Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, Strasbourg, FRANCE

ÉCOLE DOCTORALE 414 – Sciences de la Vie et de la Santé

THÈSE présentée par : Florian KLETTY

soutenue le : **02 décembre 2020**

pour obtenir le grade de :

Docteur de l'université de Strasbourg

Discipline :

Sciences de la Vie
Écologie
Éthologie

Alimentation du Grand hamster (*Cricetus cricetus*), effet sur sa biologie et liens avec les pratiques agricoles et la biodiversité

THÈSE dirigée par :

Caroline HABOLD	Directrice de recherche, Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, Strasbourg

RAPPORTEURS :

Nathalie MONDY	Maître de conférence, HDR, Université Lyon 1, UMR 5023 – LEHNA
Vincent BRETAGNOLLE	Directeur de recherche, Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS UMR 7372 - Université de La Rochelle

AUTRES MEMBRES DU JURY :

Audrey BERGOUIGNAN	Chargée de recherche, HDR, Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, Strasbourg
Olivier THEROND	Ingénieur de recherche, HDR, INRAE de Colmar, UMR 1132

« Nous sommes une espèce dans un monde dont le patrimoine biologique est aussi irremplaçable que notre propre héritage culturel. Nous sommes les gardiens de ce patrimoine biologique et nos objectifs doivent être de l'étudier, de le comprendre, d'en profiter et de le transmettre à nos enfants sans le diminuer. »

Charles J. Krebs, The Message of Ecology

Cette thèse a été rédigée en police Century Gothic, qui permet des économies d'encre par rapport à des polices similaires.
N'imprimez ce document que si nécessaire.

Ce travail a pu être réalisé grâce au soutien financier

de la DREAL Grand-Est et de l'INEE-CNRS.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier les rapporteurs qui ont aimablement accepté d'évaluer ce document, et tous les membres du jury pour les échanges à venir ! Une thèse n'en serait pas une sans votre travail d'évaluation et de discussions qui est fondamental pour les sciences.

Caroline, je te dis un très grand merci pour tout le chemin que tu m'as permis de parcourir ! Déjà en 2015 lors de mon master j'ai pu me former à la démarche et aux expérimentations scientifiques à tes côtés, et cela continue encore aujourd'hui ! Tu m'as donné à de nombreux niveaux les clés pour pouvoir développer mes compétences dans des domaines qui me passionnent. Tu m'as accordé de l'autonomie et de la liberté dans les projets que j'ai menés tout en étant présente et disponible dès que c'était nécessaire, et ce malgré tes responsabilité au sein du laboratoire. Merci pour ces années passées à tes côtés dans le monde de la recherche et tout ce que tu as rendu possible !

Mathilde (Tissier), je tiens également à te remercier chaleureusement. C'est dans le cadre de ta thèse et sous ton encadrement que j'ai fait mes premiers pas avec le hamster et l'étude scientifique des problématiques agricoles. La confiance que tu m'as accordée durant mon stage m'a permis de développer des thématiques qui m'ont intéressées et qui ont formé la base de cette thèse. Ton investissement et la qualité de tes travaux sont un modèle à suivre et c'est un honneur d'avoir pris la suite de ce que tu avais réalisés !

Merci Oh ! si à toi JP (Robin) pour les colles à $B(OH)_4^-$ que nous avons eues durant toute ma thèse. Les travaux effectués avec toi ont été centraux pour différentes parties de ma thèse et j'ai pris plaisir à mener des projets au laboratoire avec toi ! Et même si ton terrain de jeu ne va généralement pas jusqu'aux parcelles agricoles, tu as fortement contribué à des découvertes scientifiques majeures dans ce domaine, notamment en découvrant que « Quand on retire la terre, le Versaille » (JP Robin, 15 juin 2020) ! Je saurais me souvenir de tes jeux de mots, que j'ai parfois pris un malin plaisir à te retourner !

Merci Marie (Pelé) pour la collaboration sur notre article dans Frontiers ! J'ai pris un grand plaisir à écrire cela avec toi et je suis fier du fruit de notre travail en commun ! Ils ont bien de la chance de t'avoir récupérée à Lille 😉. Je te souhaite de continuer à t'épanouir dans ton travail et plein de réussites à venir !

Merci à Timothée (Gérard) pour l'aide apportée en 2019 ! Ton implication lors de ton stage a été très appréciée et tu as su mettre tes compétences à profit pour réaliser un travail de qualité ! Je te souhaite de t'épanouir dans la thèse que tu t'apprêtes à débuter, qu'elle soit pleine de réussites ! Je laisse les questions de Grand hamster en milieu agricole en de bonnes mains.

Je remercie également toutes les autres personnes qui ont contribué aux expérimentations réalisées durant ma thèse.

Tout d'abord l'ensemble des personnes de l'animalerie qui font un super travail ! Hélène (Gachot) qui mène avec bravoure la barque malgré les assauts répétés de contraintes extérieures. Marie-Laure (Rizzi), Aurélie (Hranitzky), David (Bock) et Nicolas (Spanier) qui prennent soin au quotidien des animaux et qui ont apporté leur aide bien plus loin que leur statut de les y obligent ! Merci pour votre travail de tous les jours et des coups de main apportés pour mes manips !

Je remercie également Pierre (Uhlrich) pour tous les dispositifs qu'il développe pour les animaux et les protocoles expérimentaux ! Merci à Aurélien Oprendek pour le temps passé à développer une machine pour faciliter le tri des graines. Nous ne sommes finalement pas allés au bout du projet mais ton investissement a été très apprécié !

Merci ensuite aux personnes qui nous ont aidés JP et moi à réaliser les analyses de la composition des aliments. Merci à Gildas Lemonnier pour son aide avec la bombe calorimétrique. Merci à Kénan Kremic et aux autres stagiaires de BTS pour les différentes analyses qu'ils ont effectuées.

Les aides et discussions de différentes personnes, pour des analyses statistiques ou l'utilisation de R, m'ont également bien aidées ! Merci à toi Nancy (Rebout) pour les échanges à ce sujet et les aides que tu m'as apportées ! Merci Izaac (Debach) pour tes coups de mains sur R et ton aide pour me montrer comment me simplifier la vie ou résoudre des problèmes qui me bloquaient ! Je remercie aussi Vincent (Viblanc) et Claire (Saraux) pour leur investissement à la formation et aux conseils en statistiques ! C'est une compétence qui manque au labo, et votre présence et disponibilité est très appréciée !

Merci encore à Vincent, Claire, Audrey (Bergouignan) et Sylvie (Massemin) pour vos conseils, aides et écoute prodigués aux doctorants. Votre investissement sur différents sujets sont appréciables et très utiles pour faciliter la vie au labo, nous former à la science et nous donner une vision plus complète de la recherche. Thank you Carsten (Schradin) for the training lessons on scientific writing, and the organisation of BEEP seminaries! Merci à Jean-Yves (Georges) pour ton investissement dans la vie de notre équipe ADAGE, ainsi que celle du labo à travers l'organisation des Olympiades !

Merci beaucoup à tous les doctorants et contractuels avec qui nous avons passé de super moments ces dernières années ! C'est un plaisir d'être dans une dynamique sociale positive, enrichissante et plaisante, et cela contribue grandement à la qualité de vie et des travaux que l'on peut réaliser durant une thèse ! Je remercie tout particulièrement les personnes avec qui j'ai partagé le bureau : Martin (Quque), Flora (Siegwalt), Lorène (Jeantet) et Théo (Constant). Les conseils échangés et discussions scientifiques sont un atout certain, et les moments passés à rire ou à refaire le monde sont également importants et me resteront en mémoire !

Je commence à sortir du labo, et j'en profite pour remercier Vanessa Flament, Amandine Duluard et toute l'équipe du Jardin des Sciences. Votre présence et vos formations m'ont permis de m'épanouir notamment dans Ma Thèse en 180 secondes et c'est notamment grâce à vous que ce que j'ai réalisé a été possible !

Merci à Henry Callot pour les discussions que nous avons eu sur la détermination de la faune invertébrée, les vérifications effectuées et le prêt d'une collection de référence ! J'en profite pour le remercier, ainsi que Claude Schott bien que nous ne connaissions pas, pour le travail titanesque réalisé concernant les invertébrés en Alsace. En découlent des listes de référence et une iconographie fortes utiles pour la connaissance biologique et scientifique, ainsi que pour ceux qui travaillent en lien avec ce domaine !

Avec la faune j'en arrive au monde agricole ! Et je tiens à remercier tous les agriculteurs pour leur travail qui nous permet de nous alimenter au quotidien. Je remercie particulièrement ceux qui œuvrent au développement d'une agriculture plus respectueuse de notre patrimoine naturel, de notre environnement et de notre santé. Merci notamment à Michel Roesch et Patrick Kormann pour tout ce qu'ils mettent en place dans leurs parcelles, pour les discussions très intéressantes que j'ai eues avec eux et qui m'ont permis de mieux comprendre l'agroécologie et l'agriculture de conservation. Merci à Francis Humann qui œuvre depuis longtemps pour le développent de la filière bio tout en préservant le Grand hamster, et qui a contribué à nous fournir en grains. Merci à ces trois agriculteurs ainsi qu'à Christian Schott pour m'avoir permis de réaliser des études dans leurs parcelles.

Merci à Claire Buy et Annabelle Revel pour les discussions intéressantes que nous avons pu avoir sur les pratiques agricoles. Merci à Philippe Oswald et à l'ensemble de la chambre d'agriculture d'Alsace pour les collaborations effectuées et les projets menés en lien avec le Grand hamster et les expérimentations pour améliorer son habitat.

Merci également à l'OFB et notamment Charlotte Kourkgy et Julien Eidenschenck pour le travail que vous réalisez pour le suivi des populations de hamster et l'amélioration de son habitat ! Merci aussi pour les collaborations que nous avons eues et les moments où j'ai travaillé chez vous avant ma thèse, cela a également contribué au développement des projets que j'ai réalisés ! Charlotte, j'ai pris plaisir à collaborer et travailler avec toi, j'espère que nous aurons d'autres occasions de faire cela à nouveau !

J'en arrive enfin à ceux sans qui rien de tout cela n'aurait été possible, et je dis un grand merci à toute ma famille ! Merci à mon frère Frédéric pour la relecture et les corrections apportées à mon introduction de thèse. Merci à Maïna pour m'avoir supporté au quotidien, notamment durant cette fin de thèse. Merci pour les moments passés avec toi qui ont enrichi la vie durant mon doctorat ! Et merci particulièrement à mes parents qui m'ont permis de grandir et de m'épanouir dans un environnement riche et naturel, en proximité et en lien avec la nature. Vous avez su me transmettre cette amour du vivant et cela a été une ligne directrice dans l'ensemble du chemin que j'ai parcouru.

Je ne pourrai finir sans une pensée pour toutes les petites et moins petites bêtes qui ont contribué malgré elles à cette étude, et je suis reconnaissant à l'ensemble de la Nature pour sa contribution à créer un environnement sain et agréable.

Table des matières

Remerciements ..... **V**

Table des matières ..... **VIII**

Publications ..... **XI**

Introduction **1**

Activités anthropiques et leurs menaces pour la biosphère **2**

Des activités humaines aux impacts multiples 2

Menaces anthropiques sur la biodiversité 5

Érosion de la biodiversité dans les milieux agricoles 7

Biologie et évolution des populations de Grand hamster **8**

Milieux de vie 8

Alimentation 9

Hibernation et stock de nourriture 9

Reproduction et densité de populations 12

Déclin et situation actuelle 13

Causes du déclin 16

Pratiques agricoles et alimentation 19

De nombreux enjeux liés à l'agriculture **21**

Des pratiques agricoles bénéfiques pour la biodiversité 21

Les engagements en faveur de la biodiversité 22

Une problématique complexe 23

Aides et programmes pour mettre en place des pratiques agricoles favorables 26

Les champs explorés dans cette thèse **27**

Chapitre I : sélection alimentaire chez le Grand hamster 28

Chapitre II : Effet de différents régimes alimentaires sur la biologie du hamster 28

Chapitre III : Le Grand hamster et les mesures de conservation en milieux agricoles 29

Chapitre IV : Pratiques agricoles et biodiversité 29

Chapitre I : Sélection alimentaire chez le Grand hamster 31

1. Introduction au chapitre 32

2. Sélection lors de tests de choix alimentaires 33

Contexte et contribution à l'étude 33

Résumé de la publication en français 33

Publication 34

3. Sélection alimentaire lors d'une longue exposition à des régimes contenant plusieurs aliments 55

Contexte 55

Résultats 55

Discussion sur la sélection alimentaire 63

Conclusion 64

Chapitre II : Effet de différents régimes alimentaire sur la biologie du hamster 66

1. Introduction au chapitre 67

2. Étude régimes n°1 : 2015-2016 67

Contexte et contribution à l'étude 67

Publication 69

Analyses complémentaires : dosages hormonaux 82

3. Études régimes n° 2 et 3, 2017-2019 82

Matériel et méthode (M&M) 82

Étude régime n°2 (2017-2018) : synthèse des résultats 91

Étude régimes n° 3 (2018-2019) : Résultats et discussion 93

Discussion générale de l'étude 123

Conclusions de l'étude 124

4. Conclusion du chapitre 127

Chapitre III : Le Grand hamster et les mesures de conservation en milieux agricoles 128

1. Introduction au chapitre 129

2. Le Grand hamster comme exemple pour illustrer comment étudier des espèces menacées 130

3. Toutes les mesures de conservation des espèces menacées sont-elles légitimes ? Pistes de réflexion avec le Grand hamster 141

4. Conclusion du chapitre 156

Chapitre IV : Pratiques agricoles et biodiversité 157

1. Introduction au chapitre 158

2. Faune épigée et pratiques agricoles 158

Contexte 158

Matériel et Méthode 158

ACP1 Avec variables résumées 163

ACP2 avec principaux taxa 169

Discussion 173

Conclusion et liens avec le Grand hamster 174

3. Production agricole, restauration de la biodiversité et bien-être humain 175

Contenu 176

Introduction 177

Agroécosystème et pratiques agricoles 178

Agricultures alternatives 187

Quels sont les aides et les obstacles à une prise en compte simultanée de l'agriculture, de la biodiversité et de la société ? 198

Conclusion 205

Conclusion 207

Glossaire 210

Bibliographie 211

Annexe 237

Publications

Articles scientifiques inclus dans la thèse

Kletty, F., Tissier M., Robin J-P, Habold C., *in prep* (soumis). Food selection in the common Hamster (*Cricetus cricetus*) highlights the need to promote plant diversity in agricultural areas.

Kletty, F*., Tissier M*., Robin J-P, Habold C., *in prep* (soumission prochaine). New crop associations compensate for the nutrient deficiencies of maize and wheat and enhance the fitness of the critically endangered European hamster.
* : ces auteurs ont contribué à hauteur équivalente

Kletty, F., Tissier, M., Kourkgy, C., Capber, F., Zahariev, A., Chatelain, N., Courtecuisse, J., Maho, Y.L., Habold, C., 2019. A focus on the European hamster to illustrate how to monitor endangered species. Integrative Zoology 14, 65–74. https://doi.org/10.1111/1749-4877.12375

Kletty, F.*, Pelé, M*., Capber, F., Habold, C., 2020. Are all conservation measures for endangered species legitimate? Lines of thinking with the European hamster. Front. Ecol. Evol. 8. https://doi.org/10.3389/fevo.2020.536937
* : ces auteurs ont contribué à hauteur équivalente

Kletty, F.*, Habold, C., *In* prep. Agricultural production, biodiversity enhancement and human well-being: link their issues to get them all.

Autres articles

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., Habold, C., **Kletty, F.**, Eidenschenck, J., Marchandeau, S., Handrich, Y., Osswald, P., Revel-Mouroz, A., Kourkgy, C., 2019. Concilier agriculture et préservation de la faune de plaine : le cas du grand hamster en Alsace. Faune sauvage 322.

Mouhoub-Sayah, C., Djoudad-Kadji, H., **Kletty, F.**, Malan, A., Robin, J.-P., Saboureau, M., Habold, C., 2018. Seasonal variations in the diet and food selection of the Algerian hedgehog Atelerix algirus. African Zoology 0, 1–10. https://doi.org/10.1080/15627020.2017.1419072

Communications orales

Doctoral School Days, Strasbourg, France, 08/03/2018
Kletty, F*., Tissier M*., Yves H., Habold C. Effects of monocultural sowing on the reproductive success of the Common hamster *Cricetus cricetus*, an endangered farmland rodent.

Ma Thèse en 180s, finale régionale, Strasbourg, France, 22/03/2018
Kletty, F. Le Hamster, le Paysan et le Doctorant. Prix du public, demi-finaliste national.

25th International Hamster Meeting, Strasbourg, France, 04/10/2018
Kletty, F*., Tissier M., Habold C. Importance of nutritional quality for hamsters

26th International Hamster Meeting, Kerkrade, Pays-Bas, 18/10/2019
Kletty, F*., Tissier M., Robin J-P., Habold C. Study of the hamster's diet under controlled conditions: Food selection: What are the drivers?

27th International Hamster Meeting, Jaworzno, Pologne (en visioconférence), 24/10/2020
Kletty, F*., Habold C. How agricultural transition can help hamster conservation and bring many other benefits

Conférence Agriculture et Nature : Multiples lieux et dates en Alsace, France

« La dégradation des terres, l'érosion de la biodiversité et le changement climatique sont les trois aspects d'un même problème majeur : l'impact dangereusement croissant de nos modes de vie sur la santé de la nature et des écosystèmes. Nous ne pouvons plus nous permettre de lutter isolément contre ces trois menaces. »

Robert Watson, président de l'IPBES, mars 2019 à Medellín.

Introduction

Activités anthropiques et leurs menaces pour la biosphère

Des activités humaines aux impacts multiples

> « *Les activités humaines poussent les espèces vers l'extinction à une telle vitesse qu'il est impossible d'évaluer leur déclin en temps réel. Même des espèces que nous croyions abondantes et non menacées sont maintenant confrontées à une menace imminente d'extinction. Notre planète a besoin de mesures urgentes, à l'échelle mondiale, […] afin d'assurer un avenir durable pour l'humanité.* »

Ce sont les mots utilisés par Inger Andersen, directrice générale de l'IUCN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) en 2017, suite à la mise à jour de la liste rouge mondiale des espèces menacées. Cela démontre l'importance des impacts que nous avons, en tant qu'espèce humaine, sur l'environnement qui nous entoure. En effet, **75% de la surface des terres émergées a d'ores et déjà été significativement altérée par les activités humaines** (IPBES 2019). À travers ses activités, *Homo sapiens* est ainsi devenu la principale force d'évolution sur la planète (Hendry *et al.*, 2017; Palumbi, 2001). Notre espèce a marqué de manière indélébile son passage sur la planète et initié une nouvelle ère géologique qu'est l'anthropocène (Lewis and Maslin, 2015; Waters *et al.*, 2016). Les impacts que nous avons produits sur la nature sont nombreux et de différentes formes. L'IPBES (Plateforme Intergouvernementale scientifique et politique sur la Biodiversité et les Services Écosystémiques ; 2019) définit les **cinq types majeurs de modifications directes** par l'homme de la nature, à une échelle mondiale, comme étant, dans l'ordre en commençant par le plus fort impact, la **modification de l'utilisation des terres, la surexploitation des ressources, le changement climatique, les pollutions et les invasions d'espèces exotiques**.

Changement climatique

Bien que n'étant pas le facteur affectant à l'heure actuelle le plus la nature, le changement climatique est le plus médiatisé des changements globaux liés aux activités humaines (Legagneux *et al.*, 2018). Celles-ci ont entraîné une augmentation importante des gaz à effet de serre dans l'atmosphère ces dernières décennies, ce qui est à l'origine d'une **modification du climat à l'échelle mondiale** (GIEC, 2014). Les effets du changement climatique risquent de s'accentuer dans les décennies à venir, avec un impact d'autant plus important que les hausses moyennes de températures sont élevées (IPBES, 2019a). Seule une baisse drastique et générale des émissions de gaz à effet de serre permettrait d'éviter de fortes perturbations pour l'ensemble des écosystèmes terrestres et pour l'humain (GIEC, 2014). L'agriculture fait partie des plus gros contributeurs aux gaz à effet de serre puisqu'elle est responsable de 30 à 35% des émissions mondiales (Foley *et al.*, 2011).

Surexploitation des ressources

À cela s'ajoute l'exploitation intensive et non durable des ressources disponibles. Nous utilisons en moyenne 75% de ressources en plus chaque année que ce que la planète produit, et il faudrait 5 planètes comme la nôtre si tout le monde avait les besoins d'un américain moyen (Global Footprint Network, 2019). **La surexploitation des ressources naturelles met en danger**

de nombreuses **populations et espèces animales**, ainsi que le **fonctionnement** même de certains **écosystèmes** (Coleman and Williams, 2002; Dudgeon *et al.*, 2006; Harrison *et al.*, 2016)

Espèces invasives

L'humain ne porte pas uniquement atteinte aux écosystèmes en prélevant des ressources, mais également en modifications les écosystèmes, notamment lorsqu'il **introduit des espèces exotiques envahissantes**. En effet, de nombreuses espèces ont été transportées à travers les continents par l'humain, volontairement ou non, et se développent de manière importante dans les nouveaux écosystèmes qu'elles colonisent. Ces espèces exotiques envahissantes entrainent des changements majeurs à travers le monde, **altérant de nombreuses communautés et écosystèmes** (Gurevitch and Padilla, 2004; Vitousek *et al.*, 1997). Au total, c'est près de 20% de la surface terrestre qui est menacée par l'invasion de ces espèces (IPBES, 2019a).

Pollutions

Les activités humaines sont la cause de multiples pollutions dans l'air, les sols ou l'eau, affectant ainsi de nombreux écosystèmes et la santé des espèces qui y vivent, y compris l'humain (Chen *et al.*, 2014; Feng *et al.*, 2002). Même dans les pays occidentaux où la problématique des pollutions est prise en compte depuis longtemps, les eaux comportent de nombreux polluants. Il s'agit de pollutions liées aux **engrais** (nitrates notamment) et aux **pesticides** utilisés dans les milieux agricoles, mais également à d'autres composés utilisés dans les produits et appareils ménagers, les **médicaments** ou dans l'industrie (APRONA, 2020; Olson, 2003; Pimentel *et al.*, 2004).

Changement d'utilisation des terres

Pour les écosystèmes terrestres et d'eau douce, ce sont les changements d'utilisation des terres qui ont eu le plus grand impact négatif ces dernières décennies (IPBES, 2019a). Les **écosystèmes naturels** tels que les forêts, les zones humides ou les steppes, ont été **massivement convertis en zones agricoles** et espaces urbanisés (Foley *et al.*, 2005). Depuis 1992, les zones urbanisées ont vu leur surface doubler à travers le monde (IPBES, 2019a), augmentant d'autant plus la surexploitation des espaces adjacents (Cumming *et al.*, 2014). Mais la majorité des habitats naturels modifiés l'ont été pour l'agriculture, qui représente aujourd'hui plus d'un tiers des terres émergées (Foley *et al.*, 2005, 2011; IPBES, 2019a; Kopittke *et al.*, 2019). En France, c'est plus de la moitié de la surface nationale qui est directement utilisée pour l'agriculture (Agreste, 2020). Cette modification de milieux naturels en milieux agricoles est identifiée comme un des principaux facteurs affectant la biodiversité (Firbank *et al.*, 2008; Jenkins, 2003).

Modifications dans les milieux agricoles

Non seulement de nombreux milieux naturels ont été transformés en espaces agricoles, mais ces derniers ont eux-mêmes connu des modifications au cours du siècle passé. En effet, une **industrialisation et intensification de l'agriculture** (voir encadré 1) a eu lieu suite à ce qui a été nommé la « révolution verte » au sortir de la seconde guerre mondiale, encouragées par les politiques nationales et internationales afin d'atteindre l'autosuffisance alimentaire (Stoate *et al.*, 2001). Cela a consisté en une **mécanisation** des pratiques, liées à une **augmentation de la taille des parcelles** et au développement de la **monoculture** (Figure 1) (Altieri, 1999; Stoate *et al.*, 2001). En Alsace, le maïs représente plus de la moitié des terres arables (54%), et avec le blé plus du trois quart (76%, calculé d'après données Agreste, 2020). L'augmentation d'échelle a engendré la **disparition massive d'habitats** naturels et semi-naturels qui entouraient les parcelles, tels que les bandes et chemins enherbées, les arbres, les haies, les murs ou les pierriers (Firbank *et al.*, 2008; Stanton *et al.*, 2018; Stoate *et al.*, 2001; Wilson *et al.*, 2005). Une **uniformisation du paysage** (Figure 1) s'est mise en place, accentuée par la conversion de milieux diversifiés (prairies, jachères, bocage) en zones de grandes cultures (Curado *et al.*, 2011; Fischer and Lindenmayer, 2007; Stoate *et al.*, 2001). À cela s'est ajoutée l'utilisation massive d'engrais et de pesticides pour augmenter les rendements, impactant non seulement les milieux agricoles mais également les milieux aquatiques adjacents (Firbank *et al.*, 2008; Geiger *et al.*, 2010; Stanton *et al.*, 2018; Stoate *et al.*, 2001). Les modifications du type de cultures et des pratiques, telles que le drainage et l'irrigation, ont également fortement affecté les milieux environnants tels

Encadré 1 – Terminologie

Agricultures…

Agriculture conventionnelle ?
Agriculture industrielle ?
Agriculture intensive ?

Comment appeler l'agriculture telle qu'elle est généralement pratiquée à l'heure actuelle dans les pays industrialisés (notamment), et ce depuis la fameuse 'révolution verte' qui a eu lieu durant la seconde moitié du siècle dernier ?

Le terme « Agriculture conventionnelle » peut décrire cette agriculture puisque c'est celle qui est massivement pratiquée et qui est à l'heure actuelle la norme. C'est un terme qui est souvent utilisé en opposition à l'agriculture biologique. Il est aussi parfois utilisé en opposition à d'autres modèles tels que l'agriculture de conservation. Il sera utilisé dans cette thèse dans son sens le plus général, décrivant le modèle agricole prédominant.

« Agriculture industrielle » permet de mettre en avant à la fois que cette agriculture repose sur une industrie (pour le machinisme, les engrais et les pesticides), mais aussi qu'elle se base sur le modèle industriel. Des outils, des objectifs, des rendements, des marges, des calculs financiers. Cela décrit bien un modèle dirigé par un exploitant agricole qui est chef d'entreprise, plutôt que par un agriculteur ou un paysan qui cultive sa terre et façonne le paysage.

Le terme « Agriculture intensive » décrit quant à lui l'exploitation maximale des parcelles pour en retirer le plus possible, notamment en termes financiers et de rendements. C'est le terme le plus utilisé pour décrire l'agriculture qui a cours aujourd'hui et il sera donc également utilisé dans la suite de ce travail. Cependant, il faut garder à l'esprit que cette agriculture intensive n'est pas intensive sous tous les angles. Elle ne maximise par exemple pas l'utilisation des ressources (énergie solaire, nutriments du sol, eau) ou des processus écologiques. On décrit par ailleurs d'autres types d'agricultures qui visent à intensifier la production mais de manière durable et en prenant en compte les processus écologiques au sein de l'écosystème agricole (agroécosystème) (Duru *et al.*, 2015 ; Struik & Kuyper, 2017). Sauf précisions contraires, « Agriculture intensive » est utilisé ici dans le sens d'agriculture industrielle.

En anglais, les termes utilisés (conventional, industrial et intensive agriculture) et leur sens sont similaires au français. Est également parfois utilisé le qualificatif de « business as usual » et son abréviation « bau » .

que les zones humides (Firbank *et al.*, 2008; Stoate *et al.*, 2001; Wilson *et al.*, 2005)

Menaces anthropiques sur la biodiversité

À travers ses actions sur son environnement, **l'humain a et a eu des effets majeurs sur la biodiversité** présente sur la planète. Notre espèce est responsable de la disparition de la plupart des grands mammifères terrestres en beaucoup d'endroits sur Terre, et cela a entraîné **d'importantes modifications au sein des écosystèmes** (Jenkins, 2003). Depuis la préhistoire, la biomasse des mammifères sauvages a diminué de plus de 80%, tandis que celle des plantes a diminué de moitié (Bar-On *et al.*, 2018; IPBES, 2019a)

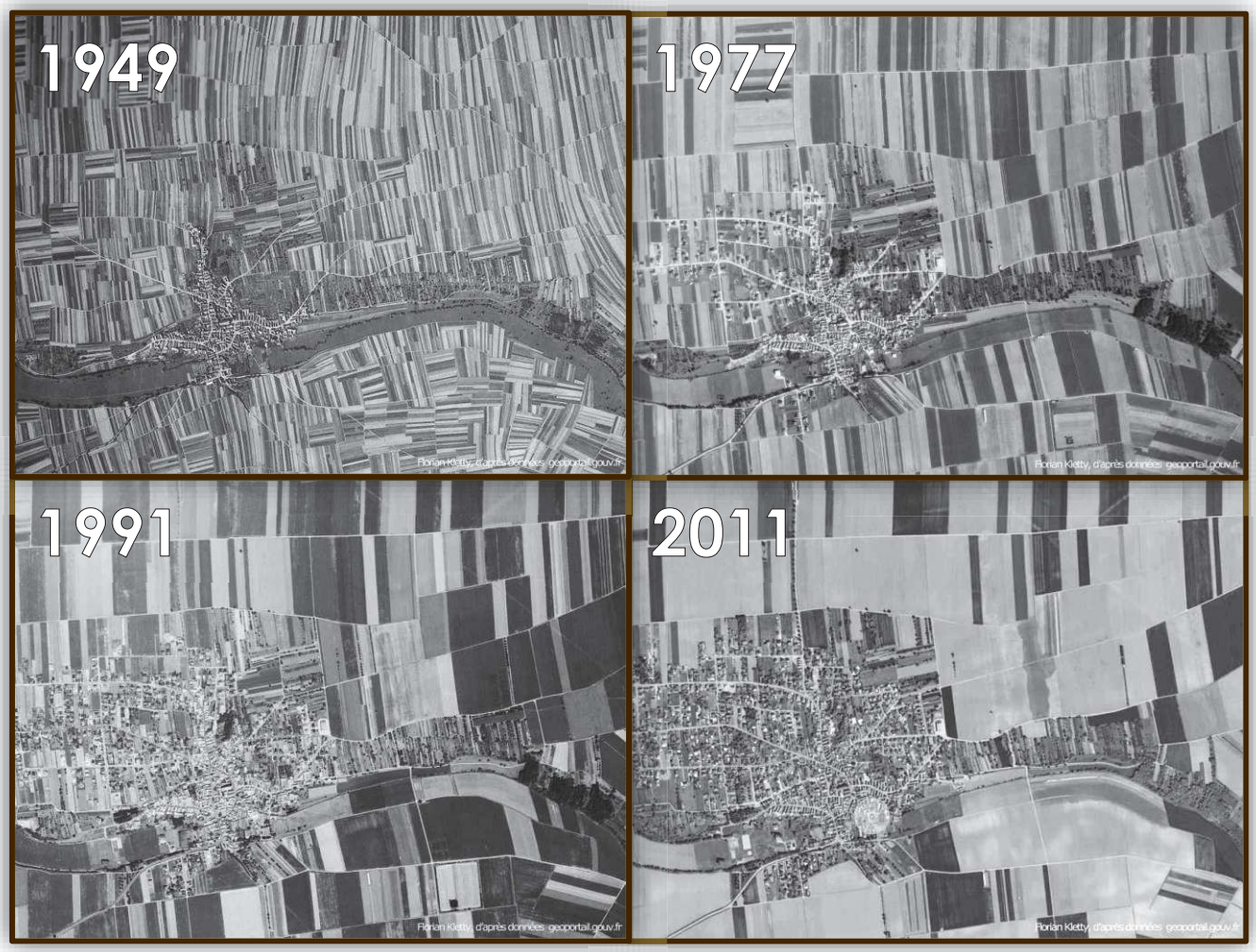


Figure 1 : Transformation du paysage agricole au cours des dernières décennies. La même zone de la plaine d'Alsace, au tour du village de Griesheim-près-Molsheim (67) est représentée à 4 périodes différentes. Le remembrement et le développement de la monoculture ont entraîné une augmentation de la taille des parcelles et une uniformisation du paysage. L'urbanisation a mené à la disparition d'espaces agricoles au profit de milieux fortement anthropisés.
Sources photographiques : géoportail.gouv.fr

À l'heure actuelle, **plus de 25% des espèces animales et végétales** dont l'état de conservation est évalué, sont **menacées d'extinction** dans le monde (IPBES, 2019b; IUCN red list, 2020). C'est

même entre 36 et 57% des 4953 espèces d'arbres présentes en forêt amazonienne qui peuvent être considérées comme menacées de disparition (ter Steege *et al.*, 2015). Les insectes sont identifiés comme particulièrement en danger, 40% des espèces présentes au monde pourraient disparaitre dans les décennies à venir (Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019). Concernant les espèces animales terrestres, 130 000 d'entre elles et notamment des espèces peu connues, soit 7% de la biodiversité, pourraient déjà avoir disparues (Régnier *et al.*, 2015). Parmi les papillons qui font, eux, partie des groupes les plus étudiés, de nombreuses espèces sont en régression ou disparaissent (Thomas, 2016; Thomas *et al.*, 2004). De plus, des **espèces** que l'on peut considérer comme **communes** et occupant une large aire de répartition sont **également susceptible de disparaître** (Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019). Cela a par exemple été le cas du pigeon voyageur, espèce jadis commune sur le continent américain (plusieurs milliards d'individus), mais ayant rapidement et totalement disparu au début du XX^{ème} siècle suite à l'impact des activités humaines (Herman, 1948; Roberts *et al.*, 2017).

Ce n'est pas uniquement la disparition de certaines espèces spécifiques qui représente une érosion massive de la biodiversité, mais également le déclin de très nombreuses populations animales, qu'elles appartiennent à des espèces communes ou rares. Ceballos et collaborateurs (2017) ont montré qu'entre 1900 et 2015, un tiers des 27600 espèces de vertébrés terrestres étudiés ont connu un déclin de leurs populations, et que près de la moitié des mammifères terrestres (du moins ceux pour lesquels on dispose de données complètes de répartition et d'évolution des populations) ont une répartition qui a reculé de plus de 80%. Dans la même lancée, le dernier rapport du WWF sur la biodiversité à l'échelle mondiale indique une perte de 68% dans la taille des populations de vertébrés de la planète, entre 1970 et 2016 (WWF, 2020). Concernant les invertébrés, Hallmann et collaborateurs (2017) ont mis en évidence une réduction de la biomasse d'insectes sur 27 ans de plus de 75%, sur 63 sites en Allemagne. Des études dans d'autres pays confirment un déclin général des populations d'invertébrés (*e.g.* Benton *et al.*, 2002; Shortall *et al.*, 2009). Cette disparition massive de la biodiversité et les risques d'accentuations à venir indiquent que nous vivons potentiellement la **6ème extinction de masse sur Terre** (Barnosky *et al.*, 2011; Ceballos *et al.*, 2017; Régnier *et al.*, 2015; Thomas *et al.*, 2004). Ces disparitions d'espèces mettent en danger le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes et ce à grande échelle, impactant également les bénéfices que l'humain peut retirer de la nature (Isbell *et al.*, 2017)

Érosion de la biodiversité dans les milieux agricoles

Les milieux agricoles sont particulièrement touchés par l'érosion de la biodiversité. On peut tout d'abord noter la **perte de diversité génétique des variétés et races locales**, au sein même des plantes cultivées. Outre la perte d'un patrimoine génétique, cela engendre des risques pour la sécurité alimentaire et la résilience des systèmes agricoles (IPBES, 2019a). Il y a également eu une forte **baisse de la diversité végétale**, avec l'intensification de l'agriculture qui est par exemple responsable de la perte de 50 % de la diversité des adventices des cultures (voir encadré 2)(Bretagnolle and Gaba, 2015). Une baisse des populations de **papillons** est observée dans les milieux agricoles du Royaume Uni avec une proportion conséquente d'espèces qui sont en déclin (Department for Environment, Food & Rural Affairs, 2019a). C'est le cas de manière plus générale pour **l'ensemble des invertébrés** qui ont été affectés par les modifications des pratiques agricoles récentes (Benton *et al.*, 2002; Geiger *et al.*, 2010).

Encadré 2 – Terminologie

Mauvaises herbes ?

Les herbes qui poussent spontanément et dont nous n'avons pas un usage particulier sont souvent appelées dans le langage courant « **mauvaises herbes** ». Ce terme suppose qu'une herbe puisse être bonne ou mauvaise. Cependant, les espèces sont ce qu'elles sont en dehors de toute notion de bien et de mal, mais l'usage et la relation que nous avons avec elles modifient la perception que nous nous en faisons. On pourrait préférer le terme « **plantes indésirables** » qui est parfois utilisé, mais si la plante peut ne pas être désirée par certaines personnes, le fait de dire qu'elle n'est pas désirable reste très subjectif. Parler de « **végétation spontanée** » permettrait d'utiliser un terme neutre décrivant les plantes qui poussent en dehors de notre action, du moins sans que nous les ayons semées. Il existe toutefois un terme tout à fait adapté pour parler de ces espèces, les « **plantes adventices** » ou « **adventices des cultures** ». Ce terme désigne les plantes qui se développent en plus des plantes directement cultivées ou semées, dans un jardin ou une parcelle agricole. Son utilisation sera ici privilégiée.

Le terme anglais utilisé pour parler des plantes adventices dans le langage courant est « weeds », un mot spécifique qui n'a pas de connotation particulière. D'autres termes peuvent également être utilisés, tels que « *non-crop vegetation* » que l'on peut traduire par la végétation autre que celle de la plante cultivée (Norris *et al.*, 2016). « Adventice » a sa traduction anglaise « adventitious », mais celle-ci n'est que très peu utilisée dans la littérature scientifique.

Mais ce sont les oiseaux qui semblent être le meilleur indicateur de la baisse de la biodiversité, car ils sont facilement observables, fortement étudiés et nombre de leurs populations sont en déclin dans les espaces agricoles (Donald *et al.*, 2001; Stoate *et al.*, 2001; Wilson *et al.*, 1999). Le risque de la disparition des oiseaux dans ces espaces faisait tirer la sonnette d'alarme à Krebs et ses collaborateurs en 1999, afin d'éviter un "second Silent Spring", en faisant le parallèle avec les menaces suscitées par les insecticides organochlorés sur les populations aviaires dans les années 50-60. Aujourd'hui, la **régression de nombreuses espèces d'oiseaux est démontrée dans de nombreux pays,** en Europe comme en Amérique du Nord, et **les espèces spécialistes des milieux agricoles sont les plus touchées** d'entre toutes (Department for Environment, Food & Rural Affairs, 2019b; Heldbjerg *et al.*, 2018; Stanton *et al.*, 2018; Wilson *et al.*, 2005).

Encadré 3 – Nomenclature

Grand hamster

Le Grand hamster, ***Cricetus cricetus*** (*Linnaeus* 1758) de son nom scientifique, fait partie de l'ordre des *Rodentia*, les rongeurs, et de la famille des *Cricetidae* (comprenant entre autres l'ensemble des espèces de hamsters). En Français il est principalement appelé « **Grand hamster** », « **Hamster commun** », « **Hamster d'Europe** » ou « (Grand) hamster d'Alsace », mais on trouve également les dénominations de « Marmotte de Strasbourg » ou « Petit cochon de seigle ». Le terme Hamster d'Alsace est majoritairement utilisé dans les médias mais il semble peu approprié, car bien que l'Alsace soit la seule région française de présence de l'espèce, elle ne représente qu'une infime partie de son aire de répartition (cf Figure 4). Cette aire de répartition s'étendant jusqu'en Russie, « Hamster eurasien » serait plus exacte que « Hamster d'Europe » mais c'est un terme qui est moins utilisé. *Cricetus cricetus* est le seul représentant de son genre, et c'est le plus grand des hamsters présents en Europe, d'où son nom de « Grand hamster ». « Hamster commun » vient du fait qu'il était présent en abondance dans les parcelles agricoles jusqu'à la fin du XX^{ème} siècle et sur une grande partie du continent, contrairement aux autres espèces de hamsters qui ont une répartition plus restreinte. Bien qu'il ne soit plus si courant à l'heure actuelle, cette dénomination peut encore s'utiliser, rappelant que c'est une espèce qui a le potentiel d'être présente dans de nombreux espaces. Hamster commun pourra ainsi être utilisé dans cette thèse, mais Grand hamster sera privilégié.

En anglais, *Cricetus cricetus* est appelé « common hamster », « European hamster » ou dans une moindre mesure « black-bellied hamster », en référence à la couleur noire de son ventre. Les problématiques liées à cette espèce en milieux agricoles étant plus prégnantes en Europe que sur la partie Russe de son aire de répartition, l'utilisation de « European hamster » peut se justifier pour les études portant sur ces questions et est souvent retrouvé dans la littérature scientifique. « European hamster » et « common hamster » sont tous deux utilisés dans les articles scientifiques présentés au sein de cette thèse.

Les **mammifères** ne sont pas non plus épargnés même si des données fiables sont plus compliquées à obtenir (Macdonald *et al.*, 2007). Plusieurs espèces de chiroptères utilisent ou vivent dans les milieux agricoles et sont impactées par les modifications et l'intensification des pratiques (Hutson *et al.*, 2001; Wickramasinghe *et al.*, 2004). Les populations de lièvres (*Lepus europaeus*) sont elles aussi impactées et ont connu un déclin depuis les années 60 (Smith *et al.*, 2005; Ullmann *et al.*, 2020). Mais une espèce de rongeur inféodée aux espaces cultivés en Europe a été encore davantage touchée : le **Grand hamster (*Cricetus cricetus*)** (voir encadré 3). Cette espèce a subi une diminution de son aire de répartition en Europe de 74% et en France de 94% depuis les années 70 (O'Brien, 2015; Reiners *et al.*, 2014; Surov *et al.*, 2016). Depuis juin 2020, elle est considérée en danger critique d'extinction à l'échelle mondiale par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN red list, 2020).

Biologie et évolution des populations de Grand hamster

Milieux de vie

Il y a quelques milliers d'années, l'Europe était majoritairement recouverte de forêts, tandis qu'en Europe de l'Est et en Russie, une partie conséquente du territoire était occupée par des zones de type prairies ou steppes (Blanco-Pastor *et al.*, 2019). Durant les 3 à 4 derniers millénaires, ***Homo sapiens* a développé l'agriculture à travers tout le continent**, déboisant ainsi de nombreux espaces au profit de zones ouvertes (Blanco-Pastor *et al.*, 2019; Kaplan *et al.*, 2009). Les espèces inféodées à ces milieux ouverts ont ainsi pu coloniser la majeure partie du continent aux côté de l'humain et de ses activités. C'est le cas du **Grand hamster qui a profité de ces nouveaux habitats et de l'expansion de l'agriculture** au cours des derniers millénaires pour étendre son aire de répartition (Feoktistova *et al.*, 2017; Nechay, 2000).

Cricetus cricetus est un rongeur qui vit majoritairement dans des sols intermédiaires entre argileux et sableux, typiquement du lœss, et y creuse des terriers d'une profondeur de 1 à 2

mètres comportant généralement plusieurs ouvertures (Nechay *et al.*, 1977). Dans la partie la plus orientale de son aire de répartition (en Russie principalement), il fréquente des milieux ouverts à semi-ouverts et peut être retrouvé dans des habitats relativement denses en végétation et jusqu'à 2000m d'altitude (Surov, 2018). Dans tout le reste de son aire de répartition, il est cependant **inféodé aux milieux agricoles de basse altitude** (Nechay, 2000; Tkadlec *et al.*, 2012). Seules exceptions notables, il s'est acclimaté aux milieux fortement anthropisés que constituent certains parcs urbains de villes comme à Vienne en Autriche (Flamand *et al.*, 2019; Tissier *et al.*, 2019b).

Alimentation

Le régime alimentaire de *Cricetus cricetus* peut être très varié en fonction de la nourriture à disposition. Il peut consommer les parties aériennes et souterraines des **plantes cultivées** comme des **plantes adventices ou sauvages** qui se trouvent à proximité de son terrier. Feuilles, tiges, racines, tubercules, graines, fruits à coques ou baies (Photo 1), peuvent donc tous entrer dans son régime alimentaire. De même au niveau animal, les **arthropodes, mollusques** ou autres invertébrés comme les **lombrics**, et plus **exceptionnellement certains vertébrés** (mulots, campagnols, etc.) peuvent être consommés (Nechay *et al.*, 1977; Tissier *et al.*, 2019b).

Photo 1 : Julian RAD, http://radwildlife.com
Grand hamster mangeant des mûres (*Rubus sp.*)

Hibernation et stock de nourriture

La phénologie du Grand hamster (Figure 2) est caractérisée par deux temps forts que sont la reproduction et l'hibernation. Cette phénologie, et notamment le temps passé en hibernation, est sous contrôle photopériodique et modulée par le sexe, l'âge et les conditions environnementales, notamment la disponibilité alimentaire (Siutz *et al.*, 2016a, 2018).

L'hibernation est une adaptation permettant à des organismes de passer la saison hivernale, où la nourriture est plus rare et les températures plus faibles. Pour **réduire la dépense énergétique** durant cette période, plusieurs adaptations sont possibles, telles que la baisse de l'activité (Stokkan, 1992) ou l'expression de torpeurs. Les **torpeurs** consistent en une **réduction du métabolisme suivie par une réduction de la température corporelle**, permettant ainsi de diminuer la demande énergétique et de limiter la perte d'énergie (Humphries *et al.*, 2003; Landry-Cuerrier *et al.*, 2008; Staples, 2016). Les torpeurs peuvent soient être exprimées avec un

rythme journalier (torpeurs journalières) ou bien s'étendre sur plusieurs jours, ce dernier cas étant caractéristique de l'hibernation (Ruf and Geiser, 2015). Les torpeurs des mammifères hibernants sont séparées de périodes où l'animal se retrouve à l'euthermie, et durant lesquelles différentes fonctions physiologiques primordiales peuvent s'accomplir (Humphries *et al.*, 2003). *Cricetus cricetus* réalise généralement des torpeurs de 3 à 5 jours durant lesquelles la température corporelle descend, à peu de choses près, au niveau de la température ambiante (Figure 3). Malgré la diminution de la demande énergétique, des réserves sont tout de même nécessaires pour la survie des individus. Ces **réserves** peuvent être soit **internes à l'animal – sous forme de graisse** – pour les espèces qualifiées de « fat-storing », soit **externes** – sous forme de **stocks de nourriture** – pour les espèces qualifiées de « food-storing » comme les hamsters (Humphries *et al.*, 2003). Dans tous les cas, la période avant l'hibernation doit permettre aux individus d'accumuler des réserves afin de passer l'hiver dans les meilleures conditions possibles. Le **Grand hamster** fait partie des espèces « food-storing » et il **stocke des denrées** peu périssables telles que des grains de céréales, des tubercules et des racines. Un

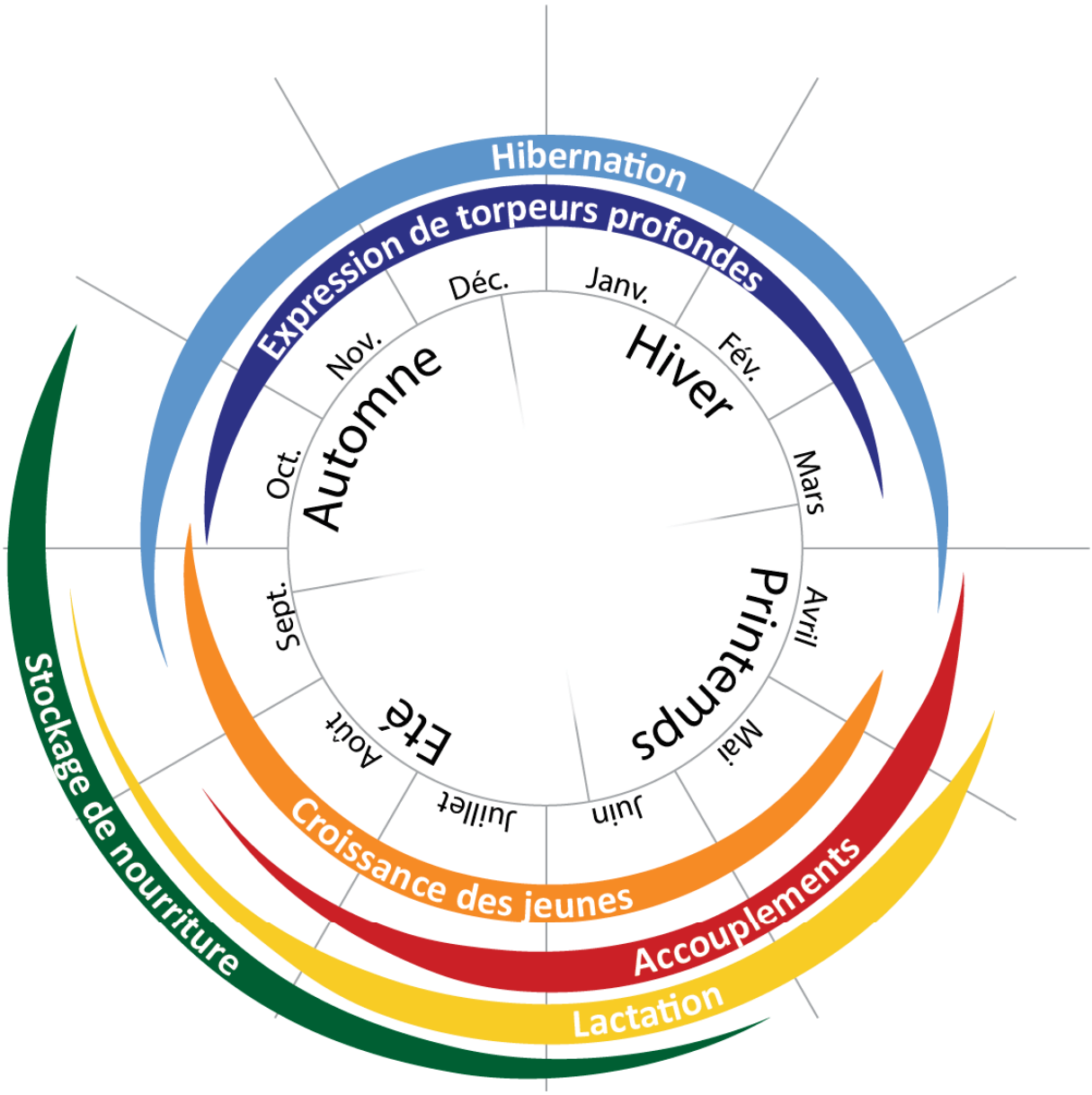


Figure 2 : Phénologie du Grand hamster. Les périodes durant les principales activités du cycle de vie du hamster sont représentées au cours de l'année. L'épaisseur du trait représentant les activités est variable en fonction du moment de l'année et décrit si l'activité est réalisée par le maximum d'individus (épaisseur la plus grande) ou si elle est observable mais n'est réalisée que par une partie des individus ou dans certaines conditions. Réalisé d'après les données de Siutz, Milesi *et al.* (population de hamsters en milieu urbain) ; Nechay *et al.*, 1977,2000 ; Kourkgy, Eidenschenck *et al.* (population sauvage en milieu agricole en France, OFB-ONCFS) ; et observations personnelles (laboratoire, expositions à une photopériode naturelle).

hamster peut stocker de grandes quantités de nourriture dans son terrier, de plusieurs kilogrammes à plusieurs dizaines de kilogrammes (Nechay *et al.*, 1977).

Il arrive toutefois que chez certains hibernants, des individus entrent en hibernation alors que de la nourriture est encore disponible dans l'environnement. Cela semblerait indiquer que l'économie d'énergie liée aux torpeurs ne soit pas le seul avantage de l'hibernation, mais que d'autres paramètres comme la réduction du risque de prédation puissent entrer en jeu (Bieber

et al., 2014; Constant *et al.*, 2020).

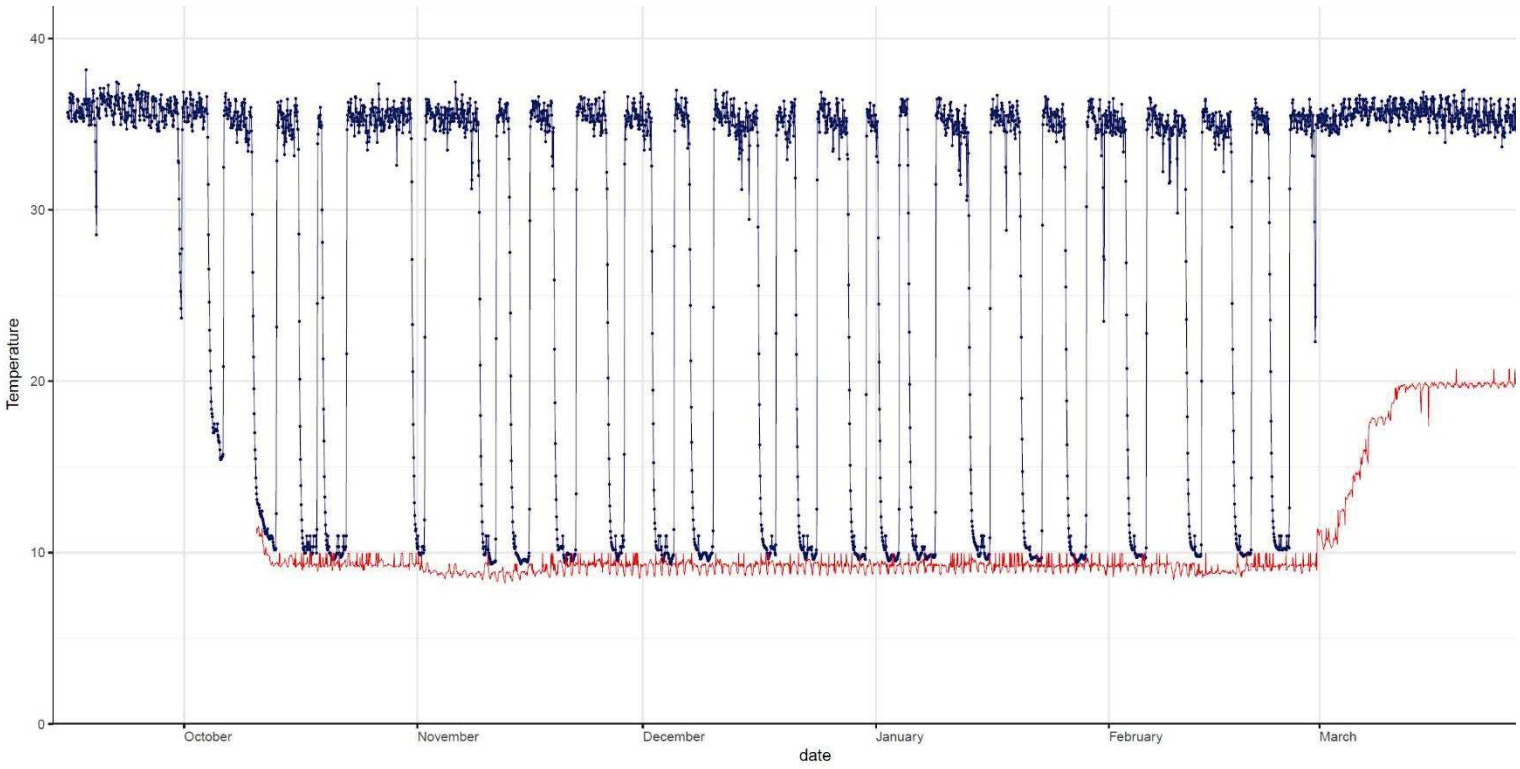


Figure 3 : Pattern d'évolution de la température d'un Grand hamster durant la période d'hibernation. La courbe bleue décrit l'évolution de la température corporelle, mesurée en intra-péritonéal au moyen d'un enregistreur automatique (i-Button). La courbe rouge indique la température ambiante de la pièce où se situait le hamster.

Reproduction et densité de populations

Le Grand hamster est considéré comme solitaire, et les interactions entre les deux sexes n'ont lieu principalement que pour l'accouplement (Nechay *et al.*, 1977; O'Brien, 2015). **L'investissement dans la reproduction** peut être **important et la descendance nombreuse**. Une femelle a généralement 4 à 9 petits par portée, et peut produire 2 à 3 portées par an, voir même plus dans certaines conditions (Nechay *et al.*, 1977; O'Brien, 2015). Cela est possible grâce à un œstrus post-partum, la femelle étant réceptive pour être fécondée dans les jours qui suivent la naissance des premiers jeunes. Cela lui permet de mettre bas une nouvelle portée dès que la précédente est en âge d'être sevrée (lorsque les jeunes ont entre 3 et 5 semaines). La reproduction peut être réussie pour des accouplements ayant lieu entre mi-avril et mi-août. Dans des **conditions favorables**, tout cela a pu mener durant le XX^{ème} siècle à des **explosions de populations**, avec des densités de plusieurs dizaines à plusieurs milliers d'individus par hectare (Nechay *et al.*, 1977). Les **dégâts provoqués aux cultures** par de telles quantités de hamsters ont fait de lui un **animal considéré comme nuisible** (voir encadré 4). Par conséquent, durant les 3 premiers quarts du siècle passé, des centaines de milliers voir des millions de hamsters étaient tués chaque année dans de nombreux pays d'Europe (Nechay *et al.*, 1977).

Déclin et situation actuelle

La situation du Grand hamster a depuis bien changé. Il est maintenant inscrit en annexe II de la convention de Berne décrivant les espèces de faune **strictement protégées**, et protégé par la directive habitat dans de nombreux pays européens, notamment en France depuis 1993 (Nechay, 2000; Tissier *et al.*, 2019a). *Cricetus cricetus* avait un statut de conservation qui était considéré par l'IUCN comme 'préoccupation mineure' jusqu'en 2020. Il est maintenant considéré '**en danger critique**', le statut le plus menacé avant l'extinction en milieu naturel (IUCN red list, 2020). En effet, **son aire de répartition a diminué dans à peu près toutes les régions** où il était présent au courant du siècle dernier, surtout en Europe occidentale mais aussi plus récemment en Europe centrale et de l'Est (Figure 4, Surov *et al.*, 2016). C'est par exemple le cas en Pologne et en république Tchèque où les populations ont déjà significativement régressé (Tkadlec *et al.*, 2012; Ziomek and Banaszek, 2007). *Cricetus cricetus* a déjà disparu ou régressé dans de nombreuses provinces d'Europe de l'Est et de Russie où il était présent, et si l'évolution des populations continue sur la même lancée il pourrait disparaitre de plus de 70% de ces provinces (d'après les données Surov *et al.*, 2016). Sur la partie occidentale, par exemple dans la région regroupant la Belgique, les Pays-Bas et le Land allemand de Rhénanie-du-Nord-Westphalie, le hamster a décliné de plus de 99% lors des dernières décennies (La Haye *et al.*, 2012). En France le hamster n'est historiquement présent qu'en **Alsace**. Dans cette région, il a disparu de la grande majorité de son aire de répartition historique (Figure 5) et **n'est plus présent que dans 18 communes en 2019 contre les 329 communes de présence en 1972**. Les effectifs associés sont très faibles (722 terriers recensés) mais semblent s'être stabilisés ces dernières années (données OFB-ONCFS). Cependant, la majorité des effectifs actuels se concentrent sur quelques zones restreintes, ce qui rend la population régionale toujours vulnérable.

Encadré 4 – Terminologie

Nuisibles ?

Comment qualifier des espèces qui parfois occasionnent des dérangements aux activités humaines ? Le terme de nuisible a officiellement été remplacé en France par « **espèce susceptible d'occasionner des dégâts** », afin d'éviter la ségrégation incorrecte des espèces qui nous entourent en animaux utiles et animaux nuisibles. Ce terme est cependant difficile à abandonner bien que jugé inadapté depuis les années 70 voire avant, puisqu'il est toujours utilisé par de nombreuses personnes (Micoud, 1993).

De nombreuses espèces animales sont ou ont été considérées comme nuisible, notamment le Grand hamster et plusieurs de ses prédateurs (renard, fouine,…). Mais cela peut aussi se rapporter aux invertébrés qui causent des dommages aux cultures. Pour ces espèces de faune invertébrée, un terme plus neutre que « nuisible » peut être « un ravageur », ou « **ravageur des cultures** ». C'est ce terme qui sera privilégié dans ce document.

En anglais est utilisé le terme de « ***pest species*** », ou plus rarement et moins récemment « *pestiferous species* », les pestes ou les espèces apportant la peste. A l'instar de « nuisible », ces termes ne sont pas non plus neutres.

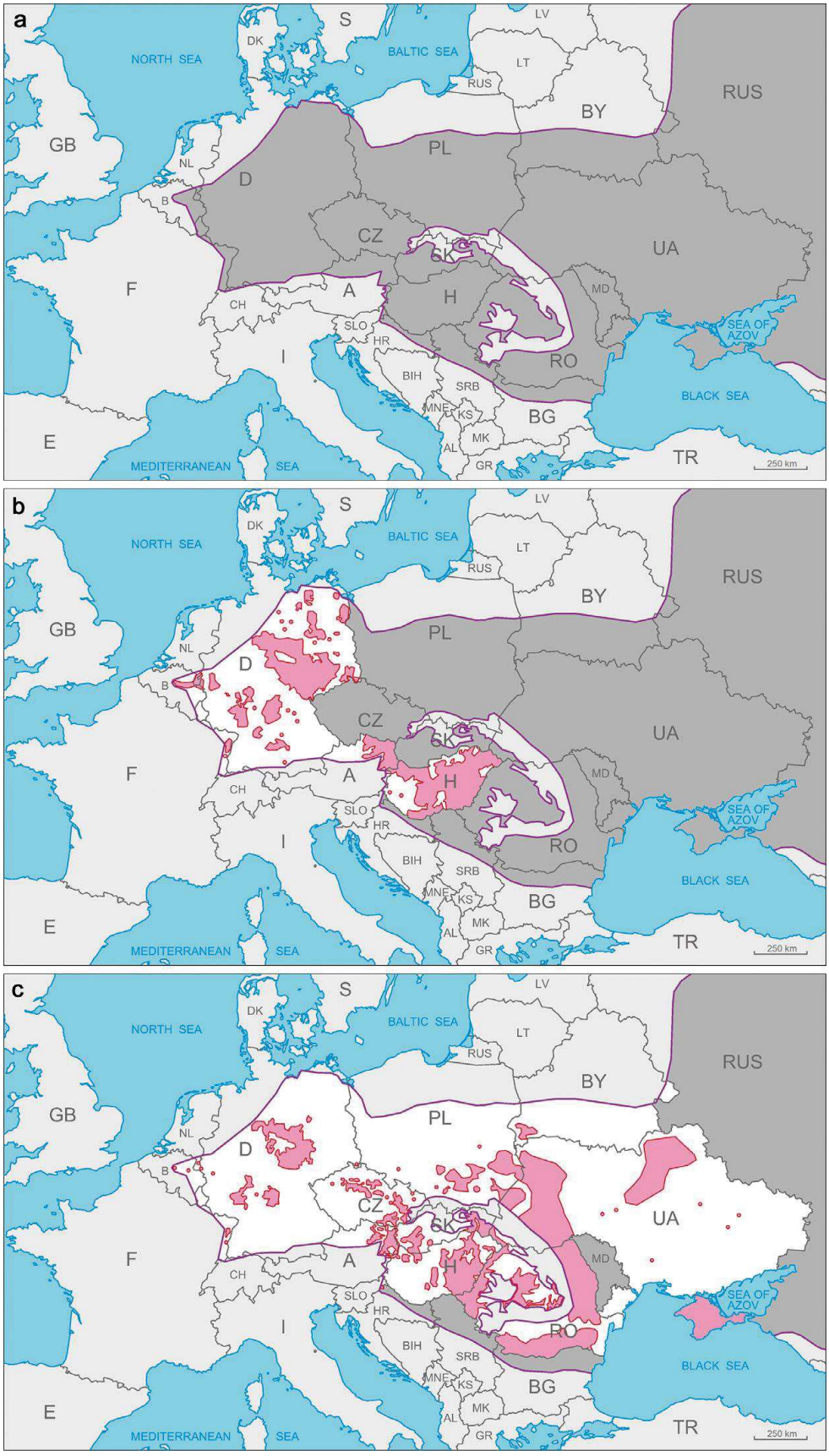


Figure 4 : Aire de répartition de *Cricetus cricetus* en Europe. (a) Répartition avant 1982 (gris foncé, contour violet; s'applique aussi aux cartes b et c). **(b)** Les mises à jour à partir de 1998 montrent un fort déclin dans les populations de hamster en Europe de l'Ouest. **(c)** Statut en 2015 de la distribution en Europe, avec un déclin encore plus prononcé en Europe de l'Ouest et une baisse remarquable en Europe centrale et de l'Est. En l'absence de données récentes, la répartition est laissée inchangée en gris foncé. L'évolution de l'aire de répartition récente en Russie n'est pas représentée sur cette figure. Figure tirée de Surov *et al.*, 2016.

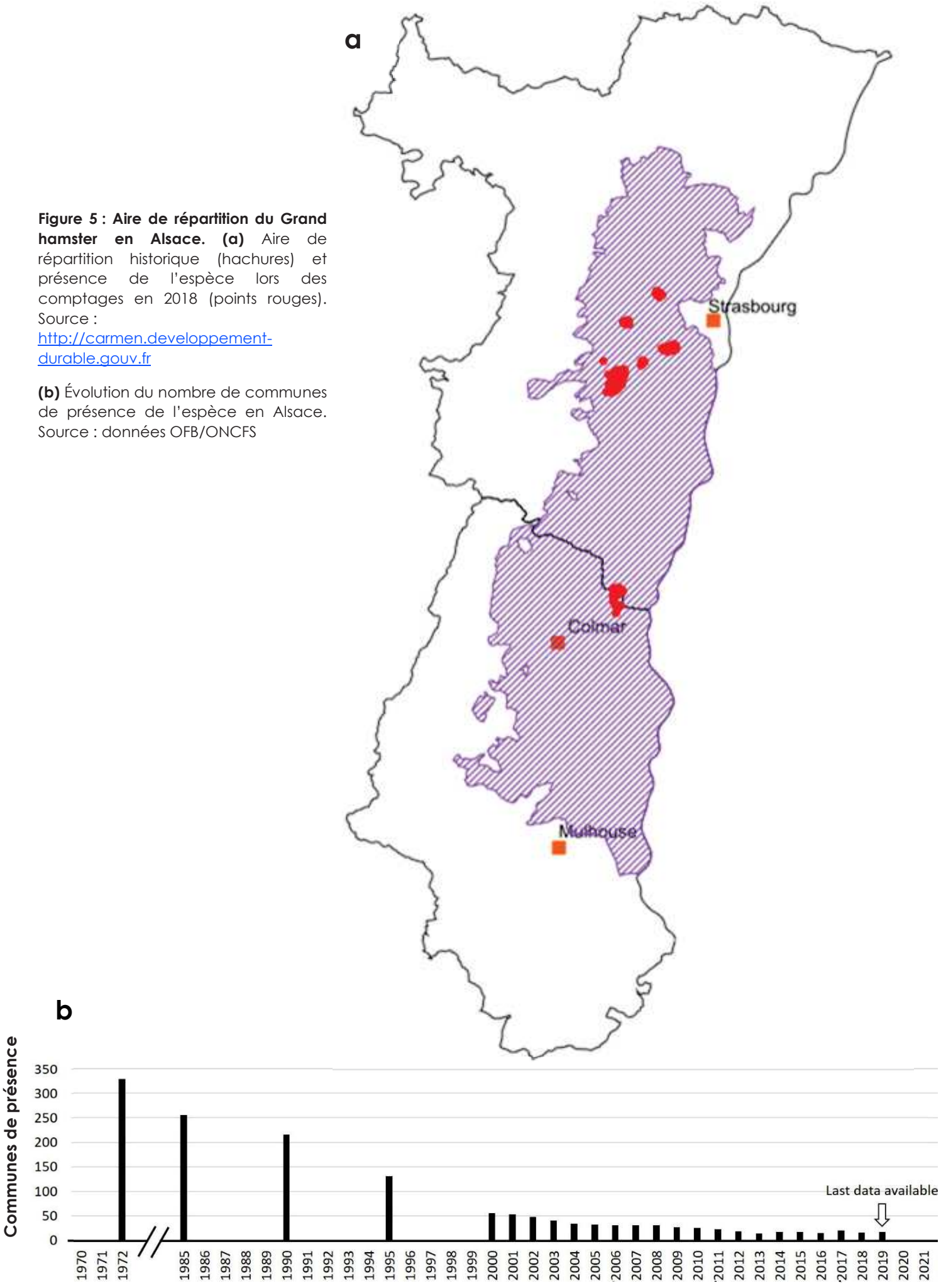


Figure 5 : Aire de répartition du Grand hamster en Alsace. (a) Aire de répartition historique (hachures) et présence de l'espèce lors des comptages en 2018 (points rouges). Source : http://carmen.developpement-durable.gouv.fr

(b) Évolution du nombre de communes de présence de l'espèce en Alsace. Source : données OFB/ONCFS

Causes du déclin

Différentes explications ont été proposées pour expliquer le déclin des populations de hamster. Les **millions de hamsters tués** à travers l'Europe chaque année au milieu du siècle dernier, que ce soit pour la **fourrure** ou pour **lutter contre les dégâts occasionnés**, ont pu jouer un rôle dans le déclin des populations. Cependant, ce sont principalement les mâles qui étaient capturés alors que c'est la survie des femelles qui semble être déterminante pour les paramètres démographiques (Ulbrich and Kayser, 2004). De plus, **ces pratiques n'ont plus court** mais l'état de conservation des populations ne s'est pas amélioré.

Un autre facteur de mortalité majeur est la **prédation**. En effet, de nombreuses espèces sont prédatrices du Grand hamster (Figure 6), notamment le renard (*Vulpes vulpes*), des rapaces (nocturnes et diurnes), des mustélidés ou des chats domestiques (*Felis sylvestris catus*) (Hędrzak *et al.*, 2018; Kayser *et al.*, 2003; La Haye *et al.*, 2020; Villemey *et al.*, 2013). Cela peut être accentué par certaines pratiques agricoles menant à l'absence de couvert végétal telles que des moissons précoces, des cultures de printemps ou la monoculture (Ulbrich and Kayser, 2004). En effet, l'augmentation de la taille des parcelles et la baisse de leur diversité entraîne une augmentation des distances à parcourir et par conséquent la vulnérabilité par rapport aux prédateurs. Il faut cependant garder à l'esprit que la **prédation est un paramètre naturel** de la dynamique des populations de hamsters. Bien que pouvant être accentuée par les

Figure 6 : Prédateurs au niveau de terriers de hamsters. D'en haut à gauche à en bas à droite : Hibou moyen duc (*Asio otus*), Faucon crécerelle *(Falco tinnunculus)* ayant attrapé un hamster juvénile, Renard roux (renardeau), Fouine *(Martes foina)*, Chat domestique, Putois d'Europe *(Mustela putorius)*, Belette d'Europe (*Mustela nivalis)*. Photos : Office Français pour la Biodiversité (OFB-ONCFS)

activités humaines, elle ne doit pas en elle-même être considérée comme un danger pour l'espèce.

D'autres paramètres naturels qui influent sur la mortalité sont les **maladies et les parasites** (Monecke, 2014). Leur impact sur la mortalité totale semble toutefois limitée (Kayser *et al.*, 2003). Des bactéries intestinales telles que *Lawsonia intracellularis* peuvent être retrouvées chez les hamsters d'élevage et augmenter la mortalité hivernale chez les juvéniles (Capber *et al.*, 2017), mais leur effet chez des individus sauvages régulièrement confrontés à de nombreux pathogènes reste inconnu. La mortalité hivernale des hamsters est une importante cause de mortalité (Kayser *et al.*, 2003; Nechay, 2000), mais en dehors des cas avérés de *Lawsonia*, la cause de cette mortalité n'est pas déterminée. Les autopsies ne révélant aucune pathologie, on parle « d'échec d'hibernation », comme si les hamsters entrés en torpeur ne parvenaient pas à revenir à l'euthermie.

On peut enfin citer les **activités agricoles** (labour, moisson, etc.) pour lesquels des cas de mortalité sont souvent documentés mais leur impact reste limité (Kayser *et al.*, 2003; Nechay *et al.*, 1977). Outre la mortalité directe, d'autres facteurs influencent la biologie de l'espèce et peuvent être en cause dans le déclin observé.

L'emprise des constructions humaines limite les milieux disponibles pour l'agrifaune et contribuent à isoler les populations les unes des autres, notamment en raison des infrastructures de transport (autoroutes, voies ferrées,…) (Ulbrich and Kayser, 2004). La fragmentation de l'habitat peut aussi être due aux modifications agricoles telles que le remembrement et la monoculture, des cultures non favorables pouvant faire obstacle au développement des populations et à la dispersion des individus (Tissier, 2017). La **fragmentation de l'habitat et l'isolement de populations** sont la cause d'une baisse de la diversité génétique qui met en danger la survie des populations à moyen ou long terme (Banaszek *et al.*, 2012, 2011; Reiners *et al.*, 2011, 2014). Des populations aux effectifs trop faibles risquent en effet de disparaitre en raison de la stockasticité des conditions environnementales ou démographiques (Ulbrich & Kayser 2004). L'effondrement des populations de hamsters ne semble pas avoir grandement affecté la diversité génétique totale sur de larges zones, mais plutôt la diversité génétique des populations, isolées les unes des autres, qui connaissent alors un risque d'extinction plus important (La Haye *et al.*, 2012; Reiners *et al.*, 2014).

Les **changements climatiques** peuvent également impacter la biologie de ce rongeur hibernant. Une étude de Tissier et collaborateurs (2016) a en effet montré que l'augmentation des précipitations hivernales est l'un des deux principaux paramètres qui expliquent la diminution de la masse des hamsters à la sortie de l'hibernation (de 21% depuis 1937). Le ou les facteurs expliquant cela ne sont pas encore déterminés, mais les pluies hivernales qui remplacent souvent la neige et le gel suite au réchauffement climatique, modifient les conditions d'humidité et de température du sol. Cela pourrait entraîner le pourrissement des stocks de nourriture, ou directement influencer l'hibernation du hamster en augmentant la dépense pour lutter contre le froid, voire inonder les terriers.

Certains auteurs avancent, pour expliquer l'évolution des populations de hamster, l'implication potentielle de **pollutions sonores ou lumineuses**. Concernant les premières, elles ne semblent

pas affecter grandement ce rongeur car la position de ses terriers n'est pas déterminée par le niveau de bruit ambiant (Flamand *et al.*, 2019). Un retard de la reproduction en raison d'une modification de l'horloge circannuelle (déterminante pour synchroniser les différentes périodes du cycle de vie (Figure 2) avec les conditions extérieures) due à la pollution lumineuse, aux abords des villes, villages et routes, est avancée comme une autre cause menaçant les populations de hamster (Monecke, 2014; Surov *et al.*, 2016). Cependant, aucune étude scientifique montrant cela ne semble avoir été publiée jusqu'alors. Le maintien de populations de hamsters au sein ou en périphérie de villes indique que la pollution lumineuse n'est en tout cas pas rédhibitoire pour la survie d'une population viable.

La **diminution de la reproduction** est quant à elle identifiée par différents auteurs comme un des principaux facteurs impliqués dans la diminution ou la stagnation à de faibles effectifs des populations de hamster (IUCN red list, 2020; La Haye *et al.*, 2014; Monecke, 2014; Surov *et al.*, 2016). En effet, les observations récentes indiquent un taux de reproduction bien plus faible que les 2 à 3 portées par an de 4 à 9 hamsters en moyenne qui étaient connues pour l'espèce. En France, une étude de Kourkgy et collaborateurs (2019; 2019a) portant sur le suivi de la reproduction de 62 femelles en milieu naturel a mis en évidence un taux de reproduction de 0,90 ± 0,95 portées par femelle et 2,67 ± 1,47 jeunes par portée. Les pratiques agricoles sont une

des principales explications avancées pour cette baisse de la reproduction observée dans les populations sauvages.

Pratiques agricoles et alimentation

L'évolution des pratiques agricoles qui a eu lieu ces dernières décennies est avancé par de nombreux auteurs comme une cause majeure du déclin des populations de hamsters (*e.g.* (O'Brien, 2015; Weinhold, 2008). La **monoculture et la pluviométrie** évoquée précédemment, expliquent conjointement une **baisse de 21% dans la masse corporelle des hamsters à la sortie de l'hibernation depuis 1937** (Mathilde L Tissier *et al.*, 2016). Cette monoculture qui s'est développée, avec l'ensemble des pratiques agricoles qui l'accompagnent, semble ainsi être un facteur clé pour les populations de hamster. Outre leur effet sur la prédation et la fragmentation de l'habitat évoquées précédemment, les pratiques agricoles peuvent impacter fortement ce rongeur en affectant son alimentation. En effet, l'alimentation et la nutrition qui en découle sont un paramètre primordial pour la fitness des espèces animales, à différents stades de leur vie (voir encadré 5). Concernant le Grand hamster, les études passées se sont surtout penchées sur l'étude de son régime alimentaire sans s'intéresser aux effets sur sa biologie (Tissier *et al.*, 2019b). Elles ont permis de mettre en évidence que ce hamster peut avoir une **nourriture très diversifiée, variable en fonction de la disponibilité alimentaire** et qu'il a de manière générale un **régime opportuniste**. Cependant, la diversité de la ressource alimentaire à disposition du hamster a diminué avec l'essor de l'agriculture industrielle. Les systèmes de

Encadré 5

Alimentation et nutrition

La nutrition est un paramètre prépondérant pour la vie des organismes. Ceux-ci peuvent acquérir grâce à leur alimentation les éléments nécessaires à leur structure et leur métabolisme. Si l'alimentation est limitée et ces éléments non disponibles dans des quantités suffisantes, cela peut porter atteinte à la santé ou la survie des individus (Dolezal and Toth, 2018; Parker *et al.*, 2009). L'alimentation, surtout dans le domaine de l'écologie comportementale, a essentiellement été abordée à travers la théorie de l'approvisionnement optimale (*optimal foraging theory*), qui repose principalement sur un paramètre de la nutrition qui est l'acquisition d'énergie (Belovsky, 1984; Stephens et Krebs, 1986). En effet, la quantité d'énergie disponible est particulièrement importante pour les animaux à différents stades de leur vie. Par exemple, le maintien d'un bilan énergétique positif sur le long terme est une problématique importante pendant les périodes de pénurie alimentaire comme cela peut être le cas en hiver.

Cependant, l'énergie n'est qu'un paramètre de la nutrition, majoritairement lié à la quantité de nourriture plutôt qu'à sa qualité. Les études scientifiques se sont d'ailleurs beaucoup intéressées à la disponibilité alimentaire en termes de quantité mais moins en termes de qualité (Birnie-Gauvin *et al.*, 2017). Cette qualité est déterminée par la composition de la nourriture en micro- et macronutriments. Les micronutriments sont des constituants ou composés de la nourriture présents en faibles quantités, mais leur acquisition est primordiale pour le bon fonctionnement des organismes vivants (Combs, 2012; Soetan *et al.*, 2010). Ils regroupent les sels minéraux et les vitamines. Les macronutriments rassemblent les protéines, lipides et glucides, et leurs sous-composantes (Kim *et al.* 2012, Raubenhaimer & Simpson 2018). Le contenu en protéines dans le régime est particulièrement important pour la croissance et la reproduction, puisque les protéines représentent la seule source d'azote et d'acides aminés essentiels pour les animaux (Bowen *et al.*, 1995; Dryden, 2011; Felton *et al.*, 2018; Kyriazakis *et al.*, 1990; Parker *et al.*, 2009). Concernant les lipides, en plus d'être des molécules fortement énergétiques, leur composition en acides gras (le degré de saturation, le ratio oméga6/oméga3) est aussi un aspect important de la qualité du régime alimentaire, notamment chez les espèces hibernantes (Geiser, 1991; Geiser *et al.*, 1994; Giroud *et al.*, 2018; Ruf and Arnold, 2008; Munro *et al.*, 2005). Les glucides peuvent quant à eux être transformés en lipides au moyen de la lipogenèse, ou être directement utilisés par les organismes. Ils sont primordiaux notamment pour le fonctionnement cérébral mais peuvent être synthétisés à partir du glycérol (lipides) ou des acides aminés (protéines) grâce à la néoglucogenèse (Gerich *et al.*, 2001).

Les animaux doivent donc adapter leur alimentation en fonction de leurs besoins et de la disponibilité alimentaire afin de pouvoir acquérir l'énergie et les nutriments dont ils ont besoin. Cependant, les activités humaines apportent des contraintes supplémentaires pour l'de nombreuses espèces et peuvent fortement affecter leur fitness (Birnie-Gauvin *et al.*, 2017).

polycultures ont laissé la place à une **situation où le maïs** (*Zea mays*) **et le blé** (*triticum sp.)* **sont prédominants**, tandis que des cultures comme l'avoine, l'orge ou le tournesol ont fortement régressé (Mathilde L Tissier *et al.*, 2016). Les plantes adventices sont une composante importante du régime du hamster tant en terme de quantité que de diversité alimentaire (Tissier *et al.*, 2019), mais elles ont fortement régressé dans les parcelles agricoles (Bretagnolle and Gaba, 2015).

Des expérimentations réalisées à l'IPHC ces dernières années ont commencé à explorer l'influence du régime alimentaire sur le Grand hamster. La comparaison des effets de 2 régimes, l'un riche en lipides et l'autre en protéines, administrés de la période qui précède l'hibernation à la fin de la reproduction, a montré que le régime protéique était plus favorable pour le succès reproducteur. Cela a pu être dû à la fois à des effets directs sur la croissance des jeunes, mais aussi éventuellement à une meilleure épargne énergétique des parents pendant l'hibernation précédant la reproduction (Weitten *et al.*, 2018). Par ailleurs, Tissier *et al.* (2017) ont mis en évidence qu'un **régime composé principalement de maïs** entraînait des **carences** en vitamine B3, se traduisant par des problèmes de santé et comportementaux, notamment de l'**infanticide menant à un échec de la reproduction** chez plus de 90%des mères. De plus, l'équipe a montré qu'un régime à base de blé pouvait permettre une reproduction correcte mais uniquement lorsqu'une forte **supplémentation protéique** était possible, en l'occurrence en vers de terre, une supplémentation en trèfle s'étant révélée insuffisante. À ensuite été réalisée une étude en conditions semi-naturelles (enclos) à laquelle j'ai pris part. Nous avons testé l'effet soit de cultures seules (monoculture) de blé ou de maïs, ou d'un mélange de tournesol (*Helianthus annuus*), luzerne (*Medicago sativa*), blé et maïs (culture associée) sur la reproduction des hamsters et la biodiversité d'adventices et d'invertébrés. Les résultats ont montré que la **monoculture**, qu'elle soit de blé ou de maïs, était moins propice au développement de plantes adventices et **moins riche en invertébrés**, et ne permettait ainsi pas de fournir des ressources alimentaires supplémentaires au hamster pour pallier les carences observées dans les études précédentes (Figure 7). Nous avons donc observé un **mauvais succès reproducteur et un taux de mortalité plus élevé** dans ces enclos monoculturaux qu'au sein des enclos ensemencés avec plusieurs plantes simultanément (Tissier, **Kletty** *et al.*, 2018).

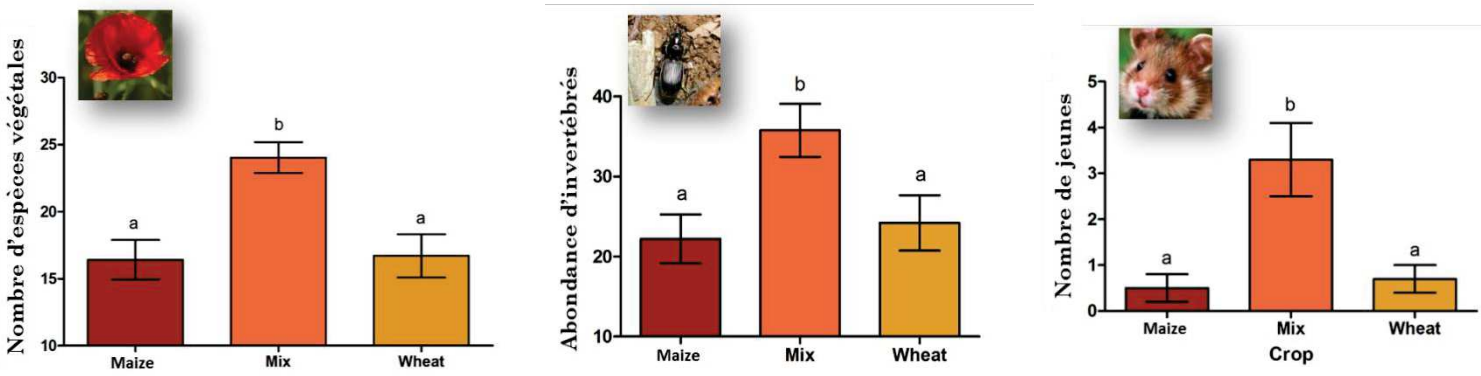


Figure 7 : Effet de la monoculture ou d'une association de cultures sur la biodiversité et le hamster. Résultats de l'étude réalisée dans des mésocosmes composé de monoculture de blé ou de maïs, ou d'une association de blé, maïs, tournesol, et luzerne, sur **(a)** la richesse floristique, **(b)** l'abondance d'invertébrés épigés, et **(c)** le succès reproducteur du Grand hamster en terme de nombre maximal de jeunes observés après émergence du terrier. D'après Tissier, Kletty *et al.*, 2018

Ainsi la monoculture en tant que telle et *a fortiori* de maïs, apparait comme défavorable pour le hamster, de même que le manque de diversité animale et végétale disponible pour compléter le régime alimentaire de cette espèce.

Des pratiques agricoles permettant une plus grande diversité, à différentes échelles, semblent donc nécessaires. Des expérimentations en milieu naturel ont été menées en ce sens, afin de tester l'intérêt de couverts végétaux et cultures associées pour le hamster. Un intérêt pour la biodiversité au sein des parcelles, notamment celle des *Carabidae*, a pu être mise en évidence, mais les conditions expérimentales et les effectifs de hamsters présents n'ont pas permis d'en tirer des conclusions pour ce rongeur (données CARA, OFB-ONCFS non publiées). Concernant la nutrition du Grand hamster, il est indispensable de mieux comprendre i) l'importance des plantes adventices ou des invertébrés comme ressources alimentaires complémentaires, ii) la sélection alimentaire qui peut être effectuée par cette espèce et iii) l'effet de son alimentation sur sa biologie et sa physiologie (Tissier *et al.*, 2019). Des premières expérimentations allant en ce sens ont été débutées dans la thèse de Tissier (2017) et seront reprises au sein de ce travail.

Les menaces qui pèsent sur le Grand hamster sont donc liées aux différentes pratiques qui ont cours dans les milieux agricoles. Le partage des problématiques avec de nombreuses autres espèces de ces milieux, la sensibilité de ce rongeur aux conditions de son environnement et les efforts qui sont menés pour améliorer la situation de ses populations font du Grand hamster une espèce parapluie. En effet sa protection a le potentiel d'améliorer la situation pour de nombreuses autres espèces et problématiques liées à ces espaces.

De nombreux enjeux liés à l'agriculture

Des pratiques agricoles bénéfiques pour la biodiversité

Une nourriture adaptée pour le Grand hamster et la biodiversité des milieux agricoles dans son ensemble passe par la mise en place de **pratiques agricoles favorables** à cette biodiversité. Nombre de ces pratiques ont déjà pu être mises en évidence par des études scientifiques. **L'agriculture biologique**, dans sa définition même et notamment à travers l'absence de pesticides et intrants de synthèse, est favorable à de nombreuses espèces en comparaison avec l'agriculture conventionnelle (Barré *et al.*, 2018a; Beecher *et al.*, 2002; Macdonald *et al.*, 2007; Wintermantel *et al.*, 2019; Zellweger-Fischer *et al.*, 2018). Mais que ce soit en agriculture biologique ou non, beaucoup de facteurs ont une grande influence. C'est notamment le cas de la présence et de la **diversité d'habitats naturels ou semi-naturels** dans l'espace agricole. Ces habitats peuvent être des bois, des haies, des pierres du bois mort ou des feuilles, ou simplement des espaces laissés non cultivés tels que les jachères, et ils sont bénéfiques à de nombreuses espèces comme les pollinisateurs, de nombreux autres arthropodes, des reptiles, oiseaux ou mammifères (Alaux *et al.*, 2017; Altieri, 1999; Badenhausser *et al.*, 2020; Goulson *et al.*, 2015; Lecq *et al.*, 2018, 2017; Liu *et al.*, 2015; Minarro *et al.*, 2018; Zellweger-Fischer *et al.*, 2018, 2011). La mise en place de **bandes enherbées ou de bandes fleuries** en bordure des parcelles est également favorable à ces espèces, notamment les pollinisateurs et autres arthropodes (Albrecht *et al.*, 2020; Beecher *et al.*, 2002; Pywell *et al.*, 2015). La **taille des**

parcelles a également un fort impact, des parcelles plus petites augmentant la diversité à l'échelle du paysage et favorisent de nombreuses espèces (*e.g.* Ullmann *et al.*, 2020). De la même manière, la **rotation des cultures et leur diversification** favorise la faune de ces milieux (Altieri, 1999; Bertrand *et al.*, 2016; Zellweger-Fischer *et al.*, 2018). D'autres pratiques permettent de favoriser la biodiversité en agissant au sein des parcelles agricoles. C'est le cas de la **réduction des pesticides ou autres intrants** et des méthodes de **lutte biologique** (Catarino *et al.*, 2019a; Gaba *et al.*, 2016; Geiger *et al.*, 2010; Goulson *et al.*, 2015). Augmenter la diversité végétale dans les parcelles est aussi efficace. Cela peut se faire sur une échelle temporelle en mettant en place des **couverts végétaux** entre deux cultures, comme par exemple des CIPAN (Cultures Intermédiaires Piège à Nitrates) (Alaux *et al.*, 2017; Barré *et al.*, 2018b). Cette diversité végétale peut également être augmentée à un temps 't', grâce à l'utilisation de **cultures associées** ou de **plantes de couverture**, c'est-à-dire la culture de plusieurs plantes différentes dans la même parcelle (Minarro *et al.*, 2018; Norris *et al.*, 2017; von Redwitz *et al.*, 2019). L'apport de **matière organique** favorise la vie du sol, des micro-organismes à la macrofaune comme les vers de terre (Bai *et al.*, 2018; Bronick and Lal, 2005). Un dernier élément, et non des moindres, est la **réduction ou l'absence de travail du sol** qui est un facteur favorable à la diversité des organismes, de la faune du sol jusqu'au sommet de la chaîne trophique (Altieri, 1999; Barré *et al.*, 2018a, 2018b; Chen *et al.*, 2020; Norris *et al.*, 2016; Sapkota *et al.*, 2012).

