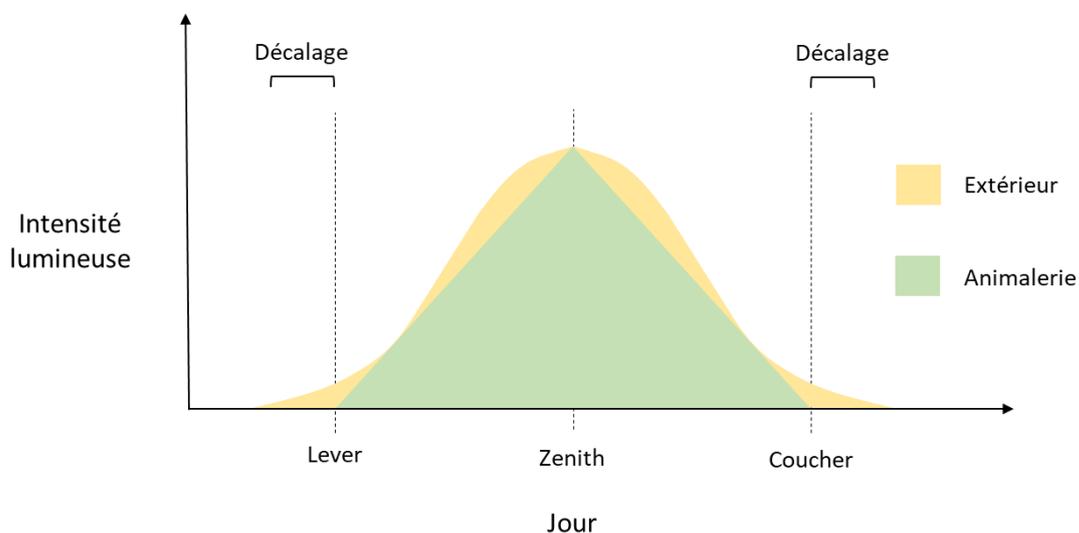
Une seconde hypothèse est liée aux précipitations hivernales. L'étude de Tissier et al., (2016) a montré une corrélation entre l'augmentation des chutes de pluie (plutôt que de neige) hivernales et la diminution de masse corporelle des femelles hamsters en sortie d'hibernation. Ceci s'expliquerait par une humidification et une réduction de la température du sol lorsque la pluie s'y infiltre, entraînant une augmentation de la dépense énergétique des hamsters. Par ailleurs, l'humidification des sols pourrait accélérer la dégradation des réserves alimentaires dans les terriers. Cette dernière hypothèse est soutenue par le faible enneigement de l'hiver 2022-23, les températures moyennes des mois de décembre à février ayant été de 6°C (Météo France) et par l'observation de graines germées décomposées ayant été évacuées des terriers pendant l'hiver (voir Figure 4.1.A).



**Figure 4.1 :** (A) Photographie d'un déblais frais contenant des graines avariées à la sortie d'un terrier (19 décembre 2022). (B) Photo par piège photographique d'un hamster actif en dehors de son terrier le 18 décembre 2022 par -8°C.

Pour pallier ce déficit énergétique et les réserves de mauvaise qualité, nous pouvons supposer que les hamsters réalisent plus de torpeurs (Siutz et al., 2018; Siutz and Millesi, 2017). Il est donc étonnant que les deux animaux n'en aient réalisé aucune. Par ailleurs, une activité des hamsters a été observée en

plein hiver (traces dans la neige et photographies ; Voir Figure 4.1.B). Ceci pourrait être une conséquence de réserves alimentaires inadéquates, les hamsters restant actifs et prospectant à la recherche de ressources alimentaires. Une hypothèse alternative est que cette activité soit liée à une dérégulation de l'horloge circannuelle. Le cycle des hamsters est endogène et se synchronise grâce aux changements journaliers de photopériode, particulièrement autour du solstice d'été (mi-mai à mi-juin ; Monecke and Wollnik, 2005). Dans le cadre de notre protocole, les hamsters suivis sont passés de l'enclos au laboratoire (entre juin et août), puis du laboratoire à l'enclos au moment du lâcher. En animalerie, les lumières s'allument et s'éteignent à l'heure du lever et du coucher de soleil, suivant la photopériode strasbourgeoise. Néanmoins, en extérieur, une clarté résiduelle persiste quelque temps avant et après ces heures, entraînant un allongement artificiel de la photopériode entre l'animalerie et l'enclos (illustré en Figure 4.2). Au moment du lâcher, ce décalage peut avoir joué sur la synchronisation circannuelle des hamsters, perturbant leurs comportements d'hibernation. Toutefois, l'identification des individus actifs n'était pas possible et la preuve d'une absence de torpeur n'a été obtenue que pour 2 des 59 femelles. Ces comportements ont donc peut-être été minoritaires dans la population et ces réflexions restent hypothétiques.



**Figure 4.2 :** Illustration de la variation journalière de l'intensité lumineuse en extérieur et en animalerie résultant en un potentiel décalage de photopériode.

## II. Suivi hivernal de 2023 - 2024

### A. Objectifs et Méthodes

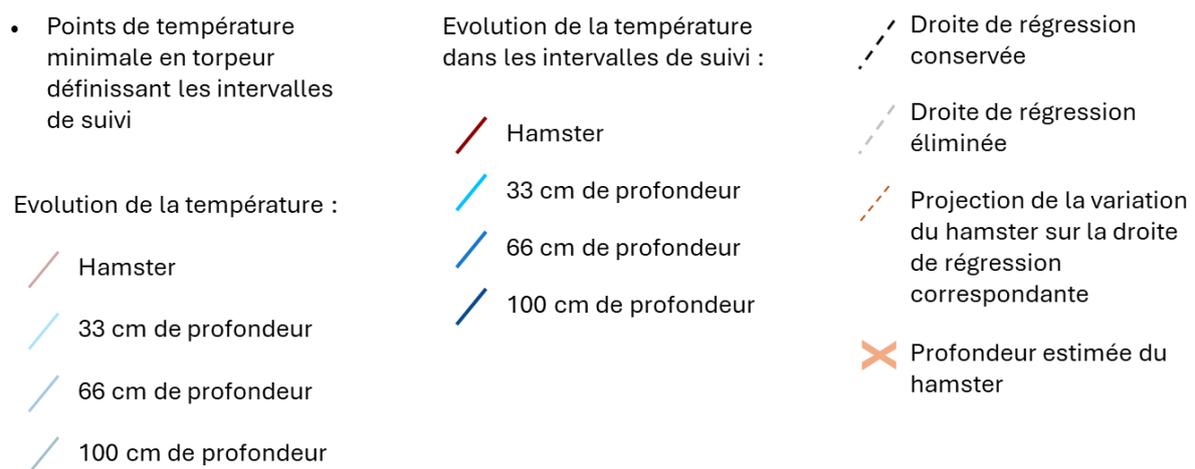
Forts de ces premiers résultats, nous avons cherché à répéter l'expérience lors de l'hiver 2023-2024, en évitant les biais des protocoles de l'année précédente. Le suivi de cette seconde hibernation a été réalisé sur les femelles dont nous avons suivi la reproduction dans le Chapitre 3, ce qui permet l'étude de l'effet de la reproduction sur l'hibernation qui suit. Nos prédictions étaient les suivantes : ① des animaux ayant une reproduction plus longue présentent un décalage de la phénologie de l'hibernation, c'est-à-dire une entrée et une sortie d'hibernation plus tardives, ② ces animaux disposent de moins de temps pour constituer leurs réserves et/ou subissent une diminution de la qualité et de la quantité de réserves disponibles dans le milieu, ce qui entraîne une augmentation du temps passé en torpeur. Notons que les problèmes de dispersion et le faible effectif suivi ne permet pas d'étudier l'effet des enclos dans le cadre de cette étude.

En fin de saison de reproduction 2023 (dernière semaine d'août), 14 femelles ont pu être recapturées. Douze d'entre elles étaient en suffisamment bonne condition corporelle pour être opérées immédiatement. Elles ont donc été équipées d'un nouvel iButton, surveillées pendant une semaine puis relâchées à leur terrier. L'état des 18 femelles adultes non recapturées était inconnu (elles pouvaient être mortes ou avoir déjà commencé à hiberner). Les captures hebdomadaires ont repris le 8 février 2024 pour recapturer les individus à l'émergence de l'hibernation. Nous avons recapturé 8 des 12 femelles réopérées en août et 6 des 18 autres femelles. L'hibernation a donc pu être caractérisée chez 14 femelles. Parmi celles-ci, 7 ont réalisé au moins une torpeur pendant l'hiver.

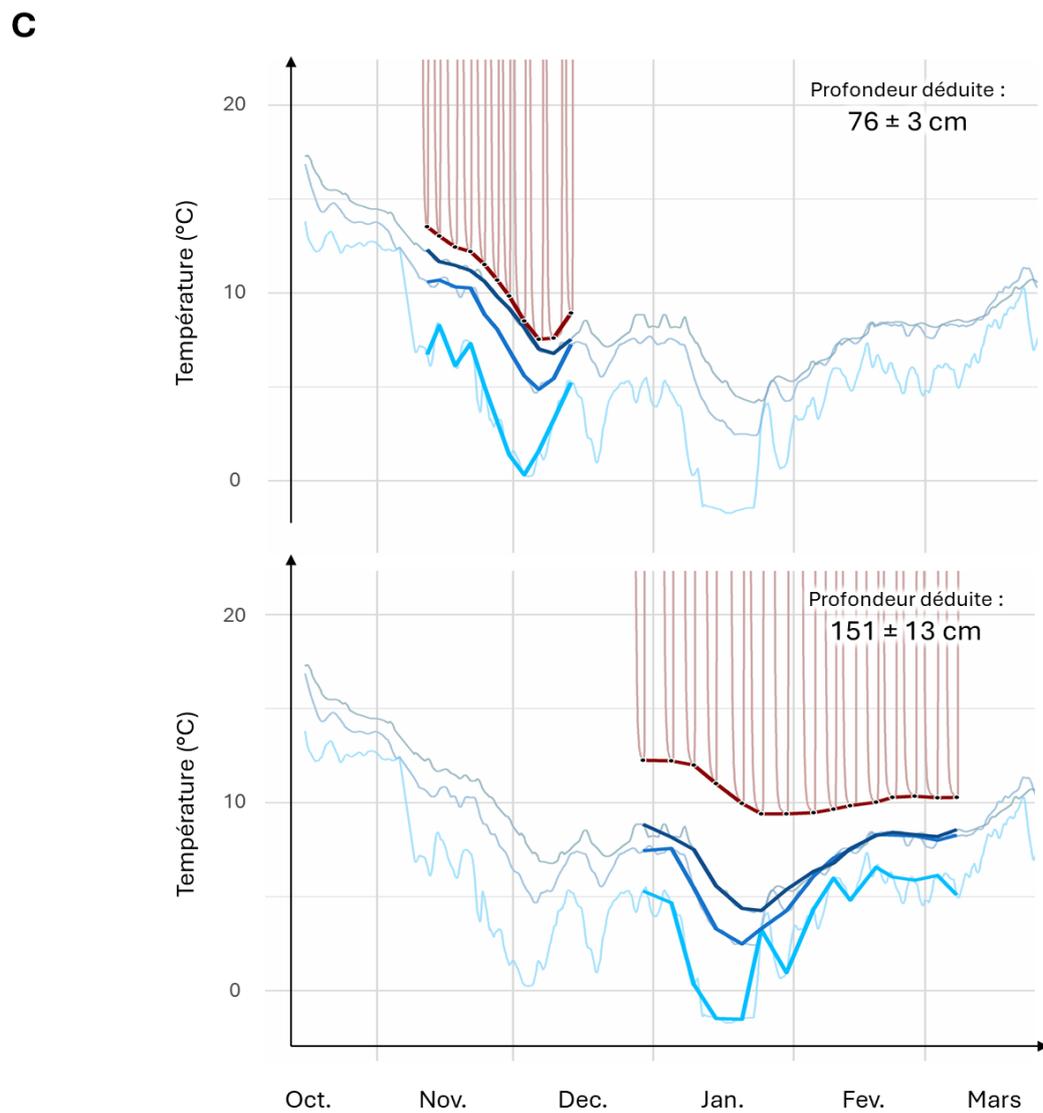
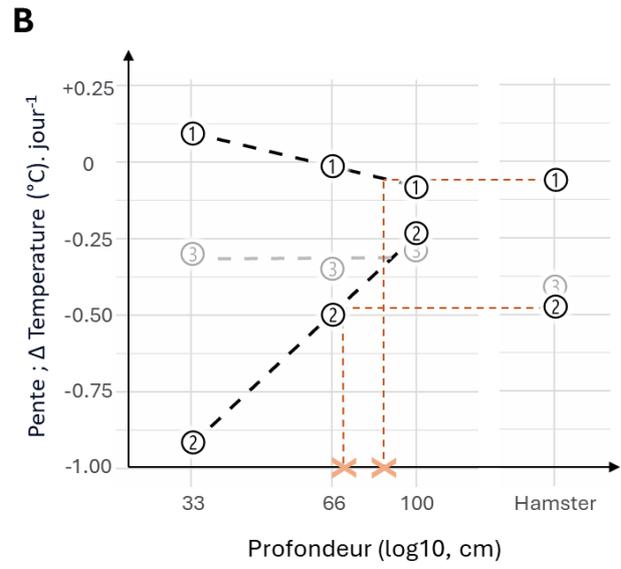
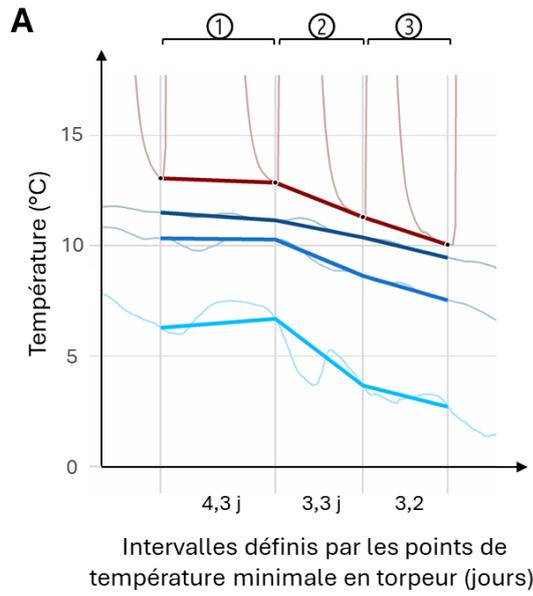
À titre exploratoire, les torpeurs de ces individus ont été comparées aux températures ambiantes à différentes profondeurs de sol, dans l'objectif d'évaluer la profondeur des terriers. La température du sol a été obtenue grâce à des iButtons enfouis par 2 en un point unique de l'enclos à 33, 66 et 100 cm de profondeur avant l'hiver. Les températures ambiantes ont été lissées sur 24 h (une variation journalière étant observable à 33 cm). La température corporelle des hamsters en torpeur est toujours supérieure à la température ambiante. Une comparaison des valeurs absolues des températures corporelles et ambiantes n'est donc pas pertinente. Néanmoins, les variations de température corporelle suivent celles du milieu. Pour évaluer la profondeur des terriers des hamsters en torpeur, nous avons donc comparé les amplitudes des variations de températures corporelles et ambiantes entre deux torpeurs.

La méthode utilisée est illustrée en Figure 4.3. La température minimale de chaque torpeur a été relevée, ce qui a permis de calculer l'évolution de la température minimale entre deux torpeurs (segments rouges sur la Figure 4.3.A). Les dates et heures auxquelles ces températures ont été observées ont servi à définir des intervalles (ici, trois exemples numérotés 1, 2 et 3) durant lesquelles les variations de température ambiante à 33, 66 et 100 cm de profondeur ont été calculées (segments bleus sur la Figure 4.3.A). Les variations de température ambiante (en °C par jour) ont été utilisées pour réaliser des droites de régression selon une échelle logarithmique (reflétant la dynamique de température dans le sol, Figure 4.3.B ; Gülser and Ekberli, 2004). Si la variation de température entre les couches était effectivement linéaire (cas des régressions sur les intervalles 1 et 2 dans l'exemple de la Figure 4.3.A-B), celle-ci a été utilisée pour déterminer la profondeur du terrier.

En utilisant cette méthode, la profondeur des terriers a été évaluée pour 6 des 7 hamsters ayant hiberné (voir exemple de deux d'entre eux en Figure 4.3.C), le 7<sup>ème</sup> hamster n'ayant fait que deux torpeurs éloignées dans le temps. Pour le suivi de la saison hivernale, les dates des première et dernière captures ont été considérées comme date d'immersion et d'émergence des animaux.

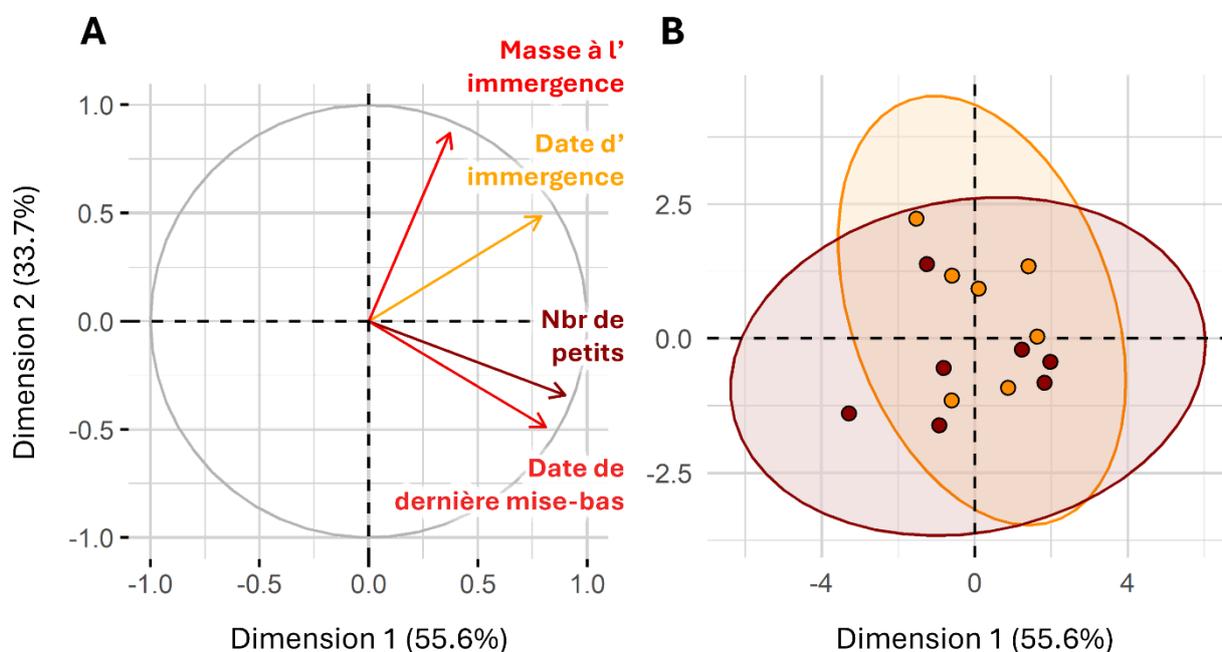


**Figure 4.3 : (A) et (B) Illustrations de la méthode utilisée pour estimer la profondeur à laquelle les hamsters ont hiberné. (C) Comparaison des températures minimales corporelles et ambiantes pour deux individus** ayant hiberné à l'enclos. La méthode décrite ci-dessus a permis d'estimer une profondeur respective de 76 et 151 cm, ce qui se reflète par des températures moins basses atteintes par l'individu du terrier plus profond (approx 9.5 vs 7.5°C).



## B. Résultats

### a. Réalisation de torpeurs



**Figure 4.4 : (A) Analyse en composante principale (ACP)** illustrant les corrélations entre nombre total de petits par femelle, date de dernière mise-bas, masse à l'immersion et date d'immersion. La figure présente les deux premiers axes, expliquant 55.6 et 33.7% de la variance. La couleur des vecteurs ( $\text{cos}^2$ ) indique à quel point la variation du facteur correspondant est expliquée par les dimensions 1 et 2. **(B) Répartition des individus sur l'ACP.** La couleur des points et des ellipses indique si les individus ont fait des torpeurs (rouge) ou non (orange).  $n = 14$ .

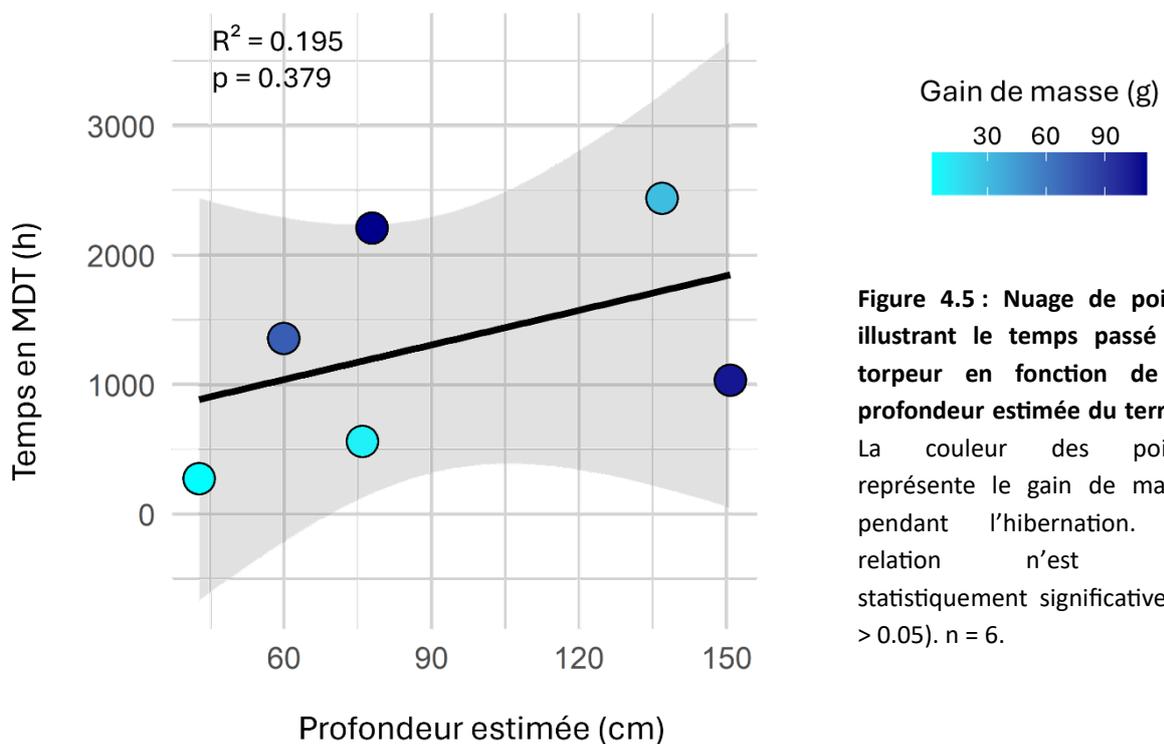
L'ACP présentée en Figure 4.4 illustre les liens entre nombre total de petits par femelle, la date de dernière mise-bas, la masse à l'immersion et la date d'immersion (Figure 4.4.A). Les dates de dernière mise-bas et d'immersion ne sont pas corrélées (coeff = 0.340,  $p = 0.235$ ). Le nombre total de petits est corrélé à la date de dernière mise-bas (coeff = 0.830,  $p < 0.001$ ), une conséquence logique de la corrélation positive entre nombre de portées et nombre de petits. Une date d'immersion plus tardive est

Reponse :	Hibernation (Y/N) $n = 14$		
Facteur :	$\chi^2$	Df	p value
Passage au labo (Y/N)	1.29870	1	0.2545
Masse à l'immersion	0.95958	1	0.3273
Date de Dernière Portée	1.76504	1	0.1840

quant à elle corrélée à une masse corporelle plus importante (coeff = 0.591,  $p = 0.026$ ). Pour limiter le nombre de facteurs dans le modèle, un des deux facteurs covariants a été conservé dans ces deux cas : la masse à l’immersion et la date de dernière mise-bas. Le recouvrement des ellipses représentant les intervalles de confiance (Figure 4.4.B) illustre que les facteurs étudiés ne sont pas prédictifs du fait que les hamsters fassent des torpeurs ou non, comme confirmé par les sorties du modèle présenté ci-dessus. Le modèle ne soutient pas non plus que le passage au laboratoire (survenu pour 8 des 14 femelles étudiées) ait joué sur la probabilité que les hamsters réalisent des torpeurs ( $p = 0.255$ ).

### b. Temps passé en torpeur

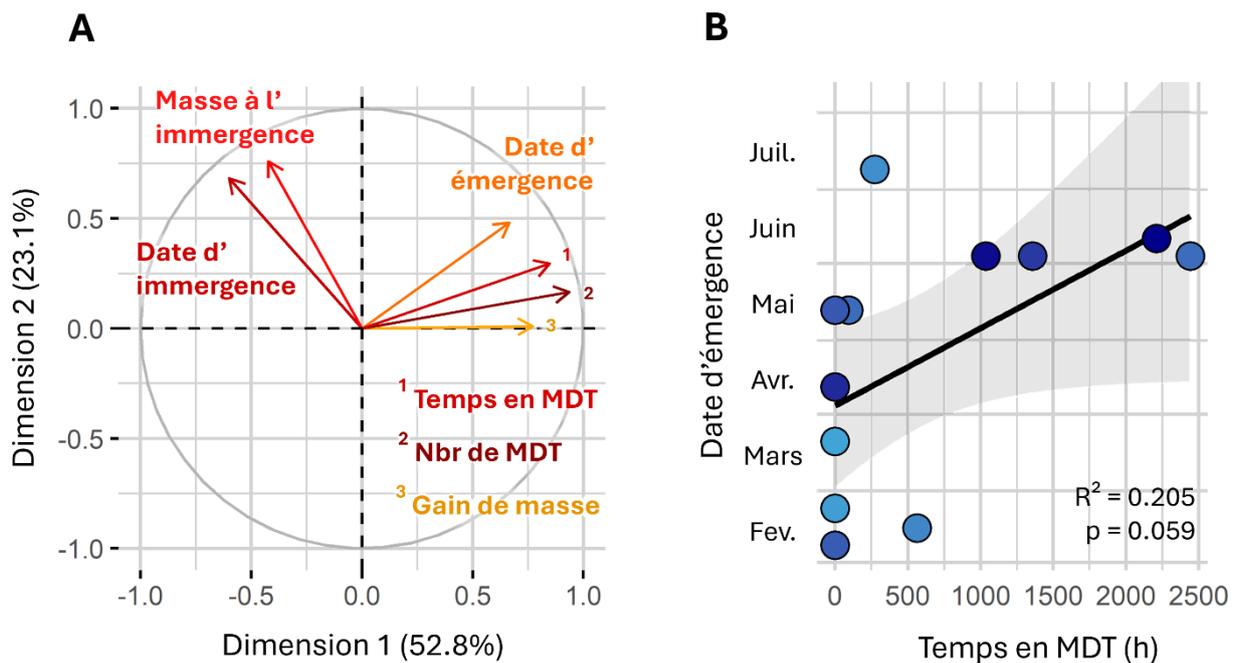
Les hamsters hibernants ont montré une grande variabilité dans leur comportement d’hibernation, effectuant de 2 à 32 torpeurs, pour un temps cumulé en torpeur de 93 à 2442 heures dans des terriers allant de 43 à 151 cm de profondeur. Étant donné le faible effectif d’animaux pour lesquels la profondeur du terrier a pu être estimée ( $n = 6$ ), l’analyse statistique de l’effet de la profondeur du terrier est délicate. La profondeur des terriers n’était corrélée significativement ni au temps passé en torpeur (coeff = 0.443,  $p = 0.379$ , Figure 4.5), ni au gain de masse des individus (coeff = 0.363,  $p = 0.480$ ).



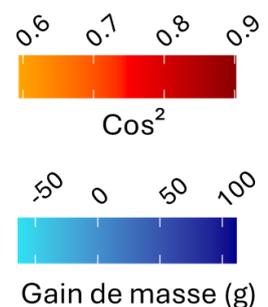
**Figure 4.5 : Nuage de points illustrant le temps passé en torpeur en fonction de la profondeur estimée du terrier.** La couleur des points représente le gain de masse pendant l’hibernation. La relation n’est pas statistiquement significative ( $p > 0.05$ ).  $n = 6$ .

### c. Effet du comportement de torpeur sur l'émergence

La Figure 4.6.A illustre le lien entre l'immersion, l'hibernation, la date d'émergence et le gain de masse entre immersion et émergence. La masse à l'immersion (covariante avec la date d'immersion) est peu corrélée à la date d'émergence (coeff = -0.083,  $p = 0.776$ ) et le gain de masse réalisé pendant l'hibernation (coeff = -0.263,  $p = 0.363$ ; vecteurs orthogonaux sur l'ACP). Le temps passé en torpeur est fortement corrélé au nombre de torpeurs effectuées (coeff = 0.940,  $p < 0.001$ ), et le temps en torpeur a donc été conservé pour caractériser l'hibernation. Sur l'ACP (Figure 4.6.A), un temps plus important en torpeur covarie avec un gain de masse plus important entre immersion et émergence, et une date d'émergence plus tardive. La relation entre ces trois paramètres est représentée par la Figure 4.6.B. Néanmoins, l'effet du temps passé en torpeur n'est pas statistiquement significatif, ni sur la date d'émergence (lm,  $p = 0.059$ ), ni sur le gain de masse effectué (lm,  $p = 0.073$ ).



**Figure 4.6 :** (A) Analyse en composante principale (ACP) illustrant les corrélations entre masse à l'immersion, date d'immersion et d'émergence, gain de masse durant l'hibernation (g), temps total en torpeur (multi-day torpor : MDT ; heures) et nombre de MDT. La figure présente les deux premiers axes, expliquant 52.8 et 23.1% de la variance. La couleur des vecteurs ( $\cos^2$ ) indique à quel point la variation du facteur correspondant est expliquée par les dimensions 1 et 2. (B) Date d'émergence en fonction du temps passé en MDT. La couleur des points représente le gain de masse des individus entre immersion et émergence.  $n = 14$ .



## C. Discussion

Durant cette seconde année d'hibernation, les hamsters ont bénéficié d'une survie hivernale bien meilleure, deux tiers des femelles relâchées en août ayant été recapturées au printemps (8 sur 12 ; soit une mortalité de 33.3%). Cette différence de survie avec l'étude précédente peut être attribuée à l'âge des femelles suivies, qui réalisaient leur première hibernation en 2022-23 et leur seconde en 2023-24. À l'état sauvage, la survie hivernale est décrite comme moindre lors du premier hiver en comparaison aux suivantes, un effet dû à la meilleure condition corporelle et au temps de préparation plus important des adultes en comparaison aux juvéniles à l'entrée en hibernation (Siutz et al., 2016). Les taux de survie ainsi observés se rapprochent davantage de ceux rapportés par La Haye et al. (37% de mortalité, 2014). Par ailleurs, l'hébergement transitoire au laboratoire en août (durant une semaine, pour le changement de iButtons, contre plusieurs mois avant l'hiver 2022-23) n'a pas semblé inhiber l'hibernation. Ces deux éléments suggèrent que le protocole réalisé dans le cadre de cette seconde étude de l'hibernation est plus représentatif des conditions d'hibernation en milieu naturel.

### a. Réalisation de torpeurs

Une part importante des animaux dont les iButtons ont été récupérés (7 sur 14 ; 50%) n'ont réalisé aucune torpeur (et un individu n'en a fait que deux). Cette proportion est équivalente à celle rapportée par Siutz et Millesi (2017) en conditions de laboratoire, où la présence d'un stock de 2 kg de nourriture a entraîné une absence de torpeur chez 4 des 9 individus. Néanmoins, à notre connaissance, une absence de torpeur n'avait jamais été rapportée dans les études suivant des animaux en extérieur (par exemple : non observé chez les 18 individus de Siutz et al., 2018 ou les 28 de Siutz et al., 2016). Chez les hibernants *food-storer*, la propension à réaliser des torpeurs reflète les économies d'énergie visant à épargner leurs réserves alimentaires (Humphries et al., 2003). Ainsi, il semblerait qu'une part importante des individus de cette seconde année de suivi ait disposé de réserves suffisantes pour s'affranchir des torpeurs. Chez le hamster, une durée d'euthermie plus importante en fin d'hibernation induit un développement plus avancé du système reproducteur (chez les mâles adultes) et une prise de masse plus importante (chez les femelles adultes et les juvéniles ; Siutz et al., 2016; Chapitre 1 et 2), soulignant l'intérêt d'un arrêt prématuré ou d'une moindre utilisation des torpeurs. De plus, les torpeurs induisent des coûts, tels qu'un stress oxydant, immunitaire ou neurologique. Dans notre étude, les individus ont donc potentiellement évité les torpeurs grâce à des réserves énergétiques suffisantes (*i.e.* réserves alimentaires), mais ceci ne s'est pas traduit par une prise de masse plus importante pendant leur saison d'activité. Un affranchissement des torpeurs est donc une stratégie

hivernale observable hors des conditions contrôlées de laboratoire. De fait, il apparaît que l'absence de torpeur observée chez les deux femelles recapturées après l'hiver 2022-23 puisse être la résultante d'un comportement naturel plutôt que la conséquence d'un dérèglement de l'horloge circannuelle.

Dans cette étude, nous n'avons pas réussi à identifier de facteurs expliquant la variabilité d'usage des torpeurs par les hamsters. En 2023, les animaux ayant eu plus de petits ont terminé leur reproduction plus tard, mais ceci n'a pas joué sur la date d'immersion, ni sur le comportement d'hibernation. Sur la base de la littérature, un lien entre reproduction et hibernation était attendu. En effet, chez les hibernants, un effort reproducteur plus important est lié à une prolongation de la saison active (Bieber et al., 2014). Chez le hamster, l'investissement reproducteur peut aussi se faire aux dépens de la constitution de réserves alimentaires, ce qui augmentera le besoin de réaliser des économies par l'usage des torpeurs (Siutz et al., 2017; Siutz and Millesi, 2017). Dans notre étude, l'absence de cet effet peut être liée à un succès reproducteur relativement homogène chez les femelles suivies, qui a oscillé entre 0 et 8 petits par femelles (moyenne :  $4.4 \pm 0.7$ ) une fourchette bien moins large que celle observée en 2022 par exemple (0 à 23 petits ; Chapitre 2). Un effet de la reproduction aurait potentiellement été plus fort dans un contexte où cette dernière aurait été davantage variable.

#### b. Profondeur des terriers

Les terriers exploités par des hamsters hibernants semblent avoir été creusés à des profondeurs très variables. La méthodologie employée pour estimer la profondeur des terriers se base sur l'assomption que les hamsters hibernent à une profondeur constante. Si ceci est supporté par le postulat que les individus exploitent un unique hibernaculum (Nechay et al., 1977), cette hypothèse nécessite néanmoins d'être confirmée. La robustesse des résultats donnés par cette méthode reste donc à valider (le plus robuste étant une mesure directe, par excavation par exemple, difficile à mettre en œuvre concrètement). Dans notre cas, un biais émane aussi de la mesure de la température du sol qui n'a été mesurée qu'en un point de l'enclos, assumant ainsi qu'elle était homogène sur l'ensemble sa surface. Ceci est probablement approximatif, la topologie et le couvert végétal jouant sur les conditions pédoclimatiques (de Almeida et al., 2018; Shuklina and Voropay, 2020). De plus, la décompaction du sol induite par l'enfouissement des enregistreurs de température peut encore avoir modifié ces conditions en rendant les sols perméables à l'air et à la pluie, jouant sur la dynamique des températures mesurées (entraînant une surévaluation de la profondeur des hamsters). Enfin, certains hamsters semblent avoir hiberné au-delà de la dernière profondeur « étalon » la plus profonde de 100 cm. Une application plus globale de cette méthode nécessiterait donc un raffinement de l'obtention des températures du sol à réaliser plus profondément en plusieurs points de l'environnement. Néanmoins,

la grande variabilité des profondeurs observées (43 à 151 cm) reflète très probablement un écart réel et visiblement conséquent.