Les engagements en faveur de la biodiversité

Que ce soit dans les milieux agricoles ou dans d'autres écosystèmes, la biodiversité est un facteur qui reçoit un intérêt croissant de la part des décideurs. Des **décisions, plans et engagements** peuvent être pris, mais ces derniers ne sont bien **souvent pas tenus, ou de manière incomplète**. En 2011, l'Union Européenne (UE) a lancé le plan « EU Biodiversity Strategy to 2020 » devant permettre, d' « arrêter la perte de la biodiversité et la dégradation des services écosystémiques dans l'UE d'ici 2020, et de les restaurer autant que possible, tout en renforçant la contribution de l'UE à la lutte contre la perte de la biodiversité dans le monde » (European commission, 2011). Ce plan faisait suite à la mise en place des objectifs d'Aichi par la Convention sur la Diversité Biologique des Nations Unies (Convention sur la Diversité Biologique, 2011). Cependant, la Politique Agricole Commune (PAC) définie pour la période 2014-2020, qui aurait eu vocation à traduire ces engagements par des mesures à la hauteur des enjeux, ne permettait pas de remplir les objectifs de la Stratégie Biodiversité (Pe'er *et al.*, 2014). En effet, de nombreuses menaces pèsent encore à l'heure actuelle sur la biodiversité, malgré les 66 milliards d'euros dépensés pour la préserver dans le cadre de la PAC 2014-2020 (Cour des Comptes Européenne, 2020). Au niveau national, on peut également prendre l'exemple du plan Écophyto 2018 en France qui devait permettre la diminution de moitié des pesticides entre 2008 et 2018. Cependant, lui non plus n'a pas rempli ses objectifs, puisque l'utilisation des produits phytosanitaires n'a pas significativement diminuée durant cette période (Hossard *et al.*, 2017). Un second exemple national est la loi pour la reconquête de la biodiversité, promulguée en 2016, qui bien qu'ambitieuse s'est révélée peu mise en œuvre et insuffisante (Bougrain Dubourg and FEREY, 2020).

Malgré l'existence de pratiques agricoles favorables à la biodiversité et une volonté politique affichée, les menaces qui pèsent sur la biodiversité sont toujours **d'actualité. Cela indique que**

des pratiques plus vertueuses semblent complexes à mettre en place et que de **nombreux facteurs entrent en jeu**, tant au niveau économique, politique et social qu'écologique.

Une problématique complexe

Produire une nourriture suffisante pour une population croissante

La **vocation première de l'agriculture** est de produire une alimentation permettant de **nourrir la population**. Cette dernière a doublé au niveau mondial en moins de 50 ans, atteignant les 7,8 milliards en 2020 (United nations, 2019). La 'révolution verte' et les modifications des pratiques agricoles qui l'ont accompagnée nous a mené dans une situation où la production agricole totale est suffisante pour nourrir l'ensemble de l'humanité (mais l'accès à la nourriture n'est pas garanti malgré sa disponibilité théorique) (Gomiero *et al.*, 2011). Cependant la **population et ses besoins alimentaires continuent d'augmenter**, et ils pourraient être de 70 à 100% plus élevés d'ici 2050 (Gomiero *et al.*, 2011; Kopittke *et al.*, 2019). En moyenne par personne, il faut ainsi produire plus de nourriture sur une surface moins grande, ce qui constitue à la fois un défi pour l'agriculture et une menace pour les agroécosystèmes (Horrigan Leo *et al.*, 2002)

Difficultés financières du monde agricole

Pour le moment il n'y a pas de manque dans la production alimentaire totale à l'échelle mondiale et nous sommes plutôt dans une situation de concurrence entre les principaux producteurs pour écouler les productions (Peyronnard, 2019). La concurrence mondiale et le système agricole en place entraînent une course à toujours plus de production à des coûts moindres, se traduisant notamment par l'augmentation de la taille des exploitations. Les **difficultés financières** qui en découlent affectent fortement la profession agricole. En France, les moyennes et grandes exploitations ont un **endettement** de 192 000€ en moyenne (en 2016) (Peyronnard, 2019). 14% des actifs non-salariés dans le domaine agricole ont un **revenu négatif**, et ce chiffre s'élèverait à 50% sans les subventions perçues (Agreste, 2018). Ainsi, le secteur agricole subit des difficultés financières conséquentes qui rendent d'autant plus compliquée la considération d'enjeux moins directs.

Photo 2 : Érosion dans une parcelle de maïs. Photo prise le 5 juin 2016 en Alsace (Steinseltz, 67), au bas d'une parcelle de maïs en légère pente, après quelques pluies printanières. Photo Florian Kletty

Réchauffement climatique et impact pour l'agriculture

Les difficultés du monde agricole risquent d'être accentuées par les changements globaux actuels. En effet, les **températures** plus élevées et les **phénomènes climatiques extrêmes** engendrés par la modification du climat pourraient mener à des **chutes significatives de rendement**, à quoi s'ajoute une augmentation des **ravageurs** et des **maladies** des cultures (Rosenzweig *et al.*, 2001). L'agriculture va donc devoir s'adapter aux modifications environnementales à venir pour permettre de maintenir une production alimentaire adaptée (Fischer *et al.*, 2002).

Dégradation et perte des sols

Il y a encore d'autres paramètres que l'agriculture va devoir prendre en compte à l'avenir, notamment la santé de ses sols. En effet, les sols sont le support essentiel pour l'agriculture mais de **nombreux sols sont déjà détériorés suite aux pratiques agricoles** (Amundson *et al.*, 2015; Smith *et al.*, 2016). Cela se traduit par une **baisse du taux de matière organique** et de la concentration en nutriments, une altération de la structure du sol (**compaction**), la **baisse de**

l'activité biologique, la **salinisation** (accumulation de sels en surface des sols suite à une forte évaporation et un faible lessivage, en lien avec l'irrigation) ou même directement la perte du sol à travers **l'érosion** (photo 2) (Bronick and Lal, 2005; Dijk *et al.*, 2005; Kopittke *et al.*, 2019; Y. Li *et al.*, 2020; Smith *et al.*, 2016). À l'heure actuelle, la perte des sols en milieux agricoles est souvent bien plus rapide que leur formation (Amundson *et al.*, 2015; Kopittke *et al.*, 2019). Le sol est non seulement le support nécessaire au développement des plantes, mais il est aussi la source de la plupart des nutriments qui entrent dans la production agricole et le garant du bon fonctionnement de l'agroécosystème. La matière organique du sol est primordiale pour maintenir la fertilité, permettre l'infiltration et la rétention de l'eau, est impliquée dans le stockage et la restitution des nutriments (Bronick and Lal, 2005; Kopittke *et al.*, 2019). La structure du sol entre également en jeu à différent niveaux, et lorsqu'elle est altérée elle peut impacter la production ou augmenter l'érosion (Smith *et al.*, 2016). La structure et la matière organique du sol sont liées aux organismes vivants et à l'activité biologique qui s'y développent (Bronick and Lal, 2005). La dégradation des sols est donc un paramètre qui risque d'affecter grandement l'agriculture et ce d'autant plus qu'elle est intensive.

Coulées d'eau boueuse

Cependant, l'agriculture n'est pas la seule à pouvoir être impactée. L'érosion des sols dans les parcelles agricoles peut dans certains cas générer des **coulées d'eaux boueuses**. Ces phénomènes sont loin d'être anecdotiques, par exemple 68% des communes des zones aux sols limono-sableux et limoneux fins de Wallonie ont eu au moins une coulée de boue d'origine agricole sur une période de 10 ans (Bielders *et al.*, 2003). Les **agriculteurs** sont généralement **mis en cause** lors de ces évènements et des solutions doivent être trouvées, souvent de concert avec différentes parties-prenantes (Bielders *et al.*, 2003; Heitz *et al.*, 2009; Souchere *et al.*, 2010).

Qualité de l'eau

Outre des coulées boueuses, les pratiques agricoles peuvent être à l'origine de pollutions qui se retrouvent dans l'eau. C'est notamment le cas des **nitrates et des pesticides** qui peuvent se retrouver dans les aquifères et remettre en cause la potabilité de l'eau. Aux États Unis, 40% de l'eau douce est jugée impropre à la consommation ou l'usage récréatif en raison de contamination par des microorganismes, des pesticides ou des engrais (UNESCO, 2001 in Pimentel *et al.*, 2004). Au niveau de la nappe phréatique d'Alsace, ce sont 28,5% des captages qui dépassent les limites de qualité pour les pesticides et 10,8% pour les nitrates (APRONA, 2020). Les traitements des eaux pour les rendre potables représentent un **coût considérable** qui s'élève à plusieurs centaines de millions d'euros par an pour un pays comme la France (Hossard *et al.*, 2017). Ainsi, des pressions importantes s'exercent sur les agriculteurs pour limiter les pollutions générées par leurs pratiques.

Qualité de vie et paysages

Les pesticides ou engrais utilisés ne posent pas seulement des problèmes au niveau de la qualité de l'eau, mais également de celle de l'air. Il y a une pression de plus en plus importante de la part des **riverains des espaces agricoles** qui sont gênés par certaines activités à proximité de leur habitat ou lieux de passage, notamment l'épandage de produits phytosanitaires mais aussi les épandages d'effluents ou les poussières générées par le travail du sol. Ces éléments sont potentiellement générateurs de tensions entre les riverains ou consommateurs et les

acteurs du monde agricole. Ces derniers peuvent percevoir comme une sorte de persécution les critiques et actions qui en découlent, ce qui a donné naissance au terme **d'agribashing**. Outre les nuisances directes qui peuvent survenir, les pratiques agricoles ont également leur importance dans la qualité perçue du paysage agricole. En effet, du fait de leur prévalence, les cultures ont une contribution majeure à l'élaboration du paysage agricole (Stoate *et al.*, 2001), et ces paysages peuvent avoir un intérêt esthétique majeur pour la région où ils se trouvent (Meeus, 1993). **Pratiques agricoles, qualité perçue du paysage et habitat pour la biodiversité** sont trois composantes qui sont liées et qui ont une **importance croissante dans la perception et les pressions sociétales** (Fischer and Lindenmayer, 2007).

Aides et programmes pour mettre en place des pratiques agricoles favorables

Dans ce contexte où de nombreuses préoccupations affectent l'agriculture, protéger la biodiversité des milieux agricoles et l'environnement de manière générale peut être une contrainte difficile à intégrer. Afin d'y remédier, des **aides sont proposées aux agriculteurs**, notamment au travers de financements européens. La PAC est une aide financière conséquente que perçoivent directement les agriculteurs suivant différents critères. En France, cela représentait 8,1 milliard d'euros en 2017, dont une partie était allouée à la protection de l'environnement (Agreste, 2020). À l'échelle européenne **entre 2014 et 2020, 66 milliards d'euros** sur les 86 milliards **consacrés à la biodiversité ont été versés *via* la PAC** (Cour des Comptes Européenne, 2020). Les aides pour la biodiversité de la PAC se traduisent principalement par des **Mesures Agro-Environnementales** (MAE) que l'on peut subdiviser en deux principaux groupes : des mesures qui visent à mettre en place des **pratiques agricoles favorables au sein des parcelles** (cultures spécifiques, fauche tardive, agriculture biologique,…) et celles qui influent sur le reste du paysage agricole, notamment les **habitats semi-naturels** (Humann-Guilleminot *et al.*, 2019). De manière générale, les **mesures de conservation** ne sont pas inutiles et peuvent être **fructueuses pour la protection de la biodiversité et des espaces naturels** (Chapron *et al.*, 2014; Godet and Devictor, 2018). Cependant, elles ne sont souvent **pas suffisantes** pour apporter la protection nécessaire aux espèces ou mettre en place des pratiques suffisamment favorables pour la biodiversité (Macdonald *et al.*, 2007; Stoate *et al.*, 2001). Le déclin général des populations d'insectes volants observé en Allemagne a par exemple été mesuré dans des zones protégées ou concernées par des mesures de conservation (Hallmann *et al.*, 2017). Des espèces telles que l'Œdicnème criard voient leurs populations régresser malgré d'importantes mesures de conservation mises en place sur leur domaine vital (Gaget *et al.*, 2019).

Concernant le **Grand hamster**, des MAE mises en places pour les insectes (bandes fleuries en bordure de parcelles) se sont révélées favorables pour ce rongeur (Fischer and Wagner, 2016). De **nombreuses actions** spécifiques ont été effectuées en France afin **d'améliorer l'habitat** de cette espèce (O'Brien, 2015), combiné à des **renforcements de population** (Villemey *et al.*, 2013). Cela a notamment été permis par les deux Plans Nationaux d'Action (PNA) qui ont eu lieu (2007-2011 et 2012-2016) ainsi que par le programme Life+ Alister (2013-2018), programme européen pour la préservation du hamster en Alsace (Tissier *et al.*, 2019a). Un nouveau PNA a

été lancé en 2019 pour une période de 10 ans. Ces actions ont permis d'obtenir des **résultats positifs** puisque certaines sous-populations se sont bien développées, notamment avec la mise en place d'un maillage de cultures favorables permis par des MAE collectives (depuis 2013). Toutefois, ces avancées positives ne sont observées **que dans certaines zones restreintes** et la **situation du hamster** à l'échelle régionale **reste très incertaine**. Dans la Zone de Protection Statique pour le hamster mais en dehors des zones de MAE collectives, le paysage agricole est souvent défavorable pour l'espèce avec la prédominance de cultures de printemps (pour une illustration du paysage agricole en question au printemps, voir cette vidéo entre 18'' et 48'' https://www.youtube.com/watch?v=S0ZdIVU452U&list=PLD3PtzwgXZXXmwzCjHdYyn2Lv3C2o3jQm&index=2&t=17s). De plus, les sommes engagées pour mettre en place des pratiques favorables au hamster sont conséquentes et à renouveler chaque année (blé sur pied, subventions pour l'installation de cultures favorables,…). De plus, certaines **mesures sont difficilement acceptées**, notamment au sein du monde agricole. C'est principalement le cas du blé sur pied, pratique qui consiste à cultiver du blé mais sans le moissonner, pour permettre au hamster de disposer d'un couvert de protection et d'alimentation jusqu'à l'hibernation. L'agriculture ne pouvant dans ce cas plus jouer son rôle originel de production alimentaire pour la population humaine, ces pratiques peuvent être mal acceptées. Enfin, les mesures et aides mises en places sont des actions d'urgence qui permettent d'éviter la disparition de l'espèce au niveau régional, mais elles **n'assurent pas sa pérennité à long terme**. Leur arrêt replongerait les populations de Grand hamster dans les mêmes situations qu'avant leur mise en place si le monde agricole ne retire pas un intérêt direct des pratiques développées. Il semble donc important de pouvoir **mettre en place des pratiques agricoles qui soient à la fois favorables à la conservation de l'espèce et au monde agricole** afin d'avoir une action durable et **viable sur le long terme**.

Les champs explorés dans cette thèse

À partir des connaissances existantes sur la biologie de *Cricetus cricetus* ainsi que du contexte agricole dans lequel s'inscrit la conservation de cette espèce, ma thèse vise à déterminer **comment développer des pratiques agricoles favorables au Grand hamster et à l'ensemble de la biodiversité**. Elle s'attelle donc à :

- **Mieux comprendre la biologie du hamster, notamment son alimentation et sa nutrition**
- **Chercher et tester ce qui pourrait être favorable à l'espèce en termes de pratiques et cultures agricoles**
- **Prendre en compte le socio-écosystème dans son ensemble pour favoriser la mise en place de pratiques agricoles plus favorables**

Elle se penche ainsi sur des thématiques à divers niveaux d'actions, de travaux de laboratoire en conditions contrôlées jusqu'au fonctionnement de l'agroécosystème en lien avec notre société humaine, en passant par les mesures de conservations mises en place sur le terrain pour favoriser l'état de conservation de l'espèce. La thèse est divisée en quatre parties qui suivent cette évolution dans les niveaux étudiés.

Entre 2013 et 2017, la nutrition du Grand hamster a déjà fait l'objet d'une partie de la thèse de Mathilde Tissier. Certaines expérimentations initiées dans sa thèse ont été complétées durant mon doctorat et font partie de ce travail. Le cas échéant, les contributions respectives sont indiquées.

Chapitre I : sélection alimentaire chez le Grand hamster

Cette partie cherche à déterminer les modalités de la sélection alimentaire chez le Grand hamster afin de mieux comprendre son rôle et son implication pour la biologie de l'espèce. Le but est à la fois de pouvoir déterminer les paramètres qui entrent en compte dans cette sélection et leur importance, et de déterminer l'adéquation pour la nutrition de ce rongeur des principales espèces cultivées dans son habitat.

La principale hypothèse est que le Grand hamster est capable de sélectionner sa nourriture en fonction de ses besoins.

Pour la vérifier, deux types de tests ont été effectués :

- Des tests sur de courtes périodes (1 à 3 jours) où des régimes comportant 4 aliments différents ont été proposés et la consommation de chaque aliment a été mesurée
- Des tests sur de longues périodes (plusieurs mois) sous un même régime composé de 2 aliments, et la consommation de chaque aliment a été mesurée à certaines périodes clé.

Dans tous les cas, nous avons effectué au sein du laboratoire les analyses de la composition des aliments en énergie, protéines, lipides, glucides et minéraux totaux.

Nos prédictions sont que le hamster sélectionne ses aliments en fonction de leur teneur en macrontriments, et qu'il ne maximise pas la consommation d'un seul nutriment mais équilibre ses apports.

Chapitre II : Effet de différents régimes alimentaires sur la biologie du hamster

Après avoir évalué la sélection effectuée en fonction du type et de la composition de la nourriture, cette partie se penche sur l'effet de différents régimes sur la biologie du hamster. Plusieurs paramètres biologiques ont été mesurés à différentes périodes de l'année, notamment l'évolution de la masse, le comportement d'hibernation et le succès de la reproduction. L'objectif est de pouvoir approfondir les connaissances sur l'effet de la nutrition pour ce rongeur, et de tester de potentielles associations de cultures qui, si elles se révèlent favorables, pourraient être implémentées dans le milieu agricole. L'hypothèse de travail est ici que des régimes diversifiés sont favorables au Grand hamster.

3 sessions ont été effectuées en soumettant les hamsters à un régime du début de l'hibernation à la fin de la reproduction l'année suivante. Cela représente, avec une sex-ratio équilibrée :

- 84 hamsters de novembre 2015 à juin 2016, soumis à 6 régimes différents (dans le cadre de la thèse de Mathilde Tissier)
- 96 hamsters de septembre 2017 à juillet 2018, soumis à 4 régimes différents

- 102 hamsters de septembre 2018 à juillet 2019, soumis à 8 régimes différents

La consommation des différents aliments a été mesurée pendant toute l'hibernation, ainsi que la consommation en macronutriments qui en découle. L'évolution de la température corporelle et les torpeurs des hamsters ont été mesurées pour la plupart des individus. Différents paramètres de la reproduction ont été relevés, tels que le taux de parturition, le nombre de jeunes à la naissance, leur survie et leur croissance.

Nous prédisons que plusieurs régimes parmi tous ceux testés sont favorable au Grand hamster. Ceux riches en protéines devraient être particulièrement favorables pour la reproduction, tandis que ceux riches en lipides devraient permettre une bonne hibernation et ainsi également favoriser la reproduction qui suit.

Chapitre III : Le Grand hamster et les mesures de conservation en milieux agricoles

Suite aux cultures identifiées comme les plus favorables dans les deux parties précédentes, ce chapitre s'intéresse à la mise en place de mesures de conservation en milieu naturel et aux études sur les populations sauvages. Le Grand hamster est une espèce qui concentre l'attention et les actions, mais les problématiques auxquelles fait face l'espèce et les solutions qui peuvent être apportées ne concernent pas uniquement ce rongeur. Ainsi, *Cricetus cricetus* est ici pris comme exemple pour l'étude des populations et les mesures de conservation, et une ouverture est faite vers d'autres espèces et la biodiversité dans son ensemble. Notre hypothèse est qu'une approche pluridisciplinaire, multiplartenariale et prenant en compte les différents enjeux favorise la protection de l'espèce.

2 sous-parties constituent ce chapitre :

- Une première se penche sur l'expérience du suivi des populations de hamsters et des études menées, notamment en Alsace, afin d'illustrer des méthodes de suivi et leurs enjeux pour des populations animales menacées.
- Une seconde remet en question les mesures de conservations mises en places pour des espèces menacées telles que le Grand hamster afin d'identifier les enjeux, les points de vigilance et les perspectives d'amélioration lorsque des actions sont mises en place pour la préservation d'espèces menacées.

Chapitre IV : Pratiques agricoles et biodiversité

Les chapitres précédents ont mis en évidence les besoins de diversité, tant animale que végétale, dont a besoin le hamster dans son milieu naturel, ainsi que la similarité des enjeux pour ce rongeur et la biodiversité dans son ensemble. Ainsi ce chapitre élargit le champ d'étude à la biodiversité de manière générale et à son lien avec les pratiques agricoles. Il questionne des modèles agricoles alternatifs à l'agriculture industrielle, comment ils peuvent bénéficier à la biodiversité, et les processus qui limitent ou favorisent leur développement. Nous pouvons donc avancer comme hypothèse que des pratiques favorables pour le hamster peuvent être développées à travers la mise en place de pratiques et modèles agricoles bénéfiques à l'ensemble de la biodiversité. Cette mise en place serait dépendante de la prise en compte de nombreux enjeux au sein des milieux agricoles.

2 sous-parties divisent ce chapitre :

- La première est une étude préliminaire qui s'intéresse à la faune épigée dans des parcelles agricoles en agriculture de conservation, en comparaison à des parcelles conduites en agriculture plus intensive. Des prélèvements ont été effectués au sein des parcelles agricoles et la faune échantillonnée a été analysée *a posteriori* en mesurant l'abondance au sein des différents ordres d'invertébrés et la diversité au sein des *Carabidae*.
- La seconde partie constitue à la fois une ouverture à la thèse et une ébauche d'une revue de la littérature. Elle fait le lien entre les pratiques alternatives à l'agriculture industrielle qui incluent les processus biologiques dans leur fonctionnement, la biodiversité et le facteur humain, tant au niveau du monde agricole que de la société. L'objectif est d'identifier comment ces trois composantes peuvent être associées afin de pouvoir favoriser un modèle agricole soutenable, pour l'humain comme pour l'ensemble du vivant.

Chapitre I : Sélection alimentaire chez le Grand hamster

1. Introduction au chapitre

Afin de disposer de l'énergie et des nutriments nécessaires, tant quantitativement que qualitativement, les animaux doivent adapter leur alimentation en fonction de leurs besoins à un moment donné et de la composition des aliments disponibles. Premièrement, les besoins peuvent changer en fonction de l'âge, de l'état de reproduction (par exemple, rut, gestation, lactation) ou d'autres périodes clés du cycle de vie (par exemple, avant l'hibernation, les périodes de sécheresses ou de pénurie alimentaire ; Gittlemand & Thompson, 1988 ; Parker *et al.*, 2009). Ensuite, la composition des aliments peut être prise en compte dans le comportement alimentaire puisque les animaux semblent posséder une "sagesse nutritionnelle" (Parker *et al.*, 2009 ; Provenza, 1995). En effet, ils peuvent sélectionner parmi les aliments disponibles ceux qui leur sont les plus bénéfiques et ajuster la quantité qu'ils consomment (Berthoud *et al.*, 2012 ; Bosque et Calchi, 2003 ; Kyriazakis et Emmans, 1992 ; Sørensen *et al.*, 2008). Cette sélection peut être effectuée en ciblant une consommation optimale d'un ou de plusieurs facteurs nutritionnels tels que le contenu énergétique ou les nutriments clés (Felton *et al.*, 2018) pour répondre à des besoins spécifiques (Shin *et al.*, 2008 ; Simpson et Raubenheimer, 1993). Elle peut également être liée à l'expérience passée en matière d'alimentation (De Cosmi *et al.*, 2017 ; Lin *et al.*, 2014 ; Provenza, 1995 ; Slotnick *et al.*, 1997), ou à l'héritabilité des préférences alimentaires (Bachmanov *et al.*, 2011 ; Mattes, 1999). Enfin, l'appétence des aliments peut également favoriser la consommation d'aliments spécifiques riches en nutriments (par exemple, riches en sucre, en lipides ou en sel) sans être directement liée à des besoins spécifiques (Yeomans *et al.*, 2004), ou éviter l'ingestion de molécules qui réduisent l'assimilation des nutriments (Felton *et al.*, 2018; Ferguson *et al.*, 2002). L'implication respective de chacun de ces processus dans la sélection des aliments n'est toujours pas claire (Yeomans *et al.*, 2004). Le comportement alimentaire des animaux a souvent été généralisé par des théories incluant uniquement la régulation (maximisation, minimisation ou équilibre) d'une partie de la composition des aliments (comme l'énergie, les macronutriments spécifiques, les minéraux, les métabolites secondaires des plantes ou les fibres), mais beaucoup de ces éléments peuvent également interagir pour déterminer la sélection des aliments (Felton *et al.*, 2018 ; Raubenheimer et Simpson, 1997 ; Simpson et Raubenheimer, 2001).

Ainsi ce chapitre se penche sur la sélection alimentaire chez le Grand hamster afin de mieux connaitre les paramètres qui lui sont déterminants. L'objectif est d'un côté de savoir dans quelle mesure ce rongeur est capable d'ajuster sa prise alimentaire en fonction de la qualité de la nourriture qu'il a à disposition, et de l'autre de recueillir plus d'informations sur les besoins de l'espèce, notamment en lien avec la nourriture disponible dans son milieu naturel. Une première partie comprend des tests de sélection réalisés sur des durées relativement courtes avec 4 types de nourritures différentes proposées simultanément aux hamsters. Une seconde partie rapporte les résultats d'expérimentations plus longues avec 2 types d'aliments différents par régime.

2. Sélection lors de tests de choix alimentaires

Contexte et contribution à l'étude

Afin de mieux comprendre les paramètres qui influenceraient la sélection alimentaire chez le Grand hamster, nous avons conduit des tests de choix alimentaire sur une durée de quelques jours, où les individus avaient le choix entre la consommation de 4 items alimentaires différents. 2 régimes composés de 4 items ont été testés en 2014 dans le cadre de la thèse de Mathilde Tissier, et j'ai testé 2 autres régimes en 2019 dans le cadre de ma thèse. Je me suis impliqué dans l'analyse de la composition des aliments que nous avons menée au laboratoire au moyen de différentes méthodes : lyophilisation pour le contenu en matière sèche, bombe calorimétrique pour le contenu énergétique, dosage des protéines au moyen du protocole de Kjeldahl, dosage des protéines avec la méthode de Folch et mesure gravimétrique des minéraux totaux après combustion à 400°C. Cette étude fait l'objet d'une publication scientifique qui est en voie d'être soumise.

Résumé de la publication en français

La nutrition fait partie intégrante des organismes vivants et elle influence fortement leur fitness. Les fortes modifications qui ont eu lieu dans les milieux agricoles au cours des dernières décennies ont entraîné des changements majeurs dans la disponibilité de la nourriture pour l'agrifaune. Il est établi qu'une nutrition déficiente est l'un des principaux facteurs de déclin de nombreuses espèces dans ces habitats. Parmi elles, le hamster commun (*Cricetus cricetus*) est un rongeur gravement menacé, connu pour être affecté par des pratiques agricoles telles que la monoculture. Une meilleure connaissance des besoins alimentaires et nutritionnels de l'espèce est nécessaire pour mettre en œuvre des mesures de conservation appropriées. Nous avons ici étudié les préférences et la sélection alimentaires de 36 hamsters femelles, en utilisant différentes associations d'aliments dans des conditions contrôlées. Chacune des quatre associations testées était composée de quatre aliments différents, comprenant toujours des grains de maïs et de blé. Nous avons mesuré la prise alimentaire journalière et analysé la composition des aliments pour déterminer l'apport individuel en énergie et en macronutriments (protéines totales, lipides et glucides). Nous avons constaté que les aliments riches en lipides et en protéines comme le tournesol et le soja ont été sélectionnés préférentiellement et représentent des aliments intéressants à favoriser dans l'habitat de l'espèce. Comme la teneur en macronutriments ne peut expliquer à elle seule la sélection des aliments, nous discutons ici de l'importance de la qualité des macronutriments ou de divers constituants alimentaires tels que les micronutriments, l'eau et les métabolites secondaires des plantes comme des facteurs influençant la préférence alimentaire du hamster. Dans l'ensemble, nos résultats mettent en évidence la nécessité de maintenir ou de mettre en œuvre une diversité alimentaire dans l'habitat du hamster comme mesure de conservation pour le maintien des populations de cette espèce.

Publication

Food selection in the common Hamster (*Cricetus cricetus*) highlights the need to promote plant diversity in agricultural areas

Kletty Florian[1*], Tissier Mathilde[2], Robin Jean-Patrice[1], Habold Caroline[1]

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

[2] Biological Sciences, Bishop's University, Sherbrooke, QC, Canada

* **Correspondence:**
Florian Kletty
florian.kletty@iphc.cnrs.fr

Keywords:

Nutrition, Macronutrient balance, Food diversity, Conservation measures, Diet, Proteins, Lipids, European hamster, Feeding behaviour, Geometric analysis,

Abstract

Nutrition is an integral part of living organisms and strongly influences its fitness. The strong modifications that occurred in agricultural areas in the last decades brought major changes in food availability for farmland animals. Impaired nutrition is identified to be a major driver in the decline of many species in these habitats. Among them, the common hamster (*Cricetus cricetus*) is a critically endangered rodent known to be affected by agricultural practices such as monoculture. A better knowledge of the feeding and nutritional requirements of the species is needed to implement suitable conservation measures. Here, we studied food preferences and selection of 36 female common hamsters, using different crop associations in controlled conditions. Each of the four diet associations tested was composed of four different food items, always including maize and wheat grains. We measured daily food intake, and analysed food composition to determine individual energy and macronutrients (total protein, lipid and carbohydrate) intake. We found that lipid and protein-rich foods like sunflower and soybean were preferentially selected and represent valuable foods to implement in the habitat of the species. Since macronutrient content alone could not explain food selection, we discuss the importance of macronutrient quality or various food constituents such as micronutrients, water and plant secondary metabolites as drivers of hamsters' preferences. Taken altogether, our results pinpoints the need to maintain or implement food diversity in hamster's habitats as a conservation measure to sustain relict populations of this species.

Introduction

Nutrition, especially in the field of behavioural ecology, has mainly be viewed through the optimal foraging theory, which mostly relies on energy acquisition (Stephens and Krebs, 1986). Indeed, the amount of available energy is of particular importance for animals at different stages of their life. For instance, the maintenance of a positive energy balance on the long term is an important issue during food scarcity periods like winter. Evolution has retained some strategies to face this food scarcity, such as storing energy and/or decreasing energy expenditure. Animals can store energy either externally, as unperishable food, or internally mainly under the form of fat (Humphries *et al.*, 2003; Vander Wall, 1990) . Energy expenditure can be decreased by reducing specific activities (*e.g.* locomotion, Stokkan, 1992), or even by specific physiological adaptations (*e.g.* torpor, Schmidt, 2014). Torpor bouts consist in the reduction of both metabolism and body temperature (thus decreasing energy demand and limiting energy loss, especially in cold environments; Humphries *et al.*, 2003; Staples, 2016). Torpor bouts can either be expressed on a daily rhythm or seasonally, in the case of hibernation (Ruf and Geiser, 2015). Hibernation influences body condition, which in turn impacts the following reproduction period (Weitten *et al.*, 2018). Reproduction is indeed highly energetically demanding, especially for females that must fulfil their own needs and the ones of their progeny throughout gestation and lactation (Bergman *et al.*, 2001; Gittleman and Thompson, 1988). Reproduction can also be energetically costly for males involved in activities such as mate searching, male-male competition for mating or territory defence (Bobek *et al.*, 1990; Gittleman and Thompson, 1988).

However, energy is only one aspect of nutrition and many other nutritional factors need to be considered, including both micronutrients (*e.g.* vitamins and minerals; Combs, 2012; Soetan *et al.*, 2010) and macronutrients (*e.g.* proteins, lipids and carbohydrates; Kim, 2014; Raubenheimer and Simpson, 2018). Diet content in proteins is of particular importance for reproduction and growth, since proteins represent the only source of nitrogen and essential amino acids for animals (Bowen *et al.*, 1995; Felton *et al.*, 2018; Parker *et al.*, 2009). Besides the high energetic value of lipids, their composition in fatty acids (degree of saturation, ratio omega6/omega3) is also a key aspect of diet quality, especially in hibernating species (F. Geiser *et al.*, 1994; Giroud *et al.*, 2018; D. Munro and Thomas, 2004; Ruf and Arnold, 2008). Finally, carbohydrates also play an important place in herbivorous or omnivorous species' nutrition (Lovegrove *et al.*, 2017). Carbohydrates can be transformed in lipids via lipogenesis, and glucose can be synthesized from glycerol or amino acids through gluconeogenesis (Gerich *et al.*, 2001). This relation with other macronutrients and their high proportion in plants makes carbohydrates less limiting for nutrition than other macronutrients.

In order to have the required energy and nutrients, both quantitatively and qualitatively, animals must adapt their nutrition regarding current needs and composition of available food. First, needs can change through life according to age, reproductive status (*e.g.* rut, pregnancy, lactation) or to other key periods of the life-cycle (*e.g.* before hibernation, droughts or fasting; (Gittleman and Thompson, 1988; Parker *et al.*, 2009). Then, food composition can be taken into account in feeding behaviour since animals seem to possess a

"nutritional wisdom" (Parker *et al.*, 2009; Provenza, 1995). Indeed, they can select among available foods the ones that are the most beneficial to them and adjust the quantity they eat (Berthoud *et al.*, 2012; Kyriazakis and Emmans, 1992; Sørensen *et al.*, 2008). This selection can be performed by targeting an optimal consumption of one or many nutritional factors such as energy content or key nutrients (Felton *et al.*, 2018) to sustain specific requirements (Shin *et al.*, 2008; Simpson and Raubenheimer, 1993). It can also be linked to past feeding experience (De Cosmi *et al.*, 2017; Lin *et al.*, 2014; Slotnick *et al.*, 1997), or heritability in food preference (Bachmanov *et al.*, 2011; Mattes, 1999). Finally, food palatability can also favour the consumption of specific nutrient-rich foods (*e.g.* rich in sugar, lipids or salt) without being directly related to specific requirements (Yeomans *et al.*, 2004), or avoid the ingestion of molecules that reduce nutrient assimilation (Felton *et al.*, 2018; Ferguson *et al.*, 2002). The respective implication of each of these processes in food selection is still unclear (Yeomans *et al.*, 2004). Animals' feeding behaviour has often been generalized by theories including only the regulation (maximisation, minimization or balance) of a part of food composition (like energy, specific macronutrient, minerals, plant secondary metabolites or fibres), but many of these elements may also interact for driving food selection (Felton *et al.*, 2018; Raubenheimer and Simpson, 1997; Simpson and Raubenheimer, 2001).

In the wild, food selection is often constraint by food availability. This is especially the case in anthropic environments such as farmlands (Stoate *et al.*, 2001). Indeed, many farmland species are suffering from the strong modifications that occurred along with agriculture intensification in the past decades (Donald *et al.*, 2001; Wilson *et al.*, 1999). This is notably due to strong constraints, such as the reduction in food availability during key periods of their life-cycle or a landscape homogenization leading to monotonous diets (Benton *et al.*, 2002; Goulson *et al.*, 2015; Stanton *et al.*, 2018). This is particularly the case in the common hamster (*Cricetus cricetus*), a hibernating rodent living in farmlands from Russia to Eastern France. The species has declined in its all range during the last decades, except in Russia (Surov *et al.*, 2016). In Western-Europe, agricultural practices and especially monoculture of maize or wheat have played a major role in this decline (O'Brien, 2015; Mathilde L. Tissier et al., 2016, 2017; Tissier et al., 2018). Macronutrients are important drivers of the annual cycle of this species, as they shape body condition, and the quality of both hibernation and reproduction (Weitten *et al.*, 2018). However, when faced with poorly diversified diets, hamsters may suffer from macro- and also micro-nutrient deficiencies impairing reproduction (Mathilde L. Tissier et al., 2017; Tissier et al., 2018). Such deficiencies may occur when feeding on cereals in general (leading to a deficiency in proteins) or more specifically leading to a deficiency in tryptophan, an essential amino acid, and a vitamin B3 avitaminosis when feeding on maize (Mathilde L. Tissier *et al.*, 2017).

A study performed in Poland during the 70s reported that farmland hamsters mostly fed on grains (wheat, poppy, maize), invertebrates, green parts of plants (wheat, clover, rape, beet, potatoes and alfalfa) and even on vertebrates (Górecki and Grygielska, 1975; Mathilde L. Tissier et al., 2016). However, since the 70s, the occurrence of poppies, rape, beans or oat became extremely rare in farmlands, especially in Western-Europe (Mathilde L. Tissier et al., 2016). Maize and wheat are now predominant, especially in Eastern France (O'Brien, 2015; Mathilde L. Tissier et al., 2016), with occasional clover inter-crops and frequent plots of alfalfa

(from 3% to 25%, considered as a favourable crop for the species; ACTeon, 2012; Out *et al.*, 2011 - but see Villemey *et al.*, 2013). Improving farmland habitat quality is a key issue to prevent the extinction of the species in Europe. Before preconizing adapted plant cropping to farmers, we need to improve our knowledge on hamsters' nutrition in relation to the available plants in their environment, especially the ones of agronomic interest. To be able to develop appropriate conservation measures, we thus have to characterize precisely hamsters' food preferences, if any, and how their diet may affect their biology.

In this study, we specifically tested whether common hamsters, known to eat a very broad diversity of food items, displayed food preferences. We exposed captive-reared hamsters to four different diets during spring. Each diet was composed of four food items, always including wheat and maize. We measured food consumption and analysed food composition to assess energy and macronutrient intake. Considering that the nutrient composition of food is variable and that adapted nutrient intake is vital, we made the following predictions: (1) common hamsters select their food and this selection is driven by nutrient composition, rather than by other parameters such as size, water content or nutrient-independent palatability; (2) hamsters do not maximize the consumption of a single nutrient but balance their nutrient intake.

Material and Methods

Animals, housing conditions and experimental diets

We tested hamster's food preferences for four experimental diets, composed of four different food items that hamsters can find in the wild. The hamsters used in this experiment were bred in our laboratory. One-year-old female hamsters housed in individual cages (265 x 237 x 420 mm) were maintained under controlled temperature (20 ± 1°C) and photoperiod (16L: 8D). They were all provided with *ad libitum* access to water and conventional food pellets (105 pellets, SAFE, 89290 Augy, France; Composition: 19.3% proteins, 5.1% lipids, 4.6% minerals, 59.5% carbohydrates, 11.5% water.) before being submitted to the experimental diets.

We conducted a first experiment with two diets in spring 2014, to investigate whether hamsters preferred maize and wheat grains than leaves and roots of these crops. We conducted a second one in spring 2019, with 2 additional diets, containing seeds of protein-rich or lipid-rich crops in addition to maize and wheat grains (see Table 1 for details on the diets and on the number of animals used in each experiment).

First experiment

This experiment, designed following the method described by Frank *et al.* (1994) was performed in 2014. It started with a 2-days period of familiarisation to the new food items, during which hamsters had also access to conventional food pellets. We then removed all the food for 8 hours, and provided each female with 32 g (*i.e.* 8 g of each food item) of fresh mater (see diets 1 and 2, Table 1). Last, after 24 hours, the remaining food was collected in each cage, dried for 5 days at 42°C and weighed (± 0.01g) to determine individual daily food intake (DFI).

Second experiment

In 2019, we performed a second experiment, following the same protocol than in the first experiment, with two adjustments. First, food consumption was measured for 3 days instead of one, and DFI was obtained by dividing the total consumption by 3. Second, to be sure that hamsters have an *ad libitum* access to food during this extended period, they received 50 grams of each of the four food item) of fresh mater (see diets 3 and 4, Table 1).

Table 1: Food item composition and effectives of hamsters in the 4 experimental diets.

Diet ID	Number of hamsters	Experiment and Year	Food item 1	Food item 2	Food item 3	Food item 4
1	14	Experiment 1 2014	Wheat grain Tricicum durum	Maize grain Zea mays	Maize leaves Zea mays	Alfalfa roots Medicago sativa
2	16	Experiment 1 2014	Wheat grain Tricicum durum	Maize grain Zea mays	Potatoes tubers Solanum tuberosum	Alfalfa leaves Medicago sativa
3	6	Experiment 2 2019	Wheat grain Tricicum durum	Maize grain Zea mays	Soybean seeds Glycine max	Rapeseed seeds Brassica napus
4	6	Experiment 2 2019	Wheat grain Tricicum durum	Maize grain Zea mays	Faba bean seeds Vicia faba	Sunflower seeds Helianthus annuus

Macronutrient content of the food

Macronutrient and energy content was analysed on three to seven samples of each food item. Food samples were weighed (c.a. 40 g, accuracy ± 0.001 g) before and after lyophilization to constant mass for determining water content. Biochemical measurements were realized on dry matter aliquots (weighing accuracy ± 0.0001 g). Energy content was measured on 1 g duplicates using an isoperibol bomb calorimeter Parr 6200 with benzoic acid as standard. Lipid content was assessed for each sample using duplicates of 1 g aliquots, following a protocol adapted from the Folch method (J. Folch *et al.*, 1957), using a chloroform/methanol (2/1, v/v) solution as extraction solvents. Nitrogen content was determined in duplicate using 300 mg aliquots, following the Kjeldahl method and proteins content was calculated as nitrogen content x 6.25 (Campbell and Leatherland, 1980a). Minerals content was determined on 1-1.5 g duplicates by weighing samples before and after being placed in a furnace oven for a 24h at 400°C treatment. The carbohydrates proportion (on dry mass) was determined as dry mass minus lipid, protein and minerals contents. Maize leave composition was obtained from Jagusch and Hollard (1974) for leaves at the same stage as the ones we used, as we did not dispose of a sufficient amount of previously harvested and frozen leaf material to conduct biochemical analysis.

Data analysis

For each individual, the total daily intake of the different macronutrients (proteins, lipids, carbohydrates and minerals) was calculated as the sum of the DFI for each food item multiplied by their proportions in the macronutrient considered. We calculated a *theoretical consumption,* which represents the consumption of hamsters without any selection, where each food item accounted for 25% of the total fresh matter consumption. We then calculated the corresponding dry mass intake for each food item (theoretical food intake), and then the macronutrient intake it would allow (theoretical macronutrient intake).

Data were analysed using R 3.3.2. Packages emmeans (version 1.4.1) and multcomp (version 1.4-6) were used for multiple comparison tests of the models. Fresh matter, dry matter and energy consumption were analysed with linear models since residuals of the model follow a normal distribution. Consumption of food items and macronutrients were analysed with Generalized Linear Models (GLM) from quasibinomial family since it concerned proportional data. The significance threshold was set at $p < 0.05$. The 95% (*i.e.* 2.5%-97.5%) confidence intervals were calculated from models on observed consumption. Significance between observed data and the theoretical consumption was obtained when values of the latter were excluded from those confidence intervals. Means are reported ± the standard error to the mean(SEM).

Geometrical representation of nutrient intake

We also represented data in a geometric representation of nutrient intake, following the framework of geometric models of nutrition proposed for food selection studies (*e.g.* Raubenheimer and Simpson, 1997). In these representations, nutrient consumption is shown in a space in n dimensions that represent the consumption of n different nutrients. This allows the representation of the intake for each individual of different nutrients (*i.e.* the intake of each nutrient and the ratio between them). Furthermore, we can represent at the same time the ratio in nutrients of the different foods composing the diets, resulting on lines that are named food-rails. If an individual eats only one type of food item, the consumption point in the nutrient space will be situated on the food rail of the considered food item, the further it is from the origin, the higher was the food intake. Then, the interval between the food-rails represents which nutrient intake is allowed by the corresponding food items, regarding the macronutrient considered. Thus, we can in this framework assess the result of food selection in terms of nutrient consumption, in relation to the macronutrient content of each diet.

Results

Food water and nutrient composition

Water content was low in seeds (<6.5%) and reached 10-fold higher values in roots and leaves (59% to 73%). Nutrient composition also showed large variations according to food items (Table S1). On a dry mass (DM) basis, the richest food item in terms of energy and total lipid content was sunflower (31.4 kJ/g DM, 47.3%, respectively) whereas the highest content in total proteins, carbohydrates and minerals were respectively found in soybean (41.3%), maize (87.4%) and alfalfa leaves (11.7%) (Table S1).

Daily food and energy intakes

Mean daily fresh matter intake ranged from 8.1 ± 0.7g to 18.1 ± 1.2g, depending on the diets (Figure 1A). It was between 50 and 125% significantly higher for the two diets containing fresh food items (diets 1 and 2) than for the two other containing only seeds ($p<0.035$). Mean daily dry matter intake ranged from 7.6 ± 0.7g to 12.1 ± 0.7g. It was significantly 60% higher for diets 1 and 2 than for diet 3 ($p <0.006$), with diet 4 being intermediate (Figure 1A). Despite differences in food intake, daily energy intake was not significantly different between diets ($p>0.070$; Figure 1B).

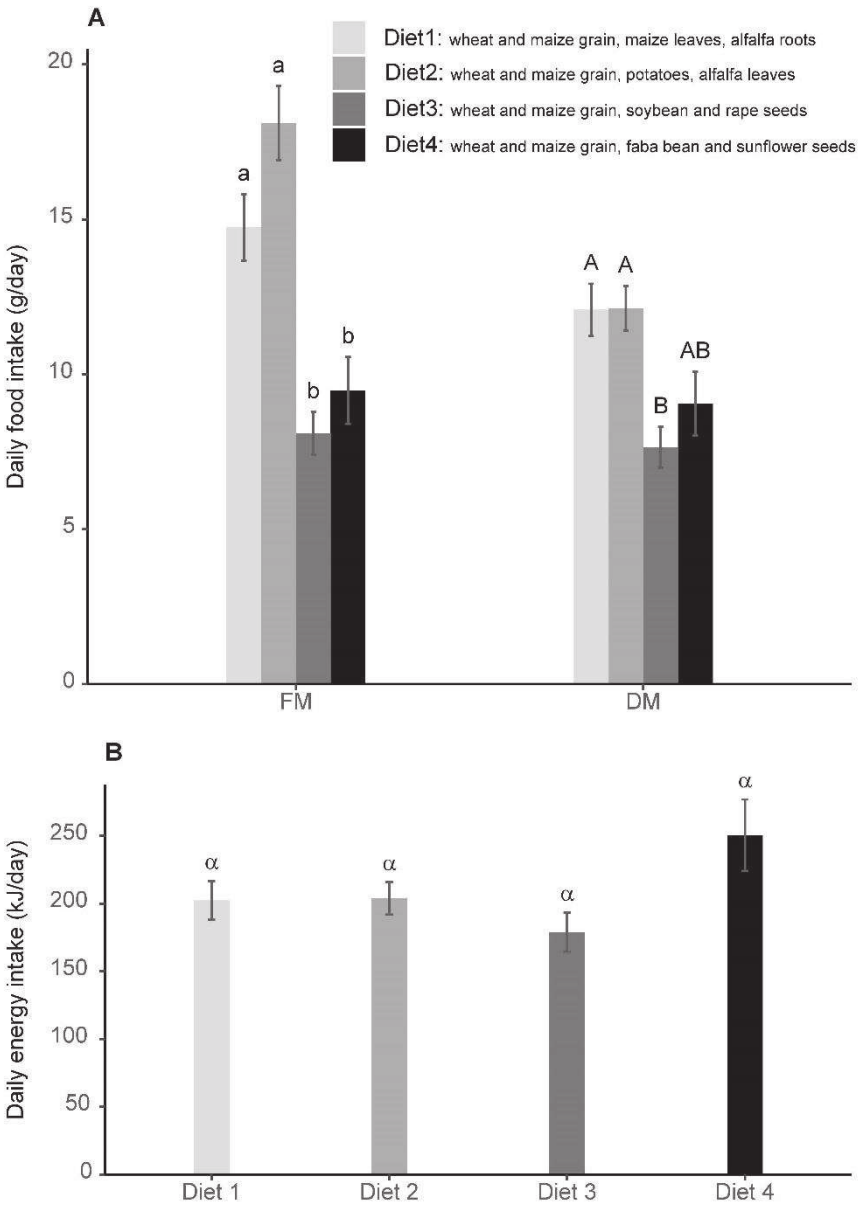


Figure 1: Food and energy intake. **A** Daily food intake expressed in grams of fresh (FM) or dry (DM) matter, and **B** daily energy intake (in kJ) by food intake. Bars represent means ± SEM. Comparisons are made between diets for FM, DM or Energy daily intakes. Different letters for a given intake indicate significant differences ($p<0.05$) between diets. See M&M section for details about statistical analysis.

Daily intake (DI) of each food item: observed vs theoretical values

Compared with theoretical values (*i.e.* without food selection, significance by inclusion or exclusion of theoretical values in the 95% confidence intervals; see M&M for details), the observed DI was significantly higher for wheat grain in diet 1, for soybean seeds in diet 3 and sunflower seeds in diet 4. It was significantly lower for wheat and maize grains in both diets 3 and 4, alfalfa roots and maize leaves in diet 1, alfalfa leaves in diet 2 and faba bean seeds in diet 4 (Figure 2).

Observed DI between wheat and maize grains did not significantly differ in all four diets ($p<0.05$). However, wheat DI was significantly higher in diet 1 than in diets 3 and 4 ($p<0.020$), diet 2 being intermediate. Maize DI was also significantly higher in diet 2 than in diets 3 and 4 ($p<0.023$) but not significantly higher in diet 1 than in diets 3 and 4 ($p=0.098$ and $p=0.055$

respectively; figure 2B).

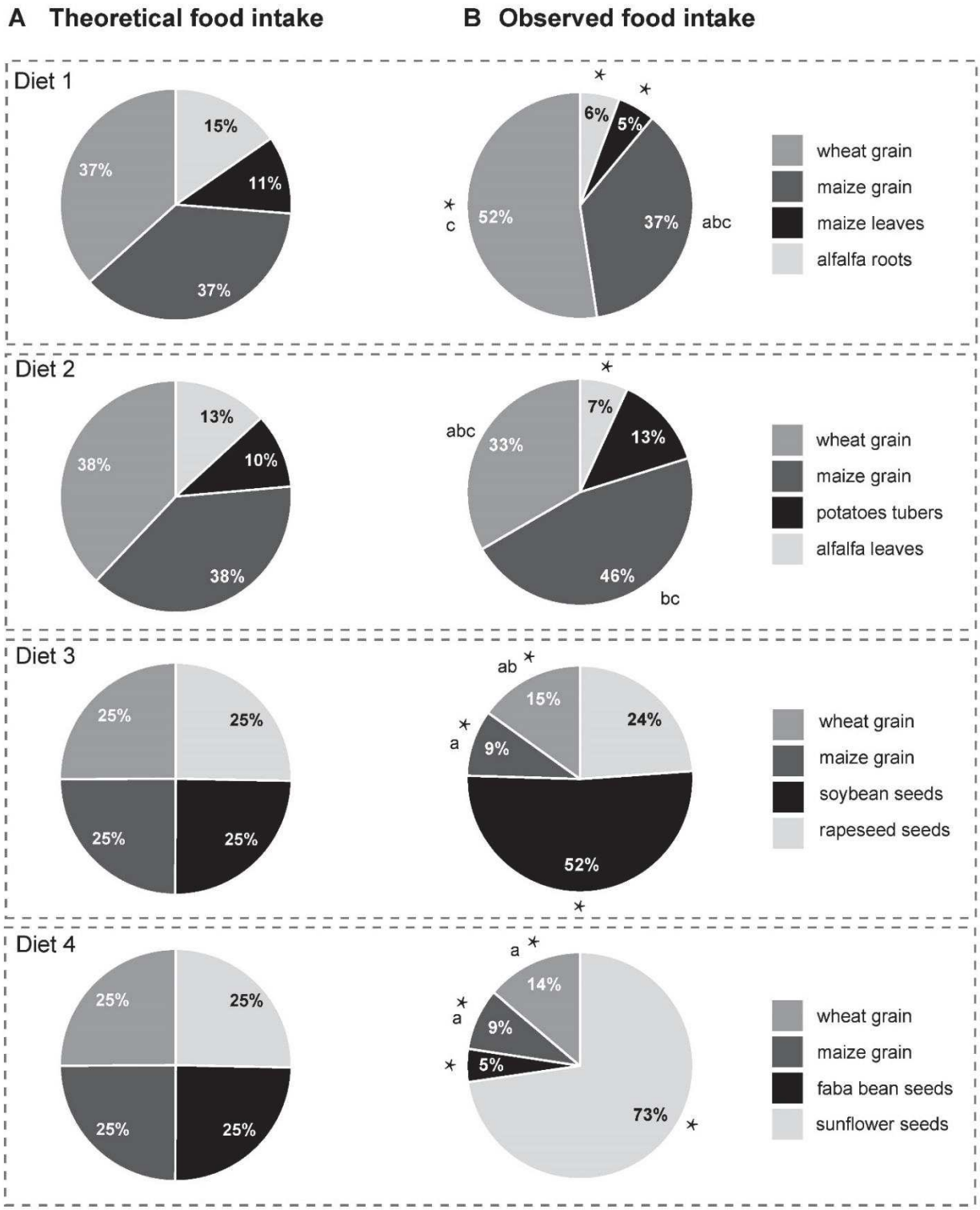


Figure 2: Daily intake of each food item in the four experimental diets. **A** Theoretical daily food intake (expressed in percentage of dry matter consumed) if hamsters would have eaten the same amount of fresh matter of each food item available, and **B** observed food intake (expressed in percentage of dry matter consumed). Asterisks highlight significant differences ($p<0.05$) between observed (B) and theoretical (A) daily intake (DI) for a given

food item in each diet. Different letters near the plots pie-charts indicate significant differences ($p<0.05$) between observed DI of wheat and maize grains (the two food items present in the four diets) between the 4 diets. See M&M section for details about the models and statistical analysis.

Daily macronutrient intake

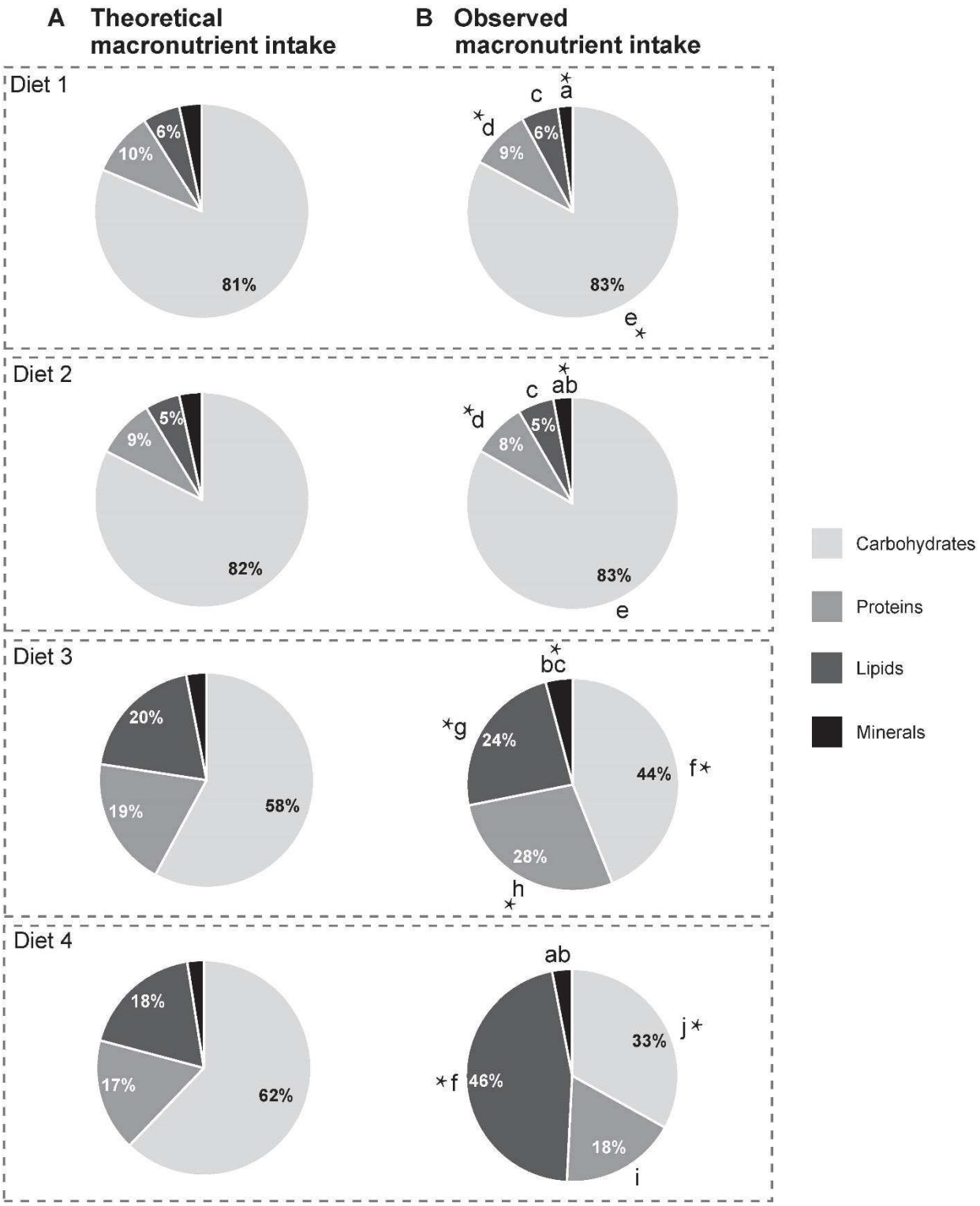


Figure 3: Average daily macronutrient intake. **A** Theoretical macronutrient intake if hamsters would have eaten the same amount of fresh matter of each food item available, and **B** observed macronutrient intake. Macronutrient intake is expressed in percentage of each macronutrient consumed. Observed mineral intake was comprised between 2.3 and 4.1% while theoretical mineral intake ranged from 2.5 and 3.4%.

Asterisks highlight significant differences (theoretical intake out of 95% confidence interval of observed intake) between observed and theoretical macronutrient intake for a given nutrient in a given diet. Different letters near the plots indicate significant differences ($p<0.05$) in observed nutrient intake, inside and between diets. See M&M section for details about the models and statistical analysis.
For details of the food items in each diet see fig 1 or M&M.

Compared to theoretical values (see Figure 3), observed lipid intake was significantly different in diets 3 and 4 (4 and 28 percentage points higher, respectively), whereas protein intake was 9 percentage points higher in diet 3. Observed carbohydrate intake was 14 and 29 percentage points lower in diets 3 and 4 than expected from theoretical values (Figure 3). Small significant differences between observed and theoretical values (<2 percentage points) also occurred for minerals in diets 1, 2 and 3, for proteins in diets 1 and 2 and for carbohydrates in diet 1.

Observed lipid, protein and carbohydrate intakes were similar between diets 1 and 2 ($p>0.33$), but differed from intakes in diets 3 and 4 ($p<0.01$). In diets 1, 2 and 3, carbohydrates were the most consumed, followed in descending order by proteins, lipids and minerals ($p<0.001$, except between proteins and lipids in diet 3 where $p = 0.039$). The highest lipid intake was noticed for diet 4 (46%), protein for diet 3 (28%), and carbohydrate for diets 1 and 2 (83%) (see Figure 3).

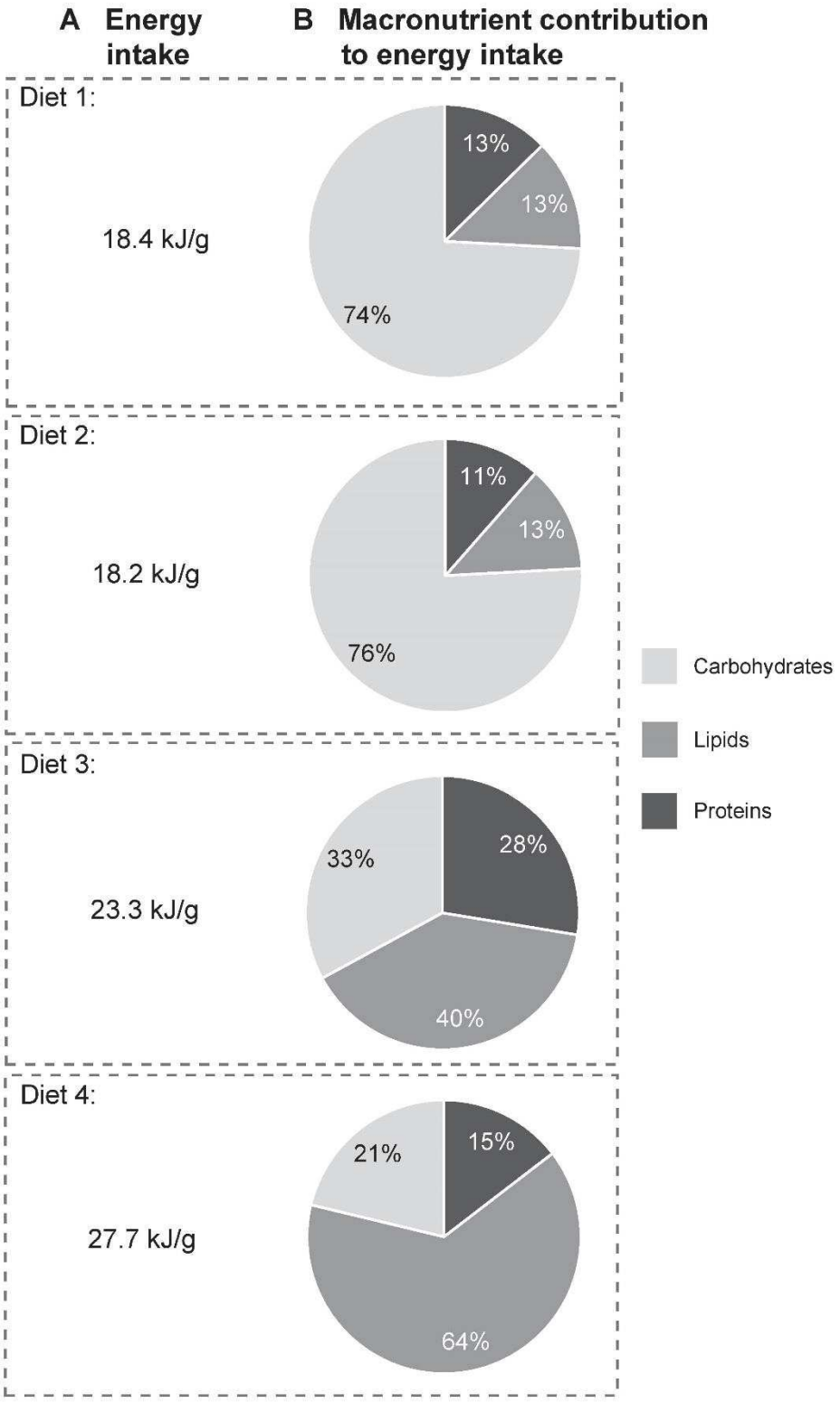


Figure 4: Energy content and macronutrient contribution. **A** Energy content of one gram of consumed diet, expressed in kJ/g of DM, and **B** percentage of the contribution of each macronutrient to energy intake. For details of the food items in each diet see fig 1 or M&M

Energy intake was 50% higher in diet 4 than in diets 1 and 2 and intermediate in diet 3. Carbohydrate contribution to energy intake represented about 75% in diet 1 and 2, but only 21% in diet 4 (Figure 4). In this last diet, lipids contributed to nearly 2/3 of the energy intake. In diet 3, the contribution of the 3 macronutrients to energy intake was more balanced, ranging from 28% to 40%.

Geometric analysis

The daily intake of each macronutrient is represented according to a geometric nutrient space analysis (Figure 5; see M&M for more information on this geometric framework). A similar and more restrained distribution of individual intakes was observed in diets 1 and 2 compared to diets 3 and 4. In these latter diets, individuals consumed significantly more lipids and less carbohydrates than in diet 1 and 2, and also more proteins (significantly, except between diets 1 and 4 ; Table 2). Moreover lipid intake was higher in diet 4 than in diet 3 whereas in a lesser extent protein intake was higher in diet 3 than in diet 4. In most cases, the points of individual nutrient intakes tended to be aligned following a given macronutrient ratio in each diet, especially for diets 1 and 2. This indicates that, despite interindividual variations in macronutrient intake quantity, the proportion of different macronutrient consumed is consistent between individuals fed with the same diet.

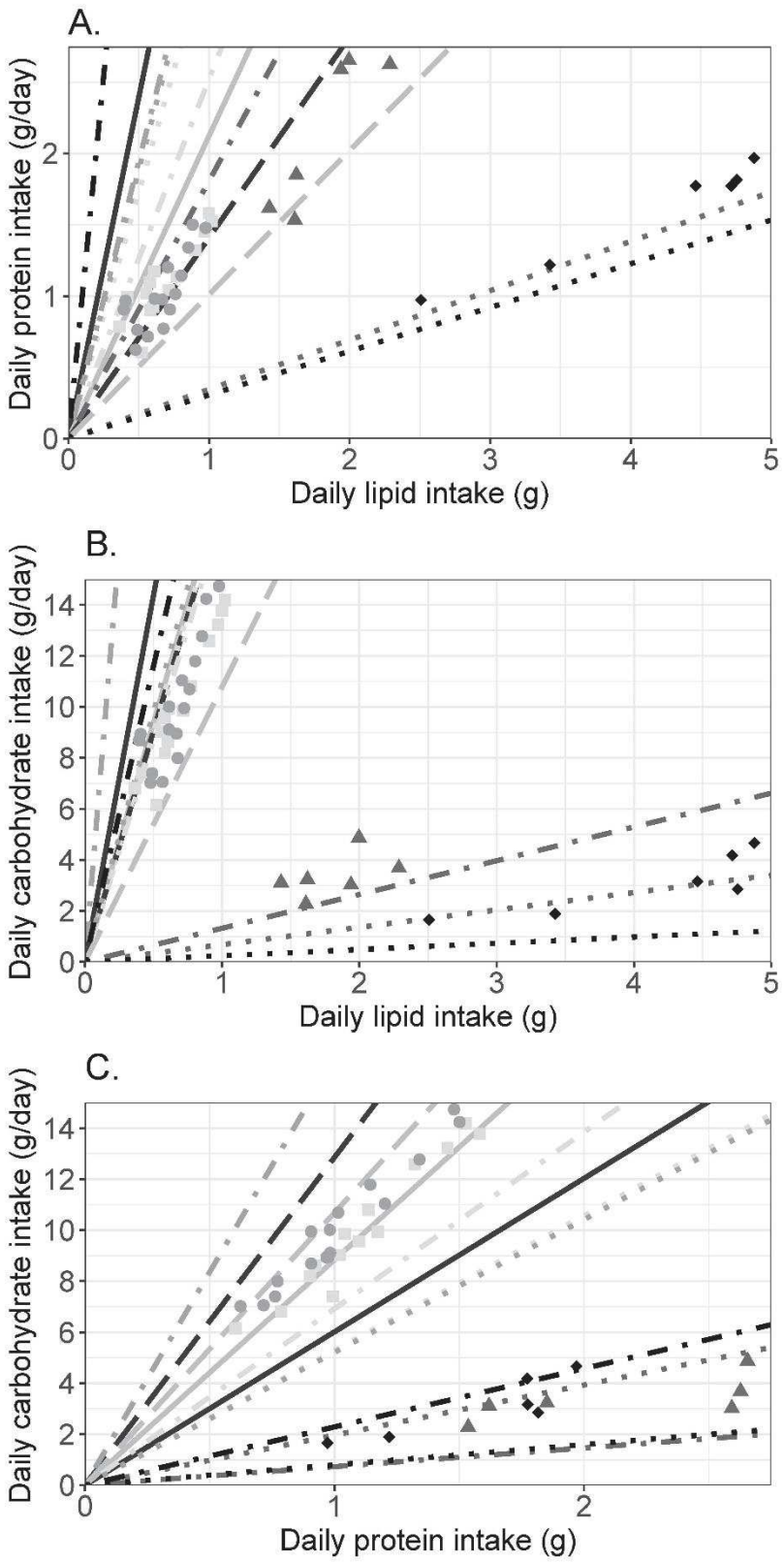

A.
Daily protein intake (g/day)
Daily lipid intake (g)
B.
Daily carbohydrate intake (g/day)
Daily lipid intake (g)
C.
Daily carbohydrate intake (g/day)
Daily protein intake (g)
Diet1
Diet2
Diet3
Diet4
maize leaves
alfalfa roots
wheat grain diet 1&2
maize grain diet 1&2
potatoes tubers
alfalfa leaves
soybean seeds
rape seeds
wheat grain diet 3&4
maize grain diet 3&4
faba bean seeds
sunflower seeds

Figure 5: Geometric representation of macronutrient intake. Daily intake (in g/day) of **A** proteins versus lipids, **B** carbohydrates versus lipids and **C** carbohydrates versus proteins. Dots represent daily intake by each individual for the given macronutrients, with shades of grey and shape discriminating diets. Lines represent food-rails for the different food items, *i.e.* the ratio between the two macronutrients for a given food item. Thus, food-rails represent which nutrient intake is allowed by the corresponding food items, regarding the macronutrient considered. Wheat and maize are represented in solid and long-dashed lines respectively. Dotted and dash-dotted lines represent other food-rails with different shades of grey for different diets. For one diet, the area between the two most distant food-rails (for example with proteins versus lipids (A) in Diet 1: alfalfa roots and maize grain food-rails) represents the possibilities a hamster has to consume a given quantity of the two considered macronutrients. See M&M section for more details.

Table 2: Daily macronutrient intake (g) in lipids, proteins and carbohydrates in the 4 diets. Diet 1 (wheat and maize grains, maize leaves, alfalfa roots); Diet 2 (wheat and maize grains, potatoes, alfalfa leaves); Diet 3 (wheat and maize grains, soybean and rape seeds); Diet 4 (wheat and maize grains, faba beans and sunflower seeds). Means are represented ± SEM. Different superscript letters indicate significant differences between diets for each macronutrient.

	Lipids (g)	Proteins (g)	Carbohydrates (g)
Diet 1	0.69 ± 0.21^{a}	1.11 ± 0.28 $^{a'b'}$	10.01 ± 2.59 $^{a''}$
Diet 2	0.66 ± 0.17^{a}	1.02 ± 0.26 $^{b'}$	10.02 ± 2.39 $^{a''}$
Diet 3	1.81 ± 0.32^{b}	2.15 ± 0.53 $^{c'}$	3.37 ± 0.87 $^{b''}$
Diet 4	4.12 ± 0.95^{b}	1.59 ± 0.40 $^{a'c'}$	3.07 ± 1.20 $^{b''}$

The range of possibilities of macronutrient intake differed also according to diets. This is illustrated by the value of the angle between the more extreme food-rails in the nutrient space for each diet. This angle is the smallest for diets 1 and 2 as they included food items that were close in terms of macronutrient content (see Table S1). Conversely, diets 3 and 4 contained at least one protein-rich and one lipid-rich food item. This resulted in a much larger angle between food rails in the nutrient space, corresponding to much broader possibilities in terms of nutrient intakes. This impacted macronutrient intake since observed intakes with diets 3 and 4 were closer to the lipid-rich food-rails (*i.e.* soybean, rapeseed and sunflower food-rails) or protein-rich food-rails (*i.e.* soybean, rapeseed, faba bean and sunflower food-rails) than from carbohydrate food-rails (Figure 5).

Discussion

We showed that common hamsters performed food selection, especially towards sunflower and soybean. As predicted, macronutrient composition, especially protein and lipid content of the food, appeared to be important drivers of this selection. When they had access to richer

food in terms of proteins and lipids, they selected it at the expense of maize and wheat grains. Also in accordance with our second prediction, we found that hamsters did not maximize the consumption of a single macronutrient but had a more balanced selection. However, we could not identify a defined target in macronutrient intake (*i.e.* a given nutrient intake that hamsters would try to reach to fill their needs) that would be consistent across diets. Indeed, in diets 3 and 4, similar macronutrient intakes were possible but not observed. Thus, it is likely that other parameters of the food we did not measured would also impact the observed food selection. Nevertheless, we have already highlighted that common hamsters need a more diversified food than the one available in monoculture areas where they live.

Macronutrient content and food selection

Food selection was not consistent across diets but varied with the food item composition of the diets, since maize and wheat were positively selected on diets 1 and 2 whereas they were negatively on diets 3 and 4. This emphasizes that food selection for one food item is relative to the food choice offered.

The selection of food items rich in proteins observed in our study accords with many studies showing that different species select proteins, at least at some stages of their life (during growth: Bowen *et al.*, 1995; Jean *et al.*, 2002; Kyriazakis *et al.*, 1990; Mayntz *et al.*, 2005; Thouzeau *et al.*, 1995 ; adulthood: Felton *et al.*, 2009). Furthermore, some animals seem to be able to detect very small differences in protein content (Bosque and Calchi, 2003). However, many studies showed that protein selection appears not to be a maximisation of protein intake but a regulation toward an optimal protein consumption (Kim, 2014; Kyriazakis *et al.*, 1990; Shariatmadari and Forbes, 1993). This protein regulation can even drive food consumption on its own, lipid and carbohydrate intake being unregulated (Felton *et al.*, 2009a; Simpson and Raubenheimer, 1997; Sørensen *et al.*, 2008). This was not the case in our study, protein intake varying between diets, independently of availability and thus could also be likely regulated along with other food parameters (Felton *et al.*, 2018, 2009b).

Food selection by hamsters resulted in higher protein and lipid intakes, but food content in protein and lipid was hard to disentangle since soybean and sunflower are both protein and lipid-rich food items. This has already been highlighted in other studies, especially when diets are composed of natural food items (Wilmshurst and Fryxell, 1995). Even when the protocol used allows a discrimination between protein and lipid preference, both macronutrients can be selected (Jean *et al.*, 2002; Mayntz *et al.*, 2005). Besides, food selection for fat in rodents and more generally mammals is commonly accepted in the literature (DiPatrizio, 2014). Thus, lipids and proteins seem important for hamsters and these can select food rich in those macronutrients. However, such lipid- and protein-rich food must be available in their environment to bring them appropriate macronutrient intake. Furthermore, since hamsters are omnivorous and feed also on invertebrates (Tissier et al., 2019b, 2018), which are rich in proteins and lipids (Levey *et al.*, 1999), agricultural practices promoting soil and epigeous fauna would bring to hamster a supplementary source of required macronutrients.

Macronutrient quality

Not only can the global proportion of one or two macronutrients drive food selection, but also the quality of macronutrients themselves. It is well documented that polyunsaturated fatty acids (PUFAs) play an important role during hibernation (Diedrich *et al.*, 2014; F. Geiser *et al.*, 1994; D. Munro and Thomas, 2004; Ruf and Arnold, 2008), and that hibernating species usually select at least PUFAs before hibernation (Frank, 1994; Hiebert *et al.*, 2000). Here we did not analyse the fatty acid content of the diet's food items, but from the literature it can be found that rapeseed contains mostly monounsaturated fatty acids (MUFAs: 54-73%, PUFAs: 21-33%, expressed as % of total fat content) whereas sunflower and soybean seeds contain mainly PUFAs (62-69%) and only 19-28% of MUFAs (Flachowsky *et al.*, 1997; Medic *et al.*, 2014; Orsavova *et al.*, 2015; Van Tran *et al.*, 2017). Since hamsters positively selected sunflower and soybean but not rapeseed, it is possible that they selected PUFAs-rich food. Even if our experiment took place before reproduction and not hibernation, PUFAs may be important for animals at this period of the year, since they are also required for other important functions like reproduction (Van Tran *et al.*, 2017; Wathes *et al.*, 2007).

Essential amino acids that cannot be synthetized by animals play also a crucial role in organisms. It has been shown that food selection can be performed on the basis of their content to avoid deficiencies (Koehnle *et al.*, 2003; Roura and Fu, 2017). Legumes are generally deficient in sulphur amino acids and tryptophan as compared with cereals (Gatel, 1994). Tryptophan is not only a building block for proteins, but it is also involved in many vital functions (Le Floc'h *et al.*, 2011; Sidransky, 1985), and its deficiency in the diet contributes to severely impair the fitness of the common hamster (Mathilde L. Tissier *et al.*, 2017). Tryptophan content is low in faba bean but also in maize (0.7-0.8% of total protein content) in comparison with other grains and seeds tested in our study (1.2-1.6%, Feedipedia database; Gatel 1994). Therefore, hamsters may have neglected maize and faba bean for this reason when tryptophan-richer food was available as in our diets 3 and 4. This is consistent with the results of the few studies that tested tryptophan preference through food selection (Ettle and Roth, 2004; Mori *et al.*, 1991), and importantly it has also showed that rats can detect low variations of tryptophan content in food (Pant *et al.*, 1972). Thus, different parameters of food composition in terms of macronutrient content may be of importance for a suitable nutrition. Even if they are able to select the macronutrients they need, it is likely that only a diversity of food can bring them all.

Antinutritional factors

Macronutrient quantity and quality do probably not solely drive food selection in our study. Plant secondary metabolites like toxins or anti-nutritional factors can adversely affect animal's physiology or limit the digestibility of nutrients present in food (Freeland and Janzen, 1974). Antinutritional factors are molecules naturally present in plants that adversely affect nutrient utilization for the consumer, especially minerals, proteins and amino acids (Dearing *et al.*, 2005; Gilani *et al.*, 2005; Lajolo *et al.*, 1991; Nuss and Tanumihardjo, 2010). As such, glucosinolates are found in rapeseed, protease inhibitors, hemagglutinins and tannins in legumes (*e.g.* faba bean and soybean), and phytic acids in cereals, oilseeds (*e.g.* rapeseed and sunflower) and potatoes (Bulmaga *et al.*, 1989; Burlingame *et al.*, 2009; Gatel, 1994; Gilani *et al.*, 2005; Nuss and Tanumihardjo, 2010). The presence of antinutritional factors modifies the food selection of

animals, as it has been shown in different species (Frylestam, 1986; Landero *et al.*, 2018; Wang and Chen, 2012). Further experiment on the respective implication of different type of antinutritional factors on food selection would give valuable information. We can hypothesize that hamsters would avoid the consumption of high amounts of antinutritional factors and thus have a moderate consumption of crops containing many of them, even if nutrient composition is beneficial for them. Thus, this might also lead to a further need in plant diversity in the hamster's environment.

Vitamins/niacin

Bioavailability can also be limited by the form in which the molecules are found. It is especially the case for niacin (i. e. vitamin PP or B3), which is produced by plants but often not bioavailable for animals (Wall and Carpenter, 1988). Niacin plays a major role in the energy metabolism and its deficiency can affect health, survival and reproduction, including in hamster (Burroughs *et al.*, 1950; El-Barody *et al.*, 2001; Hegyi *et al.*, 2004; Krehl *et al.*, 1945; Pant *et al.*, 1972; Mathilde L. Tissier *et al.*, 2017). Niacin deficiency frequently occurred in maize-based diets since it is mostly not bioavailable in this cereal, which is also deficient in tryptophan, the precursor of niacin (Manoukas *et al.*, 1968; Nuss and Tanumihardjo, 2010; Wall and Carpenter, 1988). However, Pant *et al.* (Pant *et al.*, 1972) showed that rats were not able to select food based on its niacin content, and in our knowledge this have not been demonstrated in any species. Thus, unsuitable food selection regarding vitamin's intake may occur if niacin-poor foods constitute a big proportion of the animal's diet. The implementation of more plant diversity in agricultural area thus appears necessary to avoid niacin, and probably other vitamin deficiencies.

Conclusions and recommendations

Among the most promising food that could bring an interesting nutritional complement to hamsters, we identified both lipid and protein-rich plants like sunflower or soybean. The implementation of such crops in agricultural areas would probably benefit to hamster's populations. For sure these two plants are not the only ones to be of interest to improve hamster's nutrition. All the food items are very different in terms of composition, either in water, minerals or macronutrient content and /or quality, in micronutrient content, or in antinutritional factors that have to be balanced to allow optimal nutrition. For wild herbivorous animals, this is only possible by foraging on diversified food items, and food selection plays a major role in this process. Wheat and maize were consumed by hamsters, but we show that they are counter-selected when more valuable food is available. It seems important that they only constitute one part of a much broader diet to avoid deleterious effects due to nutrient deficiency (see for example Tissier *et al.*, 2017).

Not only the crop type could favour hamsters' overall biology and fitness (see in Tissier *et al.*, 2017; Weitten *et al.*, 2018) or even global biodiversity, but also agricultural practices. For example, several crops or other plants can be cultivated together in the same plot by inter-cropping, relay-cropping or under-seeding different plants (Gaba *et al.*, 2015; Grubinger and Minotti, 1990; Tanveer *et al.*, 2017). Furthermore, inter-cultural cover crops can be developed

with plant species beneficial for farmers as for biodiversity (Blevins *et al.*, 1990; Hartwig and Ammon, 2002; Schipanski *et al.*, 2014). Many other practices can be favourable to hamster or overall biodiversity like crop diversification, pesticides reduction, field margin improvement and reduced or no-tillage. (Barré *et al.*, 2018a, 2018b; Gaba *et al.*, 2016; Norris *et al.*, 2017, 2016). All these elements are the ingredients of a new and currently growing approach of agriculture, which integrates at the same time food production, socio-economic constraints and biodiversity (Chabert and Sarthou, 2020; Horrigan Leo *et al.*, 2002; Struik and Kuyper, 2017). Such agriculture could be highly beneficial for the common hamster, for many smaller animals that can take part in the diet diversity of this endangered rodent, and for the overall ecosystem.

Références

Voir bibliographie de la thèse

Supplements

Table S1: Food composition. Mean values of food water content (percentage of Fresh Matter-FM), minerals, lipids, proteins and carbohydrates content (percentage of Dry Matter-DM), and food energy in kJ/g of DM and kJ/g of FM. Wheat and maize used in 2014 for diets 1 and 2 came from different farmers than the ones used in 2019 for diets 3 and 4 and have thus been analysed separately.

Food item	Diet		Food water (%FM)	Food minerals (%DM)	Food lipids (%DM)	Food proteins (%DM)	Food carbohydrates (%DM)	Food energy (kJ/gDM)	Food energy (kJ/gFM)
Maize leaves	1		70.8	6.4	4.5	11.3	77.9	17.8	5.2
Alfalfa roots			58.9	10.4	4.0	13.6	72.0	16.9	6.9
Wheat grain 2014		2	1.7	1.8	4.5	9.5	84.2	16.2	15.9
Maize grain 2014			0.4	1.2	7.7	7.8	83.3	17.4	17.3
Potatoes tubers			72.9	7.3	1.3	5.0	83.7	16.2	4.4
Alfalfa leaves			65.9	11.7	3.5	13.0	67.6	17.4	5.9
Soybean seeds	3		6.1	5.5	22.9	41.4	30.3	23.5	22.1
Rapeseed seeds			4.2	4.1	47.3	16.4	32.2	28.7	27.5
Wheat grains 2019		4	5.0	1.7	2.8	13.6	81.9	18.3	17.4
Maize grains 2019			5.8	1.0	4.8	6.8	87.4	18.4	17.3
Faba bean seeds			6.3	3.8	2.8	28.4	65.0	18.5	17.3
Sunflower seeds			4.1	3.5	62.2	19.1	15.2	31.4	30.1

3. Sélection alimentaire lors d'une longue exposition à des régimes contenant plusieurs aliments

Contexte

Le chapitre I.2. a permis d'étudier l'alimentation du Grand hamster en testant quels aliments étaient consommés parmi tous ceux présent dans son environnement. Cela a pu être effectué en mesurant la sélection alimentaire lors de tests incluant quatre aliments et réalisés sur une courte durée (quelques jours). Mais comment la sélection alimentaire évolue-t-elle lorsque les hamsters sont soumis à des régimes sur une période plus longue et à différents moments de leur cycle de vie ? Ces questions sont explorées dans ce chapitre I.3 en étudiant la sélection alimentaire lorsque 2 items alimentaires différents étaient proposés, et sur de longues périodes de test. Les données ont cette fois-ci été mesurées dans le cadre des deux études qui seront présentées dans le chapitre II de cette thèse : l'étude régimes n°1 et l'étude régime n°3. Ces études portaient sur des hamsters nourris avec différents régimes sur une longue période, s'étendant d'avant la période d'hibernation (automne) à la fin de la période de reproduction (été). La sélection alimentaire mesurée dans ces études et découlant des mesures de consommations qui ont été effectuées sont intégrées à ce chapitre car elles permettent de compléter les informations obtenues précédemment. Pour les informations sur les protocoles utilisés et plus de détails sur les conditions expérimentales et autres résultats obtenus, se référer au chapitre II.

Résultats

Étude régimes n°1 : 6 régimes, 2015-2016

6 régimes ont été testés dans cette étude, chacun contenant deux aliments sous forme de graines : un aliment de base, soit du blé soit du maïs, et un complément, soit du radis, soit du soja soit du tournesol. La consommation durant l'hibernation a été mesurée

La consommation en macronutriments qui résulte de la consommation pour chaque individu peut être placée dans un espace tridimensionnel où chaque dimension correspond à un macronutriment (de la même manière que pour la Figure 5 de la première partie de ce chapitre). Nous avons représenté cet espace nutritionnel dans des tracés bidimensionnels (figure 1).

Les rails alimentaires des bases des régimes (blé et maïs) sont proches (figure 1a) ou très proches (figure 1b&c), ce qui indique que le rapport des macronutriments les uns par rapport aux autres est similaire entre ces deux aliments. La consommation de 10 g d'aliments représente un apport en lipides et en protéines beaucoup plus élevé pour les compléments (radis, soja et tournesol) que pour les bases. Le ratio consommation de lipide/protéine (pour les différents hamsters) est presque le même que le ratio lipide/protéine du complément alimentaire, à l'exception du radis. Pour ce dernier, le ratio est modérément déplacé vers les protéines, ce qui indique une consommation plus faible du complément (le radis) dans ces

deux régimes. Pour les autres ratios incluant les glucides (figures 1 b&c), la consommation en macronutriments ne suit pas les rails alimentaires. Ceci concorde avec la teneur plus élevée en glucides dans la base que dans le complément (Tableau 1), résultant en une consommation plus proche des rails de la base.

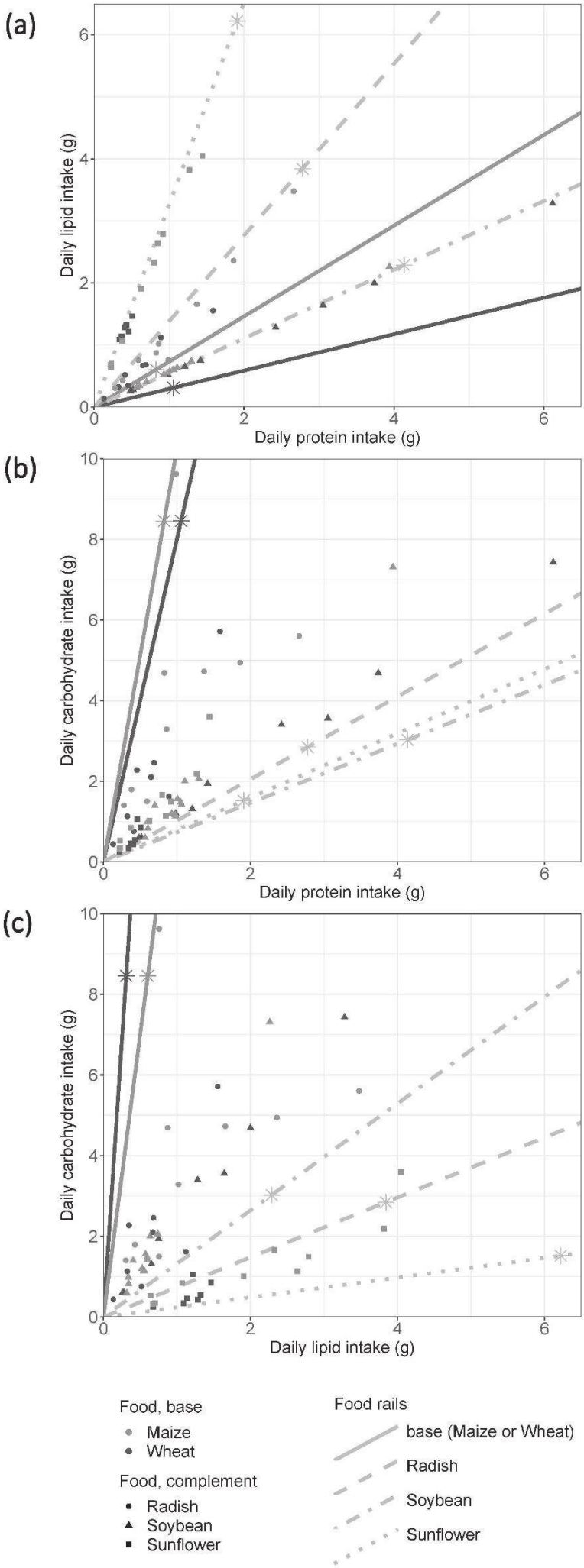


Figure 1. Apport journalier en macronutriments. Cette figure représente l'apport journalier en macronutriments (apport en lipides, protéines et glucides totaux) des différents hamsters. Les hamsters nourris au maïs (maize) ou au blé (wheat) comme base alimentaire sont représentés respectivement en gris clair ou en noir. Les hamsters nourris avec du radis (radish), du soja (soybean) ou du tournesol (sunflower) comme complément alimentaire sont représentés respectivement par des ronds, des triangles ou des carrés. Les lignes représentent les rails alimentaires, *i.e.* le rapport des macronutriments contenus dans chaque aliment. Les lignes pleines représentent la base alimentaire avec le maïs en gris clair et le blé en noir. Les lignes en tirets, en alternance tirets-points et en pointillés représentent le complément alimentaire, respectivement le radis, le soja et le tournesol. Les astérisques sur chaque rail alimentaire représentent l'apport en macronutriments qui résulterait de la consommation de 10g de l'aliment correspondant.

En regardant dans l'espace des nutriments, toute la zone entre les 2 rails alimentaires de chaque régime était a priori une possibilité pour un ratio d'apport en macronutriments. Nous pouvons observer que pour tous les régimes, l'apport en macronutriments était très variable d'un individu à l'autre en termes de quantité, mais suivait un ratio similaire les uns par rapport aux autres. Ainsi, ce ratio d'apport en macronutriments résulte de la sélection alimentaire effectuée chez les hamsters et est cohérent d'un individu à l'autre.

	DM (% of FM)	Water (% of FM)	Ash (% of DM)	Lipids (% of DM)	Proteins (% of DM)	Carbohydrates (% of DM)	Energy (kJ/g of DM)
Maize	92.87 ± 0.43	7.13 ± 0.43	1.17 ± 0.13	6.03 ± 0.27	8.25 ± 0.10	84.54 ± 0.24	18.21 ± 0.10
Wheat	91.17 ± 0.47	8.83 ± 0.47	1.77 ± 0.05	3.1 ± 0.09	10.56 ± 0.12	84.57 ± 0.17	17.55 ± 0.13
Radish	94.37 ± 0.27	5.63 ± 0.27	5.32 ± 0.03	38.42 ± 0.46	27.78 ± 0.15	28.48 ± 0.37	26.40 ± 0.23
Soybean	93.88 ± 0.49	6.12 ± 0.49	5.47 ± 0.17	22.89 ± 0.18	41.36 ± 0.33	30.28 ± 0.36	23.53 ± 0.11
Sunflower	95.87 ± 0.15	4.13 ± 0.15	3.49 ± 0.08	62.21 ± 0.32	19.08 ± 0.14	15.21 ± 0.32	31.38 ± 0.15

Tableau 1 : Composition des aliments. La matière sèche (DM) et la teneur en eau sont exprimées en pourcentage de matière fraîche (FM), les cendres et les macronutriments sont exprimés en pourcentage de DM et l'énergie est exprimée en Joules par gramme de DM. Les valeurs sont données ± SEM.

Étude régimes n°3 : 8 régimes, 2018-2019

L'étude régimes n°3 a porté sur 8 régimes différents dont 6 composés de 2 aliments différents. Les régimes étudiés sont les suivants : sarrasin-tournesol (*buckwheat-sunflower*), maïs-haricot (*maize-bean*), maïs-pois (*maize-pea*), avoine-tournesol (*oat-sunflower*), pomme de terre-tournesol (*potatoes-sunflower*), blé germé (*sprouted wheat*), betterave sucrière (*sugar beet*), et blé-soja (*wheat-soybean)*. Ce dernier régime ayant également été inclus dans l'étude régimes n°1, il permet de lier les résultats obtenus entre les deux études. Le régime betterave

et le régime blé germé ne contenaient qu'un seul type d'aliment et ne seront donc pas discutés ici.

Comme pour l'étude précédente, la consommation a été mesurée durant toute la période de l'hibernation. Une mesure supplémentaire a été effectuée pour les femelles pendant 3 jours juste avant le début de la période de reproduction. Certaines analyses de la composition en macronutriments des aliments n'ont pas encore pu être finalisées suite à des problèmes matériels. Les données utilisées pour les résultats suivants ont donc été complétées avec des données de composition issues de la littérature, et notamment de la plateforme www.feedipedia.org.

La figure 3 est donnée à titre indicatif afin de voir les consommation en différents nutriments, énergie, eau et matière totale, résultant de la sélection alimentaire des hamsters. Cette figure sera davantage détaillée dans le chapitre II.

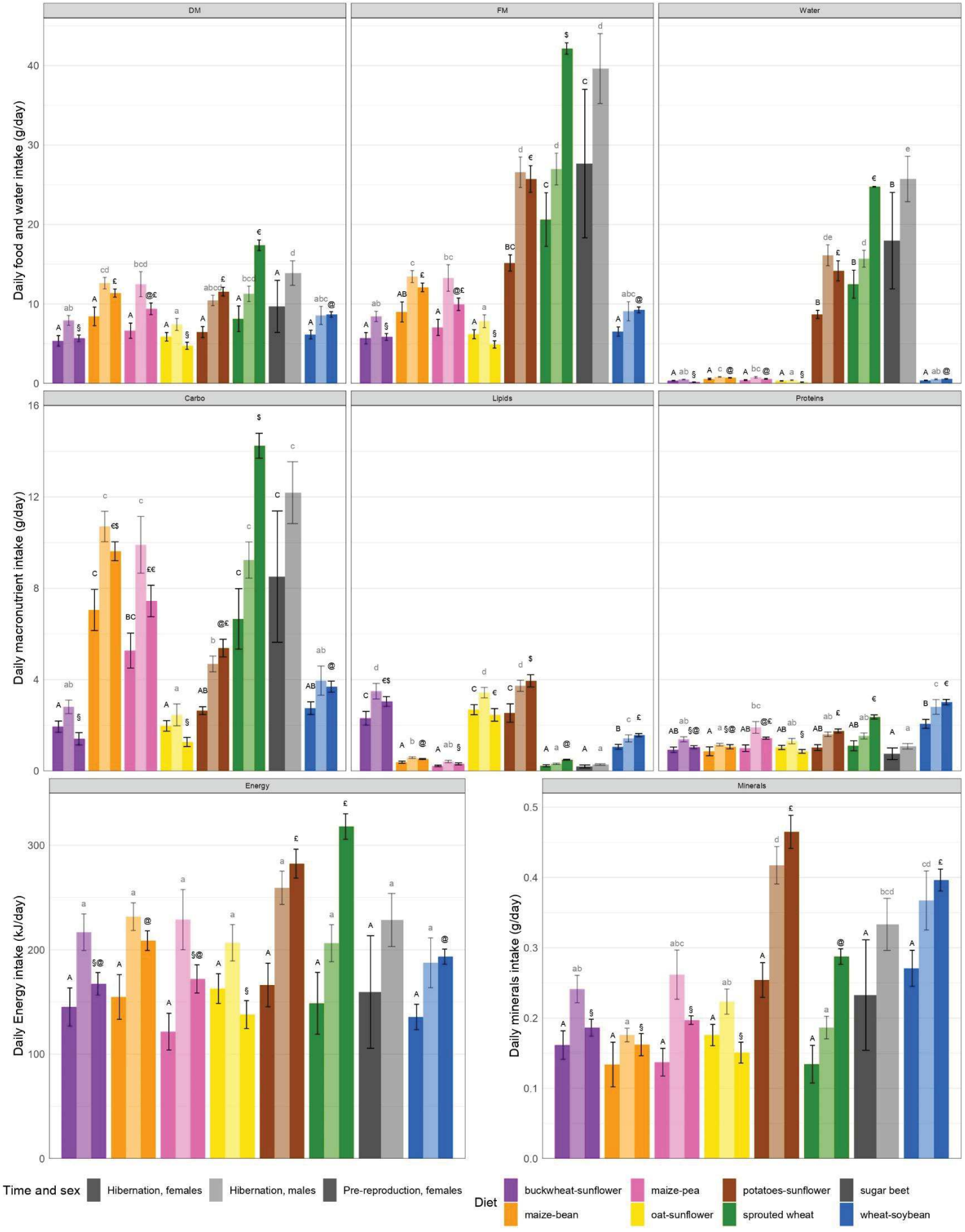

DM
FM
Water
Carbo
Lipids
Proteins
Energy
Minerals
Daily food and water intake (g/day)
Daily macronutrient intake (g/day)
Daily Energy intake (kJ/day)
Daily minerals intake (g/day)
Time and sex
Hibernation, females
Hibernation, males
Pre-reproduction, females
Diet
buckwheat-sunflower
maize-bean
maize-pea
oat-sunflower
potatoes-sunflower
sprouted wheat
sugar beet
wheat-soybean

Figure 3 : Données de la consommation journalière des hamsters en fonction du régime alimentaire. Du graphique en haut à gauche à celui en bas à droite sont représentés les consommations en matière sèche totale (DM), matière fraiche totale (FM), eau (Water), glucides (Carbo), lipides (Lipids), protéines (Proteins), énergie (Energy) et minéraux totaux (Minerals). Chaque couleur correspond à un régime alimentaire. Les trois données par régime correspondent à la consommation pour les femelles pendant l'hibernation à gauche, les mâles pendant l'hibernation au milieu (en couleur atténuée) et les femelles avant la reproduction à droite. Au sein de chaque graphique, des lettres majuscules différentes, des lettres minuscules différentes ou des symboles différents indiquent une différence de consommation significative entre les régimes.

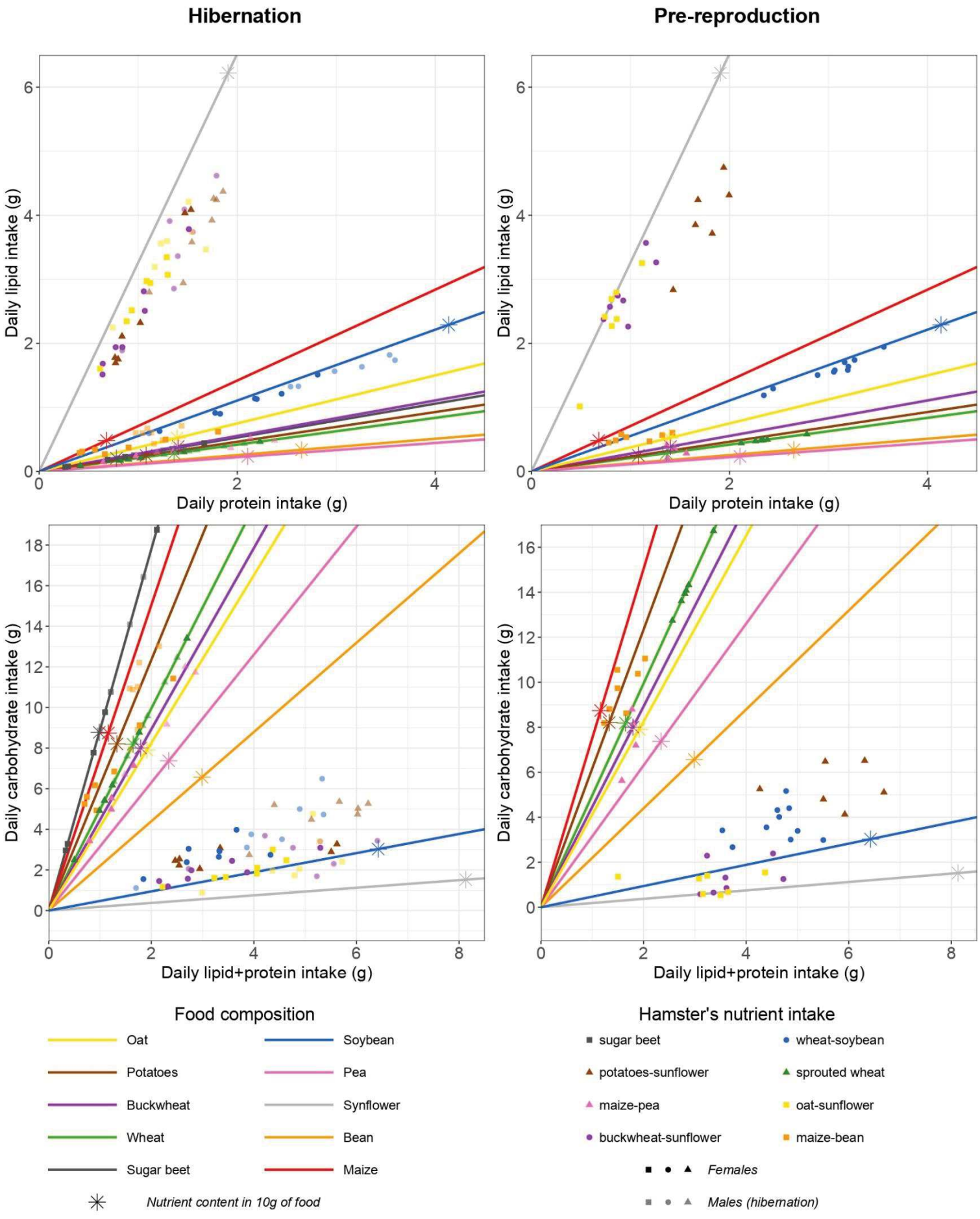

Hibernation
Pre-reproduction
Daily lipid intake (g)
Daily protein intake (g)
Daily carbohydrate intake (g)
Daily lipid+protein intake (g)
Food composition
Oat
Soybean
Potatoes
Pea
Buckwheat
Synflower
Wheat
Bean
Sugar beet
Maize
Nutrient content in 10g of food
Hamster's nutrient intake
sugar beet
wheat-soybean
potatoes-sunflower
sprouted wheat
maize-pea
oat-sunflower
buckwheat-sunflower
maize-bean
Females
Males (hibernation)

Figure 4. Apport journalier en macronutriments. Cette figure représente l'apport journalier en macronutriments (apport en lipides, protéines et glucides totaux) des différents hamsters. Sont représentés en haut les lipides en fonction des protéines et en bas les glucides en fonction des lipides+protéines. À gauche est représentée la consommation journalière pendant l'hibernation pour les femelles et les mâles (qui sont représentés en couleur atténuée), tandis qu'à droite est représentée la consommation des femelles avant la reproduction. Chaque aliment est représenté avec un rail alimentaire (*i.e.* le rapport des macronutriments contenus dans chaque aliment) d'une couleur différente. La consommation individuelle de chaque hamster est représentée par de couleurs différentes en fonction du régime (les formes permettent uniquement de mieux séparer les points ayant une couleur proche). Les couleurs de la consommation individuelle correspondent aux couleurs utilisées pour les régimes dans la figure 3. Les astérisques sur chaque rail alimentaire représentent l'apport en macronutriments qui résulterait de la consommation de 10g de l'aliment correspondant.

Le résultat principal indiqué dans la figure 3 est qu'une consommation importante de tournesol dans les 3 régimes qui en contenaient a eu lieu, ayant résulté en un apport en lipides importants pour les hamsters de ces régimes. De plus, le soja a également été sélectionné dans le régime blé-soja, ayant résulté en un apport en protéines élevé et un apport en lipides intermédiaires entre les régimes contenant du tournesol et tous les autres régimes. Entre les régimes maïs-pois et maïs-haricot, bien que la composition en protéines + lipides du haricot soit plus importante que celle du pois, l'apport en protéine + lipides a été plus faible, suite à une sélection plus importante du maïs. Les quantités de nutriments ingérés quotidiennement ont été plus globalement plus importantes avant la reproduction que durant l'hibernation (pour les femelles en tout cas, la consommation des mâles n'ayant pas été testée avant la reproduction). Cependant la sélection alimentaire ne semble pas avoir été modifiée durant ces deux périodes, les proportions de chaque nutriment consommé restant similaires.

Discussion sur la sélection alimentaire

La palatabilité des aliments, c'est-à-dire le 'plaisir' associé au goût et à la texture d'un aliment, influencent la sélection alimentaire (Yeomans et al., 2004). Les facteurs qui déterminent la palatabilité d'un aliment pour un individu sont multiples (*e.g.* les carences nutritionnelles, l'expérience passée, la génétique, …) et peuvent être complexes à appréhender (Yeomans *et al.*, 2004). Suivant la théorie de 'nutritional wisdom' (Parker et al., 2009; Provenza, 1995), la capacité des animaux à ajuster la prise alimentaire à leurs besoins (Berthoud et al., 2012; Kyriazakis and Emmans, 1992; Sørensen et al., 2008) et les capacités de modulation de la palatabilité des aliments en fonction de l'état de l'individu (Roura and Fu, 2017; Shin et al., 2008), nous avons fait l'hypothèse que la palatabilité était principalement liée aux besoins des hamsters puisque nous avons utilisé des aliments correspondant à ceux présent dans leur environnement naturel. Cependant, il est possible que la palatabilité de certains aliments dépasse les besoins de l'individu, tel qu'observé typiquement dans les processus menant à l'obésité (Rolls and Shide, 1992). Bien que ces phénomènes soient probablement limités dans des conditions naturelles, des études complémentaires se penchant de manière détaillée sur

le lien entre l'alimentation du hamster et la palatabilité des aliments à disposition permettraient de préciser ces éléments.

Les aliments riches en lipides et en protéines semblent particulièrement sélectionnés par les hamsters dans les différentes études. Comme nous l'avons vu, ils n'expliquent cependant pas l'ensemble de la sélection effectuée et d'autres paramètres semblent entrer en jeu. L'exemple le plus marquant est celui du colza dans le régime avec le blé, maïs et soja, où la consommation est restée faible (environs 25%) malgré une composition lipidique et protéique élevée, relativement proche de celle du tournesol qui a lui toujours été fortement sélectionné. Des facteurs antinutritionnels sont probablement impliqués dans la sélection alimentaire que nous avons mesurée, puisque la plupart des aliments proposés en contiennent.

Pour faire face à la multiplicité des facteurs antinutritionnels mais aussi aux toxines, qui sont présentes dans la majorité des plantes, les animaux possèdent de nombreuses voies métaboliques (Dearing *et al.*, 2005). Cependant, chaque voie est limitée et les animaux doivent éviter d'ingérer une grande quantité d'un seul composé pour éviter son effet délétère (McLean and Duncan, 2006). Ce processus de détoxification est même proposé comme une explication majeure du comportement alimentaire généraliste de la plupart des herbivores (Freeland and Janzen, 1974). Les limites des processus de détoxication sont susceptibles d'affecter de la même manière les espèces omnivores généralistes qui dépendent principalement des plantes, comme le Grand hamster. Hjältén *et al.* (1996) ont étudié la préférence alimentaire de 2 espèces de campagnols sur 20 espèces de plantes, et ont analysé leur composition chimique respective. Ils ne sont pas parvenus à établir un lien entre la préférence alimentaire et des patterns spécifiques dans la composition des plantes, notamment des toxines connues pour impacter les organismes. Cela peut confirmer que la composition en facteurs antinutritionnels ou en toxines n'a qu'une faible importance lorsque la diversité alimentaire est élevée. Ainsi, une diversité de plantes dans l'environnement naturel des hamsters semble importante pour leur permettre de se nourrir sans souffrir de la présence de facteurs antinutritionnels ou d'autres métabolites secondaires des plantes.

Conclusion

Les résultats de nos expérimentations et les éléments disponibles dans la littérature, nous indiquent que la sélection alimentaire et la nutrition sont impactés par de nombreux paramètres. Des aliments riches en lipides et en protéines semblent importants car les hamsters les sélectionnent préférentiellement lorsqu'ils sont disponibles. Les teneurs des lipides en différents types d'acides gras, et celle des protéines en différents acides aminés, est un facteur qui peut également entrer en jeu dans la sélection alimentaire, puisque les plantes ne contiennent pas les mêmes teneurs de ces nutriments alors que certains d'entre eux sont particulièrement importants. La présence de facteur antinutritionnels ou de toxines limite les capacités d'ingestion et d'assimilation des aliments, et s'alimenter avec différentes espèces de plantes permet de limiter ces problèmes. Enfin, la teneur en niacine (vitamine B3) et peut-être en d'autres vitamines ne semble pas être capable d'influencer la sélection alimentaire, et il est donc important d'éviter que des plantes pauvres en niacine assimilable (telles que le maïs) constituent l'alimentation principale du hamster. Ainsi une grande diversité alimentaire est nécessaire pour pouvoir permettre une nutrition adaptée pour les espèces animales et en

l'occurrence le Grand hamster. Le déploiement d'une telle diversité dans le milieu naturel de ce rongeur semble primordial pour la sauvegarde de ses populations.

Chapitre II : Effet de différents régimes alimentaire sur la biologie du hamster

1. Introduction au chapitre

Le chapitre précédent a permis de confirmer que le grand hamster consomme une grande variété d'aliments différents, et a montré qu'il sélectionne sa nourriture en fonction de ses besoins. Il peut donc de manière générale effectuer les choix alimentaires les plus adaptés à partir de la nourriture qu'il a à disposition dans son environnement. Mais cette nourriture est-elle suffisante pour lui permettre de réaliser les différentes étapes de son cycle de vie ? Une nourriture inadaptée peut entraîner des carences ayant d'importants effets, notamment durant la reproduction des hamsters. C'est en effet ce qui a été montré dans le cas d'un régime à base de maïs où les femelles ont été incapables de prendre soin de leurs jeunes et les ont cannibalisés, mais aussi dans un régime de blé où une supplémentation protéique trop faible a engendré un échec de la reproduction (Mathilde L. Tissier *et al.*, 2017). Nous avons montré au cours de l'étude dans les mésocosmes agricoles qu'une diversité de cultures dans l'habitat du hamster était nécessaire pour sa survie et sa reproduction (Tissier et al., 2018). Le chapitre précédent apporte encore un élément supplémentaire en ce sens, puisqu'une variété de ressources alimentaire est nécessaire à l'apport optimal en nutriments. Il semble donc particulièrement important de mettre en place dans l'habitat du hamster une diversité de cultures qui lui permette une survie optimale, une bonne condition corporelle et une bonne reproduction. Nous avons donc testé différentes cultures qui pourraient être associées entre elles et développées simultanément dans l'habitat de ce rongeur. Ainsi ce chapitre rapporte les résultats de trois études ayant évalué l'effet de régimes composés de deux cultures différentes, sur l'hibernation et la reproduction qui s'en suivait. Deux régimes supplémentaires comportant un seul type de culture ont également été ajoutés aux études.

2. Étude régimes n°1 : 2015-2016

Contexte et contribution à l'étude

Dans le cadre de sa thèse (Tissier, 2017), Mathilde Tissier avait réalisé une étude testant l'effet de différents régimes sur l'hibernation et la reproduction qui la succède. Elle avait réalisé et intégré à sa thèse une partie des analyses des résultats. À partir de 2017, j'ai complété ces analyses pour comprendre l'impact de la composition des aliments sur les résultats obtenus, et évalué l'effet des régimes sur la physiologie des hamsters grâce à des mesures hormonales dans le plasma sanguin. J'ai également apporté une contribution significative à l'analyse statistique, la mise en forme de données et la rédaction d'un article scientifique dont Mathilde Tissier et moi-même sommes co-premier auteurs. Cet article intitulé « Finding new crop associations to compensate for the deficiencies of maize and wheat in the diet of the European hamster (*Cricetus cricetus*). » sera soumis prochainement.

Les régimes étudiés ont été choisis pour différentes raisons :

- pour trouver quelles cultures pourraient bénéficier au hamster en association avec le blé et le maïs, les deux principales cultures dans leur habitat
- en utilisant des espèces riches en lipides ou en protéines qui pourraient être particulièrement favorables au hamster, avec les graines de soja, tournesol et radis

- en fonction des besoins et contraintes des agriculteurs : le tournesol et le radis sont utilisés en couverts végétaux, le soja est fixateur d'azote et est recherché en alimentation animale, et des cultures associées de blé et soja sont des pratiques déjà mises en place par certains agriculteurs

Publication

New crop associations compensate for the nutrient deficiencies of maize and wheat and enhance the fitness of the critically endangered European hamster

Kletty F.[1,*], Tissier M.L.[2,*], Robin J.P.[1] and Habold C[1,✉].

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

[2] Department of Biological Sciences, Bishop's University, Sherbrooke, QC, Canada,

[*] These 2 authors contributed equally to this work.

✉ Corresponding author: caroline.habold@iphc.cnrs.fr

ABSTRACT

Farmland species are currently subject to many threats, including lack of cover most part of the year and/or a cover of poor nutritional quality. In fact, monocultural practices centered on wheat and maize lead to a loss of dietary diversity, causing deficiencies that affect their survival and reproduction. As such, a protein deficiency in wheat monoculture harms the growth of young European hamsters (*Cricetus cricetus*). Even more serious, in maize fields, it is all the reproduction of this species that is compromised due to a deficiency in vitamin B3 (niacin), which causes a 95% maternal infanticide rate. This solely could account for the decline of this species: 94% loss of its distribution area in Alsace (France) since the 1960s. It is therefore urgent to find agricultural practices that allow to overcome these deficiencies and restore the reproductive success of the hamster. In this study, we tested 3 supplements (soybean, sunflower and fodder radish) in association with wheat or maize, on the hibernation and reproduction of hamsters. We observed that 3 associations limited the mass loss of hamsters in winter, thus ensuring them a good body condition at spring, on which reproduction greatly depends. The best association, wheat+soybean, allows to obtain litters of 4.5+/-0.7 pups with 100% survival at weaning. Such co-culture therefore makes it possible to overcome deficiencies in wheat, with a benefit for agricultural fauna demonstrated here with the example of the hamster, but is also of technical and economic interest for farmers, as for livestock breeders in this case.

Keywords: agri-environmental schemes, crops, reproductive success, *Cricetus cricetus,* conservation,

INTRODUCTION

The exponential growth of the human population (x10 in just 3 centuries) brings new threats to ecosystems, notably linked to intensive agriculture and urbanization. This has led to the disappearance of wild species, especially in farmland: more than 50% since the 1960s in Europe (Björklund *et al.*, 1999; Stoate *et al.*, 2001). The European hamster (*Cricetus cricetus*) is one such example of flagship species, indicator of biodiversity decline. Itsdistribution area has shrinked by 74% in only 50 years (Surov *et al.*, 2016). In Alsace (the only French territory where the species is present), its distribution area has decreased by 94% since the 1960s. The main causes of its decline are mostly linked to intensive agriculture that leads to landscape homogenization and a lack of protective

and nutritional cover part of the year. In fact, only two crops : wheat and maize, cover every year more than 70% of arable land in Alsace (Agreste, 2020). These only provide satisfactory cover for the fauna for about 4 months per year: from mid-March to mid-July for wheat and from June to October for maize. To this problem of availability is added a problem of nutritional quality: wheat and maize are deficient in nutrients essential for farmland animals and especially hamster reproduction and survival. As shown previously, a deficiency of vitamin B3 and its precursor tryptophan in maize causes cannibalism in 95% of females immediately after giving birth (Tissier *et al.*, 2017). In wheat monoculture, females show maternal care to their young but partially fail their breeding since some pups are stunted and die before emancipation (Tissier *et al.*, 2017, 2018).

The European hamster is a hibernating species that performs torpor bouts (*i.e.* phases of hypometabolism and hypothermia) in order to cope with the reduction of resources and temperatures in winter. It has been shown that the quality of hibernation, by the amount of energy spared by the animal, is decisive for its reproductive success. In fact, animals with the best body condition emerge earlier from hibernation, which leads to more mating opportunities for males and more litters for females (*Cricetus cricetus* : Franceschini-Zink and Millesi, 2008 ; *Spermophilus citellus* : Millesi *et al.*, 1999 ; *Cynomys ludovicanus* : Hoogland, 1995). The quality of the hibernation itself depends on the quantity and the quality of the reserves made prior its onset (reviewed in Dark, 2005). Some animals named “fat-storers” store internal fat reserves, whereas some others named “food-hoarders” like the European hamster, hoard large amounts of food in a burrow (Humphries *et al.*, 2003). In fat-storing species, the energy used during hibernation comes mainly from the oxidation of triglycerides from the white adipose tissue and many studies have therefore looked at the effect of the quality of fatty acids on hibernation behavior (rev. in Dark, 2005). It has been shown that diets rich in polyunsaturated fatty acids (PUFA; Arnold *et al.*, 2015) are positively related to the depth and duration of torpor bouts and therefore to energy saving during hibernation (yellow-pine chipmunk, *Eutamias amoenus* : Geiser *et al.*, 1994; reference of fat-storing species: Jastroch *et al.*, 2016; Munro and Thomas, 2004). However, in the food-storing Eastern chipmunk, it appears that PUFA-rich diets are associated with a reduction of torpor use, which can be interpreted as a strategy to avoid oxidative stress (Munro *et al.*, 2005). Indeed, an excess of PUFA in the diet can also be detrimental, as these fatty acids are more prone to autoxidation (Frank *et al.*, 1998; Daniel Munro and Thomas, 2004). Therefore, a lack of PUFA in the diet would lead to a hibernation of reduced quality, whereas an excess would cause oxidative stress. Food-storing species that feed during hibernation can be expected to modulate the amount of PUFA ingested if the diversity of reserves accumulated in the burrow allows it. We have also previously shown that the European hamster modulates its hibernation behavior according to the protein and lipid content of its diet: hamsters fed a high fat diet spend less time in torpor, therefore losing more mass during hibernation, and have a lower reproductive success (Weitten *et al.*, 2018). This study shows the importance of food quality - on hibernation behavior with consequences on the reproduction that follows (delayed sexual maturity, less successful matings, smaller litters), - on reproduction directly, with a high-protein diet allowing a better growth of pups. This last result joins what has already been widely demonstrated of the importance of proteins for mammalian reproduction (Speakman 2008). While the nutritional needs of animals to ensure hibernation and reproduction are well known, we do not know how they deal with the resources available in their natural environment to cover these needs. Therefore, with the double aim of understanding how food stores might affect hibernation and subsequent reproduction, but also of finding crops that could be associated with maize and wheat to improve the reproductive success of the species in European farmlands, we investigated the effects of 6 crops-based diets on 1) the hibernation and 2) the reproduction of 42 pairs of captive-reared hamsters. These diets were composed of either wheat or maize and supplemented with one of three targeted crops naturally rich in proteins, tryptophan/vitamin B3 and/or fatty acids (soybean, sunflower and radish). We first predicted that the 3 supplement crops should, by providing proteins and vitamin B3, enhance females reproductive success when associated to maize and wheat (Tissier *et al.*, 2017). by 1/ improving the survival rate at weaning of pups of diets; 2/ due to their high content in lipids and therefore energy, the 3 supplements should allow hamsters to save energy during hibernation and to have good body condition at

emergence and therefore good reproductive success (more than 6 pups per litter, which is the average litter size of females fed an optimal diet (pellets for laboratory rodents) and a high survival rate at weaning).

METHODOLOGY

Animals and housing conditions

This study was carried-out on 84 one-year-old hamsters (42 ♂ and 42 ♀) from November 2015 to the beginning of June 2016 in our captive breeding unit (CNRS, IPHC-DEPE, Strasbourg, France). P*rior* to the experiment, hamsters were fed *ad libitum* on 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) and maintained in controlled environmental conditions (temperature 20 °C to 23 °C; 35%-55% humidity; summer photoperiod, 16L: 8D). Hamsters were housed individually (W x H x D: 265 mm x 237 mm x 420 mm) from weaning to reproduction. Cages were enriched with paper and plastic shelters during the whole experiment. In April, hamsters were housed in breeding pairs in large cages (W x H x D: 380 mm x 257 mm x 590 mm) equipped with a shelter box (W x H x D: 140 mm x 230 mm x 230 mm) for two weeks. After this two-week period, males were removed and females remained in the cage until they weaned their litter (*i.e.* 30 days post-parturition). Before and during the experiment, hamsters had *ad libitum* access to water.

Experimental protocol: design, timetable and diets composition

We selected three crops to be associated with wheat and maize: sunflower (*Helianthus annuus*), soybean (*Glycine max*) and fodder radish (*Raphanus sativus oleiformis*). These crops were selected based on their economic, agronomic, biodiversity and nutritive interests, to maximize their implementation in the fields. Soybean was slected for its economic ineterest for french and european farmers as part of the LIFE+ ALISTER project (LIFE12 BIO/FR/000979). Sunflower provides many benefits for biodiversity and agriculture (Hagy *et al.*, 2010; Jones and Sieving, 2006; LoCascio *et al.*, 2019; Palmer-Young *et al.*, 2016). It attracts birds among which some reduce pest populations (Hagy *et al.*, 2010; Jones and Sieving, 2006) and is recommended as a simple conservation measure to promote pollination and bumblebees health in farmlands (LoCascio *et al.*, 2019; Palmer-Young *et al.*, 2016). Sunflower and soybean were also considered for their high contents in tryptophan and vitamin B3, as for their respective PUFA and protein contents (see Table S1). Regarding fodder radish, researchers in the Netherlands have recorded high and stable populations of hamsters in radish fields (La Haye M.J.J, *personal comm.*), which thus appears to be a favorable crop to the species. Moreover, this crop appears as a good intercultural crop for wheat and especially favorable for invertebrates and farmland birds (CARA Bourgogne, 2012; Heckenbenner and De Pontbriand, 2011).

A total of 6 diets were composed, with 7 ♂ and 7 ♀ in each group: maize-soybean (Msoy), maize-sunflower (Msunf), maize-radish (Mrad), , wheat-soybean (Wsoy), wheat-sunflower (Wsunf) or wheat-radish (Wrad;Table 1). During reproduction (8th march-10th June), hamsters were supplemented in proteins by receiving 2g of earthworm, which roughly corresponds to one small worm (*Lumbricus terrestris*), every two days. Hamsters were maintained under controlled environmental conditions mimicking their seasonal cycle in the wild (Table 1): the photoperiod was based on the natural ephemerid of Strasbourg (48° 34′ 24″ North and 7° 45′ 08″ East) and the room temperature was about 20°C in summer, 12°C in the fall and 10°C in winter (*i.e.* close to the temperature of hamsters' burrow in the wild).

Date	Period	Group	Diet	Photoperiod	Ta	Humidity
Birth-5th Nov.	Before experiment	1-6	Conventional pellets	Natural (summer, fall)	20±2°C	35-45%
5th Nov-10th Dec	Temperature reduction	1-6	Conventional pellets	Natural (summer, fall	12±1°C	45-60%
10th-16th Dec	Food habituation	1	conventionnal pellets + maize + soybean	Natural (fall, winter)	10±1°C	55-65%
		2	conventionnal pellets + maize + sunflower			
		3	conventionnal pellets + maize + radish			
		4	conventionnal pellets + wheat + soybean			
		5	conventionnal pellets + wheat + sunflower			
		6	conventionnal pellets + wheat + radish			
16th Dec.-8th Mar.	Hibernation	1 – Msoy	Maize Soybean	Natural (winter)	10±1°C	55-65%
		2 – Msun	Maize Sunflower			
		3 – Mrad	Maize Radish			
		4 – Wsoy	Wheat Soybean			
		5 – Wsun	Wheat Sunflower			
		6 – Wrad	Wheat Radish			
8th Mar.-10th Jun.	Reproduction	1 – Msoy	Maize Soybean	Natural (winter)	10±1°C	50-60%
		2 – Msun	Maize Sunflower			
		3 – Mrad	Maize Radish			
		4 – Wsoy	Wheat Soybean			
		5 – Wsun	Wheat Sunflower			
		6 – Wrad	Wheat Radish			

Table 1: timetable and details of the experimental design and diets. The ambiant temperature (T_a) was controlled. Humidity was constantly measured and the range is provided.

Macronutrient content of the diets

We recorded the total protein, lipid, minerals and energy content of each of the six diets. Grains were freeze-dried to constant mass and ground to obtain a homogenous powder for analysis. Just before analysis, the powder was lyophilized for 48 h to eliminate any remaining traces of water. Nitrogen content was determined in triplicate using 150-200 mg aliquots according to the Kjeldahl method (Kjeldahl, 1883). *Protein content* was calculated as nitrogen content x 6.25 (Campbell and Leatherland, 1980b). *Lipid content* was determined in duplicate using 1 g aliquots according to a procedure adapted from the Folch method (Jordi Folch *et al.*, 1957) with a chloroform/methanol (2/1, v/v) solution as extraction solvents. Minerals content was determined gravimetrically in duplicate from 1-2 g samples ignited in a muffle furnace at 400 °C for 24 h. Total seed water was then calculated by subtracting total dry seed mass from fresh seed mass. Finally, *energy content* was determined on dry 0.7-1.4 g aliquots by using an isoperibol bomb calorimeter Parr 6200 with benzoic acid as standard. The carbohydrate ration was equal to 100% of dry matter value minus the lipid, protein and minerals percentages

Hamster body mass, food intake and food preferences

Hamsters were weighed at the onset of hibernation (OH, from the 25th November to the 9th December 2015), post-hibernation (PH, between the 23-25th March 2016) and post-reproduction (PR, from the 1rst to the 10th of June). These data were used to calculate changes in hamsters' body mass over the totality of the experiment. At each

cage cleaning, we collected the litter and sieved it to gather the totality of the uneaten food. This food was then dried and weighed to calculate hamsters' food intake over the hibernation period. This was then used to estimate hamsters' daily food intake (g day^{-1} of dry matter) and food preferences.

Activity index

The use of torpor was estimated three times a week between 3 and 5 pm, starting on the 21st of December and ending on the 8th of March. A score was attributed to each hamster (based on (Concannon *et al.*, 1989)) according to their breath movements and their position in the cage. A score of 1 was assigned to hamsters with the body tightly curved and less than 1 breath in 30 seconds (*i.e.* likely in deep torpor). A score of 2 was assigned to hamsters with the body curved and breathing from 1-7 times in 30 seconds (*i.e.* in shallow torpor or in a deep sleep). Finally, a score of 3 was attributed to hamsters that where either active in the cage or displaying more than 7 breaths during 30 seconds (*i.e.* active or in a light sleep). Over the entire hibernation period, we therefore disposed of an index of activity for each hamster, ranging from 1 (mostly inactive, or in torpor) to 3 (mostly active, never in torpor). This index was used in graphical representations while raw scores were used in statistical analysis.

Reproductive success and litter size

Twice a day (at 8 am and 7 pm) between the end of April and the end of May, we monitored the number of females that initiated parturition and the litter size. The body mass of the pups (± 0.01 g) was recorded at 8 and 30 days of age.

Geometrical representation of nutrient intake

We represented nutrient consumption in a geometric space whose different dimensions correspond to the different macronutrients (lipids, proteins and carbohydrates), following the framework proposed by Raubenheimer and Simpson in the context of nutrition studies (Raubenheimer and Simpson, 1997; Simpson *et al.*, 1993). We were thus able to represent the macronutrient intake and the ratio between them for the different hamsters in the four diets. Furthermore, we can represent at the same time the ratio of macronutrients contained in the different foods, *i.e.* lines on the nutrient space, which are called 'food rails'. If a hamster would consume only one of the 2 offered food, the macronutrient intake point would be situated on the food rail of the considered food, higher the food consumption, farer the point from the origin.

Data analyses

Activity index - We first looked at the effect of the diet on the hamsters' activity scores between December and the end of March. These scores being ordinal quantitative variables, we used cumulative link model (CLM) with the base of the diet (wheat or maize), the complement of the diet (radish or soybean or sunflower), the sex, the mass of hamsters and all simple interactions between these variables as fixed effects. The identity of the individuals, the room and the date were included as random effects.

Body mass and food intake - We then investigated how the diet affected the *body mass loss* and the *average daily food intake* during hibernation. These variable were analysed using a linear model (LM) with diet, sex and the diet*sex interaction as fixed effects. The body mass at the onset of hibernation and the average activity index of each hamster were included as covariates in this model. Regarding hamsters' food preferences during hibernation, we looked at the daily food intake for each of the two items using a Linear Mixed Model (LMM) with the diet, the sex, the type of the food item (base or supplement) and the diet*type of food item interaction as fixed effects. We also included the body mass at the onset of hibernation and the activity index as covariates in this model. The identity of the individuals was included as a random effect for repeated measures on the same individual.

Reproductive success – We used generalized linear mixed models (glm) to analyze the number of offspring (count data; poisson with Log link function) and offspring survival to weaning (binary data; binomial with Logit link).

Analyses were conducted using IBM SPSS software (IBM SPSS Statistics for Windows, Version 21.0. Armonk, NY: IBM Corp) and R 3.4.3. Multiple comparisons were analysed via a test of ordinal regression by pairs (activity index; R 3.4.3) or via a post-hoc least significant difference test (LSD, body mass and food intake; SPSS). For analyses of reproductive success, we used the brglm package in R 3.4.3 to deal with complete separation of data due to a complete failure of offspring survival in some diets. Final model selections for CLM; LM, LMM and GLMM were based on the lowest AICc values (Akaike information criterion for small samples). When relevant (LM and LMM), normality of the residuals was tested using a Kolmogorov-Smirnov test and variance homogeneity was checked using a Levene test. Significance threshold was set at $\alpha<0.05$. If not stated otherwise, data presented are means ± SEM. Figures were prepared using GraphPad prism software (Version 5, La Jolla, USA) or R 3.6.1 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2019).

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 numbers 00624-01 and 17484-2018103016124862.

RESULTS

Macronutrient content of the diets

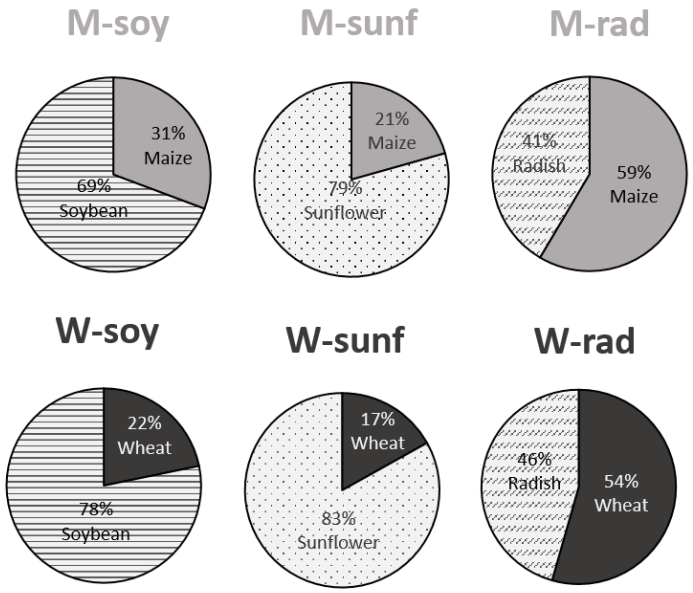
The 6 foods used to compose the diets were dry seeds, containing less than 9% of water (Table 2). The seeds with the highest lipid content were sunflower with 62.21±0.32%. Soybean seeds had the highest content in proteins with 41.4±0.33%. Maize and wheat grains were principally composed of carbohydrates (nearly 85%) but were poorer in lipids and proteins (3 to 11%). The highest energetic value was found for sunflower, with 31.381± 0.146 kJ per gram of DM.

Food item	DM (% of FM)	Water (% of FM)	Minerals (% of DM)	Lipids (% of DM)	Proteins (% of DM)	Carbohydrates (% of DM)	Energy (kJ/g of DM)
Maize	92.87± 0.43	7.13 ± 0.43	1.17 ± 0.13	6.03 ± 0.27	8.25 ± 0.10	84.54 ± 0.24	18.21 ± 0.10
Wheat	91.17 ± 0.47	8.83 ± 0.47	1.77 ± 0.05	3.1 ± 0.09	10.56 ± 0.12	84.57 ± 0.17	17.55 ± 0.13
Radish	94.37 ± 0.27	5.63 ± 0.27	5.32 ± 0.03	38.42 ± 0.46	27.78 ± 0.15	28.48 ± 0.37	26.40 ± 0.23
Soybean	93.88 ± 0.49	6.12 ± 0.49	5.47 ± 0.17	22.89 ± 0.18	41.36 ± 0.33	30.28 ± 0.36	23.53 ± 0.11
Sunflower	95.87 ± 0.15	4.13 ± 0.15	3.49 ± 0.08	62.21 ± 0.32	19.08 ± 0.14	15.21 ± 0.32	31.38 ± 0.15

Table 2: Nutrient composition of grains. Dry matter (DM) and watter content are expressed in percentage of fresh matter (FM), ashes and macronutrients are expressed in percentage of DM and energy is expressed in Joules per gram of DM. Values are given ± SEM.

Food and macronutrient intakes during hibernation

Figure 1: Food consumption of the two food items in each diet. M-soy, M-sunf, M-rad, W-soy, W-sunf, W-rad



correspond respectively to the following diets: maize-soybean, maize-sunflower, maize-radish, wheat-soybean, wheat-sunflower and wheat-radish.

Regarding hamsters' food preferences, we found a significant Diet*Type of food item interaction (Figure 1; $F_{1,97} = 6.3$, $p < 0.001$). This highlights that in four diets (Msoy, Msunf, Wsoy, Wsunf) hamsters consumed significantly more the supplement (60 to 83% of soybean or sunflower intake), whereas in the two other diets with radish as complement they preferentialy consumed the 'base" (59% maize or 54%wheat).

The resulting macronutrient consumption for each individual can be ploted in a tridimensional space where each dimension corresponds to one macronutrient (see methodology for more details). We represented this nutritional space in three bidimensional plots (Figure 2).

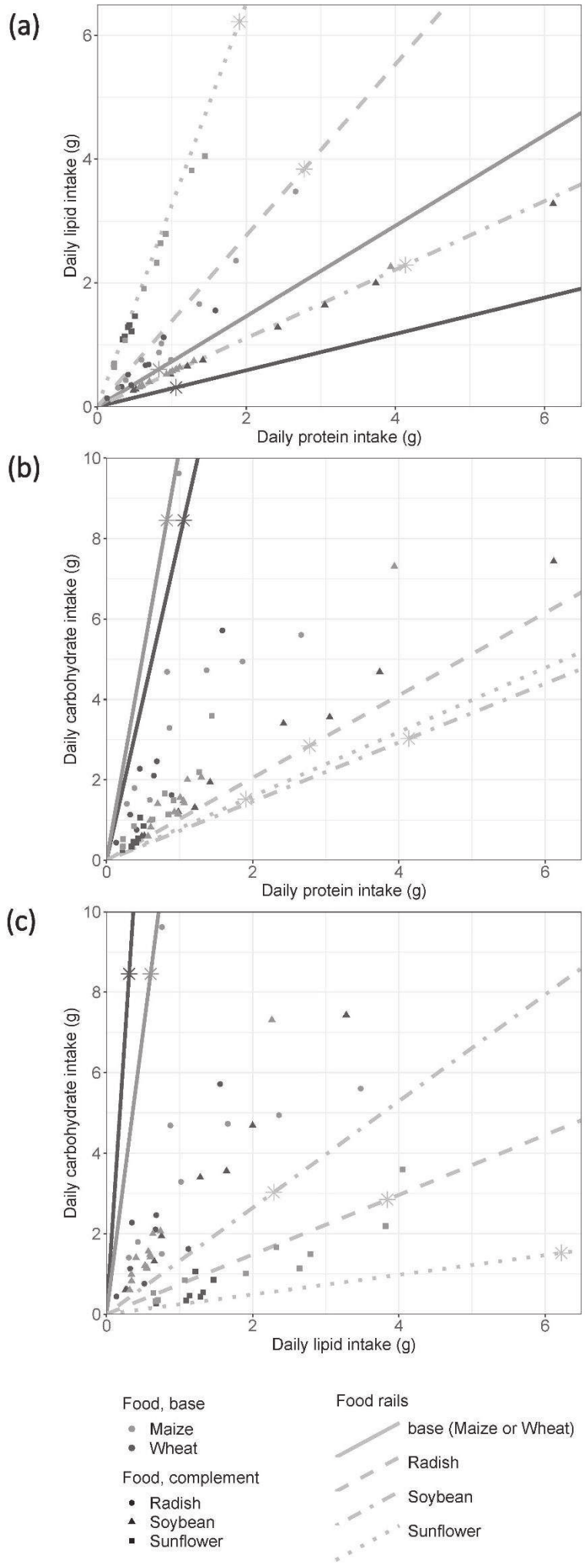

(a)
Daily lipid intake (g)
Daily protein intake (g)
(b)
Daily carbohydrate intake (g)
Daily protein intake (g)
(c)
Daily carbohydrate intake (g)
Daily lipid intake (g)
Food, base
Maize
Wheat
Food, complement
Radish
Soybean
Sunflower
Food rails
base (Maize or Wheat)
Radish
Soybean
Sunflower

Figure 2. Daily macronutrient intake. These figures represent daily macronutrient intake (Lipid, protein and carbohydrate intake) of the different hamsters. (a) represents lipid versus protein intake, (b) represents carbohydrate versus protein intake and (c) represent carbohydrate versus lipid intake.The hamsters fed with maize or wheat as food base are respectively represented in light grey or in black. The hamsters fed with radish, soybean or sunflower as food complement are respectively represented with rounds, triangles or squares. Lines represent food rails, the ratio of macronutrient contained in each food. Solid lines represent food base with maize in light grey and wheat in black. Dashed, dash-dotted and dotted lines represent food complement, respectively radish, soybean and sunflower. The asterisks on each food rail represent the macronutrient intake that would result from the consumption of 10g of the corresponding food. See the methodology for details about this representation of nutrient intake.

Food rails of the bases of the diets (wheat and maize) are close (Figure 2a) or very close (Figure 2b&c), indicating that the ratio of macronutrients with respect to each other is similar between these two foods. The consumption of 10g of food represent a much higher lipid and protein intake for the complements (radish, soybean and sunflower) than for the bases. The lipid/protein intake ratio (for the different hamsters) is almost the same as lipid/protein ratio of the food complement, except radish that has been little consumed. For other macronutrient ratio (Figure 2b & 2c), macronutrient intake is not following food rails. This is in concordance with the higher carbohydrate content in the base than in the complement, driving macronutrient ratio toward base food rails. Looking in the nutrient space, all the area between the 2 food rails in each diets was an *a priori* possibility for a macronutrient intake ratio. We can observe that for all diets, macronutrient intake was very variable between individuals in terms of quantity, but followed a similar ratio with respect to each other. Thus, this ratio in macronutrient intake results from the food selection hamsters performed and is consistent across individuals.

Activity index during hibernation

All hamsters displayed torpor (index of 1) during the hibernation period of this experiment, except one female from the Maize-radish group. After model selection based on AIC and on the relative weight of each varaible, the best model to analyse activity index appeared to be the model including as fixed factors the sex and the interaction between base and complement of the diet. The *activity index* was thus significantly affected by the sexe (z=-2.791; p=0.005) with males having lower activity index (1.75±0.02) than females (1.96±0.02). It was also affected with the interaction of the base and complement of the diet, with Wrad, Wsunf and Msoy being diets where activity index of hamsters were lower than in the 3 other ones (Wsoy, Mrad, Msunf, Figure 1a).

The daily food intake (g of dry matter/day) was affected by the diet (see Figure 1b; $F_{5,43} = 2.8$, $p = 0.029$) and the activity index ($F_{1,43} = 93.5$, $p<0.001$; $R^2 = 0.69$). However, we found not effect of the sex ($F_{1,43} = 0.47$, $p = 0.5$) or the sex*diet interaction ($F_{5,43} = 0.70$, $p = 0.6$) on this variable.

Body masses and body mass losses during hibernation

Average body masses are given in Table S2 according to the period, the diet and the sex of the individuals. Hamsters' *specific body mass loss* was significantly affected by the sex ($F_{1,70} = 27.5$, $p<0.001$), the diet (Figure 1 (b); $F_{5,70} = 2.9$, $p = 0.021$), the activity index ($F_{1,70} = 69.5$, $p<0.001$, $R^2 = 0.34$) and the body mass at the onset of hibernation ($F_{1,70} = 83.8$, $p<0.001$; $R^2 = 0.33$) but not by the sex*diet interaction ($F_{5,70} = 1.2$, $p = 0.3$).

PERIOD	DIET	M-SOY	M-SUNF	M-RAD	W-soy	W-SUNF	W-RAD
OH		252.9±14.2	253.1±14.2	252.6±14.2	253.6±14.2	253.9±14.2	254.1±14.2
PH		194.1±11.9	231.3±11.9	216.9±11.9	234.6±11.9	212.9±11.9	188.4±11.9
PR		224.3±12.5	256.1±13.6	229.7±13.2	257.3±13.0	240.2±12.5	203.2±13.2
PERIOD	SEX	Males			Females		
OH		271.7±8.2			235.0±8.2		
PH		230.3±6.9			195.8±6.9		
PR		257.0±7.1			213.3±7.9		

Table S2: Hamsters' average body mass according to their diet, their sex and the period. Three periods are represented: OH = Onset of Hibernation, PH = Post-Hibernation and PR = Post-Reproduction. Means+SEM are recorded, in grams.

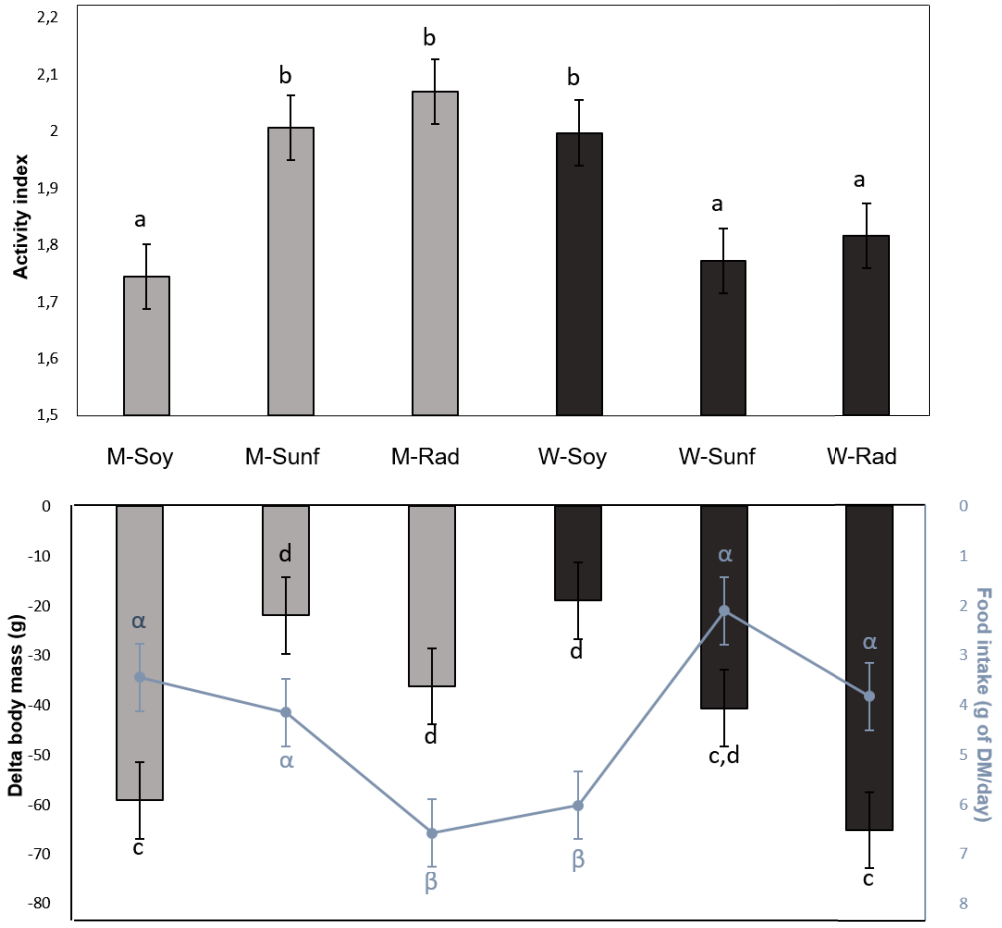


Figure 3: Hamsters' activity index (a), body mass loss and daily food intake during hibernation, according to their respective diet. In (b) the body mass loss (in grams) and the daily food intake (in grams of dry matter per day) are represented according to the diet. Different letters mean significant differences between the diet groups, $p<0.05$ (greek letters are used for food intake).

Female reproductive success

Births were recorded in all 6 diets; parturition rate ranged from 20% (Wrad diet) to 83% (Msoy diet; Figure 4). Parturition rate was explained by body mass but not by the diet (model selection on glmm returns a delta AIC of 14.8 between lowest AIC model and the first model including the diet). However, both the diet and body mass of the mother significantly influenced pups' survival (brglm, $p<0.001$). Offspring survival was the highest in the Wsoy group ($p<0.001$), where it reached 100% (Figure 4). No pups survived in three groups: Msoy, Wsunf and Wrad. While few pups survived in the Msunf and Mrad diets, we failed to show a significant difference on the litter size at weaning (stats), likely due to a lack of statistical power. However, only Msoy is significantly lower than Mrad and Wsoy ($p=0.005$), other differences being non significant.

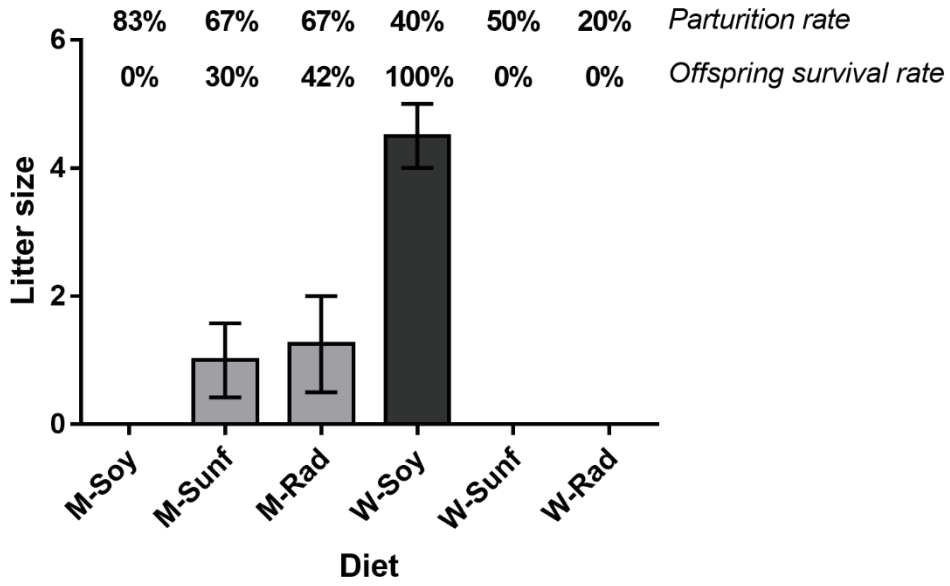


Figure 4: Females' litter size at weaning (30 days post-parturition) according to the diet. Parturition and offspring survival rates are shown in %. Light grey represents maize-based diets whereas dark grey represents wheat-based diet. See the methodology and Table 2 for details on each diet.

DISCUSSION

The results of this study reveal two different hibernation strategies used by European hamsters: 1) either to remain mainly active and eat food hoards or 2) to spare energy through the use of torpor and therefore rely less on food hoards. It also appears that the composition of the hoards influences the use of one or the other strategy, with hamsters being more active in three groups (Maize-Sunflower, Maize-Radish and Wheat-Soybean) than in the three others (Maize-Soybean, Wheat-Sunflower and Wheat-Radish). In terms of body mass sparing, being more active and eating seems to be a better strategy, since hamsters that were more in torpor lost significantly more body mass.

However, when looking at body mass loss compared to the amount of food ingested (see Figure 3), the Wsoy, Msunf and Wsunf diets seem to be more 'efficient' than the three others, allowing hamsters to limit body mass loss while eating lower amounts. In comparison, hamsters from the Mrad diet ate larger amounts of food and lost however more body mass than hamsters from the Msunf and Wsoy groups. Regarding the two remaining diets (Msoy and Wrad), hamsters' body mass loss was the highest of the 6 groups and roughly corresponded to 25% of hamsters' body mass at the onset of hibernation. Since, in the wild, hamsters would not necessarily have access to

ad-libitum food, the Wheat-Soybean, Maize-Sunflower and Wheat-Sunflower associations therefore appear to be more appropriate for the hibernation of this species. The Maize-Radish appears appropriate under ad-libitum food conditions, which is unlikely in the wild. Finally, results also highlight sex differences in terms of activity and body mass loss during hibernation, echoing what has been found in other species (Michener, 1992) and in a study on the European hamster (Siutz *et al.*, 2016b). Indeed, females were more active and have lost more body mass than males, independently of the diet. However, they have lost significantly less mass in the Wsoy, Msunf and Mrad diets than Msoy and Wrad. Thus, soybean is a good complement to wheat while sunflower and radish are quite good complement to maize, to stem the deficiencies linked to these foods and restore a good reproductive success in the fields.

Regarding hamsters' reproductive success, we showed that the three crop-associations that were favorable for hibernation were also favorable for reproduction: hamsters that lost less body mass had a subsequent better reproductive success. This could also be due to the fact that in these three diet groups, animals were more active and potentially earlier ready for reproduction. Indeed, in the three 'more torpid' groups, several animals were still torpid by the 10th of April, whereas on the 27th of March, males from the 'active groups' all had well-developed testes suggesting that they already were in a reproductive state. However, even if reproduction was possible with Msoy and Mrad, a significant much better reproduction was observed in Wsoy, which cannot be explained by activity or body mass loss during reproduction. Indeed, no differences in hibernation characteristics have been observed between these diets.

Interestingly, the effects of the diets on hamsters' hibernation and reproduction do not seem to be totally explained by the macronutrient content of the diets. For example, the two protein-rich diets (Maize-Soybean and Wheat-Soybean), in which hamsters ingested approximately the same proportion of soybean compared to wheat and maize (see Figures 1 and 2) had opposite effects on both hibernation and reproduction. Furthermore, in the Maize-Soybean diet, high rates of infanticides (as previously observed and owing to a vitamin B3 deficiency (Mathilde L Tissier *et al.*, 2017)) were recorded, suggesting an imbalance leading to vitamin B3-like deficiencies in this diet. Therefore, if verified, this would suggest that the quantity of protein or fatty acids *per se* are not the most affecting hibernation and reproduction in this study, which would rather be affected by the quality of proteins (*e.g.* representativeness and ratio between all the essential amino acids) and fatty acids (*e.g.* representativeness and ratio between the different fatty acids) or the content in vitamins/antioxidants. However, the food macronutrient content may be an explanation to the differences in reproductive success among the diets when hamsters managed to raise pups. Indeed, the protein intake in Wsoy was much higher than in Msunf and Mrad (41%, see table 2), while a supply of micronutrients like vitamin B3 was provided by wheat, and this together may have contributed to the 100% pups' survival in Wsoy diet. . Other crop associations that meet those two parameters are likely to be beneficial for hamsters and could be tested in futur studies. Given the high protein content of legumes, like soybean, crop associations including plants from the *Fabaceae* familiy are good candidates. These crop associations and especially wheat-soybean tested in our study can also be of interest for farmers to decrease nitrate fertilization and to produce protein to feed livestock.

Not only plant can bring proteins to hamsters but also animals, since this rodent is omnivorous (Nechay *et al.*, 1977; Tissier *et al.*, 2019b). Thus, some agricultural practices like organic farming or conservation agriculture could benefit to this rodent by enhancing biodiversity and especially invertebrate abundance in agroecosystems (Barré *et al.*, 2018a). Furthermore, we emphasize the benefit of implementing crop associations for hamster but this is not possible in conventional agriculture. Indeed, the conventional model is based on the culture of a single crop and crop diversity in the agroecosystem is usually low (Stoate *et al.*, 2001). The culture of different crops in hamster's living range could particularely be set up through implementation of cover crops and even more of crop associations. These practices are developed in different agricultural models like conservation or sustainable

agriculture (Horrigan Leo *et al.*, 2002; Hufnagel *et al.*, 2020). Their development as conservation measures for the hamster seem necessary to integrate our findings on the effects of nutrition for hamsters.

CONCLUSION

Interestingly, sunflower and radish therefore appear to be globally (*i.e.* when taking into account hibernation and reproduction) favorable when associated to maize, whereas unfavorable when associated to wheat. In contrast, soybean is favorable when associated to wheat but unfavorable when associated to maize. The main conclusion of this study would therefore be that there is not one 'favorable' crop for the species, but rather favorable crop-associations.

AKNOWLEDGMENTS

We thank Emilio Rojas from Wildstats for his help on statistical analysis. We are gratefull to animal cartakers and animal household manager for their work and their help, which made this work possible. Thanks also to students who helped to the analysis of the food composition.

REFERENCES

Voir Bibliographie de la thèse

Analyses complémentaires : dosages hormonaux

Nous avons envisagé la possibilité que le régime alimentaire puisse avoir un effet sur la physiologie du hamster et influer les concentrations circulantes de certaines hormones. Pour vérifier cela et mieux comprendre par quel biais le régime alimentaire peut avoir un effet sur ce rongeur, nous avons réalisé des dosages hormonaux à partir de plasma sanguin. Des échantillons issus de 3 périodes différentes ont été dosés : avant l'hibernation, après l'hibernation et avant la reproduction. Les concentrations en ocytocine, sérotonine et leptine ont été dosées au moyen de tests ELISA. Des variations de concentration circulante en ocytocine ont déjà été mises en évidence dans la publication de Tissier *et al.* (2017), permettant de comprendre l'impact physiologique de différents régimes lors de la reproduction et de mettre en évidence des causes différentes entre régimes lors d'échecs de la reproduction. La sérotonine est une hormone impliquée dans le fonctionnement neurologique (REF). De plus, elle est synthétisée à partir du tryptophane qui semble présent en quantité limité dans certains régimes, notamment ceux à base de maïs, et dont les carences associées aux carences en vitamine B3 dont il est le précurseur, sont responsables d'infanticide chez le hamster (Tissier *et al.*, 2017). La leptine est quant à elle une hormone impliquée dans le métabolisme des lipides et des tissus adipeux. Elle est à ce titre une bonne candidate pour mettre en évidence des variations potentielles dans la physiologie des individus durant l'hibernation.

Malgré ces éléments, nous n'avons pu mettre en évidence lors des dosages aucun effet du régime sur les concentrations de ces trois hormones. Seuls l'effet du sexe et de la période ressortaient des analyses. Ainsi cette partie ne sera pas développée davantage ici.

3. Études régimes n° 2 et 3, 2017-2019

Cette partie correspond aux expérimentations que j'ai réalisées au laboratoire entre 2017 et 2019, portant sur l'effet pour le Grand hamster de différents régimes alimentaires sur une période allant de son hibernation à sa reproduction. Cette étude fera l'objet d'une publication scientifique, mais une partie des données de la composition des aliments n'a pas encore pu être réalisée suite à des problèmes matériels. Ainsi les résultats présentés ici sont issus des premières analyses effectuées et ont vocation à être largement complétées avant publication.

Matériel et méthode (M&M)

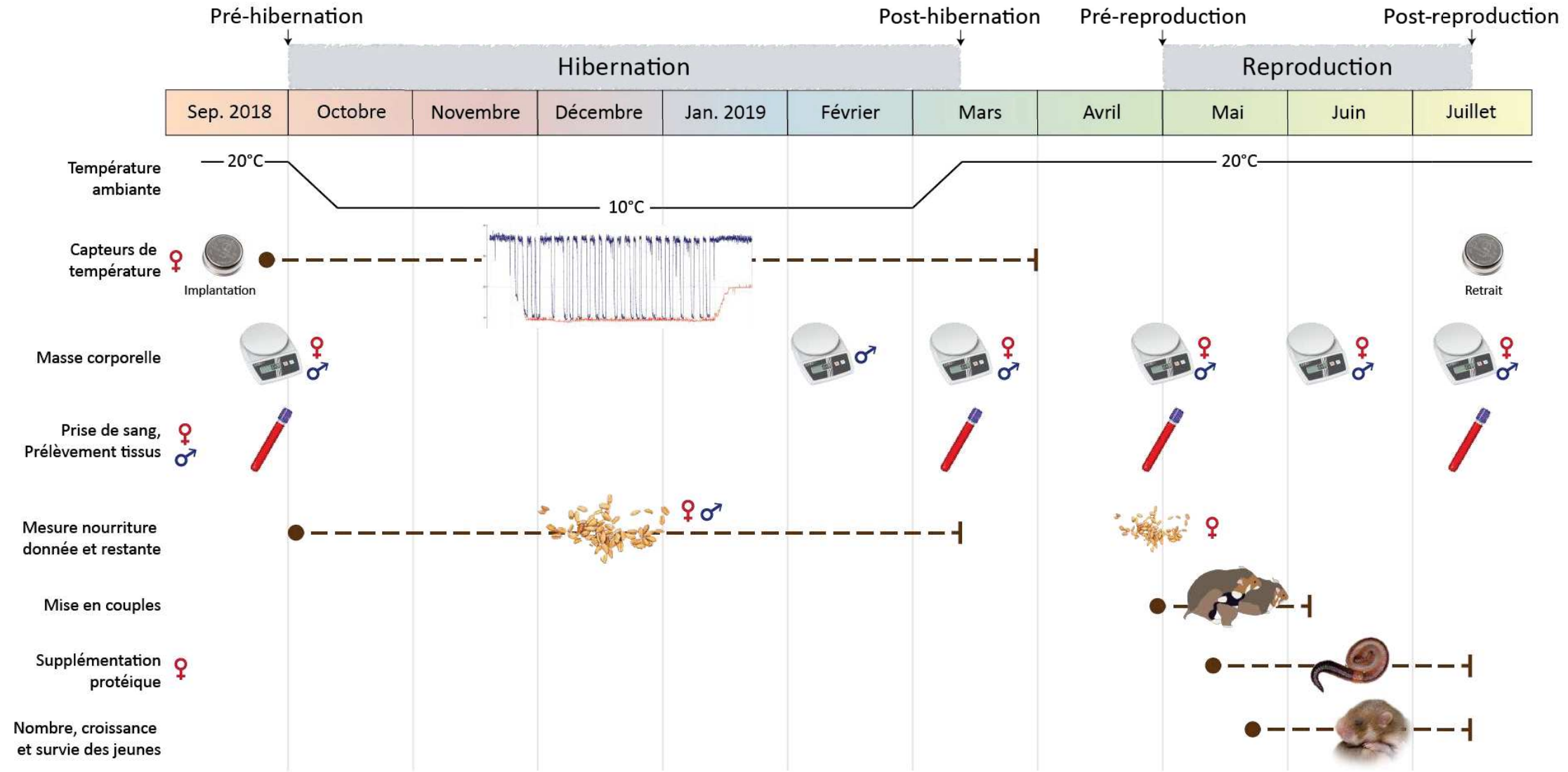
Animaux et conditions d'élevage

Ces expérimentations ont été menées avec des hamsters issus de notre unité d'élevage (CNRS, IPHC-DEPE, Strasbourg, France) nés au printemps 2017 et ont consisté en deux études consécutives de près d'une année chacune, entre septembre 2017 et juillet 2019. Nous avons veillé dans ces études à limiter le nombre de hamsters d'une même fratrie et l'utilisation d'individus aux masses extrêmes par rapport à la moyenne. En raison d'une faible reproduction en 2018 au sein de l'élevage, il n'a pas été possible de mener la seconde étude

avec des animaux nés en 2018. Ainsi les résultats des deux années de test ont été analysées de manière séparée.

L'étude régimes n°2 a été menée avec 96 hamsters (48 ♂ et 48 ♀) entre fin septembre 2017 et juillet 2018, tandis l'étude régimes n°3 a été menée avec 102 hamsters (51 ♂ et 51 ♀) entre fin septembre 2018 et juillet 2019. Avant les expérimentations et entre les deux études, les hamsters ont été nourris ad libitum avec des croquettes conventionnelles pour rongeurs (SAFE 105, de SAFE, Augy, France, composées de 19.3% de protéines, 54,9% de glucides, 5,1% de lipides, 4,2% de cellulose, 5,0% de minéraux et 11,5% d'eau). Avant, pendant et entre les études, les animaux étaient soumis à une photopériode reproduisant celle au niveau de Strasbourg (48°34'N, 7°44'E, GMT +1). La température était de 20 ± 1 °C, sauf durant la période d'hibernation, du 15 octobre au 1er mars, où elle était de 10 ± 1 °C (Figure 1). La transition de température entre ces deux périodes s'est faite graduellement sur une période de 10 jours avant le 15 octobre et après le 1er mars. Les individus étaient hébergés dans des cages individuelles (l x h x L: 265 mm x 237 mm x 420 mm), sauf les femelles, à partir de la première reproduction et jusqu'à la fin des expérimentations, qui ont été placées dans des cages de reproduction plus grandes (l x h x L: 380 mm x 257 mm x 590 mm). Les cages étaient enrichies avec du papier, des bâtonnets de bois, et un abri constitué d'un tuyau PVC de 18mm de diamètre placé à la verticale et percé d'un trou de 6cm de diamètre. Chaque tentative de reproduction a consisté à placer le mâle dans la cage de la femelle pour une période de 10 jours (en 2018) ou 7 jours (en 2019). Dans les rares cas où la femelle était trop agressive envers le mâle, ce dernier était retiré de la cage et une nouvelle tentative était effectuée au bout de quelques jours. En cas d'absence de parturition 21 jours après la séparation avec le mâle, une nouvelle tentative de reproduction était effectuée. Les jeunes étaient laissés avec leur mère jusqu'à leur sevrage au bout de 5 semaines.

Figure 1 : Plan expérimental des études n°2 et 3



Régimes alimentaires et supplémentation

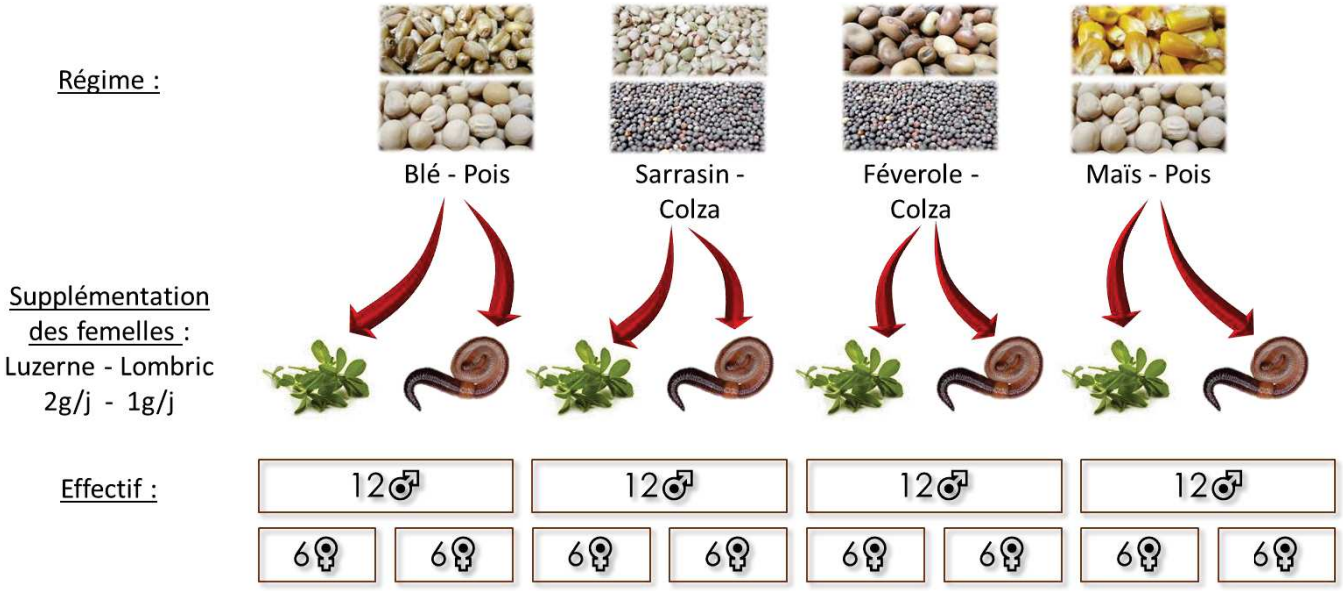


Figure 2 : Régime alimentaire et supplémentation pour l'étude régimes n°2 (2017-2018)

L'étude de 2017-2018 a porté sur 4 régimes alimentaires et 2 types de supplémentation protéique pendant la reproduction (Figure 2). Les régimes ont été élaborés à la fois pour leur intérêt pour le hamster (apport protéique du pois et de la fèverole, lipidique du colza, et blé et maïs étant les deux principales cultures dans l'habitat du hamster), et pour leur intérêt agronomique (intérêt agronomique des légumineuses, et les 4 associations de cultures sont déjà utilisées par certains agriculteurs). Le hamster étant omnivore, il peut remplir ses besoins protéiques en consommant soit des plantes (telles que des *Fabaceae,* fixatrice d'azote et donc généralement riches en protéines) ou d'autres animaux (principalement invertébrés, également riches en protéines). Une supplémentation en protéines végétales (luzerne) ou animales (vers de terre) a donc été apportée, ces deux aliments pouvant être présents dans l'habitat du hamster. La plupart des plantes testées l'ont été sous forme de graines ou de tubercule, c'est-à-dire la forme qui est stockée par les hamsters dans leur terrier. Étant donné que les stocks résiduels au printemps sont important pour la première reproduction, cela permet à la fois de tester l'effet de la culture sur l'hibernation et la reproduction.

L'étude de 2018-2019 a porté sur 8 régimes alimentaires et un seul type de supplémentation (Figure 3).

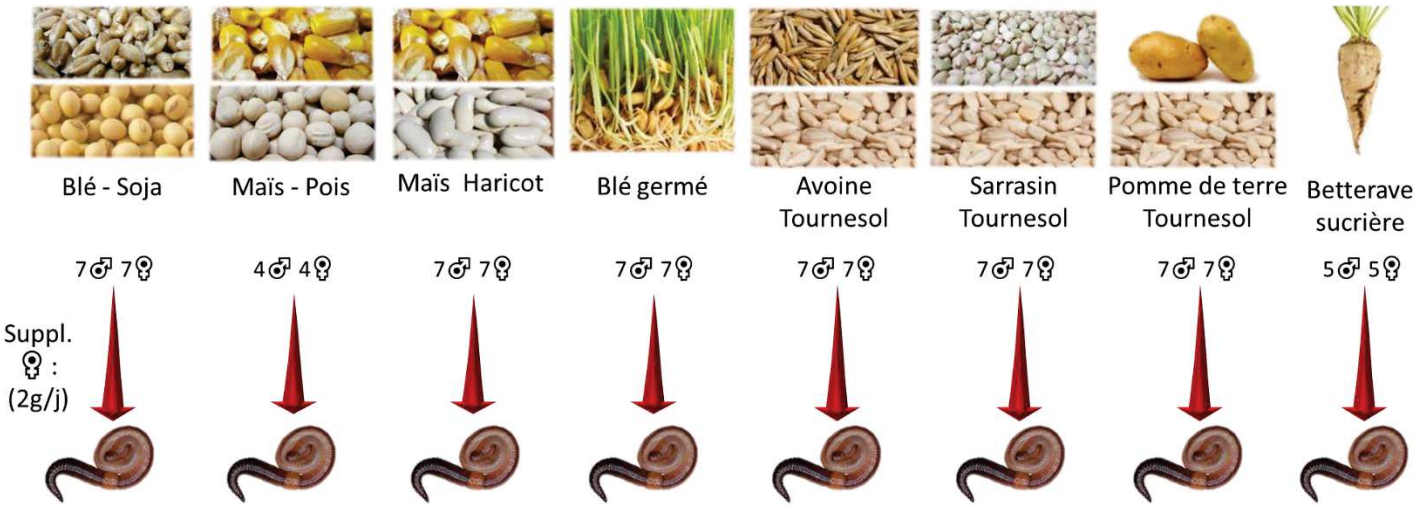


Figure 3 : Régime alimentaire et supplémentation pour l'étude régimes n° 3 (2018-2019)

- Le blé-soja a été utilisé en témoin par rapport à l'étude des 6 régimes (première partie de ce chapitre), car c'est la culture associée qui s'était révélée la plus favorable pour le hamster. De plus, c'est une association de cultures qui est développée par certains agriculteurs, notamment en '*relay-cropping*' (voir chapitre IV).
- Le maïs-pois est le régime qui s'est révélé le meilleur (ou le moins mauvais, voir résultats) dans l'étude 2017-2018 et a donc été ajouté pour avoir un témoin entre les deux études, mais en n'incluant que 4 couples.
- Le maïs-haricot est une association de cultures traditionnelle en Amérique du sud, qui pourrait se révéler intéressante au niveau agronomique en grande culture (moyennant les problèmes de mécanisation) ainsi que pour le hamster au travers de son apport protéique.
- Le tournesol s'étant révélé une plante favorable pour le hamster (voir notamment l'étude 6 régimes de la première partie de ce chapitre avec le régime maïs-tournesol, mais également notre étude Tissier *et al.*, 2018 réalisée en enclos, où le tournesol faisait partie du mélange cultural ayant permis un succès de la reproduction). 3 nouveaux régimes ont donc été testés pour déterminer si d'autres associations incluant le tournesol pourraient être favorables au hamster. Le blé et le maïs ayant déjà été testés, ce sont l'avoine, le sarrasin et la pomme de terre qui ont été inclus dans l'étude.
- La betterave sucrière est une culture présente dans la zone d'occurrence du hamster en plaine d'Alsace mais n'est pas considérée comme une culture favorable. Suite aux demandes du secteur agricole, cette culture a donc été testée seule afin de déterminer son intérêt pour le hamster.
- Le blé germé, enfin, a été inclus dans l'étude pour plusieurs raisons. Tout d'abord les stocks de blé dans les terriers de hamsters peuvent germer (observation personnelle) et c'est donc une ressource alimentaire dont il peut bénéficier. De plus, lors de notre étude dans des conditions semi-naturelles (Tissier et al., 2018), nous avons observé que dans la monoculture de blé, les germes de blés étaient particulièrement appréciés par les hamsters. Enfin, cela permet d'apporter une plante fraîche dans le régime alimentaire, ce qui se rapproche de la consommation qui peut être faite de la culture en croissance ou des adventices présentes dans la parcelle. Pour ce régime, du blé en grains non germés était fourni en plus du blé germé. Ce dernier était germé durant une période de 7 jours à 20°C à l'obscurité, en le rinçant tous les jours pour éviter les

fermentations et moisissures. Chaque hamster recevait deux fois par semaine l'équivalent en blé germé de 11g de grains de blé, sauf pour la reproduction où le blé germé a été donné *ad libitum*.

En dehors du blé germé, tous les aliments ont été donnés ad libitum. Une quantité relativement importante était donnée à chaque hamster et était régulièrement complétée bien avant que tout l'aliment n'ait été entièrement consommé. Les hamsters avaient à tout moment accès *ad libitum* à l'eau. La supplémentation pour les femelles en période de reproduction était donnée à partir de 5 jours avant la première date possible de parturition. Lorsqu'il y avait des jeunes, la supplémentation était augmentée en fonction du nombre de jeunes et de leur âge, c'est à dire 0,5g + 0,5g par semaine d'âge pour chaque jeune dans la portée.

Analyse de la composition des aliments

Pour tous les aliments utilisés dans les régimes, nous avons mesuré la teneur en eau, en lipides, protéines, minéraux, énergie totale, et calculé la teneur en glucides totaux (Figure 4). La teneur en macronutriments et en énergie a été analysée sur 7 échantillons de chaque aliment. Les échantillons ont été pesés (environ 40 g, précision ± 0,001 g) avant et après lyophilisation à masse constante pour déterminer la teneur en eau. Des mesures biochimiques ont été réalisées sur des aliquotes de matière sèche (précision de pesée ± 0,0001 g). La teneur en énergie a été mesurée sur des doubles de 1 g à l'aide d'un calorimètre à bombe à isopéribol Parr 6200 avec de l'acide benzoïque comme étalon. La teneur en lipides a été évaluée pour chaque échantillon à l'aide de duplicatas d'aliquotes de 1 g, selon un protocole adapté de la méthode de Folch (J. Folch *et al.*, 1957), en utilisant une solution de chloroforme/méthanol (2/1, v/v) comme solvants d'extraction. La teneur en azote a été déterminée en double avec des aliquotes de 300 mg, selon la méthode de Kjeldahl, et la teneur en protéines a été calculée comme suit : teneur en azote x 6,25 (Campbell and Leatherland, 1980a). La teneur en minéraux a été déterminée sur des duplicatas de 1 à 1,5 g en pesant les échantillons avant et après leur placement dans un four pour un traitement de 24 heures à 400°C. La proportion de glucides (sur la masse sèche) a été déterminée comme la masse sèche moins les teneurs en lipides, protéines et minéraux.

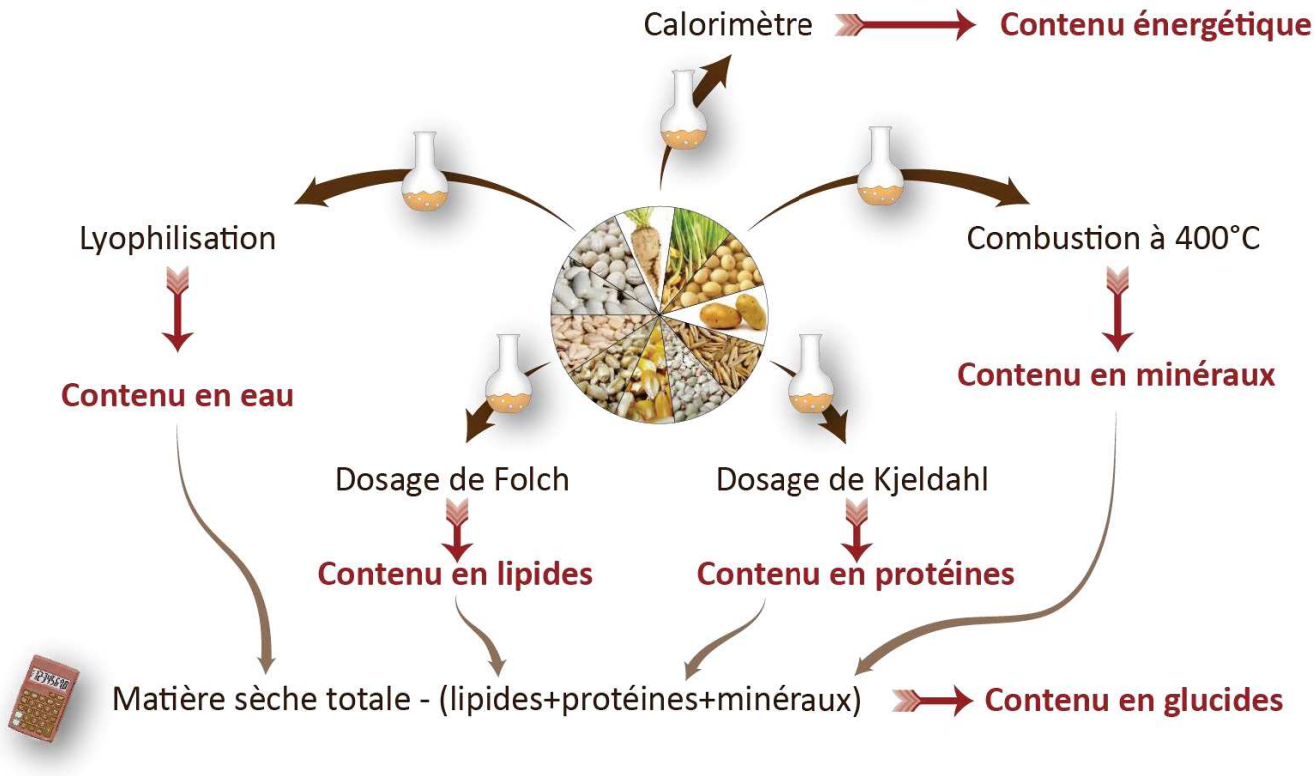


Figure 4 : Analyses de la composition des aliments

Prise de données sur les adultes

La condition corporelle a été suivie au moyen de mesures régulières de la masse corporelle. Cela a été effectué à différentes périodes clés soit environs tous les mois en dehors de la période de reproduction, mais seules les masses de 4 périodes seront abordées par la suite : la masse avant l'hibernation (pré-hibernation), après l'hibernation (post-hibernation), avant la reproduction (pré-reproduction) et après la période de reproduction (post-reproduction).

Les caractéristiques de l'hibernation ont été suivies pour une partie des individus au moyen capteurs de températures de type iButton® implantés en intra-péritonéal. Pour l'étude 2017-2018, 48 hamsters (24 ♂ et 24 ♀) ont été implantés d'un iButton, tandis que pour 2018-2019 seules des femelles ont été équipées, soit 42 femelles sur les 51 de l'étude. Cela a donc permis d'enregistrer les patterns individuels de température au cours de l'hibernation et donc de mesurer le nombre de torpeurs, leur durée, le temps total passé en torpeur, les dates des premières et dernières torpeurs, et la température minimale atteinte. Pour l'étude régimes n° 3, pour tous les mâles, un suivi de l'hibernation a été mené de manière visuelle, d'après un protocole que j'ai pu valider à partir de données comparatives d'observation des torpeurs et de température corporelle (données non présentées dans cette thèse). L'expression de torpeurs a été relevée au moyen d'une session par mois consistant en deux passages à 48h

d'intervalle. Cela a été effectué en regardant s'ils étaient actifs et dans le cas contraire en comptant le nombre de respiration en 30 secondes pour évaluer s'ils étaient endormis ou en torpeur. Une lampe et un miroir ont été utilisés pour réaliser cela sans toucher les cages. Cela a permis de calculer une variable des torpeurs. Cette variable correspond pour chaque individu au nombre de mois de l'hibernation où il a été observé au moins une fois en torpeurs.

L'état reproducteur des animaux a été évalué à la sortie d'hibernation et avant la reproduction. Pour les mâles, la taille des testicules a été mesurée, tandis que pour les femelles, l'état de l'orifice vaginal a été noté (absent, présent mais fermé, présent et ouvert). Ces observations et mesures ont été faites sous anesthésie.

Des prises de sang et des prélèvements de bouts d'oreilles ont été effectués aux même moments que les 4 périodes clés de suivi de la masse corporelle. Les prélèvements sanguins permettent une analyse des concentrations hormonales circulantes ou d'autres caractéristiques telles que les concentrations en vitamines (vitamine B3 par exemple). Les prélèvements tissulaires permettent une analyse de la longueur des télomères après extraction et purification de l'ADN. Cependant ces dosages n'ont pas encore été réalisés.

La consommation durant toute l'hibernation a été mesurée pour chaque individu et pour chaque aliment. Toute la nourriture donnée pendant cette période a été comptée et pesée. A chaque changement de cage, la litière et les aliments restants étaient triés, puis les aliments déshydratés à l'étuve à 42°C pendant au minimum 3 jours puis pesés afin de déterminer la masse sèche restante. Ainsi, la consommation totale en chaque aliment a pu être mesurée pendant toute la période de l'hibernation. Pour l'étude 2018-2019, le même protocole a également été réalisé avant la reproduction mais en mesurant la consommation de manière très précise sur 3 jours (soit un changement de cage, 3 jours de mesure, et un nouveau changement de cage pour mesurer la consommation effective).

Reproduction

A partir du 10 avril en 2018 et du 29 avril en 2019, des tentatives de reproduction ont été effectuées. Cela consistait à placer le mâle dans la cage de la femelle pendant 7 jours afin que des accouplements aient lieu (le cycle œstrien du hamster étant de 5 jours). Si 21 jours après la séparation avec le mâle, aucun jeune n'était né, une nouvelle tentative de reproduction était prévue. En 2018 ce sont jusqu'à 3 tentatives de reproduction qui ont été effectuées par femelles, cumulant au total 133 tentatives. En 2019 2 tentatives ont été effectuées (sauf pour les femelles ayant mis bas et gardé leurs jeunes après la première tentative), pour un total de 89 tentatives de reproduction.