À l'état sauvage, les hamsters creusent des galeries allant jusqu'à deux mètres de profondeur. Les températures du sol se stabilisent avec la profondeur (Gülser and Ekberli, 2004). À titre d'exemple, lors de l'hiver 2023-24, des températures négatives (-1.8°C) ont été enregistrées à 33 cm de profondeur, contre un minimum de 2.4°C à 66 cm et 4.2°C à 100 cm de profondeur. Des galeries de deux mètres de profondeur exposent ainsi les hamsters et leurs réserves de nourriture à des températures moins froides, constantes en été comme en hiver (Gülser and Ekberli, 2004; Nechay et al., 1977). Dans leur étude, Tissier et al., (2016) ont toutefois mis en évidence un lien entre la pluviométrie hivernale et la réduction de la condition corporelle des hamsters à l'émergence de l'hibernation. Dans leurs conclusions, ils avancent l'hypothèse que les conditions pédoclimatiques induites par les précipitations puissent être plus rigoureuses pour les hamsters et favoriser la dégradation des réserves alimentaires. Pour un hamster hibernant à 50 cm de profondeur, exposé à des variations de température et d'humidité plus importantes, il est probable que l'amplitude de cette contrainte soit augmentée.

Il est étonnant que certains animaux aient exploité des terriers si peu profonds pendant l'hiver. Néanmoins, il est possible que la réalisation d'un système de galeries profondes soit en réalité une activité chronophage et coûteuse. Ceci est notamment vrai pour des juvéniles de l'année, qui disposent d'une saison active réduite avant l'hiver. En effet, chez ces individus, les premiers mois de vie sont souvent considérés comme un compromis entre croissance et accumulation de réserves pour l'hiver, ce qui justifie une entrée en hibernation plus tardive que les adultes (Siutz et al., 2016). Il est possible que l'aménagement du terrier représente une troisième composante de ce compromis. Cet aspect est aussi vrai pour les adultes, mobilisés par les activités de reproduction et de stockage alimentaire. Un investissement plus important dans d'autres activités expliquerait pourquoi certains individus ont exploité des terriers sous-optimaux pendant l'hiver malgré leur présence en enclos depuis mai.

À l'état sauvage, il est probable que la mortalité importante offre à certains individus la possibilité d'investir des terriers préexistants. Il est même possible que l'aménagement d'un terrier par une succession de plusieurs hamsters soit nécessaire pour atteindre la profondeur de deux mètres rapportée dans la littérature. Dans notre cas, les terriers de plus d'un mètre de profondeur exploités en 2023-24 pourraient avoir été initiés par les individus suivis en 2022. Dans ce cas, l'appropriation des terriers serait un facteur de compétition, comme proposé par Millesi et al. chez les spermophiles (*Spermophilus citellus* ; 1999). On peut alors s'attendre à ce que des individus de meilleure qualité monopolisent les terriers préexistants, exposant les autres individus à des conditions hivernales délétères, impactant leur survie hivernale.

Ces éléments sont autant de considérations qui peuvent expliquer la mauvaise survie observée en 2022-23. Lors du premier suivi initié en avril 2022, l'enclos ne comptait aucun terrier. Les hamsters lâchés en septembre 2022 n'auront donc eu accès qu'aux terriers initiés par les individus reproducteurs pendant l'été. Avec un mois et demi pour constituer des réserves alimentaires et aménager les terriers, il est peu probable que les individus aient pu creuser profondément. En hibernant peu profondément, les conséquences sur la conservation des réserves alimentaires peuvent alors avoir été importantes, et expliqueraient pourquoi des graines périmées ont été communément observées dans les déblais durant l'hiver 2022-2023.

Points clefs du Chapitre 4 :

- Un lâcher fin septembre semble trop tardif pour permettre une bonne survie hivernale.
- En mésocosme, lors du second suivi, une part importante des femelles (50%) ont passé l'hiver sans réaliser de torpeurs.
- La propension à faire des torpeurs n'a pas pu être mise en lien avec la condition corporelle ou la reproduction précédente des femelles.
- L'utilisation des données de température corporelle est une méthode prometteuse pour estimer la profondeur des terriers, bien que le protocole nécessite d'être raffiné et validé.
- La profondeur des terriers à laquelle les hamsters ont hiberné semble très variable, et pose la question de la compétition pour les hibernaculum chez cette espèce.

## - Chapitre 5 -

### Gestion agronomique et Intérêt nutritionnel des bandes refuges



Ce chapitre porte sur les travaux de stage de fin d'études de Martin Quignard, co-encadré par la Chambre d'Agriculture d'Alsace et le CNRS.

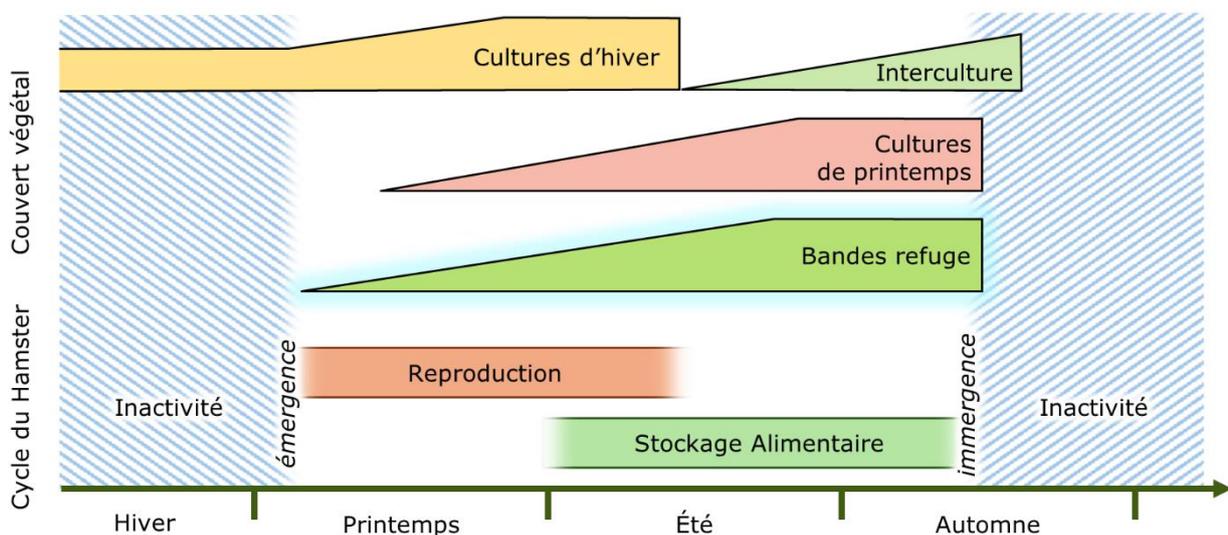
# I. Introduction

## A. Les bandes refuges

Le déclin du Hamster commun est lié à l'évolution des pratiques agricoles qui ont induit une dégradation de son habitat. Comme illustré précédemment (Chapitre 1 et 2), les cultures fournissent aux hamsters communs leurs principales ressources alimentaires, via la consommation directe de celles-ci, mais aussi via la consommation de la faune et de la flore qui leur sont associées. De plus, les cultures assurent une protection contre les prédateurs, en permettant aux hamsters de se dissimuler lors de leurs activités hors terrier ainsi qu'en réduisant le temps de prospection nécessaire pour trouver des ressources alimentaires. De fait, la destruction des couverts lors des récoltes a été identifiée par La Haye et al. (2014), comme le facteur impactant majoritairement la survie annuelle des populations. Ainsi, à l'échelle du domaine vital des hamsters, le défaut majeur des grandes parcelles monoculturelles est double : celles-ci entraînent une réduction de la diversité alimentaire et une absence totale de couvert après récoltes.

L'un des axes majeurs du Plan National d'Actions en faveur du hamster commun vise à restaurer un habitat agricole viable (PNA ; Virion, 2018). Afin de faire face aux défauts des grandes parcelles monoculturelles, ceci passe par la restauration d'une hétérogénéité culturelle qui apporte diversité alimentaire et couvert permanent, à petite échelle. Pour ce faire, l'une des mesures de conservation les plus ambitieuses est la mise en place dans l'habitat du hamster de **bandes refuges** (photographie en introduction – Figure 16), répondant au cahier des charges des Mesures Agro-Environnementales

Figure 5.1 : Couvert végétal des cultures et cycle du hamster



et Climatiques collectives (MAECc ; Ministère de l’Agriculture, 2024). Ces bandes linéaires de six mètres de large sont réparties dans les parcelles à intervalles de 72 mètres. Leur objectif est de compléter les cultures considérées favorables dans les MAECc : les céréales d’hiver et la luzerne. Pour ce faire, elles doivent fournir un couvert entre la récolte des céréales d’hiver et la pousse du couvert d’interculture (période représentée sur la Figure 5.1). Elles doivent donc être semées au printemps et leur destruction avant le 15 octobre est interdite (date limite de destruction des couverts d’interculture classiques). Afin de diversifier la disponibilité alimentaire, les bandes doivent contenir une graminée, une légumineuse et du tournesol, selon un itinéraire technique qualifié de *témoin* dans ce chapitre. Ceci favorise aussi la présence de graines que les hamsters peuvent stocker en vue de leur saison d’inactivité, ainsi que la disponibilité des protéines. Les protéines et les lipides peuvent par ailleurs être obtenues via la prédation de la faune hébergée par les bandes, dont la densité est favorisée par la couverture du sol (Silva et al., 2010).

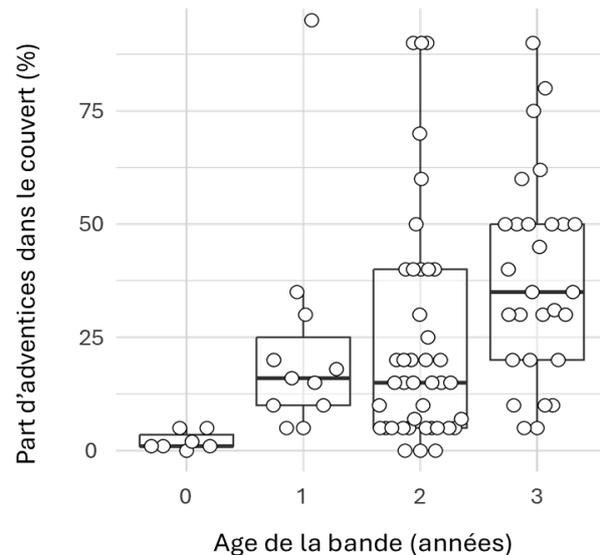
## B. Enjeux agronomiques

Plusieurs problématiques rendent aujourd’hui les bandes sous-optimales. Premièrement, une révision des MAECc est en passe de diversifier la liste des cultures favorables pour y inclure certaines espèces de printemps, rendant les bandes redondantes en termes de phénologie du couvert (Voir Figure 5.1). Par ailleurs, les exploitants agricoles ont fait remonter un fort mécontentement concernant la gestion des adventices poussant dans les bandes. Enfin, la réussite agronomique des bandes s’est avérée délicate durant les étés secs de 2022 et 2023.

### a. Gestion des adventices

Du fait des itinéraires techniques pratiqués pour mettre en place les bandes, celles-ci sont propices au développement des adventices. Pour des raisons de gestion cadastrale, les bandes sont en grande majorité reconduites au même emplacement et ensemencées avec les mêmes espèces d’une année sur l’autre. Pour cette raison, la rotation des cultures y est donc nulle. Les semis de printemps favorisent la levée d’adventices d’été, telles que le chénopode blanc (*Chenopodium album*) notamment. La gestion de ces adventices est délicate. Les traitements phytosanitaires sont inadaptés aux mélanges de cultures pratiqués dans les bandes et ne permettraient donc pas d’épargner une partie du couvert semé. La récurrence des levées d’adventices leur permet en outre de contribuer au stock semencier du sol. Ainsi, les agriculteurs craignent la constitution de réservoirs de graines susceptibles de se propager aux parcelles avoisinantes. Cette crainte est soutenue par un premier travail d’analyse de la

Chambre d'Agriculture d'Alsace (CAA) auquel j'ai participé en 2022. Nous avons pu mettre en évidence une augmentation de la prévalence des adventices dans les bandes au fil des années d'exploitation (CAA, 2023, voir Figure 5.2). Au bout de quelques années, les stocks semblent effectivement en place, la pratique de faux-semis (réalisation d'un premier labour pour faire lever les adventices avant leur destruction mécanique lors du vrai semis) s'avérant inefficace pour réguler les adventices. Si la présence d'adventices n'est pas forcément gênante pour la provision d'un couvert, elle peut en outre réduire l'intérêt nutritionnel des bandes en entravant le développement des espèces semées (Bajwa et al., 2019).



**Figure 5.2 : Part d'adventices dans le couvert** (recouvrement des adventices sur recouvrement total, en pourcent) **en fonction de l'âge de la bande** (0 correspondant à la première année d'exploitation) durant le suivi de 2021 (CAA 2023).

## b. Résilience climatique

La réussite agronomique des bandes nécessite la levée simultanée de plusieurs cultures, dont l'équilibre est rendu délicat par la compétition végétale pour l'espace et la lumière (Anderson, 2017). La gestion de cet équilibre est particulièrement compliquée dans un contexte climatique imprévisible, caractérisé par des événements de sécheresse, ou à l'inverse, par des précipitations excessives. Durant les années 2022 et 2023 par exemple, des conditions climatiques printanières très sèches ont entraîné une levée hétérogène des couverts. Peu de bandes présentaient les trois familles de cultures demandées par le cahier des charges, et les couverts étaient épars. Les bandes ont par ailleurs présenté une sénescence précoce en séchant pendant l'été, si bien que la disponibilité alimentaire et la protection par le couvert y étaient faibles en fin de saison. Ces aspects vont de pair avec la gestion des adventices, celles-ci étant normalement étouffées par les couverts végétaux (Meiss et al., 2008; Weisberger et al., 2023). Dans le cas d'une levée hétérogène ou d'une sénescence précoce des espèces semées, les conditions sont ainsi favorables à la levée des adventices plus résilientes. Globalement, ces éléments ont rendu les bandes peu conformes à leurs objectifs durant les deux dernières années. Une évolution de celles-ci est nécessaire pour une meilleure adaptation aux années sèches.

## C. Test de modalités alternatives

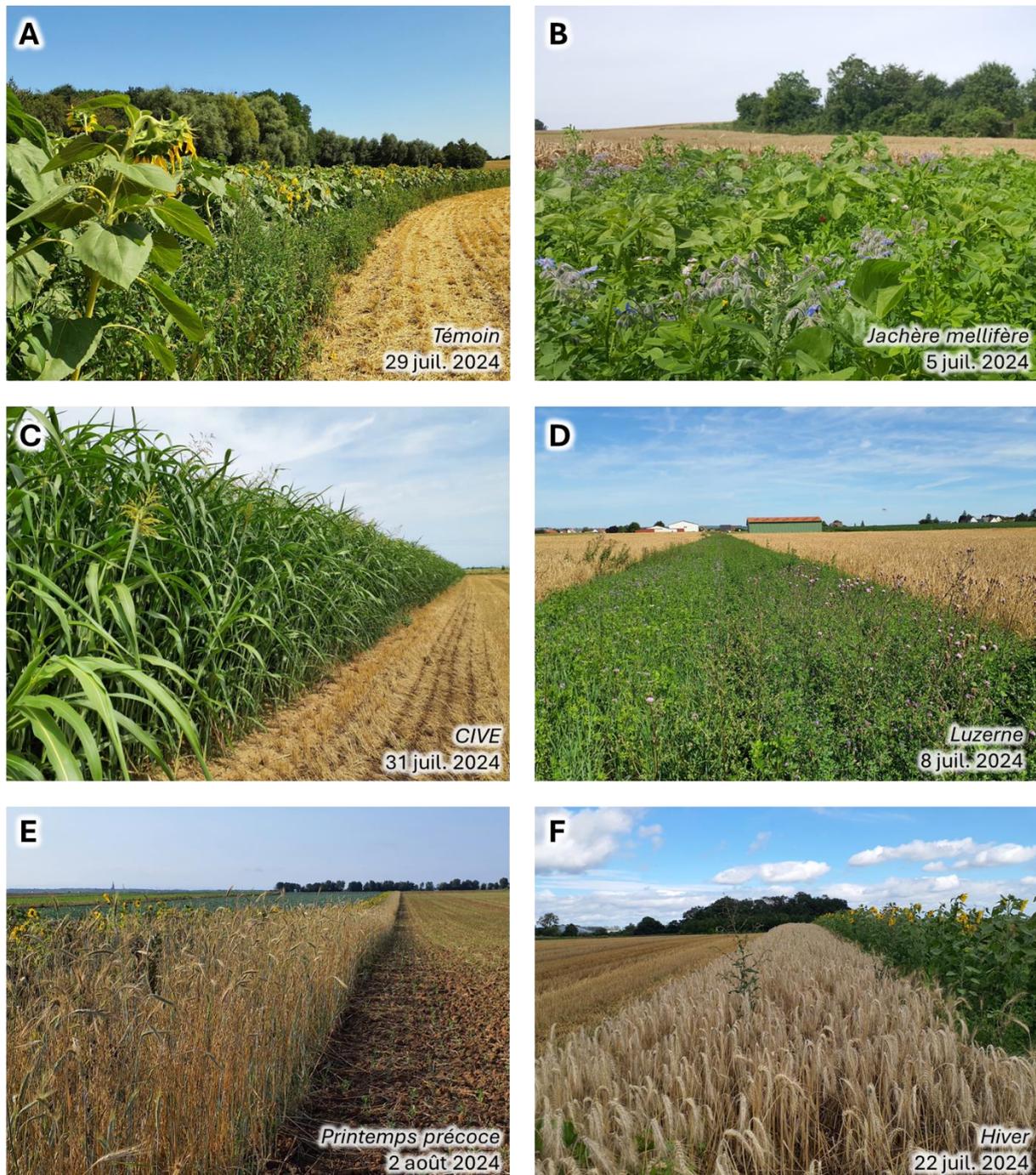
L'objet de cette étude est d'identifier des itinéraires techniques alternatifs permettant de mieux réguler les adventices et de gagner en résilience face aux aléas climatiques, tout en maintenant les mêmes ambitions en termes de bénéfices nutritionnels et de protection pour les hamsters. Pour ce faire, deux réunions en présence d'agriculteurs volontaires et des partenaires de la conservation du hamster ont permis d'identifier divers itinéraires techniques alternatifs, qui seront ici qualifiés de **modalités**. Celles-ci seront comparées aux bandes correspondant au cahier des charges qui sera la modalité *témoin* (Figure 5.3.A).

Le développement et le suivi de cette étude ont été initiés et portés par la Chambre d'Agriculture d'Alsace en collaboration avec le CNRS. Les travaux de suivi et le traitement des données ont été réalisés par Martin Quignard. Ses résultats sont présentés dans son mémoire de fin d'études : *Agronomie des bandes refuges pour la conservation de l'habitat du hamster d'Europe* (2024, CAA, AgroParisTech). Dans son étude, Martin a suivi des bandes de huit modalités en plus des bandes témoins. Je présenterai ici une analyse portant sur cinq d'entre elles, qui illustrent le mieux les problématiques agronomiques liées aux bandes refuges (les trois autres étant des variantes enrichies des bandes *témoins*) :

- Les bandes de *jachères mellifères*, bandes composées d'un mélange d'espèces favorables aux pollinisateurs et à l'entomofaune en général (Figure 5.3.B).
- Les bandes *CIVE*, bandes de Cultures Intermédiaires à Vocation Energétique (CIVE, valorisées notamment pour la méthanisation) contenant des espèces résistantes à la sécheresse comme le sorgho et le haricot lablab (Figure 5.3.C).
- Les bandes de *luzerne*, luzernières choisies pour leur intérêt dans la gestion des adventices, leur résistance aux sécheresses, et leur aspect favorable pour le hamster, enrichies d'espèces compatibles (Figure 5.3.D).
- Les bandes de *printemps précoce*, mélange semblable aux bandes témoins semé tôt en fin d'hiver (Figure 5.3.E).
- Les bandes d'*hiver*, mélange de cultures semées en novembre de l'année précédente (Figure 5.3.F).

Des bandes de ces différentes modalités ont été suivies par Martin d'avril à septembre, pour évaluer leur recouvrement, leur intérêt alimentaire (teneur en protéines, présence de graines, d'oléagineux, de faune épigée) et leur bénéfice dans la régulation des adventices. Il était attendu que ① les bandes semées le plus tôt (*hiver*, *printemps précoce*, *luzerne*) offriraient un couvert et une grainaison plus

précoce, ② induiraient une meilleure régulation des adventices et ③ hébergeraient une plus grande densité d'invertébrés. ④ Une plus grande part de légumineuses dans le couvert permettrait une meilleure provision de protéines. ⑤ Les bandes *CIVE* et *luzerne* résisteraient davantage aux événements de sécheresse.



**Figure 5.3 : Photographies illustrant les bandes testées :** (A) Une bande témoin, (B) une bande de jachère mellifère, (C) une bande de CIVE à base de sorgho, (D) une bande de luzerne, (E) une bande semée précocement au printemps, (F) une bande de cultures d'hiver. Les dates de prises de photos sont indiquées sur celles-ci. Crédit : Martin Quignard.

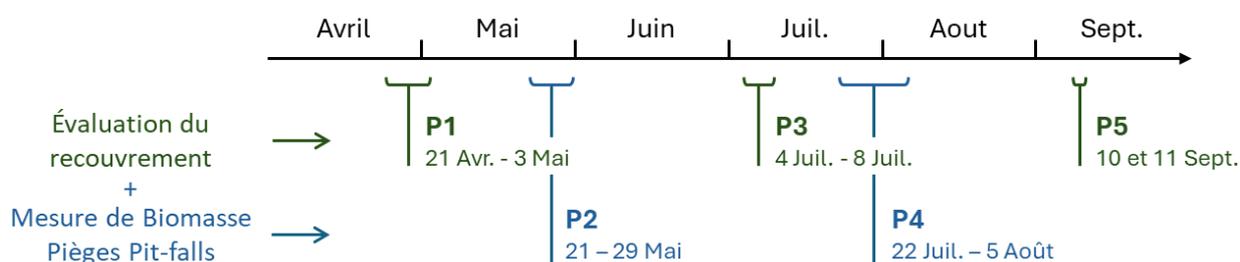
## II. Matériel et Méthode

### a. Détail des modalités

**Table 5.1 : Mélanges et dates de semis des différentes modalités.**

Modalité	Mélange	Date de semi	Zone
<i>Témoins</i>	Ray-grass, avoine, trèfle, tournesol	05/04/2024	Centre
	Avoine, vesce, pois, tournesol, phacélie	16/04/2024	Nord
<i>Jachères mellifères</i>	Sarrasin, trèfles, mélilot, sainfoin, phacélie, bourrache	10/04/2024	Nord
	Avoine, luzerne, lotier, tournesol, sarrasin, trèfles, mélilot, phacélie, bourrache	25/04/2024	Nord
<i>CIVE</i>	Sorgho, pois, tournesol	01/05/2024	Nord
	Sorgho, lab-lab, tournesol	28/05/2024	Centre
<i>Luzerne</i>	Luzerne (semée en 2023), sainfoin, trèfle, tournesol	15/03/2024	Centre
<i>Printemps Précoce</i>	Avoine rude, vesce, pois, tournesol	15/02/2024	Nord
	Avoine, seigle, féverole, pois	08/03/2024	Centre
<i>Hiver</i>	Blé, triticale, pois, trèfle, vesce, tournesol, colza	07/11/2023	Centre
	Avoine, seigle, pois, vesce, tournesol, colza	15/11/2023	Nord

Les modalités testées, la composition des mélanges semés et la date des semis sont indiquées dans la Table 5.1. Les bandes suivies étaient localisées dans les zones de protection des hamsters nommées « Nord » et « Centre ». Chaque modalité a été testée sur deux parcelles, à l'exception des bandes de *luzerne*. Les luzernières étant pluriannuelles, le suivi de bandes représentatives nécessitait qu'elles aient été semées en amont des expérimentations. Un seul site répondait à ce critère. Dans chaque parcelle, les mesures (décrites ci-dessous) ont été réalisées en quadruple sur quatre bandes distinctes. Le suivi des bandes a été réalisé par Martin Quignard en cinq passages, nommés P1 à P5, échelonnés d'avril à septembre, comme présenté sur le chronogramme ci-dessous. Lors des passages 1, 3 et 5, les recouvrements par espèces ont été évalués. Lors des passages 2 et 4, ces mesures ont été complétées par des mesures de biomasse, et la pose de pièges *pit-falls*.



## b. Recouvrement et stade de développement

Le recouvrement du sol a été estimé dans les strates de couvert dépassant une hauteur seuil de 10 cm. Celle-ci a été choisie comme représentative de la réalité biologique du hamster commun qui ne peut être protégé par des couverts plus ras. Lors des différents passages, le couvert assuré par chaque espèce a été estimé via l'échelle de Braun-Blanquet (adaptée par Barkman et al., 1964), qui quantifie le recouvrement entre 0 et 100%. Le recouvrement total du sol a été calculé comme la somme des recouvrements de chaque espèce du couvert. Du fait du potentiel chevauchement entre les différentes espèces, l'indice de recouvrement peut donc être supérieur à 100%.

Le stade végétatif des différentes espèces était évalué visuellement en les assignant à un stade de développement : germination, végétatif, pré-floral, floral ou grainaison, selon l'échelle de Lancashire et al. (1991). Une espèce était considérée comme ayant atteint un stade si 50% des plants avaient atteint ledit stade. Le stade global du couvert a été évalué comme le stade moyen des cultures pondéré par la prévalence des espèces.

## c. Biomasses

Lors des passages P2 et P4, les biomasses végétales ont été mesurées dans des quadrats de 100 par 50 cm. Les mesures ont été multipliées par deux pour obtenir des valeurs par mètre carré. Dans les quadrats, les parties aériennes ont été collectées et triées par espèce. Les échantillons ont été pesés dans la journée de collecte pour obtenir les masses fraîches (précision à 0.1 g). Les biomasses sèches ont été mesurées (précision à 0.01 g) après séchage des échantillons en étuve (4 jours à 70°C). Les teneurs en protéines et en lipides du couvert ont été obtenues sur le site de référence *Feedpedia* (Heuzé et al., 2017). Les compositions nutritionnelles des parties vertes des espèces semées étaient toutes référencées. Ce n'était pas le cas pour les adventices (dont seules les chénopodes et matricaires ont été analysées dans le cadre du Chapitre 2). L'analyse des teneurs en protéines et lipides des couverts a donc été centrée sur les cultures semées. La présence d'invertébrés a été estimée via des pièges *pit-falls*, déployés suivant le protocole décrit en Chapitre Méthodologie en deux sessions consécutives d'une semaine chacune à P2 et à P4 (soit 4 déploiements au total). Les pièges ont été déployés par quatre (1 par bande). En raison d'un nombre réduit de pièges, ceux-ci n'ont été employés que dans les bandes *hiver* (1 site, soit 4 bandes suivies), *jachère mellifère* (2 sites afin d'évaluer l'effet Zone, soit 8 bandes) et *CIVE sorgho* (1 site, soit 4 bandes). Les invertébrés collectés ont été déshydratés (étuve, 4 jours) pour obtention la masse sèche.

#### d. Statistiques

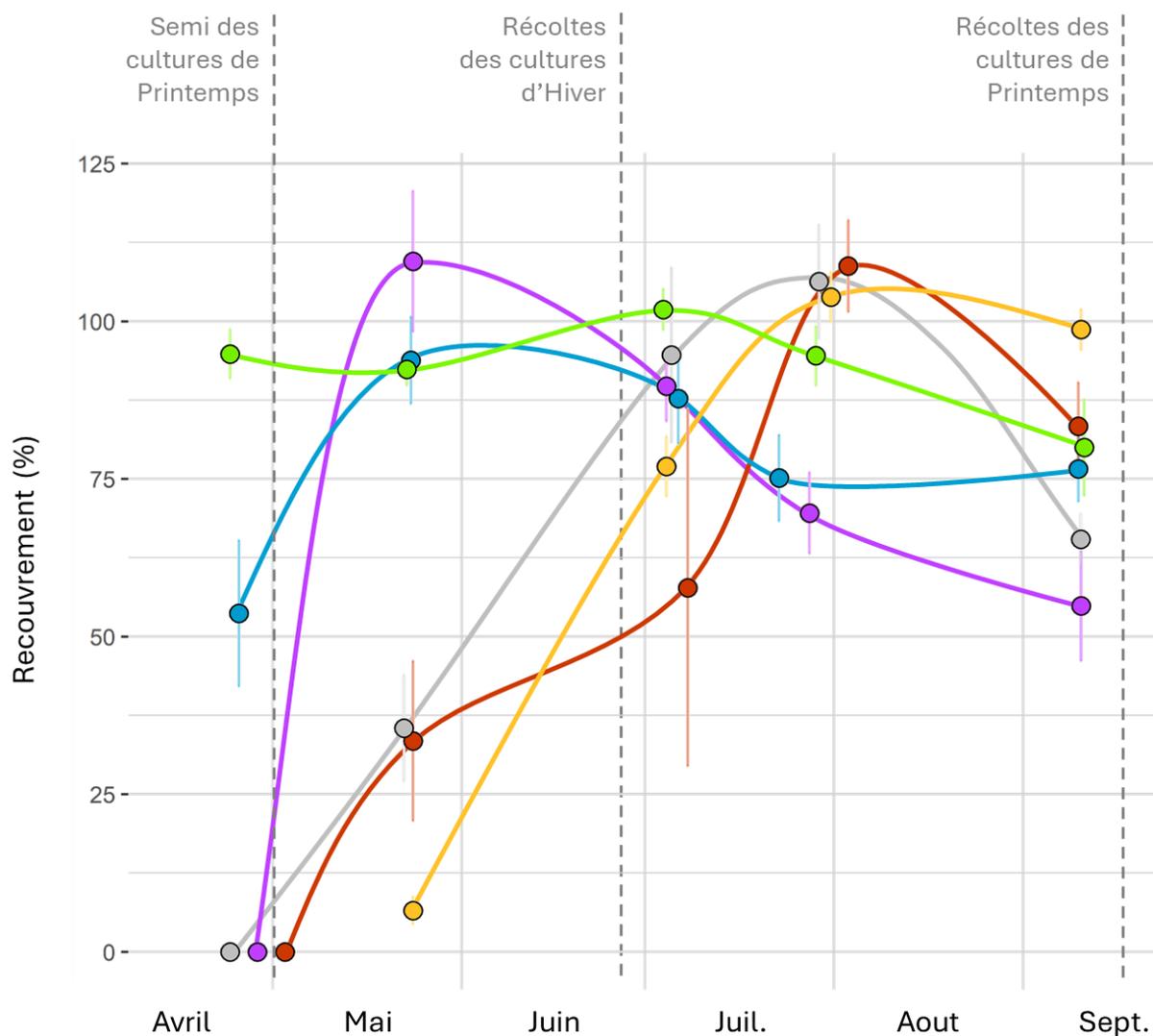
Les statistiques ont été conduites sous R (version 4.3.1; R Core Team, 2023), avec un seuil de significativité fixé à 5%. Afin de prendre en compte un effet de la localisation des parcelles où se trouvaient les bandes, l'effet des modalités a été analysé dans des modèles linéaires à effets mixtes (lmem, package lme4, Bates et al., 2023) prenant en compte la Zone (centre ou nord) comme facteur aléatoire. Les modèles utilisés comprenaient un maximum de 2 facteurs fixes (la modalité et, si adapté, le passage). Pour étudier la relation entre deux variables quantitatives (par exemple, le lien entre la biomasse des adventices et des cultures), des modèles linéaires standards (lm) à un facteur ont été réalisés. Lors de l'analyse de la relation entre biomasse et recouvrement du couvert, un point d'inflexion a été estimé grâce à la fonction *breakpoints* du package strucchange (Zeileis et al., 2002, 2003) en imposant un maximum de deux segments. Les représentations graphiques ont été réalisées avec package ggplot2 (3.5.0; Wickham, 2016).

### III. Résultats

#### A. Couvert végétal

##### a. Phénologie du couvert

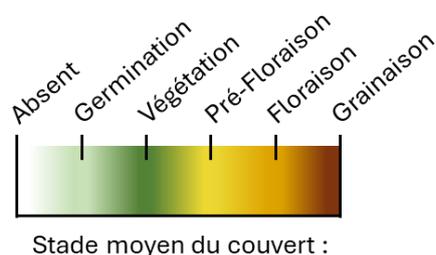
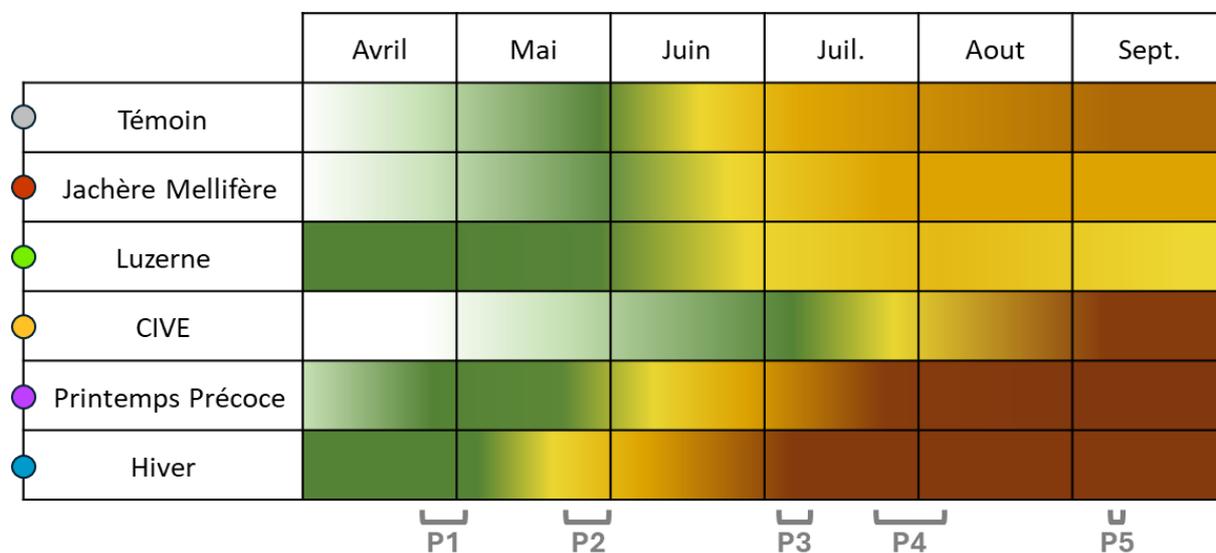
L'évolution du couvert en fonction des modalités pratiquées est représentée en Figure 5.4. Le semis de la *CIVE* étant particulièrement tardif, cette modalité n'a pas été suivie au premier passage de Martin. Le couvert assuré par les bandes différait significativement lors des passages 1 (lmem,  $p < 0.001$ ), 2 (lmem,  $p < 0.001$ ), 4 (lmem,  $p = 0.002$ ) et 5 (lmem,  $p = 0.003$ ) mais pas lors du passage 3 (lmem,  $p = 0.178$ ). La significativité statistique des différences entre les modalités par passage est récapitulée dans le tableau de la Figure 5.4. Globalement, seules les bandes de *luzerne* et d'*hiver* assuraient un couvert au premier passage, période de semis des cultures de printemps. Les bandes en *printemps précoce* se sont toutefois rapidement développées, et celles-ci assuraient aussi un couvert dense au second passage. Au passage 3, le plus proche des récoltes des cultures d'hiver, aucune différence entre les modalités n'a été observée. A l'exception des bandes de *luzerne*, les cultures précoces (d'*hiver* et de *printemps précoce*) ont ensuite décliné, si bien que les bandes *témoins*, de *CIVE* et de *jachères mellifères* assuraient le couvert le plus dense au passage 4. Au passage 5, les bandes de *CIVE* assuraient le meilleur couvert et les bandes de *printemps précoce* assuraient le couvert le plus éparse.