Le nombre de parturition (mise bas) a été enregistré pour chaque femelle. Cela a permis de calculer un taux de parturition, correspondant au nombre d'évènements de parturition (c'est-à-dire lorsque la femelle a mis bas à au moins un jeune) divisé par le nombre de mise en reproduction (ou tentatives d'accouplements) effectuées.

Lorsqu'il y avait des jeunes, leur nombre était compté tous les jours (au moment de donner la supplémentation protéique à la mère). Cela a permis d'avoir le nombre maximum de jeunes

à la naissance (du moins dans la journée de la naissance) et le nombre de jeunes au sevrage, permettant de calculer un taux de survie. Le nombre de jeunes à la naissance est cependant clairement sous-évalué, puisqu'il est fréquent que des femelles consomment certains jeunes (parfois morts nés mais pas toujours) et réduisent la taille de leur portée. L'évolution de la masse corporelle des jeunes ainsi que de celle de leur mère a été effectuée toutes les semaines jusqu'au sevrage (5 semaines).

Analyse des données

Analyse factorielle multiple (AFM)

Pour les deux études (étude régime n° 2 et 3), les analyses statistiques et les figures des résultats ont été effectuées au moyen du logiciel R version 3.3.2. Les principales variables (44) issues des études ont été utilisées pour la réalisation d'une Analyse Factorielle Multiple (AFM). L'AFM a été effectuée au moyen des packages FactomineR et Factoshiny.

Les variables utilisées ont été rassemblées en différents groupes en fonction du paramètre qu'elles décrivent :

- Groupe de variables décrivant la condition corporelle ('CondCorpo') : 6 variables entrent dans le calcul de l'AFM pour ce groupe : 5 variables de masse et une variable de glycémie.
- Groupe de variables décrivant l'hibernation ('hibernation') : 5 variables sont utilisées pour la création de l'AFM, tandis que 9 autres variables liées à l'hibernation sont utilisées en tant que variables supplémentaires, car leur information est redondante avec les autres variables (c'est notamment le cas des SSTB, STB et DTB dont l'information est redondante avec le nombre de torpeurs ou leur durée moyenne).
- Groupe de variables décrivant la consommation ('Conso ') : Ce groupe comprend 14 variables décrivant la consommation aux deux périodes : durant l'hibernation (7 variables) et avant la reproduction (7 variables),
- Groupe de variables décrivant la reproduction ('Reproduction') : 4 variables sont utilisées et informent sur la parturition et le nombre de jeunes.
- 6 autres variables sont des variables qualitatives ou descriptives, telles que le sexe ou le régime, et elles n'ont pas été utilisées pour le calcul de l'AFM, mais sont présentes en tant que variables supplémentaires qualitatives

Les données manquantes ont été implémentées à l'aide du package missMDA, imputées par le modèle d'AFM à 2 dimensions.

Modèles statistiques

Des modèles linéaires (mixtes ou non) ont été utilisés pour analyser les données qui suivaient une loi gaussienne (masse corporelle par exemple).

Un modèle linéaire généralisé (glm) gamma a été utilisé pour les données de consommation alimentaire, les données suivant une loi gamma.

Pour le taux de reproduction, les données correspondent à des proportions, le modèle statistique utilisé est par conséquent de la famille quasi-binomiale.

La survie des jeunes a été analysée au niveau individuel au moyen de modèles de la famille binomiale, les données testées étant binaires (survie oui/non). Pour éviter un problème de séparation complète dans les données (« *complete separation* ») dans le cas de régimes où la survie est nulle, le package brglm (Bias reduction in Binomial-response Generalized Linear Models) et la fonction éponyme ont été utilisés. Étant donné que cette fonction ne prend pas en compte les glmm et ne permet donc pas d'inclure la portée en tant que facteur aléatoire, j'ai indiqué la portée en facteur fixe.

Tous les tests ont été effectué au seuil de significativité de 5%. Les mesures moyennes dans les graphiques sont indiquées ± l'écart standard à la moyenne (SEM).

Étude régime n°2 (2017-2018) : synthèse des résultats

Composition des aliments

Tableau 1 : Composition en macronutriments, eau et énergie des aliments utilisés dans les régimes. La composition en macronutriments et en eau est indiquée en pourcentage de la masse fraiche. Le contenu énergétique est donné en kilo Joules par gramme de masse fraiche.

Food	Plant part	Watter %	Energy kJ/g	Minerals %	Lipids %	Proteins %	Carbohydrates %
Faba bean	seed	6,3	17,3	3,6	2,6	26,6	60,9
Maize	seed	5,8	17,3	0,9	4,5	6,4	82,3
Pea	seed	5,8	17,2	2,7	2,2	19,8	69,4
Rapeseed	seed	4,2	27,5	3,9	45,3	15,7	30,8
Wheat	seed	5,0	17,4	1,6	2,7	12,9	77,8

Le colza a une composition lipidique élevée, contrairement à toutes les autres graines étudiées. Concernant les protéines, la féverole est riche avec près de 27%, suivie par le pois, environs 20%, le colza, le blé et le maïs qui est 2 fois moins riche en protéines que le blé.

Reproduction

Dans l'étude régime n°2, la reproduction a échoué dans tous les régimes. Malgré les 133 tentatives de reproduction, seule une femelle a réussi à élever 2 jeunes jusqu'au sevrage (Figure 5). Nous pensons qu'une supplémentation protéique insuffisante est en cause dans cet échec de reproduction, même si elle était similaire à celle de l'étude régime n°1, où les régimes blé-soja, maïs-tournesol et maïs-radis avaient permis à des femelles d'élever des jeunes jusqu'au sevrage. Suite à cela, nous avons décidé de doubler la supplémentation protéique pour l'étude 2018-2019.

Parturition	2 portées ≥ 5 jeunes	0	2 portées ≥ 9 jeunes	2 portées ≥ 7 jeunes	1 portées ≥ 4 jeunes	1 portées 4 jeunes	1 portées 3 jeunes	2 portées ≥ 8 jeunes
1 semaine	0	0	0	0	0	0	**3** jeunes	**2** jeunes
Sevrage	0	0	0	0	0	0	0	**2** jeunes

Figure 5 : Résultats de la reproduction en 2018. Le nombre de portées et de jeunes lors de la parturition, le nombre de jeunes à 1 semaine et celui au sevrage sont indiqués pour les différents régimes et pour chaque modalité de supplémentation. « ≥ » dans le nombre de jeunes lors de la parturition indique que c'est le nombre minimal compté mais qu'un plus grand nombre pouvait être présent sans qu'il soit possible de le vérifier.

Seul le régime maïs-pois a permis la survie de jeunes durant plus d'une semaine. Un manque de protéines pour le groupe supplémenté en luzerne semble à l'origine de l'échec de survie des 3 jeunes de la portée. Avec une supplémentation en lombrics, les jeunes ont survécu mais accusaient un retard de croissance important par rapport à des jeunes du même âge de l'élevage ne faisant pas partie de l'étude et à des régimes de croquettes conventionnelles. Malgré une composition en macronutriments du maïs et du blé qui est similaire, le maïs-pois semble plus favorable pour les hamsters, mais les données n'ont pas permis d'avancer une explication.

La sélection alimentaire a montré une faible consommation du colza par rapport au tournesol dans l'étude régimes n°1 par exemple, alors qu'ils sont tous deux riches en lipides. La féverole a également été peu consommée malgré une composition en protéines élevée. Les variables de consommation et de torpeurs étaient inversement corrélées mais sans corrélation importante avec la variation de masse.

Vu ces résultats, nous n'aborderons ici pas davantage les données de cette étude. Pour plus de détails, la partie du rapport de stage de Timothée Gérard portant sur cette étude est jointe en Annexe I.

Étude régimes n° 3 (2018-2019) : Résultats et discussion

Composition des aliments

Tableau 2 : Composition en macronutriments, eau et énergie des aliments utilisés les régimes. La composition en macronutriments et en eau est indiquée en pourcentage de la masse fraiche. Le contenu énergétique est donné en kilo Joules par gramme de masse fraiche. Les données en rouge sont celles pour lesquelles les analyses n'ont pas pu être effectuées à ce jour suite à des problèmes matériels. Les données sont donc tirées des données de la plateforme Feedipedia (www.feedipedia.org).

Food	Plant part	Watter %	Energy kJ/g	Minerals %	Lipids %	Proteins %	Carbohydrates %
Bean	seed	8,2	16,7	4,1	3,1	24,3	60,3
Buckwheat	seed	9,7	16,6	1,8	3,5	12,7	72,3
Maize	seed	5,8	17,3	0,9	4,5	6,4	82,3
Oat	seed	7,9	17,3	1,6	4,8	12,8	72,8
Pea	seed	5,8	17,2	2,7	2,2	19,8	69,4
Potatoes	tubers	77,4	3,8	1,0	0,6	2,4	18,5
Soybean	seed	6,1	22,1	5,1	21,5	38,8	28,4
Sugar beet	roots	64,9	5,8	0,8	0,7	2,7	30,8
Sunflower	seed	4,1	30,1	3,3	59,6	18,3	14,6
Wheat	seed	5,0	17,4	1,6	2,7	12,9	77,8

Le tournesol est particulièrement riche en lipides qui représentent près de 60% de sa masse fraiche, suivi du soja qui contient 21,5% de lipides. Le soja est également particulièrement riche en protéines avec près de 39%, suivi du haricot qui en contient 24%. Le pois et le tournesol ont une composition protéique inférieure mais tout de même élevée. Les deux tubercules (betterave et pomme de terre) sont particulièrement pauvres en lipides et protéines par rapport à la masse fraiche mais ils contiennent beaucoup d'eau.

Expression de torpeurs durant l'hibernation

Tous les individus ont survécu à l'hibernation, sauf 1 qui est mort sans cause particulière déterminée par l'autopsie. Chacune des 42 femelles dont le suivi de la température corporelle a été effectué ont fait des torpeurs. Ces torpeurs se répartissent en 3 grandes catégories : les torpeurs courtes et peu profondes (Short and Shallow Torpor Bouts, SSTB), les torpeurs courtes mais profondes, c'est-à-dire lorsque la température corporelle descend en-dessous de 20°C mais d'une durée inférieure à 24h (Short Topor Bouts, STB), et les torpeurs profondes, c'est-à-dire de plus de 24h et avec des températures corporelles sous 20°C (Deep Torpor Bouts, DTB)(d'après Siutz et Millesi., (2017) ; voir Figure 6).

La plus grande partie des DTB avaient une durée comprise entre 2 et 4 jours. Les torpeurs les plus longues ont été effectuées par les hamsters du régime betterave (jusqu'à 172,5h soit plus de 7 jours), atteignant jusqu'à deux jours de plus que les plus longues torpeurs des régimes maïs-haricot, maïs pois, blé-germé et sarrasin-tournesol, et même 3 jours de plus que la plus longue torpeur du régime avoine-tournesol).

La température minimale atteinte en torpeur était déterminée par le temps passé en torpeur. Cela signifie qu'à moins que la torpeur n'ait été interrompue avant que la température corporelle du hamster n'ait atteint la température minimale possible dans la pièce, le hamster atteignait la température minimale sans qu'aucun mécanisme de maintien d'une température plus élevée (entre la température de la pièce et l'euthermie) n'ait été observée. Cependant, la température minimale atteinte lors des DTB variait d'un individu à l'autre de +/- 2°C. Une analyse détaillée des patterns des températures (non présentée ici) montre un effet de la position des cages sur les étagères sur cette température minimale: les hamsters dans les cages les plus basses avaient une température minimale des torpeurs plus basse de quelques degrés par rapport aux individus placés plus haut.

Ainsi la température ambiante semble le seul paramètre déterminant de la température minimale en torpeur. Cela correspond à ce qui a pu être observé chez le Grand hamster (Siutz *et al.*, 2017; Siutz and Millesi, 2017). Cependant cette température minimale des torpeurs est une caractéristique de l'hibernation chez d'autres hibernants, qui semblent capable de faire varier cette température corporelle (Ruf and Geiser, 2015).

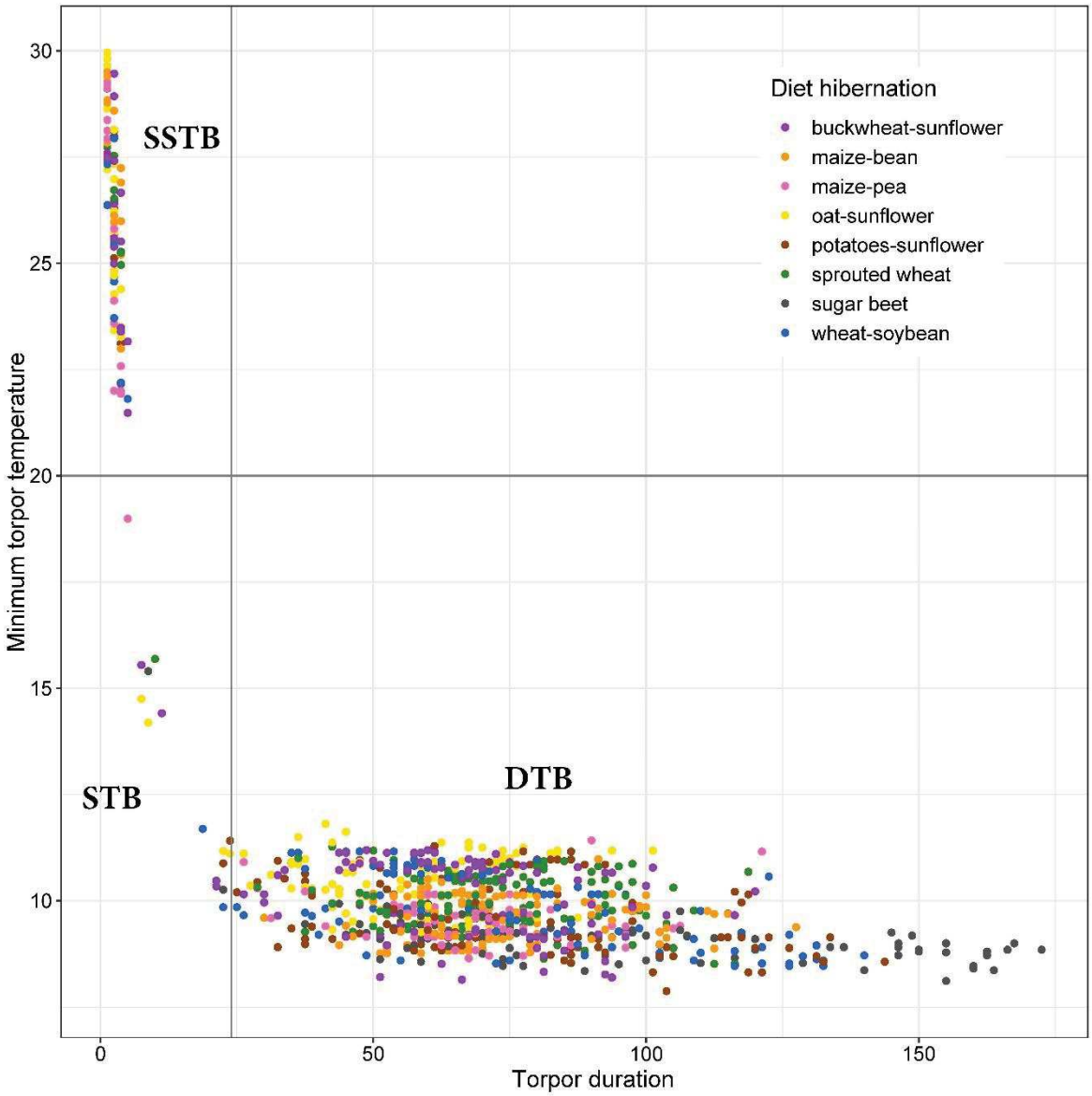


Figure 6 : Température minimale lors torpeurs en fonction de leur durée. Représentation de toutes les torpeurs réalisées par les hamsters pendant la période d'hibernation. Chaque torpeur est représentée par sa température minimale en fonction de sa durée. Les couleurs correspondent au régime alimentaire pendant l'hibernation (voir M&M pour la traduction). La ligne verticale gris foncé indique la limite entre les torpeurs inférieures et supérieures à 24h. La ligne horizontale gris foncé indique la limite entre les torpeurs atteignant une température minimale inférieure ou supérieure à 20°C.

Analyse factorielle multiple

Voir M&M pour les informations sur l'AFM et la description des groupes de variables

Description des dimensions

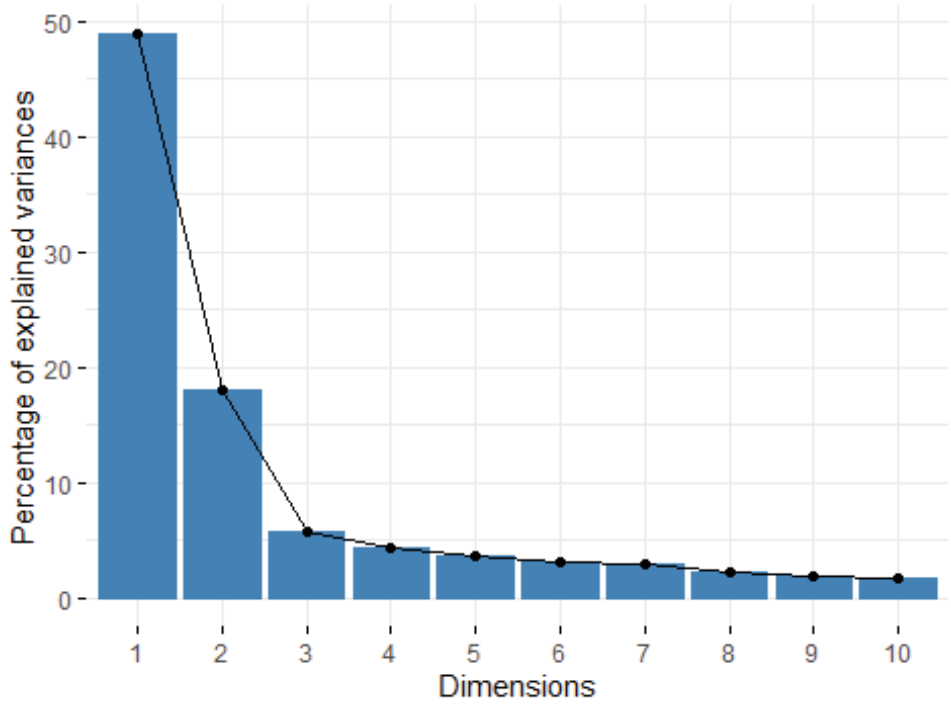


Figure 7 : Variance expliquée par dimension de l'AFM. Graphique du pourcentage de la variance expliquée par chaque dimension de l'AFM.

Les deux premières dimensions de l'AFM décrivent plus des 2/3 (68%) de la variabilité présente dans les données (Figure 7). Les dimensions suivantes décrivant chacune moins de 6% de la variabilité, elles ne seront pas explorées.

Les 4 variables liées à la reproduction sont fortement corrélées entre elles et à la dimension 1 (Figure 8). Elles sont inversement corrélées à la plupart des variables de condition corporelle, notamment la masse après l'hibernation et celle après la reproduction . Les variables de masse sont fortement corrélées entre elles et suivant la dimension 1, sauf la masse avant hibernation. La glycémie est très peu corrélée suivant les 2 premières dimensions de l'AFM.

Les variables du groupe hibernation sont relativement corrélées entre elles. Le temps total passé en torpeur et la durée moyenne des torpeurs sont corrélés à la dimension 1 et aux variables de la reproduction Les variables liées à la consommation ne sont quant à elles pas toutes corrélées entre elles. Les variables de la consommation avant la reproduction sont pour la plupart corrélées entre elles, suivant la diagonale aux dimensions 1 et 2, et également plutôt corrélées aux variables de la reproduction. La plupart des variables de la consommation pendant l'hibernation ne leur sont pas ou peu corrélées, mais elles sont inversement corrélées avec celles de l'hibernation. La consommation en lipides est peu corrélée aux autres variables de consommation pour une période donnée, mais est plutôt corrélé aux variables de masse corporelle.

Graphe des variables de l'AFM

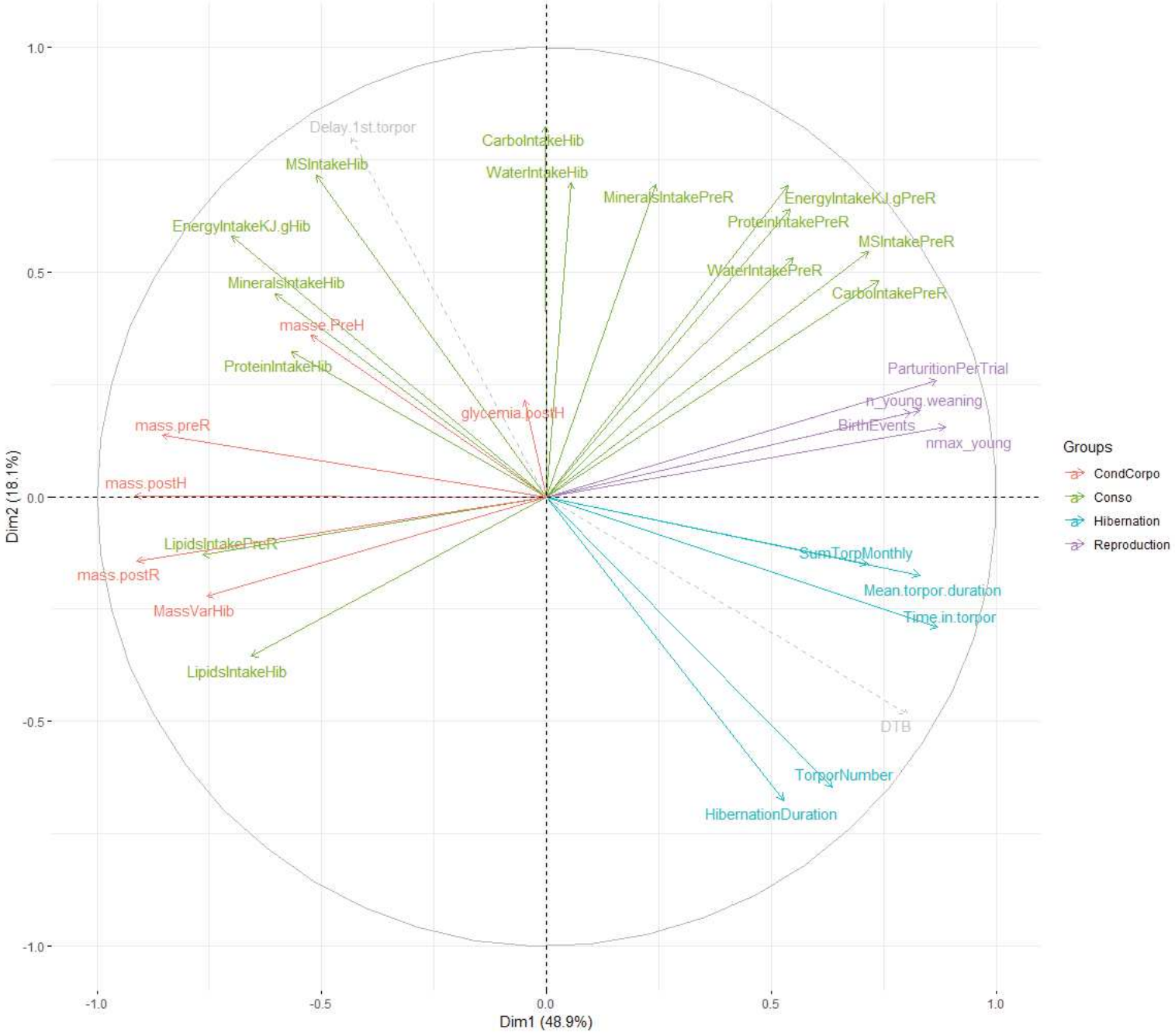


Figure 8 : Variables de l'AFM. Graphique des variables quantitatives suivant les deux premières dimensions de l'AFM. Les variables de différentes couleurs font partie de différents groupes de variables, chaque groupe de variable ayant le même poids dans la création de l'AFM. Les vecteurs en gris et pointillés représentent des variables

supplémentaires, qui n'ont donc pas servi dans la construction de l'AFM mais sont affichées indiquées à titre informatif. Plus les variables sont proches du cercle de corrélation, mieux elles sont représentées dans les deux dimensions affichées. Des vecteurs colinéaires indiquent que les variables sont corrélées. Si le sens des vecteurs est opposé, les variables sont inversement corrélées. Des vecteurs orthogonaux indiquent l'absence de corrélation suivant les dimensions affichées. Les abréviations "PreH","Hib","PostH","PreR","PostR" indiquent respectivement les périodes avant l'hibernation, pendant l'hibernation, en sortie d'hibernation, avant la reproduction et après la reproduction. Dans les variables liées à la reproduction, "nmax_young" est le nombre maximal de jeunes comptés, "n_young.weaning" est le nombre de jeunes au sevrage (5 semaines), "BirthEvents" est le nombre de mise bas, et "ParturitionPerTrial" est le nombre de mise bas divisé par le nombre de mises en accouplements effectuées. Toutes les variables caractérisant l'hibernation (couleur turquoise) sont issues de mesures effectuées chez les femelles, sauf "SumTorpMonthly" qui a été mesurée chez les mâles et représente le nombre de mois où l'individu a été observé en torpeur sur au moins un des deux relevés mensuels effectués.

Ainsi, les individus ayant des valeurs élevées pour les variables de la reproduction sont globalement caractérisés par une consommation relativement élevée avant la reproduction (sauf pour les lipides ou c'est le contraire), une durée moyenne des torpeurs élevée (et dans une moindre mesure un temps total passé en torpeur), et une masse après l'hibernation et la reproduction faible. Les individus ayant les valeurs d'hibernation le plus élevé, notamment le nombre de torpeurs et la durée de l'hibernation, sont caractérisés par une consommation faible pendant l'hibernation, notamment en termes de masse sèche totale et d'apport énergétique.

Variables qualitatives

La significativité des variables qualitatives supplémentaires suivant une dimension de l'AFM indique que, bien que n'ayant pas contribué à la créer, les variables en question sont séparées suivant cette dimension.

Le régime (durant l'hibernation et la reproduction) et le sexe sont significativement séparés suivant les deux premières dimensions (Tableau 3).

La pièce est significative suivant la dimension 1 mais avec un R^2 de 0.07, indiquant un faible effet. De plus, la proportion d'individus de chaque sexe était différente entre les pièces. L'analyse du graphe des individus en fonction de la pièce (non présentée ici) indique que la pièce où il y avait la plus grande proportion de mâles est représentée par un barycentre décalé dans la même direction que le barycentre du sexe "mâle", permettant de supposer que l'effet est lié.

Variable	R^2	p-value
Dimension 1		
Sex	0.35	<0.001
Diet	0.25	<0.001
Diet reproduction	0.18	0.007
Room	0.09	0.011
Dimension 2		
Diet	0.46	<0.001
Diet reproduction	0.38	<0.001
Sex	0.24	0.013

Tableau 3 : Variables qualitatives supplémentaires significatives suivant les deux premières dimensions. Les variables qualitatives supplémentaires étant significativement corrélées aux deux premières dimensions sont représentées dans le tableau, ainsi que leur R^2 et la p-valeur associée.

Graphe des individus en fonction du sexe

Les mâles sont principalement séparés des femelles suivant la première dimension, et dans une moindre mesure la seconde (Figure 9). En comparant au graphe des variables (Figure 8), on voit que les mâles sont caractérisés par des valeurs élevées de consommation durant l'hibernation, tandis que les femelles sont caractérisées par de plus importantes valeurs pour les mesures de torpeurs.

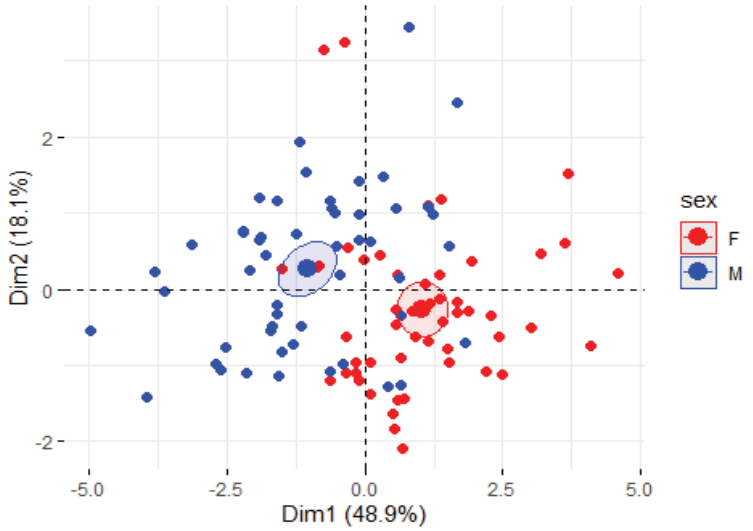


Figure 9 : Graphe des individus suivant leur sexe. Les individus sont représentés en fonction des deux premières dimensions de l'AFM. Les mâles sont représentés en bleu et les femelles en rouge. Le barycentre pour chaque modalité et son ellipse de confiance à 95% sont représentés.

Graphe des individus en fonction du régime

Les régimes sont séparés suivant les deux dimensions de l'AFM (alors que le régime n'a pas été utilisé pour le calcul de l'AFM), et se répartissent suivant une diagonale bas-gauche à haut-droite (Figure 10).

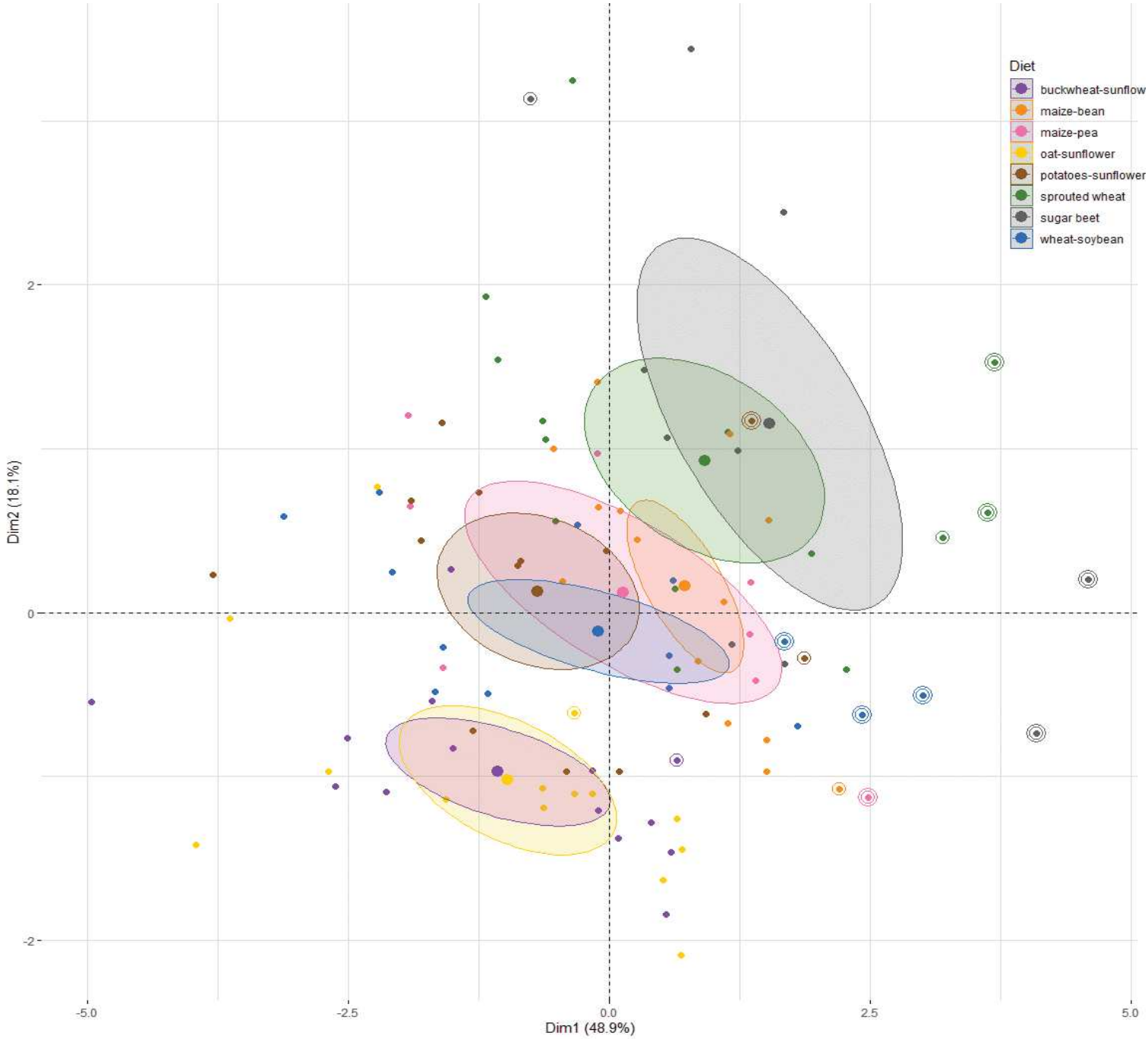


Figure 10 : Graphe des individus suivant leur régime. Les individus sont représentés en fonction des deux premières dimensions de l'AFM. Des couleurs différentes indiquent des régimes différents. Le barycentre pour chaque modalité et son ellipse de confiance à 95% sont représentés. Les points des femelles pour lesquelles un évènement de parturition a été observé sont entourés d'un cercle. Celles ayant élevé et sevré avec succès un ou des jeunes sont représentées par un point entouré de deux cercles. Dans le régime betterave (*sugar beet)*, les hamsters ont été nourris avec de la betterave sucrière durant l'hibernation, puis sont passés au régime Blé-soja (*wheat-soybean*).

Les régimes avoine-tournesol et sarrasin-tournesol ont un profil très similaire, caractérisé par de basses valeurs pour les variables de consommation de la période pré-reproduction, ainsi que pour les variables de reproduction.

Le régime blé germé et betterave (individus nourris comme le régime blé-soja après l'hibernation) ont les plus fortes valeurs suivant les variables évoquées. Le régime blé-soja est intermédiaire mais possède 3 individus ayant élevé avec succès des jeunes. Les trois derniers régimes sont également intermédiaires, mais seul une femelle en maïs-pois a élevé avec succès sa portée.

Conclusion

L'AFM permet à la fois de visualiser de manière compréhensible l'effet du grand nombre de variables mesurées, et permet déjà de rendre compte des principales interactions entre les variables. Le sexe et le régime ont eu un effet significatif sur différentes variables mesurées puisqu'ils sont séparés suivant les deux premières dimensions de l'AFM. La suite de l'analyse va se baser sur ces résultats pour analyser davantage les principales informations relevées dans l'AFM.

Corrélation des variables

Je vous propose dans cette partie une autre approche pour avoir une vision globale du lien entre les variables de l'étude, en étudiant les corrélations des principales variables de l'étude les unes par rapport aux autres.

Un test de corrélation avec la méthode de Pearson a été réalisé entre chacune des principales variables continues mesurées durant l'étude. Une représentation synthétique de la matrice de corrélation obtenue est réalisée en Figure 11.

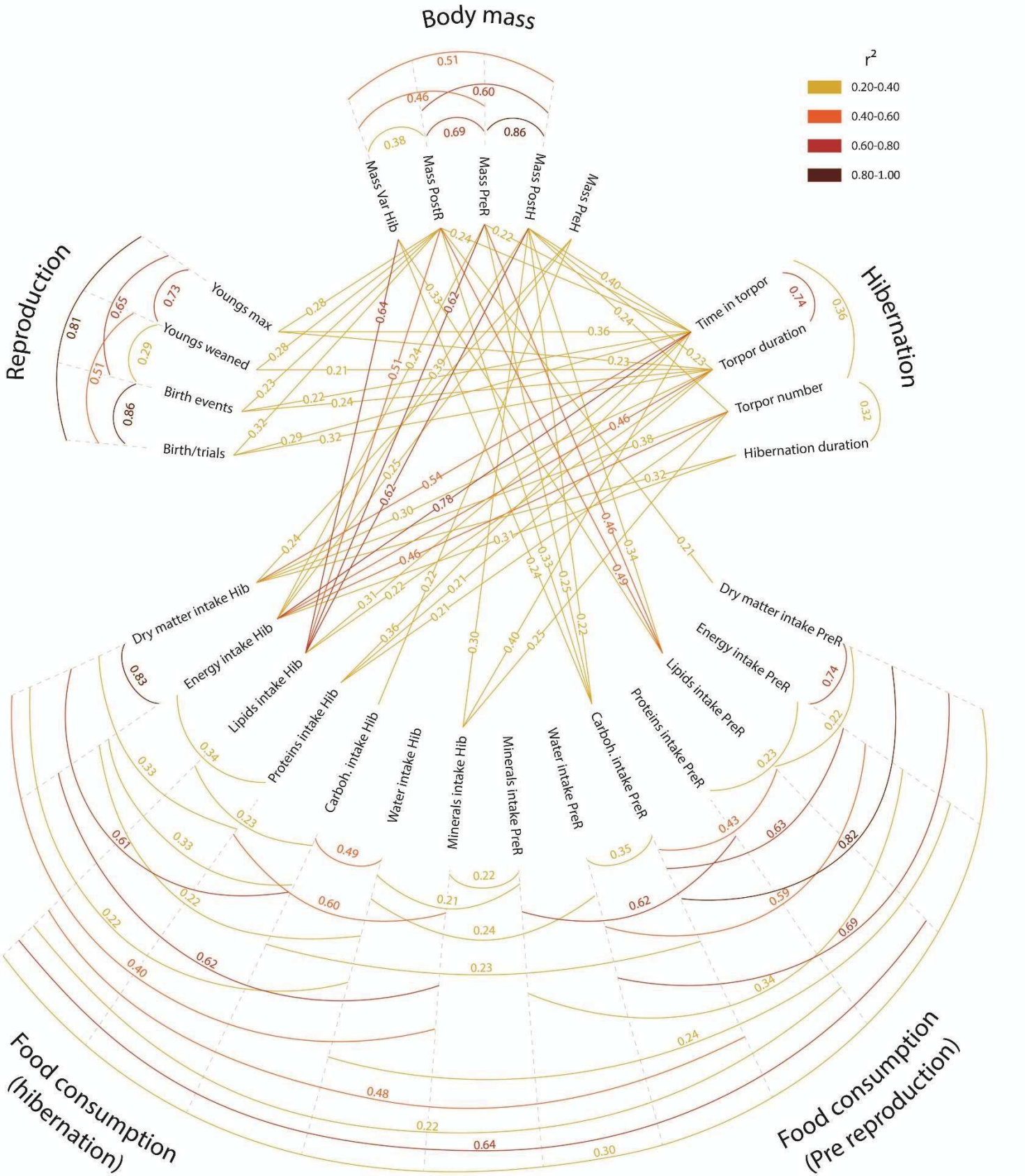

Body mass
r²
0.20-0.40
0.40-0.60
0.60-0.80
0.80-1.00
Mass Var Hib
Mass PostR
Mass PreR
Mass PostH
Mass PreH
Reproduction
Youngs max
Youngs weaned
Birth events
Birth/trials
Hibernation
Time in torpor
Torpor duration
Torpor number
Hibernation duration
Dry matter intake Hib
Energy intake Hib
Lipids intake Hib
Proteins intake Hib
Carboh. intake Hib
Water intake Hib
Minerals intake Hib
Water intake PreR
Carboh. intake PreR
Proteins intake PreR
Lipids intake PreR
Energy intake PreR
Dry matter intake PreR
Food consumption (hibernation)
Food consumption (Pre reproduction)

Figure 11 : Corrélation entre les principales variables de l'étude. Graphique représentant les différentes variables quantitatives mesurées chez les femelles hamster (N=51 sauf pour les corrélations impliquant les variables de l'hibernation, pour lesquelles N=42, soit le nombre de femelles équipées de capteurs de température) et regroupées par catégories : masse corporelle, hibernation, consommation de nourriture durant l'hibernation (Hib) et la période pré-reproduction (PreR), et reproduction. Les arcs de cercles représentent les corrélations au sein d'une même catégorie de variables, les segments celles entre variables de différentes catégories. Pour smplifier la représentation, seules les corrélations significatives (Test de corrélation de Pearson, $p<0,05$) et avec $r^2 > 0,2$ ont été représentées (en l'occurrence, toutes ces corrélations ont $p<0,0025$). Les valeurs indiquées correspondent au coefficient de détermination r^2, et les couleurs sont d'autant plus foncées que le r^2 est élevé.

Corrélations entre variables d'une même catégorie

Les corrélations entre les variables de masse corporelle sont significatives et globalement élevées, sauf la masse PreH qui n'est pas corrélée aux autres. Cela indique que la masse corporelle des individus au courant et à la fin de l'étude n'est pas particulièrement liée à celle au début de l'expérimentation. La plus forte corrélation au sein de cette catégorie de variables ($r^2=0,86$) est une corrélation positive entre la masse à la sortie d'hibernation (PostH) et avant la reproduction (PreR), ce qui était attendu puisque le délai entre les deux était court (6 à 7 semaines).

Concernant l'hibernation, on peut principalement noter que le temps total passé en torpeur est fortement et positivement lié à la durée moyenne des torpeurs réalisées ($r^2=0,74$), plutôt qu'au nombre des torpeurs effectuées ou à la durée de l'hibernation.

La consommation alimentaire totale en matière sèche et la valeur énergétique que cela représente sont fortement corrélées entre elles, de manière positive, et ce pour les deux périodes. Ces variables sont également fortement corrélées avec la consommation en carbohydrates, tout du moins pour la période pré-reproduction. Pour les deux périodes, la consommation protéique et en minéraux sont également positivement corrélées ($r^2>0,59$). Les variables de consommation d'un nutriment donné sont dans l'ensemble peu corrélées entre les deux périodes ($r^2<0,25$), sauf pour les lipides où une corrélation positive relativement forte est observée entre leur consommation durant l'hibernation et avant la reproduction ($r^2=0,64$).

Enfin concernant la reproduction, les différentes variables sont pisitivement et globalement fortement corrélées entre elles ($r^2>0,51$ sauf entre le nombre de jeunes sevrés et le nombre de naissance où $r^2 =0,29$).

Corrélations entre variables de catégories différentes

Les variables de masse corporelle, sauf la masse PreH, sont fortement positivement corrélées avec la consommation de lipides, et ce notamment entre la consommation de lipides durant l'hibernation et la variation de masse durant l'hibernation, les masses PostH, et PreR ($r^2>0,62$). Si l'on s'intéresse à la temporalité des variables, on constate que les variables de masse corporelle sont plus fortement corrélées avec la consommation de lipides pendant l'hibernation qu'avant la reproduction. Il semble donc plus pertinent de se pencher, par la

suite, sur l'effet de la consommation sur la masse corporelle, plutôt que sur l'effet de la masse corporelle sur la consommation qui s'en suit.

Les variables d'hibernation sont peu corrélées à la consommation en lipides mais sont plutôt négativement corrélées à la consommation en énergie et en matière sèche durant l'hibernation (toutes ces corrélations étant significatives, avec r^2 entre 0,30 et 0,78).

Les variables de la reproduction sont toutes corrélées négativement à la masse corporelle après la période de reproduction (r^2 entre 0,28 et 0,32). Considérant la temporalité de la mesure des variables, c'est donc la reproduction qui est explicative de la masse corporelle PostR observée. Ces variables de reproduction sont également corrélées à deux variables caractérisant l'hibernation : le temps total passé en torpeur et la durée moyenne des torpeurs. Le rôle de ces deux variables de l'hibernation en tant que facteur explicatif du succès reproducteur sera donc à explorer. Ce lien entre l'hibernation et la reproduction suivante a déjà été questionné par Weitten et collaborateurs (2018) qui ont obtenu des résultats allant dans le même sens qu'ici. Cependant une étude spécifique serait nécessaire afin d'aborder directement ce lien entre périodes du cycle de vie du hamster tout en s'affranchissant de l'effet du régime alimentaire. Cela pourrait par exemple consister en une étude similaire à celle-ci mais comportant des groupes pour lesquels le régime serait interverti entre l'hibernation et la reproduction.

L'analyse présentée en Figure 11 permet ainsi de mettre en évidence de fortes corrélations entre la condition corporelle et la consommation lipidique. D'autre part, de nombreuses corrélations ont également été mises en évidence entre les variables de l'hibernation décrivant l'expression des torpeurs, et les variables de consommation totale durant l'hibernation, que sont la consommation en matière sèche et en énergie. Les liens entre ces variables seront par la suite abordés à travers des analyses plus poussées.

La reproduction semble avoir eu un impact sur la condition corporelle puisque les différentes variables sont corrélées à la masse post-reproduction. Il semble y avoir un lien entre la reproduction et les caractéristiques de l'hibernation. Toutefois, ni la condition corporelle avant la reproduction ni les variables de consommation alimentaire n'apparaissent particulièrement corrélées à celle de la reproduction. Cependant, les données de croissance et de survie des jeunes n'ont pas été inclues dans cette analyse, puisque seule une partie des femelles ont réussi à élever leurs jeunes. Une analyse de ces 2 variables clés pour caractériser le succès reproducteur sera donc à effectuer dans un second temps.

Consommation

Les données de cette partie reprennent celles présentées dans le chapitre I sur la sélection alimentaire, dans la partie concernant l'étude des 8 régimes en 2018-2019.

Les différents paramètres de la consommation qui ont été mesurés montrent des différences entre les régimes alimentaires (Figure 12). On peut principalement noter que

- Les régimes contenant des aliments hydratés (pomme de terre, betterave, blé germé) ont permis une consommation en matière fraiche globalement plus importante
- Seul dans le régime blé germé cette consommation plus importante en matière fraiche s'est également traduite par une consommation plus importante en matière sèche, consommation la plus importante de tous les régimes.
- Les régimes comportant du tournesol ont engendré un apport en lipides plus important que dans les autres régimes.
- La consommation en protéines dans le régime blé-soja s'est révélée plus importante que dans la plupart des autres régimes. Pour les mâles durant l'hibernation, elle est plus élevée que tous les régimes sauf maïs-pois, et pour les femelles avant la reproduction plus élevée que tous les régimes sauf blé-germé. On remarque ainsi que malgré la faible teneur protéique du blé, la consommation plus importante dans le régime blé germé a permis un apport protéique important et proche de celui du régime blé-soja.
- L'énergie ingérée est similaire entre tous les régimes, sauf pour les régimes blé-germé et pomme de terre-tournesol avant l'hibernation où elle était supérieure aux autres régimes.
- Pour les minéraux, les régimes contenant des aliments frais (blé germé, betterave et pomme de terre-tournesol) ainsi que le régime blé-soja ont permis un apport plus important pour les mâles durant l'hibernation et les femelles avant la reproduction.

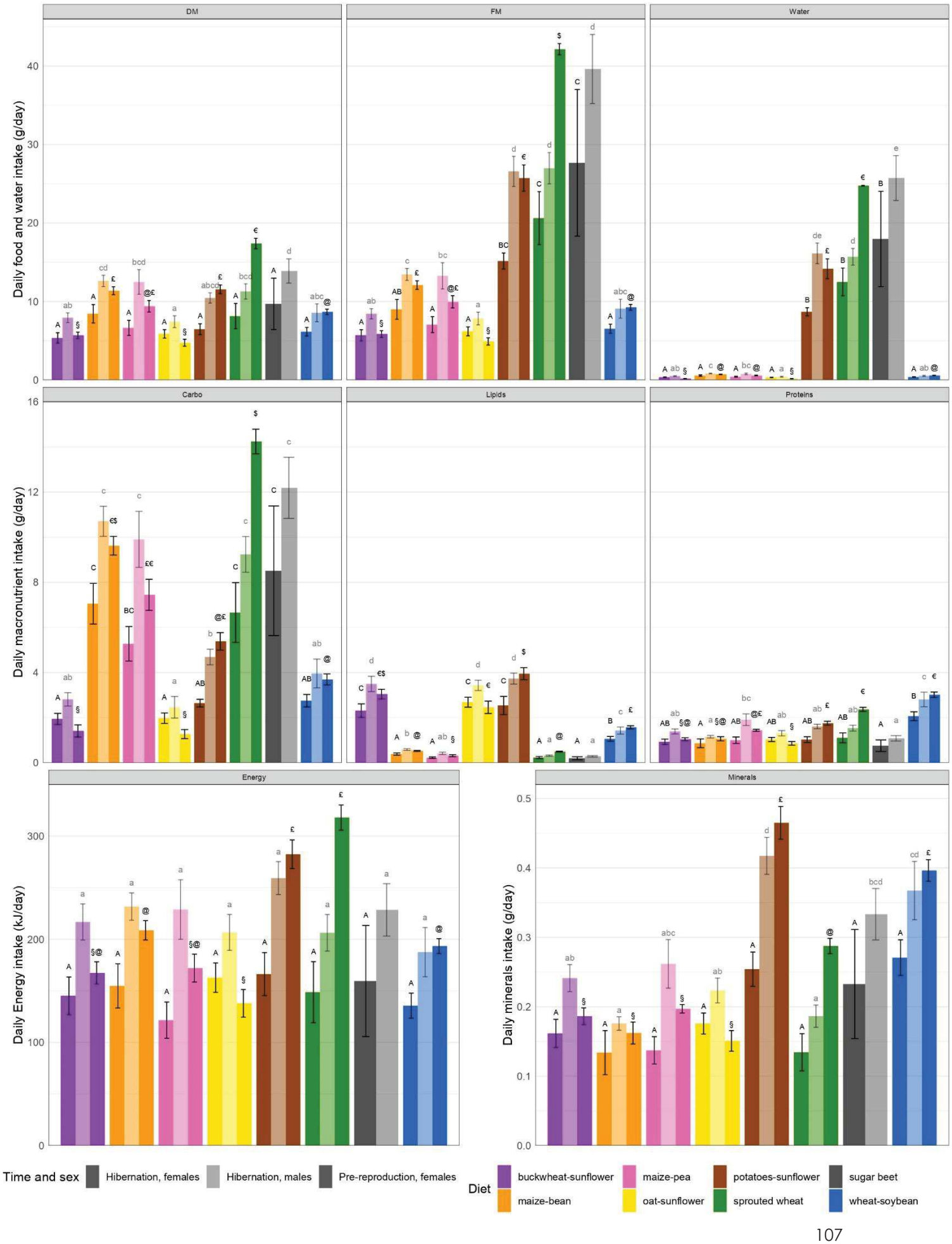

DM
FM
Water
Carbo
Lipids
Proteins
Energy
Minerals
Daily food and water intake (g/day)
Daily macronutrient intake (g/day)
Daily Energy intake (kJ/day)
Daily minerals intake (g/day)
Time and sex
Hibernation, females
Hibernation, males
Pre-reproduction, females
Diet
buckwheat-sunflower
maize-bean
maize-pea
oat-sunflower
potatoes-sunflower
sprouted wheat
sugar beet
wheat-soybean

Figure 12 : Consommation journalière des hamsters en fonction du régime alimentaire. Du graphique en haut à gauche à celui en bas à droite sont représentés les consommations en matière sèche totale (DM), matière fraiche totale (FM), eau (Water), glucides (Carbo), lipides (Lipids), protéines (Proteins), énergie (Energy) et minéraux totaux (Minerals). Chaque couleur correspond à un régime alimentaire. Les trois données par régime correspondent à la consommation pour les femelles pendant l'hibernation à gauche, les mâles pendant l'hibernation au milieu (en couleur atténuée) et les femelles avant la reproduction à droite. Au sein de chaque graphique, des lettres majuscules différentes, des lettres minuscules différentes ou des symboles différents indiquent une différence de consommation significative entre les régimes.

Certains aliments donnés aux hamsters n'ont pas toujours été consommés dans leur totalité. Par exemple pour le blé germé, les racines n'étaient pas consommées mais étaient utilisées une fois sèches pour la construction du nid. Pour le maïs, une partie des grains n'était consommée qu'en partie, essentiellement l'intérieur du grain. Ainsi la majeure partie du péricarpe et de l'albumen vitreux était laissée, tandis que le cotylédon et l'albumen farineux étaient consommés. Cela était notamment le cas pour les femelles en période de reproduction. Pour avoir une idée de l'influence de cette consommation sur l'apport en nutriments, nous avons analysé la composition des restes de racines de blé germé et de maïs présents dans la cage. Ces analyses ne sont malheureusement pas terminées, notamment pour le contenu protéique, mais les teneurs en lipides sont moins importantes dans les restes de maïs partiellement consommé que dans les grains n'étant pas passés par les hamsters. Ainsi nous sous-évaluons l'apport lipidique, et probablement protéique, du maïs pour le hamster. **Ceci est un élément qui pourrait expliquer que le maïs, malgré sa composition globale proche de celle du blé, peut être bénéfiques dans des associations de cultures alors que le blé ne l'est pas autant, par exemple avec les associations maïs-tournesol et maïs-radis de l'expérience sur les 6 régimes**.

Effet de la consommation sur l'hibernation

L'AFM semblait indiquer une corrélation négative entre les paramètres de l'hibernation et ceux de la consommation durant cette période (Figure 8). C'était notamment le cas entre le temps total passé en torpeur et l'apport énergétique. Ces deux variables sont effectivement fortement négativement corrélées entre elles (R^2 = 0.78, $p<0.001$; Figure 13). Cela semble indiquer des stratégies d'hibernation différentes entre individus, consistant soit à passer beaucoup de temps en torpeur et manger peu (en bas à droite du graphique), soit à manger beaucoup mais passer peu de temps en torpeur (en haut à gauche du graphique).

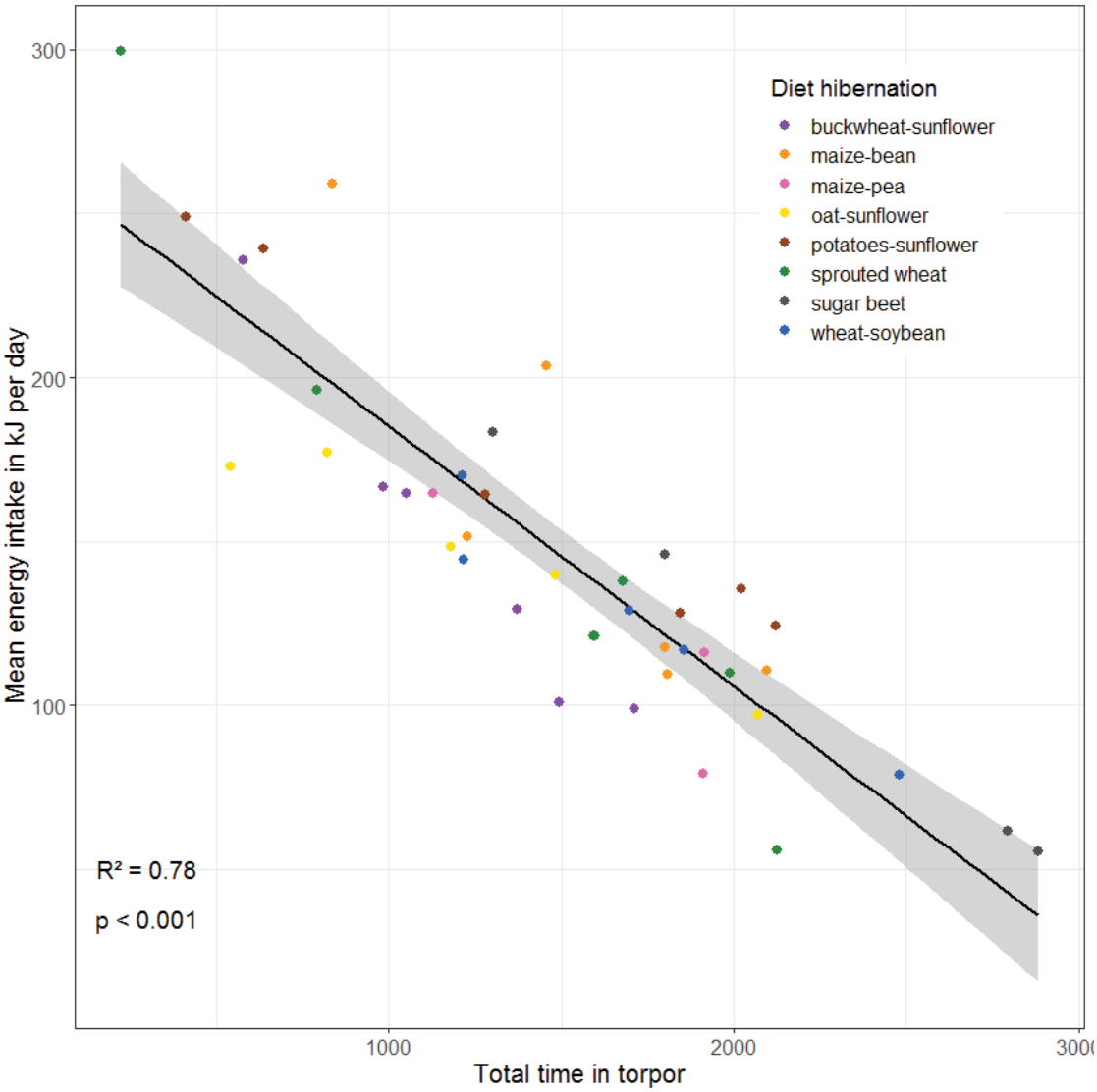


Figure 13 : Apport énergétique durant l'hibernation en fonction du temps passé en torpeur. Les points des 42 femelles équipées d'enregistreur de température (iButton) sont représentés. La couleur des points correspond au régime. La droite correspond à la droite de régression du modèle et la zone grisée à son intervalle de confiance à 95%. R^2 et p indiquent le coefficient de détermination et la p-valeur associés au modèle linéaire.

Effet du régime et de la consommation sur la masse corporelle

Effet du régime

Aucune différence de masse corporelle entre les groupes de régimes différents n'était observable au début de l'étude (masse pré-reproduction, p>0.99)

Le régime a eu un effet significatif sur variation de masse durant l'hibernation (p<0.001 ; Figure 14). Dans le régime betterave, les hamsters n'ont presque pas gagné de masse tandis qu'ils ont gagné plus de 100g dans les trois régimes comportant du tournesol (p<0.01). Le gain de masse dans le régime blé-soja est également significativement plus élevé que pour le régime

betterave ($p<0.01$), tandis que dans le régime maïs haricot, le gain de masse est significativement plus faible que pour les régimes comportant du tournesol ($p<0.05$).

Les effets du régime sont aussi visibles et significatifs sur la masse corporelle à la fin de l'hibernation ($p<0.001$). En effet, la masse des hamsters des régimes comprenant du tournesol étaient significativement plus élevées que celle des hamsters au régime betterave (Figure 15 ; $p<0.03$)

A la fin de l'hibernation, la condition corporelle des individus du régime betterave était mauvaise en comparaison des autres régimes. Leur masse corporelle était plus faible, et leur pelage semblait en moins bon état et moins soigné. De plus, les betteraves sucrières stockées se sont mal conservées et ont tout juste suffit jusqu'à la fin de l'hibernation. Nous avons donc décidé de passer les individus de ce régime au régime blé-soja, ce régime étant un contrôle positif dans notre étude.

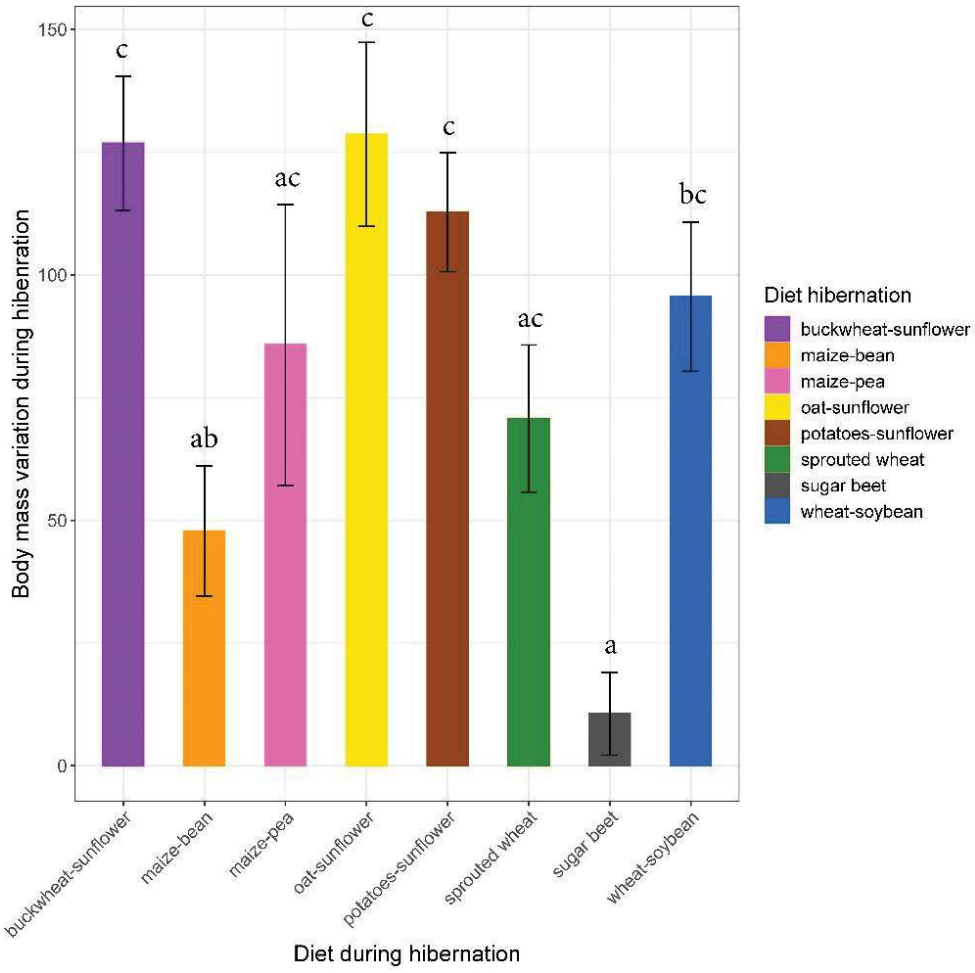


Figure 14 : Variation de masse pendant l'hibernation en fonction du régime. La variation de masse est la différence entre la masse après et celle avant l'hibernation (en l'occurrence un gain de masse). Des lettres différentes indiquent une différence significative entre les régimes (lmm de la variation de masse en fonction du régime, avec facteur aléatoire masse pré-hibernation).

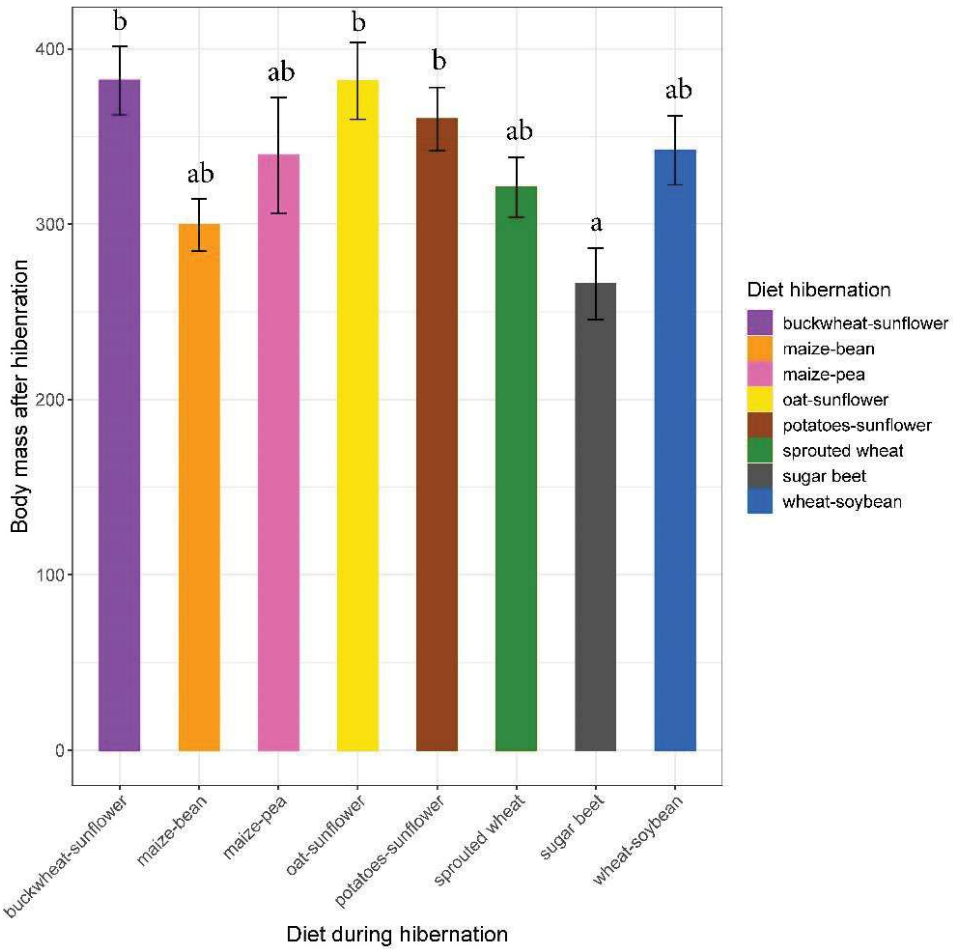


Figure 15 : Masse corporelle à la sortie de l'hibernation en fonction du régime. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre les régimes (lmm de la masse corporelle post-hibernation en fonction du régime, avec facteur aléatoire masse pré-hibernation).

Effet de la consommation en lipides ou en énergie

Dans l'AFM, l'apport lipidique semblait relativement corrélé aux mesures de masse corporelle. L'effet de l'apport soit en lipides soit en énergie totale, sur soit la variation de masse durant l'hibernation, soit la masse après l'hibernation, a donc été évalué. Les 4 combinaisons résultant de ces facteurs sont toutes significatives ($p<0.001$), indiquant une corrélation entre la consommation énergétique ou lipidique et la masse corporelle. Les deux corrélations expliquant la plus grande variabilité sont représentées en figures 16 et 17.

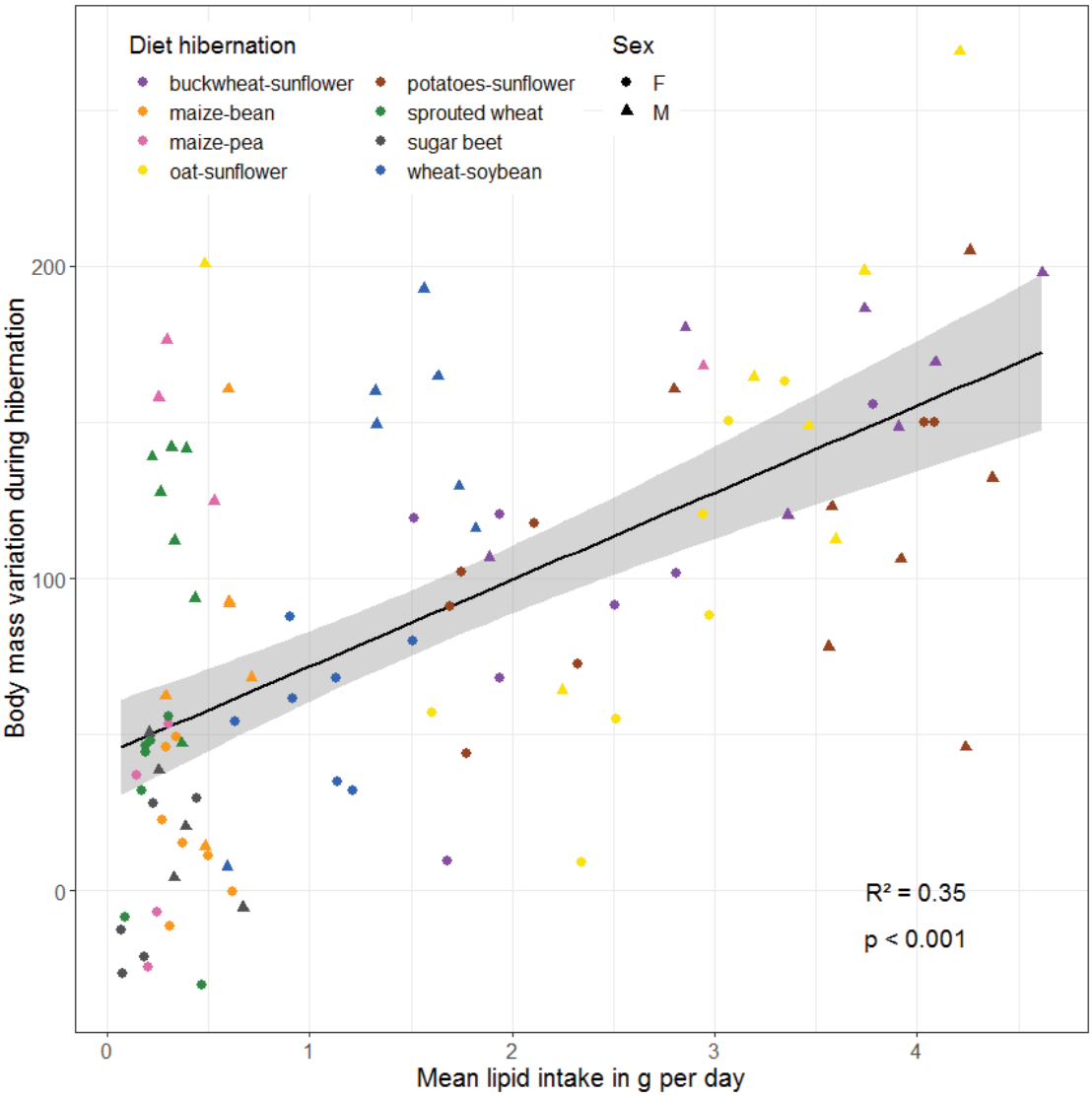


Figure 16 : Variation de la masse corporelle en fonction de l'apport lipidique pendant l'hibernation. La variation de masse est la différence entre la masse après et celle avant l'hibernation (une variation positive indique un gain de masse). La couleur des points correspond au régime et la forme au sexe (F pour femelles, M pour mâles). La droite correspond à la droite de régression du modèle et la zone grisée à son intervalle de confiance à 95%. R^2 et p indiquent le coefficient de détermination et la p-valeur associés au modèle linéaire.

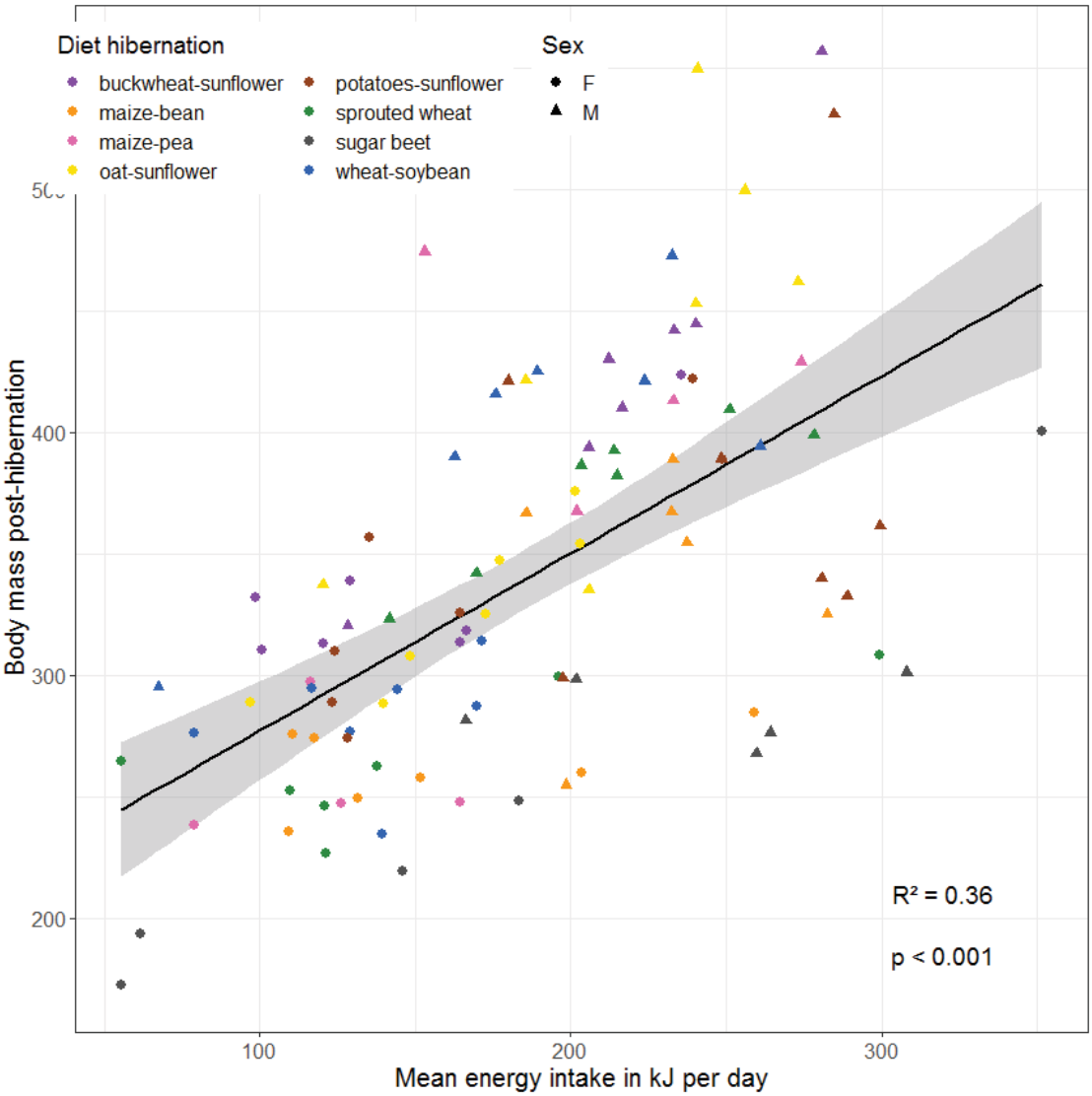


Figure 17 : Masse corporelle après l'hibernation en fonction de l'apport énergétique pendant l'hibernation. La couleur des points correspond au régime et la forme au sexe (F pour femelles, M pour mâles). La droite correspond à la droite de régression du modèle et la zone grisée à son intervalle de confiance à 95%. R^2 et p indiquent le coefficient de détermination et la p-valeur associés au modèle linéaire.

Reproduction

Plusieurs variables ont été relevées pour décrire la qualité de la reproduction. Les trois principales sont le taux de parturition, la survie des jeunes et le nombre de jeunes au sevrage. Les faibles effectifs de jeunes obtenus rendent cependant délicat l'analyse statistique et l'interprétation des résultats.

Taux de parturition

Le taux de parturition n'est pas significativement différent entre les groupes (p>0.1) (Figure 18). Il tend à être plus élevé pour le régime blé-soja/betterave, suivi par les régimes blé germé, blé-

soja/blé-soja et maïs-pois, mais les faibles effectifs n'ont pas permis de déceler de différence significative.

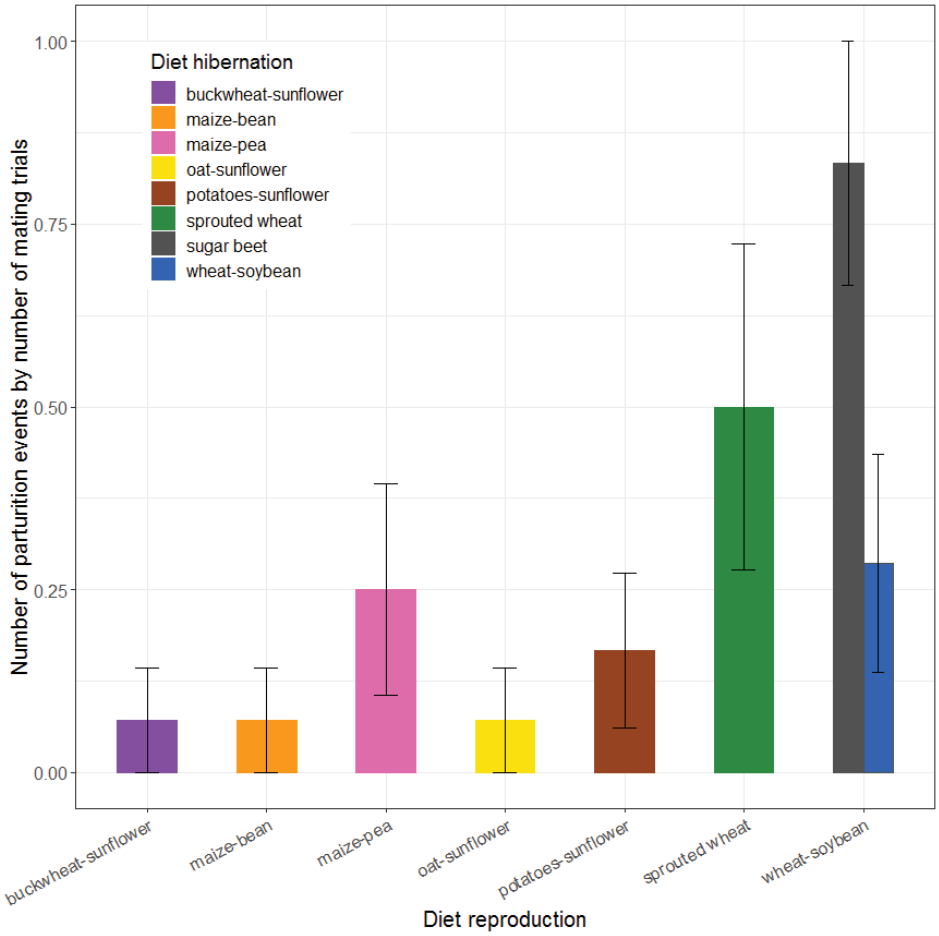


Figure 18 : Taux de parturition en fonction du régime. Le taux de parturition représenté correspond au nombre d'évènements de parturition divisé par le nombre de mise en reproduction. Les valeurs sont indiquées ± SEM. Les couleurs indiquent le régime durant l'hibernation, tandis que l'axe des abscisses renseigne sur le régime au moment de la reproduction (similaire pour tous les régimes sauf les individus au régime betterave qui sont passés au régime blé-soja après l'hibernation.

Survie des jeunes

La survie juvénile est une des principales variables de la reproduction puisqu'elle informe de la capacité des femelles, dans les différents régimes, à élever leurs jeunes jusqu'au sevrage. Nous allons donc nous pencher plus en détail ici sur les paramètres pouvant influencer cette survie.

Tous les jeunes ayant survécu aux premiers jours après la naissance ont survécu jusqu'au sevrage. On s'intéresse donc ici à la survie des jeunes entre leur naissance et le sevrage sans tenir compte des âges intermédiaires.

Le nombre de femelles concernées par les analyses réalisables sur la survie juvénile est restreint, puisque des jeunes n'ont été observé que chez 16 femelles sur les 51 de l'étude. La corrélation entre la survie et les différentes variables mesurées n'a pour cette raison pas été effectuée dans l'analyse proposée précédemment. Ainsi, il est nécessaire de tester un nombre important de variables pouvant potentiellement affecter cette survie. Les variables candidates sont donc les différentes variables caractérisant l'hibernation (Temps total passé en torpeur, durée moyenne des torpeurs, nombre de torpeurs effectuées, durée de l'hibernation), la masse corporelle (la masse pré-reproduction est utilisée), et les variables liées aux régimes (régime auquel étaient soumis les hamsters, consommation totale en matière sèche, en énergie, en

protéine, en lipides et en glucides). 3 femelles ne disposaient pas de capteur de température durant l'hibernation et n'ont donc pas été jointes à l'étude.

Malgré les faibles effectifs, on peut considérer la survie à l'échelle des jeunes (succès ou échec de la survie pour chaque individu), ce qui permet de réaliser une sélection de modèle (package brglm utilisé pour les modèles en raison de la séparation complète des données, voir M&M) pour déterminer quelles variables influencent cette survie. Toutefois, les effectifs réduits ne permettent pas de réaliser des modèles comprenant de nombreuses variables. Pour cette raison, seuls les modèles comprenant au maximum 1 des variables liées à l'hibernation, 1 de celles liées au régime, et la masse corporelle avant la reproduction, ont été pris en compte. Le package brglm ne permet pas de prendre en compte les facteurs aléatoires. Les modèles ont été sélectionnés sur la base de l'AIC le plus faible (plus précisément l'AIC corrigé, AICc) et le modèle au plus faible AICc ainsi que ceux ayant un delta AICc inférieur à 4 sont représentés dans le tableau 4.

Tableau 4. Sélection des modèles suivant leur AICc pour expliquer la survie juvénile. La colonne décrivant les variables explicatives sans facteur aléatoire correspond au modèle utilisé dans la sélection de modèle, tandis que la colonne avec facteur aléatoire permet, lorsque c'est possible (c'est-à-dire quand il n'y a pas de séparation complète des données, donc quand la variable régime n'est pas intégrée au modèle), d'analyser le modèle en incluant la mère en tant que facteur aléatoire. Les couleurs des variables indiquent leur significativité au sein de chaque modèle : en vert si la survie est significativement différente en fonction de la variable concernée, en rouge si la survie n'est pas affectée significativement avec p>0,1, et en violet si l'effet de la variable n'est pas significatif au seuil de 5% mais que p<0,1.

Modèle	Variables explicatives sans facteur aléatoire (glm)	Variables explicatives + la mère en facteur aléatoire (glmm)	AICc (glm)	Delta AIC
1	Régime, Masse PreR	NA	47,71	0
2	Conso protéique, Tps en torpeur	Conso protéique, Tps en torpeur	50,54	2,83
3	Régime, Masse PreR, Durée des torpeurs	NA	50,67	2,96
4	Régime, Masse PreR, Nombre de torpeurs	NA	50,75	3,04
5	Régime, Masse PreR, Tps en torpeur	NA	50,77	3,06
6	Masse PreR, Conso protéique PreR	Masse PreR, Conso protéique PreR	51,07	3,36
7	Masse PreR, Conso protéique PreR, Tps en torpeur	Masse PreR, Conso protéique PreR, Tps en torpeur	51,14	3,43
8	Masse PreR, Conso protéique PreR, Durée des torpeurs	Masse PreR, Conso protéique PreR, Durée des torpeurs	51,16	3,45
	Significatif (p<0.05) ; non significatif (0.05<p<0.1) ; non significatif (p>0.1)			

Parmi tous les modèles testés, le plus faible a un AIC de 47,71, et 7 autres modèles ont un delta AIC < 4 et peuvent donc être considérés.

Le modèle au plus faible AIC (47,71) est le modèle incluant le régime et la masse corporelle pré-reproduction. Ce modèle a un AIC plus faible que le second de près de 3 points d'AIC, les 7 autres modèles se situant entre 50,54 et 51,16.

Le régime alimentaire est inclus dans tous les modèles au plus faible AIC, soit avec le régime en tant que tel, soit avec la consommation protéique. Les autres variables de consommation n'apparaissent pas dans les modèles au plus faible AIC.

La masse corporelle est incluse dans 7 des 8 modèles au plus faible AIC, et une valeur liée aux caractéristiques de l'hibernation dans 6 des 8 modèles (temps total passé en torpeur pour 3 modèles, durée moyenne des torpeurs pour 2 et nombre de torpeurs pour 1)

Les sorites du modèle 1 (au plus faible AIC) sont indiquées ci-après :

```
Call:
brglm(formula = survival ~ mass.preR + diet, family = binomial(logit),
    data = DP, na.action = "na.fail")


Coefficients:
                       Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)           -48.01878   18.09609  -2.654  0.00797 **
mass.preR               0.14047    0.05491   2.558  0.01053 *
dietmaize-bean         14.23371    5.98064   2.380  0.01731 *
dietmaize-pea          15.92526    5.80845   2.742  0.00611 **
dietpotatoes-sunflower  3.88118    2.63189   1.475  0.14030
dietsprouted wheat     11.24704    3.95282   2.845  0.00444 **
dietsugar beet         14.14340    5.16042   2.741  0.00613 **
dietwheat-soybean       9.22799    2.92736   3.152  0.00162 **
---
Signif. codes:  0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

    Null deviance: 44.978  on 44  degrees of freedom
Residual deviance: 27.706  on 37  degrees of freedom
Penalized deviance: 26.6051
AIC:  43.706


Multiple Comparisons of Means: Tukey Contrasts


Fit: brglm(formula = survival ~ mass.preR + diet, family = binomial(logit),
    data = DP, na.action = "na.fail")

Linear Hypotheses:
                                                 Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
maize-bean - buckwheat-sunflower == 0           14.23371    5.98064   2.380   0.1455
maize-pea - buckwheat-sunflower == 0            15.92526    5.80845   2.742   0.0596 .
potatoes-sunflower - buckwheat-sunflower == 0    3.88118    2.63189   1.475   0.6595
sprouted wheat - buckwheat-sunflower == 0       11.24704    3.95282   2.845   0.0450 *
sugar beet - buckwheat-sunflower == 0           14.14340    5.16042   2.741   0.0598 .
wheat-soybean - buckwheat-sunflower == 0         9.22799    2.92736   3.152   0.0180 *
maize-pea - maize-bean == 0                      1.69155    3.27196   0.517   0.9970
potatoes-sunflower - maize-bean == 0           -10.35253    5.57532  -1.857   0.3994
sprouted wheat - maize-bean == 0                -2.98668    3.18661  -0.937   0.9389
sugar beet - maize-bean == 0                    -0.09031    2.41083  -0.037   1.0000
wheat-soybean - maize-bean == 0                 -5.00572    3.95857  -1.265   0.7940
potatoes-sunflower - maize-pea == 0            -12.04408    5.40948  -2.226   0.2030
sprouted wheat - maize-pea == 0                 -4.67822    3.07441  -1.522   0.6271
sugar beet - maize-pea == 0                     -1.78186    2.38524  -0.747   0.9793
wheat-soybean - maize-pea == 0                  -6.69727    3.80695  -1.759   0.4629
sprouted wheat - potatoes-sunflower == 0         7.36586    3.59411   2.049   0.2871
```

```
sugar beet - potatoes-sunflower == 0           10.26222    4.73047   2.169   0.2278
wheat-soybean - potatoes-sunflower == 0         5.34681    2.66986   2.003   0.3123
sugar beet - sprouted wheat == 0                2.89637    1.94027   1.493   0.6472
wheat-soybean - sprouted wheat == 0            -2.01905    1.90178  -1.062   0.8953
wheat-soybean - sugar beet == 0                -4.91541    2.88051  -1.706   0.4986
---
Signif. codes:  0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1
(Adjusted p values reported -- single-step method)
```

La survie des jeunes est donc affectée significativement par le régime de leur mère. Elle est significativement plus élevée dans les régimes blé germé et blé-soja que dans le régime sarrasin tournesol (Figure 19). Le nombre de jeunes est trop faibles dans les autres régimes pour mettre en évidence des différences significatives.

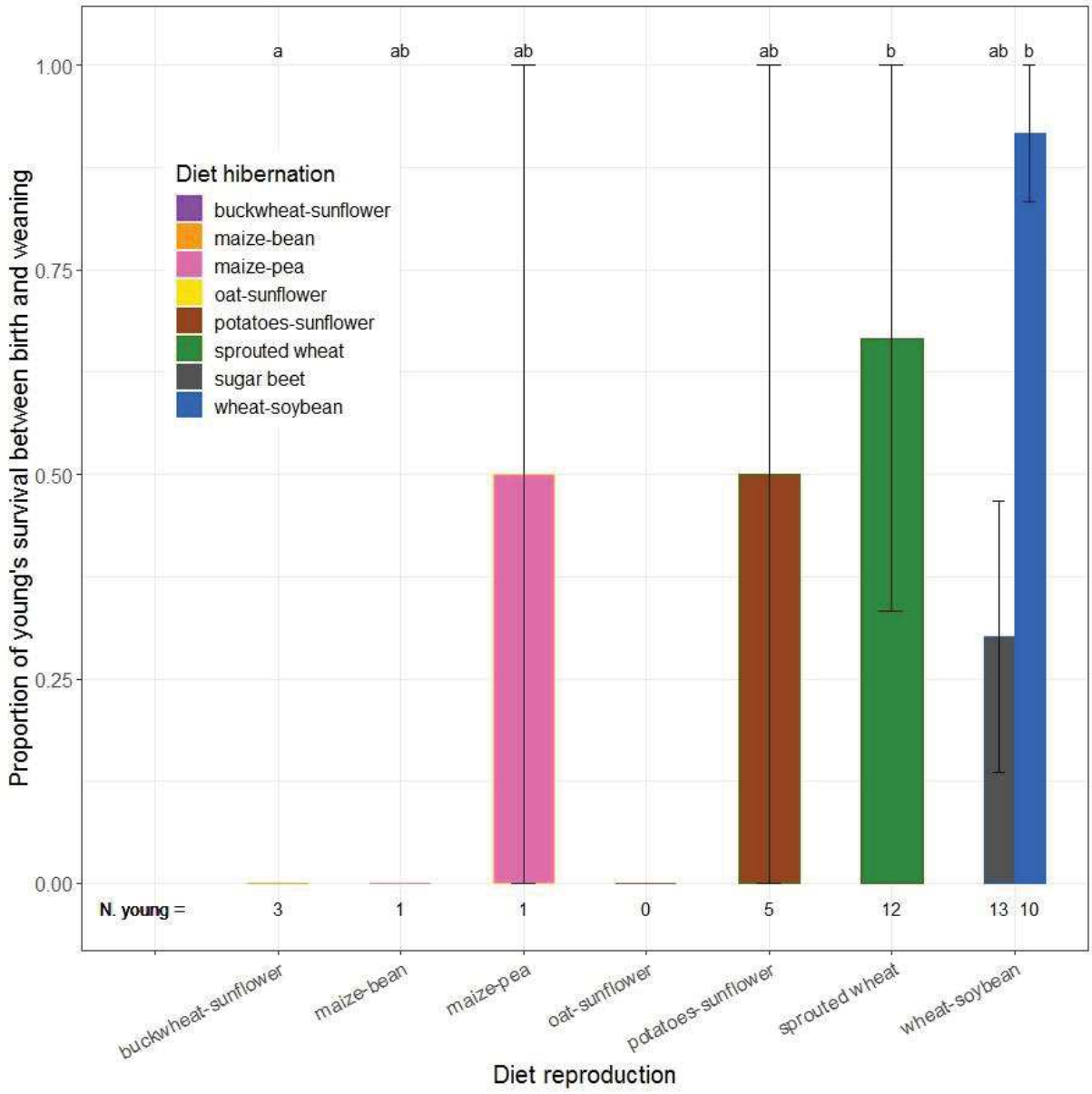


Figure 19 : Taux de survie des jeunes entre la naissance et le sevrage. Les valeurs sont indiquées ± SEM. Les couleurs indiquent le régime durant l'hibernation, tandis que l'axe

des abscisses renseigne sur le régime au moment de la reproduction (similaire pour tous les régimes sauf les individus au régime betterave qui sont passés au régime blé-soja après l'hibernation. Les nombres en-dessous des barres indiquent le nombre de jeunes à la naissance dans chacun des régimes. Des lettres différentes entre régimes indiquent des différences significatives (brglm, $p<0.05$) dans la survie des jeunes.

L'effet du régime alimentaire est également représenté au travers de la variable de consommation protéique. C'est par exemple le cas dans le modèle n°2, dont les sorties sont reportées ci-après (modèle glmm, avec la mère en tant que facteur aléatoire) :

```
Family: binomial  ( logit )
Formula: survival ~ ProteinIntakePreR + Time.in.torpor + (1 | animal.n.)
   Data: DP

     AIC      BIC   logLik deviance df.resid
    50.2     57.4    -21.1     42.2       41

Scaled residuals:
    Min      1Q  Median      3Q     Max
-2.2703 -0.4038  0.1162  0.3610  1.3798

Random effects:
 Groups    Name        Variance Std.Dev.
 animal.n. (Intercept) 2.952    1.718
Number of obs: 45, groups:  animal.n., 13

Fixed effects:
                  Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)       -1.641888   2.894257  -0.567   0.5705
ProteinIntakePreR  4.595403   2.256057   2.037   0.0417 *
Time.in.torpor    -0.004191   0.002399  -1.747   0.0807 .
---
Signif. codes:  0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1
```

Les jeunes ayant survécu avaient donc une mère qui avait consommé significativement plus de protéines que les mères des jeunes n'ayant pas survécu (Figure 20).

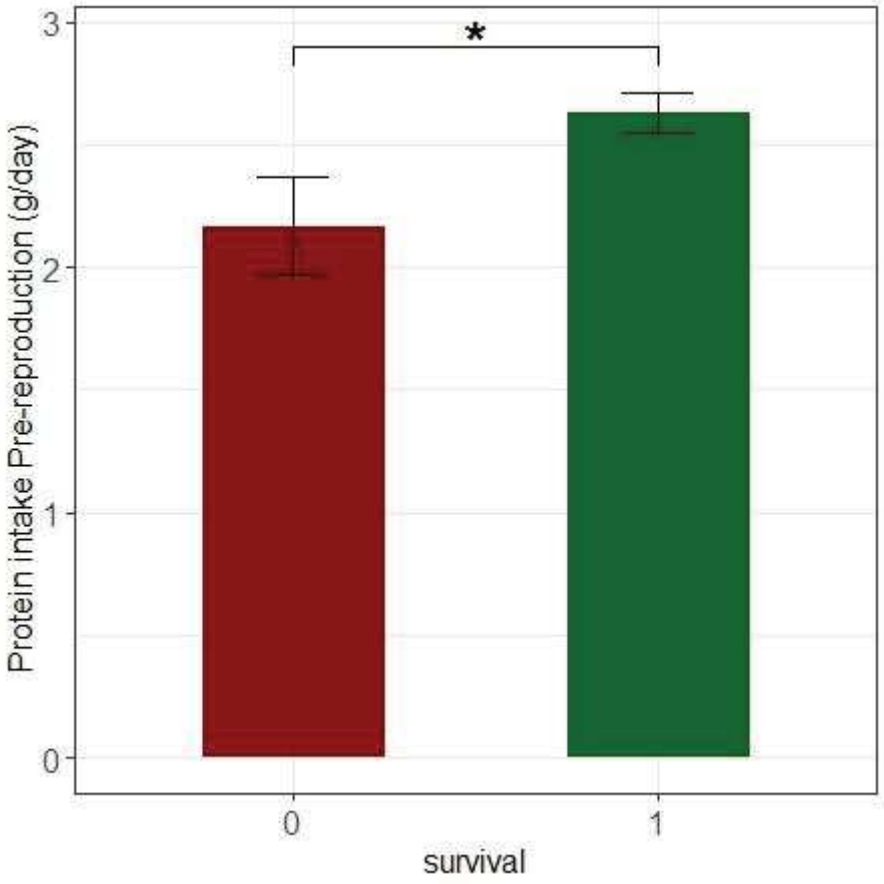


Figure 20 : Survie juvénile et consommation protéique. La consommation en protéines en période pré-reproduction est représentée dans les cas d'échec (à gauche) et de succès (à droite) de la survie des jeunes. Les valeurs sont indiquées ± SEM, significativité d'après glmm famille binomiale, $p<0.05$.

Plusieurs modèles dont le modèle 1, indiquent que la survie des jeunes est également affectée par la masse corporelle de leur mère avant la reproduction ($p=0.01$), et la survie est d'autant plus élevée que la masse corporelle est importante. Une analyse plus précise de cet effet (non représentée ici) indique cependant que cet effet de la masse corporelle n'est pas particulièrement marqué. Vu les effectifs et étant donné que ce modèle ne peut prendre en compte la mère en tant que facteur aléatoire, ce résultat est à prendre avec précaution.

Bien que présentes dans plusieurs modèles, les variables caractérisant l'hibernation ne permettent pas d'expliquer significativement la survie juvénile. Dans 1 modèle (modèle 2, AICc 50,54), le temps total passé en torpeur durant l'hibernation apparait significatif (dans la glm), mais en corrigeant par l'identité de la mère (avec la glmm) cette variable n'est plus significative.

D'après nos données, la survie juvénile semble donc principalement affectée par le régime alimentaire, essentiellement la consommation protéique qui en découle. Il est possible que la masse corporelle ou les caractéristiques de l'hibernation aient une influence sur cette survie, mais les données de l'étude sont insuffisantes pour le démontrer.

Nombre de jeunes au sevrage

2 régimes ont permis aux femelles de sevrer plus d'1 jeune en moyenne : le régime blé-soja (quel que soit le régime pendant l'hibernation : betterave ou blé-soja) et le régime blé germé (Figure 21). Les régimes sarrasin-tournesol, avoine-tournesol et maïs-haricot n'ont pas du tout permis aux femelles d'élever des jeunes jusqu'au sevrage.

Concernant la sélection de modèle en lien avec le nombre de jeunes au sevrage, les modèles les plus parcimonieux sont ceux incluant les facteurs suivants : un facteur associé au régime (régime en tant que tel ou la consommation protéique avant la reproduction), ainsi qu'un facteur lié à l'hibernation (temps passé en torpeur ou la durée moyenne des torpeurs). En effet, au moins 1 facteur de chacune des paires évoquées est à chaque fois retrouvés dans les 28 modèles avec un delta AICc <7. Dans les 5 modèles delta AICc <2, au moins 1 facteur de chacun de ces 2 groupes est significatifs. Le nombre de jeunes au sevrage semble donc fortement influencé par le régime alimentaire et par les caractéristiques de l'hibernation. La consommation totale en MS ou la masse en période pré-reproduction peuvent avoir un effet (elles sont chacune significative dans 1 des 5 modèles avec AIC<2) mais leur effet est moins marqué.

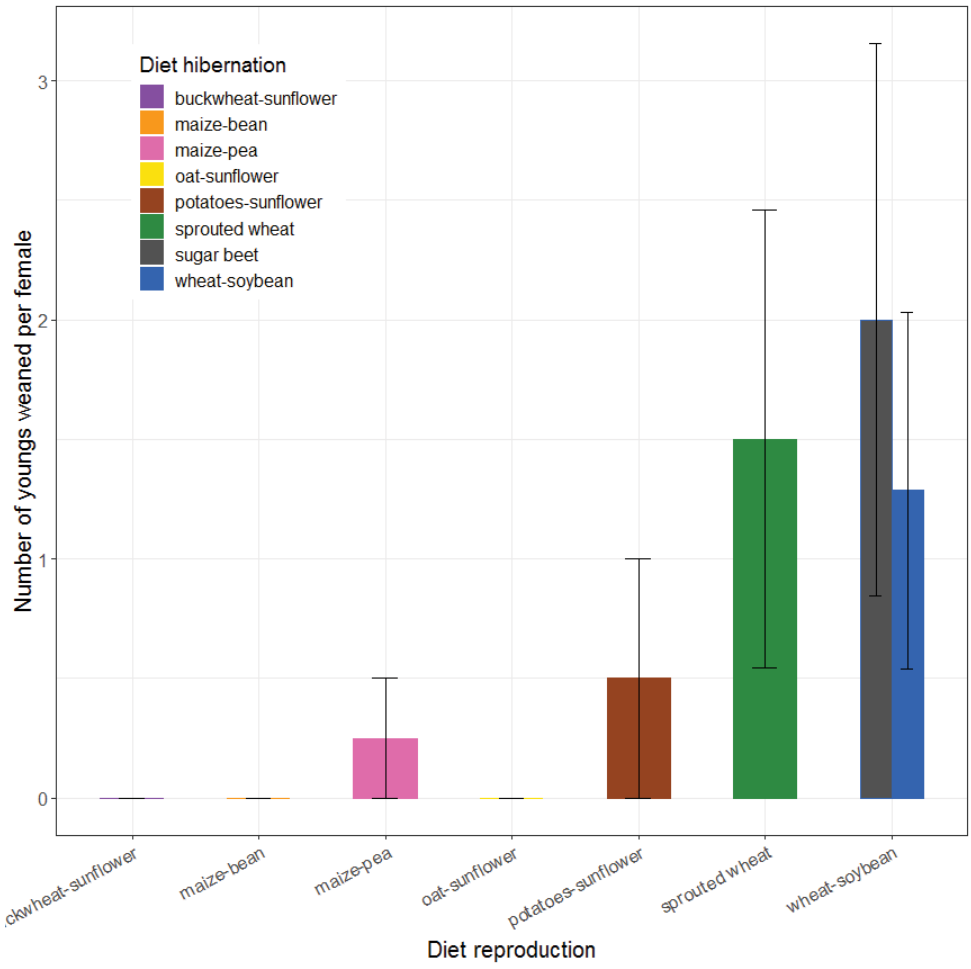


Figure 21 : Nombre de jeune sevré par femelle. Le nombre moyen par femelle de jeunes élevés et sevrés avec succès est indiqué en fonction du régime pendant la reproduction. Les couleurs correspondent au régime pendant l'hibernation. Les valeurs sont indiquées ± SEM.

Le modèle expliquant le nombre de jeunes sevrés par le régime et le temps passé en torpeur durant l'hibernation semble parcimonieux et permet d'analyser l'effet du régime et de l'hibernation sur le nombre de jeunes sevrés. Le régime et le temps passé en torpeur sont bien significatifs (p=0.010 et p=0.002 respectivement) mais le faible nombre de jeunes obtenus dans chaque classe ne permet pas d'effectuer des comparaisons multiples.

Croissance des jeunes

La période déterminante pour la survie des jeunes était les 1ers jours après la naissance. C'est durant cette période que nous avons observé des réductions de la taille des portées par les mères (souvent jusqu'à les tuer tous). Tous les jeunes ayant survécu 3 jours ont survécu jusqu'au sevrage. Cependant leur croissance a pu être différente en fonction des portées et du régime alimentaire.

Les jeunes au régime blé-soja durant la reproduction (quel que soit leur régime durant l'hibernation) ont été ceux qui ont eu la croissance la plus importante (Figure 22). Ceux au régime blé-germé font partie des jeunes ayant eu la croissance la plus faible. La faible teneur protéique de ce régime, mais également du régime maïs-pois et pommes de terre-tournesol, est probablement en cause dans la croissance moins importante observée par rapport aux animaux bénéficiant du régime blé-soja.

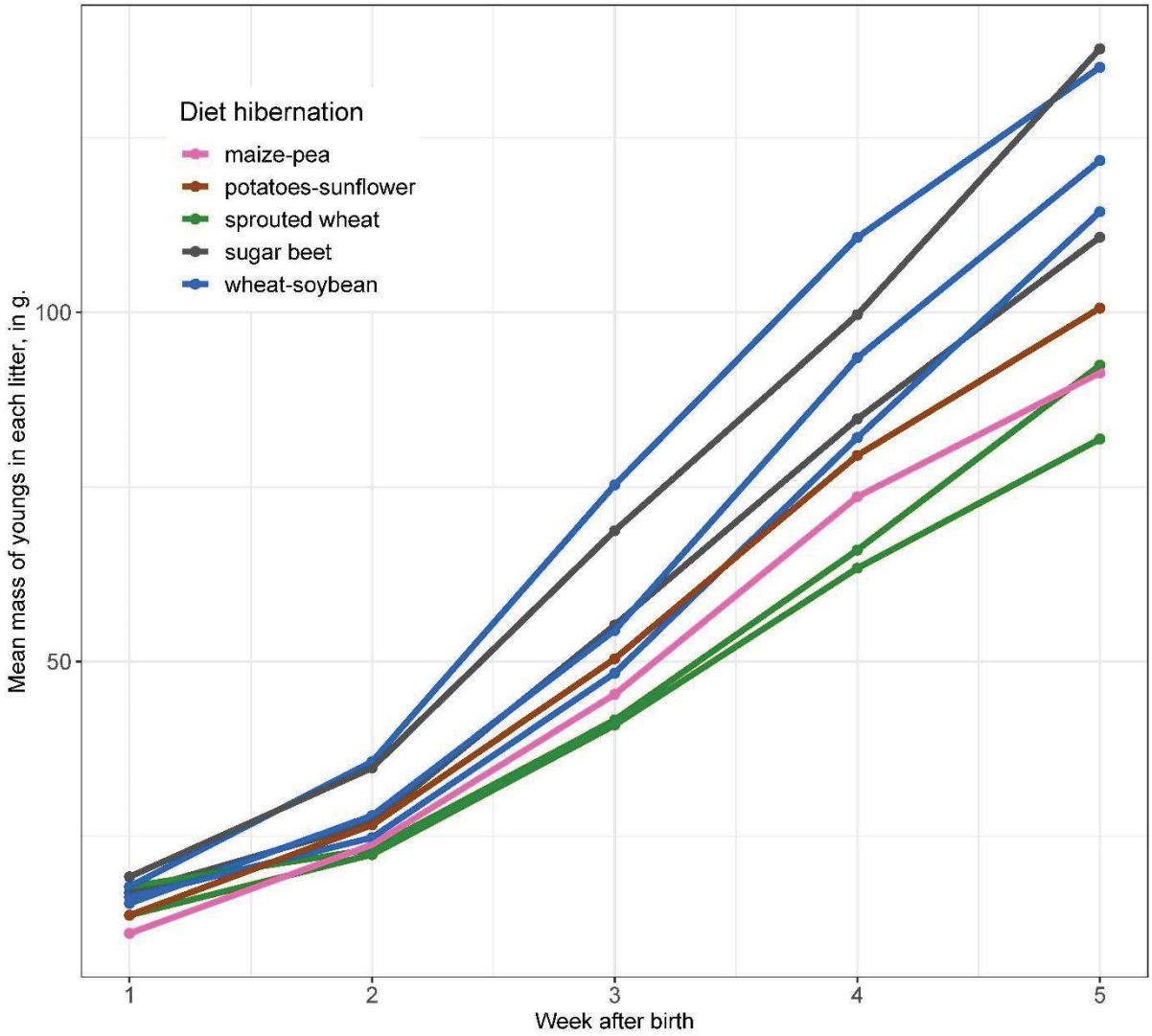


Figure 22 : Croissance des jeunes. Évolution de la masse moyenne des jeunes pour chaque portée, en fonction de leur âge. Les couleurs représentent le régime au moment de l'hibernation. Les hamsters au régime betterave durant l'hibernation ont été placés au régime blé-soja durant la reproduction.

Discussion générale de l'étude

Cette étude a été réalisée en proposant aux hamsters des aliments naturellement présents dans leur habitat. De plus, les stocks réalisés par le Grand hamster pour la période d'hibernation pouvant être consommés durant le début de la période de reproduction de l'année suivante, l'étude sur des graines et tubercules issues des cultures est réalisée dans des conditions qui se rapprochent du milieu naturel. Toutefois, il faut garde à l'esprit que les données de consommation observées sont dépendant de la nourriture à disposition, en l'occurrence 2 types d'aliments pour la plupart des régimes. Nous avons par exemple mis en évidence que les régimes avec du tournesol permettaient d'avoir une masse corporelle à la sortie d'hibernaiton plus importante, qui elle-même est fortement corrélée à la consommation de lipides. Mais le lien de causalité entre la consommation de lipides et la prise de masse n'a pas été exploré ici. Il a été démontré dans d'autres études chez différentes espèces, notamment le Grand hamster (Weitten et al., 2018).

Nous avons notamment pu montrer que la consommation en lipides était positivement corrélée à la prise de masse et que la consommation totale (en matière sèche ou en énergie) était quant à elle négativement corrélée aux variables de l'hibernation (surtout le temps total passé en torpeur). Siutz et collaborateurs (2017) avaient déjà montré une corrélation négative entre consommation en tournesol et nombre de torpeurs ou durée de l'hibernation. Weitten et al. (2018) avaient quant à eux montré qu'un régime riche en lipides engendrait une plus grande prise de masse avant l'hibernation qu'un régime riche en protéines, mais une perte de masse plus importante durant l'hibernation, en lien avec un temps passé en torpeur moins important.

Dans notre étude, la consommation lipidiqie est bien inversement corrélée au temps passé en torpeur (bien que moins fortement que la consommation totale), mais au contraire de Weitten et collaborateurs, les régimes riches en lipides ont permis une prise de masse plus importante que les autres régimes. Le type de régimes alimentaires n'était pas le même entre ces deux études, et il est possible que l'utilisation de régimes à la composition non contrôlée et donc à la composition différente en plusieurs nutriments, puisse être en jeu. Comme nous l'avons évoqué précédemment, il semblerait donc intéressant de réaliser des études complémentaires en contrôlant la composition des régimes pour mieux comprendre l'influence des différents nutriments de manière indépendante. Mais cela montre aussi l'intérêt de réaliser une étude avec des aliments naturels afin d'obtenir des résultats plus proches de la situation présente dans l'habitat de l'espèce.

Bien que le protocol cherchait à reproduire des conditions et des régimes similaires aux conditions du milieu naturel, l'étude a porté sur des aliments disponibles potentiellement entre la période pré-hibernation et le début de la période de reproduction. De nombreux autres aliments peuvent être disponibles dans l'environnement du hamster durant sa période de reproduction, tels que des plantes cultivées aux stades végétatifs variés, des plantes adventices et des animaux, notamment des invertébrés. Il serait particulièrement intéressant de pouvoir réaliser des études sur des régimes incluant ces ressources alimentaires et

notamment en fonction des conditions retrouvée dans des parcelles agricoles aux pratiques différentes.

Le régime alimentaire des hamsters sauvages est encore insuffisamment connu. Nous disposons d'informations sur les espèces consommées, mais des informations quantitatives de qualité ne sont à l'heure actuelle pas encore disponible. Il serait donc pertinent de mettre en œuvre des études permettant d'évaluer la consommation en différents aliments et leur proportion dans le régime alimentaire d'un hamster sauvage. Cela permettrait par exemple de mieux comprendre à quels points les besoins protéiques sont atteins et de mettre cela en lien avec la disponibilité alimentaire dans le milieu naturel.

Conclusions de l'étude

Nous avons mis en évidence que le régime blé-soja et le régime blé germé ont permis à la fois une hibernation convenable et une bonne reproduction par rapport aux autres régimes (Figure 23). Les régimes à base de tournesol, et dans une moindre mesure le régime blé-soja, ont permis une bonne hibernation, se traduisant par une bonne condition corporelle au printemps. Cependant les régimes avec le tournesol n'ont pas permis une bonne reproduction, et le manque d'aliment riche en protéine est probablement responsable de ces résultats. Une hibernation convenable a été réalisée par les hamsters aux régimes maïs-haricot et maïs-pois, mais seul ce dernier régime a permis un succès reproducteur, toutefois limité. Les différences pour l'ensemble des paramètres mesurés sont toutefois faibles entre ces deux régimes.

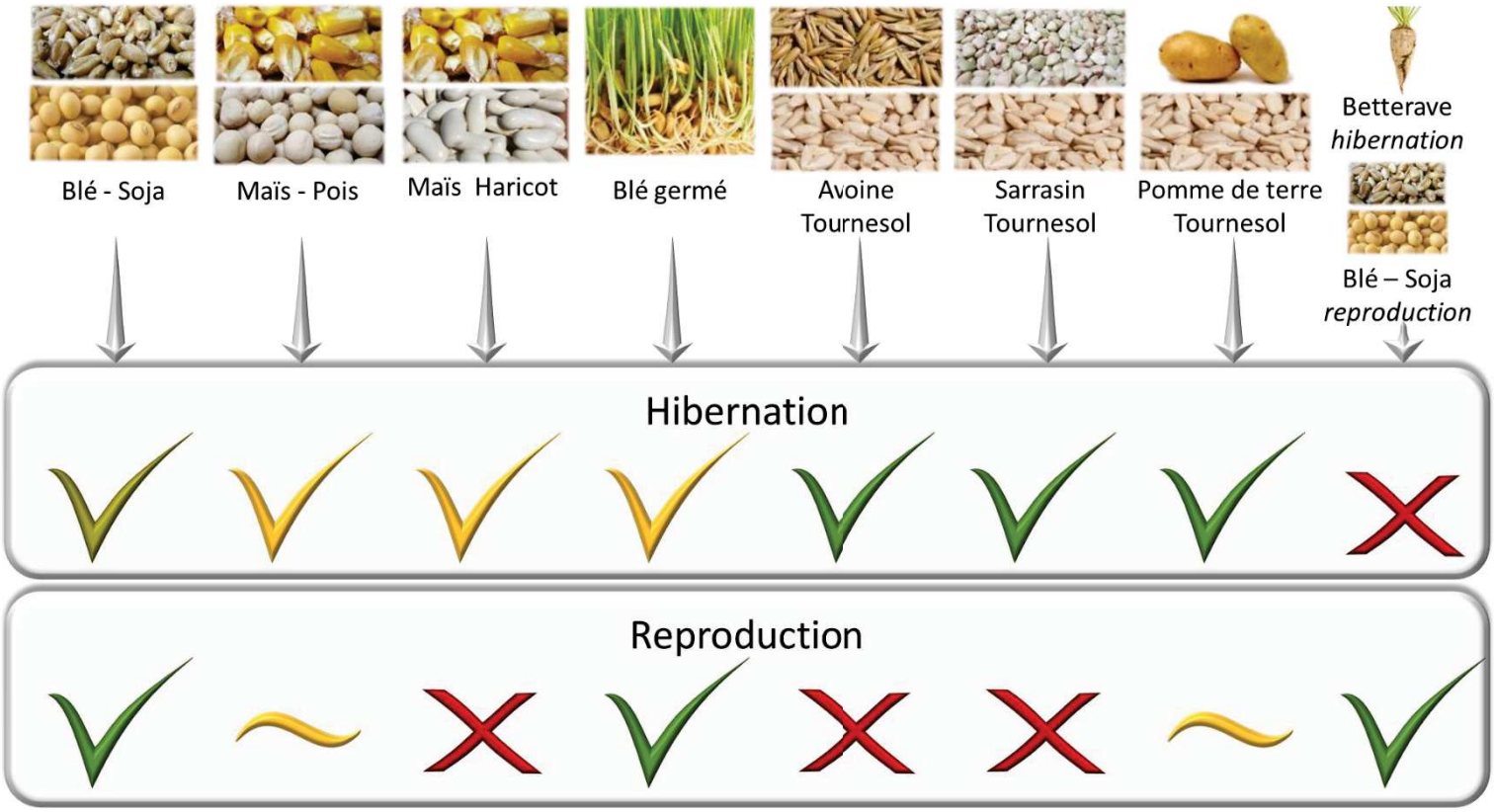


Figure 23 : bénéfice respectif de différents régimes pour l'hibernation et la reproduction du Grand hamster. Les hamsters au régime betterave pendant l'hibernation ont été placés au régime blé-soja durant la reproduction.

Le régime blé germé ne comportait qu'un seul type d'aliment mais il s'est pourtant montré particulièrement intéressant pour la reproduction du hamster. Dans l'étude 6 régimes, le blé non germé, même associé à du tournesol ou du radis, n'avait pas permis un succès de la reproduction, alors qu'ici le blé germé donne des résultats comparables au régime blé-soja (qui se révèle intéressant pour la reproduction dans les deux études). La mesure de la consommation en période pré-reproduction a montré qu'un apport protéique relativement élevé était possible grâce à une consommation importante, que ce soit en termes de matière sèche ou fraiche. Il semble ainsi que le blé germé ait permis de repousser les limites de quantité de nourriture consommable par rapport à des graines non germées. Cela pourrait s'expliquer par la teneur en eau plus importante qui pourrait faciliter la digestion, mais dans d'autres régimes (pommes de terre-tournesol par exemple) la teneur en eau était également importante sans que la consommation en matière sèche n'ait été plus élevée. Une étude chez le lapin a montré que le blé germé favorisait la reproduction en raison notamment de la présence d'un composé phénolique (Rodríguez-De Lara *et al.*, 2007). La germination est un processus durant lequel la plante met en route la machinerie cellulaire et l'activité enzymatique pour rendre les nutriments disponibles pour la croissance du végétal. De ce fait, la digestibilité et l'assimilation des nutriments pour les animaux peut être améliorée. Lemmens *et al.* (2019) ont ainsi montré dans leur revue que la germination permet d'augmenter la solubilité et la digestibilité des protéines, des minéraux (en diminuant le taux de phytates grâce

à l'activation de phytases), les concentrations en acides aminés libres et en vitamines, ou encore de transformer les fibres insolubles en fibres solubles, en favorisant ainsi la digestion. L'intérêt de la germination ne se limite pas au blé, et d'autres graines germées pourraient apporter des bénéfices similaires (Bau *et al.*, 1997; Zilic *et al.*, 2015). Ainsi, dans des conditions naturelles permettant la germination des graines, des aliments qui semblaient peu consommées dans nos études, telles que la féverole ou le haricot (voir chapitre 1, sélection alimentaire), pourraient se révéler davantage intéressantes pour le hamster. Ces résultats avec le régime blé-germé montrent également l'intérêt d'avoir des plantes à un stade végétatif précoce au sein de l'écosystème. Cela peut être apporté par des cultures à différents stades, par exemple avec des sous-semis ou du relay-cropping (voir chapitre IV), ou bien par les plantes adventices présentes dans l'écosystème. Ces adventices des cultures et leur diversité ont d'ailleurs un rôle nutritif important pour le hamster (Tissier *et al.*, 2019b).

Les betteraves sucrières sont riches en glucides et en eau, et appréciées par les hamsters. Ce régime a permis aux hamsters de survivre à la période d'hibernation mais ils en sont sortis en mauvaise condition physique. De plus, la conservation des tubercules semble assez limitée et une partie conséquente, si ce n'est la totalité des stocks effectuée par les hamsters pourrait pourrir avant la fin de l'hibernation. Cela est d'autant plus vrai que nous avons observé que les hamsters transformaient la betterave en copeaux pour pouvoir la transporter et la stocker, engendrant sa péremption en quelques jours ou semaines à 10°C (à peine plus que la température dans un terrier de hamster, qui doit se situer aux alentours de 4 à 6°C en hiver). Ainsi nous ne pouvons pas conseiller la monoculture de betterave en tant que culture favorable pour le hamster. Cela est d'autant plus vrai que cette culture nécessite généralement l'utilisation de pesticides et notamment de néonicotinoïdes. Ces substances se retrouvent dans les organismes invertébrés comme vertébrés à des doses sublétales voir létales, et peuvent affecter le hamster en diminuant sa ressource alimentaire (invertébrés) voir potentiellement directement sa survie et sa reproduction (Humann-Guilleminot *et al.*, 2019; Humann-Guilleminot *et al.*, 2019).

Après la période d'hibernation, les hamsters du régime betterave ont été mis à un régime favorable pour ce rongeur, le régime blé-soja. La reproduction qui a suivi a été fructueuse et similaire à celle du blé-soja seul (éventuellement avec un plus haut taux de parturition et un plus bas taux de survie, mais non significatif vu les effectifs). A l'inverse, les trois régimes avec du tournesol n'ont pas ou peu été favorables pour la reproduction alors qu'ils avaient permis au hamster de sortir de l'hibernation avec une bonne condition corporelle. Nous ne pouvons pas conclure sur la présence ou l'intensité du lien entre qualité de l'hibernation et qualité de la reproduction, mais cela montre en tout cas que le régime est une composante primordiale du succès reproducteur. Même avec une hibernation de mauvaise qualité, un régime alimentaire adapté permet d'obtenir une reproduction réussie. Ainsi la qualité de la ressource alimentaire au printemps et la présence de sources de protéines suffisantes dans l'environnement seraient des facteurs clé pour la conservation des populations de hamsters.

4. Conclusion du chapitre

Nous avons pu mettre en évidence à travers ces trois études sur l'effet du régime alimentaire que certains régimes sont particulièrement favorables pour le hamster. Il s'agit notamment du régime blé-soja qui permet à la fois une bonne hibernation et une bonne reproduction. D'autres régimes ont donné des résultats moins bons mais tout de même intéressants, tels que les régimes maïs-tournesol, maïs-radis, maïs-pois et éventuellement pomme de terre-tournesol. Enfin, contrairement à nos prédictions, plusieurs associations de cultures testées n'ont pas permis une reproduction des hamsters dans les conditions de l'expérience. Il faut cependant garder à l'esprit que les conditions de l'étude étaient volontairement contraignantes. La supplémentation protéique était limitée à 1 ou 2 g de complément par jour en période de reproduction, et les hamsters n'avaient accès qu'à 1 ou 2 aliments différents. Nous savons que même le blé seul, avec une supplémentation protéique élevée (5g de lombrics par jour), permet une reproduction correcte (Mathilde L. Tissier *et al.*, 2017). La supplémentation protéique n'a probablement pas été suffisante pour savoir si les régimes n'ayant pas permis de reproduction sont plus intéressants que des régimes avec un seul des deux aliments. Cependant, sachant que les hamsters sont capables de sélectionner leur nourriture en fonction de leurs besoins, comme nous l'avons vu au chapitre I, il est très probable que les cultures associées soient au moins aussi favorables et qu'elles donnent la possibilité de combler certaines carences.

En outre, l'intérêt d'une diversité de cultures pour le hamster est attesté (voir chapitre I de cette thèse et les expérimentations en conditions semi-naturelles dans Tissier *et al.*, 2018). Nous montrons donc simplement ici que certaines associations de cultures sont plus bénéfiques pour le hamster que d'autres. **Nous pouvons ainsi particulièrement préconiser la mise en place de l'association blé-soja**. Les associations maïs-tournesol, maïs-radis, maïs-pois et pomme de terre-tournesol sont probablement intéressantes, et **toute association de culture peut être considérée comme plus favorable que la culture seule**. Il faut cependant garder à l'esprit que le domaine vital d'un hamster est limité, de l'ordre de quelques dizaines de mètres au tour du terrier pour une femelle en période de reproduction. Cette association de cultures, pour être favorable au hamster, doit donc se faire à petite échelle.

Les résultats obtenus avec le blé germé indiquent la nécessité de favoriser une diversité de plantes à différents stades dans l'écosystème. **Toutes les associations de cultures testées ayant permis un succès reproducteur comportaient au moins un aliment riche en protéine** (plus de 18% de la masse fraiche ; soja, tournesol, radis, pois). Bien que cela ne soit pas suffisant pour indiquer si un régime est favorable pour la reproduction, c'est un élément important dans des conditions où la ressource protéique est limitée. L'importance de la supplémentation protéique que nous avons mise en évidence montre que cette supplémentation est primordiale pour la reproduction du hamster. Ainsi, **seule la disponibilité d'une ressource alimentaire riche en protéine permettrait la reproduction du hamster. La faune présente dans son habitat a donc un rôle très important** puisque très peu de cultures permettent en elles-mêmes un apport protéique suffisant.

Chapitre III : Le Grand hamster et les mesures de conservation en milieux agricoles

Dispositifs de suivi des hamsters dans des parcelles aux pratiques améliorées. © OFB – ONCFS, Florian Kletty

1. Introduction au chapitre

Le modèle Agricole prédominant aujourd'hui menace la survie du hamster. La monoculture, la taille des parcelles et le manque de diversité dans l'habitat de ce rongeur impactent sa survie et sa reproduction, et donc la pérennité de ses populations (Mathilde L. Tissier et al., 2017; Mathilde L Tissier et al., 2016; Tissier et al., 2018). J'ai montré dans les deux chapitres précédents que le hamster peut s'alimenter à partir d'une grande diversité de nourritures et qu'il effectue une sélection alimentaire en fonction de ses besoins. J'ai aussi montré qu'il a en même temps besoin d'une grande diversité alimentaire dans son habitat, notamment pour pouvoir se reproduire. Cependant ces résultats ont été montrés en laboratoire (et en mésocosmes pour une partie) et il faut ensuite pouvoir les appliquer sur le terrain. Cela passe par la mise en place de différentes pratiques qui ont vocation à augmenter la diversité végétale et même animale dont peut bénéficier le hamster. Mais comment savoir si les mesures implémentées sont efficaces ? Connaître l'effet de ces mesures sur le hamster est nécessaire pour évaluer leur pertinence et leur efficacité, mais aussi pouvoir les améliorer pour qu'elles soient le plus adaptées possibles aux besoins du hamster. Il est donc nécessaire pour cela d'étudier les populations de ce rongeur dans son milieu naturel, et de mesurer divers paramètres qui peuvent être nécessaires pour évaluer l'impact de son environnement et des pratiques qui sont développées.

Permettre aux populations de hamsters de se maintenir et de retrouver leur place dans les milieux agricoles ne repose pas seulement sur une compréhension de la biologie de l'espèce et la mise en œuvre de pratiques agricoles à l'échelle de la parcelle, mais également d'avoir une vision et des actions globales, à l'échelle du territoire. Pour y arriver, quelles stratégies faut-il adopter ? Quelles sont les actions à mener ? Comment améliorer l'habitat du hamster et quels leviers activer ? Faut-il renforcer les populations relictuelles ou attendre d'avoir restauré un habitat favorable ? Et est-il vraiment utile de dépenser autant d'énergie et d'argent pour une espèce, d'autant plus qu'elle était considérée comme nuisible il y a encore peu de temps ?

Ce chapitre s'attèle à explorer ces différentes problématiques et apporter des réponses à ces questions au moyen de deux publications scientifiques. La première a été réalisée sur invitation de l'éditeur et est une revue des méthodes permettant le suivi d'espèces de petite faune sauvage et menacées telles que le Grand hamster. Elle évoque les moyens qui peuvent être déployés pour étudier divers paramètres en limitant l'impact pour les individus et les populations, ainsi que les limites qui peuvent exister. La seconde publication est une revue de la littérature et de la situation du hamster pour questionner les mesures de conservation qui sont mises en place, leur perception, leur utilité, les leviers et les limites qui peuvent exister.

2. Le Grand hamster comme exemple pour illustrer comment étudier des espèces menacées

A focus on the European hamster to illustrate how to monitor endangered species

Integrative Zoology 2019; 14: 65–74 doi:10.1111/1749-4877.12375

REVIEW

A focus on the European hamster to illustrate how to monitor endangered species

Florian KLETTY,[1] Mathilde TISSIER,[1,2] Charlotte KOURKGY,[2] Fabrice CAPBER,[3] Alexandre ZAHARIEV,[1] Nicolas CHATELAIN,[1] Julien COURTECUISSE,[1] Yvon LE MAHO[1] and Caroline HABOLD[1]

[1]University of Strasbourg, CNRS, IPHC, Strasbourg, France, [2]National Hunting and Wildlife Agency, ONCFS, Gerstheim, France and [3]Clinique Vétérinaire, Colmar, France

Abstract

Agriculture intensification, marked by the generalization of crop monoculture, by the increase in plot size and by the reduction of plant diversity, has led to huge decline in wildlife in European farmlands. In such habitat, research has long been biased towards birds and invertebrates, while very few studies have investigated the effect on small mammals. Considering the European hamster, *Cricetus cricetus*, we therefore review the different techniques that can be used to investigate the impact of environmental changes and conservation measures in small and endangered wild mammals. We suggest that only a multidisciplinary approach will allow exploration of these effects, combining experimental laboratory work on captive-bred animals with the monitoring of wild individuals. In particular, individual energy balance has to be investigated and measured as accurately as possible, through either biochemical or bio-logging techniques. It is, indeed, the most affected physiological trait in a changing environment, as it determines both the reproductive output and the survival of the individual. We also discuss the inconvenience of capture–release approaches for such an endangered species and emphasize the disturbance that experimental protocols could impose on the hamster.

Key words: conservation measures, data loggers, degree of invasiveness, energy balance, metabolism

INTRODUCTION

An alarming decrease in farmland biodiversity

The drive to squeeze ever more food from the land has sent Europe's farmland wildlife into a precipitous decline.

This alarming statement by Krebs *et al.* in *The Sec- ond Silent Spring?* (Krebs *et al.* 1999) summarizes the seriousness of the situation for European biodiversity in agricultural landscapes. Indeed, the decline of farm- land wildlife has been more severe and faster than in

Correspondence: Caroline Habold, Université de Strasbourg, CNRS, IPHC, UMR7178, F-Strasbourg, France.
Email: caroline.habold@iphc.cnrs.fr

© 2018 International Society of Zoological Sciences, Institute of Zoology/ Chinese Academy of Sciences and John Wiley & Sons Australia, Ltd

any other habitat in Europe (Stoate *et al.* 2001; Wilson *et al.* 2005). The main causes of this farmland wildlife decline are the recent and rapid changes in agricultural practices. Agriculture intensification results in homogenized and simplified landscapes, with greatly modified vegetation (*e.g.* due to crop density, vegetation architecture and diversity, and total mass of vegetation per unit of time). In addition, it is associated with the loss of non-cropped habitats, such as grassland, fallow lands, field margins, hedges, water-courses and trees (Stoate *et al.* 2001; Benton *et al.* 2003; Wilson *et al.* 2005). This modification of the vegetation has various consequenc- es for farmland wildlife: reduction of both the protective cover against predators and the feeding cover, and an overexposure to the extremes of the weather, which results in fitness reduction. This reduction may happen directly through an increased predation rate or through reduced reproductive success because of starvation or lower nutritional quality of food resources. The effect may also be indirect: for example, through the modification of the trade-off between the time allocated, respectively, to foraging, to vigilance against predators and to reproduction.

The European hamster as an umbrella species of farmland wildlife: Threats and conservation measures

We have recently highlighted that climate change and maize monoculture have played a combined role in inducing a reduction in wild hamsters' body mass at emergence by up to 21% since 1937 (Tissier *et al.* 2016). The species has also experienced a 74% decline in all its European range since the 1970s and a decrease of 94% in its French distribution area since 1972 (Reiners *et al.* 2014; O'Brien 2015; Surov *et al.* 2016). The hamster is an omnivorous species feeding on plants, invertebrates and smaller rodents, and, as such, is an valuable indica- tor of the quality of the ecosystem. It can be considered an "umbrella species," whose protection would protect many other species that share the same habitat. Many actions have, therefore, been taken in France (O'Brien 2015) to improve the habitat of this species, in combi- nation with the release of captive-bred animals to rein- force wild populations (Villemey *et al.* 2013).

To assess the efficiency of these measures for the hamster, monitoring of the populations is necessary to investigate individuals' fitness in response to predictable (seasonal) and unpredictable (anthropic) environmental changes. This article reviews the techniques that can be used to monitor hamsters' fitness in the field (*i.e.* the impact of changes in their energy balance on their survival and reproduction), taking into account that: (i) it is a small mammal; (ii) it hibernates; (iii) it spends most of its time underground; and (iv) its populations are declining.

ASSESSING THE IMPACT OF ENVIRONMENTAL CHANGES AND EFFICIENCY OF CONCRETE CONSERVATION MEASURES ON FARMLAND HAMSTERS

The importance of energy metabolism measurements

Energy metabolism is usually considered the most representative physiological trait of an animal lifestyle and of its impact on an ecosystem. This concept is based on the fundamental role of energy balance as a factor influencing both survival and reproduction, and on the assumption that each behavior, even trivial, will in return affect the energy balance (Calow & Townsend 1981). Classically, the energy metabolism of an animal is evaluated through measurements of parameters like its metabolic rate, energy expenditure, body composition, locomotor activity and time budget.

The extent to which environmental changes impact the European hamster's time and energy budget, and, ultimately, its survival and reproduction, can be directly surveyed in natural conditions through several techniques adapted to field monitoring.

Methods to evaluate the energy metabolism in the field

Indirect calorimetry

The metabolic rate of an animal can be recorded in the field using a small and portable indirect calorimetry system. Indirect calorimetry provides a real-time and direct measure of the energy expenditure of an animal and the ratio between CO_2 and O_2 exchanges (the respiratory quotient, $RQ = V_{CO2}/V_{O2}$), which reveals the participation of the different substrates to cover this ex- penditure (*i.e.* an RQ of 1 means pure carbohydrate metabolism, whereas an RQ of 0.71 means pure fat me- tabolism [Schmidt-Nielsen 1997]). However, in addition to the stress of capture, indirect calorimetry requires the

© 2018 International Society of Zoological Sciences, Institute of Zoology/ Chinese Academy of Sciences and John Wiley & Sons Australia, Ltd

confinement of an animal in a small chamber for several hours.

Stable isotopes

Methods based on stable isotopes enable measurement of the field metabolic rate (FMR), the body fuel utilization and changes in body composition of an animal (Speakman 2001; Butler *et al.* 2004). The FMR of free-ranging animals is measured through the doubly labeled water (DLW) technique, which uses water labeled with the heavy, non-radioactive forms of the elements deuterium and oxygen-18 (^{18}O). The method re- lies on the fact that deuterium is eliminated as water, whereas oxygen is lost from the body in water and ex- pired carbon dioxide. As ^{18}O is eliminated through 2ways, whereas deuterium is lost only in water, the slope of the disappearance rate line of ^{18}O is higher than that of deuterium and the difference between the 2 slopes indicates the amount of CO_2 produced. The field metabolic rate can then be estimated from this value (Lifson & McClintock 1966). In practice, the method requires the sampling of blood or urine in a same animal at 3 different time points: (i) before injection of DLW (to determine a background value corresponding to the body's natural content in stable isotopes); (ii) once isotopic distribution has reached an equilibrium in the body compartments (between 30 min and several hours, depending on an animal's body mass [Speakman 1997]); and (iii) generally 24-h later (to determine the average field metabolic rate over a 24-h period). It is currently the less invasive measure of free-leaving energy expendi- ture (Trabulsi & Schoeller 2001). Nonetheless, this re- quires trapping each individual at least twice and keep- ing them captive during the equilibration period, which can induce severe stress levels in wild animals.

Stable isotope analysis also enables the determination of total body composition and particularly fat-free mass (FFM). Deuterated water (^2H_2O) is administrated intraperitoneally to animals and after equilibrium (*i.e.* 1 h in hamsters, unpublished data), the deuterium concentration in the blood will reflect the total body water. FFM can then be calculated from total body water assuming a hydration factor of 73%. Fat mass (FM) is calculated as the difference between FFM and body mass. FFM measured using this technique shows a good correlation with body mass in European hamsters (Fig. 1).

In addition, stable isotopes offer the possibility to determine the diet composition of an animal through a comparison between the stable carbon and nitrogen ratios contained in hair and food samples (Roswag *et al.* 2018). Such information is of particular interest for investigating the possible correlation between food availability and the persistence or the decline of a population.

Heart rate measurements

Field metabolic rates can also be estimated through heart rate measurement according to the physiological relationship between heart rate and oxygen consumption (Bartholomew 1977). Heart rate is measured using biologging technologies (see below) that require an intraperitoneal implantation or the external attachment of a recording device. These technologies enable the acquisition of an individual metabolic rate over a long period and can simultaneously measure several other physiological parameters (*e.g.* body temperature and movement). A review study by Butler *et al.* (2004) compares DLW and heart rate methods for measuring metabol- ic rates in the field and indicates which technique is the

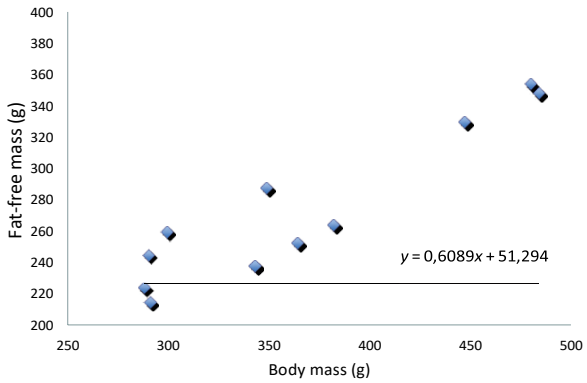


Figure 1 Correlation between fat-free mass (FFM) evaluated by $^2H\ O_2$ and body mass in European hamsters (Spearman correlation test: $P < 0.05$). FFM was estimated using the isotope dilution method on 11 European hamsters using ^2H_2O. A first blood sample (100 µL) was collected in non-heparinized capillaries and flame-sealed to obtain the basal level of ^2H_2O. Water containing ^2H_2O was then administrated by intraperitoneal injection (100 µL at a concentration in ^2H_2O of 0.15 g/kg of estimated total body water; *i.e.* 60% of body mass). Following administration of the isotopes, the animals were placed in cages for 1 h to allow complete equilibration of the isotopes throughout the fluid compartment. Then, a second blood sample (100 µL) was collected in non-heparinized capillaries and flame-sealed. Sealed capillaries were kept at +4°C until analysis. The ratio between the concentration of $^2H\ O_2$ injected initially and the concentration measured finally allowed the determination of the fluid compartment. Lean body mass is derived from total body water assuming a hydration coefficient of 73.2%.

© 2018 International Society of Zoological Sciences, Institute of Zoology/ Chinese Academy of Sciences and John Wiley & Sons Australia, Ltd

most appropriate according to the animal model and the scientific purpose.

Evaluation of individual response to environmental stress

Unpredictable environmental changes (*e.g.* crop harvest, ploughing, droughts and flooding) might result in major metabolic stress for an animal. These can be assessed by determining the level of stress hormones: for instance, glucocorticoids or metabolites in animals' blood, feces or saliva (Sheriff *et al.* 2011). The im- pact of metabolic stress on the survival or lifespan of free-ranging animals can be assessed by evaluating their rate of aging (Bize *et al.* 2009). This can be achieved by measuring the length of telomeres; that is, the repeated non-coding TTAGGG sequence at the end of vertebrate chromosomes. Indeed, in free-living animals, surviv- al rate and lifespan are associated with the longest telomeres and/or the shortest rate of telomere loss (Bize *et al.* 2009; Salomons *et al.* 2009; Heidinger *et al.* 2012). In mammals, non-invasive telomere measurement can be performed on DNA extracted from white blood cells or buccal swabs. Telomere erosion are indicators of individual quality and/or sensitivity to stress, in a sense that they are the sensors of a premature senescence of organism physiological functions. Furthermore, they may reflect the history of the internal trade-offs between growth, survival and reproduction to which individuals have been submitted. The inference is that "high quality" individuals have undergone less costly trade- offs and have then preserved longer telomeres than "low quality" individuals, resulting in a prolonged lifespan or reduced mortality.

Animal tracking

The use of biologging technologies (*i.e.* electronic tags or data loggers) is a new tool to study the ecophysi- ology and behaviors of free-ranging animals in their nat- ural environment.

Passive integrated transponders

Passive integrated transponder (PIT) tags or transponders (134 kHz Half-duplex 23 mm RFID transponder) implanted subcutaneously allow identification of hamsters using a radio frequency identification (RFID) antenna. The reading of the tag can either be done automatically (by placing antennas at burrow entrances or in the habitat of the hamster), which has the key advantage of avoiding the stress of recapture, or using an RFID hand reader once the individual has been captured. The procedure for PIT tag implantation is quick and requires no anesthesia. Hamsters captured in the field are simply maintained through a restraint bag (Fig. 2a).

When installed at a burrow entrance (Fig. 2b,c), the system allows to measure which individual inhabits this particular burrow and provides information on the hamster's activity budget (*e.g.* daily activity patterns, time spent outside the burrow and number of emergences).

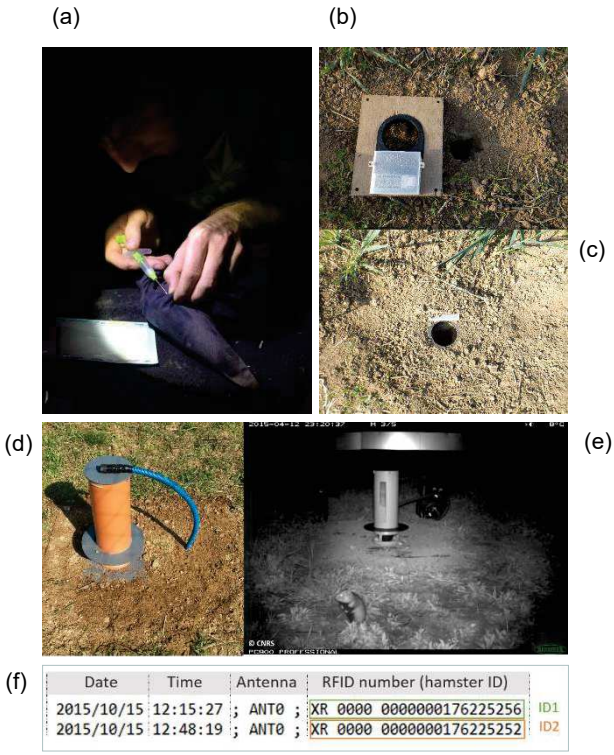


Figure 2 Radio frequency identification (RFID) for monitoring wild hamsters. (a) A wild hamster is maintained in a restraint bag and tagged with a passive integrated transponder. (b,c) Pictures of a hamster's burrow entrance equipped with RFID antennas (burrow loggers from NatureCounters). (d,e) Pictures of a feeder equipped to monitor hamsters tagged with a PIT. In (b) a feeder equipped with an RFID antenna (underground and connected to the feeder by the blue cable) is presented. In (c) a hamster passing by the feeder and the antenna is represent- ed; the picture has been obtained using a camera trap installed nearby the feeder. (f) Examples of RFID data, with the RFID number (providing the identity of the hamster), the time and the date at which it passed by a given antenna (here "ANT0"). In this table, information is given for 2 individuals, as can be seen by the end of the RFID number (ID1 ends with "256" and ID2 ends with "252").

© 2018 Interntional Society of Zoological Sciences, Institute of Zoology/ Chinese Academy of Sciences and John Wiley &

This system can also be placed at specific locations (*e.g.* a feeder as represented in Figure 2d and e) and used to investigate hamsters' activity and behavior. For instance, it can be used to assess the hour at which a hamster is passing by the antenna and/or the duration to cross a wildlife underpass (when placing multiplex antennas at the 2 sides of the underpass).

If used with camera traps and/or videos, an RFID setup allows tracking of hamsters accurately (*e.g.* to estimate their time budget outside the burrow) in order to describe hamsters' behavioral reactions, including social interactions, foraging and predation (see Fig. 2e for example). Indeed, the RFID system provides information on the date, the time and the identity of the individual (see Fig. 2f). When coupled with the information pro- vided by the camera trap (which also provides the hour and the date of the picture as can be seen on Fig. 2e), we obtain a diversity of information on the monitored ani- mal.

Manual radio tracking: Internal transmitters and collars

To assess the size of the home range, change of burrow and survival rates of common hamsters, individuals are equipped with transmitters that allow radio track- ing of them (Weinhold 2002). When a female's burrow is identified, a camera trap is installed in front of the entrance to check for the emergence of pups and to estimate the number of litters a female has during the reproduction season (Villemey *et al.* 2013). For instance, we were able, with radio tracking and camera traps, to follow some females during the whole active season in plots with different agricultural practices. We could identify their different burrow entrances, measure the number and size of litters they bred, and ascertain the survival rate of pups at weaning.

Mainly 2 types of loggers have been used so far to track common hamsters: intra-abdominal radio-trans- mitters (La Haye *et al.* 2010; Capber 2011; Villemey *et al.* 2013) and radio collars (Kayser *et al.* 2003). Both hold their share of inconveniences and advantages but have to fit with the species characteristics. First, it is as- sumed that the loggers should not exceed 3 to 5% of the body weight of the animal (Koehler *et al.* 1987). Hamsters' body masses are 259 ± 15 g for females and 384
± 15 g for males (Tissier *et al.* 2016). Both collars (Biotrack, UK, 4g [Kayser *et al.* 2003]) and internal transmitters (Microtes, NL, 6.5 g (Villemey *et al.* 2013) or ATS, USA, 5 g [Kourkgy, personal communication]) fit with these requirements (Fig. 3).

Second, the European hamsters live in burrows over 1- m deep, implying that the signal strength has to be strong enough to come across the ground surface. As collar frequencies are usually around 150 MHz, an ex- ternal whip antenna has to be added to allow transmission when a hamster is inside a burrow. An alternative would be to develop new collars emitting at 30 MHz, a frequency that allows signal transmission throughout the ground.

Given that hamsters are rodents, they tend to destroy antennas and collars. When this happens, the animal has to be recaptured and anesthetized a second time to allow the fitting of a new collar and to continue the survey. This can be an issue for lactating females, especially be- fore they wean their pups.

Implanted transmitters have the main advantages of: (i) not being destroyed by hamsters and (ii) not emit- ting at lower frequencies than radio collars, so that the signal can pass throughout the ground without addition- al antennas. However, for triangulation purposes, radio collars remain the best choice because of a better signal strength above ground that avoids field workers coming too close to the animal and impairing its behavior.

However, the use of implanted transmitters presents a major problem when monitoring an endangered species: it is invasive. Therefore, ethical guidelines must be closely followed for animal experiments and be approved by an ethical committee. The surgical procedure for implanting these transmitters has been well documented (Capber 2011). It requires approximately 10 min of anesthesia and the follow up has shown good tolerance in our experience. Collar fit is a quicker procedure (approximately 5 min) but requires very careful posi-

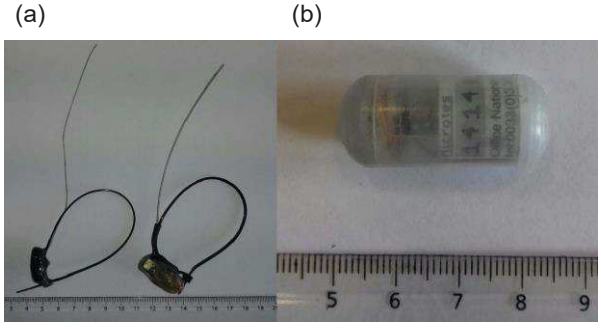


Figure 3 Manual radio tracking for wild hamsters' monitoring. (a) Collars (Biotrack, UK, 4 g) and (b) internal transmitters (Microtes, NL, 6.5 g)

© 2018 International Society of Zoological Sciences, Institute of Zoology/ Chinese Academy of Sciences and John Wiley & Sons Australia, Ltd

tioning to not block the cheek pouches if too tight or, the opposite, to be lost if too loose. Another advantage to implant transmitters is that they can measure other physiological parameters such as internal temperature (and thereby provide information on hibernation patterns or death of an individual). Indeed, the frequency of the signal is modified according to the body temperature: if the temperature decreases, the signal is less frequent, which indicates that the hamster is either hibernating or dead. Moreover, as implanted transmitters are inseparable from the animal, when they are found alone, there is no doubt that the animal is dead, while this is not the case for collars. Transmitters can also be equipped with data loggers that can store information about internal temperature. The breeding rate (*i.e.* number of births per female) has been reported in captive-reared females thanks to such valuable data (La Haye *et al.* 2016). A problem in long-term studies, however, is that transmitters must be changed at least once, because the batter- ies cannot last more than 1 year, which means that both a second capture and surgery are required.

To summarize, there is no perfect choice between collars or implants, but the aim of the survey should be discussed (*e.g.* in studies on mortality and land use by triangulation) before choosing the most adapted type of logger. Studies comparing the benefits of the use of collars or implants and, conversely, their potential impact on the behavior or survival rate of hamsters are still lacking.

The signal is caught with either a loop antenna (for 30 MHz transmitters) or a Yagi antenna (for 150 MHz collars). The distance for the reception of the signal is shorter with transmitters than the collars (around 60 m for internal transmitters [Kourkgy, pers. comm.]). Finding a lost animal can, therefore, take a lot of time and effort. We are investigating the use of drone technologies to facilitate the search. They also present a health issue, as fields are regularly treated and penetrating them with- out being informed of the products that have been used can have consequences for the operator. Drones may help identify the field in which hamsters are located and allow technicians to contact farmers before entering the field.

Technologies for wildlife tracking are continuously being improved and could offer many new possibilities for the future. For example, new animal tracking tags using satellite transmission have recently been developed for small species by the International Cooperation for Animal Research Using Space (ICARUS) (Curry 2018). These should be available in 2019, although they are yet not adapted for species living in burrows.

Data loggers

Some loggers allow storage of heart rate frequency and body temperature every second. Using these data, indirect but determinant parameters of FMR can be measured with sufficient accuracy to establish the energetic cost of a specific activity. Adding a tri-axial accelerometer allows quantification of the locomotor activity and the time budget (1 Hz resolution) of an individual. This system measures: (i) the static acceleration of an-

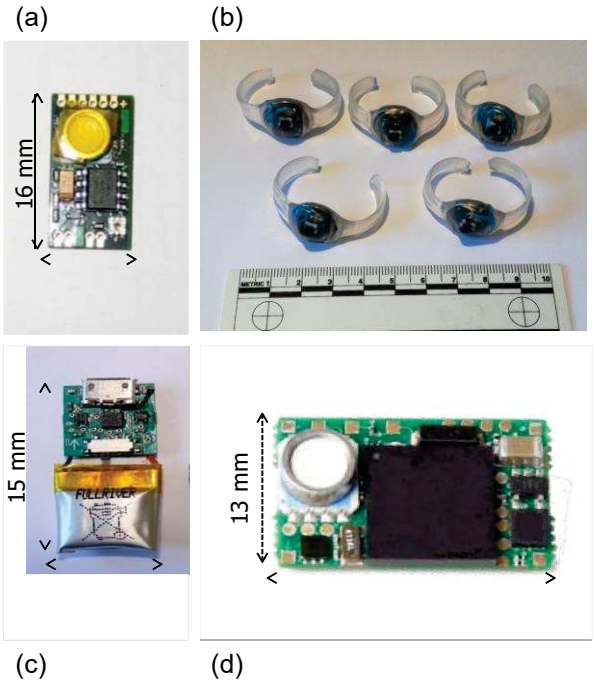


Figure 4 Data loggers for wild hamsters' monitoring. (a) Picture of the biologger LUL ("Logger Ultra Léger": Ultra Light Logger). While measuring temperature, light and pressure every minute, it provides a 1.5-year lifetime for a total weight (including batteries and casing) of just 2.0 g (IPHC, France). (b) Example of LUL casing customized to be pressure-resistant for deep diving use and externally attached to penguin's leg; the size and nature of batteries are adapted to the application and the temperature conditions (IPHC, France). (c) Picture of a 3-D accelerometer weighing 1.0g (Technosmart, Italy). (d) The bio-logger WACU is an accelerometer logger. It combines pressure, temperature and light measurements with 3-D acceleration recordings. Extremely low power consumption brings long lifetime/small and lightweight characteristics, while the 4 GB memory allows users to store a huge quantity of data (IPHC, France).

© 2018 Interntional Society of Zoological Sciences, Institute of Zoology/ Chinese Academy of Sciences and John Wiley &

imals (sensitive to gravitational acceleration and gives the angles of the posture of the animal in 3-D); and (ii) the dynamic acceleration, reflecting changes in locomotion speed. The raw data (sampled at 50 Hz on the three axis) can be averaged on a time scale of 1 s, or pooled together in the form of the vectorial norm of body acceleration (NDBA). The NDBA is a factor proportional to mechanical work, thus it can be used as a proxy for energy expenditure. Behavioral items can be determined from the shapes of the row signal or waves frequencies. An example of such a 3-D accelerometer weighing 1 g and measuring 15 mm high, so very small, is adapted to hamsters (Technosmart, Italy). Using such loggers for wild hamsters, however, requires also using a transmitter to recapture the device and collect the data.

External loggers (*e.g.* fixed on collars) weighing less than 1 g provide a measure of ambient parameters (temperature and light intensity), thus giving, in good conditions, the exact timing of burrow entrance and departure. An example of such a logger is the Ultra Light Logger (LUL) developed by the institute in Strasbourg, France (*i.e.* IPHC). The LUL measures 16 mm and weights 2 g, including the battery. It allows measurements of luminosity, pressure and temperature every minute over 2 years. One can imagine putting an LUL inside a hamster's burrow, another one on the hamster (fixed externally by a collar), and a final one outside the burrow to investigate hibernation and activity patterns through the monitoring of temperature (body, burrow and ambient) and luminosity.

A unique logger combining both an LUL and a 3-D accelerometer has been developed by the IPHC. This logger (called WACU) is characterized by an extreme- ly low power consumption. It provides long lifetime and light-weight characteristics, while the 4 GB memo- ry allows users to store a vast quantity of data. It allows measurements of luminosity, pressure and temperature every second over 2 years while recording accelerometry at a 10-Hz sampling frequency.

Laboratory experiments: A complementary approach

Some questions are sometimes difficult to answer in the field because many parameters confound the effect of agricultural practices (*e.g.* localization of the plot, farming practices, animal density and predation rate), especially with some of them changing all the time (*e.g.* temperature and rainfall). Thus, it can be sometimes easier and faster to perform experimentations in controlled conditions on captive-bred animals, if possible. This enables more mechanistic issues to be addressed (*e.g.* physiological responses to controlled diets). For the European hamster, this approach has allowed us to understand why maize is detrimental for hamsters. Indeed, we have shown in laboratory experiments that a maize-based diet leads to reproduction failure, due to vitamin B3 and tryptophan deficiencies (Tissier *et al.* 2017). Currently, we are assessing the effect of different crops naturally rich in vitamin B3 and/or tryptophan that would compensate for the deficiency found in maize, before sowing them in fields.

Advantages and inconveniences of animal MONITORING techniques

The methods to monitor free-ranging animals range from non-invasive to highly-invasive. Non-invasive techniques that have minimal impact include camera traps, burrow counts, feces, hair samples collection and environmental DNA. Environmental DNA monitoring in soil, sediment and water is interesting because it can provide detailed information about past and contemporary biodiversity (Thomsen & Willerslev 2015). Knowledge of previous changes in population size is import- ant to analyze the causes for decline and to take specific measures to protect a species. Feces analysis of wild hamsters using polymerase chain reaction assays can help diagnose bacteria that could negatively impact a wild declining population (Capber *et al.* 2017). Diseases are seldom considered in most conservation programs. However, if it is fundamental to monitor biodiversity before taking conservation actions, it is also crucial to know how healthy this biodiversity is. However, all these survey techniques do not provide the same level of information as the physiological monitoring of well-identified target individuals. Some studies can also be carried out under controlled conditions in captive-bred animals with safe monitoring of all individu- als.

Low invasive wildlife tracking techniques (*e.g.* blood sampling and buccal swab collection) offer the advantage of studies under natural (*i.e.* real) conditions but also present some disadvantages, mainly due to capture–release methods. First, the capture itself causes from mild to severe disturbance due to the elevation of stress hormones. An elevation in stress hormone levels can be measured (see above) but data needs to be interpreted cautiously because many factors might interact, such as the duration of captivity before sampling, the sampling speed and restraint duration. Elevated stress

© 2018 International Society of Zoological Sciences, Institute of Zoology/ Chinese Academy of Sciences and John Wiley & Sons Australia, Ltd

levels can modify behavioral and physiological responses of an individual, leading, for instance, to abortion in pregnant females or premature death. In addition, captivity in traps can not only cause injury as well deprive animals of food and water, but also impact dependent young or congeners in social species. It can also hamper reproduction, especially in seasonal species like the European hamster, which is only fertile over a short period and whose density is so low that mating opportunities become rare. Capture of wild animals should, therefore, be performed with extreme care to avoid reproductive failure and accidental death (Minteer *et al.* 2014), especially for declining species such as the European hamster. Finally, captivity can also impact non-target species such as common voles that are frequently found in European hamsters' traps.

The degree of invasiveness of the investigation differs according to the methods that are used. It can go from low (*e.g.* weighing and RFID tagging) to moderate (*e.g.* blood sampling) to highly invasive methods (*e.g.* operating on animals to implant data loggers). The capture is generally considered as having the lowest degree of invasiveness. However, the stress may increase if the same individual is caught repeatedly, although it can be the reverse (*e.g.* when an animal is repeatedly attracted by the food in a trap). The implantation of data loggers requires anesthesia, which causes disturbances to homeostasis (*e.g.* changes in body temperature). Healing after surgery should be accomplished in captivity, however, the animals have to be released rapidly to minimize stress. In spite of this, field observations show that healing is quite quick and operation scars are rapidly invisible. Finally, the proper functioning of the device cannot be further checked after implantation and the device must sometimes be removed (to change the battery and/or collect data) under a new anesthesia.

CONCLUSIONS AND PERSPECTIVES

As shown for the European hamster, many techniques allow the measurement of the different parameters of energy balance in free-ranging animals. These bring new insights to the current knowledge of the time and energy budget of a species, and also help to characterize the incompatibilities between the physiological and ecological constraints faced by this species, and the pattern of environmental changes due to human activity.

The impact of environmental changes on the energy balance and its consequences for survival and reproduction can be monitored in the field and further investigated in captivity. Such studies are vital for the sustainment of animal populations, as in the case of the Europe- an hamster, because they provide objective knowledge that can be translated into concrete management proposals (improving the habitat and reconnecting populations). That was the main goal of the European Life AL- ISTER program carried out in France in 2013–2019. First, the monitoring of wild European hamsters result- ed in the alarming report that the species was disappearing because of the degradation of its habitat: with monotonous agricultural landscapes without any protective and nutritional cover most part of the year, and habitat fragmentation due to road infrastructure. Using laboratory approaches, we investigated the reasons for this decline (*e.g.* why maize monoculture was inappropriate for hamsters' reproduction and survival) and found alternative crops that ensure good reproductive success for hamsters. With these crops being currently established in the field by farmers, the monitoring of hamster populations will enable the evaluation of the interest of these crops for the species and, accordingly, for farmland biodiversity as a whole.

REFERENCES

Bartholomew GA (1977). Energy metabolism. In: Gordon MS, ed. *Animal Physiology: Principles and Adaptations*. Macmillan, New York, pp. 57–110.

Benton TG, Vickery JA, Wilson JD (2003). Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* **18**, 182–8.

Bize P, Criscuolo F, Metcalfe NB, Nasir L, Monaghan P (2009). Telomere dynamics rather than age predict life expectancy in the wild. *Proceedings of the Royal Society of London B* **276**, 1679–83.

Butler PJ, Green JA, Boyd IL, Speakman JR (2004). Measuring metabolic rate in the field: The pros and cons of the doubly labeled water and heart rate methods. *Functional Ecology* **18**, 168–83.

Calow P, Townsend C (1981). Energetics, ecology and evolution. In: Townsend CR, Calow P, eds. *Physiological Ecology. An Evolutionary Approach to Resource Use*. Sinauer Associates, Massachusetts, pp. 245–70.

Capber F (2011). Intra-peritoneal radio-transmitters implants in European hamsters (*Cricetus cricetus*). In: *Proceedings of the 18th Meeting of the International Hamster Workgroup*, Strasbourg, France, pp. 28–32.

Capber F, Eidenschenck J, Manson C, Ferry C, Habold

© 2018 Interntional Society of Zoological Sciences, Institute of Zoology/ Chinese Academy of Sciences and John Wiley &

C (2017). *Lawsonia intracellularis* in European Hamsters (*Cricetus cricetus*) in France. In: *Proceedings of the 24th Meeting of the International Hamster Workgroup*, KMK Scientific Press, Uglich, Russia, pp. 23–6.

Curry A (2018). The internet of animals that could help to save vanishing wildlife. *Nature* **562**, 322.

Heidinger BJ, Blount JD, Boner W, Griffiths K, Metcalfe NB, Monaghan P (2012). Telomere length in early life predicts lifespan. *PNAS* **109**, 1743–8.

Kayser A, Weinhold U, Stubbe M (2003). Mortality factors of the common hamster *Cricetus cricetus* at two sites in Germany. *Acta Theriologica* **48**, 47–57.

Koehler DK, Reynolds TD, Anderson SH (1987). Radio-transmitter implants in 4 species of small mammals. *Journal of Wildlife Management* **51**, 105–8.

Krebs JR, Wilson JD, Bradbury RB, Siriwardena GM (1999). The second Silent Spring? *Nature* **400**, 611–2.

La Haye M, Müskens G, Van Kats R, Kuiters A, Siepel H (2010). Agri-environmental schemes for the Common hamster (*Cricetus cricetus*). Why is the Dutch project successful? *Aspects of Applied Biology* **100**, 117–24.

La Haye M, De Boer M, Martens B *et al.* (2016). Temperature and activity rhythms in European hamsters as an indicator of seasonal state, pregnancy, parturi- tion and lactation: a new field method. In: *Proceed- ings of the 23rd Meeting of the International Hamster Workgroup*, 24.

Lifson N, McClintock R (1966). Theory of use of the turnover rates of body water for measuring energy and material balance. *Journal of Theoretical Biology* **12**, 46–74.

Minteer BA, Collins JP, Love KE, Puschendorf R (2014). Avoiding (Re)extinction. *Science* **344**, 260–1.

O'Brien, J (2015). Saving the common hamster (*Cricetus cricetus*) from extinction in Alsace (France): potential flagship conservation or an exercise in futility? *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* **26**. 89– 94.

Reiners, TE, Eidenschenk, J, Neumann, K, Nowak, C (2014). Preservation of genetic diversity in a wild and captive population of a rapidly declining mam- mal, the common hamster of the French Alsace re- gion. *Mammalian Biology* **79**, 240–6.

Roswag A, Becker NI, Millesi E, Otto MS, Ruoss S, Sander M, Siutz C, Weinhold U, and Encarnação JA (2018). Stable isotope analysis as a minimal-invasive method for dietary studies on the highly endangered Common hamster (*Cricetus cricetus*). *Mammalia*, 82, 600–6.

Salomons HM, Mulder GA, Van de Zande L, Haussmann MF, Linskens MHK, Verhulst S (2009). Telomere shortening and survival in free-living corvids. *Proceedings of the Royal Society of London B* **276**, 3157–65.

Schmidt-Nielsen K (1997). *Animal Physiology*, 5th edn. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Sheriff MJ, Dantzer B, Delehanty B, Palme R, Boonstra R (2011). Measuring stress in wildlife: techniques for quantifying glucocorticoids. *Oecologia* **166**, 869–87.

Speakman JR (1997). *Doubly Labelled Water: Theory and Practice*. Chapman & Hall, London, UK.

Speakman JR (2001). *Body Composition Analysis of Animals: A Handbook of Non-Destructive Methods*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Stoate C, Boatman ND, Borralho RJ, Carvalho CR, de Snoo GR, Eden P (2001). Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* **63**, 337–65.

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*. *Endangered Species Research* **31**, 119–45.

Thomsen PF, Willerslev E (2015). Environmental DNA – An emerging tool in conservation for monitoring past and present biodiversity. *Biological Conserva- tion* **183**, 4–18.

Tissier ML, Handrich Y, Dallongeville O, Robin JP, Habold C (2017). Diets derived from maize monoculture cause maternal infanticides in the endangered European hamster due to a vitamin B3 deficiency. *Proceedings of the Royal Society of London B* **284**, 20162168.

Tissier ML, Handrich Y, Robin JP *et al.* (2016). How maize monoculture and increasing winter rainfall have brought the hibernating European hamster to the verge of extinction. *Scientific Reports* **6**, 25531.

Trabulsi J, Schoeller DA (2001). Evaluation of dietary assessment instruments against doubly labeled wa- ter, a biomarker of habitual energy intake. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism* **281**, 891–9.

Villemey A, Besnard A, Grandadam J, Eidenschenck J (2013). Testing restocking methods for an endan-

© 2018 International Society of Zoological Sciences, Institute of Zoology/ Chinese Academy of Sciences and John Wiley & Sons Australia, Ltd

gered species: effects of predator exclusion and vegetation cover on common hamster (*Cricetus cricetus*) survival and reproduction. *Biological conservation* **158**, 147–54.

Weinhold U (2002). Spatial organisation of *Cricetus cricetus* and its importance for conservation measures. In: Publicaties van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Reeks XLIII, Aflevering 1. *Protection of the Common hamster Cricetus cricetus L, 1758, pp. 18–20.*

Wilson JD, Whittingham MJ, Bradbury RB (2005). The management of crop structure: A general approach to reversing the impacts of agricultural intensification on birds? *Ibis* **147**, 453–63.

Cite this article as:

Kletty F, Tissier M, Kourkgy C *et al.* (2019). A focus on the European hamster to illustrate how to monitor endan- gered species. *Integrative Zoology* **14**, 65–74.

© 2018 Interntional Society of Zoological Sciences, Institute of Zoology/ Chinese Academy of Sciences and John Wiley &

3. Toutes les mesures de conservation des espèces menacées sont-elles légitimes ? Pistes de réflexion avec le Grand hamster

Are all conservation measures for endangered species legitimate? Lines of thinking with the European hamster

© 2018 International Society of Zoological Sciences, Institute of Zoology/
Chinese Academy of Sciences and John Wiley & Sons Australia, Ltd

frontiers in Ecology and Evolution

REVIEW
published: 14 December 2020doi: 10.3389/fevo.2020.536937

Are All Conservation Measures for Endangered Species Legitimate? Lines of Thinking With the European Hamster

Florian Kletty[1*†], *Marie Pelé*[2†], *Fabrice Capber*[3] *and Caroline Habold*[1]

[1] *Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, Strasbourg, France,* [2] *ETHICS EA 7446, Lille Catholic University, Lille, Hauts-de-France, France,* [3] *Clinique Vétérinaire, Colmar, France*

When dealing with the protection of an endangered species, it appears more and more important to address the ethical limits and the societal perception of the implemented conservation measures. This will be illustrated here through the example of conservation programs of the European hamster (*Cricetus cricetus*) in France. The main threats for this critically endangered rodent are the impoverishment and fragmentation of its habitat due to recent changes in agricultural practices and urbanization. Thus, the status of this species changed from harmful to endangered in only a few decades. This must lead to acceptance of the species by citizens and especially farmers paid to destroy this species until the 1990s while nowadays to protect it. To stem the decline, several measures have been taken through the last 20 years including population reinforcement, wild animal tracking, and implementation of suitable habitats. One can, therefore, discuss the efficiency of these measures and their integration in the entire socio-ecosystem. Population reinforcement and the questions that can arise from it will first be addressed. Secondly, *in situ* animal monitoring and implications of the methods used will be discussed. Third, we will deal with agricultural practices favorable to thespecies. Finally, we will highlight the links between European hamster conservation measures and wider problematics.

Keywords: population reinforcement, animal monitoring, agriculture, conservation measures, animal ethics, environmental ethics, *Cricetus cricetus*

OPEN ACCESS

Edited by:Emily Patterson-Kane, Independent Researcher, Rolling Meadows, IL, United States

Reviewed by:Tobias Erik Reiners, Senckenberg Nature Research Society, GermanyNatalia Maslova, Severtsov Institute of Ecology and Evolution (RAS), Russia

**Correspondence: Florian Klettyflorian.kletty@iphc.cnrs.fr*

†These authors contributed equally to this work and share first authorship

Specialty section: This article was submitted to Conservation and Restoration Ecology,a section of the journal Frontiers in Ecology and Evolution

Received: 27 May 2020
Accepted: 15 October 2020
Published: 14 December 2020

Citation: Kletty F, Pelé M, Capber F and Habold C (2020) Are All Conservation Measures for Endangered Species Legitimate? Lines of Thinking With the European Hamster.Front. Ecol. Evol. 8:536937. doi: 10.3389/fevo.2020.536937

INTRODUCTION

Conservation Measures for Animal Populations' Protection

Human beings currently impose a very strong selection pressure on organisms, forcing them to adapt, move away, or die. The impact of our species on the environment is particularly visible among other things by the creation of urban areas (Alberti et al., 2017), the fragmentation of the territory (Cheptou et al., 2017), the increase in global temperatures (Beaumont et al., 2011),the introduction of pathogens (Rogalski et al., 2017), or the loss of native biodiversity by the introduction of invasive species (Colautti et al., 2017). Thus, *Homo sapiens* become the main evolutionary force at the global level (Palumbi, 2001; Hendry et al., 2017). We have entered the sixthmass extinction crisis with a higher rate ever compared to earlier mass extinctions. The accelerationof the disappearance of fauna and flora caused by human activities is an assertion often used to alert

people. Then, every informed person agrees that protecting biodiversity in all forms is a priority, just like reducing global warming.

Protecting the habitat of species, in particular by reducingthe threats that affect it, is a first so-called *in situ* conservation measure. It aims at maintaining populations in the environment where the distinctive characteristics of the species have developed and in which they can continue to evolve with their prey or food resources, predators and parasites. In addition, by reinforcing populations in their environment, conservation measures appear to allow a long-term success. Their importance was underlinedin international conventions and legislation (e.g., Convention on Biological Diversity, Rio Earth Summit of 1992).

However, in theory as in practice, whether natural or encouraged by humans, the restoration of biodiversity is not always self-evident. Indeed, when considering the animals and the ethics devoted to it, two concepts emerge. *Animal ethics* itself considers the animal as an individual and will then referto the study of the moral responsibility of humans regarding animals taken as beings. It therefore poses "the classic questions of human duties toward animals, possible animal rights, and more generally, moral judgements to be made on our current treatment of animals" (Vilmer, 2008). Next comes *environmental ethics* which considers animal species as a whole, as building blocks of the ecosystems in which they live (Vilmer, 2008). These two ethics devoted to animals are different and are often brought to clash. Indeed, in a lot of situations, the interests of theindividual appear to be opposed to the interests of the collective (e.g., population, species or ecosystem), since the protection of habitat may be the cause of deleterious actions on individuals.A perfect example is the plan of the Australian government to kill about 2 million feral cats by 2020 to preserve the native Australian fauna from a high level of predation due to felines. On the other hand, we cannot minimize the suffering of these cats that are shot, poisoned, or trapped. The case of Australiais extreme, but protecting biodiversity often leads to conflictsof interest between different social groups or ecosystem users.In France, a striking example of such conflicts is the return ofthe gray wolf (*Canis lupus*) from Italy, which has become a real "sensitive case" in the light of a very strong public opinion on this issue. Indeed, the French gray wolf case is a natural recoveryand was not the subject of any reintroduction or population support plan. From an ecological point of view, a return to equilibrium is possible, but some believe that the wolf has notits place any longer because of its role of top-level predator and,thus, possible human competitor. Some lobbies do not hesitate toblame the carnivores for livestock slaughters leading to the rise of authorized shoots to 19% of the population of wolves in 2020.

Another example of ethics disagreement—and purpose ofthis paper—is the captive breeding of endangered species for the preservation of biodiversity. In Alsace (Northeast of France), several programs have been launched to preserve, reinforce, or reintroduce animal emblematic species [white stork (*Ciconia ciconia*), Eurasian lynx (*Lynx lynx*), Western capercaillie (*Tetrao urogallus*), European otter (*Lutra lutra*)] ofthe region including the European hamster (*Cricetus cricetus*). Its case perfectly illustrates the gradient of consideration that humans can apply toward animals, from animal ethics to environmental ones. On one hand, the conservation plan aimsat obtaining the recovery of the wild populations, thanks tothe release of hundreds of individuals bred in captivity—suchaction irrefutably affects the individuals—and the improvementof their living conditions by the establishment of "hamster- friendly" cultures. On the other hand, these actions need to be sustainable by implementing practices that can reconcile notonly environmental but also economic interests. However, the stakeholders here are numerous (scientists, NGOs, policymakers, farmers, citizens) and accession is not always easy. Thus, the ethical or environmental concerns of some may come up against others' view of the world that differed from the one they would have wished to promote more locally, notably within rural areas.

Through the European hamster case, we will here question different points to determine whether all conservation measures for endangered species are legitimate. At first, we will address population reinforcement and the questions that can arise fromit. Secondly, *in situ* animal monitoring and implication of the methods used will be discussed. Third, we will deal with favorable agricultural practices that can be developed and the elements that can slow them. Finally, we will expose the interconnectionsof conservation measures for endangered species with other problematics and the benefits we can expect from them.

The European Hamster Case: From Agricultural Pest to Flagship Species of Alsatian Biodiversity

The European or common hamster is a small hibernating rodent found from Russia to the East of France, and more precisely in Alsace. European hamsters live in burrows dug in agricultural fields. It is a solitary species that only shows social interactions for the reproduction period from April to August. At the end of the summer, European hamsters prepare their next hibernation period—from October to April—hoarding food in their burrows. Since the 1990 Bern Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats, the European hamsteris a strictly protected species (Annex II of Bern Convention). Thecommon hamster was also included in the Annex IV of HabitatsDirective (92/43/EEC) in 1993. Listed as Least Concern at theglobal level in the IUCN red list of Threatened Species, Europeanscientists urgently requested its reclassification as Vulnerablespecies for many years (24th International Hamster Workgroupmeeting; Surov et al., 2016). It is only in 2020 that the commonhamster obtained the status of Endangered Species (Banaszeket al., 2020). Indeed, its range has declined in almost all areas itwas present during the last century, especially in Western Europebut also more recently in Central and Eastern Europe (Stubbe and Stubbe, 1998; Surov et al., 2016). This is for example the case in Poland and the Czech Republic where populations have already significantly decreased (Ziomek and Banaszek, 2007; Tkadlecet al., 2012). The common hamster has already disappeared or regressed in many provinces of Eastern Europe and Russia whereit was present, and if the evolution of populations continues inthe same way, more than 70% of the population could disappearin these provinces (see Surov et al., 2016). In the western part,

for example in the territory regrouping Belgium, the Netherlands and the German land of North Rhine-Westphalia, the hamster has declined by more than 99% in recent decades (La Haye et al., 2012). Agricultural practices, habitat fragmentation, fur trapping but also the impact of climate change and urban pollutions on the rate of reproduction of females have been identified as possible causes of such decline, even if the mechanisms are still difficult to identify for some (Stubbe and Stubbe, 1998; Monecke, 2014; Surov et al., 2016).

In France, the common hamster is only present in Alsace where hamsters' trapping and killing were common until the 1990s. Since one individual can hoard up to more than 10 kilograms of food in its burrow for hibernation (Nechay et al.,1977) and with the explosion of population documented during the twentieth century, one may understand that the European hamster was considered as an agricultural pest causing crop damage. At this time, farmers' children even earned pocket money for hamsters' fur. But during the 1970s, the habitat of the European hamster in Alsace began to change: agricultural practices evolved to single-crop farming, small villages expanded their urbanization plans, and more and more road infrastructuresappeared dividing the landscape. All of these factors converged to disastrous consequences on hamsters' populations in Alsace. The common hamster has disappeared from the vast majority of its historical Alsatian range and is now only present in18 municipalities compared to the 329 municipalities in 1972 (**Figure 1**).

Moreover, the plans of protection (breeding program and two National Action Plans) implemented in France at the beginning of the 2000s were considered as not sufficient by the European Union Court of Justice (EUCJ) which condemned France in 2011 for the non-respect of Habitats Directive (Case C-383/09). Indeed, as a Directive State Member, France has the obligation to take all the measures necessary to establish a system of strict protection in their natural range of the animal species listed in this annex (O'Brien, 2015). Then, from the most hated animal in Alsace, the European hamster became the most protected one by international (Bern Convention), European (Habitats Directive) and national legislations in only a few decades. The European hamster was and is still the target of National Action Plans (NAP): a total of four NAPs cumulating 21 years of actionsof conservation from 2000 to 2028 (**Figure 1**). Moreover, the status reversal of the common hamster has been so radical that feelings of human populations living with the hamster (farmers and citizens) were hatched, leading the European hamster to become without any doubt the most controversial species in Alsace (Losinger et al., 2006; Méchin, 2007, 2011, 2013).

Alsace is one of the most agricultural regions of Francecounting 40% of exploited lands (Agreste, 2020). The maize culture is one of the most important, not only for alimentationor seeds but also for biofuel or bioplastic (Méchin, 2011). Yet,it has been shown that maize as monoculture negatively impacts the survival of European hamsters not only by a lack of protectivecover part of the year but also the behavior of mothers who killed their pups at parturition because of a lack of vitamin B3 and essential amino acids (Tissier et al., 2016a, 2017). Then, farmerswere and are still the most impacted by conservation plans for the European hamster. However, the top-down policy-making process did not facilitate the relations between the different local actors since the animal as its protection was mostly felt as being imposed by others' decisions (politics and scientists) instead of being fully appropriated by farmers (Losinger et al., 2006; Méchin, 2013). Of course, the appearance of such group-conflicts and reactance processes are well-known to challenge the success of conservation plans (Lüchtrath and Schraml, 2015). On a largerscale, with larger mammals such as the European otter or the Eurasian lynx in France, the limiting factor appears to be only anthropic (Laurent, 2014). In these examples, fishers and hunters,respectively, do not accept the presence of those whom they regard as their direct competitors; stakeholders as well. This led toa major ethical issue: shall we favor humans or animals? Why is itso difficult to favor both? And more importantly, how do we evenget to the question of our legitimacy to choose between both?

When considering the protection of a species and more generally biodiversity, two approaches are possible. The first consists in the establishment of protected areas in which human activities are strongly regulated or prohibited, leading to land- use conflicts. There is no doubt that in any case, it will require permanent protection of animals and their habitat. A second approach involves integrating the protection of biodiversity and ecosystems into human socio-economic activities. Both strategieshave been applied in the case of the European hamster.

Studies and surveys of hamsters' populations have been carried out in several European countries including Germany, Poland, Czech Republic, Netherlands, Belgium, Austria, andFrance. The decrease of most of the populations led to thesetting of protected areas. For example, in 2002, protected areas have been created in the Netherlands to reintroducea hamster population in a favorable habitat (Müskens et al., 2005; La Haye et al., 2010). Such conservation plans (habitat protection and restocking measures) have also been carried outin Belgium (Verbeylen et al., 2007; Verbist, 2007), in Poland where wild animals from Czech Republic have been releasedas genetic support for the Polish population of Jaworzno (NAP 2019–2028), as well as in Germany (please see Weinhold, 2009 for an inventory of measures for each Federal states). In Alsace, population reinforcements of European hamsters are carried out since 2000 in three priority restocking areas with animals comingfrom breeding facilities. Releases performed in these areas lead togood results and hamster population grew the first years, but afterthis time hamster population decreased again and remained still low. The reasons for this partial failure seem to be an attraction of predators since hamsters were concentrated in a small area butwere absent elsewhere (Villemey et al., 2013). Thus, these areas appeared for some as sanctuaries allowing protection managers to conduct their actions but also allowing the out-of-area farmersto be not concerned by the hamsters' protection following the Not-In-My-BackYard (NIMBY) principle (Méchin, 2011).

A second and more hand-in-hand—or at least holistic— strategy has been developed in France in 2013 with the beginningof the European granted LIFE+ Alister project. Until its end in 2019, different actors such as farmers, scientists, NGOs, and policymakers operated together not only to conduct discussions with hamster opponents, to breed and release individuals,

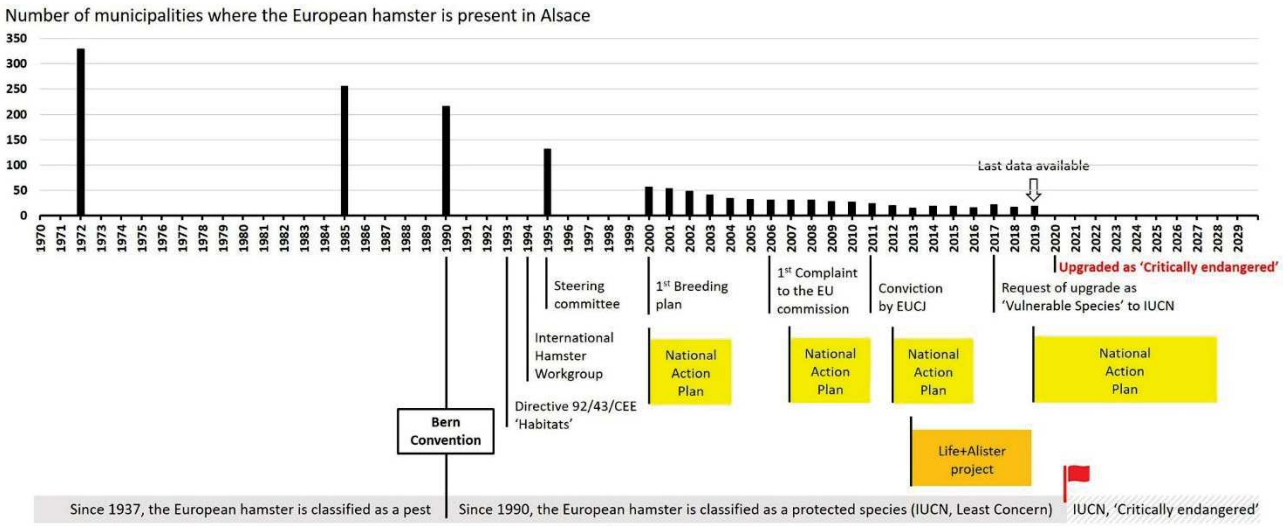


FIGURE 1 | Hamster conservation in Alsace: from the evolution of its presence to conservation plans between 1970 and 2028. Bars represent the number of municipalities where the European hamster is present in Alsace (France). The lower part of the figure represents the timeline of principal events concerning conservation measures and decisions for the species.

to study the ecological needs and biology of the species, but also to investigate the social dimension of the ongoinghamster conservation plan and improve the popularity of the species. A similar strategy was established in Germany with the Feldhamsterland program led by the NGO Deutsche Wildtier Stiftung which aims at targeting the best measures to protect the German hamsters' populations in collaboration with farmers and citizens.