Passage :	1	2	3	4	5
● Témoign	b	f	i	o	y, z
● Jachère Mellifère	b	f	i	o	x, y
● Luzerne	a	e	i	o, p	y, z
● CIVE	∅	f	i	o	x
● Printemps Précoce	b	e	i	p	z
● Hiver	a	e	i	p	y

**Figure 5.4 : Evolution du recouvrement (en %) lors des cinq relevés (représentés par des points) réalisés entre Avril et Septembre.** Les courbes sont des extrapolations pour illustrer l'évolution du couvert entre les relevés. Les barres d'erreur sont des SEM. Les modalités sont indiquées par la couleur des points, courbes et barres d'erreurs, en accord avec celles présentées dans le tableau. Le tableau récapitule la significativité statistique des différences de recouvrement entre les couverts (analyses indépendantes pour chaque passage ; Tukey,  $p < 0.05$ ).

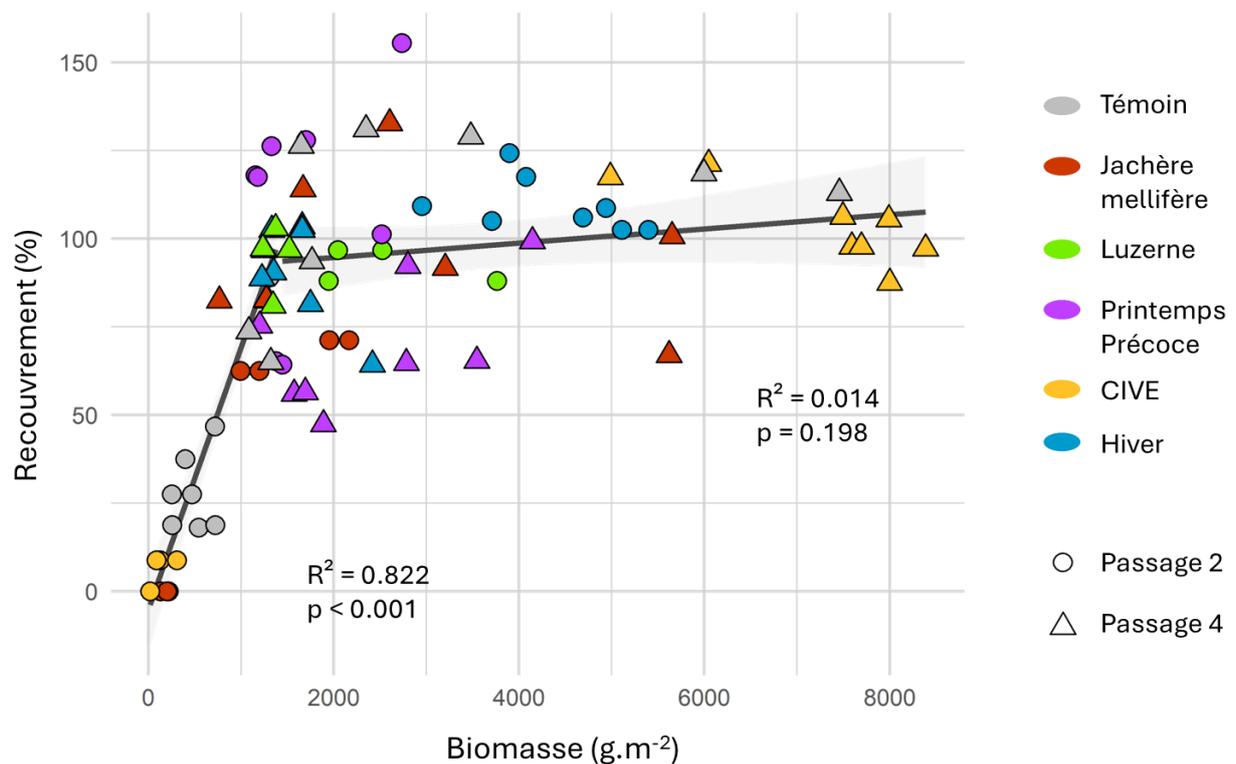
L'avancement du stade de développement du couvert au fil du suivi est représenté en Figure 5.5. Celui-ci a été estimé en prenant le stade de développement moyen des végétaux lors des différents passages. Les bandes d'hiver, suivi des bandes de *printemps précoce*, ont présenté le développement le plus précoce. Au passage 2, ces bandes étaient les seules à présenter des graminées en fleur, tandis que certaines légumineuses des bandes d'hiver étaient déjà en graines. Toutes les autres modalités étant alors au stade végétatif, voire germinatif dans le cas des CIVE. La majorité des couverts d'hiver était en graines au passage 3, tandis qu'il a fallu attendre le passage 4 (*printemps précoce* et *jachère mellifère*) voire 5 (CIVE et témoins) pour observer une grainaison dans les autres modalités. Dans les bandes de *jachères mellifères* et *témoins*, l'intégralité du couvert n'est pas arrivée à maturité, les espèces en graines étant d'abord des légumineuses puis les graminées. A l'inverse, les légumineuses des bandes CIVE étaient encore en floraison, voire végétatives au passage 5. Les espèces oléagineuses n'ont pas levé dans les bandes d'hiver (colza), CIVE (tournesol) et les *jachères mellifères* (tournesol), et ont été détruites par la fauche dans les bandes de *luzerne* (tournesol). Ainsi, les seuls oléagineux observés ont été les tournesols des bandes *témoins* (en graines au passage 5) et *printemps précoce* (en graines au passage 4). La luzerne étant gérée en fauche alternée, les appareils floraux ont été régulièrement détruits, et la production de graines était donc impossible, si bien que les bandes de *luzerne* ont été maintenues au stade pré-floral.



**Figure 5.5 : Représentation de l'évolution de la maturité du couvert au fil des mois de suivi.** Les couleurs indiquent les différents stades comparés : Couvert absent, germé, végétatif, pré-floral, en floraison, et en graine, tel qu'indiqué dans la légende. L'évolution représentée est inférée sur la base du stade moyen relevé lors des cinq passages.

## b. Lien entre recouvrement et biomasse

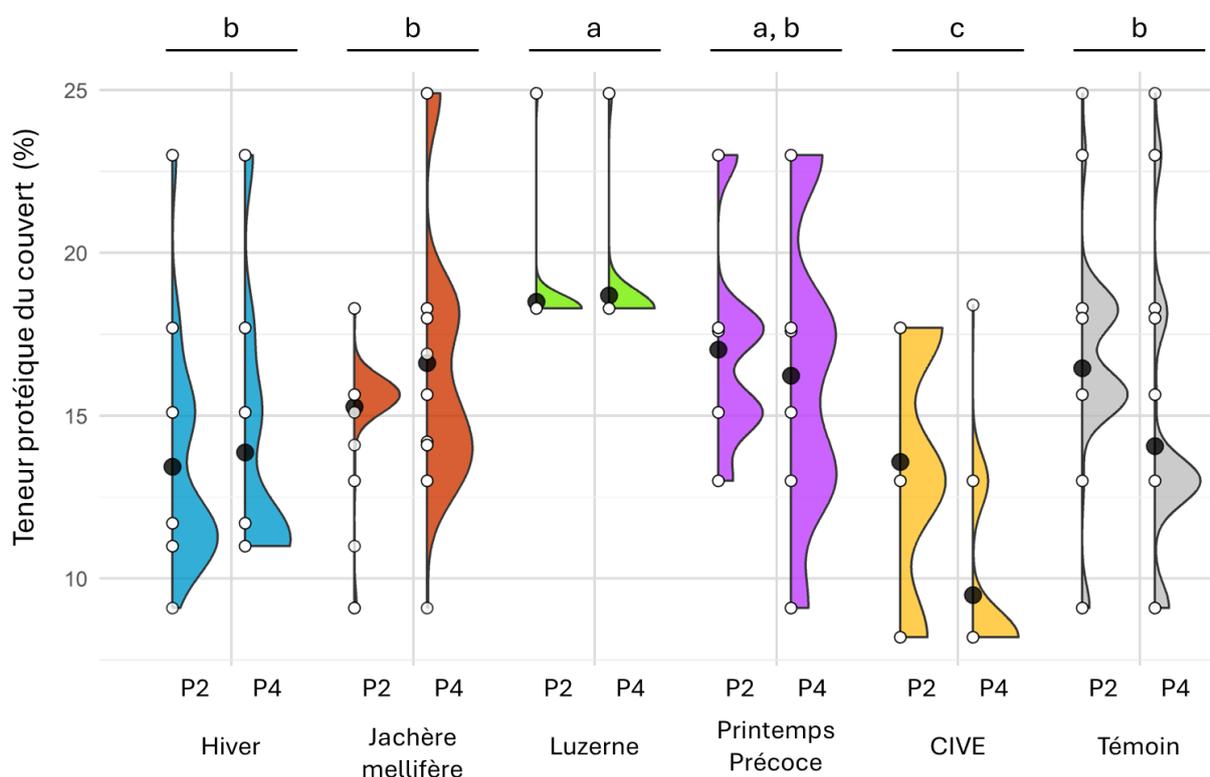
La mesure de la biomasse réalisée aux passages 2 et 4 a mis en évidence une forte relation entre la couverture assurée par la bande et la densité (exprimée en gramme de biomasse aérienne par  $m^2$ ) de celle-ci. Cette relation est représentée en Figure 5.6. La relation n'est pas linéaire, un effet de plateau étant observable pour les biomasses les plus importantes. Le point d'inflexion est estimé à  $1.4 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$  (*breakpoint*). Avant ce point, l'augmentation du recouvrement est fortement prédite par la biomasse du couvert ( $\text{lm}$ ,  $R^2 = 0.822$ ,  $p < 0.001$ ). Néanmoins, la couverture assurée par la bande est extrêmement variable autour du point d'inflexion, s'étalant de 50 à 125%, et le recouvrement est moins variable lorsque le couvert dépasse  $3 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$  de biomasse. Une fois le point d'inflexion passé, la relation entre biomasse et recouvrement s'efface ( $\text{lm}$ ,  $R^2 = 0.014$ ,  $p = 0.198$ ), le second segment de la régression étant quasiment horizontal, avec une valeur moyenne avoisinant 100%.



## B. Intérêt nutritionnel

### a. Intérêts des cultures de la bande

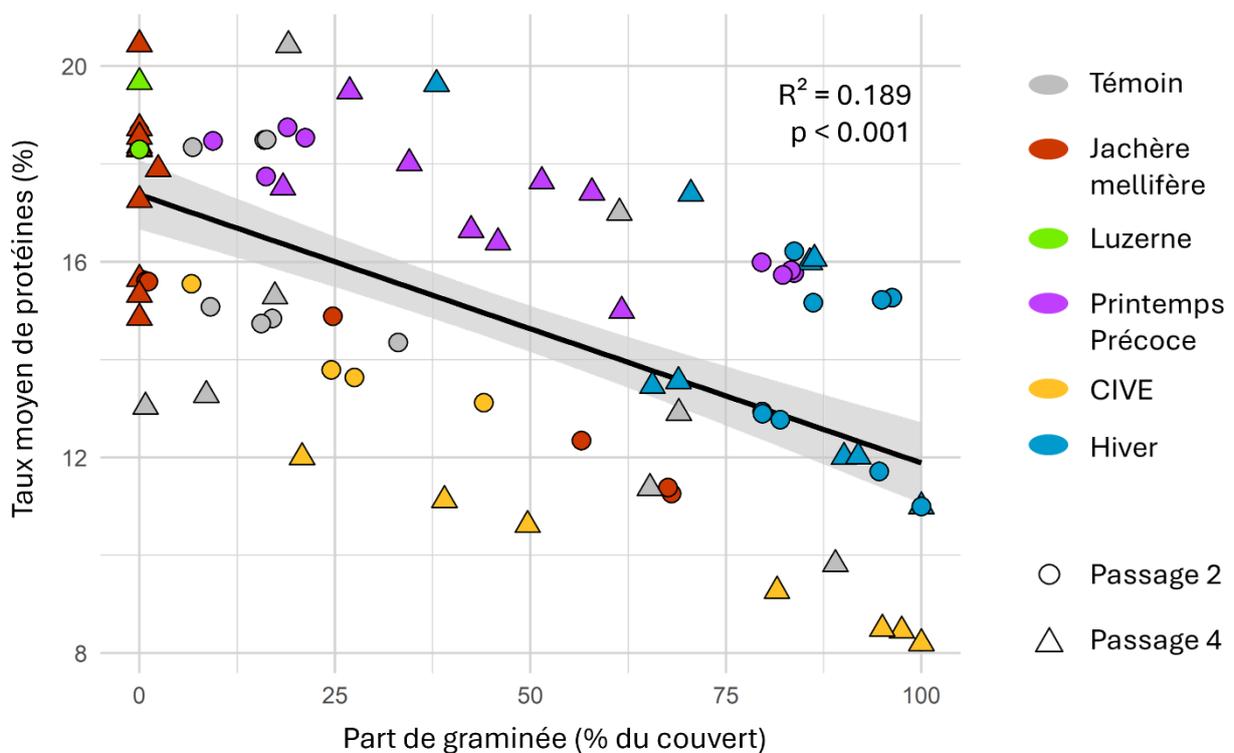
Les teneurs en protéines et en lipides du couvert ont été estimées à partir des mesures de biomasses spécifiques (ici en matière sèche) effectuées durant les passages 2 et 4. Dans les espèces relevées, les teneurs en lipides s'échelonnaient de 1 à 5% des masses sèches, induisant de très faibles différences de teneur globale entre les modalités. La différence était plus marquée pour les teneurs en protéines (8 à 25 % de la masse sèche en fonction des espèces). La Figure 5.7 illustre la variabilité des teneurs en protéines dans les différentes modalités, la moyenne étant représentée par un point noir. Ces estimations sont basées sur les parties végétatives aériennes et ignorent la présence des graines. La teneur en protéines était impactée par la modalité (Imem,  $p < 0.001$ ), mais pas par le passage (Imem,  $p = 0.499$ ). Les bandes de luzerne ont présenté une teneur moyenne en protéines supérieure à toutes les autres bandes (Tukey,  $p < 0.002$  pour les bandes *hiver*, *mellifère* et *CIVE*, et  $p = 0.042$  pour le *témoin*),



**Figure 5.7 : Représentation des teneurs en protéines (en % de la matière sèche) des espèces présentes dans les bandes en fonction de la modalité et du passage (2 et 4).** Les points blancs représentent chaque espèce présente dans la bande. La largeur de la forme à ce niveau est représentative de la prévalence de cette espèce dans les couverts. Les points noirs indiquent la teneur protéique moyenne du couvert (pondérée par la prévalence des espèces). Les lettres indiquent les différences significatives entre les modalités (Tukey,  $p < 0.005$ ).

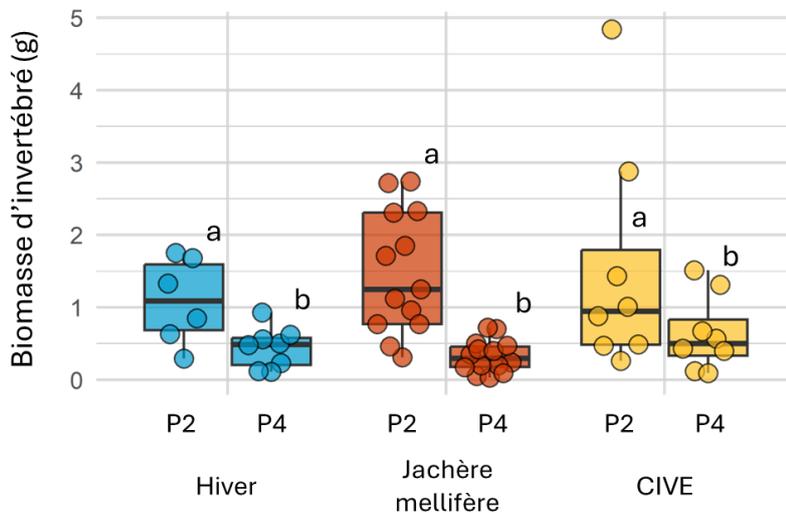
à l'exception des bandes de *printemps précoce* (Tukey,  $p = 0.141$ ). Dans les bandes de *luzerne*, la part en protéines était majoritairement due à la luzerne elle-même, mais la présence de trèfle permettait un maximum à 25%. Cette teneur maximum était seulement égalée par les bandes de *jachères mellifères* et *témoins* contenant elles aussi du trèfle. Les bandes de *CIVE* avaient les taux les plus bas (Tukey,  $p < 0.014$  avec toutes les autres bandes), notamment lors du passage 4.

La teneur en protéines du couvert était positivement impactée par la part de légumineuses dans le couvert (lm, estimate = + 0.069% de protéines par % de légumineuse,  $p < 0.001$ ) et négativement impactée par la part de graminées du couvert (lm, estimate = - 0.055% de protéines par % de légumineuse,  $p < 0.001$ ), ces deux facteurs étant corrélés (coefficient de corrélation : -0.548,  $p < 0.001$ ). La Figure 5.8 illustre la relation entre la part de graminées et la teneur en protéines du couvert. De manière intéressante, une forte variabilité est observable par le fait que certaines modalités (par exemple, les bandes de *printemps précoce*) sont systématiquement au-dessus de la régression, tandis que d'autres (par exemple les bandes de *CIVE*) sont en-dessous. Ceci est notamment lié à la nature des graminées elles-mêmes, l'avoine rude et le seigle semés dans les bandes de *printemps précoce* ayant un taux de protéines plus élevé (17.6 et 15.1% respectivement) par rapport au sorgho (8.2%), ainsi qu'à la présence ou non d'autres cultures non légumineuses telles que les tournesols (13% de protéines).



**Figure 5.8 : Taux de protéines moyen du couvert en fonction de la part de graminées dans la bande.** Le  $R^2$  et la  $p$ -values de la régression sont indiqués sur la figure. La couleur des points représente la modalité de la bande, tandis que leur forme représente le passage durant lequel la mesure a été effectuée.

## b. Biomasse de la faune épigée



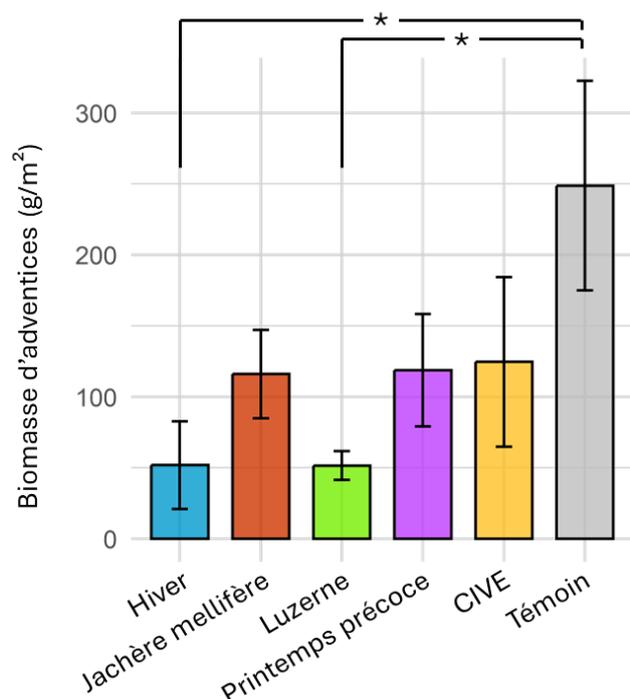
**Figure 5.9: Biomasse** (en grammes de masse sèche) **des arthropodes capturés dans les pièges pit-falls** déployés lors des passages 2 et 4, en fonction de la modalité. Les points représentent une pose individuelle de piège pour une durée d'une semaine.

Les pièges *pit-falls* ont permis de collecter un échantillon de la faune épigée présente dans les bandes, constitué majoritairement d'arthropodes hexapodes et de mollusques gastéropodes. La biomasse d'invertébrés collectés a été significativement impactée par le passage ( $I_{mem}$ ,  $p < 0.001$  ; Figure 5.9), les biomasses étant plus élevées lors du passage 2 que lors du passage 4. La biomasse n'a pas été dépendante de la modalité ( $I_{mem}$ ,  $p = 0.629$ ) ou du recouvrement de la bande ( $I_m$  ;  $p = 0.996$ ). Les pièges posés dans les *jachères mellifères* ont collecté des biomasses équivalentes entre les deux sites ( $I_m$ ,  $p = 0.969$ ).

## C. Régulation des adventices

**Figure 5.10 : Biomasse** (en grammes de matière sèche par  $m^2$ ) **des adventices au passage 4, en fonction des modalités.** Les barres d'erreur sont des SEM. Les différences significatives sont indiquées par des étoiles (Tukey,  $p < 0.05$ ).

La prévalence des adventices a été étudiée lors du passage 4, où celles-ci étaient en fin de cycle et éventuellement en graines, avec le potentiel de contribuer aux stocks de semences pouvant entraîner une levée l'année suivante. A cette période, les



bandes témoins présentait la plus forte présence d'adventices, avec en moyenne  $250 \pm 75$  g de biomasse sèche par  $m^2$  (Imem,  $p = 0.007$  ; Figure 5.10). La prévalence des adventices étant très variable, les bandes de *jachères mellifères*, *printemps précoce*, et *CIVE* ne différaient pas significativement du témoin, malgré une biomasse d'adventices moyenne de  $120 \pm 45$  g/ $m^2$  (Tukey,  $p > 0.184$  dans les trois cas). Les bandes de *luzerne* et *d'hiver* différaient significativement des bandes *témoins*, avec une moyenne à  $50 \pm 20$  g/ $m^2$  (Tukey,  $p < 0.032$  dans les deux cas). De manière intéressante, ces deux modalités, mais aussi les bandes de *jachères mellifères*, sont celles où les densités de pieds de chénopodes étaient inférieures au seuil de nuisibilité fixé à 10 plants par  $m^2$ . La biomasse sèche d'adventices était négativement impactée par la biomasse sèche des espèces semées, si cette relation était analysée sur la base d'une relation logarithmique (Im ,  $R = 0.175$ ,  $p = 0.012$ ).

## IV. Discussion

**Table 5.2 :**  
**Synthèse des résultats**

	Précocité du couvert	Presence de graines	Oléagineux	Protéines végétales	Protéines animales	Adventices
Témoin	✘	~	✓	~	?	✘
Jachère Mellifère	✘	~	✘	~	~	~
Luzerne	✓	✘	✘	✓	?	✓
CIVE	✘	~	~	✘	~	~
Printemps Précoce	~	✓	✓	✓	?	~
Hiver	✓	✓	~	~	~	✓

Les résultats obtenus sont récapitulés dans la Table 5.2. Comme attendu dans notre prédiction ①, le couvert le plus précoce a été observé dans les bandes de *luzernes* et *d'hiver*, suivi des bandes de *printemps précoce*. Les légumineuses de ces bandes ont été les premières à fournir des graines, à l'exception des bandes de *luzerne* où la fauche n'a pas permis au couvert de dépasser le stade pré-floral. Seules les bandes de *printemps précoce* et *témoin* contenaient des oléagineux (des tournesols) qui étaient en grainaison aux passages 4 et 5. Dans les bandes où les pièges *pit-falls* ont été déployés, la biomasse d'invertébrés a été impactée par la période, mais pas par le couvert (ni sa composition, ni son % de recouvrement), en contradiction avec la prédiction ③. Les adventices ont été mieux régulées dans les bandes *d'hiver* et de *luzerne*, comme attendu en prédiction ②. En accord avec la prédiction ④, la part de légumineuses dans le couvert a permis une amélioration des teneurs en protéines, mais

un fort effet des espèces choisies a aussi été observé. Les conditions climatiques de 2024 n'ont pas permis de tester la résilience des bandes face aux événements de sécheresse (prédiction ⑤).

## A. Couvert

L'un des objectifs des bandes est de fournir un couvert, contribuant à protéger les hamsters contre la prédation durant les périodes où les cultures principales (cultures des parcelles où se trouvent les bandes) sont absentes, du fait des périodes de récoltes ou de semis. Le couvert fourni par les bandes est lié à la biomasse de celui-ci. Néanmoins, le recouvrement atteint un plateau relativement rapidement (à une densité de 1400 g.m<sup>-2</sup>). De fait, la date à laquelle les bandes assurent un recouvrement est majoritairement liée à la date de semis. Les bandes de *luzerne* et d'*hiver* semées l'année précédente étaient les plus fournies en début de printemps. Néanmoins, les bandes d'*hiver* nécessitent une mise en place après le 15 octobre (date limite de destruction des couverts dans le cadre des mesures de conservation), ce qui est tardif, et peut être empêché par la météo. Dans ce cas, les bandes de *printemps précoce* apparaissent comme une alternative viable, celles-ci permettant un rapide gain de couvert en début de printemps.

Toutefois, les bandes d'*hiver* et de *printemps précoce* ont aussi montré une réduction du couvert en fin de saison. À partir d'un certain stade de développement, les ressources des végétaux sont allouées aux graines, et les parties végétatives, qui assurent le couvert, entrent en sénescence (Anderson, 2017). Il est donc logique que les cultures les plus précoces présentent un couvert dégradé en fin de saison. Celui-ci n'est toutefois pas nul, les parties sèches des cultures rémanentes assurant tout de même une protection. Dans le cas de la luzerne, la fauche régulière du couvert et son maintien à un stade végétatif permet d'éviter ce biais.

La qualité du couvert est particulièrement critique au moment où les cultures principales sont absentes. Ainsi, la maximisation de l'intérêt des bandes peut résulter du décalage entre le développement des cultures de la parcelle et de celle des bandes. En l'état, les bandes visent principalement à compenser la destruction des cultures d'*hiver* lors des récoltes en juin ou juillet. À cette période, les différentes modalités offraient des couverts équivalents. Cependant, les couverts plus tardifs (*témoins*, *sorgho*, *jachère mellifère*) assuraient un couvert plus longtemps (*i.e.* jusqu'à ce que les intercultures aient poussé). À l'inverse, ces bandes ne pallient pas l'absence de végétation dans les parcelles destinées aux cultures de printemps au moment de l'émergence des hamsters, qui peut avoir lieu en mars, voire avant (Chapitre 4). Dans ce cas, des bandes d'*hiver* et de *luzerne*, ou, à défaut, de *printemps précoce*, semblent bien mieux adaptées. La prise en compte de la nature des cultures

environnantes n'est pour l'instant pas inscrite dans le cahier des charges actuel. Adapter les bandes aux cultures présenterait des difficultés logistiques pour les organismes de contrôle (DREAL, DDT ; choix des modalités à pratiquer au cas par cas), mais permettrait de maximiser l'efficacité du couvert, en termes de protection et de nutrition pour le hamster, et a été suggéré par les agriculteurs eux-mêmes. En effet, ceux-ci sont demandeurs de directives moins strictes pour s'approprier la gestion des bandes, et pouvoir y conduire des itinéraires techniques plus adaptés aux particularités des parcelles. Ils mettent notamment en avant le bénéfice de dates de semis plus souples pour favoriser l'implantation des oléagineux et limiter les adventices, permettant *in fine* de mieux remplir les objectifs premiers des bandes.

## B. Nutrition

### a. Parties végétatives

La teneur moyenne en protéines estimée ici concerne la totalité des parties végétatives aériennes des couverts. Or, certains résultats suggèrent que les hamsters réalisent une sélection alimentaire (Kletty 2020, Chapitre 1 et 2). Il est donc possible que ceux-ci réagissent davantage à la teneur protéique maximale du couvert (teneur protéique de l'espèce végétale ayant la part en protéine la plus importante) qu'à la teneur moyenne (teneur protéique obtenue si un hamster venait à sélectionner aléatoirement sa nourriture). Néanmoins, les résultats de ce suivi illustrent la possibilité d'augmenter la disponibilité en protéines pour le hamster en sélectionnant des familles végétales à haute teneur en protéines telles que les légumineuses (pois, fèverole, vesce...), ou de privilégier au sein des familles comme les graminées des espèces ayant des contenus en protéines supérieurs à d'autres (par exemple, 17.6% de protéines dans la masse sèche de l'avoine rude contre 8.2% dans le sorgho, pour les légumineuses : 23.0% pour la fèverole contre 17.7% dans le pois ; *Feedipedia* - Heuzé et al., 2017). Indépendamment de la sélection du hamster, le choix d'espèces à plus haute teneur protéique permettrait d'augmenter leur disponibilité, notamment dans certains couverts, comme les bandes d'hiver ou les *jachères mellifères*. Ici, seule la teneur en protéines du couvert a été discutée. Il va de soi qu'en cas de couvert très peu développé, le facteur limitant l'intérêt nutritionnel de la bande pourrait être la disponibilité alimentaire elle-même plutôt que la teneur en protéines de celui-ci. Ceci rejoint la question de l'absence de recouvrement du sol par les bandes les plus tardives. Concernant les lipides, les teneurs observées dans les parties végétatives étaient très similaires entre les espèces. La présence de graines dans le couvert sera donc le facteur ayant le plus d'impact.

## b. Graines

L'analyse précédente du taux de protéines était concentrée sur les parties végétatives. Toutefois, les graines permettent aussi un apport nutritionnel, notamment en lipides, pour les graines d'oléagineux. Les premières espèces à atteindre le stade de grainaison, autour du mois de juin, ont été les légumineuses des bandes d'*hiver* et de *printemps précoce*. Les graminées de celles-ci ont aussi atteint leur maturité relativement tôt, permettant une part importante de graines dans ces couverts. A l'inverse, les autres bandes (à l'exception des bandes de *luzerne*) n'ont fourni des graines qu'à partir des mois d'août et de septembre. La présence de graines peut avoir de forts effets bénéfiques pour la reproduction (Chapitre 2) et est indispensable à la constitution de réserves alimentaires en vue de l'hiver (Nechay et al., 1977). De fait, une provision précoce de celles-ci est à privilégier.

Les seuls oléagineux observés ont été les tournesols des bandes *témoins* (en graines en septembre) et de *printemps précoce* (partiellement en graines en août). La présence de graines d'oléagineux dans l'environnement des hamsters est très bénéfique pour leur hibernation, voire leur reproduction de l'année suivante si les réserves sont suffisantes (Tissier et al., 2021, Chapitre 1 et 2). Le manque d'oléagineux dans les autres bandes est donc un défaut majeur. Dans le cas des bandes d'*hiver*, la levée du colza a été entravée par une densité de semis très faible, les agriculteurs s'étant montrés prudents face au potentiel invasif des plants de colza. Dans le cas des *CIVE*, la levée du sorgho a empêché le tournesol de lever. Pour améliorer ces biais, un ajustement des densités de semis ou des itinéraires techniques seront nécessaires. Une option serait de mobiliser d'autres espèces oléagineuses plus précoces et à cycle court, telles que la cameline, la moutarde, la phacélie, ou la cacahuète (culture qui, comme le sorgho, fait son arrivée en Alsace pour sa résilience face aux sécheresses). Dans le cas de la cameline par exemple, un semis précoce (mi-mars) est possible, le cycle court permettant une arrivée à maturité dès le mois de juin, et un bénéfice pour la reproduction en cours (Murphy, 2016 ; Chapitre 2).

Du fait de la fauche régulière de la luzerne, ce couvert n'a présenté de graines à aucun moment du suivi. Les seules espèces survivant aux fauches ont été celles présentant un port bas, notamment les trèfles (une légumineuse). Ainsi, des oléagineux n'ont pu se développer. Cet aspect rend les couverts de luzerne très peu favorables en termes de contenu en graines et en lipides. Les bandes de luzerne sont pluriannuelles, et il est donc délicat de les implanter en fonction des cultures avoisinantes. A l'inverse, l'exploitation de bandes de *luzerne* nécessiterait d'adapter les cultures avoisinantes pour qu'elles en pallient les manques (provisions de graines, de préférence d'oléagineux précoces), et ce sur la durée d'exploitation de la bande, soit environ 3 ans, ce qui paraît particulièrement contraignant.

### c. Faune épigée

Dans notre étude, les biomasses d'arthropodes mesurées n'ont pas répondu à la modalité, mais sont apparues bien plus importantes lors du passage 2 (fin mai) que lors du passage 4 (fin juillet). Cet effet de la temporalité peut être la résultante de la phénologie saisonnière des invertébrés, décrite comme variable en fonction des années et du climat (Farinós et al., 2008). Ceci pourrait aussi être une réponse des communautés d'invertébrés à la récolte des cultures d'hiver (et donc la destruction du couvert) entourant les bandes entre les deux passages (Booij and Noorlander, 1992; Thomas and Marshall, 1999). En effet, du fait de la mobilité des arthropodes, un fort effet des cultures environnantes est décrit dans la littérature (entraînant un biais pour les parcelles de moins de 50 ares dans l'étude de Sisterson et al., 2004, par exemple). Les bandes suivies dans notre étude font une largeur de 6 m, les rendant particulièrement perméables à la faune des parcelles, qui a donc pu contribuer aux captures à P2, et moins à P4. Ceci expliquerait notamment l'absence d'effet bénéfique du couvert sur la biomasse d'invertébrés collectés qui était pourtant attendu (Silva et al., 2010), notamment à P2, entre le couvert très développé des bandes d'hiver et celui éparse des bandes CIVE. Il est aussi étonnant que nous n'ayons pas observé davantage d'arthropodes dans les bandes de *jachères mellifères*. Ces résultats suggèrent que les modalités ne sont pas un moyen de favoriser la présence d'arthropodes pour augmenter la disponibilité en protéines dans les bandes. Toutefois, seules trois modalités ont été suivies et une étude plus poussée serait nécessaire pour conclure sur ces aspects.

### C. Adventices

La gestion des adventices a été impactée par les modalités des bandes. Celle-ci est apparue liée à la biomasse du couvert, ce qui illustre un phénomène largement décrit de compétition entre les cultures et les adventices (Olsen et al., 2012), par exemple pour l'accès à la lumière (Cordeau and Moreau, 2017). Dans notre étude, la relation entre biomasse du couvert et des adventices suit une loi logarithmique, impliquant que les adventices soient favorisées par des couverts particulièrement épars. Par ailleurs, la régulation des adventices nécessite un recouvrement pérenne, celles-ci présentant des périodes de germinations variables (par exemple, pic de germination en avril-mai pour les sétaires, en septembre pour le gaillet) et/ou flexibles (germination de mars à septembre pour le chénopode blanc ; Bajwa et al., 2019). De fait, les modalités ayant présenté les couverts les plus précoces et durables, à savoir les bandes d'hiver et de *luzerne*, sont celles ayant montré la meilleure régulation des adventices. Ceci est capital pour limiter la contribution des adventices aux banques de

semences et éviter une augmentation des effectifs d'adventices au fil des années (Cordeau and Moreau, 2017; Meiss et al., 2010).

L'intérêt des bandes d'*hiver* et de *luzerne* passe par une meilleure compétitivité face aux adventices, permise par des processus différents. Dans le cas des bandes d'*hiver*, le développement hivernal permet un décalage de phénologie entre cultures et adventices (Baraibar et al., 2018). Ceci entraîne une monopolisation des ressources en lumière au printemps, période de germination des adventices d'été comme le chénopode blanc, brisant ainsi leur cycle de développement. Cet effet est communément valorisé dans le cadre des rotations de cultures (Liebman and Dyck, 1993). Néanmoins, les bandes d'*hiver* pourraient favoriser le développement d'adventices d'hiver, si elles étaient pratiquées durant plusieurs années. A l'inverse, dans le cas de la luzerne, la destruction des adventices est permise par les fauches régulières et l'importante résilience de cette espèce (Meiss et al., 2008). Ainsi, la levée successive mais étouffée des adventices permet d'épuiser les stocks de semences (Meiss et al., 2008). Cet effet n'est toutefois performant qu'en seconde année d'exploitation de la luzerne lorsque commencent les fauches. Durant la première année de développement, la luzerne est moins compétitive (Julier et al., 2017).

L'effet de la biomasse du couvert était ici peu explicatif ( $R^2 = 0.175$ , relation logarithmique). D'autres effets non pris en compte jouent donc un rôle important dans la prévalence des adventices. Ceux-ci peuvent notamment être liés à l'antécédent cultural des parcelles et des bandes, qui peut avoir induit ou non la présence d'un stock de semences d'adventices (Cordeau and Moreau, 2017; Meiss et al., 2010), ainsi que des variations climatiques entre les différents sites où les bandes se trouvent, qui n'ont été que très partiellement prises en compte, en ajoutant la zone en facteur aléatoire dans les modèles. De futures analyses plus poussées permettraient de se pencher sur ces aspects.

#### D. Intérêts des modalités

Durant ce suivi, les bandes *témoins* ont montré une moins bonne capacité à réguler les adventices. Par ailleurs, elles présentaient un couvert tardif à teneur protéique moyenne, et une grainaison retardée. Elles paraissent donc largement perfectibles.

Au regard des différents aspects considérés, la modalité la plus adaptée semble être les bandes d'*hiver*, qui ont permis un couvert et une disponibilité de graines précoce et une bonne régulation des adventices. L'itinéraire technique devra néanmoins être affiné pour favoriser un taux plus élevé de protéines et inclure des oléagineux dans le couvert. Si le choix de légumineuses et de graminées

hivernales plus riches en protéines est aisé (par exemple, choix de l'avoine rude et de la féverole), la question des oléagineux est plus délicate. De la même manière que les couverts d'hiver étouffent les adventices, une levée d'oléagineux de printemps y est compliquée, et un choix d'espèces d'hiver est préférable. Le colza, oléagineux d'hiver identifié comme bénéfique dans nos études (Chapitre 2), a un important pouvoir couvrant, et un taux élevé de repousse. Il peut donc étouffer les autres espèces du couvert et se répandre dans les cultures adjacentes. De fait, les agriculteurs ont refusé de semer cette espèce à une densité trop importante. Par ailleurs, le colza peut être un hôte de la hernie des crucifères, un parasite des Brassicacées, ce qui interdit sa culture près des champs de choux qu'il pourrait contaminer. Un autre oléagineux d'hiver commun, le lin, est très riche en acide linoléique qui a été identifié comme particulièrement délétère pour l'hibernation par inhibition des torpeurs (Dark, 2005). Pour remplacer le colza, d'autres cultures moins communes sont donc à envisager, et leur palatabilité pour le hamster reste à être évaluée.

Dans le cas d'une impossibilité de semis en octobre, pour des raisons météorologiques par exemple, le semis de *printemps précoce* apparaît comme une alternative intéressante. Telle qu'elle a été pratiquée lors de ce suivi, cette modalité a permis un apport protéique élevé et une présence précoce de graines. Cependant, ce semis fournit un couvert plus tardif que les bandes d'hiver (donc absent au moment de l'émergence des hamsters), limite moins la levée des adventices, et présente une sénescence plus forte en fin de saison. Ceci pourrait éventuellement être pallié par le choix de plantes plus couvrantes, assurant un couvert plus important et une plus grande compétition face aux adventices. Cette modalité a aussi permis la présence de graines d'oléagineux la plus précoce, ce qui pourrait encore être amélioré par le choix d'espèces au développement plus court que le tournesol.

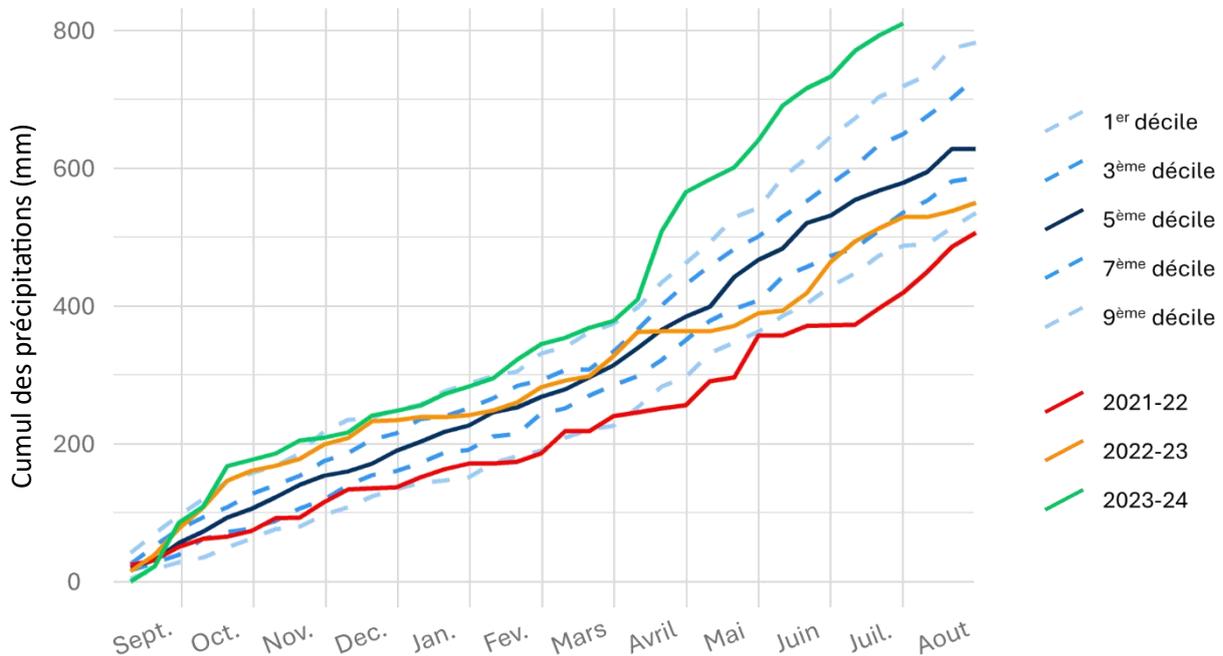
Au regard des critères considérés, les bandes de *CIVE* sont apparues les moins avantageuses, du fait du recouvrement et de la grainaison tardifs, de la faible teneur en protéines, et de la régulation intermédiaire des adventices du couvert. Par ailleurs, le sorgho a étouffé les oléagineux et les légumineuses, qui étaient absents ou végétatifs. Néanmoins, cette modalité peut avoir des avantages dans d'autres contextes climatiques, lors des étés très secs et chauds.

Il est toutefois important de noter que ces différentes évaluations de l'intérêt nutritionnel des bandes sont basées sur les connaissances des besoins des hamsters et non sur des données empiriques de mesure de succès reproducteur ou de survie par exemple. Pour valider pleinement l'intérêt nutritionnel des modalités testées, il serait pertinent de réaliser en parallèle un suivi des hamsters dans ces modalités culturales, tel que celui présenté en Chapitre Méthodologique. Durant l'été 2024, des hamsters ont justement été lâchés en mai et exposés en enclos à des mélanges du types des *jachères mellifères* et des *CIVE* (mêmes mélanges que dans les bandes, complétés de tournesol dans chaque

cas) comparés à du seigle comme témoin. Si les analyses génétiques sont toujours en cours, les résultats préliminaires suggèrent un effet sur le succès reproducteur (6.5 petits par femelles capturés dans la *jachère mellifère* et 4.3 dans la *CIVE*, contre 3.3 dans le seigle). L'analyse des données étant incomplète, elle ne sera pas détaillée dans ce manuscrit, mais elle constituera un complément intéressant de l'étude présentée ici.

## E. Contexte climatique et résilience

L'objectif de cette étude était notamment d'identifier des cultures résilientes face aux événements de chaleur et de sécheresse qui ont caractérisé les étés 2022 (juin–août) et 2023 (avril–mi-juillet, Figure 5.11). Toutefois, comme le montre la Figure 5.11, l'année 2024 a été particulièrement humide, avec des précipitations dépassant largement le 1<sup>er</sup> décile. Ces conditions particulières ont évité des stress hydriques importants aux cultures de 2024, permettant ainsi la levée, la maturation et le maintien d'espèces sensibles aux sécheresses.



**Figure 5.11 : Cumul des précipitations annuelles entre 2021 et 2024** (représentées de septembre à septembre). Les courbes des années 2021-2022, 2022-2023 et 2023-2024 sont comparées aux déciles, représentant les niveaux moyens (5<sup>ème</sup> décile), et la variabilité attendue sur 5 (3<sup>ème</sup> et 7<sup>ème</sup> déciles) et 10 ans (1<sup>er</sup> et 9<sup>ème</sup> déciles). Figure par Martin Quignard.

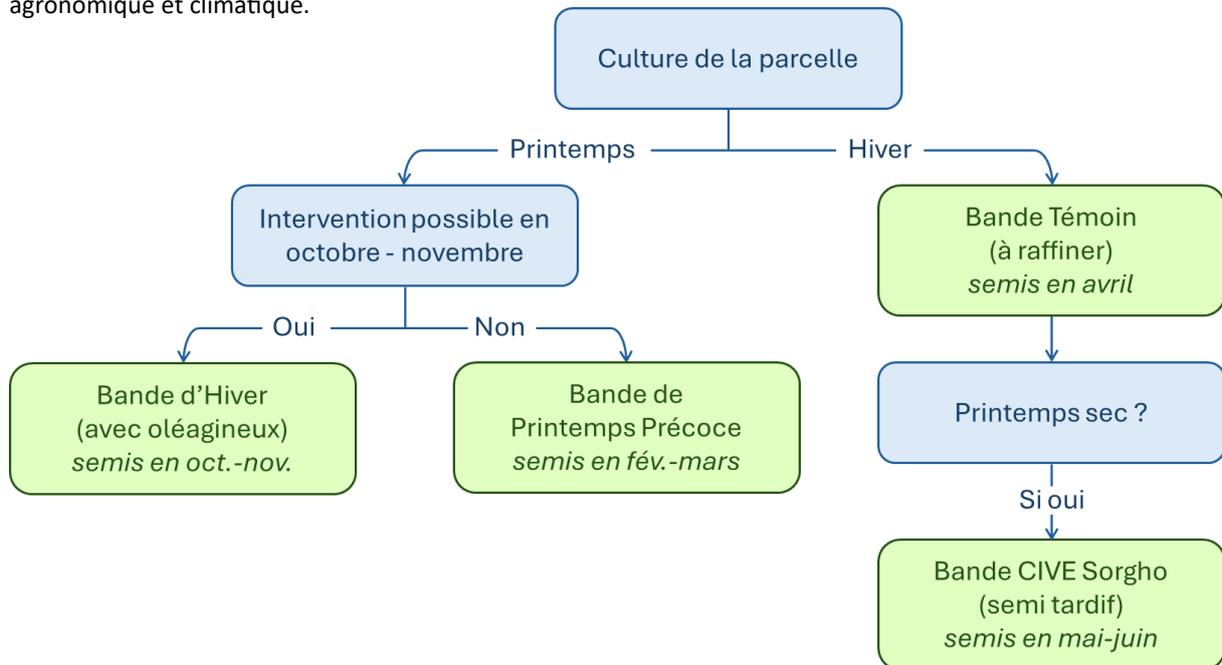
L'effet des sécheresses sur les espèces dépend notamment du stade de développement au cours duquel le stress hydrique a lieu. Une sécheresse durant la germination peut entraîner des levées incomplètes ou tardives. Au stade végétatif, elle peut retarder la croissance, le développement des graines et augmenter la mortalité (Amigues et al., 2006; Dietz et al., 2021). Dans notre étude, certaines modalités visaient à intégrer ces problématiques en proposant des itinéraires techniques plus résilients à la sécheresse. Les bandes d'*hiver*, de par leur phénologie précoce, se développent avant les périodes de sécheresses estivales et sont donc moins impactées (Macholdt and Honermeier, 2017). La luzerne, de par son implantation permanente, développe un système racinaire profond, lui permettant de mobiliser des ressources en eau plus durablement (Julier et al., 2017). Enfin, le sorgho, qui est une graminée tropicale, présente une forte résilience au stress hydrique (Amigues et al., 2006). Durant les étés 2022 et 2023, les bandes *témoins* n'ont pas ou peu poussé, ne permettant donc pas de réguler les adventices, ni de produire des graines. Dans un tel contexte, des cultures résilientes décrites ci-dessus pourraient s'avérer d'autant plus favorables.

## F. Conclusion

Cette étude a permis de montrer que certaines modalités étaient plus performantes au regard des objectifs des bandes, à savoir la provision d'un couvert et l'optimisation de l'apport nutritionnel pour les hamsters, tout en inhibant la présence d'adventices. Notamment, les bandes d'*hiver*, ou alternativement, les bandes de *printemps précoces*, seraient les plus favorables pour améliorer l'habitat du hamster.

Ces résultats montrent aussi l'importance du contexte environnemental (agronomique) et climatique qui sont à considérer dans le choix des modalités à mettre en œuvre dans les bandes. Au niveau agronomique, une bande précoce aura beaucoup moins d'intérêt si elle est entourée de cultures d'hiver qui assureront elles-mêmes un couvert à l'émergence. Au contraire, une bande d'*hiver* pourra même être délétère, puisqu'elle entrera en sénescence au moment de la récolte des cultures voisines. Dans ce contexte, des bandes plus tardives comme les bandes *témoins* seraient plus favorables, quoi que davantage sujettes aux sécheresses. Dans le cas d'un contexte climatique défavorable, les bandes résilientes telles que les *CIVE* pourraient alors s'avérer une alternative intéressante. Globalement, il apparaît donc que les bandes refuges pourraient gagner en performance en étant plus adaptables, ce qui invite à une révision du cahier des charges pour qu'il gagne en flexibilité. Pour ce faire, un arbre de décision, tel que celui présenté en Figure 5.12, pourrait être considéré.

**Figure 5.12 : Arbre de décision pour le choix de la modalité de bande la plus adaptée** en fonction du contexte agronomique et climatique.



Points clefs du Chapitre 5 :

- Les bandes refuges visent à fournir au hamster un couvert et un enrichissement alimentaire, en particulier quand les cultures avoisinantes sont absentes.
- Les bandes *témoins* répondant au cahier des charges actuel sont perfectibles, du fait de leur couvert tardif et peu compétitif face aux adventices.
- Les bandes *d'hiver* permettent un couvert et une grainaison plus précoces, mais restent à raffiner, notamment pour permettre d'inclure un oléagineux dans le couvert.
- Les bandes de *luzerne* permettent un recouvrement et un apport protéique important mais ont le défaut majeur de ne pas fournir de graines ni permettre la levée d'oléagineux.
- De fortes précipitations ont induit un contexte climatique particulier en 2024, peu comparable aux années généralement plus sèches, en prévision desquelles la modalité *CIVE* avait été mise en œuvre.



## - Discussion -



© Jean-François Badias  
Un hamster lors des premiers lâchers en enclos, le 19 Avril 2022.

**Table 2 : Synthèse des résultats obtenus lors des suivis de hamsters.**

	Régimes testés	Effets observés	Conclusions
Hibernation	Chapitre 1 - laboratoire Tournesol - Avoine Tournesol - PdT Tournesol - Sarrasin Maïs - Haricot Maïs - Pois Blé - Soja Blé Germé Betterave	Pas d'effet des régimes sur le temps passé en torpeur.  Meilleure masse en fin d'hiver des animaux des groupes tournesol et blé-soja grâce à la consommation plus importante de lipides.	Les régimes plus riches en lipides sont bénéfiques pour la condition corporelle en fin d'hiver.  La large variabilité de comportement d'hibernation n'est pas expliquée par le régime.
	Chapitre 2 - Laboratoire Blé Maïs - Lablab Blé - Soja Colza - Féverole	Inhibition des torpeur par les régimes colza-féverole et blé-soja. Effet faible en comparaison à la consommation alimentaire.  Perte de masse équivalente entre les régimes pendant l'hibernation. Reprise de masse en post-hibernation favorisée par les régimes colza-féverole et blé-soja (grâce aux lipides).	Les régimes plus riches en lipides sont bénéfiques pour la condition corporelle en fin d'hiver.  L'intérêt des régimes s'exprime davantage en post-hibernation qu'en hibernation.
	Chapitre 4 - mésocosme Blé Maïs - Lablab Blé - Soja Colza - Féverole Tournesol - Luzerne - Blé (2023-24 seulement)	Très mauvaise survie après un lâcher tardif.  Très grande variabilité de comportement d'hibernation.  Pas de facteurs impactant l'hibernation identifiés.  Certains hamsters passent l'hiver sans hiberner. La profondeur des terriers semble très variable.	Une période d'un mois semble trop courte pour permettre aux hamsters d'aménager un terrier et de constituer des réserves.
	Reproduction	Chapitre 1 - laboratoire Tournesol - Avoine Tournesol - PdT Tournesol - Sarrasin Maïs - Haricot Maïs - Pois Blé - Soja Blé Germé	Meilleure reproduction dans les groupes blé-soja et blé germé.  Probabilité de mise-bas liée à la consommation en protéines des mères. Survie des jeunes liée à la condition corporelle des mères.
Chapitre 2 - Mesocosme Blé Maïs - Lablab Blé - Soja Colza - Féverole		Meilleure reproduction dans les groupes blé-soja et colza-féverole.  Les régimes les plus bénéfiques ont été ceux fournissant des lipides.  Pas d'échec de reproduction observé (100% de mise-bas).	L'environnement diversifié a permis d'éviter les carences en protéines.  Le surplus d'énergie fourni par les lipides a favorisé la production de juvéniles et leur croissance.
Chapitre 3 - Mésocosme Blé Maïs - Lablab Blé - Soja Colza - Féverole Tournesol - Luzerne - Blé		Taux plus élevés de Cortisol et de ROMs en mésocosme.  Peu de liens entre régimes, reproduction, balance oxydante et maintenance somatique. Seul le groupe blé-soja a montré des taux moindres de ROMs.	Les hamsters semblent être soumis à un stress plus important en mésocosme qu'en animalerie.  Conclusions sur la balance physiologique délicates dans le cadre de cette étude.

À travers nos différents travaux, nous avons pu observer une variété d'effets des régimes sur le cycle de vie des hamsters, tant au niveau de leur hibernation que de leur reproduction. Ceux-ci sont récapitulés dans la Table 2. Ces effets illustrent une variété de besoins nutritionnels et environnementaux des hamsters, qui pourront permettre de raffiner les mesures de restauration de l'habitat de l'espèce.

## I. Les besoins du hamster commun

### A. Hibernation et nutrition

#### a. Caractéristiques de l'hibernation

Au fil de nos suivis, nous avons observé une forte variabilité dans le comportement d'hibernation des hamsters communs. En laboratoire, presque tous les hamsters ont hiberné (42/42 femelles du Chapitre 1, 12/12 mâles et 31/32 femelles du Chapitre 2), tandis que ce comportement est apparu bien moins commun (50% des individus) en conditions semi-naturelles (Chapitre 4). Étonnamment, l'effet du régime alimentaire sur le comportement d'hibernation pendant la saison hivernale s'est avéré faible (pas d'effet sur le temps passé en torpeur en Chapitre 1, pas d'effet sur la date de fin d'hibernation et un effet faible sur le temps passé en torpeur en Chapitre 2), et nous n'avons pas été en mesure d'identifier de facteur expliquant la variabilité de ces comportements. Cette variabilité dans le comportement d'hibernation et le faible effet des régimes contrastent avec la littérature sur les hibernants (Arnold et al., 2015; Florant et al., 1993; Giroud et al., 2018; Ruf and Arnold, 2008). Chez les *fat-storers*, la composition de l'apport alimentaire en amont de l'hibernation est déterminante (Dark, 2005; Ruf and Arnold, 2008). Ces animaux sont notamment sensibles aux acides gras polyinsaturés, qui permettent des torpeurs plus fréquentes, longues et profondes (grâce à la fluidification des membranes, Ruf and Arnold, 2008), mais les exposent toutefois à une augmentation du stress oxydant (les acides gras polyinsaturés ayant tendance à former des composés toxiques par peroxydation, Frank et al., 1998). Le faible effet de la composition de l'alimentation sur les hamsters tient probablement à leur comportement *food-storing*, qui leur évite d'être limités à leurs seules réserves adipeuses pour la provision d'énergie. La variabilité de comportement d'hibernation pourrait alors résulter d'autres facteurs, tels que génétiques (comme décrit chez le lérot *Glis glis*, où le comportement d'hibernation paternel est héritable ; Redon et al., 2023). De tels mécanismes pourraient être étudiés dans de futures

études, en comparant l'hibernation d'animaux d'une même lignée. L'importance de l'effet génétique pourrait alors être comparé à l'effet environnemental.

Toutefois, en laboratoire, l'usage des torpeurs était fortement corrélé à l'apport énergétique, les individus consommant beaucoup de nourriture (apport d'énergie) réalisant peu de torpeurs (économies d'énergie), et réciproquement. Dans ce contexte, le faible effet des régimes s'expliquait par le fait que l'apport énergétique des hamsters était principalement lié à la quantité de nourriture consommée plutôt qu'à la composition nutritionnelle des régimes alimentaires. En ce sens, pour pallier les besoins alimentaires des hamsters pendant l'hibernation en milieu naturel, il est probable que la quantité de réserves alimentaires disponibles soit plus déterminante que la qualité de celle-ci.

Toutefois, nous avons observé des effets significatifs des régimes sur la dynamique de masse au fil de l'hiver. Dans une précédente étude, Tissier et al. (2021) avaient déjà montré qu'un régime riche en lipides permettait une perte de masse moindre au fil de l'hibernation. Dans notre première étude, la majorité des hamsters ont gagné de la masse pendant le suivi hivernal, et ce, en proportion corrélée à la consommation en lipides. La différence de variation de masse entre ces deux études peut s'expliquer par une période de suivi plus longue dans notre étude (Chapitre 1), permettant un regain de masse en post-hibernation. Dans le Chapitre 2, les hamsters suivis n'ont justement montré un regain de masse qu'en Post-Hibernation, et l'effet bénéfique des lipides n'a été observable qu'à l'émergence (date fixée en avril dans ce cas). Étant donné la diminution de masse corporelle observée à l'émergence en milieu naturel (-21% depuis 1937 ; Tissier et al., 2016), des régimes riches en lipides (comme des cultures d'oléagineux) dont les graines peuvent être consommées pendant la saison hivernale seraient hautement bénéfiques à l'état sauvage.

#### **b. Effet de l'hibernation sur la reproduction**

Chez les hibernants *fat-* et *food-storing*, et notamment chez le hamster commun, un fort lien entre les caractéristiques de l'hibernation (phénologie, masse à l'émergence...) et succès reproducteur est communément décrit (hamster commun : Bieber et al., 2012; Franceschini-Zink and Millesi, 2008; revue des hibernants : Humphries et al., 2003). Dans nos différentes études, ce lien est apparu relativement ténu. Globalement, le succès reproducteur des hamsters est surtout impacté par leur régime alimentaire pendant la reproduction. Dans un cas (Chapitre 1), les régimes riches en lipides, mais pauvres en protéines, ont empêché la reproduction des animaux ayant réalisé l'hibernation la plus favorable. Dans un autre (Chapitre 2), les régimes bénéfiques à l'hibernation et à la reproduction étaient les mêmes, créant un effet confondant empêchant de dissocier les effets de l'hibernation des

effets des régimes. En outre, le régime Maïs-Lablab a induit un retard de naissance des premières portées, là où nous n'avons pas vu d'effet de la condition corporelle en sortie d'hibernation. Globalement, ceci illustre que l'effet de l'hibernation sur le succès reproducteur est faible en comparaison de celui du régime alimentaire. Si une bonne hibernation peut favoriser la survie (Franceschini-Zink and Millesi, 2008; Siutz et al., 2018), le régime pendant la reproduction semble donc davantage déterminant pour le succès reproducteur.

## B. Reproduction et nutrition

### a. Carences Alimentaires

L'effet des carences alimentaires sur la reproduction est particulièrement important chez les mammifères sauvages (Adams et al., 2003; Barclay, 1994; Hayssen and Orr, 2017; Speakman, 2008). Les carences alimentaires sont liées à l'inaptitude des organismes à obtenir une quantité suffisante de certains nutriments, en raison de leur absence dans l'alimentation, d'un manque de palatabilité, ou d'une biodisponibilité réduite (Bau et al., 1997; Speakman, 2008). Chez les hamsters, les carences identifiées concernent la vitamine B3 (dans le cas d'une alimentation à base de maïs, causant l'infanticide des petits par 95% des mères) et les protéines (dans le cas du blé, réduisant le nombre de petit par portée et affectant la condition corporelle des mères, Tissier et al., 2017). Durant nos suivis, les carences en protéines ont effectivement été observées dans le Chapitre 1. Cet effet était particulièrement limitant, les femelles en meilleure condition corporelle, mais ayant consommé peu de protéines, étant celles qui ont montré le taux de mise-bas le plus faible.

Les graines, qui étaient le constituant majeur des régimes fournis aux hamsters lors du suivi du Chapitre 1, peuvent contenir des facteurs antinutritionnels (oléagineux, Jithender et al., 2019; légumineuses, Mohan et al., 2016; céréales, Saurabh et al., 2021). Ceux-ci peuvent avoir des effets toxiques (goitrigènes, phytoœstrogènes...) ou inhibiteurs de l'absorption des carbohydrates (inhibiteurs des amylases), des protéines (inhibiteurs des protéases) ou des minéraux (tannins, lectines, oxalates...) par le système digestif (Singh et al., 2023). Dans notre étude, les hamsters nourris au blé germé ont montré un succès reproducteur plus élevé que ceux nourris à base de blé non germé. Ceci peut être attribué à un apport en tissus frais et/ou à une résorption des facteurs antinutritionnels durant le processus de germination, ce qui aurait permis aux animaux d'extraire une plus grande quantité de protéines des tissus consommés (Bau et al., 1997; Singh et al., 2023). Toutefois, les parties végétatives peuvent aussi contenir certains composés antinutritionnels (nitrates, phytoœstrogènes, isoflavones, cyanure

d'hydrogène... AFZ, 2000). De fait, pour éviter les carences en favorisant l'acquisition de quantité suffisante des différents nutriments et en évitant une surcharge de facteurs antinutritionnels, une diversification de l'alimentation (en termes d'espèces et de types de tissus consommés) semble être l'option la plus adaptée.

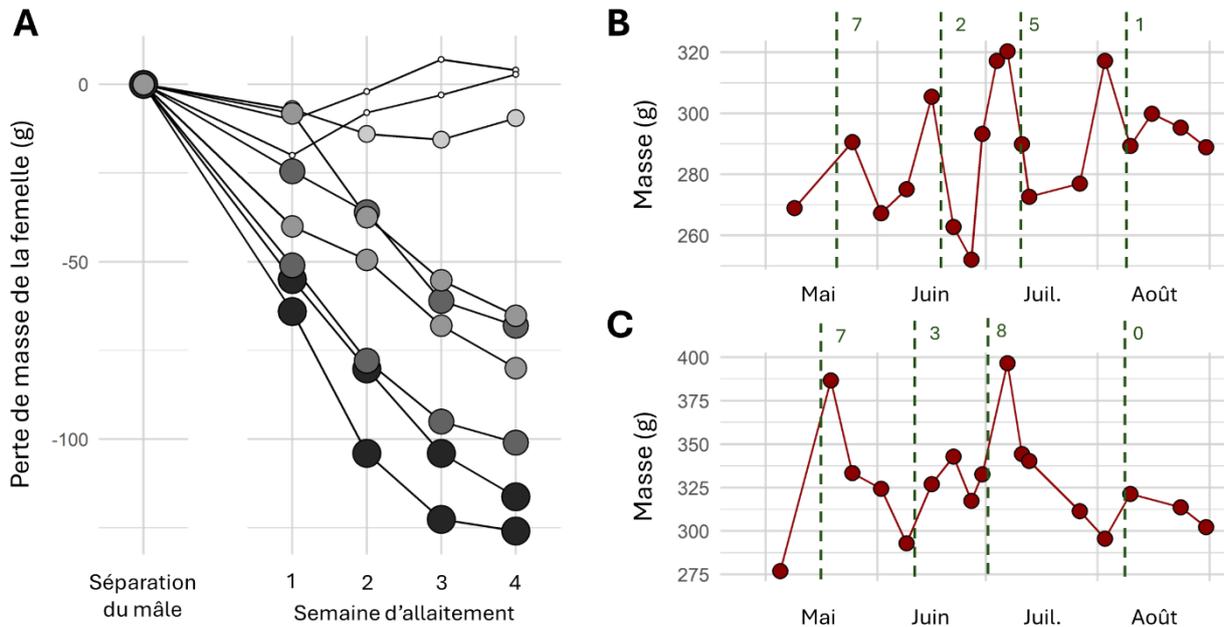
Ceci a également pu être vérifié lors de nos études en mésocosmes, où les hamsters qui bénéficiaient d'un couvert végétal développé ont présenté un succès reproducteur supérieur à celui observé en laboratoire. Ainsi, les hamsters de l'enclosensemencé en blé se sont mieux reproduits que ceux nourris avec des graines de blé au laboratoire, démontrant l'importance des ressources alimentaires supplémentaires (parties végétatives de cultures, adventices, insectes, micromammifères) pour pallier les carences des cultures. La diversité et la nature de ces ressources sont donc déterminantes pour limiter les carences, notamment protéiques. De manière globale, les protéines étant constitutives des tissus végétatifs, elles peuvent être fournies par une variété d'éléments de l'environnement. Au niveau cultural, la teneur en protéines peut être favorisée par la part de légumineuses dans le couvert végétal, ainsi que le choix de graminées plus riches en protéines, comme illustré dans le Chapitre 5.

Si l'importance de la disponibilité en protéines pour la reproduction des hamsters a été établie, cette considération reste néanmoins qualitative, une quantification des besoins en protéines des hamsters, sous forme de seuil permettant la reproduction par exemple, n'ayant jamais été estimée. Cette donnée manquante crée une incertitude pour l'estimation de l'intérêt des mesures agricoles pour le hamster. Ainsi, dans le cas du suivi des bandes refuges présenté en Chapitre 5, il a uniquement été possible de comparer les modalités entre elles, sans possibilité d'estimer lesquelles permettraient effectivement la reproduction. Une telle estimation est toutefois délicate, la quantité de protéines acquise par les hamsters étant liée à la nature des items alimentaires consommés (comme discuté précédemment), ou à une sélection alimentaire. Nous avons ainsi pu observer en Chapitre 1 et 2 que certaines graines comme les haricots blancs ou le lablab étaient évitées par les hamsters, malgré leur contenu protéique élevé. Ceci est probablement lié à un manque de palatabilité des graines qui peuvent être astringentes (Deka and Sarkar, 1990), un défaut qui peut toutefois s'estomper lors du processus de germination. Parallèlement à un manque quantitatif de protéines, les carences protéiques pourraient résulter d'un manque d'acides aminés essentiels. Chez le rat par exemple, des régimes carencés en thréonine, lysine, tryptophane, méthionine ou valine (des acides aminés essentiels) induisent un arrêt des cycles oestriens (*Rattus norvegicus*, Narita et al., 2011). Chez le hamster, les carences en vitamines B3 résultent d'une carence en tryptophane, qui est précurseur de cette vitamine (Tissier et al., 2017). Le choix des cultures pourrait donc aussi être basé sur leur contenu en acides aminés essentiels (par exemple, 50% d'acides aminés essentiels dans les protéines des parties vertes du pois, 35% dans celles du soja et 20% dans le trèfle blanc ; AFZ, 2000).

Enfin, Il est possible que les cultures induisent d'autres carences non identifiées en laboratoire. Ce pourrait par exemple être le cas de carences en calcium, communément décrites chez les mammifères (revue des chiroptères, Adams et al., 2003; Barclay, 1994; revue des mammifères, Speakman, 2008). Le calcium est fourni par les mères pour le développement osseux des juvéniles et entraîne une perte de masse osseuse des mères, les exposant à de l'ostéoporose (*Rattus norvegicus*, Halloran and DeLuca, 1980; Miller and Bowman, 2004). Les mammifères peuvent aussi être limités en acides gras essentiels, qui impactent le développement des juvéniles (*Mus musculus*, Wainwright et al., 1999). À l'image des protéines, l'augmentation de la diversité de l'environnement nutritionnel des hamsters augmente les chances que ceux-ci puissent profiter d'une alimentation équilibrée. De fait, la promotion de cultures variées et d'une biodiversité importante dans l'environnement sont des leviers prometteurs pour limiter les carences, observées en laboratoire ou non, et favoriser la reproduction des hamsters.