In Alsace, at the beginning of the LIFE+ Alister project,an important step was to identify negative and positive trends considering the public opinion concerning *Cricetus cricetus* andits protection plan. Indeed, even if the term "pest" has been banned from the French legal vocabulary—and has been replacedby the classification "susceptible to cause significant damages (…)" —it is still a common word used by citizens to qualify the European hamster. Micoud (1993) already asked the question "How to get rid of so-called pests?." A first process proposed by the author is the animal's rehabilitation, meaning that its social representation must change positively. This step was and is still not easy considering the European hamster history in Alsace.

A first study focused on the image of the European hamsterin articles of regional newspapers and websites (ACTeon, 2013). When concerning the European hamster, 52% of thearticles showed positive arguments considering its protection, whereas 37% appeared more negative about the rodent and11% were neutral considering land and territory use mostly. People entailed in the protection of the European hamster also did not demonstrate the same level of perception. Whilethe agents of its conservation kept the distance and stayed neutral, the European hamster was considered as a disaster for politics and as a victim for the NGOs representatives (ACTeon, 2013). Still today, the European hamster is the figurehead of actions carried out by environmental NGOs or the totem of the eco-friendly "tribe" as Méchin (2011) pointed it out. In 2014, a second study using questionnaires and interviews focused more on Alsatians' perception and knowledge about the European hamster (ACTeon, 2015). Results showed that a large majorityof the population questioned (90%, 700 persons) knew about the European hamster's critical situation, but only one person on five was aware of the different protective action plans. More interestingly and in detail, elder people knew the European hamster (96% of the more than 60 yo) but not its critical situation, conversely to the youngest people who knew the animal less (66% of 18 – 30 yo) but its situation better (ACTeon, 2015). Benefiting from this knowledge, LIFE+ Alister project partners conducted actions of communication toward civilians living closeto the European hamster, notably targeting young public such as children. Regrettably, at the end of the program, the social imageof the European hamster did not evolve so much, but one may protest that 3 or 4 years is too short to measure the impact of the conducted actions at such big scale (ACTeon, 2019).

POPULATION REINFORCEMENT

When the conservation status of a species becomes very bad somewhere or if populations are quickly decreasing, it can be necessary to reinforce them to avoid local extinction of the species. The reinforcement can occur in the residual area where individuals still survive, to increase their probability to subsist across time. It can also be done in the area between two sub-populations to maintain the connectivity between them and to increase the area of the presence of the species.

When talking about species conservation and especially with population reinforcements, genetic considerations have to betaken into account. Genetic diversity in populations has to be

preserved to keep at a high level the fitness of the endangered species. For instance, it has been demonstrated that the habitat fragmentation of a small rodent-like the European hamsterscan lead to low diversity in the population and threaten the species locally (Reiners et al., 2011). If genetic diversity decreasestoo much, it can be necessary to introduce animals from other phylogeographic groups to improve the survival chances of the population (Melosik et al., 2017). But to be successful, there are other several prerequisites for population reinforcements to fulfill. We will examine these prerequisites in the next section and expose what has been done for the European hamster andthe results that were obtained.

Pre-releasing Requisites

The main goal of all wildlife release programs is to put back into their natural habitat animals that will be able to survive in suitable conditions with long-term resources and a minimum of disturbances. To achieve this goal, two pre-requisites appear of major importance: animals "ready" to be released and suitable habitats. But before even thinking of releasing animals, we should give regard to the ethical question: are captive animals really able to return to the wild and thrive? Of course, we are not talking here about animals that spend their all lives in captivity in zoos or circus, but about animals that are specially bredto be freed, not or little used by humans. Even bred duringa short period, animals can become more or less habituatedto humans despite the efforts taken to avoid such a situation. Then, it might be important to consider (1) to only release individuals that are not habituated—or at least less habituated—or (2) to disaccustom individuals before the release. The first strategy seems adequate when considering young individuals shortly after weaning, mimicking a natural dispersion from their native burrow. For its part, the second strategy involves multiple stages. The animals can be released into temporary enclosures with vegetation to hide and with some additional food or preys to hunt. Another advantage is that the fences protect them against natural predators or disturbance. Ideally, these enclosures should be installed in natural reserves or at least in protected and controlled areas. Thus, the animals will have time to gradually get used to their new life. Some may even breed in the enclosures and produce wild offspring never handled by humans that can be released on other plots afterwards. Depending on the species, this step will take more or less time. In larger mammals, especially social animals, this step is essential to create groups. Solitary animals can spend a shorter time in the pre-release enclosure. In the case of the European hamster, releases were done in fields with unharvested wheat and surrounded by electrical fences, to provide food and limit predation during the first weeks of their free life. Unfortunately, sometimes these enclosures can become deadly traps if predators find their way in (Villemey et al., 2013). Furthermore, all species cannot be released the same way. If we talk about mammals, it might seem easier to free thousands of rodents with high reproduction rates than a few large mammals whose reproduction rates are lower. At the individual level, most rodents will certainly not survive very long, but the species as a whole will probably make it out, whereas the large mammals will be more successful in the short term but with an uncertain future, mainly due to human pressure (notably illegal hunting). In the case of the French European hamster, it is clear that one mayask why such a rather prolific species (1–3 gestations a year of 3 – 12 young) remains endangered after 20 years of conservationmeasures and more than 3000 individuals released.

The answer to this question leads us to the second pre- requisite: the suitability of the habitat. Finding a natural environment suitable for released animals appears to be areal challenge nowadays in a continuously human-disturbed world. Living in crops, European hamsters' survival is clearly linked to agricultural management, notably the presence of vegetation cover to protect them against predators and provide food resources. This is only possible if farmers modify their agricultural practices (see the specific section below).

Reinforcement or Habitat Improvement: Where Is the Priority?

The mortality of released European hamsters is still too high to allow a sustainable increase in the population. We can then question ourselves on the merits of such action knowing that freed animals will die massively because habitats are not suitable. Should we not first improve all habitats sustainably before releasing hundreds of individuals? On the other hand, habitat improvement is a long process. Can we do nothing to save the species in the meantime? Certainly not. Even if not easy, it seems preferable to strike the balance between both issues, animal and environmental ethics. Keeping the species under passive dependence preventing it from disappearing while working on environmental improvements is precisely what is done by the French hamster programs (LIFE+ Alister and NAP). Moreover, reinforcing populations while gradually improving habitat has many advantages and seems more suited to current societal constraints (see **Table 1**).

When populations have totally disappeared, the strategy may be different. Let us consider for example a well-studied species, the European otter (*Lutra lutra*). The French otter population underwent a continuous decline during the second part of the last century due to illegal hunting, habitat loss, and water pollution (Kuhn and Jacques, 2011). The reintroduction of animals from remote geographical origins is not recommended because of a risk of outbreeding depression and potential reduction of the fitness and long-term survival of the population (Randi et al., 2003). Thus, in this case, it appears more suitable to restore habitats and increase connectivity among residual animals via natural corridors. In the case of European otters, efforts to protect and rehabilitate such habitats have paid off, and otters recolonized areas throughout France over the past 20 years with regional variations (Lemarchand et al., 2016). But could this strategy of recolonization be applied to hamsters? Although the French hamster population is isolated from other residual European populations living in very different habitats, the solution could be similar on a local scale: protecting residual wild population nuclei and improving the surrounding habitats little by little to allow a natural recolonization. Again, the key issue is to change agricultural practices to find suitable crops for both hamsters (i.e., ecologically durable) and farmers (i.e.,

TABLE 1 | Pros and cons of the strategies considering different priorities for population reinforcement and habitat improvement.

	Population reinforcementwhile improving habitat	Habitat improvement followed by population reinforcement
PROS	May be seen as a first "trigger" step resulting in: - the maintenance of the population (no genetic loss) - a better perception/acceptance compared to a reintroduction if population extinct during this time - the maximization of the partners involvement (political and societal)	Derived from the necessity to solve the causes of the decline before reinforcing (otherwise it leads to a failure) resulting in: - a better perception of the conservation plan (seen as holistic instead of species-focused) - the maximization of the conservation efforts
CONS	Need to continue until the habitat has been sufficiently improved resulting in: - a possible long time before seeing positive or lasting effects of the reinforcements - a possible dispersion of actions and resources	May lead to the complete extinction of the population/species in the wild resulting in: - the ↓ of genetic diversity - the ↓ of politics stakes - the ↑ of administrative obligations - the ↓ of motivation of local actors - the ↓ of habits to live with this species

economically viable). This is what research is focusing on even if such strategy can take decades and requires considerable human and financial investments.

Problems Risen by Releasing Programs

Releasing animals is accompanied by many constraints or problems. First, some people are strongly opposed to breedingin captivity. They consider that captivity is not acceptable and/orthat breeding conditions in cages are not optimal. Secondly, the mortality level after release can be considered as too high from the animal ethics perspective, as already exposed above. Finally, the high number of individuals that reinforce core populations might pollute or dilute the genetic pool present in the wild population and may be seen as a potential threat for its survival. These questions have to be kept in mind to minimize as much as possible potential problems but have not been identified as prohibitive for European hamster restocking programs in France.

Another problem that can be encountered with releasing programs is the regulation of predators. For prey species like the hamster, predation pressure is a key determinant of their survival (Kayser et al., 2003; La Haye et al., 2010; Villemey et al., 2013). Since many efforts are needed to breed and release animals, some people may ask for predator regulation to limit predation on released animals. Such a measure can be taken even though predation is a natural process, i.e., part of the food chain, and despite its low efficiency. Indeed, predator regulation has generally no significant and durable effect on the global predation rate of the prey (La Haye et al., 2008; Treves et al., 2016). The killing of predators can, however, be considered in programs like NAP since they result in the participation of many stakeholders, including hunters (Virion and Thouvenot, 2019).It is sometimes a wiser choice to consider this possibility— while trying to convince to never apply it—than showing strong opposition to it, leading to group reactance.

Results of Hamsters' Releasing Programs

Since the early 2000s hamsters are bred in France to participatein restocking programs. On one side, given the drop in hamster population at this time and since the species is now still presentin three distinct areas of the region, we can consider that itis a success. Furthermore, releasing allowed maintaining the species in the region and conserve genetic diversity (Reiners et al., 2014). On the other side, populations are still not really increasing because of a high predation rate of released animalson some plots. An improvement of release protocols is currentlyunder study. One way would be to limit the impregnation of the animals during captivity or prepare them for wildlife in pre-release enclosures (Virion and Thouvenot, 2019).

We cannot predict the situation we would face without this program, but we know that only one small part of the presence area in Alsace did not need and benefit from any restocking program, i.e., the area close to the city of Obernai. These last years, the Alsatian population started slightly to increase. However, this is not a demonstration of a general improvement of the situation since the area of presence of the species is still not increasing. Population increases only in a few areas where population reinforcements have been accompanied by habitat improvement during several years. This illustrates the benefits ofa conjugate use of those two conservation measures, and a wider application is now needed.

Another illustration is the restocking programs that occurred in the Netherlands (Müskens et al., 2005; La Haye et al., 2010). There, the species was extinct in the wild in 2002, and restocking programs started the same year. Some hamsters' releases occurred in farmland reserves, i.e., fields bought by the government and managed by nature conservation organizations. Other ones occurred on fields where farmers signed a contract to implement measures favorable to hamsters. Both releases led to a nice increase in hamsters' population already during the first years.

IN SITU ANIMALS' MONITORING

While studying an endangered species, monitoring individuals in the wild is often a necessity for several reasons. It can first help to assess the size and characteristic of the residual populations.It allows also evaluating the benefits of the measures taken to protect the species. Last but not least, it is an important tool whenstudying a population *in situ* to better understand its biologyor ecology, which is helpful to better protect it. The impactand a cost-benefit assessment have, however, to be evaluated, including ethical considerations. Kletty et al. (2019) summarized and compared the different methods available to monitor small mammals like the European hamster. Hereafter, we discuss someof them and their implications.

Capturing and Tagging Animals

The capture of an animal is a way to gather many data or information about it. It can be weighed and measured, andsamples of feces, hair, or blood can be taken for later analysis. At the same time, individual identification can be done to allow recognizing it later. Different methods can be used: (i) photo-identification, if the species have fur or skin patterns that differ from one animal to another like with some felines or amphibians; (ii) external tags like rings, bands, ear punches, toe clipping, tattoo; and (iii) internal systems like passive integrated transponders (PIT) for radiofrequency identification (RFID).

Almost all these methods can have an impact on animals sincethey require animals to be trapped. This can cause stress but alsoprevent the animal to perform its natural activity during the timeof capture. The issue can be dramatic especially when they havenewborns that need protection, thermoregulation, or regular feedings. The capture of an animal can also modify or preventsome behaviors at key periods like reproduction or disturb socialgroups (Minteer et al., 2014). Even photo identification in some cases needs the capture of animals to take good pictures or specific parts of the body (like the belly of some amphibians).

The stress generated by handling procedures can be increasedif there is additional pain linked to the method, and this canalso affect other biological parameters like body condition or survival (Tamarin and Krebs, 1969; Pavone and Boonstra, 1985).However, knowledge about the biology of organisms and pain increase, encouraging scientists to question continuously the existing procedures.

In this sense, the use of PIT-tags is an interesting method.It is no more painful than a syringe injection, easy to use, and works for life. Another advantage of PIT-tags is that it can be combined with automated identification recorders to monitor the presence or movements (e.g., wildlife underpasses or burrows), biological parameters (i.e., coupled with a weight-watcher), or behavior (coupled with camera) of animals, without requiring their recapture (Tissier et al., 2018a; Kletty et al., 2019). Dying andringing are other ways to gather information on the presence or behavior of specific individuals since it allows a direct or indirect (*via* cameras) recognition. However, even if these methods are painless, they can sometimes bother the survival or fitness of individuals, as it has been shown in penguins (Culik et al., 1993;Froget et al., 1998; Saraux et al., 2011).

All these methods of individual identification allow performing capture-mark-recapture (CMR) studies, which consist of capturing, tagging, releasing, and trying to recapture animals later. CMR is interesting for collecting longitudinal information on individuals and evaluate survival and population size or dynamics (by integrating the rate of unknown individuals and performing statistic corrections or modeling) (Pradel, 1996; Bohec et al., 2007).

Field studies on hamster populations in France are done with such CMR approach where all individuals captured, released, or participating in experiments are identified with PIT-tags, with the use of RFID automatic antennas in different studies and situations. Earrings have also been used in a specific study to recognize individuals on camera traps pictures. At the time of capture, body mass and tibia length are measured, and material like feces or hairs can be collected for genetic analysis. During periods where females can be lactating, special attention is given to minimize the time between the trapping of the animal andits release.

Transmitters to Follow Animals

Knowing the localization of specific individuals in the wild can provide valuable information, like home range or reproductive success. However, some ethical questions can arise with logger-transmitter equipment, especially intra-abdominal implantationof transmitters. The proximal issue with implantation is surgery that can cause suffering or even death. After surgery, implants can also affect the long-term behavior and the survival of animals. These questions have been assessed by Koehler et al. (1987) in astudy carried out on four species of small rodents: they show a mortality risk with surgery (14% in their study but they indicate how to improve it), but a good survival after the release (more than 94% after 1 month). Nowadays, survival after surgery is now much better and can reach 100% after implantation of transmitters for hamsters (Capber, 2011). Furthermore, someof the transmitters in Koehler et al. exceeded 10% of the massof animals while it is now recommended not to exceed 3 – 5% (Macdonald and Amlaner, 1980; Theuerkauf et al., 2007).In France, European hamsters are only implanted when their body mass exceeds 150 g. The transmitter weighing 6.5 g does not therefore exceed 4.3% of the body mass of the hamsterand, thus, never exceeds the recommended range. It explains partially the good tolerance observed in the field. Furthermore, the transmitters do not seem to impair gestation (Capber, 2011). Thus, it is possible to implant loggers and transmitters without marked impact on the survival of individuals or on a population.However, since it is an invasive protocol—even moderate—it has to be used when expected benefits are high enough for the monitoring of equipped individuals, and only when necessary.

The use of external transmitters is also possible and does not require surgery, but it can have adverse effects on animals, like handicap (especially collars for hamsters, since they have cheek pouches), perturbation of its behavior, or survival impairment (Webster and Brooks, 1980; Theuerkauf et al., 2007; Kletty et al., 2019). Thus, if internal transmitters can be used, it seems to be a more suitable option.

Transmitter implantation and animal tracking may affect and disturb animals. On the other hand, the information gathered by such monitoring appears crucial in protecting endangered populations and improve conservation measures. Once again, enlightened choices have to be made and the balance must be found to minimize the effects on individuals and the protectionof the population.

MODIFICATION OF AGRICULTURAL PRACTICES

In Alsace, intensive agriculture from the 1950s onwards ledto the degradation of the agricultural ecosystem and the lossof biodiversity. As an illustration, the decline of the European hamster can be mainly attributed to the lack of protective and

nutritional cover part of the year. Therefore, it is primordial to restore habitat quality to increase hamster populations, and this ideally before the reinforcements (see **Table 1**).

What Are Hamsters' Needs?

The European hamster is an omnivorous rodent that can feed on a wide variety of food and that can adapt to different environments (Nechay et al., 1977; Tissier et al., 2019b). Despitethis flexibility, nutrition requirements are often not met in its habitat to allow good development of the population. Maize cropping is deficient in essential amino acids and vitamins,whereas wheat monoculture that is however considered as a favorable crop does not contain enough proteins to ensure a proper reproduction of hamsters (Tissier et al., 2016a, 2017, 2018b; Weitten et al., 2018). Protein-rich plants (legumes) or animals (invertebrates, voles, *etc.*) are interesting food supplies that cover these deficiencies. A diversity of food resources is therefore a key issue to restore hamsters' reproduction and increase the population.

The crop in which they live provides hamsters also a protectivecover against predators. However, this cover can be reduced or removed by the work of farmers, like harvesting, mowing, or plowing, resulting in increased exposure to predation (La Hayeet al., 2010, 2014). It has also been observed that such removing ofthe cover leads to an increased emigration of hamsters out of theconcerned plots, threatening their survival (Kayser et al., 2003; Kourkgy, 2019).

Last, the expansion of anthropogenic infrastructuresespecially roads, linked to unsuitable agricultural habitat like plowed fields, limit the movement of animals and the connection between different sub-populations (Tissier et al., 2019a). To improve that, underpasses for wildlife have been constructed under highways and then improved with anti-predation devicesto secure the crossing of small mammals (Tissier et al., 2016b).To be more efficient in reconnecting residual populations safely, these underpasses need also to be surrounded by favorable habitats. Thus, agricultural practices have without doubt a keyrole in this habitat connectivity.

How to Implement Suitable Habitats?

To offer to hamsters the diversity and quality of food they need, a first way could be to use less or no pesticidesin the considered fields. Indeed, these products can have negative effects on hamsters' survival and reproduction, but also alter their food resources. Pesticides kill adventive plants and also other organisms, from soil bacteria and fungi to invertebrate macrofauna (Edwards and Thompson, 1973; Joyand Chakravorty, 1991), therefore reducing the diversity of foodsources for hamsters and impairing their reproduction.

A second way to improve hamsters' habitat is to foster epigeous and endogenous fauna through adapted agricultural practices bringing them protection and food. Soil disturbance reduction (like plowing or tillage suppression or reduction) can be important to increase soil organisms' biomass (Norris et al., 2016; Chen et al., 2020). This can be achieved by covering the soil with mulch or living cover, and the holdingor the promotion of a maximum of carbonated matter on the fields (non-exported straws, manure, increased cover crops. . .). Promoting the presence of different crops at a reduced distanceis also a solution (Sirami et al., 2019). This is especially true since the home range of a female is only 0.2 ha (Ulbrich and Kayser, 2004). The implementation of strips of two (or more) different crops on the same plot (allowing mechanization and crop diversification at the same time), or simply creating long but small plots seeded with different crops, would increaseplant diversity at a small scale. It would be also interesting to consider other innovative practices like relay cropping and crop associations, which bring diversity on a smaller scale (less than ameter). All of these possibilities would bring shelter for hamstersby the time of mowing or harvesting.

As mentioned above, the persistence of a cover along timeis important for hamsters, as much for the shelter as for the food it brings. This can be achieved by seeding intercrop cultureslike the ones seeded to catch nitrogen residuals. However, such crops usually grow too late to be beneficial for hamsters. Thepractice can be improved either with early implantation of theintercrop just after the harvest or by seeding directly a cover cropin an already growing one (e.g., clover under-seeded in wheat or maize).

What kind of agriculture functioning at a large scale could provide the different services and integrate the methods exposed above? Some of them can be filled with organic agriculture, which is moreover already well integrated by citizens. However, it still usually (but not always) works with monospecific crops and bare soils, especially for weed control. Other types of agriculture are rising and aim to develop healthier soils andmore biodiversity in agricultural systems. We can find it under different names like soil conservation, conservation agriculture, agroecology, biodiversity-based agriculture, or ecologically intensive agriculture. Even if there are many variations in concrete applications of these innovative agricultures, they all rely on the same principles of improving soil quality, increasing the diversity of plants and habitats along time and space, and integrating in a holistic approach the relations between the multiplicities of organisms living in the ecosystem (Duru et al., 2015; Wezel et al., 2018; Chabert and Sarthou, 2020).

Why Is It so Difficult to Modify Agricultural Practices?

We know a lot of elements and practices that may be beneficial for hamsters, but the aim is not to implement them only on restricted areas, whereas, its habitat is impoverished everywhere else. Instead, social and economic context should be taken into account to develop at a large scale, practices that would benefit allparties, including biodiversity and farmers.

First, it is necessary to understand that the solutions beneficialfor farmland biodiversity are based on the modification of the actual agricultural practices. As with any change in habits, this is not easy to achieve. This is especially the case when it comes to change the relation a farmer has with its soil, when its management and especially plowing are questioned. It has indeed been shown that this relation is a key element for farmerssince it is one of the last element they still control, while many

other competencies are delegated to external operators (Christen, 2011).

Developing innovative practices is also difficult since noturnkey solution exists, and while farmers are advised by agricultural consultants to perform conventional agriculture and use pesticides. To leave this system, they have to breakaway from usual structures and to adapt what is known totheir specific context and then try to find the best solutions.This implies a good understanding of ecological processes at work on the agricultural ecosystem. In general, only farmerswith advanced agronomic knowledge develop agroecology-based practices. Anyway, the transition between conventional and biodiversity-based agriculture takes time, since it relies on long- term processes like soil biodiversity and carbon stock enhancing,or predator-prey balancing. The first years of transition canthus be particularly difficult for farmers since they face the disadvantages of the new practices but still not all the advantages (Fiorini et al., 2020). Therefore, there is an associated risk and acost to think outside the box.

Negative externalities in agriculture (i.e., indirect cost associated with agriculture like water pollution or biodiversity loss) (Catarino et al., 2019) are generally not supported by farmers. Thus, agricultural practices that limit such externalities generally do not benefit from associated retributions for the efforts performed. There are exceptions for organic farming sinceit is well recognized and receive financial support especially for the conversion period to such agriculture (even if it is not alwaysconsidered as sufficient). It would be interesting to extend such programs to farmers involved in agroecology since the positive externalities can be important and because the cost paid by farmers to change the system is high.

To implement more biodiversity at a landscape scale and help hamster population to survive, farmers have also to work together, which can modify their habits. They have indeedto decide together upon crop rotation of a defined area to maximize the surface of favorable crops where hamsters subsist and maintain coherence across space and time. Furthermore, the specific material that can be needed for conservation agriculture (like specific seed drills) is expensive and sometimes requiresfarmers to gather to reduce the associated cost. For those reasons, modification of practices to better integrate biodiversity can leadto a modification of the relations between farmers, which is notalways easy and can require specific coordination.

Finally, the last hurdle we can talk about is associated with social perception. In our societies with task repartition, we delegate to farmers the production of our food. In that context, we can wonder if it is the consumers and not the farmersthat would have the biggest responsibility in the ecological implications linked to agriculture. On one hand, farmers think usually that their actions are limited since they have to followthe law of the market, so it should be consumers that have topay the right price if they want ecology to be considered. Onthe other hand, consumers think that farmers are responsiblefor diverse pollutions and should take the responsibilities linked to what and how they produce. Thus, an opposition develops between different groups: consumers and farmers, but also environmentalists, hunters, scientists, politics, *etc.* This is linked to the social identity theory and psychological reactance, as illustrated by Lüchtrath and Schraml (2015) in the context of hunters' opposition to large carnivores. They show that the different groups are in reactance with what can be proposed by others, to protect their social identity. Thus, it seems particularly important to build positive relationships to avoid such reactions of different groups of actors.

In the context of European hamster preservation in France, many of the difficulties cited above have been limited by the measures developed. The programs have been conducted with a great implication of farmers. They are not set aside while other stakeholders decide what has to be done, but they are involvedin the studies, participate in the decisions, try new practices,or propose possible improvements. Group-working needed to perform favorable crop rotation or agricultural trials lead togood relations, discussions, and sharing between farmers and with other stakeholders. Furthermore, specific demonstrationsor formations have been proposed in relation to conservation agriculture, especially with the help of the Agriculture Chamber of Alsace that is also implicated. Farmers are also encouraged by financial support especially for favorable crop implementationand specific material to share. They are also now encouraged to promote hamsters' presence rather simply developing the means in favor of biodiversity, since a bonus is given for each favorable crop containing hamsters' burrows. Thus, the protection of a small rodent helps to initiate or develop a transition towardmore sustainable agriculture and a change in practices and statesof mind.

The European Union: A Leverage or a Barrier for the Conservation of the European Hamster?

The European Union offers financing tools for the preservationof biodiversity, such as Life programs. After the condemnation of France by EUJC in 2011, the common hamster benefitted from such European funding (LIFE+ Alister program from 2013 to 2019) which, in our case, aimed to improve the habitat of the species, to find new areas favorable to the reintroduction of the species, and whose educational component to make the species known and welcomed by Alsatians was very important.

However, there were still obstacles to the implementation of some environmental measures that emerge from theseprograms, including the concern of not meeting consumers' demand and economic targets. Indeed, in their economic study,Eppink and Wätzold (2009) demonstrated that the measures for the protection of the common hamster in Mannheim area (Germany) implied important hidden costs notably linked to changes in development plans, the invisible costs being even higher than visible ones—directly associated with conservation measures. Moreover, the delay taken in the protection of the common hamster not only had a cost for the survival ofthe species but also a financial one. Indeed, proactivity in conservation domain (i.e., to start a program of conservation before a species is endangered) allows saving a non-negligibleamount of money compared to simple reactivity (Drechsler et al.,2011). It is therefore not only a question of preserving a living

territory in terms of biodiversity but also in terms of economy. Thus, the LIFE+ Alister has sought to structure the protectionof the common hamster not only around the ecological but also economic and social development of the Alsace area.

Biodiversity has long been considered as a source but also as a constraint of economic activities, notably when considering theEU's Common Agricultural Policy (CAP) (please see the review of Simoncini et al., 2019). Despite an ambitious EU Biodiversity Strategy to 2020 (European commission, 2011), the elaboration of the 2014 – 2020 CAP did not enable the incorporation of suitable measures to fulfill the objectives (Pe'er et al., 2014); 77% of the €86 billion EU budget for biodiversity during this period came from the CAP, but this was not sufficient to stop the decline of farmland biodiversity (European court of auditors, 2020). Biodiversity was until recently not considered to be part of agricultural areas, but this is slowly changing. The post-2020 CAP integrates more and new agro-environmental measures: farmers will be encouraged firstly to design eco-schemes at the level of agricultural landscapes, i.e., to implement hedges, rows of trees, field copses, ponds or fallow lands on a minimum of 10% of agricultural land (1st pillar of CAP post-2020) and, secondly,to implement measures that preserve the environment, such as reducing the use of fertilizers (2nd pillar). However, this still does not correspond to a real transition toward a sustainableand biodiversity-friendly agricultural model. We recommend the implementation of policies that specifically promote the development of already identified agricultural practices and farming models that allow a simultaneous consideration of food production, biodiversity, and human well-being (see for example Duru et al., 2015; Valenzuela, 2016; Boeraeve et al., 2020;Chabert and Sarthou, 2020). Concerning the French European hamster, studies and conservation plans, including the Life+ Alister program and agro-environmental measures, played a crucial role in the subsistence of viable populations and in the development of a more general context, such as improving the farmland habitat and enhancing hamster perception through society awareness. This gives us an optimistic glimpse intothe future.

What About a Successful Increase in the Population?

Such successful increase is what happened with the bird symbol of Alsace, the white stork. This species was protected in the 1970s since the survival of the regional population was severely questioned. A reinforcement program occurred and was a success, since there are now more than 400 pairs. Despite this success, the white stork is still a subject of conversation because the now numerous individuals leaving near humans cause disturbances, like infrastructure damages, noise, or droppingnuisances. If the same success occurs with European hamsters, one can fear to come back to the previous situation when it caused important damages to crops. However, we have nowan improved knowledge about predator-prey dynamics and ecosystem balancing, leading us to consider that overpopulation can be avoided with natural regulation by predators. Ecosystem balancing seems thus especially important in that scope to promote biodiversity while maintaining the production and other services provided by farmland ecosystems.

Other Issues, Same Problems, Same Solutions

Conservation measures and studies that have been carried out allowed a better knowledge of the biology of the European hamster and its habitat, its needs, and threats. In addition, gathering information improved knowledge in many other scientific fields like ecology or nutrition that can be transposedto other species (Monecke, 2014). Even if the French European hamster preservation plan can sometimes be viewed as a lot of energy and money spent for only a "small rodent," one may recall the convergence with problems and solutions encountered in a large variety of domains.

The European hamster is not the only species endangeredin agricultural areas. Many farmland bird populations are decreasing since several decades (Donald et al., 2001; Heldbjerget al., 2018; Stanton et al., 2018; Department for Environment Food Rural Affairs, 2019; Gaget et al., 2019). Invertebrate species are also concerned, with insects suffering a massive droppotentially linked to unsustainable agricultural practices (Bentonet al., 2002; Shortall et al., 2009; Hallmann et al., 2017). Therefore,conservation measures are widely developed to protect farmlandspecies or taxa, involving various stakeholders. In France, this can be illustrated by the development of different specific national action plans (NAP) like the one for the little bustard (*Tetrax tetrax*) (Poirel, 2019), the one for pollinators (Gadoum and Roux-Fouillet, 2016) or the one for adventive plants (Cambecèdes et al., 2012). During the last European hamster NAPs, conservation measures for hamsters and associated innovative practices have been identified to be highly beneficial not only for hamstersbut also for a lot of other species including the above-citedones (Wilson et al., 2005; Liu et al., 2015; Norris et al., 2017; Zellweger-Fischer et al., 2018).

Furthermore, these measures may also help to reduce soil erosion. This issue is of particular importance for farmers since the soil is the first support to their production. Ground runoffs and mudflows can happen in sloping areas during rainy periods and also affect people outside the crops (material damages, waterquality, safety) (Bronick and Lal, 2005; Heitz et al., 2009). Soil erosion can be limited or avoided by improving soil quality and coverage, i.e., increasing soil biota, soil organic carbon content, and protecting it, thanks to mulch or cover crops (Bronick and Lal, 2005; Seitz et al., 2018). All these practices join the ones thatare beneficial for the European hamster conservation.

Drinking water can be affected by nitrogen concentrationand by a multiplicity of pesticide residuals as well, sometimesat high levels (APRONA, 2020). Surprisingly, water pollutionis usually not the most negatively perceived by citizens, sinceit is not visible. Pesticides application is much more fearedby people, especially when it occurred at the vicinity of habitations. Thus, agriculture with moderate or no use of pesticide would not only be beneficial for hamsters' biotope but also for its human neighbors, from a health and a sociological acceptance perspective.

Both citizens and hamsters need the development of an agriculture with more plant diversity, more cultivated or spontaneous biodiversity on crops, and more cover crops. Indeed, this participates in the creation of more attractive landscapes, thus increasing people's wellness (Hasund et al., 2011).

The proportion of farmers in the population is getting smallerand smaller, and the difficulties they meet are going in the opposite direction. It is especially true since they face more and more extreme climatic conditions due to global climate change (Rosenzweig et al., 2001; Fischer et al., 2002). Conservation or biodiversity-based agriculture can be beneficial for that too, sinceit relies on the operation of many ecosystem services that increasethe resilience of the agroecosystem (Armand et al., 2009; Daineseet al., 2019; Montoya et al., 2020).

If innovative agricultural practices can help to adapt to climate change, they can also be beneficial to limit it. As explained previously, soil improvement is a key factor for the agricultural systems, and it relies on the increase of soil organic carbon. This organic carbon comes from the photosynthesis of plants, taking carbon dioxide from the air. This mechanism is important enough to have a significant effect on atmosphericCO_2 concentration. This is for example what is promoted through the 4 per 1000 initiative since an increase of soil carbon of 0.4% each year in the 30 – 40 first centimeters of all agricultural soils would allow compensating global annual CO_2 emissions (Rumpel et al., 2020). This does not mean that we found the solution to solve the atmospheric CO_2 problem orthat we have not to reduce carbon emissions, but it shows that agriculture can significantly contribute to slow down the global change.

CONCLUSION

Conservation measures for endangered species are undoubtedly of great importance. It is crucial to take into considerationanimal ethics as a societal need in order to be as beneficialas possible. Furthermore, they have a much broader impact than only protecting the considered species or habitat. To be successful, they have to include the multiplicity of stakeholders concerned with the covered topic. This is well illustrated withthe case of the European hamster whose rescue deeply depends on modified and innovative agricultural practices developed by farmers. Moreover, these modifications consisting in more integration of biodiversity, soil, and natural processes are not only a solution for species' protection but also an entire improvement of farmers' socio-economic conditions, as well as citizens' well-being, and contribute to the planet health for sure. All of this implies taking into account the externalities (positive or negative) of the practices as their implementations, leading to the most holistic view possible. We recommend to stakeholders to use, to foster, and to develop all the measures available that can promote agricultural biodiversity, and to assistin the development of a new agricultural model. These measuresmust also be taken at the level of several territories or countries. Concerning the common hamster, exchanges of experiences and ideas take place every year during the International Hamster Workgroup meeting, between scientists and field operators from countries where the species is present, which makes it possible to improve conservation actions and develop collaborations. This year, a first joint conservation program between France and Germany will be submitted to Europe, in order to implement on a larger scale measures to restore population levels and improve agricultural habitat.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

FK and MP equally contributed to this work as the first author. All authors brought constructive thoughts and participated in the elaboration of this review. All authors contributed to the article and approved the submitted version

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank Sylvie Massemin for her skills and knowledge on the white stork. We thank also Charlotte Kourkgy and the French Office of Biodiversity for the provision of complementary information. We are grateful for the comments and advice of the two reviewers, which led to the substantial improvements of this manuscript.

REFERENCES

ACTeon (2013). *Étude D'image du Hamster Dans L'opinion Publique*. Strasbourg: Projet Life + Alister (LIFE12BIO/FR/000979).

ACTeon (2015). *Le grand Hamster d'Alsace. Connaissances et Perceptions des Alsaciens*. Strasbourg: Projet Life + Alister (LIFE12BIO/FR/000979).

ACTeon (2019). *Rapport Final de L'évaluation des Impacts Sociaux, Économiques et Environnementaux des Actions Menées par le Projet LIFE+Alister*. Strasbourg:Projet Life + Alister (LIFE12BIO/FR/000979).

Agreste (2020). *Statistique Agricole*. Available online at: http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/R44Me2001.pdf

Alberti, M., Correa, C., Marzluff, J. M., Hendry, A. P., Palkovacs, E. P., Gotanda, K. M., et al. (2017). Global urban signatures of phenotypic change in animal and plant populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 114, 8951 – 8956. doi: 10.1073/pnas.1606034114

APRONA (2020). *ERMES Alsace* 2016. *Aprona*. Available online at: https://www.aprona.net/FR/nos-missions/suivi-de-la-qualite-des-eaux-souterraines/ ermes-alsace-2016.html (accessed February 13, 2020).

Armand, R., Bockstaller, C., Auzet, A.-V., and Van Dijk, P. (2009). Runoff generation related to intra-field soil surface characteristics variability: application to conservation tillage context. *Soil Tillage Res.* 102, 27 – 37. doi: 10.1016/j.still.2008.07.009

Banaszek, A., Bogomolov, P., Feoktistova, N., La Haye, M., Monecke, S., Reiners, T. E., et al. (2020). Cricetus cricetus. The IUCN Red list of threatenedspecies 2020. *IUCN*. doi: 10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T5529A1118 75852.en

Beaumont, L. J., Pitman, A., Perkins, S., Zimmermann, N. E., Yoccoz, N. G., and Thuiller, W. (2011). Impacts of climate change on the world's most exceptional ecoregions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108, 2306 – 2311. doi: 10.1073/pnas.1007217108

Benton, T. G., Bryant, D. M., Cole, L., and Crick, H. Q. P. (2002). Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. *J. Appl. Ecol.* 39, 673 – 687. doi: 10.1046/j.1365-2664.2002.00745.x

Boeraeve, F., Dendoncker, N., Cornélis, J.-T., Degrune, F., and Dufrêne, M. (2020). Contribution of agroecological farming systems to the delivery of ecosystem services. *J. Environ. Manage.* 260:109576. doi: 10.1016/j.jenvman.2019.109576

Bohec, C. L., Gauthier-Clerc, M., Grémillet, D., Pradel, R., Béchet, A., Gendner, J.-P., et al. (2007). Population dynamics in a long-lived seabird: I. Impact of breeding activity on survival and breeding probability in unbanded king penguins. *J. Anim. Ecol.* 76, 1149 – 1160. doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01268.x

Bronick, C. J., and Lal, R. (2005). Soil structure and management: a review. *Geoderma* 124, 3 – 22. doi: 10.1016/j.geoderma.2004.03.005

Cambecèdes, J., Largier, G., and Lombard, A. (2012). *Plan National D'actions en Faveur des Plantes Messicoles* 2012-2017. Available online at: http://www.fcbn. fr/pna-messicoles

Capber, F. (2011). "Intra-Peritoneal radio-transmitter implants in European hamsters," in *18th Meeting of the International Hamster Workgroup,* Abstract Book (Strasbourg).

Catarino, R., Bretagnolle, V., Perrot, T., Vialloux, F., and Gaba, S. (2019). Bee pollination outperforms pesticides for oilseed crop production and profitability. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 286:20191550. doi: 10.1098/rspb.2019.1550 Chabert, A., and Sarthou, J.-P. (2020). Conservation agriculture as a promisingtrade-off between conventional and organic agriculture in bundling ecosystem services. *Agric. Ecosyst. Environ.* 292:106815. doi: 10.1016/j.agee.2019.106815 Chen, H., Dai, Z., Veach, A. M., Zheng, J., Xu, J., and Schadt, C. W. (2020). Global meta-analyses show that conservation tillage practices promote soil fungal and bacterial biomass. *Agric. Ecosyst. Environ.* 293:106841. doi: 10.1016/j.agee.2020.106841

Cheptou, P.-O., Hargreaves, A. L., Bonte, D., and Jacquemyn, H. (2017). Adaptation to fragmentation: evolutionary dynamics driven by human influences. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 372:20160037. doi: 10.1098/rstb.2016.0037

Christen, G. (2011). *L'entrée de L'environnement dans le "Champ" des Pratiques Agricoles.* Available online at: http://gerihco.engees.unistra.fr/sites/default/files/pdf/CHRISTEN_Guillaume_2011.pdf

Colautti, R. I., Alexander, J. M., Dlugosch, K. M., Keller, S. R., and Sultan, S. E. (2017). Invasions and extinctions through the looking glass of evolutionary ecology. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 372:20160031. doi: 10.1098/rstb.2016.0031

Culik, B., Wilson, R., and Bannasch, R. (1993). Flipper-bands on penguins: what is the cost of a life-long commitment? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 98, 209 – 214. doi: 10.3354/meps098209

Dainese, M., Martin, E. A., Aizen, M. A., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco,R., et al. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Sci. Adv.* 5:eaax0121. doi: 10.1126/sciadv.aax0121

Department for Environment Food and Rural Affairs (2019). *Wild Bird Populations in the UK, 1970 to 2018.* Available online at: https://www.gov.uk/government/statistics/wild-bird-populations-in-the-uk (accessed November 9, 2017).

Donald, P. F., Green, R. E., and Heath, M. F. (2001). Agricultural intensification and the collapse of Europes farmland bird populations. *Proc. R. Soc. Lond, B, Biol. Sci.* 268, 25 – 29. doi: 10.1098/rspb.2000.1325

Drechsler, M., Eppink, F. V., and Wätzold, F. (2011). Does proactive biodiversity conservation save costs? *Biodivers. Conserv.* 20, 1045 – 1055. doi: 10.1007/s10531-011-0013-4

Duru, M., Therond, O., Martin, G., Martin-Clouaire, R., Magne, M.-A., Justes, E., et al. (2015). How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 1259 – 1281. doi: 10.1007/s13593-015-0306-1

Edwards, C. A., and Thompson, A. R. (1973). "Pesticides and the soil fauna," in *Residue Reviews: Residues of Pesticides and Other Contaminants in the Total Environment Residue Reviews.,* eds. F. A. Gunther and J. D. Gunther (New York, NY: Springer), 1 – 79. doi: 10.1007/978-1-4615-8493-3_1

Eppink, F. V., and Wätzold, F. (2009). Shedding light on the hidden costs of the Habitats Directive: the case of hamster conservation in Germany. *Biodivers. Conserv.* 18, 795 – 810. doi: 10.1007/s10531-008-9476-3

European commission (2011). Directorate-General for Environment (European commission) (2011). The EU Biodiversity Strategy to 2020. doi: 10.2779/39229

European court of auditors (2020). *Special Report 13/2020: Biodiversity on Farmland:CAP Contribution has Nothalted the Decline*. Available onlineat: https://eca.europa.eu/fr/pages/DocItem.aspx?did=53892

Fiorini, A., Boselli, R., Maris, S. C., Santelli, S., Ardenti, F., Capra, F., et al.(2020). May conservation tillage enhance soil C and N accumulation without decreasing yield in intensive irrigated croplands? Results from an eight-year maize monoculture. *Agric. Ecosyst. Environ.* 296:106926. doi: 10.1016/j.agee.2020.106926

Fischer, G., Shah, M. M., and van Velthuizen, H. T. (2002). *Climate Change and Agricultural Vulnerability*. Available online at: http://pure.iiasa.ac.at/id/eprint/ 6670/ (accessed February 20, 2020).

Froget, G., Gautier-Clerc, M., Le Maho, Y., and Handrich, Y. (1998). Is Penguin banding harmless? *Polar Biol.* 20, 409 – 413. doi: 10.1007/s003000050322

Gadoum, S., and Roux-Fouillet, J.-M. (2016). *Plan National d'actions ≪ France Terre de pollini-sateurs ≫ Pour la Préservation des Abeilles et des Insectes Pollinisateurs Sauvages 2016-2020.* Available online at: http://pollinisateurs. pnaopie.fr/wp-content/uploads/2018/07/3993_pagesdynadocs570e1d6156925. pdf

Gaget, E., Fay, R., Augiron, S., Villers, A., and Bretagnolle, V. (2019). Long-term decline despite conservation efforts questions Eurasian Stone- curlew population viability in intensive farmlands. *Ibis* 161, 359 – 371. doi: 10.1111/ibi.12646

Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., et al. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* 12:e0185809. doi: 10.1371/journal.pone.0185809

Hasund, K. P., Kataria, M., and Lagerkvist, C. J. (2011). Valuing public goods of the agricultural landscape: a choice experiment using reference points to capture observable heterogeneity. *J. Environ. Plan. Manag.* 54, 31 – 53. doi: 10.1080/09640568.2010.502753

Heitz, C., Spaeter, S., Auzet, A.-V., and Glatron, S. (2009). Local stakeholders' perception of muddy flood risk and implications for management approaches: a case study in Alsace (France). *Land Use Policy* 26, 443 – 451. doi: 10.1016/j.landusepol.2008.05.008

Heldbjerg, H., Sunde, P., and Fox, A. D. (2018). Continuous population declines for specialist farmland birds 1987-2014 in Denmark indicates no halt inbiodiversity loss in agricultural habitats. *Bird Conserv. Int.* 28, 278 – 292. doi: 10.1017/S0959270916000654

Hendry, A. P., Gotanda, K. M., and Svensson, E. I. (2017). Human influences on evolution, and the ecological and societal consequences. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 372:20160028. doi: 10.1098/rstb.2016.0028

Joy, V. C., and Chakravorty, P. P. (1991). Impact of insecticides on nontarget microarthropod fauna in agricultural soil. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 22, 8 – 16.doi: 10.1016/0147-6513(91)90041-M

Kayser, A., Weinhold, U., and Stubbe, M. (2003). Mortality factors of the common hamsterCricetus cricetus at two sites in Germany. *Acta Theriol.* 48, 47 – 57. doi: 10.1007/BF03194265

Kletty, F., Tissier, M., Kourkgy, C., Capber, F., Zahariev, A., Chatelain, N.,et al. (2019). A focus on the European hamster to illustrate how to monitor endangered species. *Integr. Zool.* 14, 65 – 74. doi: 10.1111/1749-4877.12375

Koehler, D. K., Reynolds, T. D., and Anderson, S. H. (1987). Radio-transmitter implants in 4 species of small mammals. *J. Wildl. Manag.* 51, 105 – 108. doi: 10.2307/3801638

Kourkgy, C. (2019). "Evaluation of innovative agricultural practices for common hamsters: results of 5 years of survey in the fields: the final results of the LIFE Alister program," in *26th Meeting of the International Hamster Workgroup,* Abstract Book (Kerkrade).

Kuhn, R., and Jacques, H. (2011). "La loutre d'Europe (*Lutra lutra* Linnaeus, 1758)", in *Encyclopédie des Carnivores de France* (Bourges: Société Française pour l' Etude et la Protection des Mammifères

La Haye, M. J. J., Muskens, G. J. D. M., Van Kats, R. J. M., and Kuiters, A. T. (2008). Is de hamster gebaat bij bejaging van de vos? *Levende Nat.* 109, 187 – 191. Available online at: http://natuurtijdschriften.nl/download?type=document; docid=580091

La Haye, M. J. J., Müskens, G. J. D. M., Van Kats, R. J. M., Kuiters, A. T.,and Siepel, H. (2010). Agri-environmental schemes for the Common hamster *(Cricetus cricetus)*. Why is the Dutch project successful? *Asp. Appl. Biol.* 100, 117 – 124.

La Haye, M. J. J., Neumann, K., and Koelewijn, H. P. (2012). 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, 311 – 322. doi: 10.1007/s10592-011-0278-x

La Haye, M. J. J., Swinnen, K. R. R., Kuiters, A. T., Leirs, H., and Siepel, 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. doi: 10.1016/j.biocon.2014.09.035

Laurent, A. (2014). 'Le Lynx boréal Lynx lynx (Linnaeus, 1758),' in *Atlas de répartition des mammifères d'Alsace Atlas de la Faune d'Alsace*, (Strasbourg: GEPMA), 739

Lemarchand, C., Geboes, A.-L., Rosoux, R., Hansen, E., Boulade, Y., and Libois, R. (2016). *Diversité génétique de la loutre d'Europe (Lutra lutra) en France. Focus sur le Massif central et la région Auvergne dans le cadre du Plan Régional d'Actions*. Available online at: http://www.auvergne-rhone-alpes.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/pra_auvrapport_etude_genetique_loutre_catiche.pdf

Liu, Y., Duan, M., Zhang, X., Zhang, X., Yu, Z., and Axmacher, J. C. (2015). Effects of plant diversity, habitat and agricultural landscape structure on the functional diversity of carabid assemblages in the North China plain. *Insect Conserv. Divers.* 8, 163 – 176. doi: 10.1111/icad.12096

Losinger, I., Wencel, M.-C., and Migot, P. (2006). Réflexions autour de la gestion d'une espèce animale dans un écosystème agricole : le cas du grand hamster. *Nat. Sci. Soc.* 14, S63 – S64. doi: 10.1051/nss:2006058

Lüchtrath, A., and Schraml, U. (2015). The missing lynx — understanding hunters' opposition to large carnivores. *Wildl. Biol.* 21, 110 – 119. doi: 10.2981/wlb.00068

Macdonald, D. W., and Amlaner, C. J. (1980). 'A practical guide to radio tracking,' in *A Handbook on Biotelemetry and Radio Tracking*, eds. C. J. Amlaner and D. W. Macdonald (Pergamon Press in Oxford), 143 – 159. doi: 10.1016/B978-0-08-024928-5.50017-8

Méchin, C. (2007). 'La gestion de l'espace rural et périurbain et les enjeux de sauvetage d'une espèce protégée : la situation du hamster commun (Cricetus cricetus L.) en Alsace,' in *Actes de colloque: Les mondes ruraux à l'épreuve des sciences sociales,* (Dijon: INRA) 373 – 385. Available at: https://hal.archives-ouvertes.fr/halshs-00197786/ (accessed February 14, 2020).

Méchin, C. (2011). Une espèce protégée qui dérange: le hamster commun (Cricetus cricetus L.) en Alsace. *Anthropozoologica* 46, 127 – 139. doi: 10.5252/az2011n1a5

Méchin, C. (2013). Stratégies et rôle des agriculteurs en alsace concernant le Hamster commun (*Cricetus cricetus* L.). Courr. Environ. *INRA*, 63, 27 – 38. Melosik, I., Ziomek, J., Winnicka, K., Reiners, T. E., Banaszek, A., Mammen, K., et al. (2017). The genetic characterization of an isolated remnant population of an endangered rodent (Cricetus cricetus L.) using comparative data: implications for conservation. *Conserv. Genet.* 18, 759 – 775. doi: 10.1007/s10592-017-0925-y

Micoud, A. (1993). Comment en finir avec les animaux dits nuisibles. *Etudes Rural.* 129-130, 83 – 94. doi: 10.3406/rural.1993.3404

Minteer, B. A., Collins, J. P., Love, K. E., and Puschendorf, R. (2014). Avoiding (Re)extinction. *Science* 344, 260 – 261. doi: 10.1126/science.1250953

Monecke, S. (2014). All things considered? Alternative reasons for hamster extinction. *Zool. Pol.* 58, 41 – 47. doi: 10.2478/zoop-2013-0004

Montoya, D., Gaba, S., de Mazancourt, C., Bretagnolle, V., and Loreau, M. (2020). Reconciling biodiversity conservation, food production and farmers' demand in agricultural landscapes. *Ecol. Model.* 416:108889. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2019.108889

Müskens, G. J. D. M., la Haye, M. J. J., and van Kats, R. J. M. (2005). 'Re-establishment of a viable network-population of the common hamster in South-Limburg, the Netherlands: impact of crop management and survival strips on burrow distribution in the release sites,' in *The Common Hamster Cricetus cricetus, L. 1758, Hamster Biology and Ecology, Policy and Management of Hamsters and Their Biotope* (Paris: ONCFS), 59 – 62.

Nechay, G., Hamar, M., and Grulich, I. (1977). The commonhamster (*Cricetus cricetus* [l.]); a review. *EPPO Bull.* 7, 255 – 276. doi: 10.1111/j.1365-2338.1977.tb02727.x

Norris, S. L., Blackshaw, R. P., Critchley, C. N. R., Dunn, R. M., Smith, K. E., Williams, J., et al. (2017). Intercropping flowering plants in maize systems increases pollinator diversity. *Agric. For. Entomol.* 20, 246 – 254. doi: 10.1111/afe.12251

Norris, S. L., Blackshaw, R. P., Dunn, R. M., Critchley, N. R., Smith, K. E.,Williams, J. R., et al. (2016). Improving above and below-ground arthropod biodiversity in maize cultivation systems. *Appl. Soil Ecol.* 108, 25 – 46. doi: 10.1016/j.apsoil.2016.07.015

O'Brien, J. (2015). Saving the common hamster (Cricetus cricetus) from extinction in Alsace (France): potential flagship conservation or an exercise in futility? *Hystrix Ital. J. Mammal.* 26, 89 – 94. doi: 10.4404/hystrix-26. 2-11230

Palumbi, S. R. (2001). Humans as the World's greatest evolutionary force. *Science* 293, 1786 – 1790. doi: 10.1126/science.293.5536.1786

Pavone, L. V., and Boonstra, R. (1985). The effects of toe clipping on the survival of the meadow vole (Microtus pennsylvanicus). *Can. J. Zool.* 63, 499 – 501. doi: 10.1139/z85-072

Pe er, G., Dicks, L. V., Visconti, P., Arlettaz, R., Báldi, A., Benton, T. G., et al. (2014). EU agricultural reform fails on biodiversity. *Science* 344, 1090 – 1092.doi: 10.1126/science.1253425

Poirel, C. (2019). *3E Plan National D'actions en Faveur de L'outarde Canepetière (Tetrax tetrax) 2019-2028*. Available online at: http://www.consultations-publiques.developpement-durable.gouv.fr/projet-de-plan-national-d-actions-en-faveur-de-l-a2031.html

Pradel, R. (1996). Utilization of capture-mark-recapture for the studyof recruitment and population growth rate. *Biometrics* 52, 703 – 709. doi: 10.2307/2532908

Randi, E., Davoli, F., Pierpaoli, M., Pertoldi, C., Madsen, A. B., and Loeschcke, V. (2003). Genetic structure in otter (Lutra lutra) populations in Europe: implications for conservation. *Anim. Conserv. Forum* 6, 93 – 100. doi: 10.1017/S1367943003003123

Reiners, T., Bornmann, N., Wolters, V., and Encarnação, J. A. (2011). *Genetic Diversity of Common Hamster populations (Cricetus cricetus) Revealed by Non-Invasive Genetics*. Available online at: https://www.academia.edu/30022133/Genetic_diversity_of_common_hamster_populations_revealed_by_non-invasive_genetics (accessed February 20, 2020).

Reiners, T. E., Eidenschenk, J., Neumann, K., and Nowak, C. (2014). Preservationof genetic diversity in a wild and captive population of a rapidly declining mammal, the Common hamster of the French Alsace region. *Mammal. Biol.* 79, 240 – 246. doi: 10.1016/j.mambio.2013.10.004

Rogalski, M., A., Camden, G., D., Shaw, C., L., et al. (2017). Human drivers of ecological and evolutionary dynamics in emerging and disappearing infectious disease systems | *Philos. Trans. Roy. Soc. B Biol. Sci.* 372:2016043. doi: 10.1098/rstb.2016.0043

Rosenzweig, C., Iglesius, A., Yang, X. B., Epstein, P., and Chivian, E. (2001). Climate change and extreme weather events - Implications for food production, plant diseases, and pests. *Glob. Change Hum Health* 2, 90 – 104. doi: 10.1023/A:1015086831467

Rumpel, C., Amiraslani, F., Chenu, C., Garcia Cardenas, M., Kaonga, M., Koutika, L.-S., et al. (2020). The 4p1000 initiative: Opportunities, limitations and challenges for implementing soil organic carbon sequestration as a sustainable development strategy. *Ambio* 49, 350 – 360. doi: 10.1007/s13280-019- 01165-2

Saraux, C., Bohec, C. L., Durant, J. M., Viblanc, V. A., Gauthier-Clerc, M., Beaune,D., et al. (2011). Reliability of flipper-banded penguins as indicators of climate change. *Nature* 469, 203 – 206. doi: 10.1038/nature09630

Seitz, S., Goebes, P., Puerta, V. L., Pereira, E. I. P., Wittwer, R., Six, J., et al. (2018). Conservation tillage and organic farming reduce soil erosion. *Agron. Sustain.Dev.* 39:4. doi: 10.1007/s13593-018-0545-z

Shortall, C. R., Moore, A., Smith, E., Hall, M. J., Woiwod, I. P., and Harrington, R. (2009). Long-term changes in the abundance of flying insects. *Insect Conserv. Divers.* 2, 251 – 260. doi: 10.1111/j.1752-4598.2009.00062.x

Simoncini, R., Ring, I., Sandström, C., Albert, C., Kasymov, U., and Arlettaz, R. (2019). Constraints and opportunities for mainstreaming biodiversity and ecosystem services in the EU's Common Agricultural Policy: insights from the IPBES assessment for Europe and Central Asia. *Land Use Policy 88:104099*. doi: 10.1016/j.landusepol.2019.104099

Sirami, C., Gross, N., Baillod, A. B., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A.,et al. (2019). Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 116, 16442 – 16447. doi: 10.1073/pnas.1906419116

Stanton, R. L., Morrissey, C. A., and Clark, R. G. (2018). Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 254, 244 – 254. doi: 10.1016/j.agee.2017.11.028

Stubbe, M., and Stubbe, A. (eds). (1998). "Der Feldhamster (Cricetus cricetus L.) als Beute von Mensch und Tier sowie seine Bedeutung für das Ökosystem [The European hamster (Cricetus cricetus L.) as prey of humans and animals as well as its importance to the ecosystem]," in *Ökologie und Schutz des Feldhamsters [Ecology and protection of the European hamster]*. Halle/Saale: Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg. p 81 – 86

Surov, A., Banaszek, A., Bogomolov, P., Feoktistova, N., and Monecke, S. (2016). Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster Cricetus cricetus. *Endanger. Species Res.* 31, 119 – 145.doi: 10.3354/esr00749

Tamarin, R. H., and Krebs, C. J. (1969). Microtus Population Biology. II. genetic changes at the transferrin locus in fluctuating populations of two vole species. *Evolution* 23, 183 – 211. doi: 10.1111/j.1558-5646.1969.tb03505.x

Theuerkauf, J., Rouys, S., and Chatreau, C. (2007). Mortality of radio-tracked wild rats in relation to transmitter weight and resilience of transmitters in relation to their design. *J. R. Soc. N. Z.* 37, 85 – 90. doi: 10.1080/03014220709510538

Tissier, M. L., Bousquet, C. A. H., Fleitz, J., Chatelain, N., Habold, C., and Handrich,
Y. (2018a). An anti-predation device to facilitate and secure the crossing of small mammals in motorway wildlife underpasses. (II) Validation with the European hamster under semi-natural conditions. *Ecol. Eng.* 125, 106 – 110. doi: 10.1016/j.ecoleng.2018.10.013

Tissier, M. L., Habold, C., Kletty, F., Eidenschenck, J., Marchandeau, S., Handrich, Y., et al. (2019a). Concilier agriculture et préservation de la faune de plaine : le cas du grand hamster en Alsace. *Faune Sauvage*
322. Available online at: http://www.oncfs.gouv.fr/IMG/file/publications/revue%20faune%20sauvage/Faune-sauvage-322-1T2019-Sommaire.pdf

Tissier, M. L., Handrich, Y., Dallongeville, O., Robin, J.-P., and Habold, 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* 284:20162168. doi: 10.1098/rspb.2016.2168

Tissier, M. L., Handrich, Y., Robin, J.-P., Weitten, M., Pevet, P., Kourkgy, C., et al. (2016a). How maize monoculture and increasing winter rainfall have brought the hibernating European hamster to the verge of extinction. *Sci. Rep.* 6:25531. doi: 10.1038/srep25531

Tissier, M. L., Jumeau, J., Croguennec, C., Petit, O., Habold, C., and Handrich, Y. (2016b). An anti-predation device to facilitate and secure the crossing of small mammals in motorway wildlife underpasses. (I) Lab tests of basic design features. *Ecol. Eng.* 95, 738 – 742. doi: 10.1016/j.ecoleng.2016.07.012

Tissier, M. L., Kletty, F., Handrich, Y., and Habold, C. (2018b). 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. doi: 10.1007/s00442-017-4025-y

Tissier, M. L., Marchandeau, S., Habold, C., Handrich, Y., Eidenschenck, J., and Kourkgy, C. (2019b). 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. doi: 10.1111/mam.12149

Tkadlec, E., Heroldová, M., Víšková, V., Bednár, M., and Zejda, J. (2012). Distribution of the common hamster in the Czech Republic after 2000: retreating to optimum lowland habitats. *J. Vertebr. Biol.* 61, 246 – 253. doi: 10.25225/fozo.v61.i3.a9.2012

Treves, A., Krofel, M., and McManus, J. (2016). Predator control should not be a shot in the dark. *Front. Ecol. Environ.* 14, 380 – 388. doi: 10.1002/fee.1312

Ulbrich, K., and Kayser, A. (2004). A risk analysis for the common hamster (Cricetus cricetus). *Biol. Conserv.* 117, 263 – 270.doi: 10.1016/j.biocon.2003.12.006

Valenzuela, H. (2016). agroecology: a global paradigm to challenge mainstreamindustrial agriculture. *Horticulturae* 2:2. doi: 10.3390/horticulturae2010002 Verbeylen, G., Hens, M., and Vercoutere, B. (2007). "Inventory of burrows
of the Common hamster (Cricetus cricetus) in the province of Vlaams-Brabant (flanders, Belgium)," in *2007 15th Meeting of the International Hamster Workgroup,* Abstract book (Kerkrade).

Verbist, V. (2007). "Restocking and protection of the European hamster in Flanders, preliminary results," in *15th Meeting of the International Hamster Workgroup*, Abstract book (Kerkrade).

Villemey, A., Besnard, A., Grandadam, J., and Eidenschenck, J. (2013). Testing restocking methods for an endangered species: Effects of predator exclusion and vegetation cover on common hamster (Cricetus cricetus) survival and reproduction. *Biol. Conserv.* 158, 147 – 154. doi: 10.1016/j.biocon.2012. 08.007

Vilmer, J.-B. (2008). *Éthique Animale.* Available online at: https://books.google.
fr/books?hl=fr&lr=&id=PhALCwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PT69&dq=ethique$+
$animale&ots=q-7qhNK8A7&sig=thK9_8YR7d7Bdl8CZCojMNBm2rM#v=onepage&q=ethique%20animale&f=false (accessed February 14, 2020). doi: 10.3917/puf.jeang.2008.01

Virion, M.-C., and Thouvenot, E. (2019). *Plan National d'Actions en Faveur du Hamster Commun Cricetus cricetus et de la Biodiversité de la Plaine d'Alsace 2019–2028*. Available online at: http://www.grand-est.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/pna-hamster-final-pap-web.pdf

Webster, A. B., and Brooks, R. J. (1980). Effects of radiotransmitters on the meadow vole, Microtus pennsylvanicus. *Can. J. Zool.* 58, 997 – 1001. doi: 10.1139/z80-139 Weinhold, U. (2009). "Draft European action plan for the conservation of the common hamster (Cricetus cricetus L., 1758)," in *Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats, 28th Meeting of the Standing Committee*, Vol. 36 (Strasbourg).

Weitten, M., Tissier, M. L., Robin, J.-P., and 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. doi: 10.1152/ajpregu.00146.2018

Wezel, A., Goette, J., Lagneaux, E., Passuello, G., Reisman, E., Rodier, C., et al. (2018). Agroecology in europe: research, education, collective action networks, and alternative food systems. *Sustainability* 10:1214. doi: 10.3390/su10041214

Wilson, J. D., Whittingham, M. J., and Bradbury, R. B. (2005). The management of crop structure: a general approach to reversing theimpacts of agricultural intensification on birds? *Ibis* 147, 453 – 463.doi: 10.1111/j.1474-919x.2005.00440.x

Zellweger-Fischer, J., Hoffmann, J., Korner-Nievergelt, P., Pfiffner, L., Stoeckli, S., and Birrer, S. (2018). Identifying factors that influence bird richness and abundance on farms. *Bird Study* 65, 161 – 173. doi: 10.1080/00063657.2018.1446903

Ziomek, J., and Banaszek, A. (2007). The common hamster, Cricetus cricetus in Poland: Status and current range. *Folia Zool.* 56, 235 – 242. Available online at:https://www.ivb.cz/wp-content/uploads/56_235-242.pdf

Conflict of Interest: The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Copyright © 2020 Kletty, Pelé, Capber and Habold. This is an open-access articledistributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice.No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with theseterms.

4. Conclusion du chapitre

La préservation d'espèces menacées comme le Grand hamster passe donc par la mise en œuvre de différentes mesures de conservation. Pour être efficaces, ces dernières doivent être appliquées à différentes échelles et impliquer un panel varié de partenaires, afin que chacun puisse apporter ses compétences et mener des actions dans son domaine. Cela est d'autant plus vrai lorsque les espèces suivies vivent en milieu agricole, où les pratiques en place sont déterminées par le fonctionnement de l'ensemble du secteur agricole. Ainsi les facteurs à prendre en compte sont multiples, tant en termes de suivi des individus et des populations que de lien avec les professionnels du secteur. Leurs perceptions ainsi que celles de la société sont importantes et leur prise en compte conditionne l'efficacité des mesures de conservation. Pour assurer la subsistance de populations de hamster sur le long terme, il est nécessaire de mener avec le monde agricole une transition vers un modèle qui puisse intégrer la biodiversité tout en garantissant une production agricole rentable et garantissant notre sécurité alimentaire. Il existe des pistes de modèles et pratiques agricoles qui pourraient bénéficier au hamster, à la biodiversité en général, aux agriculteurs et à la société dans son ensemble. Leur développement est complexe, mais la protection et les mesures de conservation d'une espèce menacée telle que le Grand hamster pourraient être des moteurs de cette transition agricole.

« À l'heure où l'agroécologie, ce concept qui fixe le cap, est inscrite dans le Code Rural depuis plusieurs années, il n'est plus l'heure de se faire la guerre entre agricultures durables mais bien de progresser ensemble et de mesurer les résultats de nos pratiques. »

Arnaud Daguin,
Porte-parole & fondateur de Pour une Agriculture du Vivant

Chapitre IV : Pratiques agricoles et biodiversité

1. Introduction au chapitre

Dans les chapitres I et II, j'ai montré la nécessité d'une diversité alimentaire dans l'habitat du Grand hamster. Cette diversité peut-être de différents ordres. Il s'agit tout d'abord de la diversité des cultures accessibles pour un individu, afin de pouvoir adapter la ressource alimentaire principale en fonction de ses besoins et maximiser la qualité de son alimentation. Ensuite, cela consiste en une diversité d'autres espèces végétales telles que les plantes adventices, et à des stades végétatifs variés, afin d'apporter un complément alimentaire nécessaire pour combler d'éventuelles carences. Enfin, une diversité de faune, et notamment d'invertébrés, sont une composante essentielle pour apporter un complément protéique au hamster. Dans le chapitre III, nous avons vu qu'une transition agricole est souhaitable pour remplir ces objectifs. Mais comment peut-on développer une diversité de cultures dans un espace suffisamment restreint pour être accessible au hamster ? Comment favoriser la biodiversité dans les milieux agricoles ? Quels pratiques et modèles agricoles sont à mettre en place et comment favoriser leur développement en lien avec le secteur agricole ?

Nous aborderons ces questions dans ce chapitre au moyen de deux études. La première est une étude préliminaire que j'ai menée dans des parcelles agricoles et qui visait à évaluer l'effet de modèles agricoles alternatifs au modèle conventionnel, en mesurant la biodiversité de la faune épigée dans différentes parcelles. La seconde est une première version d'une revue de la littérature sur le lien entre la biodiversité, l'agriculture et la société humaine, questionnant le fonctionnement de l'ensemble du système et se penchant sur les possibilités de mise en place d'une agriculture qui concilie les différents besoins. Ainsi cette **revue de la littérature** est en elle-même une **discussion et une ouverture à cette thèse**, permettant d'envisager comment les conclusions déterminées dans ce travail peuvent être développées concrètement dans les milieux agricoles.

2. Faune épigée et pratiques agricoles

Contexte

Cette étude a consisté à effectuer une comparaison entre des parcelles de maïs mettant en place des pratiques agroécologiques dans le cadre de l'agriculture de conservation (voir chapitre IV.2) avec des parcelles menées de manière conventionnelle. La diversité de la faune épigée a été mesurée en différents points de chacune des parcelles. Les parcelles en agriculture de conservation de deux agriculteurs sur deux sites différents ont été suivies. Il n'a pas été possible de réaliser cette étude sur des parcelles où des hamsters étaient présents. L'intérêt des pratiques développées et testées ici n'a donc pas pu être évalué directement pour le hamster, mais peut l'être de manière indirecte en se basant sur les résultats des précédents chapitres : une alimentation diversifiée et l'abondance de sources protéiques sont nécessaires pour ce rongeur, surtout en période de reproduction.

Matériel et Méthode

L'étude s'est déroulée dans deux sites distincts, aux deux opposés du département du Bas-Rhin (67, France). Le premier site d'étude se trouvait à Schirrhein (67, France), à la localisation 48.7849°N, 7.9247°E. 3 parcelles y ont été suivies :

- 2 parcelles adjacentes en agriculture de conservation, avec travail du sol minimal, c'est à dire un strip-till (travail du sol superficiel uniquement sur la bande de culture) pour implanter

le maïs. À cela était associé une maximisation de couverts végétaux diversifiés, pas d'utilisation d'insecticides ni de fongicides. Cela correspond aux parcelles en vert sur la Figure 1, et aux points de relevé SCH K-1 à SCH K-11.

- 1 grande parcelle en agriculture conventionnelle, mais où les insecticides étaient remplacés au maximum par la mise en place d'une lutte biologique. Cette parcelle est en brun sur la Figure 1 et les points de relevés sont les points Sch - S1 à SCH S-6. Ces 3 parcelles avaient une rotation de culture identique sur 4 ans, incluant du maïs, du colza et du blé.

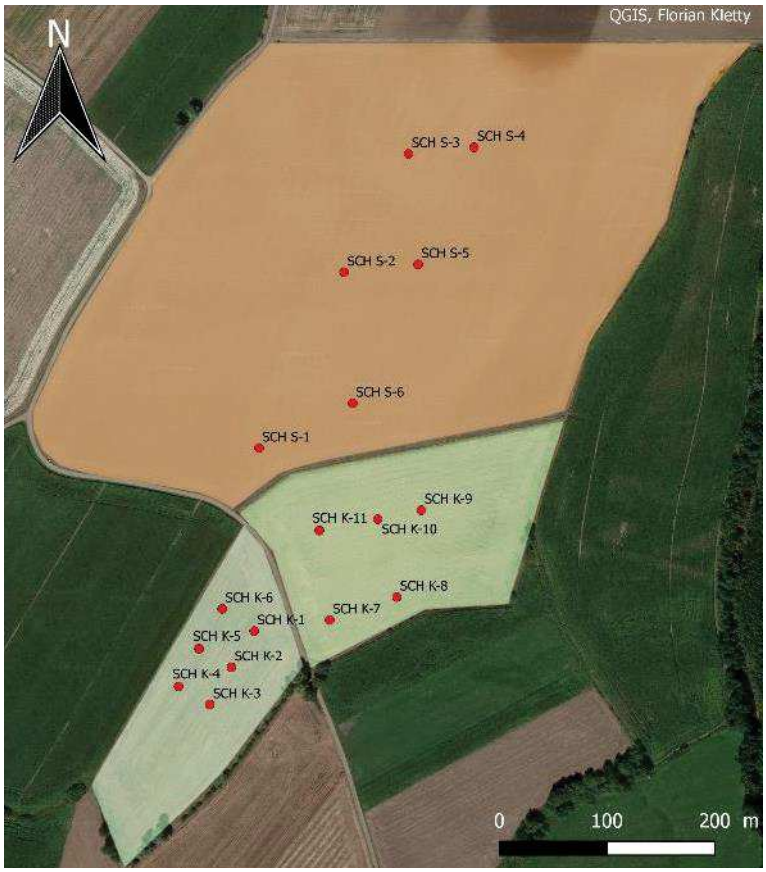


Figure 1 : Zone d'étude à Schirrhein, représentant les 2 parcelles en agriculture de conservation en vert, et la parcelle en agriculture conventionnelle en brun. Les points rouges correspondent aux points de relevés où étaient placés les pièges '*Pitfall*'

Le second site se trouvait à Mussig, (67, France), à la localisation 48.2416°N, 7.5161°E. 3 parcelles y ont été suivies :

- 1 parcelle en agriculture biologique et de conservation, avec travail réduit du sol (travail superficiel), maximisation des couverts végétaux et absence de tout produits de synthèse (respect du cahier des charges de l'agriculture biologique). Cette parcelle est en vert sur la Figure 2, et les points de relevés sont les points Mus R1 à Mus R6.
- 2 parcelles adjacents en agriculture conventionnelle de deux agriculteurs différents. Ces deux parcelles sont indiquées en jaune sur la Figure 2 et les points de relevés sont les points Mus 1 à Mus 8

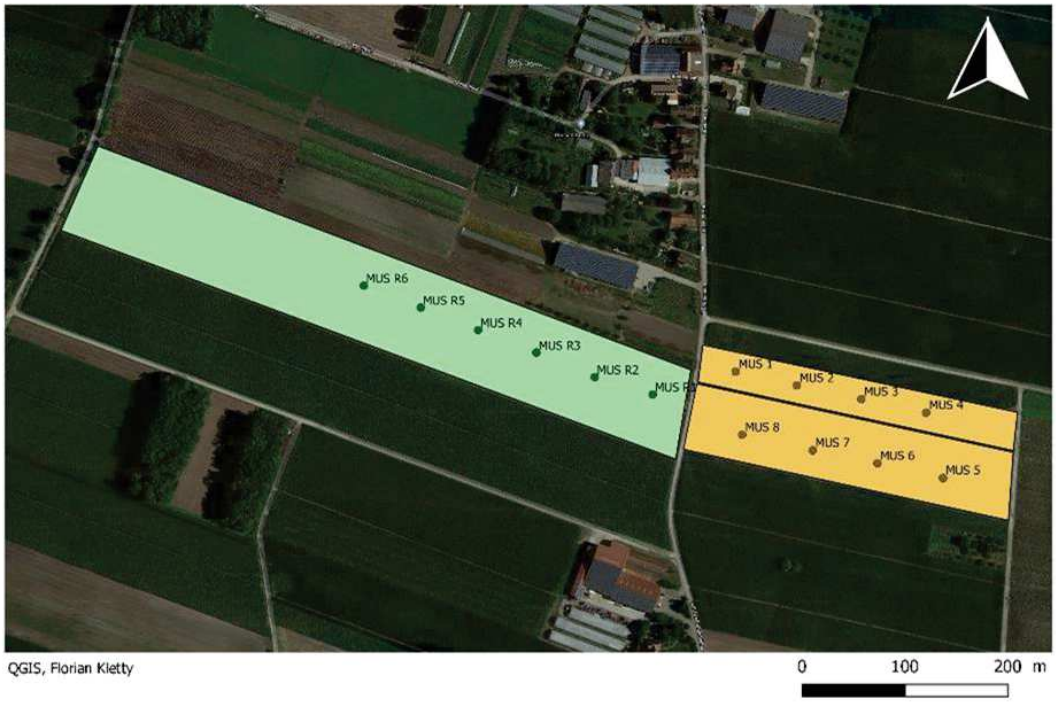


Figure 2 : Zone d'étude à Mussig, représentant les 1 parcelles en agriculture biologique et de conservation en vert, et les 2 parcelles en agriculture conventionnelle en jaune. Les points correspondent aux points de relevés où étaient placés les pièges '*Pitfall*'

La biodiversité de la faune épigée, ou plus précisément son activité dans les parcelles, a été mesurée au moyen de pièges de type '*pitfall*' ou pièges Barber. Ils consistaient en un pot en plastic de diamètre 115mm et hauteur 117mm placé dans la terre avec son ouverture à ras du sol, et empli au tiers d'eau saturée en sel et d'une goutte de produit vaisselle (pour abaisser la tension superficielle du mélange). Voir photo 1. Chaque pitfall a été couvert d'une grille (mailles de 18mm) placée 2 centimètres au-dessus du pot, afin d'éviter que des vertébrés ne tombent dans le piège ou que les invertébrés morts ne soient consommés par des prédateurs (musaraignes, oiseaux).

Photo 1 : Pitfall : piège à invertébrés constitué d'un pot de prélèvement rempli de liquide

Sur chaque site ont été effectuées 3 sessions de 3 semaines. La première session a été effectuée en mai 2018 juste après le semi du maïs, la seconde fin juin 2018, et la troisième fin-août-début septembre 2018. Chaque session a été scindée en 3 semaines de récolte des échantillons, un échantillon correspond donc à 7 jours de mesure. Cependant, seule l'analyse de 2 semaines de la première session a pu être réalisée jusqu'à présent et sera présentée par la suite. Pour cela, 4 échantillons par parcelle et par semaine ont été analysés.

Les échantillons récupérés au bout d'une semaine ont ensuite été rincés et conservés dans de l'alcool à 70°. Leur analyse a été effectuée au moyen d'une loupe binoculaire. Pour la détermination des échantillons, diverses sources ont été utilisées. Pour la détermination des espèces de *Carabidae* (les carabes), les clés de détermination de Freude, Harde, Lohse (2004 ; allemand) et Trautner et Geigenmüller (1987 ; bilingue allemand-anglais) ont principalement été utilisées, ainsi que des échantillons issus d'une collection élaborée suite à une étude dans des parcelles agricoles, aimablement prêtée par Henri Callot du Musée Zoologique de Strasbourg. La détermination a été effectuée à l'espèce pour les *Carabidae*, et aux précisions indiquées dans la Figure 3 pour les autres taxa.

Les variables issues de cette étude et utilisées pour la suite sont de 3 types :

- Des mesures d'abondances, pour différents taxa et à différents niveaux de précision (voir Figure X). L'abondance des taxa supérieurs inclus l'abondance des taxa inférieurs (par exemple l'abondance totale inclut l'abondance des *Coleoptera* qui inclut l'abondance des *Carabidae* qui inclut l'abondance de *Pterostichus melanarius*)
- Des valeurs de richesse :
    - La richesse totale : c'est, pour chaque échantillon, le nombre de taxon, à l'échelle la plus basse possible, pour lesquels au moins 1 individu a été dénombré.
    - La richesse des *Carabidae*, c'est-à-dire le nombre d'espèces de Carabidae pour lesquelles au moins 1 individu a été dénombré.

- Une valeur d'Evenness (terme anglais conservé ici), qui est un indice de diversité renseignant sur la répartition des espèces (ou taxa à l'échelle la plus basse possible dans notre cas), permettant de renseigner si la composition est plutôt équitable entre espèces (taxa ; Evenness tend vers 1) ou si une ou quelques espèces (taxa) dominent (Evenness tend vers 0).

L'Evenness a été calculée d'après l'indice E_{var} proposé par Smith & Wilson (1996).

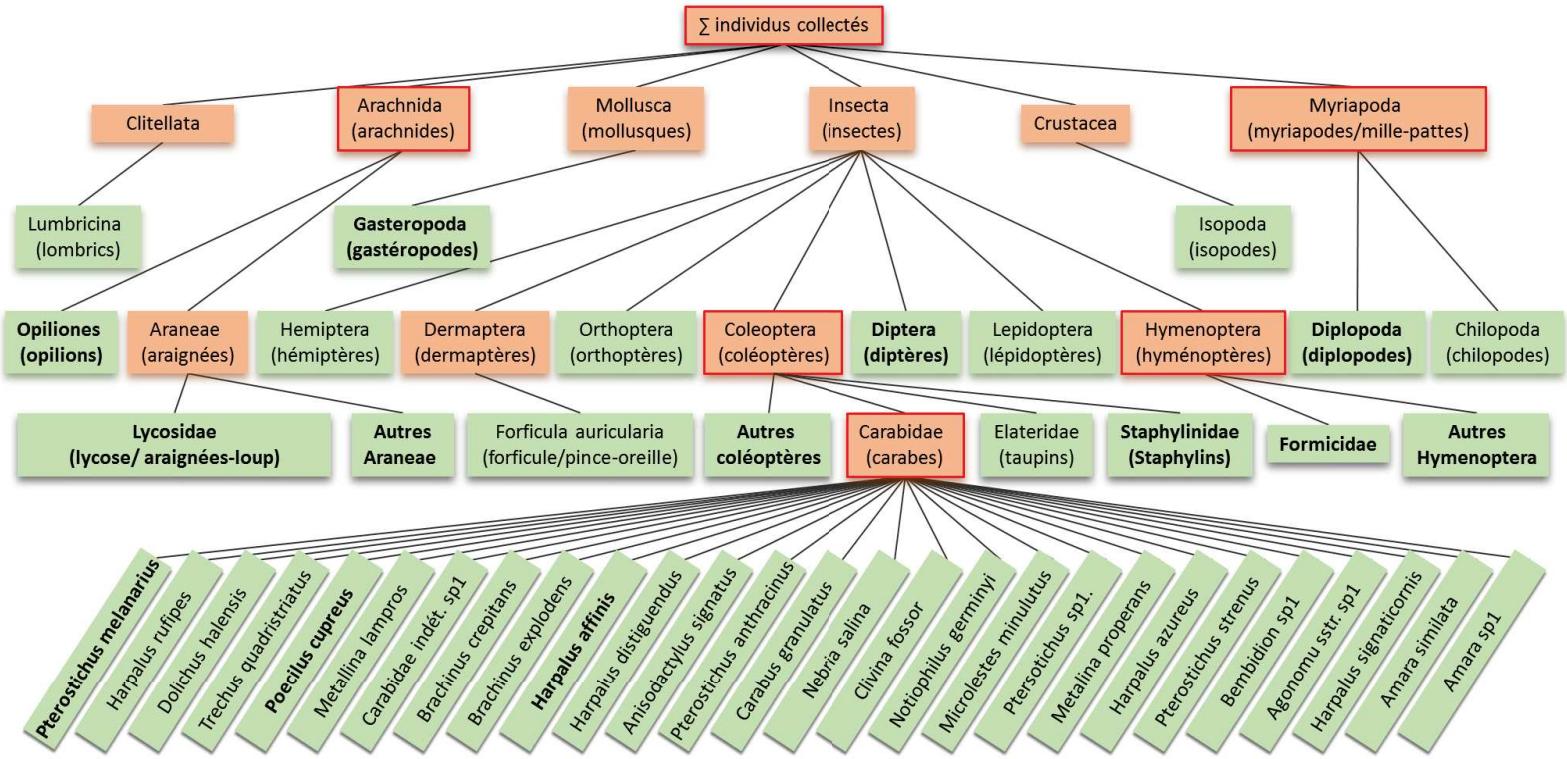


Figure 3 : Taxa déterminés lors de l'identification des échantillons de faune épigée issus des différentes parcelles. En vert les taxa correspondant à la détermination la plus fine effectuée pour les échantillons correspondants, en 'saumon' les taxa intermédiaires. En gras sont représentés les taxa identifiés dans au moins ¼ des échantillons. Les taxa encadrés de rouge sont les principaux taxa supérieurs identifiés, utilisés dans la première ACP (voir ci-après).

Les données résultant de la détermination des échantillons ont été analysées au moyen d'une Analyse en Composantes Principales (ACP). L'ACP est une méthode d'analyse permettant de représenter dans un espace à quelques dimensions la variabilité de nombreux facteurs, pour différents individus/échantillons. Les différents facteurs sont plus ou moins bien corrélés à chaque dimension en fonction de la part de variance dont ils sont responsables, pour chaque dimension.

Deux analyses différentes sont proposées ici :

- Une première analyse où les facteurs utilisés pour créer l'ACP sont des variables résumées des mesures de biodiversité des parcelles, à savoir des mesures de richesse (richesse totale et richesse des carabes), l'Evenness et les abondances des principaux taxa supérieurs (encadrés en rouge sur la figure 3 : abondance des coléoptères, des carabes, des arachnides, des hyménoptères, des myriapodes et de l'ensemble des individus). Les autres variables sont uniquement présentes en tant que variables supplémentaires et ne participent pas à la création de l'ACP.
- Une seconde analyse prend en compte tous les taxa 'inférieurs' (du degré le plus bas ayant été déterminé, cf. taxa en vert sur la figure 3) pour lesquelles il y a au moins ¼ d'occurrence, c'est-à-dire qu'au moins un individu est retrouvé dans au moins 12 des 48 échantillons analysés (cela correspond aux 13 taxa en gras sur la figure 3).

Une analyse sur l'ensemble des taxa semble moins pertinente car l'ACP serait effectuée sur 45 variables au lieu de 13, ce qui engendrerait une forte augmentation de la variabilité du jeu de données et rendrait l'analyse moins claire. Le jeu de donnée étant relativement restreint (2 dates différentes, 1 à 2 parcelles par pratique agricole, 4 pitfalls analysés par parcelle), l'absence d'individus dans certains échantillons, pour les taxa les plus rares, risquerait d'être plus lié à la stochasticité qu'à un réel effet des conditions expérimentales.

ACP1 Avec variables résumées

La dimension 1 de l'ACP explique près de la moitié de la variation observée dans le jeu de données (Figure 4, Tableau 1). Les 2 premières dimensions expliquent près de 2/3 (64%) de la variabilité. La dimension 5 semble peu intéressante : elle explique relativement peu de variabilité supplémentaire et aucune variable n'est fortement corrélée à cette dimension, ni majoritairement décrite par elle (Figure 4). Les 4 premières dimensions expliquent 86% de la variabilité. Elles vont être explorées ci-après, mais les 2 premières permettent déjà d'expliquer la majeure partie de la variabilité dans les données.

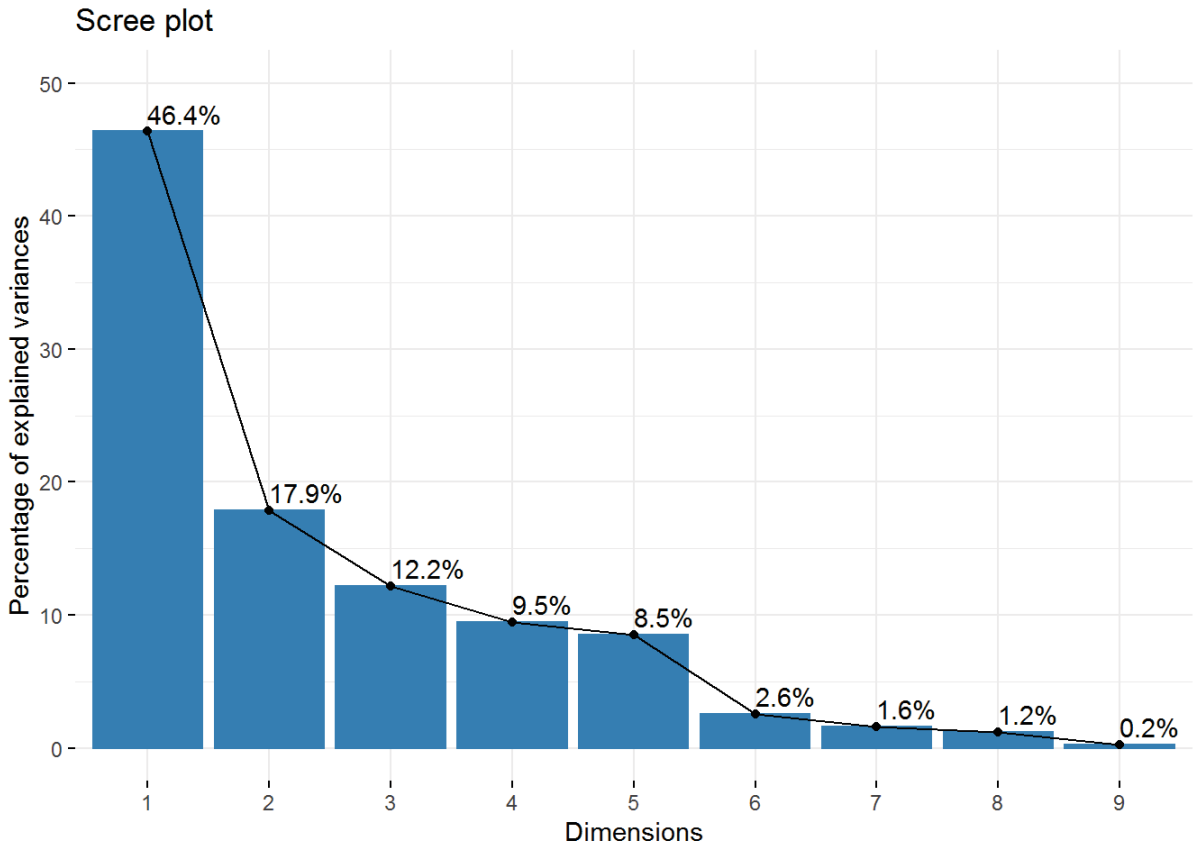


Figure 4 : Variance expliquée en fonction des dimensions

	Dim1 (46,4%)		Dim2 (17,9%)		Dim3 (12,2%)		Dim4 (9,5%)		Dim5 (8,5%)	
	R^2	p-val,	R^2	p-val,	R^2	p-val,	R^2	p-val,	R^2	p-val,
Pratique	**0,44**	<0,001	0,19	0,008	**0,46**	<0,001	NS		0,13	0,042
Parcelle	**0,52**	<0,001	0,34	0,003	**0,48**	<0,001	0,28	0,015	NS	
Date	NS		0,27	<0,001	0,11	0,023	NS		NS	
Commune	0,18	0,003	NS		0,22	<0,001	NS		0,10	0,026
Pitfall	**0,84**	<0,001	NS		NS		NS		NS	

Tableau 1 : Corrélation et significativité des variables qualitatives supplémentaires en fonction des dimensions

L'ACP permet de visualiser chaque échantillon dans des dimensions permettant au mieux d'expliquer leur variabilité, en fonction des facteurs utilisés pour créer l'ACP (facteurs quantitatifs, voir précédemment). La corrélation de chaque facteur avec chaque dimension peut être représentée. D'autres facteurs, non utilisés pour créer l'ACP, peuvent également être représentés, ce sont les variables supplémentaires, quantitatives ou qualitatives.