#### b. Contraintes énergétiques

Outre les besoins en nutriments, la reproduction impose une forte contrainte énergétique (Hayssen and Orr, 2017; Speakman, 2008). Dans le cas où les individus ne seraient pas en mesure d'acquérir autant d'énergie qu'ils en dépensent, la reproduction entraîne alors un déficit énergétique. Chez les hamsters, l'effet du déficit énergétique induit par un événement de reproduction (production et soin d'une portée) a pu être observé dans le Chapitre 1, où des femelles ont perdu en moyenne 20 g de masse corporelle par petit supplémentaire pendant la lactation (soit 7 à 10% de la masse d'une femelle adulte par petit). Cet effet apparaît encore plus prononcé en prenant comme référence la masse de la mère au moment de la séparation avec le mâle (voir Figure 29.A). Les 3 femelles ayant sevré 1 et 2 petits n'ont perdu que peu ou pas de masse, tandis que celles en ayant eu 5 ont perdu respectivement 115 et 125 g entre la séparation et la 4<sup>ème</sup> semaine d'allaitement. Ce phénomène n'a malheureusement pas pu être étudié en mésocosme, pour deux raisons principales. Premièrement, la moindre accessibilité des animaux rend les prises de masse dépendantes des événements de capture, entraînant une difficulté à clairement quantifier une perte de masse sur un intervalle donné (cas de la femelle présentée en Figure 29.B). Ensuite et surtout, le chevauchement entre les événements de reproduction (gestation et lactation simultanées) induit une évolution de la masse corporelle des femelles relativement chaotique et les profils de perte de masse en lien avec les mises-bas sont difficilement lisibles (voir par exemple le cas de la femelle présentée en Figure 29.C). Néanmoins, il est intéressant de noter que la condition corporelle des femelles en fin de reproduction n'était pas liée à leur succès reproducteur, similairement à ce que Franceschini-Zink and Millesi (2008) ont observé lors de leur suivi en milieu naturel. Au regard de la condition corporelle, l'apport alimentaire des mères au



Effectifs de la portée :

- 1
- 2
- 3
- 4
- 5

**Figure 29 : (A) Évolution de la masse des femelles (en gramme) au fil d'un évènement de reproduction ; entre la séparation avec le mâle (point de référence) et l'allaitement (à 1, 2, 3 et 4 semaines post-mise-bas). La taille et le niveau de gris des points indiquent l'effectif de la portée (1 à 5 petits, pas de variation de la taille des portées entre la 1ère et la 4ème semaine). n = 9 femelles. (B et C) Evolution de la masse de deux femelles au fil de la saison de reproduction 2022 (Chapitre 2). Les mises-bas sont représentées par les droites vertes. Les chiffres correspondants indiquent le nombre de petits capturés attribués à chaque mise-bas.**

fil de la saison de reproduction semble donc compenser leur déficit énergétique lié au soin maternel. Les résultats de nos dosages effectués au fil de l'été 2023 (Chapitre 3) suggèrent que les coûts de la reproduction en termes de stress oxydant et de maintenance somatique pourraient aussi être compensés, bien que les différents biais discutés et la reproduction homogène lors de ce suivi rendent toutes conclusions impossibles.

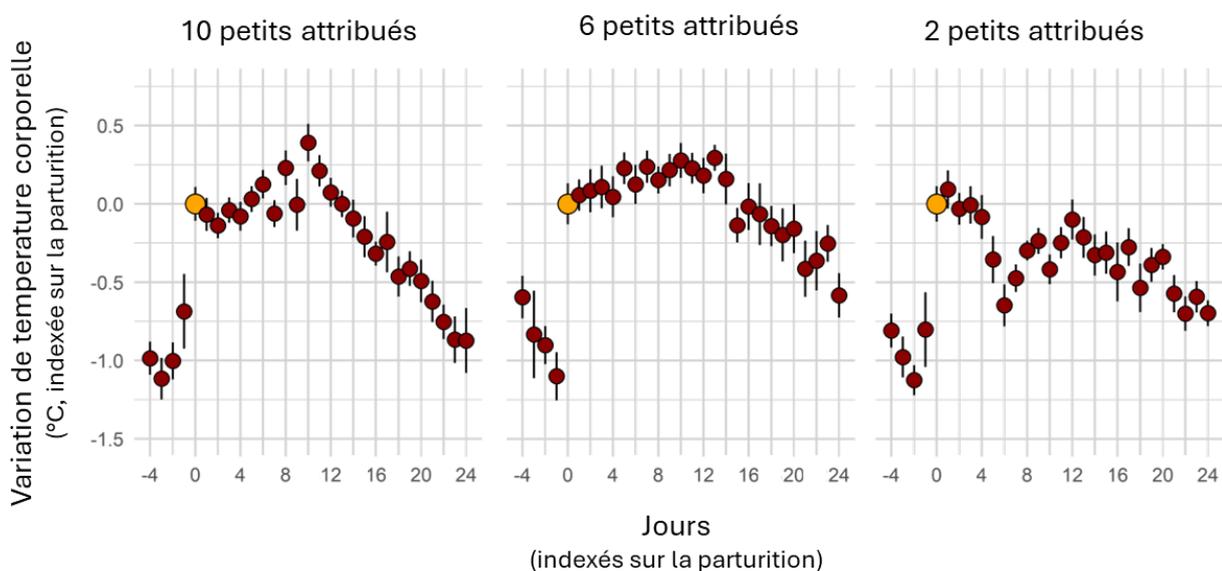
En enclos, le meilleur succès reproducteur a été observé durant l'été 2022, où les femelles nourries aux régimes blé-soja et colza-féverole ont produit 15 petits en moyenne, contre 7 pour celles des régimes maïs-lablab et blé. De manière intéressante, les femelles de tous les groupes ont produit une première portée de taille équivalente. L'augmentation du succès reproducteur était donc liée aux caractéristiques des portées suivantes. Dans le groupe blé, seule la première portée a survécu chez les cinq femelles dont le iButton a été récupéré, et dans le groupe maïs-lablab, la première portée était plus grande que les suivantes. En comparaison, dans les régimes blé-soja et colza-féverole, les portées suivant la première étaient plus grandes et/ou plus nombreuses. L'augmentation du succès reproducteur semble donc liée à la capacité des animaux à supporter le coût du premier événement

de reproduction pour initier les suivants. Supporter le coût énergétique de la reproduction peut passer par un approvisionnement en énergie plus efficace pour pallier la dépense pendant le soin maternel (*i.e.* ingérer plus d'énergie pour perdre moins de masse pendant l'événement de reproduction) et/ou une capacité accrue à récupérer du déficit énergétique une fois les petits sevrés (*i.e.* reprendre de la masse après l'événement de reproduction). Dans les deux cas, cette capacité est dépendante de l'efficacité de l'apport énergétique via l'alimentation. Toutefois, ici, les femelles ont majoritairement superposé les événements de reproduction, ce qui ne leur a permis qu'un temps post-sevrage court voire absent pour récupérer du déficit énergétique, suggérant que le meilleur succès reproducteur est lié à un meilleur apport énergétique pendant le soin parental.

Etant donné l'importance de l'apport énergétique pour supporter le coût de la reproduction, il semble relativement logique que les lipides, qui ont une valeur énergétique importante (37.3 KJ/g contre 17.2 pour les carbohydrates et les protéines, Schmidt-Nielsen, 1997) aient eu un effet bénéfique. Toutefois, cet effet était aussi attendu durant l'hibernation, et il s'est finalement avéré que l'apport énergétique était davantage lié à la quantité consommée par les hamsters qu'au contenu nutritionnel des régimes. Pendant la reproduction, on peut donc se questionner sur la raison ayant empêché les animaux aux régimes pauvres en lipides de compenser la moindre teneur énergétique de leur alimentation en augmentant leur apport alimentaire. Toutefois, pendant la reproduction, la capacité des organismes à consommer de la nourriture pour pallier les besoins énergétiques ne semble pas illimitée. Ainsi, durant la lactation, les souris présentent des adaptations du système digestif (augmentation de la masse de l'intestin grêle, du foie et des reins) augmentant leur apport alimentaire journalier maximal jusqu'à une limite de 23 g de nourriture (*Mus musculus*, Hammond et al., 1994; Johnson and Speakman, 2001). L'apport journalier maximal des hamsters en période de reproduction n'a quant à lui jamais été quantifié, et celui-ci pourrait être dépendant de la composition nutritionnelle ou de la nature des items ingérés (produit frais ou sec, graines, parties végétatives, comme le suggère la plus importante consommation alimentaire pré-reproduction des hamsters nourris au blé germé dans le Chapitre 1). Pendant la reproduction, la saturation des capacités digestives pourrait expliquer pourquoi des hamsters nourris avec des régimes pauvres en lipides ne peuvent pas augmenter leur consommation alimentaire pour compenser la teneur énergétique plus faible de leur régime.

Par ailleurs, un déséquilibre de la balance énergétique pendant la reproduction pourrait découler d'autres facteurs, comme les réponses des femelles au stress thermique et/ou oxydant (Speakman, 2008). En effet, l'intensification des fonctions physiologiques, notamment durant l'allaitement, peut induire une augmentation de la température corporelle et de la production de ROS, susceptible d'entraîner une hyperthermie et des dégâts moléculaires (Johnson and Speakman, 2001; Zeni et al., 1999). Chez nos hamsters, la reproduction n'a pas pu être mise en lien avec une augmentation du stress

oxydant, qui ne pourra donc pas être davantage discuté ici. Par contre, nous avons effectivement observé une hausse de la température corporelle moyenne durant une vingtaine de jours après la mise-bas, période correspondant à la durée pendant laquelle les petits sont incapables de s'alimenter de manière autonome (profil utilisé pour estimer les dates de parturitions, voir Chapitre Méthodologie - Figure 23 et 24). De plus, cette hyperthermie semble dépendante du nombre de petits sevrés (comme illustrée en Figure 30). Cette tendance reste néanmoins à étudier plus en détail, une analyse des profils de température étant rendu délicate par le fait que les mères puissent aussi être gestantes, ce qui pourrait aussi jouer sur leur température corporelle.



**Figure 30 : Exemple de variation de température corporelle moyenne journalière de mères autour de mise-bas.** Respectivement 10, 6 et 2 petits ont été attribués aux différentes portées (toutes nées dans le RF). Les températures corporelles et les jours sont indexés sur la valeur à la mise-bas (représentée par un point orange). Les barres d'erreur sont des SEM. L'hyperthermie post-parturition semble être moindre lorsque seuls 2 petits ont été attribués en comparaison aux deux plus grosses portées.

Cette hyperthermie peut être indicatrice d'un investissement énergétique particulièrement important pendant la lactation (Clarke and Fraser, 2004). Pendant cette période, l'intérêt des lipides dans l'alimentation pourrait résulter d'une diminution des coûts de production du lait maternel. Les lipides investis dans le lait peuvent provenir de deux sources : la synthèse d'acides gras *de novo* directement par les glandes mammaires ou leur absorption dans le plasma sanguin (sous la forme de lipoprotéines ; Del Prado et al., 1999; German and Dillard, 2010). Les lipoprotéines peuvent elles-mêmes être fournies par l'absorption intestinale ou par les réserves adipeuses maternelles (German and Dillard, 2010). Leur présence dans l'alimentation peut donc avoir un effet direct sur le coût énergétique de la production du lait, en diminuant les besoins de synthèse de lipides *de novo* (Del Prado et al., 1999). Les

hamsters pourraient alors produire un lait en plus grande quantité ou qualité à coût énergétique équivalent. Ceci serait cohérent avec la croissance accélérée des juvéniles des groupes *RF* et *WS* par exemple (Chapitre 2). Cette hypothèse reste toutefois à confirmer.

Par ailleurs, nous nous sommes ici concentrés sur la valeur énergétique des lipides. Toutefois, les lipides peuvent aussi avoir un effet qualitatif en fonction de la nature des acides gras qui les constituent. Certains acides gras oméga-3 sont par exemple des précurseurs de la testostérone, bénéficiant ainsi à la reproduction des rats mâles (*rattus norvegicus*, Yan et al., 2013). Chez les femelles, des effets bénéfiques des oméga 3 et 6 sur la fertilité sont attribués à divers mécanismes (anti-inflammatoires, régulateurs de biosynthèse de stéroïdes, fluidifiants membranaires, anti-oxydants... Wathes et al., 2013). L'exploration plus en détail des différents mécanismes proposés précédemment (effet qualitatif des lipides, bénéfice pour la qualité du lait, implications thermiques, saturation des capacités digestives) nécessiterait un protocole dédié, avec un suivi fin des animaux tel que ceux permis par les conditions de laboratoire. Néanmoins, il apparaît clairement que les lipides ont un fort potentiel bénéfique sur le succès reproducteur, ouvrant la question de la manière dont la disponibilité de ceux-ci peut-être favorisée en milieu sauvage.

## II. Restauration de l'Agrosystème Alsacien

### A. Des assemblages de cultures pour favoriser le hamster

Ainsi, les régimes alimentaires ont le fort potentiel de bénéficier aux hamsters tout au long de leur cycle annuel, en préservant leur condition corporelle pendant la saison hivernale, et en permettant une meilleure reproduction pendant la saison active. Les caractéristiques environnementales et la disponibilité alimentaire, dépendantes des cultures mises en place, sont donc déterminantes.

#### a. Les sources de protéines

En milieu sauvage, les protéines apparaissent disponibles assez largement, y compris dans les parties vertes des cultures et adventices (Heuzé et al., 2017). En effet, les protéines peuvent constituer jusqu'à 25% de la masse sèche des végétaux (dans le cas du trèfle par exemple ; Heuzé et al., 2017), et les hamsters ont visiblement tendance à consommer ces tissus (Tissier et al., 2019 ; Chapitre 2). La teneur en protéines du couvert peut être améliorée via le choix de variétés particulièrement protéinées,

comme illustré dans le Chapitre 5 (des espèces céréalières contenant de 3 à 17% de protéines dans la matière sèche, Heuzé, 2017), et en favorisant la prévalence des légumineuses (espèces qui présentent les plus hautes teneurs protéiques ; 18 à 30%). Toutefois, la palatabilité de ces espèces peut réduire leur bénéfice, notamment au niveau des graines, ce qui peut jouer en défaveur de l'apport protéique pendant la reproduction, et de l'apport alimentaire pendant l'hibernation (si les réserves sont constituées de haricots par exemple). Un autre aspect à prendre en compte est la digestibilité des tissus. S'il est établi que les hamsters consomment des tissus végétaux frais et tendres, il est probable que des tissus lignifiés soient difficilement exploitables. L'intérêt nutritionnel des parties vertes peut donc fortement perdre en bénéfice au moment où sèchent les feuilles des cultures, à l'entrée en grainaison et en senescence.

Dans nos études en enclos, et grâce à leur alimentation opportuniste (Tissier et al., 2019), il est apparu que les hamsters étaient en mesure d'exploiter des ressources alimentaires autres que les végétaux, telles que les insectes et les micromammifères. Ces tissus animaux présentent aussi une part en protéines importante, qui peut pallier les potentiels manques des cultures. Favoriser leur présence dans l'environnement des hamsters est donc un autre levier pour augmenter la diversité en protéines. Favoriser la biomasse d'arthropodes peut passer par une pérennisation des couverts, une diversification des cultures et une régulation des engrais et pesticides (Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019). Toutefois, les résultats de notre Chapitre 5 et la littérature scientifique illustrent qu'un simple travail à l'échelle de la parcelle est insuffisant, la densité d'arthropodes répondant à des caractéristiques paysagères, telles que le maillage des cultures, les traitements dans les parcelles avoisinantes, ou la présence d'éléments semi-naturels comme les haies et les bords de chemins (Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019; Silva et al., 2010; Sisterson et al., 2004). La promotion de pratiques favorisant la biodiversité pourrait donc avoir un double effet, bénéfique pour le hamster directement, et indirectement, en lui offrant davantage de proies. Toutefois, la mise en place de ces pratiques de façon très localisée pourrait augmenter la pression de prédation, en créant des conditions attractives pour les prédateurs (Väli et al., 2020). Un tel phénomène pourrait être pallié par la mise en place de mesures favorables à l'échelle large d'un paysage (pour éviter la création de *hotspots* locaux) et serait à étudier lors de suivis en plein champ.

#### **b. Les sources de lipides**

Contrairement aux protéines, les lipides sont plus rares dans l'environnement. Ceux-ci peuvent être fournis par la consommation d'animaux (tissus adipeux des micromammifères, cuticules des insectes), dont la fréquence de consommation par les hamsters est toutefois incertaine et potentiellement rare. L'autre source majoritaire de lipides est les graines d'oléagineux.

Les graines d'oléagineux sont apparues comme étant les plus favorables pour la condition corporelle des hamsters en fin de période hivernale et pour la reproduction. Ces cultures, telles que le colza et le tournesol, mais aussi la moutarde, la cameline (le lin est à éviter pour l'hibernation, Dark, 2005), sont donc à favoriser. Une autre culture riche en lipides qui est ressortie régulièrement dans nos études est le soja, qui est apparu particulièrement adaptée pour compléter du blé (et qui est valorisable pour l'alimentation humaine en *relay-cropping* ou pour la filière volaille en *co-cropping*). Le soja est une légumineuse donc également riche en protéines. Une autre légumineuse à haute teneur en lipides qui pourrait s'avérer favorable pour les hamsters est l'arachide, dont la culture en Alsace commence à être motivée par la résilience de cette espèce aux sécheresses.

Pour diversifier l'alimentation du hamster, nous n'avons considéré ici que des grandes cultures valorisables agronomiquement, ce qui limite les choix des espèces oléagineuses. Toutefois, dans des conditions péri-urbaines, des hamsters ont aussi été observés consommant et stockant des baies, fruits, et noisettes poussant sur des arbustes au port bas ou intermédiaire (Siutz et al., 2018). Certains de ces items se conservent très bien et sont riches en lipides (Heuzé et al., 2017). Ainsi, l'implémentation d'espèces oléagineuses buissonnantes en zone de présence des hamsters pourrait aussi être une piste à envisager (en contrôlant toutefois leur effet sur la présence de prédateurs).

### c. Temporalité de l'accessibilité des ressources

Du fait du comportement *food-storing* des hamsters, la nutrition durant la période hivernale et en début de reproduction dépend des réserves constituées en fin de saison active. La disponibilité alimentaire pendant la saison active est donc déterminante pour l'intégralité du cycle du hamster. C'est donc pendant cette période, de mars à octobre, que se joue l'efficacité des mesures de restauration de l'habitat agricole. C'est aussi sur ces six mois que s'échelonne l'arrivée à maturité de la majorité des cultures (Le Roux et al., 2008). Sur cette période, cela induit d'intenses changements environnementaux, lié à la maturation des couverts végétaux et à leur destruction pour les récoltes (Stoate et al., 2009). Outre l'optimisation des ressources elles-mêmes, l'un des enjeux des mesures de restauration de l'habitat est donc d'ajuster les itinéraires techniques pour optimiser la temporalité de la disponibilité de ces ressources. Ce facteur n'a pas été pris en compte dans nos suivis des hamsters (dont l'environnement était complété en graines la majorité du temps), ce qui représente probablement leur biais principal. Néanmoins, nos connaissances de la biologie de l'espèce sont suffisantes pour porter une réflexion sur ce sujet.

La disponibilité alimentaire est directement liée à la provision d'un couvert végétal, qui assure par ailleurs une protection contre les prédateurs. La présence d'un couvert à l'échelle du domaine vital des

individus, et durant l'intégralité de leur période d'activité, est donc primordiale. À ce titre, les cultures d'hiver sont particulièrement pertinentes pour fournir un couvert dès l'émergence des hamsters en mars-avril. Toutefois, du fait d'une phénologie précoce, ces cultures présentent une arrivée à maturité, et donc une lignification du couvert et une potentielle destruction pour les récoltes, tôt dans l'été. Garantir la disponibilité de tissus frais digestibles et la provision d'un couvert passe par l'induction d'une variabilité de stade de développement à l'échelle des parcelles. Les cultures d'hiver nécessitent donc d'être complétées par des cultures de printemps, aux phénologies plus tardives. Alternativement, au regard de la provision de couvert, les luzernières présentent un très fort intérêt lié à leur pérennité. Leur exploitation en fauche alternée permet même de maintenir le couvert à des stades de développement peu ligneux. Toutefois, celle-ci présente un grand défaut au niveau de la provision de graines et de lipides.

Certaines graines peuvent entraîner des carences et limiter la reproduction si elles sont consommées de manière exclusive (comme illustré en laboratoire par le Chapitre 1 et pour le blé et le maïs par Tissier et al., 2017). Néanmoins, les graines présentent d'importants intérêts nutritionnels de par leur plus forte concentration en nutriments et en énergie (faible part en eau) ainsi que leur non-périssabilité qui en font les aliments stockés de manière préférentielle par les hamsters (Nechay et al., 1977). Leur présence dans l'environnement, notamment en fin de saison active, est donc indispensable pour favoriser la survie hivernale des individus. La provision de graines par les couverts végétaux est plus tardive que la provision de tissus frais, celle-ci n'étant disponible qu'en fin de cycle de développement des cultures. Dans le Chapitre 5, les légumineuses ont été les premières cultures à entrer en grainaison, suivie des graminées puis des tournesols, à des périodes dépendantes des modalités pratiquées. Les graines sont disponibles dans l'environnement plus ponctuellement que les tissus frais, et leurs apports nutritionnels peuvent avoir des effets variables en fonction de leur période de disponibilité. Une provision précoce pourra être mobilisée en milieu de reproduction, tandis qu'une disponibilité tardive pourra permettre un stockage pour la saison hivernale. Dans l'idéal, des réserves suffisantes pourront être en partie épargnées jusqu'à l'année suivante, et être mobilisées en début de reproduction. La phénologie des cultures est donc à sélectionner en fonction du bénéfice visé. Les graines de légumineuses étant particulièrement bénéfiques pour la reproduction, une grainaison la plus précoce possible est optimale.

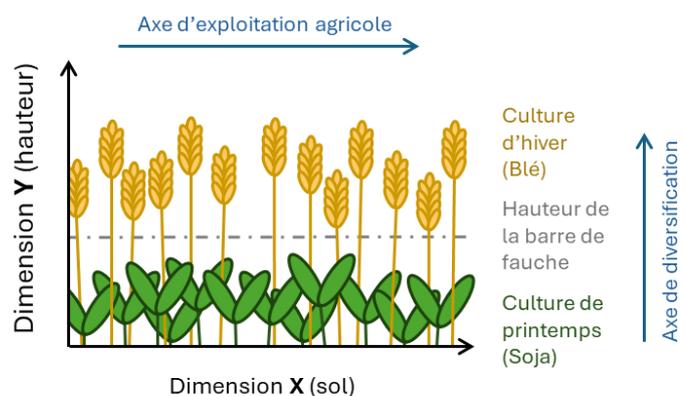
À l'inverse, les oléagineux peuvent être particulièrement bénéfiques sur l'entièreté du cycle, et des mélanges de cultures aux phénologies variées pourraient être particulièrement bénéfiques. Les oléagineux d'hiver (tel que le colza) fournissent des lipides tôt dans la saison, favorisant la fin de la reproduction, tandis que les oléagineux de printemps (soja, tournesol, cameline, moutarde, arachide...) pourraient bénéficier à l'hibernation et au début de la reproduction suivante. Une problématique liée au colza émane de son fort pouvoir de couverture et de dissémination, qui le rend compliqué à associer

à des cultures de printemps. C'est pourquoi la féverole d'hiver (une légumineuse) est particulièrement adaptée pour lui être associée. Les alternatives de cultures oléagineuses d'hiver manquent, et il semble donc critique d'identifier des oléagineux de printemps au développement suffisamment précoce pour permettre un bénéfice pour la reproduction et l'hibernation l'année même, voire aussi l'année suivante en cas de constitution de réserves suffisamment larges par les hamsters.

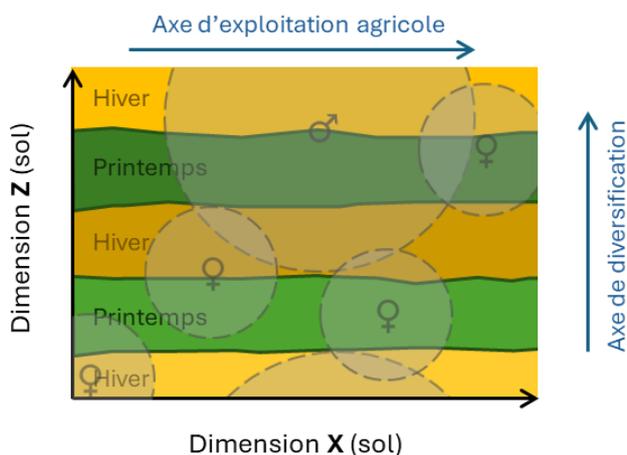
#### d. Diversité culturelle

Pour subvenir aux besoins alimentaires du hamster commun, permettre le stockage, et éviter les carences, la provision de plusieurs cultures aux phénologies et compositions nutritionnelles variables, en simultané et à petite échelle, est donc nécessaire. Ceci impose une forte contrainte agronomique. Une première réponse à ce problème a été l'instauration de bandes refuges, qui ont effectivement le potentiel d'avoir un fort bénéfice en termes de diversification des parcelles à l'échelle de l'habitat du hamster. Toutefois, elles n'ont pas d'intérêt économique et ne sont pas généralisables à l'ensemble du paysage agricole alsacien actuel. La difficulté de la diversification pour le hamster est que le domaine vital de l'espèce, notamment les femelles, est fortement restreint. Les différentes cultures fournies auront ainsi besoin d'être disponibles dans des rayons de 30 m. À l'inverse, le travail agricole est facilité par une plus grande taille de parcelles d'un seul tenant, et contraint par une spécialisation des machines pour la moisson de couverts monocultureaux. Du fait de la spécialisation des machines, l'exploitation directe de couverts multi-spécifiques est délicate (sauf pour une valorisation sous forme de méteil par exemple, qui est minoritaire). Une diversification à petite échelle du milieu nécessite une prise en compte de cette problématique. Ceci peut se faire en conservant des axes monocultureaux pour l'intervention des machines. La diversification peut alors se faire suivant les axes perpendiculaires.

Cette idée est par exemple exploitée dans les itinéraires de *relay-cropping*, qui visent à réaliser le semis d'une culture de printemps dans un couvert d'hiver, comme du soja dans du blé. Dans ce contexte, le gradient de diversité est vertical, le soja végétatif se développant dans des strates couvertes par les épis de blé à maturité. Cette hétérogénéité du couvert permet une récolte du blé



**Figure 31.1 : Illustration de la diversification du couvert par technique de *relay-cropping*, exploitable grâce à une élévation de la barre de fauche.**



**Figure 31.2 : Illustration de la diversification des couverts en alternance de bandes.** Les zones en gris représentent les domaines vitaux de hamsters.

suivant un axe perpendiculaire au gradient de diversité végétale (voir Figure 31.1). Les pratiques de *relay-cropping* nécessitent toutefois du matériel spécifique, tel que des barres de fauche haute, ainsi qu'un savoir-faire et des conditions climatiques propices pour réussir l'implantation de la culture de printemps dans le couvert d'hiver préexistant (une difficulté qu'ont les exploitants dans le cadre de l'implantation du tournesol dans les bandes d'hiver par exemple).

Une alternative, plus aisée à mettre en place au regard des contraintes techniques imposées par les machines, serait de travailler des parcelles très longues, mais fines (d'une largeur compatible avec les machines agricoles, maximum 60 mètres, pour être bénéfique au hamster). La diversification se ferait alors selon l'axe perpendiculaire aux parcelles, ce qui permettrait une diversification à l'échelle du domaine vital des hamsters, sans empêcher l'exploitation de longs transects de cultures (voir Figure 31.2). Un tel paysage agricole pourrait aussi être enrichi d'éléments semi-naturels comme des haies (produisant de préférences des fruits ou des noix), dont la disparition dans les zones agricoles a été identifiée comme l'un des facteurs important d'homogénéisation paysagère et du déclin de la biodiversité (Le Roux et al., 2008).

## B. Bénéfices écosystémiques de la conservation du hamster

Etant donné les besoins variés du hamster : couverture du sol permanent, items riches en protéines, en lipides, présence de graines, la présence de cultures variées (d'hiver et de printemps, légumineuses, oléagineuses, céréales ...), telles que celles permises par ce genre de techniques paraissent particulièrement bénéfiques à la restauration de son habitat. Par ailleurs, ses besoins environnementaux recoupent largement les principes fondamentaux d'agroécologie, comme l'évitement des sols nus et la diversification des cultures. Le financement de la conservation du hamster peut donc amener à la mise en place de mesures axées sur l'agriculture raisonnée et aider à dynamiser les services écosystémiques non-provisionnementnels, tels que la rétention de l'eau et les flux géochimiques, éviter les phénomènes d'érosion et de lessivage, briser le cycle des espèces successibles d'occasionner

des dégâts et gagner en résilience face au réchauffement climatique. De telles conditions sont parfaitement susceptibles d'être bénéfiques à d'autres espèces exploitant le même habitat que le hamster commun, comme des oiseaux des champs, des arthropodes, des annélides, certaines espèces végétales ... Cela illustre l'intérêt que peut avoir la conservation du hamster comme espèce parapluie. Les hamsters pourraient en retour bénéficier de cet enrichissement, de par leur régime omnivore.

Ces aspects gagneraient toutefois à être étudiés plus en détail. Nos études se sont concentrées sur les besoins des hamsters, et n'ont pas évalué l'impact des pratiques culturales sur les autres composants de l'écosystème agricole. Par exemple, l'emploi de piège *pit-falls* n'a été exploité que pour comparer la biomasse d'arthropodes disponible pour les hamsters en fonction des conditions environnementales, et la composition nutritionnelle de cet apport. Moyennant une expertise appropriée, aller plus loin dans l'étude de l'intérêt écosystémique des cultures pourrait passer par l'identification des espèces pour quantifier la diversité fonctionnelle (carnivores, phytophages, saprobiontes ...) portée par les différentes cultures. Ceci pourrait être complété par d'autres mesures de bioindicateurs de la performance des services non provisionnels comme l'activité des saprobiontes du sol (*tea bag index*, Keuskamp et al., 2013), la compaction du sol (Alaoui and Diserens, 2018) ou la capacité de rétention d'eau du sol (Govindasamy et al., 2023).

### III. Perspectives

#### A. Des études en laboratoire et mésocosme

Nos différentes études ont illustré les intérêts respectifs des suivis en laboratoire et en mésocosme. Le laboratoire permet un suivi plus fin, lié à une accessibilité en tout temps aux animaux, un hébergement individuel permettant la mesure de la consommation alimentaire, et une délimitation contrôlée des événements de reproduction (pas de superposition entre gestations et allaitement). Les suivis en mésocosme sont quant à eux plus représentatifs de l'état sauvage en termes d'environnement et de déroulement de la reproduction.

Les différentes questions soulevées par nos résultats appellent à tirer parti de ces avantages respectifs. En laboratoire, les conditions sont particulièrement adaptées pour étudier les coûts de la reproduction. Dans l'étude du Chapitre 3, conduite en mésocosme, nous avons été confrontés à d'importantes difficultés d'interprétation des résultats dues aux facteurs confondants liés au protocole de capture et à la variabilité de statut reproducteur des hamsters. Un même suivi conduit en laboratoire permettrait

d'obtenir les taux hormonaux basaux. Par ailleurs, les prélèvements pourraient être réalisés à date et heure fixe pendant un événement de reproduction (par exemple, avant la reproduction, à la séparation du mâle, après la mise-bas, à 3 semaines d'allaitement, au sevrage et après la reproduction) afin de pouvoir comparer précisément la balance oxydante, les taux hormonaux et les longueurs de télomères à ces différentes étapes. Pour étudier le coût de la reproduction et comment les individus y répondent, ces dosages pourraient être mis en lien avec la variation de masse et de température corporelle des femelles, leur consommation alimentaire, et le nombre de petits soignés. La quantification de l'apport énergétique en conditions de laboratoire (via le suivi de la consommation alimentaire) est aussi particulièrement adaptée pour l'étude des mécanismes impactant l'hibernation. De futures études en laboratoire permettraient ainsi de tester l'effet de restrictions des réserves alimentaires sur l'utilisation des torpeurs, ou d'évaluer l'héritabilité des comportements d'hibernation.

Les mésocosmes apparaissent particulièrement pertinents pour tester les cultures elles-mêmes. Le protocole de suivi tel qu'il a été pratiqué ici semble fiable et complet. Celui-ci pourrait être employé pour tester et valider d'autres cultures et associations de cultures potentiellement favorables, comme des oléagineux (cameline, moutarde...) en association ou non avec des légumineuses (pois, arachide...). Afin d'évaluer de façon plus exhaustive le caractère favorable des cultures, il serait nécessaire d'étudier plus en détails les problématiques de temporalité des cultures (hiver vs printemps). Pour ce faire, un protocole pourrait suivre des hamsters pendant un cycle annuel complet dans des cultures aux phénologies variables et sans supplémentation. Les cultures testées pourraient associer une légumineuse (par exemple, hiver : féverole ou printemps : pois) et un oléagineux (par exemple, hiver : colza ou printemps : tournesol) en croisant les associations pour créer des modalités hiver-hiver, printemps-printemps, hiver-printemps et printemps-hiver. Ceci permettrait de valider l'effet détrimentaire d'une synchronisation des cultures dans les modalités hiver-hiver et printemps-printemps et de tester le bénéfice des grainaisons plus ou moins tardives des légumineuses et des oléagineux.

## **B. Des suivis en plein champ**

Les différentes hypothèses présentées précédemment appellent aussi à des suivis en plein champ, afin de confronter les connaissances acquises en milieu captif aux autres problématiques impactant la dynamique de population des hamsters sauvages, telles que la prédation, ou l'exposition aux intrants (engrais et pesticides). Ces facteurs pourraient en effet jouer sur l'aspect favorable des mesures de conservation via des effets non pris en compte dans nos suivis. A titre d'exemple, on peut se demander

si les bandes refuges pourraient créer des corridors exploités par les mammifères terrestres, augmentant les chances de rencontres entre prédateurs et hamsters, ou encore si le port haut des tournesol, espèce jugée favorable, n'exposerait pas les hamsters grimant chercher des graines à la prédation par les rapaces. Ceci rejoint l'un des principaux manques de connaissances relevé par les partenaires de la conservation du hamster commun : le manque de retour sur l'efficacité des mesures conduites en plein champ.

La difficulté des suivis en plein champ émane premièrement du manque d'un indicateur clair pour quantifier les bénéfices des mesures sur les populations de hamster, en termes de survie et de succès reproducteur. L'indicateur actuel utilisé pour suivre l'évolution des effectifs de hamsters sont les comptages des terriers, réalisés en avril dans les zones de protection ainsi qu'en septembre dans les parcelles de lâcher. Si cet indicateur permet d'évaluer l'état des populations, il est trop peu précis pour être mis en lien localement avec les actions de conservation pour en évaluer l'efficacité. Une évaluation plus fine de l'effet de l'environnement sur la dynamique des populations nécessiterait donc un suivi plus poussé localement. En ce sens, l'un des axes de l'actuel Plan National d'Actions en faveur du hamster commun est la mise en place d'un site pilote pour la conduite de suivis en plein champ (Virion, 2018). Néanmoins, les actions de cet axe restent pour l'instant à être initiées (Mimou, 2023). Outre les problématiques logistiques et foncières, la mise en place de cette mesure ambitieuse est aussi handicapée par les problématiques techniques de conduite du suivi des individus. Le suivi de hamsters en milieu sauvage est complexifié par le besoin de coordination avec les exploitants (pour éviter la destruction du matériel de suivi lors des interventions, ou l'entrée dans les parcelles des expérimentateurs après un traitement phytosanitaire par exemple) et par la difficulté à dissocier les effets confondants d'autres facteurs concomitants (itinéraires techniques, prédateurs, effets densité-dépendants, variabilité microclimatique ...). Cette dissociation des effets peut passer par un affinage du suivi de la reproduction des hamsters, qui n'est pas permis par les techniques de suivi disponibles actuellement. Les méthodes d'identification des portées et de détermination de l'âge des petits développées dans cette thèse représentent donc un apport qui pourrait permettre d'améliorer ces suivis.

#### a. Raffinage des techniques de suivi de terrain

La majorité des suivis décrits dans la littérature se basent sur des captures d'individus sauvages au terrier. Le puçage des animaux permet leur identification, et la capture des juvéniles émergent d'un même terrier la quantification du succès reproducteur de la femelle (Franceschini-Zink and Millesi, 2008). En complément de cette approche, l'analyse des températures corporelles permettrait ainsi de

déterminer le nombre de portées produites par les femelles ainsi que le nombre de petits dans chacune de celles-ci, et d'estimer la croissance des petits. Ces aspects du succès reproducteur peuvent s'avérer cruciaux pour la dynamique des populations, Leirs (2003) ayant par exemple modélisé une dynamique de population positive à partir de trois portées produites par femelle et par an. En outre, moyennant validation de ces méthodes, le déploiement de iButtons sur des individus sauvages pourrait permettre d'acquérir d'autres informations concernant la prévalence de stress thermique pendant la reproduction, la profondeur des hibernaculum utilisés pour les torpeurs et la compétition pour les terriers. Néanmoins, le biais principal de ces protocoles est qu'ils ne permettent pas de suivre la dispersion des animaux ou de déterminer leur cause de mortalité.

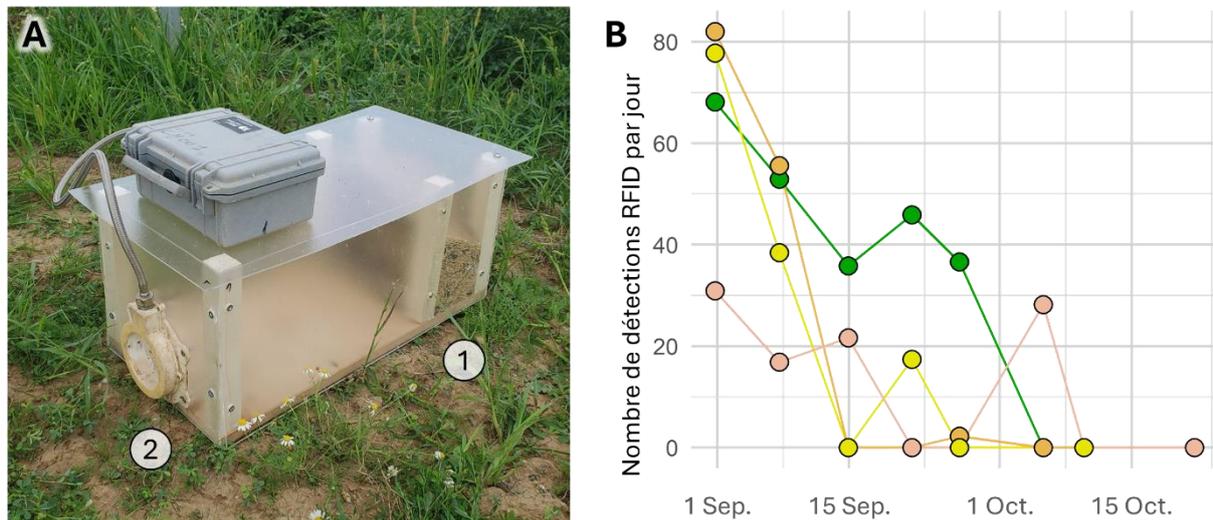
Un suivi plus fin de l'utilisation de l'espace et une détermination de la mortalité est permis par l'emploi de la technique de *radio-tracking*. Celle-ci consiste à équiper des hamsters avec un émetteur radio miniaturisé implanté dans l'abdomen (à l'image de ce qui a été fait avec les iButtons) et géolocalisable par triangulation avec des antennes (voir Figure 32). Cette méthode permet en outre d'obtenir ponctuellement une estimation de la température grâce à l'émetteur. Un émetteur à température ambiante informera donc sur le fait que le hamster est soit mort, soit en torpeur. De la même manière, les émetteurs permettent de localiser les carcasses des individus ayant été prédatés ou sont retrouvés dans les fèces des prédateurs. Pour ces suivis, la capture des animaux reste nécessaire pour estimer leur succès reproducteur. De par le besoin de localiser individuellement chaque puce, les suivis par *radio-tracking* sont toutefois très chronophages.



**Figure 32 :** Photographie d'une expérimentatrice employant une antenne de *radio-tracking* pour localiser un hamster dans une parcelle de blé. © Julie Fleitz, Nicolas Busser.

Alternativement, le suivi de la survie et de l'activité peut être réalisé grâce aux antennes RFID, qui permettent la localisation des individus qui viennent à les franchir. Dans le cadre de nos derniers suivis, afin qu'elles permettent d'observer plus d'animaux qu'aux terriers, celles-ci ont été adaptées sur des mangeoires, forçant les hamsters à les traverser pour avoir accès aux ressources alimentaires du dispositif (voir Figure 33.A). De cette manière, l'identité des individus actifs dans la zone peut être relevée. Par ailleurs, le nombre de passages pourrait refléter l'intensité des activités de stockage alimentaire (exemple de diminution d'activité pré-immersion de quatre femelles, Figure 33.B). Ces

données n'ont finalement pas été exploitées dans le cadre de nos suivis, un biais important lié à la position relative des mangeoires et des terriers ayant été observé (les animaux aux terriers plus proches exploitant davantage la mangeoire). Une utilisation en plein champ, quoi que prometteuse, nécessiterait donc des ajustements.



**Figure 33 : (A) Photographie d'une antenne RFID adaptée sur une mangeoire.** La réserve de graines ① est accessible uniquement via l'antenne RFID ② qui permet le relevé de l'identification de l'individu à chaque passage. **(B) Nombre de détection RFID de quatre femelles** (représentées par quatre couleurs différentes) du 1<sup>er</sup> septembre au 21 octobre 2023.

#### b. D'autres facteurs et méthodes – l'approche métabolomique

Le suivi d'animaux en plein champ signifie que ceux-ci soient exposés à des facteurs autres que nutritionnels, tels que les contaminants liés aux intrants. Une étude exhaustive des facteurs environnementaux impactant la biologie des hamsters nécessiterait donc de prendre en compte ces problématiques, la première étape étant d'identifier les polluants et les doses auxquelles les hamsters sont exposés. Les seules études ayant traité de ce sujet ont été réalisées en Allemagne par Kayser et al. (2001, 2003b), et n'ont relevé que des traces de métaux lourds (plomb, cadmium, mercure ou cuivre) dans le muscle et le foie, et de composés organochlorés dans le foie et des tissus adipeux sur des carcasses prélevées en plein champ. Ce sujet reste donc à évaluer dans les parcelles alsaciennes actuelles.

Pour ce faire, nous avons réalisé une étude préliminaire sur des hamsters lâchés dans le cadre des renforcements de population (Fleitz et al., 2024). Des échantillons de poils ont été prélevés avant et après lâcher en milieu naturel (voir méthode en encadré 3) pour analyse en spectrométrie de masse ciblée, par la plateforme *Plant Imaging & Mass Spectrometry* (PIMS) du CNRS (recherche de composés spécifiques, tels que les pesticides, avec un seuil de détection bas). À l'heure de l'écriture de ce manuscrit, ces résultats ne sont pas disponibles. Toutefois, cette analyse a été doublée d'une approche non ciblée,

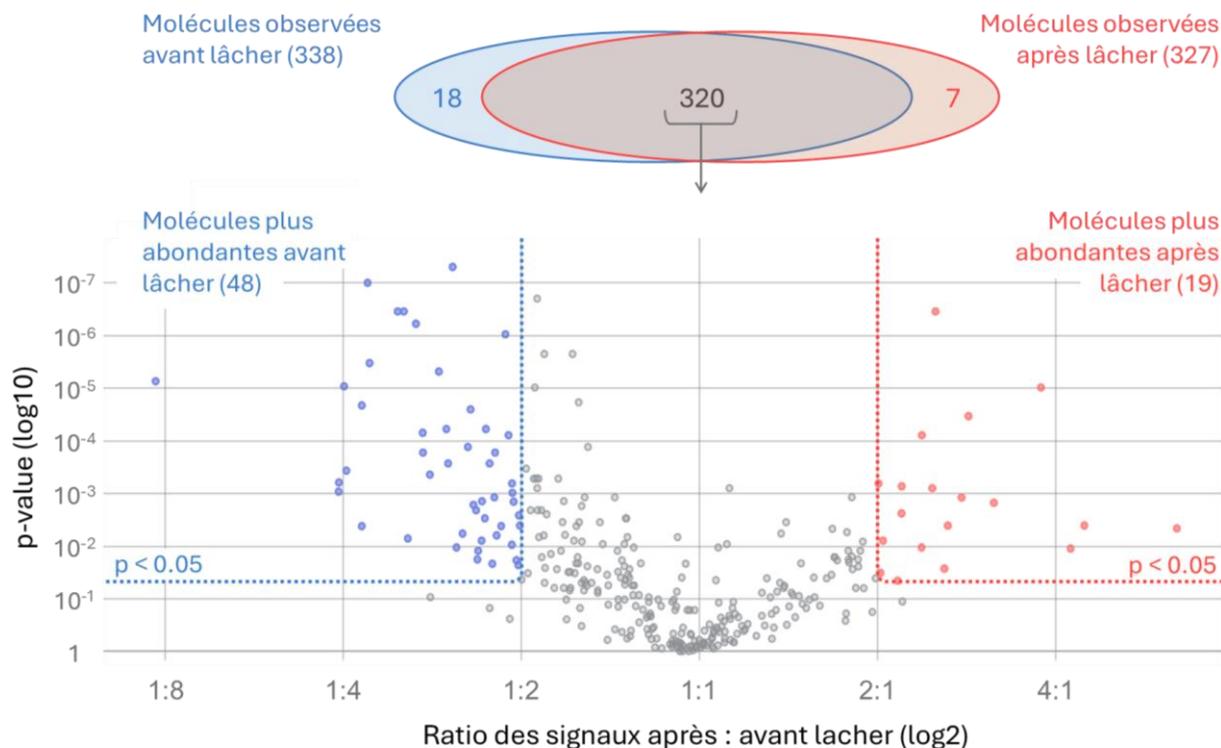
**PIMS**

### Encadré 3: Méthode de prélèvement

Les hamsters ont été lâchés dans trois parcellesensemencées de blé non récolté. Les hamsters n'auront été exposés qu'aux polluants rémanents, aucun traitement n'ayant été effectué après les lâchers. Les prélèvements de poils ont été réalisés à la base du dos avant lâcher, puis une seconde fois sur la même zone lors de recaptures 2 à 4 mois après le lâcher. Dans chaque condition, 14 prélèvements de poils ont été effectués (11 mâles et 3 femelles par condition, 8 mâles ayant été prélevés avant et après lâcher). Ces prélèvements ont été accompagnés de prélèvements de sol des parcelles agricoles suivies (un en surface, et un dans des déblais à la sortie de terriers par parcelle, soit 6 en tout). Les analyses ont été conduites selon les protocoles mis au point par PIMS, après broyage des poils et extraction des composés dans du méthanol puis de l'acétate d'éthyle (Maurer et al., 2021; Villette et al., 2023).

c'est-à-dire une analyse sans a priori du **métabolome** (intégralité des composés observables en spectrométrie de masse, avec un seuil de détection haut) dont les résultats sont présentés ci-après. Cette méthode permet notamment de comparer les métabolites (petites molécules de moins de 1 kDa impliquées dans les réactions métaboliques) identifiés entre les conditions pré- et post- lâcher. Cette comparaison est présentée en Figure 34.

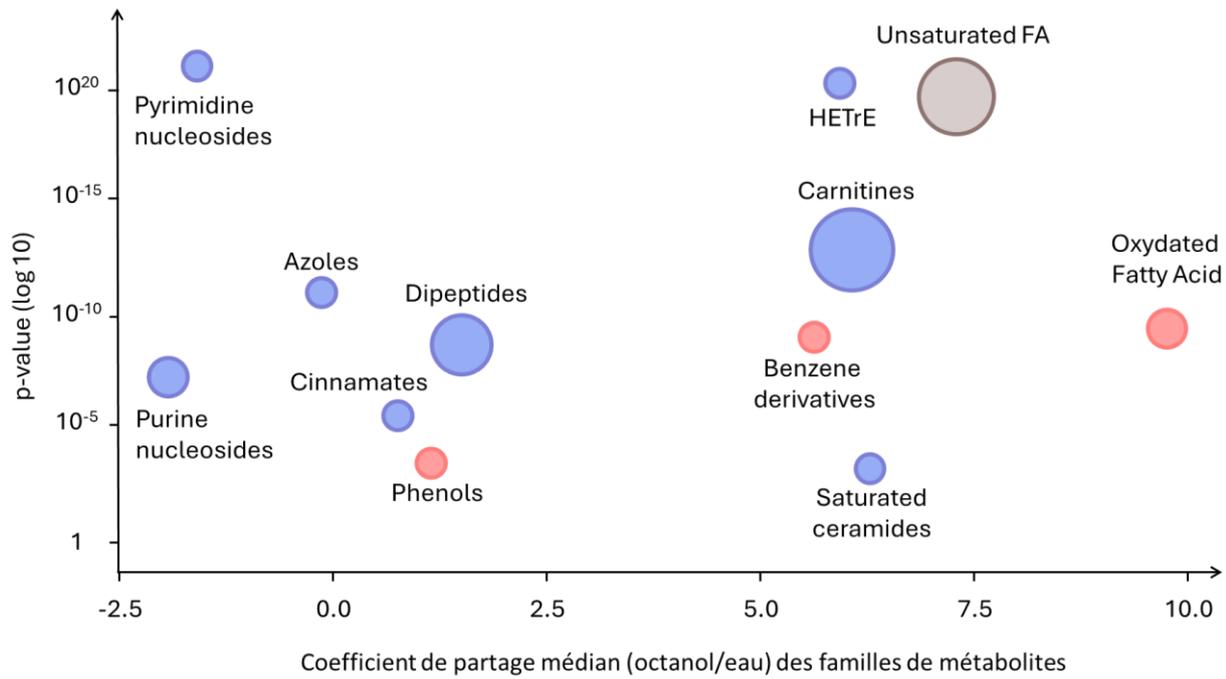
Au total, 345 composés ont pu être identifiés. Parmi ceux-ci, 18 étaient seulement trouvés avant lâcher, et 7 seulement en milieu sauvage. La prévalence des 320 restants a été considérée comme variant entre les conditions si la différence de signal était significative (test de Wilcoxon,  $p < 0.05$ ) et si la différence de concentration entre les conditions était d'au moins un facteur deux (intervalles représentés par les limites rouges et bleues sur la Figure 35). Ceci concernait 48 composés majoritaires pré-lâcher et 19 post-lâcher. L'annotation des composés à partir du signal obtenu par spectrométrie de masse a été établie à partir de quatre bases de données (Natural Product Atlas, FoodDB, Human Metabolome Database, LipidMaps), à des niveaux de confiance de 2 (36 annotations) et 3 (217 annotations) sur l'échelle de confiance proposée par Schymanski et al. (2014 ; signifiant que les noms proposés sont des candidats probables ou potentiels, mais pas confirmés). Les échantillons étant analysés de manière ciblée en parallèle, une base de données spécifique aux polluants (telle que Norman) n'a pas été consultée lors des analyses non ciblées. Les métabolites annotés ont été regroupés



**Figure 34 : Volcano plot répartissant les molécules observées avant et après lâcher** en fonction du ratio entre les deux mesures (axe x) et la p-value du test de différence (Test de Wilcoxon, axe y). Les points colorés correspondent aux points pour lesquels la différence de signal entre conditions est significative ( $p < 0.05$ ) et la différence d'abondance entre les conditions est d'au moins un facteur deux. Les points bleus correspondent aux molécules plus abondantes avant lâcher, et les points rouges après lâcher.

par famille. Celles-ci sont représentées sur la Figure 35, échelonnées en fonction de leur coefficient de partage médian (dans un mélange octanol/eau, mesure indicatrice de la polarité des composés, une valeur basse correspondant à des composés polaires et une valeur haute à des composés apolaires).

Parmi les molécules plus abondantes post-lâcher, seules trois ont été identifiées dans les prélèvements de sol (des phénols, qui peuvent être issus des végétaux). La variation de métabolome mesurée dans les poils semble donc endogée. De manière intéressante, certains composés identifiés peuvent être des marqueurs du métabolisme. Les carnitines par exemple, sur-représentées au pré-lâcher, sont un facteur obligatoire de l'oxydation mitochondriale des acides gras à chaîne longue (Hoppel, 2003), tandis que les acides gras oxydés ont été davantage observés en post-lâcher. De la même manière, les nucléosides et dipeptides peuvent être des métabolites du catabolisme protéique (Gurina and Mohiuddin, 2024). La différence de métabolome entre les conditions pré- et post- lâcher pourrait être liée au changement d'alimentation : les hamsters auraient consommé davantage de lipides et de protéines avant lâcher, fournis par les croquettes en laboratoire, puis davantage de carbohydrates dans les parcelles de blé. Moyennant validation, l'approche métabolomique a donc le potentiel de compléter le suivi de la condition physiologique des hamsters en milieu naturel.



**Figure 35 : Familles de métabolites dont l'abondance a varié entre pré- et post- lâcher.** Le code couleur indique la condition dans laquelle les molécules étaient les plus abondantes. Les familles sont réparties en fonction de leur coefficient de partage médian (octanol/eau, axe x) et de la p-value du test de différence pré-post lâcher (Test de Wilcoxon, axe y). La taille des points indique le nombre de composés de la famille observée.



## IV. Conclusion

Nos suivis auront permis de gagner en connaissances sur la biologie et les besoins des hamsters. Nous avons validé que plusieurs mâles peuvent contribuer à une même portée et que, dans des conditions nutritionnelles optimales, les femelles peuvent produire jusqu'à quatre portées la même année. En outre, nous avons montré que les suivis de succès reproducteur en condition (semi-) naturelles peuvent être raffinés grâce à l'analyse des températures corporelles des femelles, un précieux complément aux analyses génétiques.

Nous avons montré que le régime alimentaire induit par les cultures à un fort effet sur le succès reproducteur, en permettant notamment aux femelles de mieux supporter le coût de la reproduction et de sevrer davantage de petits, en particulier lors des seconde, troisième et quatrième portées le cas échéant. Nos résultats illustrent aussi l'importance de l'enrichissement de l'alimentation des hamsters

avec des éléments autres que les cultures elles-mêmes (adventices, invertébrés, micromammifères). En outre, un hébergement en mésocosme permet aux hamsters d'exprimer des comportements naturels (terriers, stockage, choix de partenaires) et joue fortement sur l'hibernation (une part importante d'individus n'hibernant pas). En comparaison avec les conditions de laboratoire, ces aspects rendent les suivis en enclos particulièrement pertinents et représentatifs de l'état sauvage.

Nos résultats mettent en évidence la nécessité de diversifier les sources de nourriture dans l'environnement des hamsters sauvages. Les parcelles de monocultures actuelles sont plus grandes que le domaine vital des hamsters et ne fournissent qu'une seule culture avec des enrichissements réduits. Les hamsters sont ainsi susceptibles de souffrir de carences en protéines ou en d'autres nutriments essentiels. Les cultures riches en protéines, telles que les légumineuses fixatrices d'azote, et l'utilisation de pratiques agroenvironnementales pour promouvoir la biodiversité sur les terres agricoles semblent prometteuses pour éviter les carences et permettre aux hamsters de se reproduire. Dans ce contexte, une alimentation riche en lipides semble particulièrement bénéfique pour favoriser une meilleure condition corporelle des hamsters, notamment après l'hibernation, et une meilleure reproduction. Pour favoriser la consommation de lipides, la principale solution est de favoriser les cultures oléagineuses, telles que le colza, le tournesol ou le soja.

Néanmoins, des aspects clés tels que les périodes de grainaison ou la fourniture d'un couvert de protection contre la prédation nécessiteront d'être pris en compte. L'adéquation de la phénologie des cultures avec la phase de stockage des hamsters et la promotion du couvert végétal pendant la saison active doivent donc être favorisées. Pour assurer le recouvrement du sol par les cultures, des associations d'espèces de printemps et d'hiver, comme le soja en complément de blé, ou le pois et le colza, semblent idéales.

À travers sa conservation, le hamster aura favorisé de nombreux débats entre écologues, agriculteurs, conseillers agricoles, administrateurs de l'État, naturalistes et concessionnaires. Alors qu'elle était longtemps considérée comme nuisible, ses impératifs biologiques portent aujourd'hui la question de la biodiversité dans les aménagements du territoire alsacien. En milieu agricole, les itinéraires techniques adaptés à ces besoins s'approchent des principes d'agroécologie, qui permettent de préserver les ressources environnementales (eau, sols...) et la biodiversité dans son ensemble. À ce titre, elles ont le potentiel de favoriser les services écosystémiques de support et de soutien, qui sont fortement inhibés par les pratiques conventionnelles. A l'échelle de l'Alsace, la restauration de l'habitat du hamster commun est donc un pas vers des écosystèmes agricoles plus durables, et une mitigation de l'impact de nos activités sur l'environnement.



# Références

- Adams, R.A., Pedersen, S.C., Thibault, K.M., Jadin, J., Petru, B., 2003. Calcium as a limiting resource to insectivorous bats: can water holes provide a supplemental mineral source? *J. Zool.* 260, 189–194. <https://doi.org/10.1017/S0952836903003613>
- Adl, S.M., Coleman, D.C., Read, F., 2006. Slow recovery of soil biodiversity in sandy loam soils of Georgia after 25 years of no-tillage management. *Agric. Ecosyst. Environ.* 114, 323–334. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.11.019>
- Adler, F.R., Karban, R., 1994. Defended Fortresses or Moving Targets? Another Model of Inducible Defenses Inspired by Military Metaphors. *Am. Nat.* 144, 813–832.
- AFZ (Association Française de Zootechnie), 2000 - <https://www.zootechnie.fr/>.
- Agovino, M., Casaccia, M., Ciommi, M., Ferrara, M., Marchesano, K., 2019. Agriculture, climate change and sustainability: The case of EU-28. *Ecol. Indic.* 105, 525–543. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.04.064>
- Alaoui, A., Diserens, E., 2018. Mapping soil compaction – A review. *Curr. Opin. Environ. Sci. Health, Sustainable soil management and land restoration* 5, 60–66. <https://doi.org/10.1016/j.coesh.2018.05.003>
- Alaoui, A., Rogger, M., Peth, S., Blöschl, G., 2018. Does soil compaction increase floods? A review. *J. Hydrol.* 557, 631–642. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2017.12.052>
- Albert M. (2013) Erfassung des Reproduktionserfolges des Feldhamsters (*Cricetus cricetus*) in Hessen [Logging the reproductive success of female European hamsters (*Cricetus cricetus*) in Hesse]. MSc thesis, Forschungsinstitut Senckenberg / Justus-Liebig University, Gießen
- Albrecht, M., Kleijn, D., Williams, N.M., Tschumi, M., Blaauw, B.R., Bommarco, R., Campbell, A.J., Dainese, M., Drummond, F.A., Entling, M.H., Ganser, D., Arjen de Groot, G., Goulson, D., Grab, H., Hamilton, H., Herzog, F., Isaacs, R., Jacot, K., Jeanneret, P., Jonsson, M., Knop, E., Kremen, C., Landis, D.A., Loeb, G.M., Marini, L., McKerchar, M., Morandin, L., Pfister, S.C., Potts, S.G., Rundlöf, M., Sardiñas, H., Sciligo, A., Thies, C., Tschirntke, T., Venturini, E., Veromann, E., Vollhardt, I.M.G., Wäckers, F., Ward, K., Westbury, D.B., Wilby, A., Woltz, M., Wratten, S., Sutter, L., 2020. The effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield: a quantitative synthesis. *Ecol. Lett.* 23, 1488–1498. <https://doi.org/10.1111/ele.13576>
- Allert J, Löw S (2011) Rotmilan (*Milvus milvus*) als Prädator vom Feldhamster (*Cricetus cricetus*) im Landkreis Gotha (Thüringen, Deutschland) [Red kite (*Milvus milvus*) as a predator of the Common hamster (*Cricetus cricetus*) in the administrative district of Gotha (Thuringia, Germany)]. *Säugetierkd Inf* 8:149–153
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 19–31. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00028-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00028-6)
- Altieri, M.A., Nicholls, C.I., 2017. The adaptation and mitigation potential of traditional agriculture in a changing climate. *Clim. Change* 140, 33–45. <https://doi.org/10.1007/s10584-013-0909-y>
- Amigues, J.-P., Debaeke, P.P., Itier, B.B., Lemaire, G.G., Seguin, B., Tardieu, F.F., Thomas, A., Uesc, E.S.C., Pêche, M. de L.E. de L., 2006. Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l’agriculture à un risque accru de manque d’eau. Expertise scientifique collective. Synthèse du rapport (report). INRA. <https://doi.org/10.15454/6qrk-4w89>
- Anderson, C., Beare, M., Buckley, H.L., Lear, G., 2017. Bacterial and fungal communities respond differently to varying tillage depth in agricultural soils. *PeerJ* 5, e3930. <https://doi.org/10.7717/peerj.3930>
- Anderson, R.L., 2017. Considering canopy architecture when planning cover crop mixtures. *Renew. Agric. Food Syst.* 32, 109–111. <https://doi.org/10.1017/S1742170515000538>
- Angelier, F., Weimerskirch, H., Barbraud, C., Chastel, O., 2019. Is telomere length a molecular marker of individual quality? Insights from a long-lived bird. *Funct. Ecol.* 33, 1076–1087. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13307>
- Arnold, W., Giroud, S., Valencak, T., Ruf, T., 2015. Ecophysiology of Omega Fatty Acids: A Lid for Every Jar. *Physiol. Bethesda Md* 30, 232–240. <https://doi.org/10.1152/physiol.00047.2014>

- Arntzen, J.W., Abrahams, C., Meilink, W.R.M., Iosif, R., Zuiderwijk, A., 2017. Amphibian decline, pond loss and reduced population connectivity under agricultural intensification over a 38 year period. *Biodivers. Conserv.* 26, 1411–1430. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1307-y>
- Arruda, S.F., Siqueira, E.M. de A., de Valência, F.F., 2009. Vitamin A deficiency increases hepcidin expression and oxidative stress in rat. *Nutrition* 25, 472–478. <https://doi.org/10.1016/j.nut.2008.11.030>
- Bajwa, A.A., Zulfiqar, U., Sadia, S., Bhowmik, P., Chauhan, B.S., 2019. A global perspective on the biology, impact and management of *Chenopodium album* and *Chenopodium murale*: two troublesome agricultural and environmental weeds. *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 26, 5357–5371. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-04104-y>
- Banaszek, A., Bogomolov, P., Feoktistova, N., La Haye, M., Monecke, (Institute of Chronoecology, S., Reiners (Senckenberg Institute, T., Surov (Severtzov Institute of Ecology and Evolution, A., Weinhold (Institute fur Faunistic, U., Ziomek (Adam Mickiewicz University in Poznań, J., 2020. IUCN Red List of Threatened Species: *Cricetus cricetus*. IUCN Red List Threat. Species.
- Banaszek, A., Ziomek, J., Jadwiszczak, K.A., Kaczyńska, E., Mirski, P., 2012. Identification of the barrier to gene flow between phylogeographic lineages of the common hamster *Cricetus cricetus*. *Acta Theriol. (Warsz.)* 57, 195–204. <https://doi.org/10.1007/s13364-012-0075-z>
- Baraibar, B., Hunter, M.C., Schipanski, M.E., Hamilton, A., Mortensen, D.A., 2018. Weed Suppression in Cover Crop Monocultures and Mixtures. *Weed Sci.* 66, 121–133. <https://doi.org/10.1017/wsc.2017.59>
- Barclay, 1994. Constraints on Reproduction by Flying Vertebrates: Energy and Calcium. *Am. Nat.* 144, 1021–1031. <https://doi.org/10.1086/285723>
- Barkman, J.J., Doing, H., Segal, S., 1964. Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur Quantitativen Vegetationsanalyse. *Acta Bot. Neerlandica* 13, 394–419.
- 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. <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- Bartoń, K. 2023. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.47.5, <https://CRAN.R-project.org/package=MumIn>.
- Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. doi: 10.18637/jss.v067.i01
- Bau, H.-M., Villaume, C., Nicolas, J.-P., Méjean, L., 1997. Effect of Germination on Chemical Composition, Biochemical Constituents and Antinutritional Factors of Soya Bean (*Glycine max*) Seeds. *J. Sci. Food Agric.* 73, 1–9. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0010\(199701\)73:1<::AID-JSFA694>3.0.CO;2-B](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0010(199701)73:1<::AID-JSFA694>3.0.CO;2-B)
- Bebbler, D., Ramotowski, M., Gurr, S., 2013. Crop pests and pathogens move poleward in a warming world. *Nat. Clim. Change* 3. <https://doi.org/10.1038/nclimate1990>
- Bedoussac, L., Journet, E.-P., Hauggaard-Nielsen, H., Naudin, C., Corre-Hellou, G., Jensen, E.S., Prieur, L., Justes, E., 2015. Ecological principles underlying the increase of productivity achieved by cereal-grain legume intercrops in organic farming. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 911–935. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0277-7>
- Bergamini, C.M., Gambetti, S., Dondi, A., Cervellati, C., 2004. Oxygen, Reactive Oxygen Species and Tissue Damage. *Curr. Pharm. Des.* 10, 1611–1626. <https://doi.org/10.2174/1381612043384664>
- Betts, R.A., 2001. Biogeophysical impacts of land use on present-day climate: near-surface temperature change and radiative forcing. *Atmospheric Sci. Lett.* 2, 39–51. <https://doi.org/10.1006/asle.2001.0023>
- Bezner Kerr, R., Liebert, J., Kansanga, M., Kpienbaareh, D., 2022. Human and social values in agroecology: A review. *Elem. Sci. Anthr.* 10, 00090. <https://doi.org/10.1525/elementa.2021.00090>
- Bezner Kerr, R., Madsen, S., Stüber, M., Liebert, J., Enloe, S., Borghino, N., Parros, P., Mutyambai, D.M., Prudhon, M., Wezel, A., 2021. Can agroecology improve food security and nutrition? A review. *Glob. Food Secur.* 29, 100540. <https://doi.org/10.1016/j.gfs.2021.100540>
- Bianchi, F. j. a, Booij, C. j. h, Tscharrntke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1715–1727. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530>

- Bieber, C., Juškaitis, R., Turbill, C., Ruf, T., 2012. High survival during hibernation affects onset and timing of reproduction. *Oecologia* 169, 155–166.
- Bieber, C., Lebl, K., Stalder, G., Geiser, F., Ruf, T., 2014. Body mass dependent use of hibernation: why not prolong the active season, if they can? *Funct. Ecol.* 28, 167–177. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12173>
- Bieber, C., Ruf, T., 2009. Summer dormancy in edible dormice (*Glis glis*) without energetic constraints. *Naturwissenschaften* 96, 165–171. <https://doi.org/10.1007/s00114-008-0471-z>
- Billen, G., Aguilera, E., Einarsson, R., Garnier, J., Gingrich, S., Grizzetti, B., Lassaletta, L., Noë, J.L., Sanz-Cobena, A., 2021. Reshaping the European agro-food system and closing its nitrogen cycle: The potential of combining dietary change, agroecology, and circularity. *One Earth* 4, 839–850. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.05.008>
- Blakemore, R.J., 2018. Critical Decline of Earthworms from Organic Origins under Intensive, Humic SOM-Depleting Agriculture. *Soil Syst.* 2, 33. <https://doi.org/10.3390/soilsystems2020033>
- Blanco-Canqui, H., Claassen, M.M., Presley, D.R., 2012. Summer Cover Crops Fix Nitrogen, Increase Crop Yield, and Improve Soil–Crop Relationships. *Agron. J.* 104, 137–147. <https://doi.org/10.2134/agronj2011.0240>
- Blanks, A.M., Thornton, S., 2003. The role of oxytocin in parturition. *BJOG Int. J. Obstet. Gynaecol.* 110, 46–51. <https://doi.org/10.1046/j.1471-0528.2003.00024.x>
- Blount, J.D., Vitikainen, E.I.K., Stott, I., Cant, M.A., 2016. Oxidative shielding and the cost of reproduction. *Biol. Rev.* 91, 483–497. <https://doi.org/10.1111/brv.12179>
- Bogunovic, I., Pereira, P., Kisić, I., Sajko, K., Sraka, M., 2018. Tillage management impacts on soil compaction, erosion and crop yield in Stagnosols (Croatia). *CATENA* 160, 376–384. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.10.009>
- Bonnet, T., Crespín, 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. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.05.005>
- Booij, C.J.H., Noorlander, J., 1992. Farming systems and insect predators. *Agric. Ecosyst. Environ., Biotic Diversity in Agroecosystems* 40, 125–135. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(92\)90088-S](https://doi.org/10.1016/0167-8809(92)90088-S)
- Bouwman, L.A., Arts, W.B.M., 2000. Effects of soil compaction on the relationships between nematodes, grass production and soil physical properties. *Appl. Soil Ecol.* 14, 213–222. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00055-X](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00055-X)
- Bowen, S.H., Lutz, E.V., Ahlgren, M.O., 1995. Dietary Protein and Energy as Determinants of Food Quality: Trophic Strategies Compared. *Ecology* 76, 899–907. <https://doi.org/10.2307/1939355>
- Bright Ross, J.G., Newman, C., Buesching, C.D., Connolly, E., Nakagawa, S., Macdonald, D.W., 2021. A fat chance of survival: Body condition provides life-history dependent buffering of environmental change in a wild mammal population. *Clim. Change Ecol.* 2, 100022. <https://doi.org/10.1016/j.ecochg.2021.100022>
- BTO (British Trust for Ornithology), Wild Bird Indicators - <https://www.bto.org/our-science/publications/developing-bird-indicators#farmland>. Consulté le 15.07.2024.
- Burda, H., Šumbera, R., Begall, S., 2007. Microclimate in Burrows of Subterranean Rodents — Revisited, in: Begall, S., Burda, H., Schleich, C.E. (Eds.), *Subterranean Rodents: News from Underground*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 21–33. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-69276-8\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-540-69276-8_3)
- Burke, I.C., Lauenroth, W.K., Coffin, D.P., 1995. Soil Organic Matter Recovery in Semiarid Grasslands: Implications for the Conservation Reserve Program. *Ecol. Appl.* 5, 793–801. <https://doi.org/10.2307/1941987>
- CA (Chambre d’Agriculture), 2022 - Engrais : pourquoi les marchés s’emballent ? <https://chambres-agriculture.fr/actualites/toutes-les-actualites/detail-de-lactualite/actualites/engrais-pourquoi-les-marches-semballent/>. Consulté le 5.06.2024
- CAA (Chambre d’Agriculture d’Alsace), 2023 - Mesures compensatoires intensives pour la préservation du Hamster. Suivi des bandes refuge en couvert diversifié durant l’été 2022 sur les parcelles engagées pour la période du 11/11/2021 au 10/11/2022.
- Camargo, J.A., Alonso, Á., 2006. Ecological and toxicological effects of inorganic nitrogen pollution in aquatic ecosystems: A global assessment. *Environ. Int.* 32, 831–849. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2006.05.002>