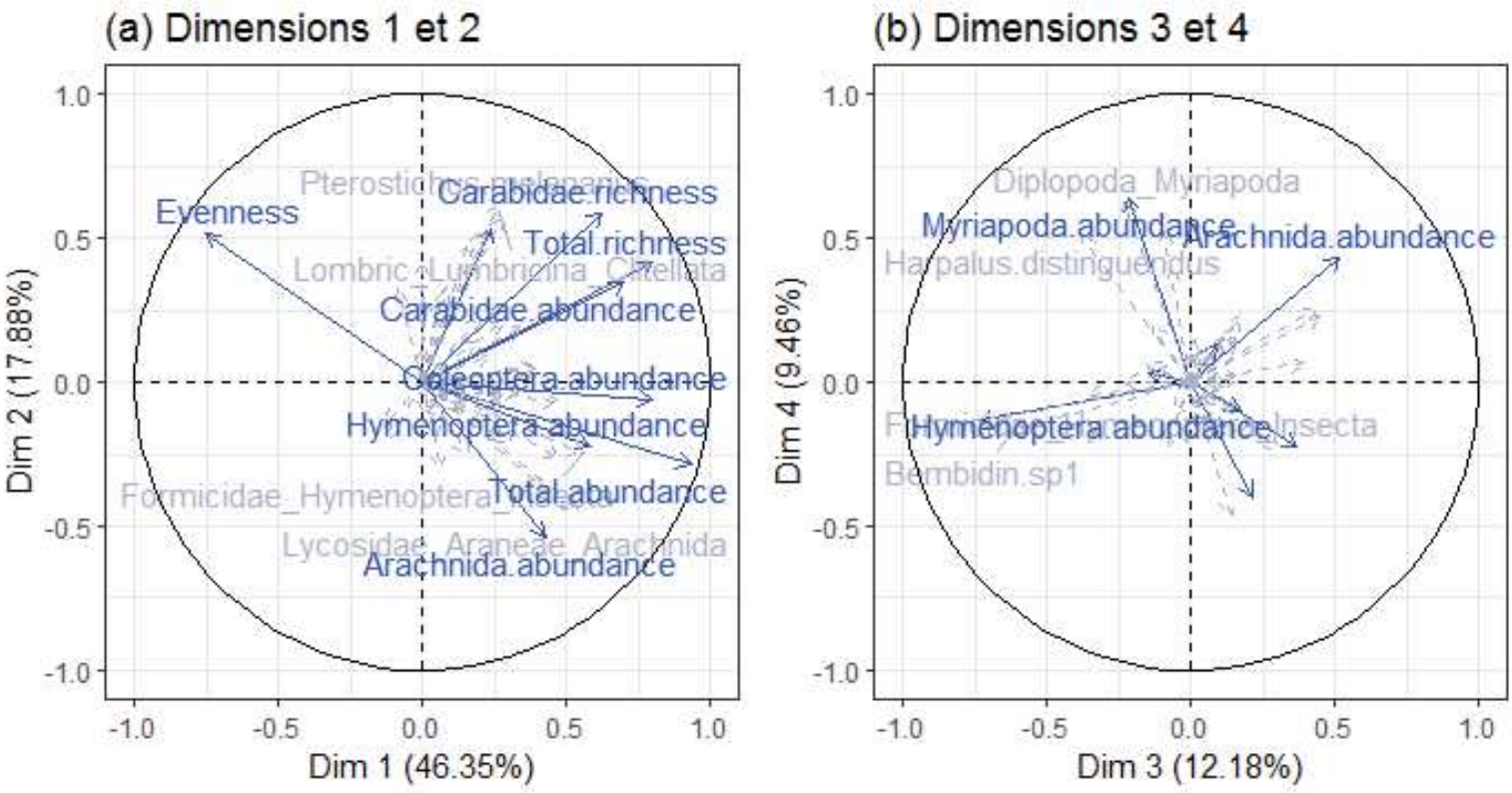


Figure 5 : Graphe des variables de l'ACP1. Représentation de la corrélation des différentes variables quantitatives sur les dimensions 1 et 2 de l'ACP (a) ou 3 et 4 (b). Les varaibles ayant servi à la construction de l'ACP sont réprésentées en bleu, les variables quantitatives supplémentaires sont indiquées en couleur atténuée.

L'Evenness, la richesse totale, celle des Carabidae et l'abondance totale sont les principales variables corrélées aux 2 1ères dimensions de l'ACP (Figure 5a.). L'Evenness est inversement corrélée à l'abondance totale, et toutes les deux ne semblent pas corrélées à la richesse totale ou à celle des Carabidae. L'abondance des arachnides ne semble pas non plus corrélée à celle des carabes, ni à la richesse totale. À ce sujet, il faut garder à l'esprit que les arachnides ont uniquement été séparés en 3 groupes, ils ne peuvent donc pas grandement contribuer à la richesse mesurée. L'abondance des hyménoptères est fortement liée à la 3ème dimension, tandis que la 4ème est plutôt liée à l'abondance des myriapodes (Figure 5b.). Certaines variables quantitatives supplémentaires sont corrélées de manière importante aux dimensions représentées, bien qu'elles n'aient pas contribué à la création de ces dimensions. Cela permet notamment de voir que l'abondance de certains taxa supérieurs est fortement corrélée à l'abondance d'un taxon inférieur. Cela peut sembler trivial pour les diplopodes et les fourmis, car ces taxa sont respectivement les principaux représentants des myriapodes et des hyménoptères dans le jeu de données. Cependant l'abondance des arachnides est fortement corrélée à celle des lycoses, alors que 2 autres taxa (les opilions et les autres arachnides) sont également fortement représentés dans les échantillons.

En plus des variables quantitatives supplémentaires, il est possible de représenter les variables qualitatives supplémentaires et d'analyser leur corrélation dans les différentes dimensions. Ces variables qualitatives sont :

- Les pratiques agricoles
- Les parcelles
- La date des relevés
- La commune / site d'étude
- Le numéro de pitfall (piège), c'est-à-dire le point de relevé au sein de la parcelle

La parcelle est significativement corrélée aux 4 premières dimensions et les pratiques agricoles le sont dans les 3 premières dimensions (Tableau 1, Figures 7 et 8). La corrélation entre la parcelle et les dimensions 1 et 3 sont particulièrement élevées, ces deux dimensions sont donc représentées, ainsi que la variable 'parcelle', sur la figure 6 c.

Dans la figure 6a., Les parcelles et leurs pratiques associées sont significativement séparées suivant une diagonale aux deux 1ères dimensions, avec d'un côté les parcelles aux pratiques intensives, représentées par une forte Evenness de la faune, et de l'autre les parcelles 'innovantes', représentées par une forte abondance totale (ainsi qu'en Coléoptères et en Arachnides)

La 3ème dimension permet de voir que la faune présente dans la parcelle MusR est différente de celle des parcelles SchK1 et SchK2 (en no-till), et que cela est lié à une forte abondance en hyménoptères (fourmis).

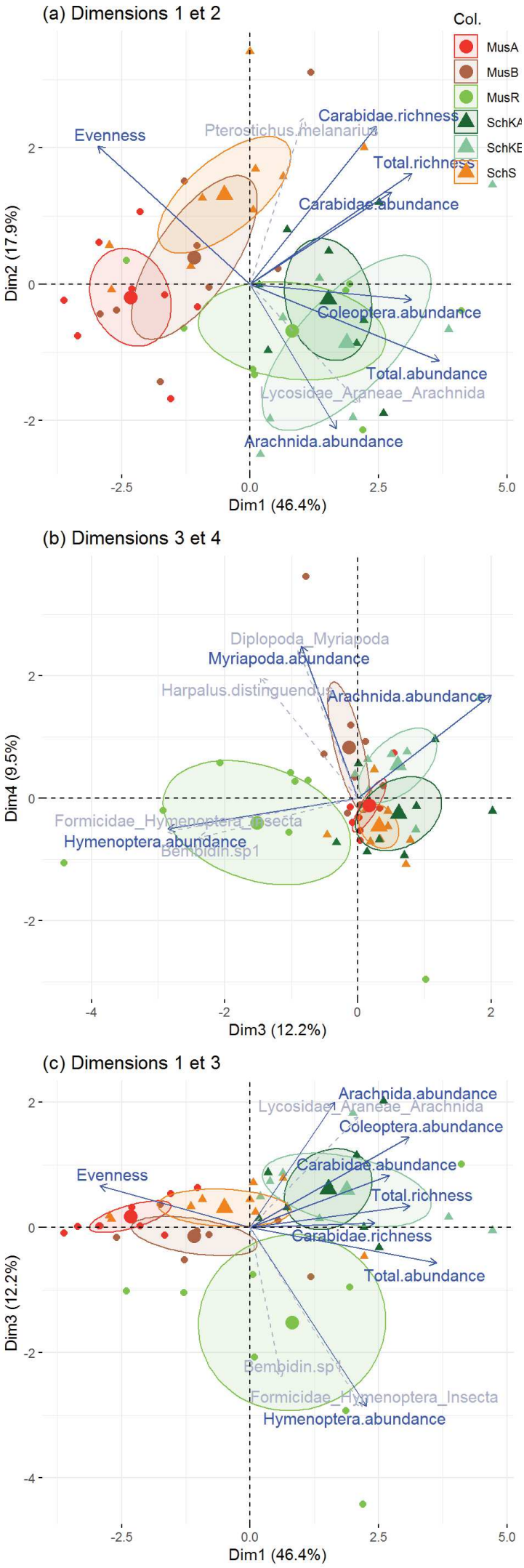


Figure 6 : Représentation des échantillons et des variables suivant les différentes dimensions de l'ACP et en fonction de la parcelle. Les barycentres des données par parcelle sont représentés avec des points de taille plus importante, et leur intervalle de confiance à 95% est représenté sous forme d'ellipse. La couleur verte correspond aux parcelles en agriculture de conservation tandis que le rouge, orange et brun indiquent les parcelles en agriculture conventionnelle. Les triangles indiquent les parcelles du site de Schirrhein tandis que les ronds indiquent les parcelles du site de Mussig.

Graphs autres variables

Dimensions 1 et 2

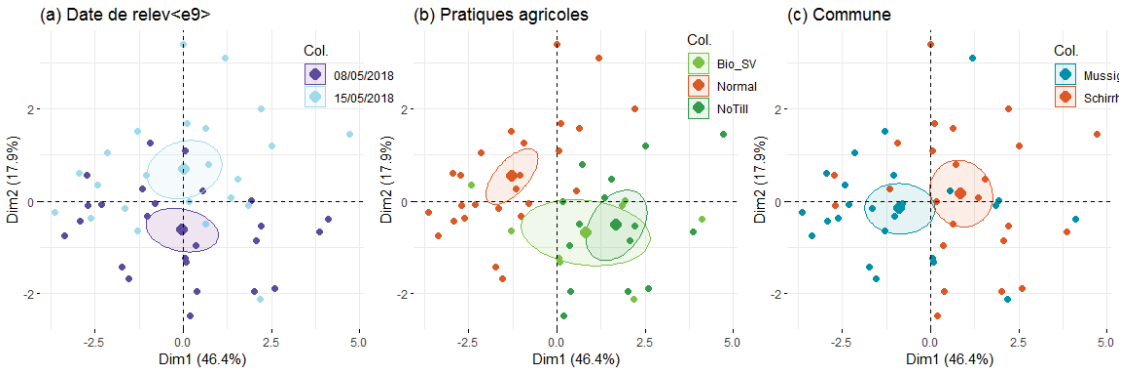


Figure 7 : Représentation des échantillons et des variables suivant les dimensions 1 et 2 de l'ACP et en fonction de différentes variables qualitatives. Les barycentres des données par variable qualitative sont représentés avec des points de taille plus importante, et leur intervalle de confiance à 95% est représenté sous forme d'ellipse.

Dimensions 3 et 4 :

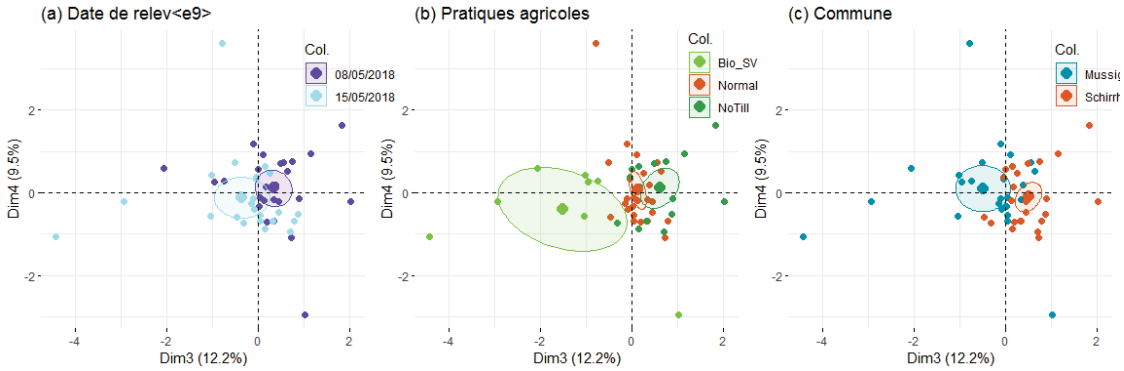


Figure 8 : Représentation des échantillons et des variables suivant les dimensions 3 et 4 de l'ACP et en fonction de différentes variables qualitatives. Les barycentres des données par variable qualitative sont représentés avec des points de taille plus importante, et leur intervalle de confiance à 95% est représenté sous forme d'ellipse.

L'analyse des autres variables qualitatives supplémentaires, en plus des observations déjà effectuées, montre que la date du relevé a une influence suivant les dimensions 2 et 3, et la commune suivant la dimensions 3 (Figure 7 et 8, tableau 1.)

ACP2 avec principaux taxa

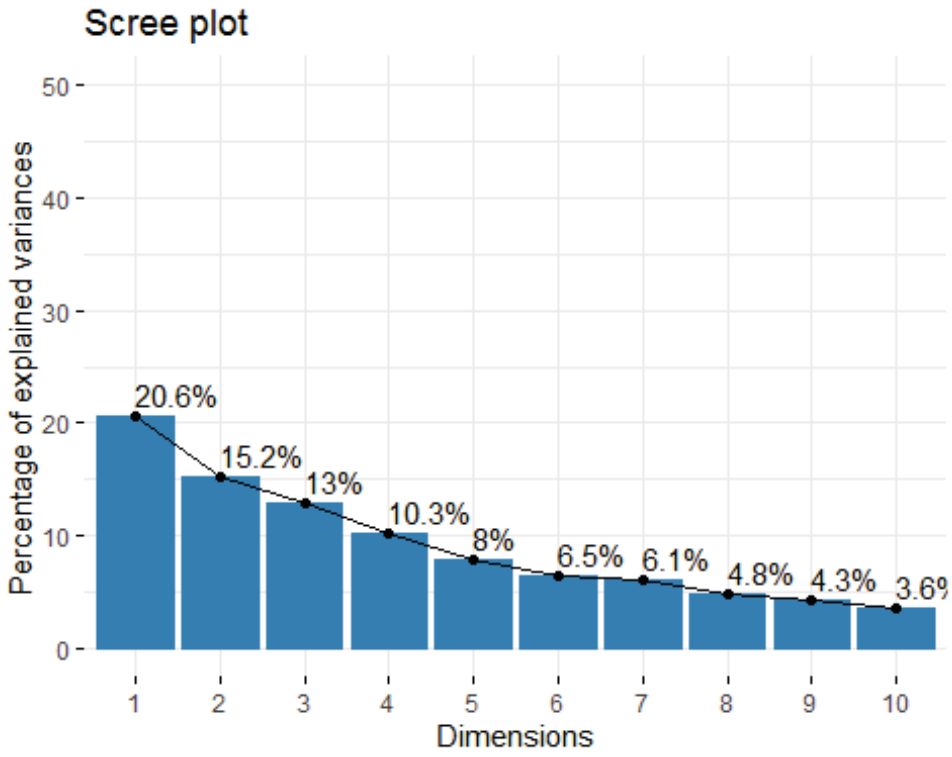


Figure 9 : Variance expliquée en fonction des dimensions de l'ACP2

Les premières dimensions décrivent une part bien moins importante de la variabilité que pour l'ACP1 (Figure 9). Les deux 1ères décrivent seulement 36% de la variabilité, et les 4 premières 59%.

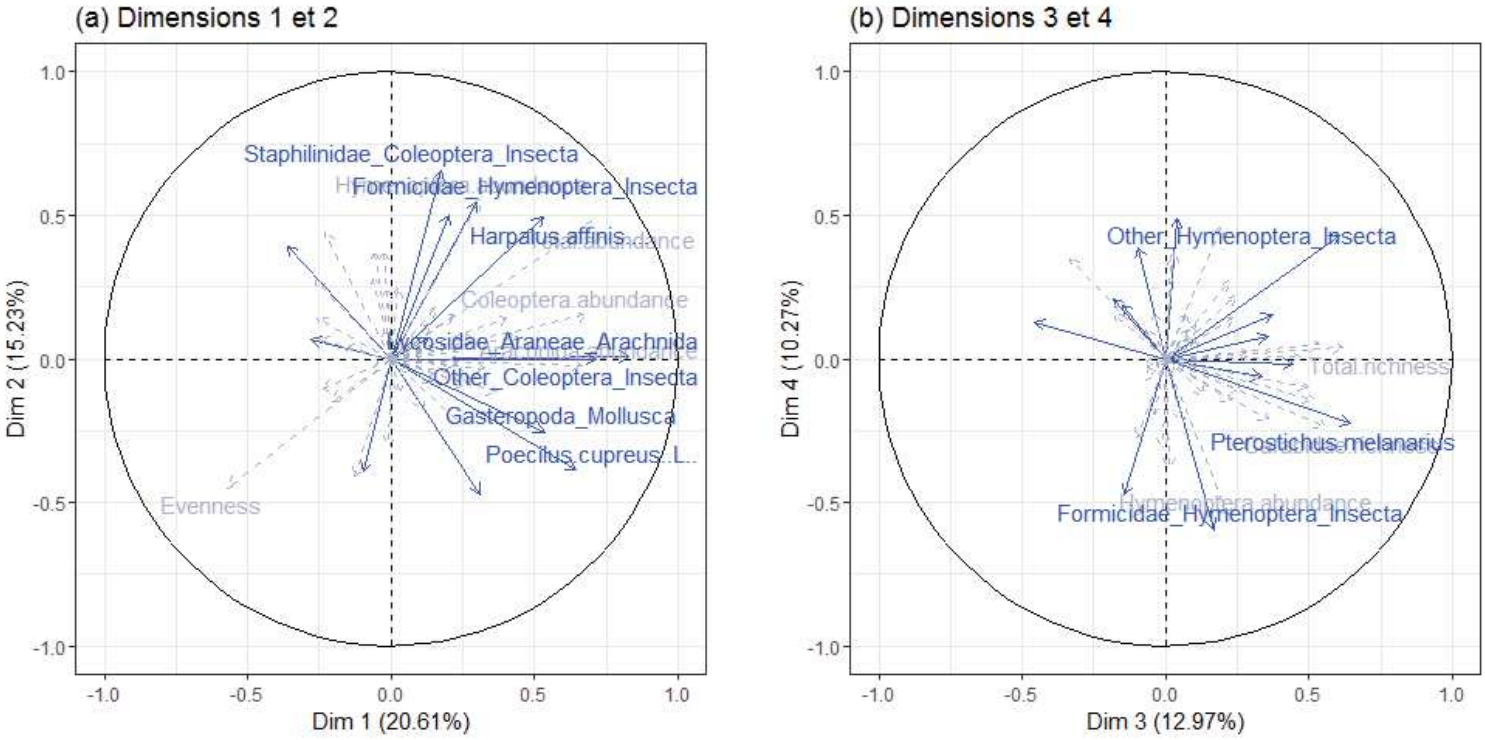


Figure 10 : Graphe des variables de l'ACP2. Représentation de la corrélation des différentes variables quantitatives sur les dimensions 1 et 2 de l'ACP (a) ou 3 et 4 (b). Les varaibles ayant servi à la construction de l'ACP sont réprésentées en bleu, les variables quantitatives supplémentaires sont indiquées en couleur atténuée.

	Dim1 (20,6%)		Dim2 (15,2%)		Dim3 (13,0%)		Dim4 (10,3%)		Dim5 (8,0%)	
	R^2	p-val.	R^2	p-val.	R^2	p-val.	R^2	p-val.	R^2	p-val.
Pratiques	**0,81**	<0,001	**0,43**	<0,001	NS		0,14	0,032	NS	
Parcelle	**0,84**	<0,001	**0,64**	<0,001	NS		0,31	0,007	NS	
Date	NS		NS		0,36	<0,001	0,10	0,030	NS	
Commune	**0,43**	<0,001	0,24	<0,001	NS		NS		NS	
Pitfall	**0,90**	<0,001	**0,82**	<0,001	NS		NS		NS	

Tableau 2 : Corrélation et significativité des variables qualitatives supplémentaires en fonction des dimensions de l'ACP2

Parmi les différentes variables utilisées pour créer l'ACP, l'abondance en Lycoses et en 'autres coléoptères' (coléoptères hors carabes, staphylins et taupins) sont fortement corrélées ($Cos^2 > 0.71$) à la dimension 1 de l'ACP, l'abondance en staphylins à la dimension 2 ($cos^2 = 0.66$), et celles de *Pterostichus melanarius* et des hyménoptères hors fourmis à la dimension 3 ($cos^2 > 0.6$). On observe que bien que n'ayant pas contribué à la construction de l'ACP, l'Evenness et l'abondance totale sont fortement corrélées aux dimensions 1 et 2 ($0.45<cos^2<0.71$), et sont inversement corrélées entre elles.

Graphs généraux

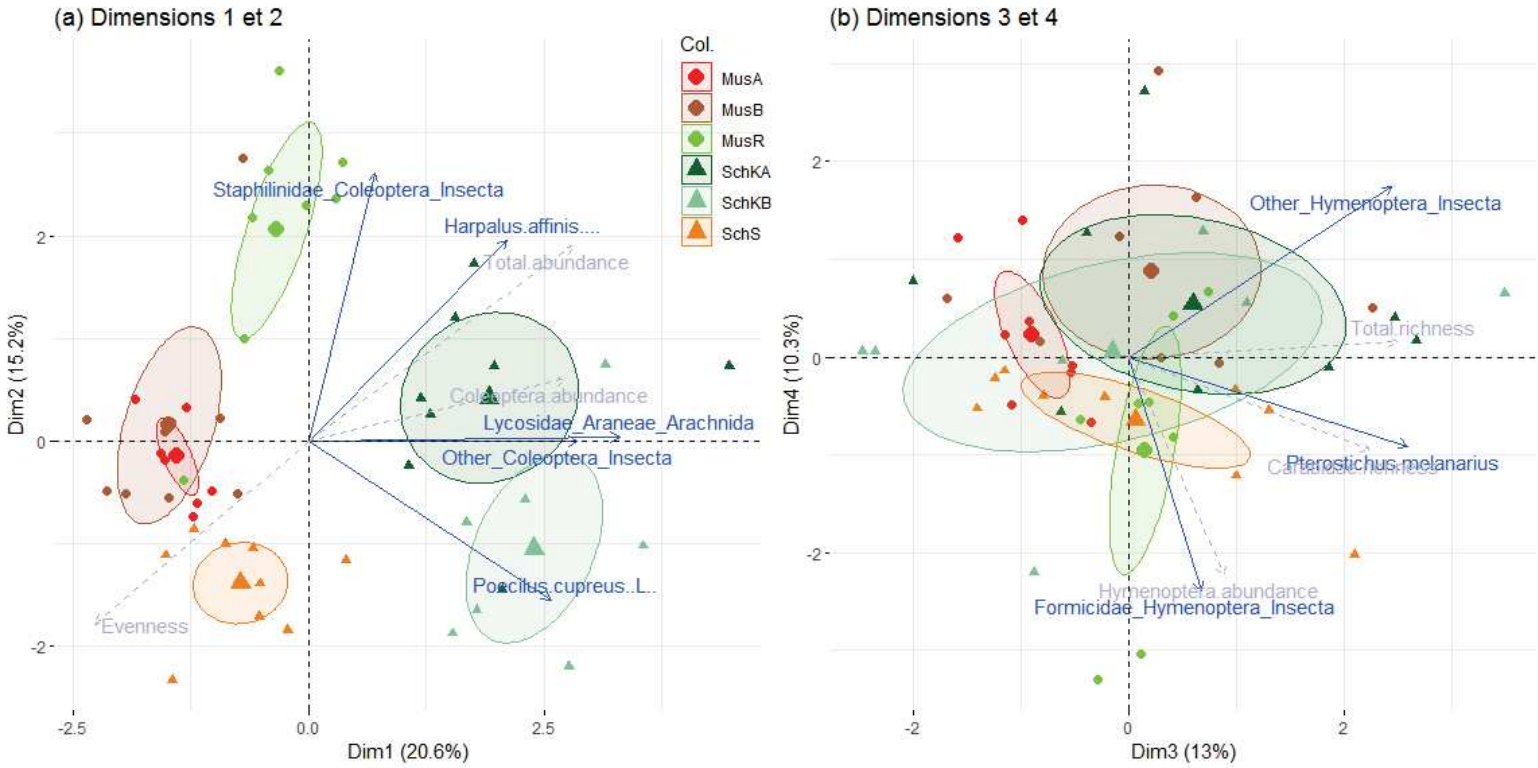


Figure 11 : Représentation des échantillons et des variables suivant les différentes dimensions de l'ACP2 et en fonction de la parcelle. Les barycentres des données par parcelle sont représentés avec des points de taille plus importante, et leur intervalle de confiance à 95% est représenté sous forme d'ellipse. La couleur verte correspond aux parcelles en agriculture de conservation tandis que le rouge, orange et brun indiquent les parcelles en agriculture conventionnelle. Les triangles indiquent les parcelles du site de Schirrhein tandis que les ronds indiquent les parcelles du site de Mussig.

Cette ACP est composée de dimensions qui expliquent une part plus faible de la variabilité des données, mais certaines variables qualitatives supplémentaires sont plus fortement corrélées aux dimensions que lors de l'ACP1 (Tableau 2). C'est notamment le cas de la parcelle et des pratiques agricoles, toutes deux corrélées à plus de 40% avec les deux 1ères dimensions, et même à plus de 80% avec la 1ère.

Ainsi la figure 11 montre que sur les 2 premières dimensions de cette seconde ACP, les parcelles sont fortement séparées les unes des autres (sauf pour Mus A et B). On retrouve dans toute la moitié à droite les parcelles en agriculture de conservation, caractérisées par une abondance élevée en différents taxa en fonction des parcelles, et dans la partie en bas à gauche les parcelles en agriculture intensives, caractérisées par une faible abondance de la faune et une forte Evenness (bien que l'Evenness n'ait pas contribué à la construction de ces dimensions). MusR est caractérisée plutôt par une forte abondance en staphylins et *Harpalus affinis*, alors que SchK A et B le sont par une forte abondance en lycoses, *Poecillus cupreus* et autres coléoptères.

Les communes sont séparées dans les dimensions 1 et 2 selon une diagonale en haut à gauche pour Mussig et en-bas à droite pour Schirrhein, commune qui semble caractérisée par l'abondance de

Poecilus cupreus (Figures 11a et 12b) La date de relevé est séparée suivant les dimensions 3 et 4, avec le 15 mai qui est corrélée avec une plus forte abondance de *Pterostichus melanarius* et une plus grande richesse (en carabes et totale) que le 8 mai (Figures 11b et 13a).

Graphs autres variables

Dimensions 1 et 2

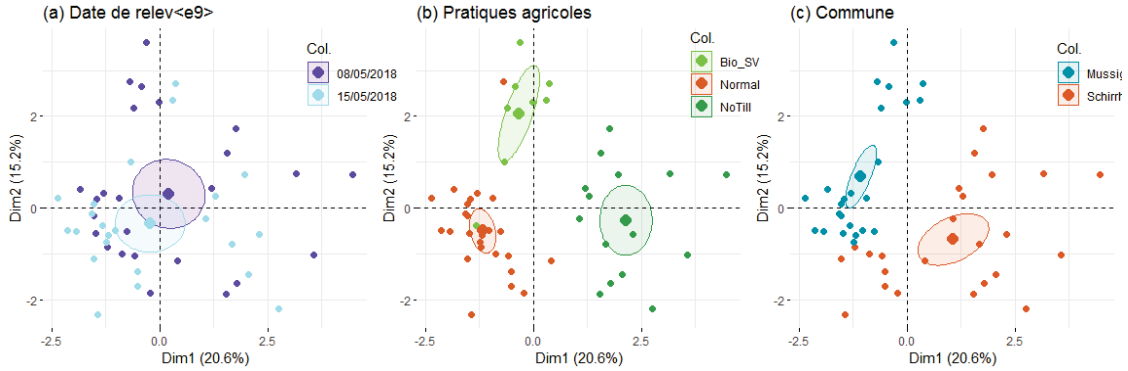


Figure 12 : Représentation des échantillons et des variables suivant les dimensions 1 et 2 de l'ACP et en fonction de différentes variables qualitatives. Les barycentres des données par variable qualitative sont représentés avec des points de taille plus importante, et leur intervalle de confiance à 95% est représenté sous forme d'ellipse.

Dimensions 3 et 4 :

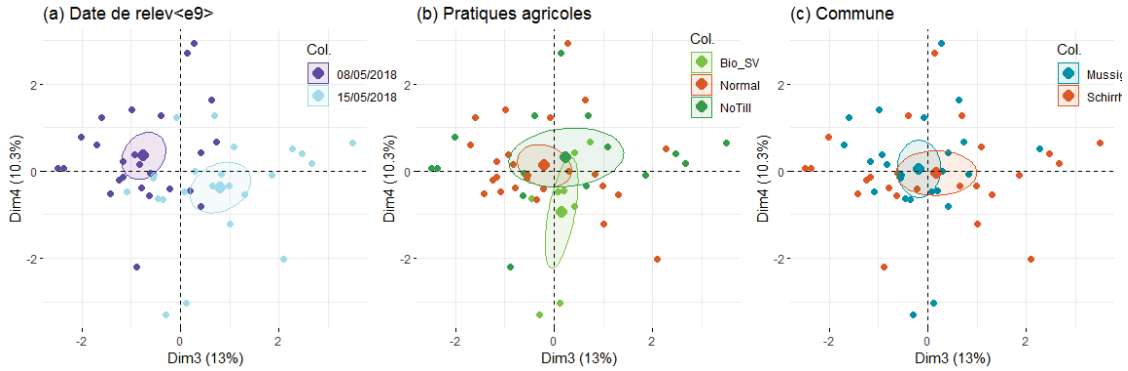


Figure 13 : Représentation des échantillons et des variables suivant les dimensions 1 et 2 de l'ACP et en fonction de différentes variables qualitatives. Les barycentres des données par variable qualitative sont représentés avec des points de taille plus importante, et leur intervalle de confiance à 95% est représenté sous forme d'ellipse.

Discussion

Les pratiques agricoles ont donc une forte influence sur la faune qui est présente dans les parcelles agricoles, et ce suivant les deux méthodes d'analyse utilisées. C'est principalement l'abondance qui est impactée par les pratiques agricoles, et ce pour différents taxa comme pour l'abondance totale. Ce sont pour les parcelles en agriculture de conservation que des abondances élevées sont enregistrées, mettant en évidence l'intérêt de ces pratiques pour la faune épigée.

Certains taxa tels que *Harpalus affinis* et les araignées ont une abondance qui semble particulièrement importante en agriculture de conservation. *Harpalus affinis* fait d'ailleurs partie des carabes que Kromp (1999) propose comme indicateur de systèmes en agriculture biologique. Dans cette publication, il indique *Pterostichus melanarius* comme indicateur de l'agriculture conventionnelle, ce qui est cohérent avec nos résultats (Figure 6a, cette espèce est bien représentée par la dimension 2 et plutôt corrélée avec les parcelles en agriculture conventionnelle).

L'Evenness est corrélée aux pratiques agricoles, de manière inversement corrélée à l'abondance et elle est donc plus élevée dans les parcelles conventionnelles. Il semble ainsi que les pratiques agricoles intensives entraînent une répartition de l'abondance entre les espèces plus équitable, tandis que les pratiques en agriculture de conservation créent plus de dominances de certaines espèces ou certains groupes d'espèces. La richesse totale semble quant à elle peu liée à ces deux indices. L'opposition entre Evenness et abondance, ainsi qu'un lien faible ou absent entre richesse et Evenness, a également été montré dans l'autres études scientifiques, notamment sur de larges jeux de données en milieux agricoles (Bock *et al.*, 2007; Dainese *et al.*, 2019). Bien que je n'aie pas déterminé les différents taxa avec le même degré de précision, l'Evenness semble une mesure pertinente de la biodiversité et permet d'obtenir des résultats cohérents avec les données présentes dans la littérature.

Les araignées son importantes dans la régulation des ravageurs des cultures (Badenhausser *et al.*, 2020). Leur forte abondance permet de penser qu'elles permettent de réguler les populations de ravageur dans les parcelles en agriculture de conservation étudiées. Les carabes sont également identifiés comme régulateurs des ravageurs des cultures (Badenhausser *et al.*, 2020; Renkema *et al.*, 2014; Rouabah *et al.*, 2014), mais je n'ai pas identifié une abondance globale en *Carabidae* plus forte entre les pratiques étudiées.

La diversité des habitats environnants et la structure du paysage ont une influence sur les communautés d'invertébrés retrouvés dans les parcelles agricoles (*e.g.* Liu *et al.*, 2015). J'ai réalisé cette étude sur des parcelles adjacentes afin de limiter les différences liées au paysage environnant, mais il serait tout de même intéressant de prendre cet élément en compte. Étant donné que seule une ou deux parcelles par pratique agricole a été étudiée sur chaque site, la généralisation des résultats obtenus est limitée.

Le protocole utilisé ne permet pas de comparer les deux modèles en agriculture de conservation, ni le modèle en agriculture conventionnelle avec lutte biologique par rapport au modèle conventionnel classique. En effet, la distance séparant les sites et le faible nombre de parcelles sont des facteurs confondants.

Ces résultats ont été obtenus suite aux analyses des données du mois de mai, c'est-à-dire peu après le semi du maïs. Il serait intéressant de compléter ces données en analysant les autres échantillons récoltés. Certains effets pourraient être accentués, notamment l'intérêt du modèle bio en agriculture de conservation. En effet, ce modèle repose sur une gestion des adventices au moyen d'un travail du sol certes superficiel mais répétitif qui peut perturber la faune du sol, et qui est effectué avant le semis et jusqu'à quelques semaines après. Ainsi, les bénéfices de ce modèle agricole pour la faune par rapport au modèle conventionnel pourraient être bien plus importants au début ou à la fin de l'été.

Conclusion et liens avec le Grand hamster

J'ai donc pu montrer à travers cette étude que les parcelles en agriculture de conservation favorisaient la biodiversité à travers une augmentation de l'abondance des espèces présentes. Les pratiques agricoles mises en place dans les parcelles étudiées consistaient notamment en la maximisation des couverts végétaux (et l'utilisation de couverts végétaux diversifiés), un travail du sol réduit ainsi que la faible utilisation ou l'absence de pesticides. En plus d'être directement bénéfique au hamster à travers l'augmentation de la diversité alimentaire végétale et la limitation de la perturbation de son environnement, ces pratiques permettent d'augmenter l'abondance des invertébrés présents. Cela permet donc d'augmenter la ressource alimentaire disponible pour ce rongeur, surtout en termes de qualité, les invertébrés constituant une source protéique importante.

3. Production agricole, restauration de la biodiversité et bien-être humain

Cette partie correspond à une première version d'une revue de la littérature. Elle a vocation à être synthétisée et complétée avant d'envisager une publication. C'est en même temps une discussion et une ouverture à cette thèse, qui questionne les possibilités de mise en place de modèles agricoles différents qui seraient favorables au hamster et à la biodiversité, se penche sur les moyens pour y arriver et les défis que cela représente.

Agricultural production, biodiversity enhancement and human well-being: link their issues to get them all.

Production agricole, restauration de la biodiversité et bien-être humain : lier leurs problématiques pour bénéficier à chacun d'entre eux

Contenu

Introduction

Agroécosystème et pratiques agricoles

- Services écosystémiques
- Sol
- Type de cultures
- Couverts végétaux
- Cultures associées
- Réduction des pesticides et intrants
- Habitats semi-naturels
- Elevage

Agricultures alternatives

- Des modèles agricoles alternatifs
- Comment la biodiversité peut bénéficier de ces modèles agricoles
- Comment les agriculteurs peuvent bénéficier de ces modèles agricoles
- Comment les humains peuvent bénéficier de ces modèles agricoles

Quels sont les aides et les obstacles à une prise en compte simultanée de l'agriculture, de la biodiversité et de la société ?

- Transition agricole
- Connaissances
- Soutien des consommateurs
- Externalités, lois et politiques

Conclusion

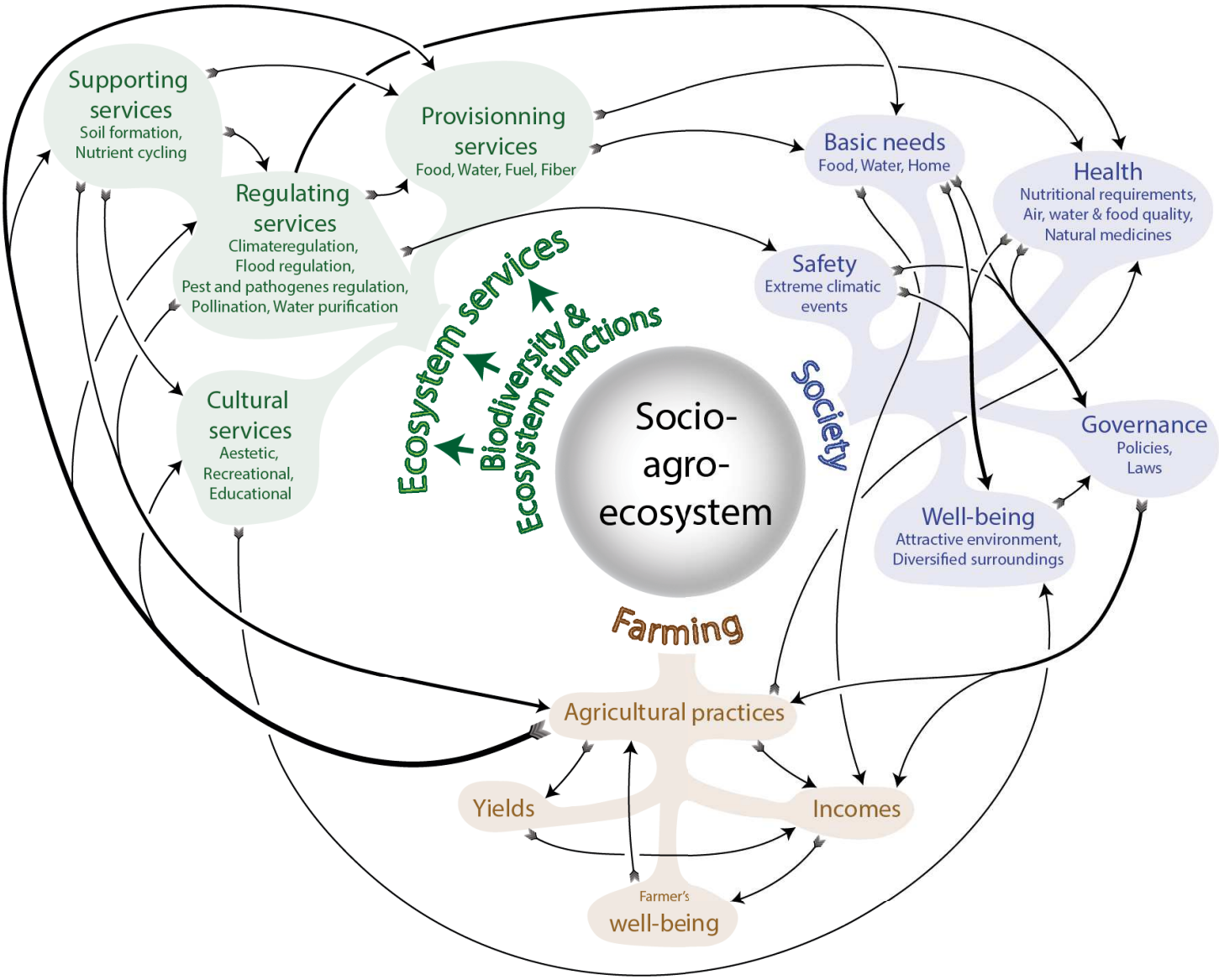


Figure 1 / résumé graphique : Composantes du socio-agroécosystème et interactions entre les différents éléments

Introduction

D'intenses modifications des pratiques et des milieux agricoles ont eu lieu au courant du siècle passé à travers le monde, et les impacts négatifs qui en découlent sont nombreux. La biodiversité liée aux milieux agricole s'est effondrée. La diversité des adventices des cultures a chuté de 50% dans les parcelles agricoles (Bretagnolle and Gaba, 2015). De nombreuses populations d'oiseaux liées aux milieux agricoles ont fortement régressé, mais aussi d'invertébrés tels que les insectes pollinisateurs (Benton *et al.*, 2002; Stanton *et al.*, 2018). L'utilisation des pesticides et autres produits chimiques est une cause majeure de ces phénomènes (Geiger *et al.*, 2010; Goulson *et al.*, 2015). Ces produits mettent en danger diverses populations, de manière directe et par une contamination diffuse de l'ensemble de l'écosystème (Humann-Guilleminot *et al.*, 2019; Joy and Chakravorty, 1991; Pelosi *et al.*, 2021). Outre les produits utilisés, il y a eu une uniformisation et une perte de la diversité des milieux qui formaient les paysages agricoles (Stoate *et al.*, 2001). Cette agriculture industrielle et intensive

qui s'est développée menace également la santé et la pérennité des sols agricoles, en diminuant leur activité biologique, dégradant leur structure et en les érodant, menaçant au passage l'avenir de la production agricole (Amundson *et al.*, 2015; Kopittke *et al.*, 2019; Smith *et al.*, 2016).

Les écosystèmes et la biodiversité ne sont pas les seuls à être affectés par ces modifications agricoles. La santé humaine est mise en danger par les pesticides et autres intrants, la nourriture industrielle, la surconsommation de viande, les antibiotiques, etc. (Chan et al., 2020; Horrigan Leo et al., 2002). Le bien-être humain est modifié par les effets négatifs liés à l'industrialisation de l'agriculture, notamment la modification des paysages agricoles (Fischer and Lindenmayer, 2007; Meeus, 1993).

La situation de la biodiversité, des écosystèmes et du climat est telle qu'il est urgent de développer une agriculture qui soit plus durable et qui ne compromette pas les possibilités d'une vie dans de bonnes conditions pour les générations futures (Foley *et al.*, 2011; Gomiero *et al.*, 2011). C'est de plus en plus ce que réclame la société, mais ces revendications entraînent un clivage entre les citoyens et le monde agricole, générant de nombreuses tensions (Ploeg, 2020). Alors comment envisager un avenir pour l'agriculture qui permette une production agricole en respectant les agriculteurs, les besoins et le bien-être humain ainsi que la biodiversité, et ce de manière durable ? Des modèles et des pratiques agricoles en marge de l'agriculture industrialisée et productiviste existent et se développent (Duru *et al.*, 2015a; Struik and Kuyper, 2017; Valenzuela, 2016). Ils prennent en compte le lien entre l'agriculture et les écosystèmes agricoles (agroécosystèmes), ainsi que les besoins et le fonctionnement de la société, c'est-à-dire qu'ils intègrent les paramètres de l'ensemble du socio-agroécosystème (ou socioécosystème agricole).

Bien que ces modèles et pratiques agricoles alternatifs aient déjà été listés dans d'autres publications, ces dernières se sont principalement attelées à montrer la nécessité de leur mise en place (Gomiero *et al.*, 2011; Struik and Kuyper, 2017; Valenzuela, 2016), ou à proposer un cadre méthodologique et conceptuel pour leur développement (Duru *et al.*, 2015a). Nous proposons ici de faire le lien entre le fonctionnement des socio-agroécosystèmes, ces modèles et pratiques agricoles plus durables, et les bénéfices qu'ils peuvent apporter pour chaque composante du système (agricole, sociale et biodiversité). Nous aborderons les différentes pratiques, modèles et définitions d'agricultures qui peuvent remplir les objectifs énoncés, et nous évoquerons les obstacles et les aides possibles pour leur développement futur.

Agroécosystème et pratiques agricoles

Services écosystémiques

Le système agricole est composé de différents éléments qui sont en interaction et aboutissent à une production agricole. Ces éléments sont d'un côté les actions ou activités humaines qui agissent sur le système, et de l'autre les éléments et processus naturels. Ces derniers existent indépendamment de l'humain et nous pouvons les percevoir de manière positive ou négative vis-à-vis du but que nous recherchons. Lorsque ces éléments du système écologique ont une action bénéfique pour nous, on parle de services écosystémiques, dans le cas contraire de disservices (von Döhren and Haase, 2015). Les services écosystémiques ont été définis par le Millenium Ecosystem Assessment comme les bénéfices que les personnes obtiennent des écosystèmes (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). D'après cette définition, les systèmes écosystémiques ont été regroupés en 4 groupes : les services de provision (provisioning), de régulation (regulating), culturels (cultural) et de soutien (supporting)

(voir figure 1 pour des exemples de services pour chaque groupe, en lien avec l'agriculture). Les services de soutien sont des services qui permettent le bon fonctionnement des écosystèmes et des autres services écosystémiques. Leur bénéfice est donc indirect pour l'humain, et certains acteurs travaillant sur ces thématiques n'intègrent donc pas toujours ces services de support aux services écosystémiques, alors que les 3 autres groupes sont retrouvés de manière consensuelle (voir CICES, 2011; TEEB, 2010). Certaines critiques existent à propos des services écosystémiques, concernant notamment l'impact que peut avoir un focus sur ces concepts, mais ils permettent une meilleure prise en compte des écosystèmes et de la biodiversité, à travers un travail multidisciplinaire et universel (Schroter *et al.*, 2014). La prise en compte des services écosystémiques peut passer par leur monétarisation, mais ce n'est qu'un des multiples moyens existants (CICES, 2011; Schroter *et al.*, 2014).

La diversité des habitats et des espèces qu'ils abritent est un paramètre clé dans la production de services écosystémiques au sein de l'agroécosystème (Altieri, 1999). Les services écosystémiques peuvent être directement ou indirectement liés à la biodiversité. De manière générale, et bien qu'il puisse y avoir des exceptions, l'augmentation de la biodiversité entraîne l'augmentation des services écosystémiques (Isbell *et al.*, 2017; Schroter *et al.*, 2014).

Sol

Composantes et fonctionnement

La structure et la gestion des sols agricoles ont fait l'objet de nombreuses publications scientifiques, et notamment une revue de Bronick et Lal (2005), qui a synthétisé les informations suivantes. Les sols sont principalement caractérisés par leur texture, c'est-à-dire leur granulométrie, leur composition en argiles, leur teneur en matière organique, leur pH, leur porosité, leur contenu en eau et leur capacité d'échange cationiques. Les teneurs du sol en argiles, carbone et cations ont une forte influence sur la formation d'agrégats et la stabilité du sol.

Différents facteurs biotiques sont également très importants. Le sol comporte une très grande quantité de microorganismes (bactéries et champignons notamment) qui participent à sa structuration et à diverses réactions chimiques. Les résidus des plantes lui apportent de la matière organique et d'autres éléments nutritifs. De plus, les symbioses, principalement mycorhiziennes, sont des lieux où la plante fournit aux organismes du sol des molécules carbonées, stimulant d'autant plus l'activité biologique qui s'y déroule. Outre les échanges de molécules, la rhizosphère permet également la stabilisation des agrégats et participe à la fixation du carbone dans le sol (J. Li *et al.*, 2020). Enfin la faune du sol, notamment les vers de terre, a un rôle important dans la dégradation de la matière organique et la création de complexes organo-minéraux permettant la formation d'agrégats.

Le sol est un élément central au sein de l'écosystème. Il est à la fois en lien avec l'air de l'atmosphère et les structures hydrologiques, il est le support et fournisseur de ressources pour l'ensemble de la biomasse végétale, et constitue l'habitat de nombreuses espèces animales. Les caractéristiques du sol sont très importantes pour les cultures qui y poussent, notamment en termes de régulation hydrique, de compaction ou de disponibilité en nutriments pour la plante. La composition du sol peut même avoir un impact à grande échelle, puisque le stock de carbone dans le sol, notamment sous forme de carbone organique, a un rôle important dans l'atténuation des dérèglements

climatiques (Amundson *et al.*, 2015; Rumpel *et al.*, 2020). De faibles changements dans la teneur en carbone du sol peuvent avoir une incidence importante sur le budget carbone mondial (Nair *et al.*, 2009). Ainsi les caractéristiques du sol sont déterminantes pour de nombreuses fonctions au sein de l'écosystème et la génération de services écosystémiques. Pour ce faire, la structure du sol, sa teneur en matière organique et son fonctionnement biologique sont primordiaux.

Sol et pratiques agricoles

Les pratiques agricoles peuvent avoir un important effet sur les paramètres physico-chimiques et biologiques du sol, notamment en termes de types de culture, d'apport de matières et nutriments, et de travail du sol. Le labour et de manière générale le travail du sol détruisent les agrégats, compactent les sols, perturbent les communautés biologiques, réduisent l'activité des microorganismes, la quantité de carbone organique, etc (Bronick and Lal, 2005; Plante and McGill, 2002). L'absence de travail du sol ou un travail réduit est une alternative qui permet de limiter les atteintes portées aux sols. Par rapport à un système classique de labour, cela permet d'améliorer la qualité et la structure du sol, notamment en termes de stabilité des agrégats, de matière organique dans les horizons superficiels et de biomasse et activité biologique (Bai *et al.*, 2018; Chen *et al.*, 2020; Sapkota *et al.*, 2012). La réduction des phénomènes et risques d'érosion liée à une réduction ou un arrêt du travail du sol est bien documentée dans la littérature (*e.g.* (Armand *et al.*, 2009; Barreiros *et al.*, 1996; Pimentel *et al.*, 1995; Seitz *et al.*, 2018). L'effet du non-travail du sol sur le stockage de carbone est une question qui a quant à elle été débattue. Les études récentes montrent que l'absence de travail du sol en tant que tel permet une augmentation du carbone organique dans l'horizon superficiel (les 5 premiers centimètres) et pas de changements dans les horizons inférieurs (Xiao *et al.*, 2020).

De manière générale, ces pratiques sont d'autant plus bénéfiques que le travail du sol est réduit. Ainsi, l'absence de travail du sol apporte davantage de bénéfices que sa simple réduction. Concernant les rendements, ils peuvent être améliorés par la réduction du travail du sol par rapport à des pratiques conventionnelles (Fiorini *et al.*, 2020). Même si la littérature rapporte des rendements inférieurs avec l'arrêt complet du travail du sol par rapport à ceux en travail du sol réduit, les bénéfices de l'arrêt du travail du sol augmentent avec le temps. Il est donc nécessaire d'attendre plusieurs années pour que le système évolue et permette une meilleure production agricole. Ainsi, en comparaison d'un travail réduit, des rendements moins bons ont pu être mis en évidence les premières années après l'arrêt du labour mais meilleurs au bout de quelques années (Fiorini *et al.*, 2020).

L'utilisation de pesticides est un paramètre important dans la réduction ou l'arrêt du travail du sol. Ces derniers permettent de favoriser la biodiversité uniquement si elles sont associées à une réduction des pesticides (Barré *et al.*, 2018a). Les bénéfices d'un arrêt du travail du sol par rapport à un travail réduit ne sont possibles que si cela ne se fait pas via une augmentation des pesticides (Bai *et al.*, 2018).

Les pratiques agricoles affectent également le sol au travers des apports qui lui sont faits. Le paillage, le fumier et le composte ont des effets positifs, notamment au regard de la composition en carbone organique et en stabilité de la structure et des agrégats du sol, alors que les engrais ou nutriments spécifiques ont des effets variables (Bai *et al.*, 2018; Bronick and Lal, 2005).

Enfin, la gestion des cultures et notamment la couverture du sol par les plantes ont leur importance. Les couverts végétaux permettent en effet de diminuer l'érosion, la compaction du sol, d'améliorer sa structure et ses propriétés hydrauliques, d'augmenter l'activité biologique du sol, et de stocker et participer aux cycles des nutriments, notamment l'azote (Blanco-Canqui *et al.*, 2015; Schutter and Dick, 2002). La rotation des cultures a également un effet bénéfique, et le type de culture à un impact sur le fonctionnement du sol (Bronick and Lal, 2005).

La « santé du sol » est donc un paramètre déterminant pour la production agricole. Elle est influencée par les perturbations appliquées au système (le travail du sol notamment), les intrants et la végétation qui y est implantée. Ces éléments sont modifiés par les pratiques agricoles qui sont donc déterminantes pour la génération de services écosystémiques, principalement de production, de régulation et de support.

Type de cultures

Les prairies et pâtures (grasslands) constituent 70% de l'ensemble des surfaces agricoles dans le monde (Smith *et al.*, 2016). Elles sont constituées par des communautés d'espèces végétales plus ou moins diversifiées, notamment en fonction de si elles sont temporaires (implantées pour quelques années) ou pérennes et de l'intensité de leur gestion (Dumont *et al.*, 2019). Elles permettent de nombreux services écosystémiques, que ce soit en termes de production (élevage) ou de régulation, tels que la séquestration de carbone dans les sols ou la modération d'évènements extrêmes (Dumont *et al.*, 2019). De plus, elles ont une grande importance pour la biodiversité, que ce soit en termes d'habitat ou de source de nourriture (Dumont *et al.*, 2019). Au sein des paysages cultivés, les prairies, qu'elles soient permanentes ou temporaires, favorisent la biodiversité à travers la diversification des habitats et l'apport de ressources majoritairement absentes dans le reste du paysage à certaines périodes (nourriture, abri,…). Pour la société, elles ont un intérêt majeur car elles sont une composante essentielle des paysages les plus remarquables en milieux agricoles (Beudou *et al.*, 2017).

Une partie conséquente des terres agricoles est constituée de terres arables, c'est-à-dire les terres où l'on implante des cultures principalement annuelles. Ce sont des systèmes qui sont par exemple majoritaire dans de nombreuses régions françaises (Agreste, 2020; Commissariat général au développement durable, 2018). La majeure partie de l'alimentation humaine végétale est produite sur ces terres, permettant notamment la production de nourritures de bases pour de nombreuses populations, telles que le riz, le blé et le maïs.

Une petite partie des terres agricoles est constituée de cultures permanentes. Ces cultures sont implantées sur une longue période et sont généralement constituées de ligneux. Les espaces concernés sont donc les vergers et le vignoble. Il est également possible d'envisager l'installation de variétés pérennes de plantes sur des terres arables. Il existe notamment des espèces ou des variétés pérennes de plantes habituellement cultivées en grandes cultures (céréales, légumineuses, oléagineuses) (Glover *et al.*, 2010). Leur utilisation a différents avantages, notamment en termes de protection des sols (Batello *et al.*, 2013).

Les caractéristiques des plantes cultivées peuvent varier en fonction des espèces ou des familles. On peut citer une famille particulière que sont les Fabaceae (*sensus lato*), les légumineuses, qui se caractérise par la capacité de fixation de l'azote atmosphérique au moyen de symbioses avec des

bactéries du genre Rhizobium. Cette famille contient une très grande diversité d'espèces telles que le trèfle, la luzerne, le pois ou le soja. Elle contient également des espèces ligneuses comme les genêts, les acacias ou les robiniers, qui peuvent avoir un intérêt en agroforesteries ou pour les pollinisateurs. Mais cette famille est surtout très importante pour la production alimentaire, certaines espèces (pois, lentilles, haricots) étant ou ayant été des cultures de bases pour de nombreuses populations humaines. Ces plantes sont caractérisées par une concentration relativement importante en protéines, du fait de la fixation d'azote atmosphérique réalisée. Cette fixation permet également un apport en azote au sein de l'agroécosystème, qui permet de limiter les besoins en fertilisation exogène, bénéficiant à l'environnement, aux rendements et aux marges financières des agriculteurs (Carof *et al.*, 2019).

Couverts végétaux

Les couverts végétaux consistent en l'implantation de plantes supplémentaires aux cultures de production, notamment durant la période entre deux cultures. Les intérêts de ces couverts végétaux sont multiples, en ce qui concerne la protection et la « santé des sols » déjà évoquée précédemment, mais également d'autres éléments (voir Blanco-Canqui *et al.* (2015) ou Hartwig & Ammon (2002) pour des revues sur les services écosystémiques associés aux couverts végétaux). Ils permettent ainsi également de lutter contre les adventices en leur faisant concurrence, peuvent avoir un rôle de régulation de certains ravageurs, et ont un rôle important dans le cycle de l'azote. En effet, ils prélèvent les excédents d'azote dans le sol et évitent qu'ils ne soient lessivés en attendant l'implantation de la culture suivante, permettant ainsi des gains en intrants azotés et un évitement d'une pollution des eaux. Cela représente un intérêt écologique en prévenant les phénomènes d'eutrophisation des milieux aquatiques, et limite les risques pour la santé humaine. Pour cette raison, ce type de couverts végétaux, nommés Cultures Intermédiaires Piège à Nitrate (CIPAN) est devenu obligatoire dans certaines zones dans des pays comme la France. Les rendements agricoles ne sont pas affectés par l'implantation de ces intercultures tandis qu'elles permettent de réduire de 70% les pertes d'azote (Tonitto *et al.*, 2006). En plus de retenir les nitrates et de les restituer pour la culture suivante, ces couverts végétaux peuvent contenir des légumineuses et donc permettre une fixation d'azote atmosphérique, limitant les besoins et dépendances envers les intrants azotés (Blanco-Canqui *et al.*, 2015; Tonitto *et al.*, 2006).

Les CIPAN, généralement implantées après les cultures de printemps sont souvent mises en place avec un important délai après la moisson, surtout lorsque ces pratiques sont considérées comme une contrainte et non prioritaires par les agriculteurs. Cependant une mise en place précoce, dans les jours qui suivent la moisson, permet d'augmenter les bénéfices attendus de ces pratiques (Photo 1). Cela peut notamment être favorable pour créer un habitat pour la biodiversité, incluant des espèces menacées telles que le Grand hamster (Tissier *et al.*, 2019a). Lorsque liés à une absence ou une réduction de travail du sol, les couverts végétaux font souvent partie intégrante du système de production et sont implantées volontairement. Dans ces situations, des effets positifs pour la biodiversité et notamment l'avifaune ont été mis en évidence (Barré *et al.*, 2018b). Lorsqu'utilisés en tant que CIPAN, les couverts sont généralement détruits rapidement pour être incorporés au sol et pouvoir labourer et travailler la parcelle pour la culture suivante. Au contraire, lorsqu'ils sont utilisés conjointement à l'absence de travail du sol, ce qui est recherché est une forte production de biomasse et une couverture du sol la plus longue possible. Cela mène à des couverts végétaux implantés sur un temps long, voire parfois plusieurs couverts différents successivement, qui peuvent rester dans la parcelle jusqu'au moment du semi de la culture suivante. Les bénéfices associés, que ce soit pour l'agriculteur ou l'environnement peuvent être d'autant plus importants.

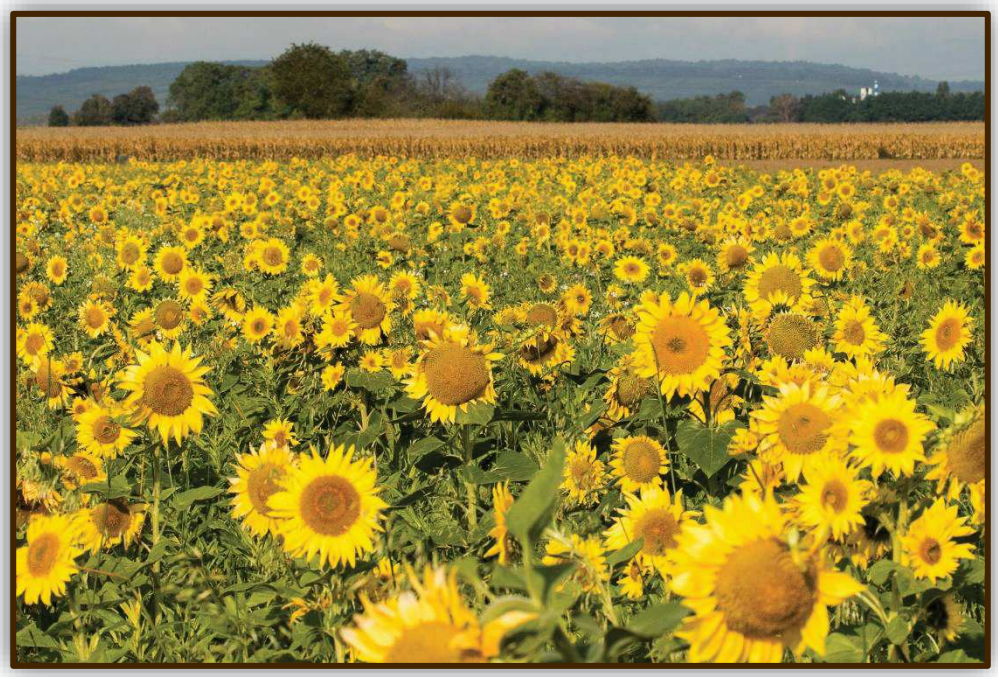


Photo 1 : Couvert végétal diversifié implanté après moisson du blé en zone de présence du Grand hamster. Photo prise le 10 octobre 2016. © Florian KLETTY

D'autres services écosystémiques peuvent encore découler de la mise en place d'intercultures. Lorsqu'elles contiennent des espèces mellifères, telles que le tournesol ou la phacélie (*P. tanacetifolia*), et qu'elles ont le temps d'arriver à floraison, cela permet de procurer une ressource alimentaire aux insectes pollinisateurs à une période où la nourriture est rare. De plus, la présence de végétation et même de fleurs est un atout esthétique important dans le paysage agricole, surtout avant l'hiver lorsque toutes les cultures ont été récoltées.

Cultures associées

Cultures associées

Les informations ci-après sont principalement tirées d'une revue de Hartwig & Ammon (2002) sur les couverts végétaux et les 'living mulches', ainsi que d'une revue de Gaba *et al.* (2015) portant sur les

cultures associées et le lien avec les services écosystémiques. Des plantes peuvent être associées suivant différentes modalités en fonction de si elles sont synchrones ou non et du lieu où elles sont implantées. Des modalités d'association de cultures en des lieux différents concernent par exemple l'agroforesterie ou la gestion des bords de parcelles, qui seront abordés ultérieurement. Lorsque l'association se fait au même endroit, c'est-à-dire dans la parcelle, on peut distinguer deux types d'association : tout d'abord celles qui sont synchrones, c'est-à-dire de plantes que l'on fait pousser en même temps au même endroit, ce qui correspond à des cultures mélangées (mixed cropping / crop mixture). C'est ce que l'on retrouve par exemple dans le système traditionnel de la Milpa, où maïs, haricot et courges sont cultivées ensemble. Dans les systèmes mécanisés, cela peut par exemple être une culture associée de blé, pois et lentilles (Gunes *et al.*, 2007). L'autre possibilité est de cultiver les deux cultures de manière associée mais décalée, pratique qui est appellée 'relay-cropping' ou culture-relais. Un des exemples les plus connus en 'relay-cropping' est le blé et le soja : des rangs de soja sont semés au printemps entre des rangs de blé où la place a été laissée libre. Le blé termine son cycle tandis que le soja s'implante, et ce dernier se développe une fois la moisson du blé effectuée. Le même principe peut s'appliquer pour l'association d'une culture de rente et un couvert végétal. S'ils sont cultivés au même moment, on parle généralement de living mulch (paillage vivant) ou de sous-semis. Cela est par exemple possible avec un sous-semi de légumineuses dans des céréales (blé, maïs notamment) (Carof *et al.*, 2007; Tanveer *et al.*, 2017). Dans certains cas, le couvert végétal peut être une plante pérenne, ce qui évite de la ressemer chaque année mais complexifie sa gestion.

Les bénéfices de ces systèmes sont multiples. Pour le sol, les intérêts sont nombreux et sont les mêmes que ceux évoqués pour les couverts végétaux. De plus, cela permet une optimisation des ressources entre les espèces implantées (lumière, nutriments, eau,…), et peut réguler les problèmes de ravageurs et de maladies. Lorsque des légumineuses sont impliquées dans l'association de culture, cela permet de limiter les besoins exogènes en azote. Concernant les rendements, lorsque l'association se fait entre deux cultures de production (ou cultures de rente), les rendements totaux sont supérieurs aux rendements qui auraient été obtenus sans association de cultures (Land Equivalent Ratio >1 ; Tanveer *et al.*, 2017). Le relay-cropping permettant de limiter la compétition entre les espèces en étalant leur production au niveau temporel, les rendements obtenus peuvent être encore supérieurs à ceux de deux cultures mélangées (Yamane *et al.*, 2016).

Réduction des pesticides et intrants

Les intrants, notamment azotés, permettent d'apporter des nutriments à la culture, tandis que les pesticides sont utilisés pour réduire les impacts négatifs des ravageurs, maladies et adventices. Leur but est ainsi de permettre une augmentation des rendements. Cependant, les études scientifiques récentes montrent que les coûts associés sont plus élevés que le bénéfice escompté par rapport à une réduction de pesticides et intrants (Catarino *et al.*, 2019b). La réduction en intrants peut être favorisée par l'implantation de cultures de légumineuses qui permet principalement une réduction de la fertilisation azotée, mais aussi des pesticides et du travail du sol. Au niveau économique, Preissel *et al.* (2015) montrent dans leur revue que 2/3 des modèles de rotations analysés intégrant des cultures de légumineuses sont compétitives par rapport à des rotations sans ce type de cultures. Le bénéfice escompté pour l'agriculteur pourrait représenter 118€/ha (Carof *et al.*, 2019).

Outre la question économique, la réduction des pesticides est importante pour bénéficier des avantages de la réduction ou l'arrêt du travail du sol, comme nous l'avons vu précédemment (Bai *et al.*, 2018; Barré *et al.*, 2018a). Une réduction des pesticides peut également être importante pour d'autres fonctions de l'écosystème et permettre divers services écosystémiques, tels que la pollinisation. Les insectes sont affectés par des doses létales ou sublétales de produits phytosanitaires utilisés dans les parcelles alors que la pollinisation entomophile est un élément central pour de nombreuses cultures, comme par exemple le tournesol ou le colza (Perrot *et al.*, 2019, 2018). Une meilleure pollinisation permet d'augmenter les rendements et les marges pour les agriculteurs, alors que l'utilisation de pesticides réduit les services de pollinisation, permettant certes également une augmentation des rendements mais pas des marges financières (Catarino *et al.*, 2019a).

Les auxiliaires des cultures tels que les pollinisateurs peuvent être favorisés par diverses mesures visant à recréer des espaces semi-naturels et qui seront abordées dans le point suivant. Cependant, il est aussi possible d'améliorer les bords des parcelles en limitant ou supprimant l'usage des pesticides en ces endroits (Stoate *et al.*, 2001). Ces pratiques que l'on retrouve sous les termes 'conservation headlands' (que l'on pourrait traduire par 'bords de champs de conservation') sont reconnues comme des mesures de conservation de la biodiversité et sont ainsi bénéfiques à de nombreuses espèces, que ce soient des plantes, des invertébrés, des oiseaux ou des mammifères (Macdonald *et al.*, 2007; Vickery *et al.*, 2009). Associé à l'implantation d'une flore supplémentaire, cela peut permettre d'augmenter les services de pollinisation sans pour autant impacter les rendements globaux de la parcelle (Bretagnolle *et al.*, vidéo de présentation du projet ?).

Habitats semi-naturels

L'agroécosystème n'est pas uniquement défini par les parcelles agricoles et les processus qui s'y déroulent, mais également par les habitats qui les entourent, et notamment les habitats semi-naturels. Ceux-ci sont de différents types et nous aborderons ici les habitats qui peuvent être développés en bord de parcelles (à l'intérieur de celles-ci), ceux mis en place sur les marges (à l'extérieur de la parcelle), et les haies. Dans la continuité d'une gestion moins intensive des bords des parcelles évoquées précédemment, un premier type d'habitat semi-naturel peut être développé en remplaçant complètement la culture de rente par des bandes fleuries ou des cultures mises en place pour la biodiversité. Cela implique de retirer certaines surfaces des espaces cultivés, mais cela apporte également des bénéfices pour le reste des cultures en place. La végétation permet d'héberger et d'alimenter les auxiliaires des cultures et permet ainsi les services qui leur sont associés (Toivonen *et al.*, 2018). En effet, un rendement supérieur a pu être observé dans les cultures associées à de telles marges, résultant au final en un rendement total (bords + culture) au moins égal à celui obtenu en l'absence de telles mesures de conservation (Pywell *et al.*, 2015). Les bénéfices en termes de services écosystémiques et les rendements qui en résultent peuvent prendre du temps à s'installer et ils augmentent avec le temps (Albrecht *et al.*, 2020). Outre les intérêts en termes de production agricole, cela favorise la diversité de la flore, que ce soit la flore généraliste ou typique des cultures (Wietzke *et al.*, 2020), mais également de nombreuses espèces animales (Vickery *et al.*, 2009). C'est notamment le cas du Grand hamster dont les populations bénéficient de parcelles fleuries implantées pour les pollinisateurs (Fischer and Wagner, 2016).

Les marges non cultivées (en dehors des parcelles) permettent également d'apporter protection et nourriture à la faune. En fonction de l'intensité de leur gestion, elles peuvent se révéler favorables

pour de nombreuses espèces telles que les oiseaux ou les mammifères (Macdonald *et al.*, 2007; Vickery *et al.*, 2009). Les services écosystémiques qui en découlent sont similaires à ceux évoqués précédemment. Il en va de même pour les jachères, qui peuvent correspondre aux mêmes types d'habitats lorsqu'elles consistent en des bandes étroites en bord de champ, ou bien se développer à l'échelle de toute la parcelle. Bien que bénéfiques pour de nombreuses espèces (Firbank *et al.*, 2003; Macdonald *et al.*, 2007), la distances les séparant des champs cultivés conditionnent certains services écosystémiques qui en découlent (Toivonen *et al.*, 2018).

Enfin, la végétation ligneuse et notamment les haies peuvent elles aussi faire partie du paysage agricole et avoir différentes fonctions dans l'agroécosystème. Leur bénéfice pour la biodiversité n'est plus à prouver (*e.g.* Macdonald *et al.*, 2007; MacDonald and Johnson, 1995; Maudsley, 2000; Pelletier-Guittier *et al.*, 2020), mais différentes variables influencent leur efficacité. Les qualités des haies dépendent en effet de leur diversité, de leur structure, de l'entretien qui est effectué sur leur végétation comme à leur base, et des pratiques agricoles adjacentes (Garratt *et al.*, 2017; Macdonald *et al.*, 2007; Maudsley, 2000). De plus, des structures telles que des pierres ou du bois mort au pied de la haie ont un rôle important et permettent de favoriser de nombreuses espèces animales (Lecq *et al.*, 2018). Les espèces qu'elles abritent ou favorisent permettent d'apporter différents services, notamment en termes de biocontrôle des ravageurs (Badenhausser *et al.*, 2020), ainsi qu'en favorisant les insectes pollinisateurs (Morandin and Kremen, 2013). L'intérêt agricole est particulièrement important et les éventuels coûts d'implantation des haies sont rentabilisés en quelques années (Morandin *et al.*, 2016). Les haies ont également d'autres avantages tels que la régulation des intempéries (vent, froid) en modifiant le microclimat à ses abords. Elles peuvent jouer un rôle de limitation de l'érosion si elles sont placées en aval de parcelles à risque et entretenues de manière adaptée (fort nombre de tiges au sol, présence de bois mort et litière,…). De plus, elles peuvent jouer un rôle d'enclos naturel pour les animaux d'élevage. Elles permettent aussi une production de matières ligneuse, utilisable d'un point de vue énergétique ou pour la fertilisation des sols, et dans certains cas de fruits, soit de plantes sauvages ou d'arbres fruitiers. Enfin, la présence des arbres permet de puiser des nutriments dans des horizons plus profonds que la culture et de les remobiliser à la surface au travers du bois ou des feuilles mortes.

Les habitats semi-naturels ont donc un rôle important dans l'agroécosystème, fournissant de nombreux services écosystémiques. L'importance des différents types d'habitats semi-naturels ainsi que le lien entre eux et avec la culture contribuent à former une hétérogénéité des habitats au sein du paysage agricole. Cette diversité d'habitat est en elle-même d'autant plus favorable pour la biodiversité (Liu *et al.*, 2015; Macdonald *et al.*, 2007). Ces habitats semi-naturels ont généralement une emprise sur des espaces qui ne peuvent alors plus être dédiés à la production agricole. Cependant, cela peut être compensé par des services écosystémiques accrus tels que la pollinisation, qui se révèlent être inversement corrélés à la proportion de terres arables au sein du paysage agricole (Albrecht *et al.*, 2020). Ainsi, il a été montré qu'une complexité accrue du paysage agricole peut ne pas avoir d'effet sur les rendements de l'ensemble de la surface étudiée, voire même avoir des effets positifs (Galpern *et al.*, 2020). De plus, la complexité du paysage agricole, et notamment la présence de haies ou de bandes fleuries, sont des paramètres importants dans la perception sociétale du paysage, influençant donc à la fois le bien-être des usagers et les pressions de la société sur le monde agricole. L'intégration de l'ensemble des services écosystémiques

apportés par ces habitats permet ainsi de concilier les besoins de différentes parties-prenantes et de trouver des compromis bénéficiant à chacun (Montoya *et al.*, 2020).

Elevage

La présence de l'élevage dans un espace agricole peut avoir de nombreuses répercussions sur l'agroécosystème. Les systèmes traditionnels en Europe de polyculture-élevage ont majoritairement laissé place à une agriculture industrielle avec d'un côté des zones d'élevage intensif et de l'autre des cultures intensives. Pourtant élevage et cultures peuvent être mutuellement bénéfiques à bien des égards. C'est notamment le cas en termes de fertilisations puisque les cultures peuvent bénéficier des nutriments, notamment l'azote, contenu dans les résidus d'élevage (lisiers, fumiers,…). L'intégration de pâtures au sein de rotations culturales permet de réduire les pertes d'azotes sans réduire la productivité (Walkup *et al.*, 2020). L'élevage permet la diversification des assolements au sein du paysage agricole à travers les pâtures mais aussi différentes cultures qui leur sont associées. C'est donc l'hétérogénéité des habitats qui est augmentée lorsqu'élevage et cultures sont développés dans un même espace (Dumont *et al.*, 2019). De plus, les cultures développées incluent notamment des légumineuses (luzerne, soja, pois,…), qui peuvent directement être bénéfiques pour la biodiversité. La luzerne est par exemple une culture qui favorise les pollinisateurs ou des espèces menacées comme le Grand hamster, notamment puisqu'elle est relativement riche en protéines, qu'elle est mise en place durant plusieurs années et qu'elle est mellifère en période de floraison. Méchin (2013) indiquait d'ailleurs au sujet de ce rongeur que « partout où il se passe quelque chose d'intéressant en matière de protection du hamster se trouvent des éleveurs », ces derniers permettant la mise en place et la valorisation de cultures favorables à l'espèce.

La combinaison de l'élevage et des cultures peut aussi favoriser la mise en place de pratiques innovantes ou alternatives au modèle conventionnel. En l'absence de possibilité de tri efficace des grains, la production de cultures associées telles que le blé et le pois peuvent ainsi être valorisée en alimentation animale et fournir un débouché à ces pratiques (Tissier *et al.*, 2019a). Des associations de cultures telles que du haricot associé à du maïs ne sont actuellement pas exploitable pour la production de grains faute d'une mécanisation adaptée, mais elles sont utilisables pour créer des ensilages riches en protéines. Les méteils associent également souvent des céréales avec des légumineuses et sont utilisés pour l'alimentation animale. Le bétail peut également pâturer les couverts végétaux développés en interculture, apportant un autre moyen de gestion tout en nourrissant les animaux. Certaines pratiques telles que le désherbage d'une culture par des animaux sont possibles, et existent notamment pour le riz et les canards (Men *et al.*, 2002). Plus inattendu, il est possible d'envisager un désherbage de cultures comme le blé par des troupeaux, nettoyant et fertilisant la parcelle, sans que cela ne pénalise trop les rendements (Emile *et al.*, 2011).

Agricultures alternatives

Des modèles agricoles alternatifs

Développer des pratiques agricoles alternatives intégrant la biodiversité voire les paramètres sociétaux est possible au sein de différents modèles agricoles qui se démarquent du modèle agricole industriel dominant. Le plus connu est l'agriculture biologique, mais d'autres modèles ou termes existent, tels que l'agroécologie, l'agriculture de conservation, l'agriculture durable, l'agriculture

basée sur la biodiversité, l'agriculture biologiquement intensive, l'agroforesterie et la permaculture. Ces différentes formes d'agriculture seront développées dans les paragraphes suivants.

Agriculture biologique

Les définitions, implications, pratiques agricoles, champs et domaines liés à l'agriculture biologique ('organic agriculture') ainsi qu'à l'agroécologie ('agroecology') ont été synthétisés dans la revue de Migliorini et Wezel (2017). Nous pouvons résumer cela en définissant l'agriculture biologique comme un modèle agricole qui favorise les pratiques écologiques, une gestion agricole préservant la biodiversité et l'utilisation durable des ressources naturelles, et permettant de produire une nourriture saine. Cela implique notamment la limitation ou l'interdiction de produits chimiques, des restrictions sur les apports externes, et des exigences en termes de bien-être animal. De nombreuses autres pratiques agricoles bénéfiques pour l'environnement ou la qualité de la nourriture sont également incluses, telles que les pratiques maximisant la vie du sol, la rotation des cultures, et la lutte biologique.

Au sein de l'agriculture biologique se définit un autre modèle qu'est l'agriculture biodynamique, allant encore plus loin dans la volonté de créer des liens entre l'humain et le monde vivant en lien avec l'agriculture (Steiner, 2005). Les labellisations de l'agriculture biodynamique (label Demeter) et de l'agriculture biologique sont les seuls labels reconnus internationalement certifiant et contrôlant des systèmes de production agricole spécifiques.

Agroécologie

En plus de la revue de Migliorini et Wezel (2017), celle de Wezel *et al.* (2018) développe les informations disponibles sur l'agroécologie en Europe, et ces deux documents seront principalement utilisés ci-après. L'agroécologie peut être abordée en tant que science, ensemble de pratiques agricoles ou encore comme un mouvement. En tant que science, l'agroécologie correspond à l'étude de l'ensemble du socio-agroécosystème et de son fonctionnement. Concernant les pratiques agricoles, c'est un ensemble de pratiques qui vise à améliorer le système agricole en créant des synergies avec les autres composantes de l'agroécosystème, tirant donc partie et essayant de maximiser de nombreux services écosystémiques. Enfin en tant que mouvement, l'agroécologie promeut une agriculture liant les petits agriculteurs, les communautés rurales, ainsi que la diversité des races ou variétés et la qualité des productions. Les objectifs de l'agroécologie sont donc similaires en de nombreux points à ceux de l'agriculture biologique, mais les moyens, la mise en œuvre et la perception sociétale sont différents.

Agriculture de conservation

L'agriculture de conservation est un modèle agricole dont le but initial est la conservation des sols et l'optimisation de leur fonctionnalité. Elle se base sur trois grands principes : la perturbation minimale des sols (non labour, travail du sol réduit ou non travail du sol), la maximisation de la couverture du sol par des plantes ou des résidus de culture, et la diversification des espèces, notamment à travers

Photo 2 : Parcelle agricole en agriculture de conservation /agroécologie. Les cultures sont implantées en semi direct, les couverts végétaux maximisés, élevage et cultures sont mis en place de manière complémentaire et l'arbre est maintenu dans le paysage agricole. Photo Florian KLETTY, 19 mai 2017

une rotation diversifiée et des associations de cultures (FAO, 2017). Pour remplir ces objectifs, elle se base sur les mêmes moyens que ceux évoqués pour l'agroécologie et y est donc souvent incluse, sinon très proche.

Agriculture durable et autres dénominations

Différentes autres dénominations et modèles agricoles intégrant la biodiversité voire les sociétés humaines existent. En dehors de l'agroforesterie et de la permaculture qui seront évoquées plus loin, j'ai principalement relevé les suivants :

- Agriculture durable ('*Sustainable agriculture*') : Différentes définitions ont été synthétisées dans la revue d'Horrigan Leo *et al.* (2002). Il est question d'une agriculture qui serait profitable à l'environnement, à la société, à l'économie, tout en garantissant les besoins des générations futures. Une approche scientifique holistique est également évoquée. Plutôt qu'un ensemble de pratiques, c'est plutôt un modèle qui intègre la participation de différentes parties, incluant la compréhension des interactions au sein de l'écosystème et leur utilisation au profit des consommateurs et des communautés humaines. Cependant, ce terme est souvent utilisé pour évoquer plus simplement une agriculture qui prenne en compte la limitation des ressources et l'écologie. En ce sens, c'est un modèle qui est proche des 'systèmes agricoles intégrés' ('*integrated farming systems*') ou de 'l'agriculture intégrée' ('integrated agriculture'), qui se situe à mi-chemin entre l'agriculture

conventionnelle et productiviste, et une agriculture plus durable telle que l'agriculture biologique (Gomiero *et al.*, 2011; Morris and Winter, 1999). Dans le reste de ce document, c'est le sens le plus holistic qui sera utilisé.

- De nombreuses dénominations de modèles agricoles utilisent le terme d' 'intensification', qui peut alors être soit plus soutenable, écologique, éco-fonctionnelle, agroécologique, basée sur la biodiversité, etc. La question de ce que peut être une intensification agricole, sa nécessité et ce sur quoi elle se base peut être débattue (voir Kuyper and Struik, 2014; Struik and Kuyper, 2017), mais l'utilisation de ces termes renvoie souvent à des pratiques et modèles incluant le fonctionnement des écosystèmes, la biodiversité voire des paramètres sociétaux. Wezel *et al.* (2015) ont synthétisé les utilisations et définitions des termes 'sustainable intensification', 'ecological intensification' et 'agroecological intensification'. Ces termes regroupent des éléments similaires mais ont aussi leurs spécificités. Les définitions retrouvées dans la littérature sont d'après ces auteurs souvent imprécises et ils proposent, à partir de la synthèse effectuée, une définition pour chacun des termes :
    - *Sustainable intensification: Producing more from the same area of land while conserving resources, reducing negative environmental impacts and enhancing natural capital and the flow of environmental services.*
    - *Ecological intensification: Increasing food production while reducing the use of external inputs and minimizing negative effects on the environment by capitalising on ecological processes and ecosystem services from plot to landscape scale.*
    - *Agroecological intensification: Improving the performance of agriculture while minimizing environmental impacts and reducing dependency on external inputs through integration of ecological principles into farm and system management.*
- L'agriculture basée sur la biodiversité ('Biodiversity-based agriculture') est caractérisée par Duru *et al.* (2015a, 2015b) comme une forte modernisation écologique de l'agriculture qui est similaire à l'agriculture écologiquement intensive, l'intensification éco-fonctionnelle de l'agriculture, ou l'intensification durable de l'agriculture (dans leur sens les plus différents du modèle conventionnel). Elle repose donc sur l'intensification des interactions et fonctions de l'écosystème, reposant sur la biodiversité à différentes échelles, et réduisant très fortement l'utilisation de produits exogènes.

Agroforesterie

L'agroforesterie consiste à mettre en place des cultures et/ou des animaux en interaction avec des arbres (ou autres ligneux), et ce pour permettre une diversité de bénéfices et services (Nair *et al.*, 2009). Elle est définie par The *Association for Temperate Agroforestry* (www.aftaweb.org) comme étant « un système de gestion intensive des terres qui optimise les bénéfices des interactions crées lorsque des arbres ou arbustes sont délibérément combinés avec des cultures et/ou du bétail ». Les principaux types d'agroforesterie en milieux tempérés, tels que synthétisés par Nerlich *et al.* (2013), sont les suivants : des systèmes silvoarables ('*silvoarable systems'*, des lignes d'arbres sont plantées et des cultures sont mises en places entre les lignes), silvopastoraux ('*silvopastoral systems*' : les arbres sont combinés avec la présence de bétail ou la production de fourrage), des vergers en cultures associées ('*orchard intercropping*' : des arbres fruitiers implantés sur des terres arables ou des prairies), de l'agriculture forestière ('*Forest farming'* : utilisation de zones forestières pour produire ou récolter des plantes sauvages ou cultivées, pour un usage médicinal, ornemental ou culinaire), des ripisylves tampons ('*riparian buffer strips'* : des ligneux sont plantés entre un cours d'eau et une zone

cultivée pour protéger la ressource aquatique des effets négatifs de l'agriculture), et des brise-vents (*'windbreaks'* : protection des plantes, animaux et du sol contre les intempéries).

permaculture

La Permaculture peut être qualifiée de mouvement et a été créée par David Holmgren et Bill Mollison dans les années 70 (Ferguson and Lovell, 2014). Son co-fondateur David Holmgren la décrit comme « un paysage/environnement conçu consciemment qui imite les éléments et les relations qu'on trouve dans la nature, tout en engrangeant une abondance de nourritures, fibres et énergies pour subvenir aux besoins locaux » (Holmren, 2004 in Fergusson et Lovell, 2014). La permaculture peut être définie comme « une méthode de conception inspirée du fonctionnement de la Nature. Elle vise à créer des lieux de vie agréables qui produisent de la nourriture, de l'énergie, des matériaux utiles, tout en améliorant les sols, l'eau, la qualité de l'air et les relations entre les humains. La base de la permaculture c'est prendre soin des humains, prendre soin de la Terre et partager équitablement. Elle permet de mettre en place des systèmes résilients. » (Veret, 2017). Elle peut être considérée comme étant un modèle agroécologique mais n'a jusqu'à présent que très peu été étudiée dans le milieu scientifique alors qu'elle s'est beaucoup développée dans la société civile (Ferguson and Lovell, 2014). Pour l'Agroécologie c'est le contraire : elle suscite un grand intérêt au sein des sciences mais est moins connue en dehors.

Pratiques bénéfiques dans d'autres cultures

Il existe de nombreux cas dans le monde où des populations indigènes ou des communautés locales sont fortement intégrées aux écosystèmes environnants, permettant la production de nourriture tout en favorisant la diversité à de nombreux niveaux et en accompagnant les processus naturels (IPBES, 2019a). De nombreuses formes d'agricultures incluant la biodiversité des cultures ou l'agroforesterie existent encore dans les pays 'en voie de développement', promouvant une alimentation variée, une production stable et l'intensification de la production à partir de ressources limitées (Altieri, 1999). Les traditions de certaines cultures peuvent nous permettre d'obtenir une alimentation plus saine tout en limitant notre impact sur notre environnement (Castillo *et al.*, 2020; Wall and Carpenter, 1988). Valoriser ces modèles et utiliser certains de leurs fonctionnements peut ainsi apporter de nombreux bénéfices pour notre production agricole.

Comparaisons et liens entre modèles agricoles

Malgré un grand nombre de dénomination pour des modèles agricoles alternatifs incluant la biodiversité et parfois des paramètres sociétaux, ces modèles se basent sur des principes qui sont similaires. Ils visent à prendre en compte le fonctionnement des écosystèmes, favoriser leur bon fonctionnement ainsi que la biodiversité, avoir une gestion durable des ressources, et incluent souvent des notions de bien-être des sociétés humaines. En résumé, on peut dire que de manière générale, l'ensemble des modèles évoqués peuvent être caractérisés d'agroécologiques ou durables. L'agriculture biologique implique des normes particulières, l'agriculture de conservation repose sur les trois piliers évoqués, l'agroforesterie implique la mise en place d'un lien entre cultures/élevage et arbres, et la permaculture développe au maximum les concepts agroécologiques mais se limite jusqu'à présent à de petites échelles.

Les systèmes mis en place par les agriculteurs au sein de chaque modèle peuvent être plus ou moins avancés par rapport à l'idéal de ce modèle. Certaines études indiquent que des agricultures comme celle de conservation peuvent être de bons compromis entre agriculture conventionnelle et biologique en termes de rendements et de biodiversité (Chabert and Sarthou, 2020). D'autres montrent qu'il peut ne pas y avoir de différences entre les bénéfices de ces deux modèles par exemple (Barré *et al.*, 2018a; Ponisio and Ehrlich, 2016). En agriculture de conservation, et de manière plus générale dans le domaine de l'agroécologie, on se rend de plus en plus compte que l'efficacité d'un modèle dépend de sa maturité, et que celle-ci peut être longue à se mettre en place (*e.g.* Chabert and Sarthou, 2020). De plus, l'agriculture biologique n'est absolument pas incompatible avec l'agroécologie et l'agriculture de conservation. Bien que concilier non-travail du sol avec non-utilisation de produits chimiques soit un réel enjeu, les différents modèles ont le même objectif et tendent à s'en approcher. Comme le disait Arnaud Daguin, porte-parole et fondateur du mouvement Pour une Agriculture du Vivant en France : « il n'est plus l'heure de se faire la guerre entre agricultures durables mais bien de progresser ensemble et de mesurer les résultats de nos pratiques ».

Comment la biodiversité peut bénéficier de ces modèles agricoles

D'après Southwood and Way (Southwood and Way, 1970 in Altieri, 1999), le degré de biodiversité d'un agroécosystème dépend de quatre caractéristiques principales : 1) la diversité de la végétation au sein de l'agroécosystème, 2), la permanence des différentes cultures, 3) l'intensité de la gestion et 4) le niveau d'isolation des cultures par rapport à la végétation naturelle. Vu les éléments discutés précédemment dans cet article, ces données semblent se vérifier. Les différents modèles agricoles et les pratiques qu'ils intègrent permettent de maximiser ces caractéristiques par rapport au modèle conventionnel. De longues rotations des cultures, des couverts végétaux et des cultures associées, ainsi que la présence de milieux semi-naturels permettent de diversifier la végétation présente tout en assurant une pérennité de la végétation sur des surfaces conséquentes au cours des saisons, et en mettant en lien végétation naturelle et cultures. La réduction du travail du sol et l'utilisation de la lutte biologique réduisent les effets négatifs de la gestion des cultures. Ainsi, le développement de ces pratiques et modèles agricoles permet de favoriser la biodiversité au sein de l'agroécosystème. Les bienfaits pour différentes espèces peuvent être un élément clé pour promouvoir ou participer au développement de ces agricultures alternatives, puisqu'elles ajoutent un bénéfice à leur implantation.