- Cawthon, R.M., 2002. Telomere measurement by quantitative PCR. *Nucleic Acids Res.* 30, e47. <https://doi.org/10.1093/nar/30.10.e47>
- Chan, K.Y., 2001. An overview of some tillage impacts on earthworm population abundance and diversity — implications for functioning in soils. *Soil Tillage Res.* 57, 179–191. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(00\)00173-2](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(00)00173-2)
- Chan, K.Y., Barchia, I., 2007. Soil compaction controls the abundance, biomass and distribution of earthworms in a single dairy farm in south-eastern Australia. *Soil Tillage Res.* 94, 75–82. <https://doi.org/10.1016/j.still.2006.07.006>
- Chinchilla, J.M., 2021. Pesticide exposure effects on female reproductive parameters of iberian hare (*Lepus granatensis*). <https://doi.org/10.13039/501100011698>
- CITEPA (Centre Interprofessionnel Technique d'Études de la Pollution Atmosphérique), 2024. Rapport Secten – Emissions de gaz à effet de serre et de polluants atmosphériques 1990-2023.
- Clark, C.M., Bai, Y., Bowman, W.D., Cowles, J.M., Fenn, M.E., Gilliam, F.S., Phoenix, G.K., Siddique, I., Stevens, C.J., Sverdrup, H.U., Throop, H.L., 2013. Nitrogen deposition and terrestrial biodiversity. *Levin SA Ed Encycl. Biodivers. Second Ed. Vol. 5* Walth. MA Acad. Press Pp 519-536 5, 519–536. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-384719-5.00366-x>
- Clarke, A., Fraser, K.P.P., 2004. Why Does Metabolism Scale with Temperature? *Funct. Ecol.* 18, 243–251.
- Coleman, D.C., Geisen, S., Wall, D.H., 2024. Chapter 5 - Soil fauna: occurrence, biodiversity, and roles in ecosystem function, in: Paul, E.A., Frey, S.D. (Eds.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry (Fifth Edition)*. Elsevier, pp. 131–159. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822941-5.00005-3>
- Conan, A., Fleitz, J., Garnier, L., Le Brishoual, M., Handrich, Y., Jumeau, J., 2022. Effectiveness of wire netting fences to prevent animal access to road infrastructures: an experimental study on small mammals and amphibians. *Nat. Conserv.* 47, 271–281. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.47.71472>
- Constant, T., Dobson, F.S., Habold, C., Giroud, S., 2023. Trade-offs in dormancy phenology in endotherms and ectotherms. *eLife* 12. <https://doi.org/10.7554/eLife.89644.1>
- Constant, T., Giroud, S., Viblanc, V.A., Tissier, M.L., Bergeron, P., Dobson, F.S., Habold, C., 2020. Integrating Mortality Risk and the Adaptiveness of Hibernation. *Front. Physiol.* 11. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00706>
- Cordeau, S., Moreau, D., 2017. Gestion des adventices au moyen des cultures intermédiaires multi-services: potentiels et limites. *Innov. Agron.* 62, 1–14. <https://doi.org/10.15454/1.5174075019109001E12>
- Cowan, R., Gunby, P., 1996. Sprayed to Death: Path Dependence, Lock-in and Pest Control Strategies. *Econ. J.* 106, 521–542. <https://doi.org/10.2307/2235561>
- Croitoru, A.-E., Holobaca, I.-H., Lazar, C., Moldovan, F., Imbroane, A., 2012. Air temperature trend and the impact on winter wheat phenology in Romania. *Clim. Change* 111, 393–410. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0133-6>
- Cours des comptes de l'Union Européenne, 2021 - Klaus-Heiner Lehne - Rapports annuels relatifs à l'exercice 2020.
- CVCE (Centre Virtuel de la Connaissance sur l'Europe), 2016 - La réalisation de la PAC - <https://www.cvce.eu/collections/unit-content/-/unit/02bb76df-d066-4c08-a58a-d4686a3e68ff/69bdb43a-8750-44f7-9c94-ee1c10b7b3b9/Resourcess#26ba3d65-d639-41ef-bf20-3e64e2355be4>, consulté le 15 octobre 2024.
- Dammhahn, M., Almeling, L., 2012. Is risk taking during foraging a personality trait? A field test for cross-context consistency in boldness. *Anim. Behav.* 84, 1131–1139. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.08.014>
- D'Annolfo, R., Gemmill-Herren, B., Graeub, B., Garibaldi, L.A., 2017. A review of social and economic performance of agroecology. *Int. J. Agric. Sustain.* 15, 632–644. <https://doi.org/10.1080/14735903.2017.1398123>
- Dark, J., 2005. Annual lipid cycles in hibernators: integration of physiology and behavior. *Annu. Rev. Nutr.* 25, 469–497. <https://doi.org/10.1146/annurev.nutr.25.050304.092514>
- DDT (Direction Départementale des Territoires) ; 2023, Ressources internes consultées le 22.08.24
- de Almeida, W.S., Panachuki, E., de Oliveira, P.T.S., da Silva Menezes, R., Sobrinho, T.A., de Carvalho, D.F., 2018. Effect of soil tillage and vegetal cover on soil

- water infiltration. *Soil Tillage Res.* 175, 130–138. <https://doi.org/10.1016/j.still.2017.07.009>
- De, M., Riopel, J.A., Cihacek, L.J., Lawrinenko, M., Baldwin-Kordick, R., Hall, S.J., McDaniel, M.D., 2020. Soil health recovery after grassland reestablishment on cropland: The effects of time and topographic position. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 84, 568–586. <https://doi.org/10.1002/saj2.20007>
  - 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. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00458.x>
  - Dean, M.D., Ardlie, K.G., Nachman, M. W., 2006. The frequency of multiple paternity suggests that sperm competition is common in house mice (*Mus domesticus*). *Mol. Ecol.* 15, 4141–4151. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03068.x>
  - Deka, R.K., Sarkar, C.R., 1990. Nutrient composition and antinutritional factors of *Dolichos lablab* L. seeds. *Food Chem.* 38, 239–246. [https://doi.org/10.1016/0308-8146\(90\)90180-C](https://doi.org/10.1016/0308-8146(90)90180-C)
  - Del Prado, M., Villalpando, S., Gordillo, J., Hernández-Montes, H., 1999. A High Dietary Lipid Intake during Pregnancy and Lactation Enhances Mammary Gland Lipid Uptake and Lipoprotein Lipase Activity in Rats. *J. Nutr.* 129, 1574–1578. <https://doi.org/10.1093/jn/129.8.1574>
  - Dick, R.P., Myrold, D.D., Kerle, E.A., 1988. Microbial Biomass and Soil Enzyme Activities in Compacted and Rehabilitated Skid Trail Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 52, 512–516. <https://doi.org/10.2136/sssaj1988.0361599500520020038x>
  - Dietz, K.-J., Zörb, C., Geilfus, C.-M., 2021. Drought and crop yield. *Plant Biol.* 23, 881–893. <https://doi.org/10.1111/plb.13304>
  - DRAAF (Direction Régionale de l’Alimentation, de l’Agriculture et de la Forêt) Région Grand-Est, 2021 - Utilisation agricole des produits phytosanitaires entre 2014 et 2019 dans le Grand-Est.
  - Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
  - FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), 2017, Conservation Agriculture – revised version. FAO, Rome, Italy.
  - Farinós, G.P., de la Poza, M., Hernández-Crespo, P., Ortego, F., Castañera, P., 2008. Diversity and seasonal phenology of aboveground arthropods in conventional and transgenic maize crops in Central Spain. *Biol. Control* 44, 362–371. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.11.007>
  - Ferguson, R.S., Lovell, S.T., 2014. Permaculture for agroecology: design, movement, practice, and worldview. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 34, 251–274. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0181-6>
  - Ferreira Lustosa Filho, J., Nóbrega, J., Neto, A., Silva, C., Nóbrega, R., Pragana, R., Dias, B., Gmach, M.R., 2017. Nutrient availability and organic matter content under different soil use and management. *Rev. Bras. Ciênc. Agrár. - Braz. J. Agric. Sci.* 12, 475–483. <https://doi.org/10.5039/agraria.v12i4a5481>
  - Fewell, J.E., 1995. Body temperature regulation in rats near term of pregnancy. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 73, 364–368. <https://doi.org/10.1139/y95-046>
  - Fields, S., 2004. Global Nitrogen: Cycling out of Control. *Environ. Health Perspect.* 112, A556–A563. <https://doi.org/10.1289/ehp.112-a556>
  - Fischer, C., Thies, C., Tschardtke, T., 2011. Small mammals in agricultural landscapes: Opposing responses to farming practices and landscape complexity. *Biol. Conserv., The New Conservation Debate: Beyond Parks vs. People* 144, 1130–1136. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.12.032>
  - Fleitz, J., Enstipp, M., Handrich, Y., 2018. Utilisation de l’enclos de la VRPV comme station d’études en écologie routière
  - Fleitz, J., Hebrard, A., Kourkgy, C., Reiners, T.E., Garnier, L., Tissier, M.L., Handrich, Y., 2024. Can subadult captive-bred common hamsters (*Cricetus cricetus*) reproduce in the wild? New perspectives for restocking programs. *Mamm. Biol.* <https://doi.org/10.1007/s42991-024-00442-2>
  - Florant, G.L., Hester, L., Ameenuddin, S., Rintoul, D.A., 1993. The effect of a low essential fatty acid diet on hibernation in marmots. *Am. J. Physiol.* 264, R747-753. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1993.264.4.R747>
  - Franceschini, C., Siutz, C., Palme, R., Millesi, E., 2007. Seasonal changes in cortisol and progesterone secretion in Common hamsters. *Gen. Comp. Endocrinol.* 152, 14–21. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2007.02.008>
  - Franceschini-Zink, C., Millesi, E., 2008. Reproductive performance in female common hamsters. *Zool.*

- Jena Ger. 111, 76–83. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2007.05.001>
- Frank, C.L., Dierenfeld, E.S., Storey, K.B., 1998. The Relationship Between Lipid Peroxidation, Hibernation, and Food Selection in Mammals. *Am. Zool.* 38, 341–349. <https://doi.org/10.1093/icb/38.2.341>
  - French, A.R., 2000. Interdependency of Stored Food and Changes in Body Temperature During Hibernation of the Eastern Chipmunk, *Tamias striatus*. *J. Mammal.* 81, 979–985. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081<0979:IOSFAC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081<0979:IOSFAC>2.0.CO;2)
  - Fried, G., Norton, L.R., Reboud, X., 2008. Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agric. Ecosyst. Environ.* 128, 68–76. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.05.003>
  - Füssel, H.-M., 2007. Vulnerability: A generally applicable conceptual framework for climate change research. *Glob. Environ. Change* 17, 155–167. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2006.05.002>
  - Garland, S., Curry, H.A., 2022. Turning promise into practice: Crop biotechnology for increasing genetic diversity and climate resilience. *PLOS Biol.* 20, e3001716. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001716>
  - Geiger, S., Kauffmann, M., Le Maho, Y., Robin, J.P., Criscuolo, F., 2012. Of the Importance of Metabolic Phases in the Understanding of Oxidative Stress in Prolonged Fasting and Refeeding. *Physiol. Biochem. Zool.* 85, 415–420. <https://doi.org/10.1086/666364>
  - Geiser, F., 2004. Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. *Annu. Rev. Physiol.* 66, 239–274. <https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.66.032102.115105>
  - Geiser, F., Holloway, J.C., Körtner, G., Maddocks, T.A., Turbill, C., Brigham, R.M., 2000. Do Patterns of Torpor Differ between Free-ranging and Captive Mammals and Birds?, in: Heldmaier, G., Klingenspor, M. (Eds.), *Life in the Cold*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 95–102. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-04162-8\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-662-04162-8_10)
  - German, J.B., Dillard, C.J., 2010. Saturated Fats: A Perspective from Lactation and Milk Composition. *Lipids* 45, 915–923. <https://doi.org/10.1007/s11745-010-3445-9>
  - Gibbons, W.J., Andrews, K.M., 2004. PIT Tagging: Simple Technology at Its Best. *BioScience* 54, 447–454. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0447:PTSTAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0447:PTSTAI]2.0.CO;2)
  - Giroud, S., Habol, C., Nespolo, R.F., Mejías, C., Terrien, J., Logan, S.M., Henning, R.H., Storey, K.B., 2020. The Torpid State: Recent Advances in Metabolic Adaptations and Protective Mechanisms†. *Front. Physiol.* 11, 623665. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.623665>
  - Giroud, S., Ragger, M.-T., Baille, A., Hoelzl, F., Smith, S., Nowack, J., Ruf, T., 2023. Food availability positively affects the survival and somatic maintenance of hibernating garden dormice (*Eliomys quercinus*). *Front. Zool.* 20, 19. <https://doi.org/10.1186/s12983-023-00498-9>
  - Giroud, S., Stalder, G., Gerritsmann, H., Küber-Heiss, A., Kwak, J., Arnold, W., Ruf, T., 2018. Dietary Lipids Affect the Onset of Hibernation in the Garden Dormouse (*Eliomys quercinus*): Implications for Cardiac Function. *Front. Physiol.* 9. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.01235>
  - González de Molina, M., 2010. A guide to studying the socio-ecological transition in european agriculture.
  - Govindasamy, P., Mahawer, S.K., Mowrer, J., Bagavathiannan, M., Prasad, M., Ramakrishnan, S., Halli, H.M., Kumar, S., Chandra, A., 2023. Comparison of Low-Cost Methods for Soil Water Holding Capacity. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 54, 287–296. <https://doi.org/10.1080/00103624.2022.2112216>
  - Gülser, C., Ekberli, I., 2004. A Comparison of Estimated and Measured Diurnal Soil Temperature Through a Clay Soil Depth. *J. Appl. Sci.* 4. <https://doi.org/10.3923/jas.2004.418.423>
  - Gunathunga, C., Senanayake, S., Jayasinghe, M.A., Brennan, C.S., Truong, T., Marapana, U., Chandrapala, J., 2024. Germination effects on nutritional quality: A comprehensive review of selected cereals and pulses changes. *J. Food Compos. Anal.* 128, 106024. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2024.106024>
  - Guppy, M., Withers, P., 1999. Metabolic depression in animals: physiological perspectives and biochemical generalizations. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 74, 1–40. <https://doi.org/10.1017/s0006323198005258>
  - Gurina, T.S., Mohiuddin, S.S., 2024. Biochemistry, Protein Catabolism, in: *StatPearls*. StatPearls Publishing, Treasure Island (FL).

- Halloran, B.P., DeLuca, H.F., 1980. Calcium transport in small intestine during pregnancy and lactation. *Am. J. Physiol.* 239, E64-68. <https://doi.org/10.1152/ajpendo.1980.239.1.E64>
- Hammond, K.A., Konarzewski, M., Torres, R.M., Diamond, J., 1994. Metabolic Ceilings under a Combination of Peak Energy Demands. *Physiol. Zool.* 67, 1479–1506. <https://doi.org/10.1086/physzool.67.6.30163908>
- Harrison, R., Webb, J., 2001. A review of the effect of N fertilizer type on gaseous emissions, in: *Advances in Agronomy*. Academic Press, pp. 65–108. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(01\)73005-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(01)73005-2)
- Hart, M.R., Quin, B.F., Nguyen, M.L., 2004. Phosphorus Runoff from Agricultural Land and Direct Fertilizer Effects: A Review. *J. Environ. Qual.* 33, 1954–1972. <https://doi.org/10.2134/jeq2004.1954>
- Hawkins, E., Fricker, T.E., Challinor, A.J., Ferro, C.A.T., Ho, C.K., Osborne, T.M., 2013. Increasing influence of heat stress on French maize yields from the 1960s to the 2030s. *Glob. Change Biol.* 19, 937–947. <https://doi.org/10.1111/gcb.12069>
- Haysen, V., Orr, T.J., 2017. *Reproduction in Mammals: The Female Perspective*. JHU Press.
- Heldmaier, G., Ortmann, S., Elvert, R., 2004. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals. *Respir. Physiol. Neurobiol., Hypoxic Hypometabolism* 141, 317–329. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2004.03.014>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x>
- Herrada A., Vuarin P., Gache A., Veber 1., Debias F., Pellerin M., Lemaître J.F., Gilot-Fromont E., Rey B. 2023. The effect of haemolysis on the quality of plasma oxidative stress biomarkers in a free-ranging mammal. Oral presentation, CEPA 6 : Colloque d'Ecophysiologie Animale, 6ème édition - Tours
- Herzon, I., Aunins, A., Elts, J., Preiksa, Z., 2008. Intensity of agricultural land-use and farmland birds in the Baltic States. *Agric. Ecosyst. Environ.* 125, 93–100. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.11.008>
- Heuzé V., Tran G., Nozière P., Lessire M., Lebas F., 2017. *Feedipedia*, a programme by INRAE, CIRAD, AFZ and FAO. <https://feedipedia.org/> Consulté de 2019 à 2024.
- Hietala, R., 2002. Landscape and modernizing agriculture: A case study of three areas in Finland in 1954-1998. *Agric. Ecosyst. Environ.* 91, 273–281. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00222-5](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00222-5)
- Higuchi, T., Honda, K., Fukuoka, T., Negoro, H., Wakabayashi, K., 1985. Release of oxytocin during suckling and parturition in the rat. *J. Endocrinol.* 105, 339–346. <https://doi.org/10.1677/joe.0.1050339>
- Hillebrand, H., Matthiessen, B., 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecol. Lett.* 12, 1405–1419. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01388.x>
- Hindle, I.J., Forbes, L.K., Carver, S., 2022. The effect of spatial dynamics on the behaviour of an environmentally transmitted disease. *J. Biol. Dyn.* 16, 144–159. <https://doi.org/10.1080/17513758.2022.2061614>
- Hoppel, C., 2003. The role of carnitine in normal and altered fatty acid metabolism. *Am. J. Kidney Dis. Off. J. Natl. Kidney Found.* 41, S4-12. [https://doi.org/10.1016/s0272-6386\(03\)00112-4](https://doi.org/10.1016/s0272-6386(03)00112-4)
- Huang, B., Wey, T.W., Blumstein, D.T., 2011. Correlates and Consequences of Dominance in a Social Rodent. *Ethology* 117, 573–585. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2011.01909.x>
- Hue, N.T., Nguyen, C., Phong, P., Thi Thao Nguyen, L., Giang, N., 2012. Extraction of Human Genomic DNA from Dried Blood Spots and Hair Roots. *Int. J. Biosci. Biochem. Bioinforma.* 21–26. <https://doi.org/10.7763/IJBBB.2012.V2.62>
- Hufnagl, S., Franceschini-Zink, C., Millesi, E., 2011. Seasonal constraints and reproductive performance in female Common hamsters (*Cricetus cricetus*). *Mamm. Biol.* 76, 124–128. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.07.004>
- Hummel, R.L., Walgenbach, J.F., Hoyt, G.D., Kennedy, G.G., 2002. Effects of vegetable production system on epigeal arthropod populations. *Agric. Ecosyst. Environ.* 93, 177–188. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00346-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00346-2)
- Humphries, M.M., Thomas, D.W., Hall, C.L., Speakman, J.R., Kramer, D.L., 2002. The energetics of autumn mast hoarding in eastern chipmunks.

- Oecologia 133, 30–37. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1014-5>
- Humphries, M.M., Thomas, D.W., Kramer, D.L., 2003. The role of energy availability in Mammalian hibernation: a cost-benefit approach. *Physiol. Biochem. Zool.* PBZ 76, 165–179. <https://doi.org/10.1086/367950>
  - Humphries, M.M., Thomas, D.W., Kramer, D.L., 2001. Torpor and digestion in food-storing hibernators. *Physiol. Biochem. Zool.* PBZ 74, 283–292. <https://doi.org/10.1086/319659>
  - Iakovou, E., Kourti, M., 2022. A Comprehensive Overview of the Complex Role of Oxidative Stress in Aging, The Contributing Environmental Stressors and Emerging Antioxidant Therapeutic Interventions. *Front. Aging Neurosci.* 14, 827900. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2022.827900>
  - IFAD (The International Fund for Agriculture Development), 2022, Global Programme for Small-scale Agroecology Producers and Sustainable Food Systems Transformation (GP-SAEP)
  - IGN (Institut National de l'information Géographique et Forestière), 2021 - <https://remonterletemps.ign.fr/>. Consulté le 20.08.2024.
  - INSEE (Institut National de la Statistique et des Études Économiques), 2024 - Transformations de l'agriculture et des consommations alimentaires, édition 2024.
  - IPBES (Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services), 2019, Global Assessment on Biodiversity and Ecosystem Services Chapter 2.2 Status and Trends – Nature.
  - IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2023. Climate Change 2021 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/9781009157896>
  - Jäck, O., Ajal, J., Weih, M., 2021. Altered Nitrogen Availability in Pea–Barley Sole- and Intercrops Changes Dominance of Two Nitrophilic Weed Species. *Agronomy* 11, 679. <https://doi.org/10.3390/agronomy11040679>
  - Jakob, S.S., Mammen, K., 2006. Eight new polymorphic microsatellite loci for genetic analyses in the endangered common hamster (*Cricetus cricetus* L.). *Mol. Ecol. Notes* 6, 511–513. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01301.x>
  - Jamnadass, R., Place, F., Torquebiau, E., Malézieux, E., Iiyama, M., Sileshi, G., Kehlenbeck, K., Masters, E., McMullin, S., Weber, J., IK, D., 2013. Agroforestry, food and nutritional security.
  - Jithender, B., Upendar, K., C., N., Rathod, P.J., 2019. Nutritional and anti-nutritional factors present in oil seeds: An overview 7, 1159–1165.
  - Johnson, M.S., Speakman, J.R., 2001. Limits to sustained energy intake. V. Effect of cold-exposure during lactation in *Mus musculus*. *J. Exp. Biol.* 204, 1967–1977. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.11.1967>
  - Julier, B., Gastal, F., Louarn, G., Badenhausser, I., Annicchiarico, P., Crocq, G., Chatelier, D. le, Guillemot, E., Emile, J.C., 2017. Lucerne (alfalfa) in European cropping systems. *Legum. Crop. Syst., CABI Books* 168–192. <https://doi.org/10.1079/9781780644981.0168>
  - Kalinowski, S.T., Taper, M.L., Marshall, T.C., 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol. Ecol.* 16, 1099–1106. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03089.x>
  - Kayser, A., Voigt, F., Stubbe, M., 2003. Metal concentrations in tissues of common hamsters (*Cricetus cricetus* [L.]) from an agricultural area in Germany. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 70, 509–512. <https://doi.org/10.1007/s00128-003-0015-3>
  - Kayser, A., Voigt, F., Stubbe, M., 2001. First Results on the Concentrations of Some Persistent Organochlorines in the Common Hamster *Cricetus cricetus* (L.) in Saxony-Anhalt. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 67, 712–720. <https://doi.org/10.1007/s001280181>
  - Kayser, A., Weinhold, U., Stubbe, M., 2003b. Mortality factors of the common hamster *Cricetus cricetus* at two sites in Germany. *Acta Theriol. (Warsz.)* 48, 47–57. <https://doi.org/10.1007/BF03194265>
  - Keuskamp, J.A., Dingemans, B.J.J., Lehtinen, T., Sarneel, J.M., Hefting, M.M., 2013. Tea Bag Index: a novel approach to collect uniform decomposition data across ecosystems. *Methods Ecol. Evol.* 4, 1070–1075. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12097>
  - Kirkwood, T.B.L., 2005. Understanding the Odd Science of Aging. *Cell* 120, 437–447. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2005.01.027>
  - Kletty, F., 2020. Alimentation du grand hamster (*Cricetus cricetus*), effet sur sa biologie et liens avec

les pratiques agricoles et la biodiversité (These de doctorat). Strasbourg.

- Kletty, F., Pelé, M., Capber, F., Hahold, C., 2020. Are All Conservation Measures for Endangered Species Legitimate? Lines of Thinking With the European Hamster. *Front. Ecol. Evol.* 8.
- Köhler, H.-R., Triebkorn, R., 2013. Wildlife Ecotoxicology of Pesticides: Can We Track Effects to the Population Level and Beyond? *Science* 341, 759–765. <https://doi.org/10.1126/science.1237591>
- Kourkgy C., Eidenschenck J. (2015) Délivrable Action D1. Rapport annuel de présentation des données collectées et premières analyses, année 2014. Strasbourg
- La Haye, M., Neumann, bullet, Koelewijn, H., 2011. Strong decline of gene diversity in local populations of the highly endangered Common hamster (*Cricetus cricetus*) in the western part of its European range. *Conserv. Genet.* 13. <https://doi.org/10.1007/s10592-011-0278-x>
- La Haye, M.J.J., Swinnen, K.R.R., Kuiters, A.T., Leirs, H., Sipel, H., 2014. Modelling population dynamics of the Common hamster (*Cricetus cricetus*): Timing of harvest as a critical aspect in the conservation of a highly endangered rodent. *Biol. Conserv.* 180, 53–61. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.09.035>
- Labruyere, S., Ricci, B., Lubac, A., Petit, S., 2016. Crop type, crop management and grass margins affect the abundance and the nutritional state of seed-eating carabid species in arable landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 231, 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.037>
- Lamine, C., Jean-Marc, M., Bui, S., Messean, A., 2010. Réductions d'intrants : des changements techniques, et après ? Effets de verrouillage et voies d'évolution à l'échelle du système agri-alimentaire.
- Lancashire, P.D., Bleiholder, H., Boom, T.V.D., Langelüddeke, P., Stauss, C.R., Weber, E., Witzemberger, K.A., 1991. A uniform decimal code for growth stages of crops and weeds. *Ann. Appl. Biol.* <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1991.tb04895.x>
- Larkin, J.E., Heller, H.C., 1999. Sleep after arousal from hibernation is not homeostatically regulated. *Am. J. Physiol.* 276, R522-529. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1999.276.2.R522>
- Le Noë, J., Billen, G., Esculier, F., Garnier, J., 2018. Long-term socioecological trajectories of agro-food systems revealed by N and P flows in French regions from 1852 to 2014. *Agric. Ecosyst. Environ.* 265, 132–143. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.06.006>
- Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Roger-Estrade, J., Sarthou, J.-P., Trommetter, M., 2008. Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies (Other), Expertises Collectives. INRA. <https://doi.org/10.15454/chz5-0922>
- Le, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR: An R package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1-18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Lee, N.S., Beery, A.K., 2024. Chapter 13 - Hormones and reproductive cycles in rodents, in: Norris, D.O., Lopez, K.H. (Eds.), *Hormones and Reproduction of Vertebrates (Second Edition)*. Academic Press, pp. 263–291. <https://doi.org/10.1016/B978-0-443-15986-2.00009-5>
- Leirs, H., 2003. Conservation advices based on rodent pest biology: the case of the hamster, in: Mercelis, S., Kayser, A., Verbeylen, G. (Eds.), *The Hamster (Cricetus Cricetus L. 1758)*. Natuurpunt, pp. 82–84.
- Leridon, H., 2020. World population outlook: Explosion or implosion? *Popul. Soc.* 573, 1–4.
- Lesk, C., Rowhani, P., Ramankutty, N., 2016. Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature* 529, 84–87. <https://doi.org/10.1038/nature16467>
- Li, Y., Chang, S.X., Tian, L., Zhang, Q., 2018. Conservation agriculture practices increase soil microbial biomass carbon and nitrogen in agricultural soils: A global meta-analysis. *Soil Biol. Biochem.* 121, 50–58. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.024>
- Liebman, M., Dyck, E., 1993. Crop Rotation and Intercropping Strategies for Weed Management. *Ecol. Appl.* 3, 92–122. <https://doi.org/10.2307/1941795>
- Liere, H., Jha, S., Philpott, S.M., 2017. Intersection between biodiversity conservation, agroecology, and ecosystem services. *Agroecol. Sustain. Food Syst.* 41, 723–760. <https://doi.org/10.1080/21683565.2017.1330796>
- Lin, B.B., Perfecto, I., Vandermeer, J., 2008. Synergies between Agricultural Intensification and Climate Change Could Create Surprising Vulnerabilities for Crops. *BioScience* 58, 847–854. <https://doi.org/10.1641/B580911>

- Lipschultz, F., Zafiriou, O.C., Wofsy, S.C., McElroy, M.B., Valois, F.W., Watson, S.W., 1981. Production of NO and N<sub>2</sub>O by soil nitrifying bacteria. *Nature* 294, 641–643. <https://doi.org/10.1038/294641a0>
- Lotter, D.W., 2003. Organic Agriculture. *J. Sustain. Agric.* 21, 59–128. [https://doi.org/10.1300/J064v21n04\\_06](https://doi.org/10.1300/J064v21n04_06)
- Lui, J.C., Baron, J., 2011. Mechanisms Limiting Body Growth in Mammals. *Endocr. Rev.* 32, 422–440. <https://doi.org/10.1210/er.2011-0001>
- Macholdt, J., Honermeier, B., 2017. Yield Stability in Winter Wheat Production: A Survey on German Farmers' and Advisors' Views. *Agronomy* 7, 45. <https://doi.org/10.3390/agronomy7030045>
- Maes, D., Dyck, H.V., 2005. Habitat quality and biodiversity indicator performances of a threatened butterfly versus a multispecies group for wet heathlands in Belgium. *Biol. Conserv.* 123, 177–187. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.11.005>
- Mahlert, B., Gerritsmann, H., Stalder, G., Ruf, T., Zahariev, A., Blanc, S., Giroud, S., 2018. Implications of being born late in the active season for growth, fattening, torpor use, winter survival and fecundity [WWW Document]. eLife. <https://doi.org/10.7554/eLife.31225>
- Malan, A., 1986. pH as a control factor in hibernation. *Living Cold Physiol. Biochem. Adapt.*
- Masson-Pévet, M., Naimi, F., Canguilhem, B., Saboureau, M., Bonn, D., Pévet, P., 1994. Are the annual reproductive and body weight rhythms in the male European hamster (*Cricetus cricetus*) dependent upon a photoperiodically entrained circannual clock? *J. Pineal Res.* 17, 151–163. <https://doi.org/10.1111/j.1600-079x.1994.tb00127.x>
- Martine Valo, Le Monde, 2024 - Mégabassines : où en est la ruée vers l'or bleu ?
- Maurer, L., Zumsteg, J., Lutz, C., Ottermatte, M.P., Wanko, A., Heintz, D., Villette, C., 2021. Towards a model for road runoff infiltration management. *Npj Clean Water* 4, 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41545-021-00136-z>
- Mayntz, D., Nielsen, V.H., Sørensen, A., Toft, S., Raubenheimer, D., Hejlesen, C., Simpson, S.J., 2009. Balancing of protein and lipid intake by a mammalian carnivore, the mink, *Mustela vison*. *Anim. Behav.* 77, 349–355. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.09.036>
- McCarthy, M.M., 1990. Oxytocin inhibits infanticide in female house mice (*Mus domesticus*). *Horm. Behav.* 24, 365–375. [https://doi.org/10.1016/0018-506X\(90\)90015-P](https://doi.org/10.1016/0018-506X(90)90015-P)
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment), 2005. Ecosystems and Human well-being: wetlands and water Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.
- Meiss, H., Médiène, S., Waldhardt, R., Caneill, J., Munier-Jolain, N., 2010. Contrasting weed species composition in perennial alfalfas and six annual crops: implications for integrated weed management. *Agron. Sustain. Dev.* 30, 657–666. <https://doi.org/10.1051/agro/2009043>
- Meiss, H., Munier-Jolain, N., Henriot, F., Caneill, J., 2008. Effects of biomass, age and functional traits on regrowth of arable weeds after cutting. *J. Plant Dis. Prot. Spec. Issue* 493.
- Météo France, Station météorologique de Strasbourg-Entzheim, <https://www.infoclimat.fr/climatologie/annee/2023/strasbourg-entzheim/valeurs/07190.html> consulté le 15.09.24.
- Michel, C.L., Chastel, O., Bonnet, X., 2011. Ambient temperature and pregnancy influence cortisol levels in female guinea pigs and entail long-term effects on the stress response of their offspring. *Gen. Comp. Endocrinol.* 171, 275–282. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2011.02.007>
- Miller, S.C., Bowman, B.M., 2004. Rapid improvements in cortical bone dynamics and structure after lactation in established breeder rats. *Anat. Rec. A. Discov. Mol. Cell. Evol. Biol.* 276, 143–149. <https://doi.org/10.1002/ar.a.10138>
- Miller, S.D., Russell, J.C., MacInnes, H.E., Abdelkrim, J., Fewster, R.M., 2010. Multiple paternity in wild populations of invasive *Rattus* species. *N. Z. J. Ecol.* 34, 360–363.
- Millesi, E., Strijkstra, A., Hoffmann, I., Dittami, J., Daan, S., 1999. Sex and Age Differences in Mass, Morphology, and Annual Cycle in European Ground Squirrels, *Spermophilus citellus*. *J. Mammal.* 80, 218. <https://doi.org/10.2307/1383222>
- Mimou H. 2023 - Bilan à mi-parcours du Plan National d'Actions 2019-2028 en faveur du hamster commun et de la biodiversité de la plaine d'Alsace.
- Mineau, P., 2002. Estimating the probability of bird mortality from pesticide sprays on the basis of the field study record. *Environ. Toxicol. Chem.* 21, 1497–1506. <https://doi.org/10.1002/etc.5620210723>

- Ministère de l'Agriculture, de la Souveraineté alimentaire et de la Forêt, 2015 - Quelle part du territoire français est occupée par l'agriculture ? <https://agriculture.gouv.fr/quelle-part-du-territoire-francais-est-occupee-par-lagriculture>, consulté le 28.06.2024
- Ministère de l'Agriculture, de la Souveraineté alimentaire et de la Forêt, 2021a - Centre d'étude et de prospective - Analyse n°163, Hétérogénéité des paysages agricoles, biodiversité et services écosystémiques
- Ministère de l'Agriculture, de la Souveraineté alimentaire et de la Forêt, 2021b - MAEC : les nouvelles mesures agro-environnementales et climatiques de la PAC - <https://agriculture.gouv.fr/maec-les-nouvelles-mesures-agro-environnementales-et-climatiques-de-la-pac> . Consulté le 18.07.2024
- Ministère de la Transition Écologique, de l'Énergie, du Climat et de la Prévention des risques, 2023 - Prélèvement ou consommation : comment compter (sur l'eau ? [https://www.notre-environnement.gouv.fr/actualites/breves/article/pr-elevee-ou-consommee-comment-compter-sur-l-eau#:~:text=Les%20pr%C3%A9%20vements%20se%20r%C3%A9partissent%20entre,l'industrie%20\(8%20%25\)](https://www.notre-environnement.gouv.fr/actualites/breves/article/pr-elevee-ou-consommee-comment-compter-sur-l-eau#:~:text=Les%20pr%C3%A9%20vements%20se%20r%C3%A9partissent%20entre,l'industrie%20(8%20%25))). Consulté le 30.07.2024
- Ministère de l'Agriculture, de la Souveraineté alimentaire et de la Forêt, 2023 - Les chiffres de l'agriculture biologique en 2022. <https://agriculture.gouv.fr/les-chiffres-de-lagriculture-biologique-en-2022#:~:text=Les%20chiffres%20annonc%C3%A9s%20le%201,6%20C4%25%20en%202021>. Consulté le 31.07.2024
- Ministère de l'Agriculture, de la Souveraineté alimentaire et de la Forêt, 2024 - Décret no 2024-589 du 24 juin 2024 portant création d'un dispositif d'aide pour la préservation du hamster commun (*Cricetus cricetus*) dans les départements du Bas-Rhin et du Haut-Rhin.
- Mohan, V., P, Dr.T., Daffodil, E.D., 2016. Antinutritional Factors in Legume Seeds: Characteristics and Determination. *Enycl. Food Health*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384947-2.00036-2>
- Monastersky, R., 2014. Biodiversity: Life — a status report. *Nat. News* 516, 158. <https://doi.org/10.1038/516158a>
- Monecke, S., Saboureau, M., Malan, A., Bonn, D., Masson-Pévet, M., Pévet, P., 2009. Circannual phase response curves to short and long photoperiod in the European hamster. *J. Biol. Rhythms* 24, 413–426. <https://doi.org/10.1177/0748730409344502>
- Monecke, S., Wollnik, F., 2005. Seasonal variations in circadian rhythms coincide with a phase of sensitivity to short photoperiods in the European hamster. *J. Comp. Physiol. B* 175, 167–183. <https://doi.org/10.1007/s00360-005-0472-6>
- Montanarella, 2015. Status of the World's Soil Resources: Main Report. FAO, Rome, Italy.
- Moreira, F., Pinto, M., Henriques, I., Marques, A., 2005. The importance of low-intensity farming systems for fauna, flora and habitats protected under the European birds and habitats directives: Is agriculture essential for preserving biodiversity in the Mediterranean region?, in: *Trends in Biodiversity Research*. pp. 117–145.
- Mousavi, S.R., Eskandari, H., 2011. A General Overview on Intercropping and Its Advantages in Sustainable Agriculture. *J. Appl. Environ. Biol. Sci.* 1, 482–486.
- Munro, D., Thomas, D.W., 2004. The role of polyunsaturated fatty acids in the expression of torpor by mammals: a review. *Zoology* 107, 29–48. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2003.12.001>
- Murchie, E.H., Pinto, M., Horton, P., 2009. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research. *New Phytol.* 181, 532–552. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02705.x>
- Murphy, E.J., 2016. *Camelina (Camelina sativa)*, in: McKeon, T.A., Hayes, D.G., Hildebrand, D.F., Weselake, R.J. (Eds.), *Industrial Oil Crops*. AOCs Press, pp. 207–230. <https://doi.org/10.1016/B978-1-893997-98-1.00008-7>
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H., Woodfin, R.M., 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368, 734–737. <https://doi.org/10.1038/368734a0>
- Narita, K., Nagao, K., Bannai, M., Ichimaru, T., Nakano, S., Murata, T., Higuchi, T., Takahashi, M., 2011. Dietary Deficiency of Essential Amino Acids Rapidly Induces Cessation of the Rat Estrous Cycle. *PLOS ONE* 6, e28136. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028136>
- Navara, K.J., Nelson, R.J., 2007. The dark side of light at night: physiological, epidemiological, and ecological consequences. *J. Pineal Res.* 43, 215–224. <https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.2007.00473.x>

- Nawaz, M.F., Bourrié, G., Trolard, F., 2013. Soil compaction impact and modelling. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 33, 291–309. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0071-8>
- Nechay, G., Hamar, M., Grulich, I., 1977. The Common Hamster (*Cricetus cricetus* [L.]); a Review. *EPPO Bull.* 7, 255–276. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.1977.tb02727.x>
- Neumann, K., Jansman, H., 2004. Polymorphic microsatellites for the analysis of endangered common hamster populations (*Cricetus cricetus* L.). *Conserv. Genet.* 5, 127–130. <https://doi.org/10.1023/B:COGE.0000014055.95035.cd>
- Oftedal, 1984. Milk composition, milk yield and energy output at peak lactation: a comparative review. [WWW Document]. CABI Databases. URL <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19850498133> (accessed 5.15.24).
- Olsen, J.M., Griepentrog, H.-W., Nielsen, J., Weiner, J., 2012. How Important are Crop Spatial Pattern and Density for Weed Suppression by Spring Wheat? *Weed Sci.* 60, 501–509. <https://doi.org/10.1614/WS-D-11-00172.1>
- Ozgul, A., Childs, D.Z., Oli, M.K., Armitage, K.B., Blumstein, D.T., Olson, L.E., Tuljapurkar, S., Coulson, T., 2010. Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature* 466, 482–485. <https://doi.org/10.1038/nature09210>
- Petersen, H., Luxton, M., 1982. A Comparative Analysis of Soil Fauna Populations and Their Role in Decomposition Processes. *Oikos* 39, 288–388. <https://doi.org/10.2307/3544689>
- Piha, M., Tiainen, J., Holopainen, J., Vepsäläinen, V., 2007. Effects of land-use and landscape characteristics on avian diversity and abundance in a boreal agricultural landscape with organic and conventional farms. *Biol. Conserv.* 140, 50–61. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.07.021>
- Popov, V.I., Bocharova, L.S., Bragin, A.G., 1992. Repeated changes of dendritic morphology in the hippocampus of ground squirrels in the course of hibernation. *Neuroscience* 48, 45–51. [https://doi.org/10.1016/0306-4522\(92\)90336-z](https://doi.org/10.1016/0306-4522(92)90336-z)
- Prendergast, B.J., Freeman, D.A., Zucker, I., Nelson, R.J., 2002. Periodic arousal from hibernation is necessary for initiation of immune responses in ground squirrels. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* 282, R1054–R1062. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00562.2001>
- Pupin, B., Freddi, O. da S., Nahas, E., 2009. Microbial alterations of the soil influenced by induced compaction. *Rev. Bras. Ciênc. Solo* 33, 1207–1213. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832009000500014>
- Quignard M., CAA, AgroParisTech, 2024 - Agronomie des bandes refuges pour la conservation de l’habitat du hamster d’Europe.
- Quispe, R., Villavicencio, C.P., Addis, E., Wingfield, J.C., Vasquez, R.A., 2014. Seasonal variations of basal cortisol and high stress response to captivity in *Octodon degus*, a mammalian model species. *Gen. Comp. Endocrinol.* 197, 65–72. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.12.007>
- R Core Team (2023). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rabbinge, R., van Diepen, C.A., 2000. Changes in agriculture and land use in Europe. *Eur. J. Agron.* 13, 85–99. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(00\)00067-8](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(00)00067-8)
- Rani, L., Thapa, K., Kanojia, N., Sharma, N., Singh, S., Grewal, A.S., Srivastav, A.L., Kaushal, J., 2021. An extensive review on the consequences of chemical pesticides on human health and environment. *J. Clean. Prod.* 283, 124657. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2020.124657>
- Redon L., Smith S., Habold C., Giroud S., Masters Thesis, 2023 - Effect of parental torpor use on seasonal torpor expression and dynamics of telomere length in a hibernating rodent.
- Redon, L., Constant, T., Smith, S., Habold, C., Giroud, S., 2024. Understanding seasonal telomere length dynamics in hibernating species. *J. Therm. Biol.* 123, 103913. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2024.103913>
- Reichert, S., Stier, A., 2017. Does oxidative stress shorten telomeres in vivo? A review. *Biol. Lett.* 13, 20170463. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0463>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.10.004>

- Richardson, K., Steffen, W., Lucht, W., Bendtsen, J., Cornell, S.E., Donges, J.F., Drüke, M., Fetzer, I., Bala, G., von Bloh, W., Feulner, G., Fiedler, S., Gerten, D., Gleeson, T., Hofmann, M., Huiskamp, W., Kummu, M., Mohan, C., Nogués-Bravo, D., Petri, S., Porkka, M., Rahmstorf, S., Schaphoff, S., Thonicke, K., Tobian, A., Virkki, V., Wang-Erlandsson, L., Weber, L., Rockström, J., 2023. Earth beyond six of nine planetary boundaries. *Sci. Adv.* 9, eadh2458. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adh2458>
- Richter, M.M., Williams, C.T., Lee, T.N., Tøien, Ø., Florant, G.L., Barnes, B.M., Buck, C.L., 2015. Thermogenic Capacity at Subzero Temperatures: How Low Can a Hibernator Go? *Physiol. Biochem. Zool.* 88, 81–89. <https://doi.org/10.1086/679591>
- Rivero, E.R.C., Neves, A.C., Silva-Valenzuela, M.G., Sousa, S.O.M., Nunes, F.D., 2006. Simple salting-out method for DNA extraction from formalin-fixed, paraffin-embedded tissues. *Pathol. - Res. Pract.* 202, 523–529. <https://doi.org/10.1016/j.prp.2006.02.007>
- Rivier, C., Rivest, S., 1991. Effect of stress on the activity of the hypothalamic-pituitary-gonadal axis: peripheral and central mechanisms. *Biol. Reprod.* 45, 523–532. <https://doi.org/10.1095/biolreprod45.4.523>
- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin, F.S.I., Lambin, E., Lenton, T., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H.J., Nykvist, B., de Wit, C., Hughes, T., van der Leeuw, S., Rodhe, H., Sörlin, S., Snyder, P., Costanza, R., Svedin, U., Falkenmark, M., Karlberg, L., Corell, R., Fabry, V., Hansen, J., Walker, B., Liverman, D., Richardson, K., Crutzen, P., Foley, J., 2009. Planetary Boundaries: Exploring the Safe Operating Space for Humanity. *Ecol. Soc.* 14. <https://doi.org/10.5751/ES-03180-140232>
- Rodríguez-De Lara, R., Herrera-Corredor, C.A., Fallas-López, M., Rangel-Santos, R., Mariscal-Aguayo, V., Martínez-Hernández, P.A., García-Muñiz, J.G., 2007. Influence of supplemental dietary sprouted wheat on reproduction in artificially inseminated doe rabbits. *Anim. Reprod. Sci.* 99, 145–155. <https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2006.04.055>
- Roschewitz, I., Gabriel, D., Tschardtke, T., Thies, C., 2005. The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *J. Appl. Ecol.* 42, 873–882. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01072.x>
- Rosenfeld, C.S., Roberts, R.M., 2004. Maternal Diet and Other Factors Affecting Offspring Sex Ratio: A Review. *Biol. Reprod.* 71, 1063–1070. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.104.030890>
- Ruf, T., Arnold, W., 2008. Effects of polyunsaturated fatty acids on hibernation and torpor: a review and hypothesis. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 294, R1044–1052. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00688.2007>
- Ruf, T., Geiser, F., 2015. Daily torpor and hibernation in birds and mammals. *Biol. Rev.* 90, 891–926. <https://doi.org/10.1111/brv.12137>
- Saboureau, M., Masson-Pévet, M., Canguilhem, B., Pévet, P., 1999. Circannual reproductive rhythm in the European hamster (*Cricetus cricetus*): Demonstration of the existence of an annual phase of sensitivity to short photoperiod. *J. Pineal Res.* 26, 9–16. <https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.1999.tb00561.x>
- Samosh V.M. (1975) Materialy po razmnozheniyu i plodovitosti obyknovennogo homyaka (*Cricetus cricetus* L.) [Data on the breeding and fertility of the Common hamster (*Cricetus cricetus* L.)]. *Russ J Ecol* 5:97–98
- Sánchez, B., Rasmussen, A., Porter, J.R., 2014. Temperatures and the growth and development of maize and rice: a review. *Glob. Change Biol.* 20, 408–417. <https://doi.org/10.1111/gcb.12389>
- Sánchez-Bayo, F., Brink, P.J. van den, Mann, R.M. (Eds.), 2011. *Ecological Impacts of Toxic Chemicals*. Bentham Science Publishers. <https://doi.org/10.2174/97816080512121110101>
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biol. Conserv.* 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Saurabh, V., Urhe, S.B., Upadhyay, A., Shankar, S., 2021. Antinutritional Factor in Cereals, in: *Handbook of Cereals, Pulses, Roots, and Tubers*. CRC Press.
- Sayão, V.M., dos Santos, N.V., de Sousa Mendes, W., Marques, K.P.P., Safanelli, J.L., Poppiel, R.R., Demattê, J.A.M., 2020. Land use/land cover changes and bare soil surface temperature monitoring in southeast Brazil. *Geoderma Reg.* 22, e00313. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2020.e00313>
- Schauberger, B., Ben-Ari, T., Makowski, D., Kato, T., Kato, H., Ciaia, P., 2018. Yield trends, variability and stagnation analysis of major crops in France over more than a century. *Sci. Rep.* 8, 16865. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35351-1>

- Schmidt-Nielsen, K., 1997. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. Cambridge University Press.
- Schneider, J.E., 2004. Energy balance and reproduction. *Physiol. Behav.* 81, 289–317. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2004.02.007>
- Schnurr-Pütz, S., Bååth, E., Guggenberger, G., Drake, H.L., Kirsten, K., 2006. Compaction of forest soil by logging machinery favours occurrence of prokaryotes. *FEMS Microbiol. Ecol.* 58, 503–516. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00175.x>
- Schumacher, M., Ohnmacht, S., Rosenstein, R., Gerhards, R., 2018. How Management Factors Influence Weed Communities of Cereals, Their Diversity and Endangered Weed Species in Central Europe. *Agriculture* 8, 172. <https://doi.org/10.3390/agriculture8110172>
- Schumann, K., Guenther, A., Jewgenow, K., Trillmich, F., 2014. Animal Housing and Welfare: Effects of Housing Conditions on Body Weight and Cortisol in a Medium-Sized Rodent (*Cavia aperea*). *J. Appl. Anim. Welf. Sci.* 17, 111–124. <https://doi.org/10.1080/10888705.2014.884407>
- Schymanski, E.L., Jeon, J., Gulde, R., Fenner, K., Ruff, M., Singer, H.P., Hollender, J., 2014. Identifying small molecules via high resolution mass spectrometry: communicating confidence. *Environ. Sci. Technol.* 48, 2097–2098. <https://doi.org/10.1021/es5002105>
- Shaheb, M.R., Venkatesh, R., Shearer, S.A., 2021. A Review on the Effect of Soil Compaction and its Management for Sustainable Crop Production. *J. Biosyst. Eng.* 46, 417–439. <https://doi.org/10.1007/s42853-021-00117-7>
- Shankar, A., Welch, K.C., Jr., Eberts, E.R., Geiser, F., Halter, S., Keicher, L., Levesque, D.L., Nowack, J., Wolf, B.O., Wolfe, S.W., 2023. Daily Torpor in Birds and Mammals: Past, Present, and Future of the Field. *Integr. Comp. Biol.* 63, 1017–1027. <https://doi.org/10.1093/icb/icad095>
- Shuklina, E.S., Voropay, N.N., 2020. Influence of vegetation cover on the temperature dynamics of sandy soil. *IOP Conf. Ser. Earth Environ. Sci.* 611, 012030. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/611/1/012030>
- Silva, E.B., Franco, J.C., Vasconcelos, T., Branco, M., 2010. Effect of ground cover vegetation on the abundance and diversity of beneficial arthropods in citrus orchards. *Bull. Entomol. Res.* 100, 489–499. <https://doi.org/10.1017/S0007485309990526>
- Simpson, S.J., Raubenheimer, D., 1997. Geometric Analysis of Macronutrient Selection in the Rat. *Appetite* 28, 201–213. <https://doi.org/10.1006/appe.1996.0077>
- Singh, P., Pandey, V.K., Sultan, Z., Singh, R., Dar, A.H., 2023. Classification, benefits, and applications of various anti-nutritional factors present in edible crops. *J. Agric. Food Res.* 14, 100902. <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2023.100902>
- Sisterson, M.S., Biggs, R.W., Olson, C., Carrière, Y., Dennehy, T.J., Tabashnik, B.E., 2004. Arthropod Abundance and Diversity in Bt and Non-Bt Cotton Fields. *Environ. Entomol.* 33, 921–929. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.4.921>
- Siutz, C., Franceschini, C., Millesi, E., 2016. Sex and age differences in hibernation patterns of common hamsters: adult females hibernate for shorter periods than males. *J. Comp. Physiol. [B]* 186, 801–811. <https://doi.org/10.1007/s00360-016-0995-z>
- Siutz, C., Millesi, E., 2017. Torpor patterns in common hamsters with and without access to food stores. *J. Comp. Physiol. B* 187, 881–888. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1093-6>
- Siutz, C., Nemeth, M., Wagner, K.-H., Quint, R., Ruf, T., Millesi, E., 2017. Effects of food store quality on hibernation performance in common hamsters. *PLOS ONE* 12, e0185913. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185913>
- Siutz, C., Valent, M., Ammann, V., Niebauer, A., Millesi, E., 2018. Sex-specific effects of food supplementation on hibernation performance and reproductive timing in free-ranging common hamsters. *Sci. Rep.* 8, 13082. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-31520-4>
- Smith, S., Turbill, C., Penn, D.J., 2011. Chasing telomeres, not red herrings, in evolutionary ecology. *Heredity* 107, 372–373. <https://doi.org/10.1038/hdy.2011.14>
- Speakman, J.R., 2008. The physiological costs of reproduction in small mammals. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 375–398. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2145>
- Speakman, J.R., Garratt, M., 2014. Oxidative stress as a cost of reproduction: Beyond the simplistic trade-off model. *BioEssays* 36, 93–106. <https://doi.org/10.1002/bies.201300108>
- Spiers, J.G., Chen, H.-J.C., Sernia, C., Lavidis, N.A., 2015. Activation of the hypothalamic-pituitary-adrenal stress axis induces cellular oxidative stress.

- Front. Neurosci. 8.  
<https://doi.org/10.3389/fnins.2014.00456>
- Stanton, R., Morrissey, C., Clark, R., 2018. Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 254, 244–254. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.11.028>
  - Stearns, S., 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, London. *J. Evol. Biol.* 6, 304–306. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1993.6020304.x>
  - Steffen, W., Grinevald, J., Crutzen, P., McNeill, J., 2011. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Philos. Trans. R. Soc. Math. Phys. Eng. Sci.* 369, 842–867. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0327>
  - Steffen, W., Richardson, K., Rockström, J., Cornell, S.E., Fetzer, I., Bennett, E.M., Biggs, R., Carpenter, S.R., de Vries, W., de Wit, C.A., Folke, C., Gerten, D., Heinke, J., Mace, G.M., Persson, L.M., Ramanathan, V., Reyers, B., Sörlin, S., 2015. Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science* 347, 1259855. <https://doi.org/10.1126/science.1259855>
  - Stephens, P.A., Sutherland, W.J., Freckleton, R.P., 1999. What Is the Allee Effect? *Oikos* 87, 185–190. <https://doi.org/10.2307/3547011>
  - Stier, A., Reichert, S., Criscuolo, F., Bize, P., 2015. Red blood cells open promising avenues for longitudinal studies of ageing in laboratory, non-model and wild animals. *Exp. Gerontol., Aging in the Wild: Insights from Free-Living and Non-Model organisms* 71, 118–134. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2015.09.001>
  - Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N., Herzon, I., Doorn, A., Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C., 2009. Ecological Impacts of Early 21st Century Agricultural Change in Europe—A Review. *J. Environ. Manage.* 91, 22–46. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.07.005>
  - Stokes, C., Howden, M., 2010. *Adapting Agriculture to Climate Change: Preparing Australian Agriculture, Forestry and Fisheries for the Future*. Csiro Publishing.
  - Storkey, J., Westbury, D.B., 2007. Managing arable weeds for biodiversity. *Pest Manag. Sci.* 63, 517–523. <https://doi.org/10.1002/ps.1375>
  - Strijker, B.N., Iwińska, K., van der Zalm, B., Zub, K., Boratyński, J.S., 2023. Is personality and its association with energetics sex-specific in yellow-necked mice *Apodemus flavicollis*? *Ecol. Evol.* 13, e10233. <https://doi.org/10.1002/ece3.10233>
  - Sudyka, J., 2019. Does Reproduction Shorten Telomeres? Towards Integrating Individual Quality with Life-History Strategies in Telomere Biology. *BioEssays* 41, 1900095. <https://doi.org/10.1002/bies.201900095>
  - Surov, A., Banaszek, A., Bogomolov, P., Feoktistova, N., Monecke, S., 2016. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus*. *Endanger. Species Res.* 31, 119–145. <https://doi.org/10.3354/esr00749>
  - Surov, A.V., Zaytseva, E.A., Kuptsov, A.V., Katzman, E.A., Bogomolov, P.L., Sayan, A.S., Potashnikova, E.V., Tovpinetz, N.N., Kuznetsova, E.V., Tselarius, A.Y., Feoktistova, N.Y., 2019. Circle of life: the common hamster (*Cricetus cricetus*) adaptations to the urban environment. *Integr. Zool.* 14, 383–395. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12394>
  - Sutton, M., Howard, C., Erisman, J.W., 2011. The European Nitrogen Assessment: Sources, Effects and Policy Perspectives. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511976988>
  - Taitt, K.T., Kendall, L.V., 2019. Physiologic Stress of Ear Punch Identification Compared with Restraint Only in Mice. *J. Am. Assoc. Lab. Anim. Sci.* 58, 438–442. <https://doi.org/10.30802/AALAS-JAALAS-18-000120>
  - Takayanagi, Y., Onaka, T., 2022. Roles of Oxytocin in Stress Responses, Allostasis and Resilience. *Int. J. Mol. Sci.* 23, 150. <https://doi.org/10.3390/ijms23010150>
  - Tanveer, M., Anjum, S.A., Hussain, S., Cerdà, A., Ashraf, U., 2017. Relay cropping as a sustainable approach: problems and opportunities for sustainable crop production. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 24, 6973–6988. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-8371-4>
  - Thomas, C.F.G., Marshall, E.J.P., 1999. Arthropod abundance and diversity in differently vegetated margins of arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 72, 131–144. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(98\)00169-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(98)00169-8)
  - Tissier, M.L., Handrich, Y., Dallongeville, O., Robin, J.-P., Haldob, C., 2017. Diets derived from maize monoculture cause maternal infanticides in the endangered European hamster due to a vitamin B3 deficiency. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284, 20162168. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2168>

- Tissier, M.L., Handrich, Y., Robin, J.-P., Weitten, M., Pevet, P., Kourkgy, C., Habold, C., 2016. How maize monoculture and increasing winter rainfall have brought the hibernating European hamster to the verge of extinction. *Sci. Rep.* 6, 25531. <https://doi.org/10.1038/srep25531>
- Tissier, M.L., Kletty, F., Handrich, Y., Habold, C., 2018. Monocultural sowing in mesocosms decreases the species richness of weeds and invertebrates and critically reduces the fitness of the endangered European hamster. *Oecologia* 186, 589–599. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-4025-y>
- Tissier, M.L., Kletty, F., Robin, J.-P., Habold, C., 2021. Sustainable Agriculture: Nutritional Benefits of Wheat–Soybean and Maize–Sunflower Associations for Hibernation and Reproduction of Endangered Common Hamsters. *Sustainability* 13, 13521. <https://doi.org/10.3390/su132413521>
- Tissier, M.L., Marchandeu, S., Habold, C., Handrich, Y., Eidenschenck, J., Kourkgy, C., 2019. Weeds as a predominant food source: a review of the diet of common hamsters *Cricetus cricetus* in farmlands and urban habitats. *Mammal Rev.* 49, 152–170. <https://doi.org/10.1111/mam.12149>
- Ulbrich, K., Kayser, A., 2004. A risk analysis for the common hamster (*Cricetus cricetus*). *Biol. Conserv.* 117, 263–270. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.12.006>
- UN (United Nations), 2023, The United Nations World Water Development Report 2023: Partnerships and Cooperation for Water. UNESCO, Paris
- Väli, Ü., Mirski, P., Sein, G., Abel, U., Tõnisalu, G., Sellis, U., 2020. Movement patterns of an avian generalist predator indicate functional heterogeneity in agricultural landscape. *Landsc. Ecol.* 35, 1667–1681. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01043-3>
- van Breukelen, F., Martin, S., 2002. Reversible depression of transcription during hibernation. *J. Comp. Physiol. B* 172, 355–361. <https://doi.org/10.1007/s00360-002-0256-1>
- van der Velde, M., Tubiello, F.N., Vrieling, A., Bouraoui, F., 2012. Impacts of extreme weather on wheat and maize in France: evaluating regional crop simulations against observed data. *Clim. Change* 113, 751–765. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0368-2>
- van Zanten, B.T., Verburg, P.H., Espinosa, M., Gomez-y-Paloma, S., Galimberti, G., Kantelhardt, J., Kapfer, M., Lefebvre, M., Manrique, R., Pierr, A., Raggi, M., Schaller, L., Targetti, S., Zasada, I., Viaggi, D., 2014. European agricultural landscapes, common agricultural policy and ecosystem services: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 34, 309–325. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0183-4>
- Viblanc, V.A., Criscuolo, F., Sosa, S., Schull, Q., Boonstra, R., Saraux, C., Lejeune, M., Roth, J.D., Uhlrich, P., Zahn, S., Dobson, F.S., 2022. Telomere dynamics in female Columbian ground squirrels: recovery after emergence and loss after reproduction. *Oecologia* 199, 301–312. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05194-9>
- Viblanc, V.A., Schull, Q., Roth, J.D., Rabdeau, J., Saraux, C., Uhlrich, P., Criscuolo, F., Dobson, F.S., 2018. Maternal oxidative stress and reproduction: Testing the constraint, cost and shielding hypotheses in a wild mammal. *Funct. Ecol.* 32, 722–735.
- Villette, C., Maurer, L., Wanko, A., Heintz, D., 2019. Xenobiotics metabolization in *Salix alba* leaves uncovered by mass spectrometry imaging. *Metabolomics* 15, 122. <https://doi.org/10.1007/s11306-019-1572-8>
- Virion, M.C., 2018. Plan National d’Actions en faveur du Hamster Commun (*Cricetus cricetus*) et de la biodiversité de la plaine 2019-2028. Direction Régionale de l’Environnement, de l’Aménagement et du Logement Grand Est. 130 p.
- Vohralík, V., 1975. Postnatal development of the Common hamster *Cricetus cricetus* (L.) in captivity.
- Vukicevich, E., Lowery, T., Bowen, P., Úrbez-Torres, J.R., Hart, M., 2016. Cover crops to increase soil microbial diversity and mitigate decline in perennial agriculture. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 36, 48. <https://doi.org/10.1007/s13593-016-0385-7>
- Wainwright, P.E., Jalali, E., Mutsaers, L.M., Bell, R., Cvitkovic, S., 1999. An Imbalance of Dietary Essential Fatty Acids Retards Behavioral Development in Mice. *Physiol. Behav.* 66, 833–839. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(99\)00028-1](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(99)00028-1)
- Walsh, M.E., Shi, Y., Van Remmen, H., 2014. The effects of dietary restriction on oxidative stress in rodents. *Free Radic. Biol. Med., Antioxidants* 66, 88–99. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2013.05.037>
- Waßmer, T., Wollnik, F., 1997. Timing of torpor bouts during hibernation in European hamsters (*Cricetus cricetus* L.). *J. Comp. Physiol. B* 167, 270–279. <https://doi.org/10.1007/s003600050074>

- Waters, C.N., Zalasiewicz, J., Summerhayes, C., Barnosky, A.D., Poirier, C., Gałuszka, A., Cearreta, A., Edgeworth, M., Ellis, E.C., Ellis, M., Jeandel, C., Leinfelder, R., McNeill, J.R., Richter, D. deB., Steffen, W., Syvitski, J., Vidas, D., Wagreich, M., Williams, M., Zhisheng, A., Grinevald, J., Odada, E., Oreskes, N., Wolfe, A.P., 2016. The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. *Science* 351, aad2622. <https://doi.org/10.1126/science.aad2622>
- Wathes, D.C., Cheng ZhangRui, C.Z., Marei, W., Fouladi-Nashta, A., 2013. Polyunsaturated fatty acids and fertility in female mammals: an update. *CABI Rev.* 2013, 1–14. <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR20138041>
- Weiner, J., 2017. Applying plant ecological knowledge to increase agricultural sustainability. *J. Ecol.* 105, 865–870. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12792>
- Weisberger, D.A., Bastos, L.M., Sykes, V.R., Basinger, N.T., 2023. Do cover crops suppress weeds in the U.S. Southeast? A meta-analysis. *Weed Sci.* 71, 244–254. <https://doi.org/10.1017/wsc.2023.21>
- Weitten, M., Tissier, M.L., Robin, J.-P., Habold, C., 2018. Dietary proteins improve hibernation and subsequent reproduction in the European hamster, *Cricetus cricetus*. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* 315, R848–R855. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00146.2018>
- Wendt W. (1989) Zum Aktivitätsverhalten des Feldhamsters, *Cricetus cricetus* L., im Freigehege [On the activity behaviour of European hamsters, *Cricetus cricetus* L., in outdoor enclosures]. *Säugetierkd Inf* 3:3–12
- Wetzel, W.C., Kharouba, H.M., Robinson, M., Holyoak, M., Karban, R., 2016. Variability in plant nutrients reduces insect herbivore performance. *Nature* 539, 425–427. <https://doi.org/10.1038/nature20140>
- Wezel, A., Casagrande, M., Celette, F., Vian, J.-F., Ferrer, A., Peigné, J., 2014. Agroecological practices for sustainable agriculture. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 34, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0180-7>
- Wiersma, P., Selman, C., Speakman, J.R., Verhulst, S., 2004. Birds sacrifice oxidative protection for reproduction. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 271, S360–S363.
- Wickham H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016.
- Williams, C.T., Sheriff, M.J., Schmutz, J.A., Kohl, F., Tjøien, Ø., Buck, C.L., Barnes, B.M., 2011. Data logging of body temperatures provides precise information on phenology of reproductive events in a free-living Arctic hibernator. *J. Comp. Physiol.* [B] 181, 1101–1109. <https://doi.org/10.1007/s00360-011-0593-z>
- Xiao, N., Wang, Z., Huang, Y., Daneshgari, F., Liu, G., 2013. Roles of Polyuria and Hyperglycemia in Bladder Dysfunction in Diabetes. *J. Urol.* 189, 1130–1136. <https://doi.org/10.1016/j.juro.2012.08.222>
- Yan, L., Bai, X., Fang, Z., Che, L., Xu, S., Wu, D., 2013. Effect of different dietary omega-3/omega-6 fatty acid ratios on reproduction in male rats. *Lipids Health Dis.* 12, 33. <https://doi.org/10.1186/1476-511X-12-33>
- Yigit, N., Hutterer, R., Kry tufek, B. & Amori, G. 2016. *Microtus arvalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T13488A22351133. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T13488A22351133.en>
- Zatzman, M.L., 1984. Renal and cardiovascular effects of hibernation and hypothermia. *Cryobiology* 21, 593–614. [https://doi.org/10.1016/0011-2240\(84\)90220-7](https://doi.org/10.1016/0011-2240(84)90220-7)
- Zeileis A, Leisch F, Hornik K, Kleiber C (2002). strucchange: An R Package for testing for structural change in Linear Regression Models. *Journal of Statistical Software*, \*7\*(2), 1–38. doi:10.18637/jss.v007.i02.
- Zeileis A, Kleiber C, Krämer W, Hornik K (2003). Testing and Dating of Structural changes in practice. *Computational Statistics & Data Analysis*, \*44\*(1-2), 109–123. doi:10.1016/S0167-9473(03)00030-6.
- Zeni, S.N., Di Gregorio, S., Mautalen, C., 1999. Bone mass changes during pregnancy and lactation in the rat. *Bone* 25, 681–685. [https://doi.org/10.1016/s8756-3282\(99\)00228-8](https://doi.org/10.1016/s8756-3282(99)00228-8)
- Zilic, S., Delic, N., Basic, Z., Ignjatovic-Micic, D., Jankovic, M., Vancetovic, J., 2015. Effects of alkaline cooking and sprouting on bioactive compounds, their bioavailability and relation to antioxidant capacity of maize flour. *J. Food Nutr. Res.* 54, 155–164.
- Zong, X., Liu, X., Chen, G., Yin, Y., 2022. A deep-understanding framework and assessment indicator system for climate-resilient agriculture. *Ecol. Indic.* 136, 108597. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108597>



Avertissement au lecteur / Warning to the reader

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition des membres de la communauté universitaire. Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Cela implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document. D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction ou représentation illicite encourt une poursuite pénale.

This document is the result of a long process approved by the jury and made available to members of the university community. It is subject to the intellectual property rights of its author. This implies an obligation to quote and reference when using this document. Furthermore, any infringement, plagiarism, unlawful reproduction or representation will be prosecuted.

Code de la Propriété Intellectuelle

Article L122-4 :

Toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite. Il en est de même pour la traduction, l'adaptation ou la transformation, l'arrangement ou la reproduction par un art ou un procédé quelconque.

Any representation or reproduction in whole or in part without the consent of the author or his successors in title or assigns is unlawful. The same applies to translation, adaptation or transformation, arrangement or reproduction by any art or process whatsoever.

Articles L335-1 à L335-9. : Dispositions pénales / Penal provisions.



## Restauration de l'agrosystème de la plaine alsacienne à travers la protection d'une espèce emblématique ; le hamster commun

L'agriculture est un domaine de production aux forts enjeux socio-économiques, ainsi qu'environnementaux. Les pratiques agricoles conventionnelles et l'homogénéisation des paysages agricoles jouent un rôle majeur dans le déclin actuel de la biodiversité. En Alsace, ces facteurs touchent une espèce de rongeur inféodée aux parcelles agricoles et en danger critique d'extinction ; le Hamster commun (*Cricetus cricetus*). Les cultures conventionnelles induisent des carences alimentaires chez les hamsters, réduisant fortement leur succès reproducteur. Ainsi, les programmes de conservation aspirent à la restauration d'un habitat agricole viable, en privilégiant des cultures favorables à l'espèce. Dans cette thèse, je présente des travaux visant à définir plus précisément les besoins nutritionnels des hamsters et les cultures susceptibles d'y répondre. Pour ce faire, nos suivis ont été conduits en laboratoire et en enclos semi-naturel, et complétés de tests agronomiques en plein champs. Des hamsters avec un apport nutritionnel pauvre en protéines sont incapables de se reproduire. Toutefois, dans un milieu diversifié, ceux-ci semblent capables de trouver ces nutriments ailleurs que dans les cultures, en consommant par exemple des adventices et des invertébrés. Dans ce contexte, une augmentation de l'apport énergétique permis par des cultures oléagineuses est extrêmement bénéfique. Nos suivis en plein champs illustrent comment diversifier l'habitat agricole et ajuster les choix des espèces cultivées pour répondre aux différents besoins des hamsters tout au long de l'année. Ces considérations sont cohérentes avec les mesures d'agroécologie, qui encouragent des pratiques agricoles durables. La conservation du hamster a ainsi le potentiel d'être bénéfique pour l'environnement dans son ensemble.

Mots clef : Hamster d'Europe, rongeur, hibernation, reproduction, régime alimentaire, nutrition, conservation, agriculture, cultures associées, physiologie, écologie, agroécosystème, socio-écosystème.

## Restauration of the Alsatian agro-ecosystem through the protection of an emblematic farmland rodent; the common hamster

Agriculture has high socioeconomic as well as environmental impacts. Intensive farming and agricultural landscape homogenization play a major role in the current decline of biodiversity. In Alsace, these factors affect a critically endangered farmland rodent, the common hamster (*Cricetus cricetus*). Conventional practices induce nutritional deficiencies in hamsters, greatly reducing their reproductive success. Therefore, conservation programs aim to restore a viable agricultural habitat, encouraging crops considered favourable to the species. In this thesis, I aim at defining more precisely the nutritional requirements of hamsters and the crops likely to meet them. To this end, hamster monitoring was conducted in laboratory and semi-natural conditions, and supplemented with agronomical field tests. Hamsters fed low-protein diets were unable to reproduce. However, in a diversified environment, they were able to find these nutrients elsewhere than in crops, by consuming weeds and invertebrates for example. In this context, a higher energy intake allowed by oilseed crops was extremely beneficial. Our field tests illustrate how to diversify the hamster's habitat and adjust the crop species to meet the different hamster's needs throughout the year. These considerations are consistent with agroecological measures, which encourage sustainable farming practices. Thus, hamster conservation has the potential to benefit farmland environments as a whole.

Key words: European Hamster, rodent, hibernation, reproduction, nutrition, conservation, agriculture, co-cropping, physiology, ecology, agroecosystem, socio-ecosystem.