Dans les faits, de nombreuses études confirment l'intérêt de ces types d'agriculture pour la biodiversité. Quelques exemples concrets sont donnés ci-après. L'agroforesterie se révèle avoir de nombreux intérêts pour la biodiversité. Avec la mise en place d'arbres dans le milieu agricole, elle fournit des habitats à de nombreuses espèces, contribue à préserver des banques de graines (ou autres propagules) d'espèces sensibles ou menacées, permet de favoriser la présence d'habitats naturels dans l'espace agricole, améliore la connectivité de ces habitats en créant des corridors écologiques, et contribuer à la conservation des milieux en bon états, permettant de fait le maintien d'un cortège d'espèces liées aux milieux concernés (Jose, 2009). Différentes pratiques agricoles telles que favoriser les haies ou d'autres milieux semi-naturels, la rotation et la diversification des cultures, les couverts végétaux et la réduction des pesticides sont bénéfiques pour un grand nombre

d'espèces, entre autres des auxiliaires des cultures tels que les pollinisateurs (Albrecht *et al.*, 2020; Garratt *et al.*, 2017; Minarro *et al.*, 2018; Morandin and Kremen, 2013; Norris *et al.*, 2016). De nombreuses pratiques favorisent la diversification des habitats et du paysage agricole ainsi que l'augmentation de la structure de la végétation, et ont par conséquent un effet bénéfique sur les espèces végétales (Raduła *et al.*, 2020), les populations de carabes (Bertrand *et al.*, 2016; Liu *et al.*, 2015), les oiseaux (Wilson *et al.*, 2005) et de manière générale sur tout un cortège d'espèces animales (Lecq *et al.*, 2018, 2017). Bai *et al.* (2018) ont montré (notamment) que les lombrics bénéficiaient à la fois du non-travail du sol, de l'agriculture biologique, des rotations des cultures et de l'apport en matières organiques. L'agriculture biologique permet d'apporter différents bénéfices pour la biodiversité, tels que favoriser les abeilles domestiques, tant à l'échelle de la parcelle que du paysage agricole (Wintermantel *et al.*, 2019). Cette agriculture et l'agriculture de conservation, si elle n'est pas liée à une augmentation des pesticides, permettent toute deux de favoriser les populations de chauves-souris et d'oiseaux (Barré *et al.*, 2018b, 2018a; Wickramasinghe *et al.*, 2004; Zellweger-Fischer *et al.*, 2018). En agriculture biologique, la diversité et l'abondance des oiseaux sont augmentées, grâce aux pratiques dans les cultures mais aussi concernant les bords de parcelles (Beecher *et al.*, 2002).

Ces modèles agricoles peuvent être bénéfiques pour la biodiversité, mais il peut aussi arriver que la conservation de la biodiversité soit un moteur pour le développement de nouvelles formes d'agricultures. En effet, des pratiques agricoles favorables pour certaines espèces ou la protection de milieux menacés peuvent être encouragées et développées alors qu'une telle dynamique de changement n'aurait pas eu lieu sans l'intégration des problématiques écologiques. Cela peut être illustré avec l'exemple du Grand hamster (*Cricetus cricetus*) en France, rongeur des milieux agricoles en danger critique de disparition (Banaszek *et al.*, 2020; Surov *et al.*, 2016) et particulièrement affecté par les pratiques agricoles (Mathilde L. Tissier et al., 2017, 2016; Tissier et al., 2018). Sa protection mobilise autour de la question des pratiques agricoles de nombreuses parties-prenantes, en allant des agriculteurs jusqu'au monde de la recherche, en passant par des structures publiques de suivi de la faune sauvage, des associations et autres partenaires (Kletty *et al.*, 2020; O'Brien, 2015). Des essais agricoles portant sur des couverts végétaux et des cultures associées ont été menés pour concilier production alimentaire et protection de l'espèce (photo 3). Pour la protection de ce

Photo 3 : Hérons cendrés (*Ardea cinerea*) dans un couvert végétal de trèfle qui s'est développé après la moisson du blé. Cette parcelle abritait des terriers de Grand hamster et faisait partie d'une étude sur des pratiques agricoles innovantes pour favoriser ce rongeur. Photo Florian Kletty, 13 octobre 2016

rongeur, la mise en place de pratiques agroécologiques, voir l'installation de nouveaux modèles agricoles a été identifié comme particulièrement favorable et comme une solution à long terme pour la protection de l'espèce et de la biodiversité de son milieu dont il dépend (Kletty *et al.*, 2020). Intégrer les problématiques liées à la biodiversité dans la transition agricole n'est donc pas seulement

un moyen de protéger cette biodiversité, mais également une raison supplémentaire et un moteur pour développer ces modèles agricoles innovants.

Comment les agriculteurs peuvent bénéficier de ces modèles agricoles

Les modèles agricoles évoqués reposent sur la provision et l'utilisation de nombreux services écosystémiques. Le maintien de multiples processus de l'écosystème et des services qui en découlent, en de multiples endroits, dans le temps et dans un monde en changement nécessite un haut degré de biodiversité dans les écosystèmes (Cardinale *et al.*, 2012; Isbell *et al.*, 2011). Les divers bénéfices pour la biodiversité cités précédemment permettent donc également de manière globale à apporter des bénéfices à l'agriculture.

Les services de production sont les premiers services écosystémiques à être généralement considérés par le secteur agricole (et parfois les seuls dans une agriculture intensive et industrialisée), et la recherche de leur maximisation a d'ailleurs un rôle important dans la perte de la biodiversité en milieux agricoles (Cardinale *et al.*, 2012). Cependant, de nombreux paramètres de l'agroécosystème influent et conditionnent leur fourniture, notamment les pratiques agricoles et d'autres services écosystémiques de support ou de régulation (Figure 1).

Le biocontrôle, c'est-à-dire la régulation des ravageurs des cultures ou des pathogènes par d'autres espèces, et la pollinisation font partie des services de régulation qui influent sur les services de production. Tous les deux sont fortement influencés par la diversité des organismes de l'agroécosystème, que ce soit leur diversité ou leur abondance (Dainese *et al.*, 2019). Comme nous l'avons vu, les espèces impliquées et les services qui en découlent sont dépendants de la diversité végétale présente dans ou à proximité des parcelles (Albrecht *et al.*, 2020; Badenhausser *et al.*, 2020; Morandin and Kremen, 2013). Une meilleur pollinisation permet aux agriculteurs d'augmenter leurs rendements et leurs gains financiers, ce qui est possible en réduisant l'utilisation de pesticides voire en implantant des structures agroécologiques en bordure de parcelles (Pywell *et al.*, 2015). Vu les coûts et les effets négatifs sur les pollinisateurs, l'utilisation des pesticides et autres intrants ne permettent pas de retirer les mêmes bénéfices que ceux apporter par les services de pollinisation (Catarino *et al.*, 2019a). Plus que les rendements, ce sont les coûts et les marges pour l'agriculteur qui sont à regarder, avec une vision globale du système. Il a par exemple été montré que la dépendance aux herbicides entraîne des coûts pour l'agriculteur qui ne sont pas compensés par les gains de rendements obtenus (Catarino *et al.*, 2019b). Ainsi, favoriser la biodiversité au sein de l'agroécosystème n'est pas antagoniste à la production agricole mais bien nécessaire pour avoir de bons rendements et revenus accrus. Cependant l'efficacité des services rendus est modulée par l'ensemble des pratiques agricoles présentes à l'échelle de la parcelle voire du paysage agricole. Il a par exemple été montré que l'agroforesterie favorisait la présence de carabes prédateurs lorsqu'elle était mise en place dans un système en agriculture biologique, alors que dans un système d'agriculture conventionnelle elle a diminué le potentiel de biocontrôle des invertébrés prédateurs (Boinot *et al.*, 2020).

Les agriculteurs peuvent également bénéficier de la mise en place d'autres pratiques inclues dans les modèles agricoles alternatifs. L'utilisation de légumineuses au sein des rotations ou dans les couverts végétaux permet par exemple aux agriculteurs un gain économique tout en limitant leur dépendance aux engrais ou au soja importé, que ce soit en agriculture biologique ou non (Carof *et*

al., 2019). L'agroforesterie permet également la fixation d'azote lorsque les espèces adaptées sont utilisées. De plus, les arbres permettent d'améliorer la structure des sols grâce à leurs racines et à leur production de matière organique (feuilles, branches) (Jose, 2009). L'apport de matière organique et la rotation des cultures permettent quant à elles de réaliser de meilleurs rendements qu'avec des pratiques conventionnelles (Bai *et al.*, 2018). De plus, l'ensemble des pratiques qui permettent de limiter l'érosion ou d'augmenter la qualité des sols leur sont bénéfiques, puisque comme nous l'avons vu, les sols ont une grande importance pour la production agricole. L'agriculture biologique s'est montrée efficace pour limiter l'érosion des sols par rapport à des pratiques conventionnelles (Seitz *et al.*, 2018). La réduction ou l'arrêt du travail du sol, inclus dans de nombreux modèles agricoles évoqués, permettent ainsi de diminuer les risques d'érosions tout en augmentant la qualité des sols, notamment en termes de taux de matière organique, de stockage des nitrates et des nutriments (Bai *et al.*, 2018; Fiorini *et al.*, 2020; Sapkota *et al.*, 2012). L'arrêt du travail du sol associé à l'implantation de couverts végétaux tout en réduisant la fertilisation azotée a permis, après une phase de transition, d'obtenir de meilleurs rendements que des pratiques conventionnelles, et ce sur du long terme (Nouri *et al.*, 2020). La couverture du sol et un meilleur rôle de rétention de l'eau sont en outre des atouts importants dans un contexte de changements globaux où la ressource en eau peut devenir rare ou irrégulière.

Utiliser moins de pesticides, moins de fertilisation exogène coûteuse, produire ses sources de protéines nécessaires pour l'alimentation animale, sont autant d'éléments qui permettent aux agriculteurs de gagner en indépendance par rapport à une économie coûteuse aux règles et aux cours dictés à l'échelle mondiale. De plus, les modèles alternatifs impliquent de se pencher et de mieux comprendre le fonctionnement des agroécosystèmes. Cela apporte donc une plus grande connaissance et une autonomie pour l'agriculteur qui devient plus indépendant des conseillers agricoles et des lobbies. La santé des agriculteurs peut elle aussi être un élément impacté par leurs pratiques. La baisse de l'utilisation des produits chimiques réduit ainsi les risques pour la santé des personnes en contact avec eux (Horrigan Leo *et al.*, 2002).

Face aux évènements climatiques extrêmes, des fermes ayant des pratiques agricoles plus soutenables (conservation de la biodiversité, des sols, de la ressource en eau, travail réduit du sol, couverts végétaux, cultures associées, agroforesterie, amendements organiques) se sont montré plus résilientes (elles ont eu moins de de dommages et une récupération plus rapide) suite au passage d'un ouragan, et ce d'autant plus que l'intensité de l'évènement était élevée (Döring *et al.*, 2015).

Les bénéfices et services écosystémiques découlant de pratiques permettant un fonctionnement optimal de l'agroécosystème ne sont pas uniquement bénéfiques pour l'agriculture. Ainsi, la mise en place de ces pratiques peut être favorisée à travers des aides financières publiques telles que les mesures agro-environnementales. Cela permet une rétribution substantielle pour les agriculteurs impliqués dans le développement et la mise en place de ces pratiques agricoles. Enfin, produire de la nourriture tout en préservant les écosystèmes et en renouant le lien avec la société permet aux agriculteurs de (re)trouver un intérêt supplémentaire à leur métier. Ainsi, des agriculteurs développant de nouveaux modèles d'agricultures peuvent dire « Je suis fier d'être un agriculteur du vivant et de pouvoir transmettre mon expérience et mon savoir-faire. » (Pierre Pujos, agriculteur en agriculture de conservation dans le Gers (France) et président de l'association d'agroforesterie 'Arbre et Paysage 32' ; Pujos, 2020).

Comment les humains peuvent bénéficier de ces modèles agricoles

À l'échelle mondiale, les services écosystémiques de la biodiversité apportent d'un point de vue financier des bénéfices qui sont de l'ordre de centaines voire de milliers de milliards de dollars par service (Isbell *et al.*, 2017). Les modèles agricoles évoqués contribuent à maximiser ces services, ayant des répercussions non seulement à l'échelle des structures agricoles, mais également à des échelles régionales et mondiales.

Le stockage de carbone dans les sols a la possibilité d'impacter les teneurs globales en CO2 atmosphérique et donc d'influer sur les changements climatiques, et les pratiques agricoles ont leur rôle à jouer à ce niveau (Nair *et al.*, 2009; Rumpel *et al.*, 2020). La réduction ou l'absence de travail du sol en eux-mêmes ont la possibilité d'augmenter significativement le stockage du carbone dans les 5 à 10 premiers centimètres de sol (Fiorini *et al.*, 2020; Xiao *et al.*, 2020). L'agroforesterie se révèle elle aussi particulièrement intéressante pour la séquestration de carbone. Elle favorise la séquestration au sein du sol, par la présence de biomasse végétale sous forme de racines mais également en participant au fonctionnement du sol. Elle permet également le stockage de carbone au-dessus du sol dans le bois, les branches et le feuillage des arbres en plus de la production de la culture associée. Cela permet d'avoir un stockage net en carbone supérieur à celui d'une culture ou d'une prairie/pâture (Nair *et al.*, 2009). D'autres pratiques évoquées peuvent encore augmenter le stockage de carbone dans les sols, notamment la maximisation des couverts végétaux, le retour des résidus de cultures au sol et les amendements organiques (Bai *et al.*, 2018; Blanco-Canqui *et al.*, 2015).

Développer des méthodes d'agriculture durable permettrait de palier les impacts négatifs de la production alimentaire actuelle sur la santé humaine, que ce soit au niveau de leur qualité, des pollutions environnementales ou des risques biologiques (pathogènes, résistances aux antibiotiques) associés (Horrigan Leo *et al.*, 2002). L'amélioration de la qualité des sols permet de limiter les pollutions des milieux aquatiques provenant des milieux agricoles, en augmentant le stockage des substances telles que les nitrates, et en favorisant la filtration de l'eau à travers le sol (UNESCO, 2020; Zhang *et al.*, 2020). La réduction du travail du sol et l'amélioration de leur qualité permettent également une meilleure gestion de l'eau. Les sols stockent plus d'eau, mais ont aussi une meilleure filtrabilité et une plus grande résistance à l'érosion (Seitz *et al.*, 2018; UNESCO, 2020). Les arbres dans l'agroécosystème ont aussi un rôle de filtration de l'eau et de recyclage des nutriments, sur une période annuelle plus longue et à des profondeurs plus importantes que celles permises par les cultures, permettant ainsi d'augmenter la qualité de l'eau (Jose, 2009).

Les pratiques agricoles ont un effet sur la qualité de l'alimentation qui en résulte, notamment en modifiant les conditions microclimatiques, la qualité des sols et les variétés utilisées (Nuss and Tanumihardjo, 2010; Vedrina-Dragojević *et al.*, 1989). Par rapport aux produits issus de l'agriculture conventionnelle, ceux par exemple produits en agriculture biologique permettent de réduire différents risques pour la santé, limitent les résistances aux antibiotiques lors d'infections bactériennes et augmentent la qualité en différents nutriments tels que les acides gras polyinsaturés (notamment oméga 3), les minéraux ou les antioxydants (Pérez-López *et al.*, 2007; Rock *et al.*, 2017). Des pratiques ancestrales ou présentes localement dans certaines communautés peuvent également contribuer à favoriser la qualité de l'alimentation et son effet sur la santé humaine (Wall and Carpenter, 1988).

L'autonomie des communautés locales peut être un paramètre important au sein des sociétés, que ce soit pour s'affranchir des dépendances internationales, pour favoriser un tissu social et des liens à une échelle plus locale ou pour garantir la sécurité alimentaire en cas de problèmes majeurs à grande échelle. Favoriser une agriculture à plus petite échelle et plus en lien avec les consommateurs est donc une demande sociétale et la plupart des modèles agricoles évoqués peuvent particulièrement bien se prêter à cela (King, 2008). Des systèmes à l'interaction avec la biodiversité particulièrement développée et fonctionnant à petite échelle, tels que la permaculture ou les jardins-forêts, contribuent à l'autonomie des communautés locales tout en respectant leur environnement et en générant du lien social (Malan, 2015; Wartman *et al.*, 2018).

Les liens entre le monde agricole et la société peuvent parfois être tendus, notamment en ce qui concerne le partage de l'espace et les pollutions générées. L'utilisation des pesticides est par exemple très généralement décriée par l'opinion publique, puisqu'en plus d'affecter la qualité de la nourriture elle a un impact négatif sur la qualité de l'air, de l'eau et sur l'environnement (Horrigan Leo *et al.*, 2002). Le développent de modèles agricoles plus respectueux des ressources et éléments naturels permettrait donc de répondre à cette demande sociétale. De plus, certaines des pratiques agricoles évoquées dans cette publication permettraient de limiter les nuisances agricoles pour la population. La mise en place de ceintures végétales entre les espaces agricoles et les espaces urbanisés, comme il est possible de le faire avec des haies et des systèmes d'agroforesterie, permettent par exemple de limiter les nuisances, notamment olfactives, qui peuvent découler de l'implantation d'exploitation agricoles (Jose, 2009; Tyndall and Colletti, 2007).

Enfin, les paysages sont des éléments déterminants pour la qualité de vie et pout le potentiel touristique d'une région, et l'agriculture a un rôle primordial dans leur constitution (Meeus, 1993). Le paysan n'est-il pas celui qui habite le pays et modèle le paysage ? Les types d'agricultures et les pratiques agricoles contribuent à créer des paysages variés en différentes régions (Meeus, 1993). La perception du paysage est fortement influencée par la diversité des structures et des espèces, notamment la végétation (Junge *et al.*, 2009; Lindemann-Matthies *et al.*, 2010). Ainsi une agriculture permettant la mise en place d'un paysage avec une richesse, structure et hétérogénéité de milieux et d'espèces bénéficie aux usagers et à l'ensemble du territoire (Fischer and Lindenmayer, 2007). La biodiversité présente dans le paysage a un rôle majeur dans la perception qui en découle, notamment la diversité végétale (Lindemann-Matthies *et al.*, 2010). Même si elle est moins visible, la biodiversité animale peut avoir un attrait tout aussi important et être recherchée par les usagers. Ainsi, les mesures favorisant une hétérogénéité des habitats et la biodiversité en milieux agricoles apportent un intérêt sociétal important.

Quels sont les aides et les obstacles à une prise en compte simultanée de l'agriculture, de la biodiversité et de la société ?

Nous avons vu que plusieurs modèles agricoles et les pratiques sur lesquelles ils reposent permettent de concilier en de nombreux points la production agricole, la biodiversité et les besoins de la société dans son ensemble, et que ces modèles peuvent être grandement bénéfiques pour chaque partie. Alors pourquoi ces agricultures ne sont-elles pas encore la norme dans nos sociétés ? Quels sont les freins à leur développement ? Comment les surmonter ? Quels éléments permettraient de favoriser

ces modèles agricoles ? Les paragraphes suivants apportent des pistes pour répondre à ces questions.

Transition agricole

La transition vers ces modèles agricoles n'est pas forcément un chemin simple et linéaire. L'arrêt du travail du sol et le semis direct de la culture peut par exemple donner des résultats très variables, générant des rendements très bon dans certaines situations et mauvais dans d'autres (Chabert and Sarthou, 2020). Il en va de même pour les dégâts liés aux ravageurs des cultures. Bien que des modèles tels que l'agriculture de conservation doivent permettre de favoriser leur régulation, les résultats sont parfois variables et les causes difficilement identifiables. La maturité des systèmes semble grandement impliquée dans ces résultats, que ce soit en termes de mise en place des processus écologiques ou de maîtrise des pratiques par les agriculteurs (Chabert et Sarthou, 2020). Concernant les processus écologiques, nous avons par exemple vu précédemment que dans une étude, l'agroforesterie a permis un meilleurs biocontrôle des ravageurs des cultures lorsqu'elle était liée à de l'agriculture biologique mais moins bon lorsque liée à une agriculture conventionnelle (Boinot *et al.*, 2020).

La nécessité de plusieurs années pour permettre le développement des processus écosystémiques a notamment été mise en évidence concernant l'arrêt ou la réduction du travail du sol. Dans l'étude de Fiorini *et al.*, (2020) le stockage du carbone et de l'azote commencent à être améliorés sans travail du sol ou en travail réduit par rapport à un travail conventionnel, au bout de la troisième année, puis les différences continuent à augmenter au cours du temps. Les rendements en travail du sol réduit se sont révélés globalement améliorés au bout quelques années, mais en absence de travail du sol ils semblent meilleurs uniquement après 7 ans. Nouri *et al.* (2020) ont étudié l'arrêt du travail du sol associé à des couverts végétaux en comparaison de systèmes conventionnels, sur une durée de 30 ans. Leurs résultats vont dans le même sens, puisqu'ils indiquent une perte de rendements durant la première phase de 10 ans, puis des rendements supérieurs durant les deux décennies suivantes (entre 10 et 30 ans après la conversion). Les bénéfices des auxiliaires de cultures sur les rendements sont également susceptibles d'augmenter avec le temps et la durée d'installation des mesures agroenvironnementales (Albrecht *et al.*, 2020).

Au temps nécessaire à l'adaptation du fonctionnement de l'écosystème s'ajoute pour l'agriculteur des modifications qui peuvent être coûteuses et compliquées. Cela implique généralement de changer les techniques et outils utilisés et donc d'investir dans du matériel ou des installations. Il faut par exemple des semoirs spécifiques pour l'arrêt du travail du sol, des moissonneuses adaptées pour le '*relay-cropping*', des structures de tri permettant de séparer les différents types de graines pour les cultures associées (lorsqu'elles sont récoltées ensemble), des étables pour mettre en place de l'élevage, etc. Les coûts générés peuvent être importants pour l'agriculteur, limitant l'intérêt de la transition et augmentant les risques financiers à court terme. Malgré ces difficultés pour changer de système, seule la transition vers l'agriculture biologique bénéficie d'aides régulières à la conversion, et des aides plus généralisées aux modèles agricoles générant des services pour la société et l'environnement favoriseraient leur développement.

Connaissances

La transition vers de nouveaux modèles agricoles peut aussi être compliquée concernant les connaissances et l'expérience des agriculteurs (Chabert and Sarthou, 2020). En effet, les modèles agricoles évoqués s'affranchissent du modèle conventionnel. Les agriculteurs ne peuvent donc plus compter sur les conseillers agricoles ou les différents outils d'aide à la prise de décision pour savoir quoi faire à quel moment. A la place, ils doivent tenter de comprendre le mieux possible le fonctionnement de l'agroécosystème, les interactions entre leurs pratiques et les composantes qui agissent sur les cultures telles que les ravageurs et les auxiliaires.

Chez beaucoup d'agriculteurs, diverses connaissances en lien avec des pratiques alternatives ou le fonctionnement des agroécosystèmes sont peu connues. Peu d'agriculteurs par exemple semblent avoir conscience du bénéfice de cultures de légumineuses pour la réduction des adventices dans la culture suivante alors que cela permet un gain financier substantiel (Carof *et al.*, 2019). On peut également citer les bénéfices de pollinisations apportés par les auxiliaires des cultures, qui sont largement sous-estimés par la profession agricole (Minarro *et al.*, 2018). Il y a ainsi besoin de transmettre les connaissances acquises pour que les agriculteurs puissent faire des choix plus éclairés au regard des connaissances actuelles. Il est nécessaire pour cela d'envisager une formation du monde agricole qui enseigne une vue holistique du l'agroécosystème et les multiples interactions qui existent au sein de l'écosystème mais aussi entre toutes les parties prenantes (Struik and Kuyper, 2017). Certaines initiatives ont toutefois vu le jour pour faciliter l'accès à la connaissance. González-Chang *et al.*(2020) décrivent le développement d'une plateforme en ligne permettant à différents acteurs du monde agricole d'acquérir des connaissances sur le fonctionnement des écosystème et les services écosystémiques. En France, le mouvement Pour une Agriculture du Vivant a obtenu un financement de l'état français dans le cadre du programme d'investissements d'avenir. Cela permettra le développement d'une plateforme en ligne proposant de nombreux contenus pour se renseigner et se former à l'agroécologie (Pour une Agriculture du Vivant and bpifrance, 2020). En outre, différentes structures œuvrent au partage et à la diffusion de la connaissance ou des expériences dans ce domaine et leur rôle est primordial pour une transition agricole efficace.

Le fonctionnement des écosystèmes et l'impact des activités humaines sur les services écosystémiques est quelque-chose de complexe. Les connaissances scientifiques à ce sujet progressent et sont un point central de l'agroécologie. Cependant certaines compréhensions sont encore à développer, notamment en ayant une approche interdisciplinaire qui permette de prendre en compte cette complexité des écosystèmes et des relations que nous avons avec eux (Gaba *et al.*, 2015). Il est donc nécessaire à la fois de communiquer les éléments déjà connus aux acteurs qui ont la possibilité de favoriser leur mise en place, tout en continuant à étudier mes socio-agroécosystèmes pour aboutir à une meilleure compréhension de leurs processus.

Soutien des consommateurs

Les consommateurs délèguent la responsabilité de la production de nourriture aux agriculteurs. En outre, ce sont eux qui par leurs choix de consommation favorisent ou non certains modèles agricoles et les pratiques qui vont avec. Cependant, dans le système agro-alimentaire actuelle, il est difficile pour les agriculteurs de valoriser auprès des consommateurs les avantages écologiques et les services écosystémiques qu'ils favorisent (Dumont *et al.*, 2019). Les certifications pour l'agriculture biologique et les appellations d'origine protégée (AOP) sont deux labels reconnus qui permettent de garantir certaines normes et pratiques agricoles, au moyen d'une certification par des organismes indépendants. D'autres labels se développent avec ce fonctionnement, tels que le label '*Bee Friendly*' garantissant certaines pratiques favorables aux pollinisateurs (Wezel *et al.*, 2018). D'autres chartes ou labels reposant sur un contrôle par les pairs ont également été développés, tels que la charte pour une Agriculture Paysanne ou encore Bleu Blanc Cœur en France (Duru *et al.*, 2020). De plus, un projet se forme en France pour labéliser des pratiques agroécologiques telles que l'agriculture de conservation, ou au minimum pour permettre au consommateur d'être informé sur les pratiques agricoles mises en place (photo 1 ; voir www.agriculturedu vivant.org/faq/). Outre les labels, il est possible de rapprocher agriculteurs et consommateurs en limitant les intermédiaires et en développant des systèmes où la communauté soutient le monde agricole, tels que les Associations de Maintien d'une Agriculture Paysanne (AMAP ; Wezel *et al.*, 2018).

Image 1 : Melons labélisés "Pour une agriculture du Vivant » dans le cadre d'un projet de développement agroécologique porté par le mouvement éponyme

Les liens entre écosystèmes, agriculture et société sont importants, et il est nécessaire que les consommateurs aient un « *feedback* » de leurs choix et actions pour éviter les dommages à la biodiversité et aux écosystèmes (Cumming *et al.*, 2014). Les services écosystémiques mettent en évidence les dépendances et les interactions entre l'humain et son environnement. Nous sommes de plus en plus éloignés de la Nature, mais nous intéresser aux services écosystémiques peut nous aider à renouer des liens avec elle et à intégrer les effets que peuvent avoir nos actions (Schroter *et al.*, 2014).

Externalités, lois et politiques

Certains effets des pratiques agricoles ont une répercussion sur les écosystèmes qui peut être lente au regard de la vie d'un agriculteur, comme par exemple la dégradation des sols agricoles et leur érosion (Stoate *et al.*, 2001). Prendre conscience de ces effets et les intégrer dans la balance coût-bénéfice est donc plus compliqué. De plus, beaucoup de coûts environnementaux liés aux pratiques

agricoles sont externalisés, c'est-à-dire qu'ils ne sont pas pris en compte dans le système et dans les coûts financiers associés à la production agricole (Pretty *et al.*, 2001). Il en va de même pour certains bénéfices environnementaux qui ne sont pas non plus pris en compte dans le prix des productions, comme la qualité de l'air, de l'eau ou la biodiversité. Une étude de modélisation de Kay *et al.* (2019) portant sur l'agroforesterie a par exemple montré que pour apporter un bénéfice financier significativement supérieur à l'agriculture conventionnelle, la valeur des services écosystémiques doit être prise en compte. Ainsi les choix financiers qui sont fait n'incluent généralement pas ces externalités, et les décisions prises ne sont pas forcément celles qui apporteraient les meilleurs compromis coûts-bénéfices. Pretty *et al.* (2001) décrivent 3 possibilités pour limiter les externalités négatives et favoriser les positives :

- Des taxes environnementales. Elles consistent à ajouter un coût pour les effets négatifs liés à certaines activités (aussi appelées taxes pigouviennes). Cela permet une internalisation des coûts associés à la production agricole.
- La mise en place de subventions et de réformes incitatives. Plutôt que de pénaliser les impacts négatifs, cette option permet d'encourager la mise en place de pratiques bénéfiques pour l'environnement et la société. Cela peut être mis en place en conditionnant certaines aides pour l'agriculture à la mise en place de pratiques définies.
- Des mécanismes institutionnels et participatifs. Cela repose sur la communication et l'apprentissage des enjeux liés aux pratiques agricoles. Cela permet de faciliter les échanges au sein du monde agricole et avec les différents autres acteurs, résultant en des prises de décisions ou des transitions volontaires, communes et participatives.

A ces éléments nous pouvons ajouter la mise en place de lois qui ont également la possibilité de modifier les pratiques agricoles mises en place et de favoriser la prise en compte de la biodiversité, la société ou le bien-être animal (Dumont *et al.*, 2019; Smith *et al.*, 2016). De plus, les dimensions sociales et culturelles sont rarement prises en compte faute d'indicateurs disponibles (Dumont *et al.*, 2019), mais leur intégration serait également pertinente pour pouvoir effectuer les meilleurs choix possibles.

Le développement de systèmes nouveaux incluant une remise en question générale du système agricole et/ou sociétal, se heurtent souvent à des fonctionnements, des visions et des politiques qui préfèrent favoriser une transition lente des systèmes en place que de faire émerger de réelles alternatives (Chakroun, 2020). En découle deux manières d'envisager la transition écologique, en fonction du développement d'une modernisation écologique faible d'un côté ou forte de l'autre (Duru *et al.*, 2015a; Duru and Therond, 2015). Le premier type de modernisation correspond à un modèle agricole basé sur l'efficience du système, consistant en une évolution graduelle des pratiques à partir du système actuel et découlant des normes nationales et européennes. La seconde modernisation écologique évoquée correspond aux modèles innovants dont nous parlons ici, avec une agriculture basée sur la biodiversité, qui vise à augmenter la fonctionnalité des écosystèmes et permet la production de nombreux services écosystémiques (Duru *et al.*, 2015a; Duru and Therond, 2015).

Des mesures existent déjà pour favoriser cette transition agricole, telles que les mesures agro-environnementales développées dans le cadre de la Politique Agricole Commune (PAC) en Europe, et qui peuvent se révéler favorable à la biodiversité (Pe'er *et al.*, 2014). Cependant, des politiques telles que la PAC échouent encore bien souvent à permettre une réelle transition, non pas en raison

d'absence de moyens mais plutôt des stratégies d'allocations de ces moyens (Pe'er *et al.*, 2014). De grandes ambitions de transformation du système agricole peuvent être avancées, par exemple pour la biodiversité en Europe (European commission, 2011) ou la réduction des pesticides dans le cadre du plan Ecophyto en France, mais les actions et les résultats ne sont pas à la hauteur des ambitions affichées (Hossard *et al.*, 2017; Pe'er *et al.*, 2014). Pour réussir cette modernisation forte de l'agriculture évoquée précédemment, il est nécessaire de mettre en place des politiques adéquates, ambitieuses et efficaces. Certains pays mettent en place des moyens qui portent leurs fruits. Le Danemark a par exemple mis en place des taxes pigouviennes sur les pesticides bien plus élevées qu'en France (34 à 54% du prix de vente des pesticides), ce qui a permis une baisse significative des pesticides, contrairement à la France (Hossard *et al.*, 2017). En Suisse, ont été mises en place de fortes mesures de compensation et de paiements écologiques pour l'implantation de pratiques favorables à la biodiversité, résultant également et en seulement quelques années en une diminution des pesticides utilisés (Hossard *et al.*, 2017).

Tableau 1 : Synthèse des intérêts et limites ou défis de différentes pratiques agricoles. Les intérêts (en vert) et les limites ou défis (en rose) sont indiqués concernant la production agricole, la biodiversité et l'environnement, et le bien-être humain. Trois modèles agricoles représentatifs des différents modèles évoqués dans le document sont indiqués (en jaune) : L'agriculture biologique, l'agriculture de conservation et la permaculture. Les intérêts et limites/défis sont synthétisés pour ces modèles, (colonnes), ainsi que les pratiques agricoles concernées (lignes). Précisions supplémentaires : (1) Marges = coût de vente - coût de production ; (2) Indépendance vis-à-vis des marchés mondiaux, des multinationnales, …, indépendance dans les choix et décisions ; (3) Conserver des rendements convenables en modifiant les pratiques est un enjeu majeur pour l'agriculteur ; (4) Cela peut être un défis, dans le sens où le système peut tendre vers une réduction accrue des pesticides, ou à une limite si la pratique inclue la nécessité d'utilisation des pesticides ; (5) Des pratiques innovantes se basent souvent sur l'utilisation d'outils différents (semoirs, moissonneuses, etc.), nouveaux (trieuse pour les graines,…) qui peuvent être difficile à trouver/construire et/ou coûteux ; (6) Certaines pratiques favorisent la présence de ravageurs dans les cultures ; (7) L'agriculteur perçoit rarement ou qu'en partie les bénéfices pour l'écosystèmes, l'environnement et le bien-être humain permis par les pratiques mises en place ; (8) Cela peut être un défis, dans le sens où le système peut tendre vers une réduction accrue du travail du sol, ou à une limite si la pratique inclue la nécessité d'un travail du sol ; (9) Les intérêts pour la biodiversité peuvent être limités en raison de l'utilisation trop importante de pesticides ; (10) Les intérêts pour la biodiversité peuvent être limités en raison de perturbations importantes aux agroécosystèmes ; (11) L'amélioration d'une pratique par rapport aux pratiques conventionnelles peut être considéré comme un effort suffisant pour la protection de la biodiversité et de l'environnement, alors que d'autres améliorations plus bénéfiques pourraient être mises en place ; (12) Les pratiques agricoles et les différents enjeux auxquels elles se réfèrent sont peu connus du public. Ses moyens d'actions, qu'ils soient

			Travail du sol		Couverts d'interculture			Couvert végétal vivant		Cultures associées		Autres pratiques agricoles				Habitats semi-naturels				Modèle agricole		
			no-till	low-till	CIPAN	Précoces	Longs/multiples	En même temps	sous-semis	En plein	relay-cropping	Réduction pesticides, lutte biologique	élevage+culture	Variétés pérennes de cultures	Agroforesterie	Haies	Bords de champs	Jachères	Autres (taillis, pierriers ...)	Agriculture biologique	Agriculture de conservation	Permaculture
Production agricole	Intérêts	Meilleur rendement																				
		Moins de fertilisation																				
		Moins de pesticides																				
		Meilleures marges (1)																				
		Temps de travail réduit																				
		Favorise biocontrôle																				
		Limite érosion et qualité des sols																				
		Résistance sécheresse et évènements climatiques																				
		Plus d'indépendance (2)																				
	Limites et défis	Maîtriser les rendements (3)																				
		Coût de production																				
		Limiter l'utilisation de pesticides (4)																				
		Adaptation du matériel et des outils (5)																				
		Ravageurs (campagnoles, limaces,...) (6)																				
		Valoriser la plus value (7)																				
		Connaissances et compétences spécifiques																				
		Travail du sol et ses effets à limiter (8)																				
		Sécheresses et évènements climatiques																				
Biodiversité et environnement	Intérêts	Nourriture pollinisateurs																				
		Faune et fonctionnement du sol																				
		Diversité globale																				
		Auxilliaires des cultures																				
		diversité adventice																				
		Structure de la végétation																				
	Limites et défis	Utilisation de pesticides à limiter (9)																				
		Perturbation à limiter (travail du sol notamment) (10)																				
		Risque de se contenter d'un bénéfice modéré (11)																				
Bien-être humain	Intérêts	Qualité de l'air																				
		Qualité de l'eau																				
		Limite changement climatique																				
		Risques environnementaux																				
		Qualité de la nourriture																				
		Richesse et biodiversité du milieu agricole																				
		Paysage agricole																				
		Plus de lien avec la Nature																				
	Limites et défis	Communiquer à propos des pratiques agricoles (12)																				
		Prix plus élevé pour le consommateur (13)																				
		Alergies (alimentaires, environnementales) (14)																				
		Opposition cause animale (15)																				
Modèle agricole		Agriculture biologique																				
		Agriculture de conservation																				
		Permaculture																				

Conclusion

Les informations présentées dans cette revue décrivent des modèles agricoles présentant des intérêts à de nombreux points de vue. Toutefois, elles sont une illustration des modèles et démarches fructueuses, qui ne correspondent pas toujours entièrement à la réalité pour différents agriculteurs qui tentent de suivre cette voie. De nombreux paramètres entrent en effet en jeu notamment à un niveau local, et complexifient les relations entre les éléments du socio-agroécosystème. Cette interaction d'une multitude de paramètres est donc complexe à appréhender et il manque à l'heure actuelle de nombreuses connaissances pour comprendre l'ensemble des processus à l'œuvre en fonction des conditions locales, notamment pédo-climatiques. Cependant, cette synthèse permet de se rendre compte du champ des possibles concernant l'agriculture en lien avec la biodiversité et les besoins de notre société.

Ainsi, nous avons vu que la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes agricoles sont intimement liés aux pratiques qui y sont développées. En retour, les écosystèmes permettent de fournir de nombreux services, tant en termes de production que de régulation des processus, d'intérêts culturels et de support à l'écosystème en lui-même. Cela procure de nombreux bénéfices à la fois à la société et au bien-être humain, mais aussi en termes de production agricole et pour les agriculteurs. Les interactions entre chaque élément du socio-agroécosystème sont nombreuses et il est primordial de les prendre en compte pour maximiser les gains pour l'agriculteur et la société tout en favorisant la biodiversité. La prise en compte des bénéfices à différentes échelles et pour différents acteurs peut être un moteur particulièrement fort pour la mise en place de ces nouveaux modèles agricoles. Ces derniers permettent en effet de faire converger les besoins de l'agriculture, de la société et de la biodiversité.

Pour arriver à cela, une transition agricole forte est nécessaire, impliquant des changements profonds dans le lien que nous avons avec les écosystèmes qui nous entourent. Cela implique une transition de la part du monde agricole, mais également des soutiens, incitations et actions de la part des consommateurs et citoyens, ainsi que la mise en place de politiques non seulement ambitieuses mais aussi efficaces. Avec l'appui de ces différentes composantes de la société, cette transition est possible et nous proposons trois principaux leviers pour y arriver :

- Développer et promouvoir de manière générale une agriculture se basant sur une diversité de productions, qui favorise la biodiversité et les processus naturels.
- Communiquer et enseigner les connaissances et compréhensions plus spécifiques du fonctionnement des écosystèmes pour ajuster les actions au sein des socio-agroécosystèmes.
- Explorer et mener des recherches pour augmenter la compréhension des processus à l'œuvre.

En effet, les connaissances accumulées permettent déjà d'inciter très généralement à la mise en place d'une agriculture diversifiée et favorisant la biodiversité. Le partage des connaissances doit permettre à ceux qui s'engagent dans la transition de mettre en place les pratiques les plus favorables possibles pour l'ensemble du socio-agroécosystème. Enfin, l'avancée des connaissances est encore nécessaire pour aborder de manière plus efficace cette transition et améliorer notre compréhension de ces systèmes riches en composantes et en interactions.

C'est en mettant en place cela avec détermination que nous pourrons créer une société où « le paysan de demain sera un maître du bien-être du territoire en réussissant toutes les performances : environnement, nourriture de qualité, sécurité alimentaire, énergie, biomatériaux, biochimie… » (Schreiber, 2020).

« La moitié de toutes les maladies de l'humanité disparaitra quand la nourriture sera produite sur un sol fertile »

Sir Albert Howard,
agronome britannique,
Testament agricole, pour une agriculture naturelle, 1940

Conclusion

« La clé de voûte pour avoir un sol en bonne santé, ce sont les couverts végétaux. »

Michel Roesch, CTS en Agriculutre Biologique, FNAB 2017

Le hamster est capable de sélectionner des aliments parmi ceux à sa disposition en milieu naturel afin d'adapter son apport alimentaire à ses besoins. Des aliments riches en protéines et en lipides sont particulièrement appréciés par ce rongeur et reflètent en même temps l'intérêt de ces macronutriments pour l'espèce. Cependant les besoins alimentaires au regard de la composition des plantes sont complexes, et une diversité alimentaire est nécessaire pour que le hamster puisse bénéficier d'un apport optimal en nutriments. Augmenter la diversité des cultures accessibles pour le hamster est donc indispensable, notamment durant la période de reproduction pour compenser au moins en partie les effets d'une mauvaise condition corporelle à la sortie de l'hibernation. Une association de cultures très favorable pour la reproduction du hamster est par exemple celle du blé et du soja. De plus, la diversité de plantes (adventices par exemple) à différents stades, ainsi qu'une abondance d'animaux invertébrés permet de pallier certaines carences pendant la reproduction et sont donc favorables au développement de l'espèce. La mise en place de pratiques agricoles favorables dans le milieu agricole nécessite des études menées avec une approche multidisciplinaire, ainsi que la collaboration de différentes parties-prenantes.

Les pratiques agricoles favorables pour le hamster sont globalement différentes des pratiques habituellement développées en agriculture conventionnelle. Elles nécessitent en effet un autre fonctionnement que la monoculture et impliquent de favoriser la biodiversité au sein de l'agroécosystème. De tels pratiques et même modèles agricoles alternatifs existent et sont tout à fait susceptibles de bénéficier au hamster tout en étant viables pour l'agriculteur. Ils comprennent en effet des pratiques permettant la présence d'une diversité végétale accrue dans les parcelles agricoles ou à leur proximité. De plus, ils reposent sur la maximisation des processus et services écosystémiques, prenant donc en compte la biodiversité comme un élément du système qui permet son fonctionnement plutôt qu'un élément antagoniste. De tels modèles se basent sur l'agroécologie et peuvent notamment être retrouvés sous les termes d'agriculture de conservation, agriculture basée sur la biodiversité, agriculture durable, etc.

Le hamster n'est pas le seul à pouvoir bénéficier de la mise en place de ces modèles. L'ensemble de la biodiversité des agroécosystèmes est favorablement impacté par leur développement. Ils apportent également de nombreux bénéfices aux citoyens, que ce soit en termes de santé, d'action sur le climat ou de qualité de vie, voire de rapport à leur alimentation et à la Nature. Enfin et surtout, ils apportent de nombreux avantages aux agriculteurs et permettent d'envisager durablement la production agricole. Leur développement peut être complexe, et l'intégration des différents avantages qu'ils procurent peut être un moteur pour cette transition agricole. Ainsi, les mesures de conservations et les efforts effectués pour la protection du hamster doivent permettre de soutenir une agriculture qui prend cette direction.

Malgré les dégâts que ce rongeur peut causer aux cultures lorsque de très importantes populations sont présentes, et en suivant la démarche d'une agriculture intégrant les différents éléments de l'écosystème dans son fonctionnement, il est également possible d'envisager des actions directement positives du Grand hamster au sein de l'écosystème agricole. Le hamster est friand de très nombreuses espèces de plantes adventices (Tissier *et al.*, 2019b), davantage que les céréales lorsqu'elles sont à leur stade végétatif (Tissier et al., 2018). Ainsi il peut avoir un rôle de limitation de leur développement, notamment dans des systèmes limitant les pesticides et le

travail du sol. De plus, certains agriculteurs (y compris lors de travail du sol réduit ou absent) effectuent occasionnellement (toutes les quelques années) un sous-solage, qui consiste à décompacter les sols en profondeur sans impacter fortement sa structure superficielle. À travers la création de son terrier et les volumes importants de terre qui peuvent être déplacés, le hamster peut contribuer à aérer les sols et remonter à la surface des éléments nutritifs présents en profondeur. Les bénéfices pour l'agriculture apportés par le hamster à travers ces actions n'ont à ma connaissance pas été évalués, mais dans un contexte de modification des pratiques agricoles, cela pourrait être à approfondir.

Le hamster a ainsi une place toute particulière dans l'agriculture. Jadis espèce considérée comme nuisible, à éradiquer pour sauver les récoltes, il est devenu en quelques décennies une espèce rare et parmi les plus menacée d'Europe. Mais il a aujourd'hui le potentiel de contribuer au développement d'une nouvelle agriculture qui soit plus respectueuse du vivant, de l'environnement et des humains, tout en garantissant une production agricole rentable.

Glossaire

Agrifaune : Faune liée aux milieux agricoles.

Agroécosystème : Écosystème agricole.

Euthermie : Température de consigne en temps normal chez les animaux endothermes (qui régulent leur température par des mécanismes internes).

Faune épigée : Faune qui se déplace à la surface du sol, principalement des invertébrés.

Fitness : Capacité d'un individu à survivre, (se reproduire) et transmettre son patrimoine génétique.

Mesures Agro-Environnementales (MAE) : Mesures mises en place dans les milieux agricoles par les agriculteurs, de manière volontaire et subventionnée dans le cadre de la Politique Agricole Commune (PAC), visant à préserver la biodiversité et l'environnement.

Parturition : Évènement de la mise bas, de l'accouchement chez les animaux.

Phénologie : Étude des évènements qui caractérisent le cycle biologique des êtres vivants.

Plantes adventices : Plantes qui poussent spontanément dans une culture, souvent considérées comme des 'plantes indésirables' ou des 'mauvaises herbes'. Voir Encadré 2 de l'introduction.

Torpeur : Réduction du métabolisme d'un organisme animal associée à une réduction de la température corporelle.

Bibliographie

ACTeon, 2012. Plan national d'action en faveur du Hamster commun Cricetus cricetus 2012-2016.

Agreste, 2020. Statistique agricole.

Agreste, 2018. Résultats économiques des exploitations en 2017. Agreste Primeur 354.

Alaux, C., Allier, F., Decourtye, A., Odoux, J.-F., Tamic, T., Chabirand, M., Delestra, E., Decugis, F., Conte, Y.L., Henry, M., 2017. A 'Landscape physiology' approach for assessing bee health highlights the benefits of floral landscape enrichment and semi-natural habitats. Sci. Rep. 7, srep40568. https://doi.org/10.1038/srep40568

Albrecht, M., Kleijn, D., Williams, N., Tschumi, M., Blaauw, B., Bommarco, R., Campbell, A., Dainese, M., Drummond, F., Entling, M., Ganser, D., De Groot, A., Goulson, D., Grab, H., Hamilton, H., Herzog, F., Isaacs, R., Jacot, K., Jeanneret, P., Jonsson, M., Knop, E., Kremen, C., Landis, D., Loeb, G., Marini, L., McKerchar, M., Morandin, L., Pfister, S., Potts, S., Rundlöf, M., Sardiñas, H., Sciligo, A., Thies, C., Tscharntke, T., Venturini, E., Veromann, E., Vollhardt, I., Wäckers, F., Ward, K., Wilby, A., Woltz, M., Wratten, S., Sutter, L., 2020. Global synthesis of the effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield. Ecol. Lett. https://doi.org/10.22541/au.158618502.29242370

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

Amundson, R., Berhe, A.A., Hopmans, J.W., Olson, C., Sztein, A.E., Sparks, D.L., 2015. Soil and human security in the 21st century. Science 348. https://doi.org/10.1126/science.1261071

APRONA, 2020. ERMES Alsace 2016 [WWW Document]. Aprona. URL https://www.aprona.net/FR/nos-missions/suivi-de-la-qualite-des-eaux-souterraines/ermes-alsace-2016.html (accessed 2.13.20).

Armand, R., Bockstaller, C., Auzet, A.-V., Van Dijk, P., 2009. Runoff generation related to intra-field soil surface characteristics variability: Application to conservation tillage context. Soil Tillage Res. 102, 27–37. https://doi.org/10.1016/j.still.2008.07.009

Arnold, W., Giroud, S., Valencak, T.G., Ruf, T., 2015. Ecophysiology of Omega Fatty Acids: A Lid for Every Jar. Physiology 30, 232–240. https://doi.org/10.1152/physiol.00047.2014

Bachmanov, A.A., Bosak, N.P., Floriano, W.B., Inoue, M., Li, X., Lin, C., Murovets, V.O., Reed, D.R., Zolotarev, V.A., Beauchamp, G.K., 2011. Genetics of sweet taste preferences. Flavour Fragr. J. 26, 286–294. https://doi.org/10.1002/ffj.2074

Badenhausser, I., Gross, N., Mornet, V., Roncoroni, M., Saintilan, A., Rusch, A., 2020. Increasing amount and quality of green infrastructures at different scales promotes biological control in agricultural landscapes. Agric. Ecosyst. Environ. 290, 106735. https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106735

Bai, Z., Caspari, T., Gonzalez, M.R., Batjes, N.H., Mäder, P., Bünemann, E.K., de Goede, R., Brussaard, L., Xu, M., Ferreira, C.S.S., Reintam, E., Fan, H., Mihelič, R., Glavan, M., Tóth, Z., 2018. Effects of agricultural management practices on soil quality: A review of long-term experiments for Europe and China. Agric. Ecosyst. Environ. 265, 1–7. https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.05.028

Banaszek, A., Bogomolov, P., Feoktistova, N., La Haye, M., Monecke, S., Reiners, T.E., Rusin, M., Surov, A., Weinhold, U., Ziomek, J., 2020. Cricetus

cricetus. The IUCN Red List of Threatened Species 2020. IUCN.

Banaszek, A., Jadwiszczak, K.A., Ziomek, J., 2011. Genetic variability and differentiation in the Polish common hamster (Cricetus cricetus L.): Genetic consequences of agricultural habitat fragmentation. Mamm. Biol. 76, 665–671. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.10.014

Banaszek, A., Ziomek, J., Jadwiszczak, K.A., Kaczynska, E., Mirski, P., 2012. Identification of the barrier to gene flow between phylogeographic lineages of the common hamster Cricetus cricetus. Acta Theriol. (Warsz.) 57.

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

Bar-On, Y.M., Phillips, R., Milo, R., 2018. The biomass distribution on Earth. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 115, 6506–6511. https://doi.org/10.1073/pnas.1711842115

Barré, K., Le Viol, I., Julliard, R., Chiron, F., Kerbiriou, C., 2018a. Tillage and herbicide reduction mitigate the gap between conventional and organic farming effects on foraging activity of insectivorous bats. Ecol. Evol. 8, 1496–1506. https://doi.org/10.1002/ece3.3688

Barré, K., Le Viol, I., Julliard, R., Kerbiriou, C., 2018b. Weed control method drives conservation tillage efficiency on farmland breeding birds. Agric. Ecosyst. Environ. 256, 74–81. https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.01.004

Barreiros, F.C., Pires, F.P., Sequeira, E.M., 1996. Tillage (plowing, subsoiling and no-tillage) effects on soil erodibility, in: Rodriguez-Barrueco, C. (Ed.), Fertilizers and Environment: Proceedings of the International Symposium "Fertilizers and Environment", Held in Salamanca, Spain, 26–29, September, 1994, Developments in Plant and Soil Sciences. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 115–119. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1586-2_21

Batello, C., Wade, L., Cox, S., Pogna, N., Bozzini, A., Choptiany, J., 2013. Perennial crops for food security (No. PROCEEDINGS OF THE FAO EXPERT WORKSHOP). Rome, Italy.

Bau, H.M., Villaume, C., Nicolas, J.P., Mejean, 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.

Beecher, N.A., Johnson, R.J., Brandle, J.R., Case, R.M., Young, L.J., 2002. Agroecology of Birds in Organic and Nonorganic Farmland. Conserv. Biol. 16, 1620–1631. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01228.x

Benton, T.G., Bryant, D.M., Cole, L., Crick, H.Q.P., 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. J. Appl. Ecol. 39, 673–687. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00745.x

Bergman, C.M., Fryxell, J.M., Gates, C.C., Fortin, D., 2001. Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? J. Anim. Ecol. 70, 289–300. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2001.00496.x

Berthoud, H.-R., Münzberg, H., Richards, B.K., Morrison, C.D., 2012. Neural and metabolic regulation of macronutrient intake and selection. Proc. Nutr. Soc. 71, 390–400. https://doi.org/10.1017/S0029665112000559

Bertrand, C., Burel, F., Baudry, J., 2016. Spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes. Landsc. Ecol. 31, 451–466. https://doi.org/10.1007/s10980-015-0259-4

Beudou, J., Martin, G., Ryschawy, J., 2017. Cultural and territorial vitality services play a key role in

livestock agroecological transition in France. Agron. Sustain. Dev. 37, 36. https://doi.org/10.1007/s13593-017-0436-8

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

Bielders, C.L., Ramelot, C., Persoons, E., 2003. Farmer perception of runoff and erosion and extent of flooding in the silt-loam belt of the Belgian Walloon Region. Environ. Sci. Policy 6, 85–93. https://doi.org/10.1016/S1462-9011(02)00117-X

Björklund, J., Limburg, K.E., Rydberg, T., 1999. Impact of production intensity on the ability of the agricultural landscape to generate ecosystem services: an example from Sweden. Ecol. Econ. 29, 269–291. https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00014-2

Blanco-Canqui, H., Shaver, T.M., Lindquist, J.L., Shapiro, C.A., Elmore, R.W., Francis, C.A., Hergert, G.W., 2015. Cover Crops and Ecosystem Services: Insights from Studies in Temperate Soils. Agron. J. 107, 2449–2474. https://doi.org/10.2134/agronj15.0086

Blanco-Pastor, J.L., Manel, S., Barre, P., Roschanski, A.M., Willner, E., Dehmer, K.J., Hegarty, M., Muylle, H., Ruttink, T., Roldán-Ruiz, I., Ledauphin, T., Escobar-Gutiérrez, A., Sampoux, J.-P., 2019. Pleistocene climate changes, and not agricultural spread, accounts for range expansion and admixture in the dominant grassland species Lolium perenne L. J. Biogeogr. 46, 1451–1465. https://doi.org/10.1111/jbi.13587

Blevins, R.L., Herbek, J.H., Frye, W.W., 1990. Legume Cover Crops as a Nitrogen Source for No-Till Corn and Grain Sorghum. Agron. J. 82, 769–772. https://doi.org/10.2134/agronj1990.00021962008200040023x

Bobek, B., Perzanowski, K., Weiner, J., 1990. Energy Expenditure for Reproduction in Male Red Deer. J. Mammal. 71, 230–232. https://doi.org/10.2307/1382171

Bock, C.E., Jones, Z.F., Bock, J.H., 2007. Relationships Between Species Richness, Evenness, and Abundance in a Southwestern Savanna. Ecology 88, 1322–1327. https://doi.org/10.1890/06-0654

Boinot, S., Mézière, D., Poulmarc'h, J., Saintilan, A., Lauri, P.-E., Sarthou, J.-P., 2020. Promoting generalist predators of crop pests in alley cropping agroforestry fields: Farming system matters. Ecol. Eng. 158, 106041. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.106041

Bosque, C., Calchi, R., 2003. Food choice by Blue–gray Tanagers in relation to protein content. Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. 135, 321–327. https://doi.org/10.1016/S1095-6433(03)00080-1

Bougrain Dubourg, A., FEREY, P., 2020. Bilan de la loi pour la reconquete de la biodiversité, de la nature et des paysages.

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

Bretagnolle, V., Gaba, S., 2015. Weeds for bees? A review. Agron. Sustain. Dev. 35, 891–909. https://doi.org/10.1007/s13593-015-0302-5

Bronick, C.J., Lal, R., 2005. Soil structure and management: a review. Geoderma 124, 3–22. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.03.005

Bulmaga, V.P., Lapteva, N.A., Vaintraub, I.A., 1989. The effect of phytate on the solubility of the sunflower seed proteins. Food Nahr. 33, 161–165. https://doi.org/10.1002/food.19890330212

Burlingame, B., Mouillé, B., Charrondière, R., 2009. Nutrients, bioactive non-nutrients and anti-

nutrients in potatoes. J. Food Compos. Anal., International Year of the Potato 22, 494–502. https://doi.org/10.1016/j.jfca.2009.09.001

Burroughs, W., Edgington, B.H., Robison, W.L., Bethke, R.M., 1950. Niacin Deficiency and Enteritis in Growing PigsOne Figure. J. Nutr. 41, 51–62. https://doi.org/10.1093/jn/41.1.51

Campbell, R.R., Leatherland, J.F., 1980a. Estimating Body Protein and Fat from Water Content in Lesser Snow Geese. J. Wildl. Manag. 44, 438–446. https://doi.org/10.2307/3807975

Campbell, R.R., Leatherland, J.F., 1980b. Estimating Body Protein and Fat from Water Content in Lesser Snow Geese. J. Wildl. Manag. 44, 438. https://doi.org/10.2307/3807975

Capber, F., Eidenschenk, J., Manson, C., Ferry, C., Habold, C., 2017. Lawsonia intracellularis in European Hamsters (Cricetus cricetus) in France. Presented at the Proceedings of the 24th Meeting of the International Hamster Workgroup, KMK Scientific Press, Uglich, Russia.

CARA Bourgogne, 2012. Cultures Intermédiaires [WWW Document]. URL http://agriculture-de-conservation.com/sites/agriculture-de-conservation.com/IMG/pdf/cipan-bourgogne.pdf (accessed 1.1.17).

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature 486, 59–67. https://doi.org/10.1038/nature11148

Carof, M., de Tourdonnet, S., Saulas, P., Le Floch, D., Roger-Estrade, J., 2007. Undersowing wheat with different living mulches in a no-till system. II. Competition for light and nitrogen. Agron. Sustain. Dev. 27, 357–365. https://doi.org/10.1051/agro:2007017

Carof, M., Godinot, O., Ridier, A., 2019. Diversity of protein-crop management in western France. Agron. Sustain. Dev. 39, 15. https://doi.org/10.1007/s13593-019-0561-7

Castillo, A.M., Alavez, V., Castro-Porras, L., Martínez, Y., Cerritos, R., 2020. Analysis of the Current Agricultural Production System, Environmental, and Health Indicators: Necessary the Rediscovering of the Pre-hispanic Mesoamerican Diet? Front. Sustain. Food Syst. 4. https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.00005

Catarino, R., Bretagnolle, V., Perrot, T., Vialloux, F., Gaba, S., 2019a. Bee pollination outperforms pesticides for oilseed crop production and profitability. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 286, 20191550. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1550

Catarino, R., Gaba, S., Bretagnolle, V., 2019b. Experimental and empirical evidence shows that reducing weed control in winter cereal fields is a viable strategy for farmers. Sci. Rep. 9, 1–10. https://doi.org/10.1038/s41598-019-45315-8

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 114, E6089–E6096. https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114

Chabert, A., Sarthou, J.-P., 2020. Conservation agriculture as a promising trade-off between conventional and organic agriculture in bundling ecosystem services. Agric. Ecosyst. Environ. 292, 106815. https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106815

Chakroun, L., 2020. Permaculture within territorial dynamics: levers for a mesologisation of Swiss agriculture. Dev. Durable Territ. 11.

Chan, R., Wandee, S., Wang, M., Chiemchaisri, W., Chiemchaisri, C., Yoshimura, C., 2020. Fate, transport and ecological risk of antibiotics from pig farms along the bang pakong River, Thailand.

Agric. Ecosyst. Environ. 304, 107123. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107123

Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J.D.C., Arx, M. von, Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J.V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balčiauskas, L., Balys, V., Bedő, P., Bego, F., Blanco, J.C., Breitenmoser, U., Brøseth, H., Bufka, L., Bunikyte, R., Ciucci, P., Dutsov, A., Engleder, T., Fuxjäger, C., Groff, C., Holmala, K., Hoxha, B., Iliopoulos, Y., Ionescu, O., Jeremić, J., Jerina, K., Kluth, G., Knauer, F., Kojola, I., Kos, I., Krofel, M., Kubala, J., Kunovac, S., Kusak, J., Kutal, M., Liberg, O., Majić, A., Männil, P., Manz, R., Marboutin, E., Marucco, F., Melovski, D., Mersini, K., Mertzanis, Y., Mysłajek, R.W., Nowak, S., Odden, J., Ozolins, J., Palomero, G., Paunović, M., Persson, J., Potočnik, H., Quenette, P.-Y., Rauer, G., Reinhardt, I., Rigg, R., Ryser, A., Salvatori, V., Skrbinšek, T., Stojanov, A., Swenson, J.E., Szemethy, L., Trajçe, A., Tsingarska-Sedefcheva, E., Váňa, M., Veeroja, R., Wabakken, P., Wölfl, M., Wölfl, S., Zimmermann, F., Zlatanova, D., Boitani, L., 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. Science 346, 1517–1519. https://doi.org/10.1126/science.1257553

Chen, H., Dai, Z., Veach, A.M., Zheng, J., Xu, J., Schadt, C.W., 2020. Global meta-analyses show that conservation tillage practices promote soil fungal and bacterial biomass. Agric. Ecosyst. Environ. 293, 106841. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106841

Chen, J., He, F., Zhang, X., Sun, X., Zheng, Jufeng, Zheng, Jinwei, 2014. Heavy metal pollution decreases microbial abundance, diversity and activity within particle-size fractions of a paddy soil. FEMS Microbiol. Ecol. 87, 164–181. https://doi.org/10.1111/1574-6941.12212

CICES, 2011. Common International Classification of Ecosystem Services (CICES): 2011 update.

Coleman, F.C., Williams, S.L., 2002. Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. Trends Ecol. Evol. 17, 40–44. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02330-8

Combs, G.F., 2012. The Vitamins : Fundamental Aspects in Nutrition and Health, 4th edition. ed. Elsevier Science.

Commissariat général au développement durable, 2018. Environnement & agricultureLes chiffres clés – Édition 2018.

Concannon, P.W., Fullman, L. a, Baldwin, B.H., Tennant, B.C., 1989. Effects of induction versus prevention of hibernation on reproduction in captive male and female woodchucks (Marmota monax). Biol. Reprod. 41, 255–61. https://doi.org/10.1095/biolreprod41.2.255

Constant, T., Giroud, S., Viblanc, V., Tissier, M.L., Bergeron, P., Dobson, F.S., Habold, C., 2020. Integrating mortality risks and the adaptiveness of hibernation. Front. Physiol. 11. https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00706

Convention sur la Diversité Biologique, 2011. Plan stratégique 2011-2020 pour la diversité biologique.

Cour des Comptes Européenne, 2020. Rapport spécial 13/2020: Biodiversité des terres agricoles: la contribution de la PAC n´a pas permis d´enrayer le déclin.

Cumming, G.S., Buerkert, A., Hoffmann, E.M., Schlecht, E., von Cramon-Taubadel, S., Tscharntke, T., 2014. Implications of agricultural transitions and urbanization for ecosystem services. Nature 515, 50–57. https://doi.org/10.1038/nature13945

Curado, N., Hartel, T., Arntzen, J.W., 2011. Amphibian pond loss as a function of landscape change – A case study over three decades in an agricultural area of northern France. Biol. Conserv., Ecoregional-scale monitoring within conservation areas, in a rapidly changing climate 144, 1610–1618. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.02.011

Dainese, M., Martin, E.A., Aizen, M.A., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalheiro, L.G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L.A., Ghazoul, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D.S., Kennedy, C.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Letourneau, D.K., Marini, L., Poveda, K., Rader, R., Smith, H.G., Tscharntke, T., Andersson, G.K.S., Badenhausser, I., Baensch, S., Bezerra, A.D.M., Bianchi, F.J.J.A., Boreux, V., Bretagnolle, V., Caballero-Lopez, B., Cavigliasso, P., Ćetković, A., Chacoff, N.P., Classen, A., Cusser, S., Silva, F.D. da S. e, Groot, G.A. de, Dudenhöffer, J.H., Ekroos, J., Fijen, T., Franck, P., Freitas, B.M., Garratt, M.P.D., Gratton, C., Hipólito, J., Holzschuh, A., Hunt, L., Iverson, A.L., Jha, S., Keasar, T., Kim, T.N., Kishinevsky, M., Klatt, B.K., Klein, A.-M., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Larsen, A.E., Lavigne, C., Liere, H., Maas, B., Mallinger, R.E., Pachon, E.M., Martínez-Salinas, A., Meehan, T.D., Mitchell, M.G.E., Molina, G.A.R., Nesper, M., Nilsson, L., O'Rourke, M.E., Peters, M.K., Plećaš, M., Potts, S.G., Ramos, D. de L., Rosenheim, J.A., Rundlöf, M., Rusch, A., Sáez, A., Scheper, J., Schleuning, M., Schmack, J.M., Sciligo, A.R., Seymour, C., Stanley, D.A., Stewart, R., Stout, J.C., Sutter, L., Takada, M.B., Taki, H., Tamburini, G., Tschumi, M., Viana, B.F., Westphal, C., Willcox, B.K., Wratten, S.D., Yoshioka, A., Zaragoza-Trello, C., Zhang, W., Zou, Y., Steffan-Dewenter, I., 2019. A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. Sci. Adv. 5, eaax0121. https://doi.org/10.1126/sciadv.aax0121

De Cosmi, V. x, Scaglioni, S., Agostoni, C., 2017. Early Taste Experiences and Later Food Choices. Nutrients 9, UNSP 107. https://doi.org/10.3390/nu9020107

Dearing, M.D., Foley, W.J., McLean, S., 2005. The Influence of Plant Secondary Metabolites on the Nutritional Ecology of Herbivorous Terrestrial Vertebrates. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 36, 169–189. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152617

Department for Environment, Food & Rural Affairs, 2019a. Butterflies in England: species of the wider countryside on farmland and in woodland, 1990 to 2018.

Department for Environment, Food & Rural Affairs, 2019b. Wild bird populations in the UK, 1970 to 2018.

Diedrich, V., Steinlechner, S., Scherbarth, F., 2014. Effects of unsaturated fatty acids on torpor frequency and diet selection in Djungarian hamsters (Phodopus sungorus). J. Exp. Biol. 217, 4313–4319. https://doi.org/10.1242/jeb.113217

Dijk, P.M. van, Auzet, A.-V., Lemmel, M., 2005. Rapid assessment of field erosion and sediment transport pathways in cultivated catchments after heavy rainfall events. Earth Surf. Process. Landf. 30, 169–182. https://doi.org/10.1002/esp.1182

DiPatrizio, N.V., 2014. Is fat taste ready for primetime? Physiol. Behav., SSIB 2014 136, 145–154. https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2014.03.002

Donald, P.F., Green, R.E., Heath, M.F., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 268, 25–29. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1325

Döring, T.F., Vieweger, A., Pautasso, M., Vaarst, M., Finckh, M.R., Wolfe, M.S., 2015. Resilience as a universal criterion of health. J. Sci. Food Agric. 95, 455–465. https://doi.org/10.1002/jsfa.6539

Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Leveque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M.L.J., Sullivan, C.A., 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 81, 163–82. https://doi.org/10.1017/S1464793105006950

Dumont, B., Ryschawy, J., Duru, M., Benoit, M., Chatellier, V., Delaby, L., Donnars, C., Dupraz, P., Lemauviel-Lavenant, S., Méda, B., Vollet, D.,

Sabatier, R., 2019. Review: Associations among goods, impacts and ecosystem services provided by livestock farming. animal 13, 1773–1784. https://doi.org/10.1017/S1751731118002586

Duru, M., Sarthou, J.P., Therond, O., 2020. RO9 Analyse de modèles d'agriculture biodiversifiés au prisme de la « santé unique ». sfecologie.org. URL https://www.sfecologie.org/regard/ro9-janv-2020-duru-sarthou-therond/ (accessed 1.28.20).

Duru, M., Therond, O., 2015. Livestock system sustainability and resilience in intensive production zones: which form of ecological modernization? Reg. Environ. Change 15, 1651–1665. https://doi.org/10.1007/s10113-014-0722-9

Duru, M., Therond, O., Fares, M., 2015a. Designing agroecological transitions; A review. Agron. Sustain. Dev. 35, 1237–1257. https://doi.org/10.1007/s13593-015-0318-x

Duru, M., Therond, O., Martin, G., Martin-Clouaire, R., Magne, M.-A., Justes, E., Journet, E.-P., Aubertot, J.-N., Savary, S., Bergez, J.-E., Sarthou, J.P., 2015b. How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: a review. Agron. Sustain. Dev. 35, 1259–1281. https://doi.org/10.1007/s13593-015-0306-1

El-Barody, M. a. A., Daghash, H.A., Rabie, Z.B.H., 2001. Some physiological responses of pregnant Egyptian buffalo to niacin supplementation. Livest. Prod. Sci. 69, 291–296. https://doi.org/10.1016/S0301-6226(01)00169-5

Emile, J.C., WALCZAK, P., TRILLAUD, A., NOVAK, S., 2011. Pâturer une céréale sans trop pénaliser le rendement grain : effet de la date d'exploitation et de l'espèce.

Ettle, T., Roth, F.X., 2004. Specific dietary selection for tryptophan by the piglet. J. Anim. Sci. 82, 1115–1121. https://doi.org/10.2527/2004.8241115x

European commission, 2011. The EU Biodiversity Strategy to 2020. https://doi.org/10.2779/39229

FAO, 2017. Conservation Agriculture - Revised version. FAO, Rome, Italy.

Felton, A.M., Felton, A., Lindenmayer, D.B., Foley, W.J., 2009a. Nutritional Goals of Wild Primates. Funct. Ecol. 23, 70–78.

Felton, A.M., Felton, A., Raubenheimer, D., Simpson, S.J., Foley, W.J., Wood, J.T., Wallis, I.R., Lindenmayer, D.B., 2009b. Protein content of diets dictates the daily energy intake of a free-ranging primate. Behav. Ecol. 20, 685–690. https://doi.org/10.1093/beheco/arp021

Felton, A.M., Wam, H.K., Stolter, C., Mathisen, K.M., Wallgren, M., 2018. The complexity of interacting nutritional drivers behind food selection, a review of northern cervids. Ecosphere 9, e02230. https://doi.org/10.1002/ecs2.2230

Feng, Z., Miao, H., Zhang, F., Huang, Y., 2002. Effects of acid deposition on terrestrial ecosystems and their rehabilitation strategies in China. J. Environ. Sci. China 14, 227–33.

Feoktistova, N.Y., Meschersky, I.G., Bogomolov, P.L., Sayan, A.S., Poplavskaya, N.S., Surov, A.V., 2017. Phylogeographic structure of the Common hamster (Cricetus cricetus L.): Late Pleistocene connections between Caucasus and Western European populations. PLOS ONE 12, e0187527. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187527

Ferguson, N.S., Bradford, M.M.V., Gous, R.M., 2002. Diet selection priorities in growing pigs offered a choice of feeds. South Afr. J. Anim. Sci. 32, 136–143. https://doi.org/10.4314/sajas.v32i2.3756

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

Fiorini, A., Boselli, R., Maris, S.C., Santelli, S., Ardenti, F., Capra, F., Tabaglio, V., 2020. May conservation tillage enhance soil C and N accumulation without decreasing yield in intensive irrigated croplands? Results from an eight-year maize

monoculture. Agric. Ecosyst. Environ. 296, 106926. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106926

Firbank, L.G., Petit, S., Smart, S., Blain, A., Fuller, R.J., 2008. Assessing the impacts of agricultural intensification on biodiversity: a British perspective. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 363, 777–787. https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2183

Firbank, L.G., Smart, S.M., Crabb, J., Critchley, C.N.R., Fowbert, J.W., Fuller, R.J., Gladders, P., Green, D.B., Henderson, I., Hill, M.O., 2003. Agronomic and ecological costs and benefits of set-aside in England. Agric. Ecosyst. Environ. 95, 73–85. https://doi.org/10.1016/S0167-8809(02)00169-X

Fischer, C., Wagner, C., 2016. Can agri-environmental schemes enhance non-target species? Effects of sown wildflower fields on the common hamster (Cricetus cricetus) at local and landscape scales. Biol. Conserv. 194, 168–175. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.021

Fischer, G., Shah, M.M., van Velthuizen, H.T., 2002. Climate Change and Agricultural Vulnerability [WWW Document]. URL http://pure.iiasa.ac.at/id/eprint/6670/ (accessed 2.20.20).

Fischer, J., Lindenmayer, D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. Glob. Ecol. Biogeogr. 16, 265–280. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x

Flachowsky, G., Schöne, F., Schaarmann, G., Lübbe, F., Böhme, H., 1997. Influence of oilseeds in combination with vitamin E supplementation in the diet on backfat quality of pigs. Anim. Feed Sci. Technol. 64, 91–100. https://doi.org/10.1016/S0377-8401(96)01069-3

Flamand, A., Rebout, N., Bordes, C., Guinnefollau, L., Bergès, M., Ajak, F., Siutz, C., Millesi, E., Weber, C., Petit, O., 2019. Hamsters in the city: A study on the behaviour of a population of common hamsters (Cricetus cricetus) in urban environment. PLOS ONE 14, e0225347. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225347

Folch, J., Lees, M., Sloane Stanley, G.H., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. J. Biol. Chem. 226, 497–509.

Folch, Jordi, Lees, M., Sloane Stanley, G.H., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. J Biol Chem 226, 497–509.

Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global Consequences of Land Use. Science 309, 570–574. https://doi.org/10.1126/science.1111772

Foley, J.A., Ramankutty, N., Brauman, K.A., Cassidy, E.S., Gerber, J.S., Johnston, M., Mueller, N.D., O'Connell, C., Ray, D.K., West, P.C., Balzer, C., Bennett, E.M., Carpenter, S.R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert, S., Tilman, D., Zaks, D.P.M., 2011. Solutions for a cultivated planet. Nature 478, 337–342. https://doi.org/10.1038/nature10452

Franceschini-Zink, C., Millesi, E., 2008. Reproductive performance in female common hamsters. Zoology 111, 76–83. https://doi.org/10.1016/j.zool.2007.05.001

Frank, C.L., 1994. Polyunsaturate Content and Diet Selection by Ground Squirrels (Spermophilus Lateralis). Ecology 75, 458–463. https://doi.org/10.2307/1939549

Frank, C.L., Dierenfeld, E.S., Storey, K.B., 1998. The Relationship Between Lipid Peroxidation, Hibernation, and Food Selection in Mammals. Amer Zool 38, 341–349.

Freeland, W.J., Janzen, D.H., 1974. Strategies in Herbivory by Mammals: The Role of Plant Secondary Compounds. Am. Nat. 108, 269–289.

Freude, H., Harde, K.-W., Lohse, G., 2004. Die Käfer Mitteleuropas.

Frylestam, B., 1986. Agricultural land use effects on the winter diet of Brown Hares (Lepus europaeus Pallas) in southern Sweden. Mammal Rev. 16, 157–161. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1986.tb00037.x

Gaba, S., Gabriel, E., Chadœuf, J., Bonneu, F., Bretagnolle, V., 2016. Herbicides do not ensure for higher wheat yield, but eliminate rare plant species. Sci. Rep. 6, 1–10. https://doi.org/10.1038/srep30112

Gaba, S., Lescourret, F., Boudsocq, S., Enjalbert, J., Hinsinger, P., Journet, E.-P., Navas, M.-L., Wery, J., Louarn, G., Malézieux, E., Pelzer, E., Prudent, M., Ozier-Lafontaine, H., 2015. Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. Agron. Sustain. Dev. 35, 607–623. https://doi.org/10.1007/s13593-014-0272-z

Gaget, E., Fay, R., Augiron, S., Villers, A., Bretagnolle, V., 2019. Long-term decline despite conservation efforts questions Eurasian Stone-curlew population viability in intensive farmlands. Ibis 161, 359–371. https://doi.org/10.1111/ibi.12646

Galpern, P., Vickruck, J., Devries, J.H., Gavin, M.P., 2020. Landscape complexity is associated with crop yields across a large temperate grassland region. Agric. Ecosyst. Environ. 290, 106724. https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106724

Garratt, M.P.D., Senapathi, D., Coston, D.J., Mortimer, S.R., Potts, S.G., 2017. The benefits of hedgerows for pollinators and natural enemies depends on hedge quality and landscape context. Agric. Ecosyst. Environ. 247, 363–370. https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.048

Gatel, F., 1994. Protein quality of legume seeds for non-ruminant animals: a literature review. Anim. Feed Sci. Technol. 45, 317–348. https://doi.org/10.1016/0377-8401(94)90036-1

Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharntke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L.W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J.J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P.W., Inchausti, P., 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. Basic Appl. Ecol. 11, 97–105. https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.001

Geiser, F., McAllan, B.M., Kenagy, G.J., 1994. The degree of dietary fatty acid unsaturation affects torpor patterns and lipid composition of a hibernator. J. Comp. Physiol. [B] 164, 299–305.

Geiser, F, Mcallan, B.M., Kenagy, G.J., 1994. The degree of dietary fatty acid unsaturation affects torpor patterns and lipid composition of a hibernator 299–305.

Gerich, J.E., Meyer, C., Woerle, H.J., Stumvoll, M., 2001. Renal gluconeogenesis: its importance in human glucose homeostasis. Diabetes Care 24, 382–391. https://doi.org/10.2337/diacare.24.2.382

GIEC, 2014. Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. GIEC 161.

Gilani, G.S., Cockell, K.A., Sepehr, E., 2005. Effects of antinutritional factors on protein digestibility and amino acid availability in foods. J. Aoac Int. 88, 967–987.

Giroud, S., Stalder, G., Gerritsmann, H., Kübber-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

Gittleman, J.L., Thompson, S.D., 1988. Energy Allocation in Mammalian Reproduction. Integr. Comp. Biol. 28, 863–875. https://doi.org/10.1093/icb/28.3.863

Global Footprint Network, 2019. Earth Overshoot Day 2019 is July 29th, the earliest ever - Global Footprint Network [WWW Document]. URL https://www.overshootday.org/content/uploads/2019/07/How_many_Earths_2019_English_medium.jpg (accessed 8.7.20).

Glover, J.D., Reganold, J.P., Bell, L.W., Borevitz, J., Brummer, E.C., Buckler, E.S., Cox, C.M., Cox, T.S., Crews, T.E., Culman, S.W., DeHaan, L.R., Eriksson, D., Gill, B.S., Holland, J., Hu, F., Hulke, B.S., Ibrahim, A.M.H., Jackson, W., Jones, S.S., Murray, S.C., Paterson, A.H., Ploschuk, E., Sacks, E.J., Snapp, S., Tao, D., Tassel, D.L.V., Wade, L.J., Wyse, D.L., Xu, Y., 2010. Increased Food and Ecosystem Security via Perennial Grains. Science 328, 1638–1639. https://doi.org/10.1126/science.1188761

Godet, L., Devictor, V., 2018. What Conservation Does. Trends Ecol. Evol. 33, 720–730. https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.07.004

Gomiero, T., Pimentel, D., Paoletti, M.G., 2011. Is There a Need for a More Sustainable Agriculture? Crit. Rev. Plant Sci. 30, 6–23. https://doi.org/10.1080/07352689.2011.553515

González-Chang, M., Wratten, S.D., Shields, M.W., Costanza, R., Dainese, M., Gurr, G.M., Johnson, J., Karp, D.S., Ketelaar, J.W., Nboyine, J., Pretty, J., Rayl, R., Sandhu, H., Walker, M., Zhou, W., 2020. Understanding the pathways from biodiversity to agro-ecological outcomes: A new, interactive approach. Agric. Ecosyst. Environ. 301, 107053. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107053

Górecki, A., Grygielska, M., 1975. Consumption and utilization of natural foods by the common hamster. https://doi.org/10.4098/AT.ARCH.75-20

Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., Rotheray, E.L., 2015. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. Science 347. https://doi.org/10.1126/science.1255957

Grubinger, V.P., Minotti, P.L., 1990. Managing white clover living mulch for sweet corn production with partial rototilling. Am. J. Altern. Agric. 5, 4–12. https://doi.org/10.1017/S0889189300003155

Gunes, A., Inal, A., Adak, M.S., Alpaslan, M., Bagci, E.G., Erol, T., Pilbeam, D.J., 2007. Mineral nutrition of wheat, chickpea and lentil as affected by mixed cropping and soil moisture. Nutr. Cycl. Agroecosystems 78, 83–96. https://doi.org/10.1007/s10705-006-9075-1

Gurevitch, J., Padilla, D.K., 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? Trends Ecol. Evol. 19, 470–474. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.07.005

Hagy, H.M., Linz, G.M., Bleier, W.J., 2010. Wildlife Conservation Sunflower Plots and Croplands as Fall Habitat for Migratory Birds. Am. Midl. Nat. 164, 119–135. https://doi.org/10.1674/0003-0031-164.1.119

Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., Kroon, H. de, 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. PLOS ONE 12, e0185809. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809

Harrison, R.D., Sreekar, R., Brodie, J.F., Brook, S., Luskin, M., O'Kelly, H., Rao, M., Scheffers, B., Velho, N., 2016. Impacts of hunting on tropical forests in Southeast Asia. Conserv. Biol. J. Soc. Conserv. Biol. 30, 972–81. https://doi.org/10.1111/cobi.12785

Hartwig, N.L., Ammon, H.U., 2002. Cover crops and living mulches. Weed Sci. 50, 688–699. https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0688:AIACCA]2.0.CO;2

Heckenbenner, B., De Pontbriand, S., 2011. CIPAN : quand l'outil réglementaire devient un atout agronomique et faunistique. Faune Sauvage 2e trimest, 11–19.

Hędrzak, M., Cywicka, D., Kaim, I., 2018. Comparison of localities of European hamster (Cricetus cricetus) in the areas of high and low level of human activity. Urban Ecosyst. 21, 323–338. https://doi.org/10.1007/s11252-017-0715-9

Hegyi, J., Schwartz, R.A., Hegyi, V., 2004. Pellagra: Dermatitis, dementia, and diarrhea. Int. J. Dermatol. 43, 1–5. https://doi.org/10.1111/j.1365-4632.2004.01959.x

Heitz, C., Spaeter, S., Auzet, A.-V., Glatron, S., 2009. Local stakeholders' perception of muddy flood risk and implications for management approaches: A case study in Alsace (France). Land Use Policy 26, 443–451. https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2008.05.008

Heldbjerg, H., Sunde, P., Fox, A.D., 2018. Continuous population declines for specialist farmland birds 1987-2014 in Denmark indicates no halt in biodiversity loss in agricultural habitats. Bird Conserv. Int. 28, 278–292. https://doi.org/10.1017/S0959270916000654

Hendry, A.P., Gotanda, K.M., Svensson, E.I., 2017. Human influences on evolution, and the ecological and societal consequences. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 372, 20160028. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0028

Herman, W.C., 1948. The Last Passenger Pigeon. The Auk 65, 77–80. https://doi.org/10.2307/4080229

Hiebert, S.M., Fulkerson, E.K., Lindermayer, K.T., McClure, S.D., 2000. Effect of temperature on preference for dietary unsaturated fatty acids in the Djungarian hamster (Phodopus sungorus). Can. J. Zool. 78, 1361–1368. https://doi.org/10.1139/z00-074

Hjältén, J., Danell, K., Ericson, L., 1996. Food Selection by Two Vole Species in Relation to Plant Growth Strategies and Plant Chemistry. Oikos 76, 181–190. https://doi.org/10.2307/3545760

Horrigan Leo, Lawrence Robert S, Walker Polly, 2002. How sustainable agriculture can address the environmental and human health harms of industrial agriculture. Environ. Health Perspect. 110, 445–456. https://doi.org/10.1289/ehp.02110445

Hossard, L., Guichard, L., Pelosi, C., Makowski, D., 2017. Lack of evidence for a decrease in synthetic pesticide use on the main arable crops in France. Sci. Total Environ. 575, 152–161. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10.008

Hufnagel, J., Reckling, M., Ewert, F., 2020. Diverse approaches to crop diversification in agricultural research. A review. Agron. Sustain. Dev. 40, 14. https://doi.org/10.1007/s13593-020-00617-4

Humann-Guilleminot, S., Binkowski, Ł.J., Jenni, L., Hilke, G., Glauser, G., Helfenstein, F., 2019. A nation-wide survey of neonicotinoid insecticides in agricultural land with implications for agri-environment schemes. J. Appl. Ecol. 56, 1502–1514. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13392

Humann-Guilleminot, S., Clément, S., Desprat, J., Binkowski, Ł.J., Glauser, G., Helfenstein, F., 2019. A large-scale survey of house sparrows feathers reveals ubiquitous presence of neonicotinoids in farmlands. Sci. Total Environ. 660, 1091–1097. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.068

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

Hutson, A.M., Mickleburgh, S.P., Racey, P.A., 2001. Microchiropteran bats : global status survey and conservation action plan.

IPBES, 2019a. Global Assessment on Biodiversity and Ecosystem Services Chapter 2.2 Status and Trends – Nature.

IPBES, 2019b. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES.

Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Zavaleta, E.S., Loreau, M., 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. Nature 477, 199–202. https://doi.org/10.1038/nature10282

Isbell, F., Gonzalez, A., Loreau, M., Cowles, J., Díaz, S., Hector, A., Mace, G.M., Wardle, D.A., O'Connor, M.I., Duffy, J.E., Turnbull, L.A., Thompson, P.L., Larigauderie, A., 2017. Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. Nature 546, 65–72. https://doi.org/10.1038/nature22899

IUCN red list, 2020. Almost a third of lemurs and North Atlantic Right Whale now Critically Endangered.

Jagusch, K.T., Hollard, M.G., 1974. Maize feeding studies with town-supply cows. N. Z. J. Exp. Agric. 2, 67–73. https://doi.org/10.1080/03015521.1974.10427672

Jastroch, M., Giroud, S., Barrett, P., Geiser, F., Heldmaier, G., Herwig, A., 2016. Seasonal Control of Mammalian Energy Balance: Recent Advances in the Understanding of Daily Torpor and Hibernation. J. Neuroendocrinol. 28, 1–10. https://doi.org/10.1111/jne.12437

Jean, C., Fromentin, G., Tomé, D., Larue-Achagiotis, C., 2002. Wistar rats allowed to self-select macronutrients from weaning to maturity choose a high-protein, high-lipid diet. Physiol. Behav. 76, 65–73. https://doi.org/10.1016/S0031-9384(02)00676-5

Jenkins, M., 2003. Prospects for Biodiversity. Science 302, 1175–1177. https://doi.org/10.1126/science.1088666

Jones, G.A., Sieving, K.E., 2006. Intercropping sunflower in organic vegetables to augment bird predators of arthropods. Agric. Ecosyst. Environ. 117, 171–177. https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.03.026

Jose, S., 2009. Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: an overview. Agrofor. Syst. 76, 1–10. https://doi.org/10.1007/s10457-009-9229-7

Joy, V.C., Chakravorty, P.P., 1991. Impact of insecticides on nontarget microarthropod fauna in agricultural soil. Ecotoxicol. Environ. Saf. 22, 8–16. https://doi.org/10.1016/0147-6513(91)90041-M

Junge, X., Jacot, K.A., Bosshard, A., Lindemann-Matthies, P., 2009. Swiss people's attitudes towards field margins for biodiversity conservation. J. Nat. Conserv. 17, 150–159. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2008.12.004

Kaplan, J.O., Krumhardt, K.M., Zimmermann, N., 2009. The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. Quat. Sci. Rev. 28, 3016–3034. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.09.028

Kay, S., Graves, A., Palma, J.H.N., Moreno, G., Roces-Díaz, J.V., Aviron, S., Chouvardas, D., Crous-Duran, J., Ferreiro-Domínguez, N., García de Jalón, S., Măcicăşan, V., Mosquera-Losada, M.R., Pantera, A., Santiago-Freijanes, J.J., Szerencsits, E., Torralba, M., Burgess, P.J., Herzog, F., 2019. Agroforestry is paying off – Economic evaluation of ecosystem services in European landscapes with and without agroforestry systems. Ecosyst.

Serv. 36, 100896. https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2019.100896

Kayser, A., Weinhold, U., Stubbe, M., 2003. Mortality factors of the common hamsterCricetus cricetus at two sites in Germany. Acta Theriol. (Warsz.) 48, 47–57. https://doi.org/10.1007/BF03194265

Kim, J.-H., 2014. Diet Selection for Protein Quality by Growing Broiler Chickens. https://doi.org/10.3923/ijps.2014.461.466

King, C.A., 2008. Community resilience and contemporary agri-ecological systems: reconnecting people and food, and people with people. Syst. Res. Behav. Sci. 25, 111–124. https://doi.org/10.1002/sres.854

Kjeldahl, 1883. A new method for the determination of nitrogen in organic matter. Z Anal Chem 22, 366.

Kletty, F., Pelé, M., Capber, F., Habold, C., 2020. Are all conservation measures for endangered species legitimate? Lines of thinking with the European hamster. Front. Ecol. Evol. 8. https://doi.org/10.3389/fevo.2020.536937

Koehnle, T.J., Russell, M.C., Gietzen, D.W., 2003. Rats Rapidly Reject Diets Deficient in Essential Amino Acids. J. Nutr. 133, 2331–2335. https://doi.org/10.1093/jn/133.7.2331

Kopittke, P.M., Menzies, N.W., Wang, P., McKenna, B.A., Lombi, E., 2019. Soil and the intensification of agriculture for global food security. Environ. Int. 132, 105078. https://doi.org/10.1016/j.envint.2019.105078

Kourkgy, C., Marchandeau, S., Souchay, G., Eidenschenck, J., 2019. Evaluation of innovative agricultural pratices for Common hamsters: Results of 5 years of survey in the fields. Presented at the 26th Meeting of the International Hamster Workgroup, Kerkrade - The Netherlands.

Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B., Siriwardena, G.M., 1999. The second Silent Spring? Nature 400, 611–612. https://doi.org/10.1038/23127

Krehl, W.A., Teply, L.J., Sarma, P.S., Elvehjem, C.A., 1945. Growth-Retarding Effect of Corn in Nicotinic Acid-Low Rations and Its Counteraction by Tryptophane. Science 101, 489–490. https://doi.org/10.1126/science.101.2628.489

Kromp, B., 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. Agric. Ecosyst. Environ. 74, 187–228. https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00037-7

Kuyper, T.W., Struik, P.C., 2014. Epilogue: global food security, rhetoric, and the sustainable intensification debate. Curr. Opin. Environ. Sustain., SI: Sustainability governance and transformation 8, 71–79. https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.09.004

Kyriazakis, I., Emmans, G.C., 1992. Selection of a diet by growing pigs given choices between foods differing in contents of protein and rapeseed meal. Appetite 19, 121–132. https://doi.org/10.1016/0195-6663(92)90015-X

Kyriazakis, I., Emmans, G.C., Whittemore, C.T., 1990. Diet selection in pigs: choices made by growing pigs given foods of different protein concentrations. Anim. Sci. 51, 189–199. https://doi.org/10.1017/S0003356100005298

La Haye, M.J.J., Neumann, K., Koelewijn, H.P., 2012. 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, 311–322. https://doi.org/10.1007/s10592-011-0278-x

La Haye, M.J.J., Swinnen, K.R.R., Kuiters, A.T., Leirs, H., Siepel, 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

La Haye, M.J.J., van Kats, R.J.M., Müskens, G.J.D.M., Hallmann, C.A., Jongejans, E., 2020. Predation and survival in reintroduced populations of the Common hamster Cricetus cricetus in the Netherlands. Mamm. Biol. https://doi.org/10.1007/s42991-020-00063-5

Lajolo, F.M. (Universidade de S.P., Marquez, U.M.L., Filisetti-Cozzi, T.M.C.C., McGregor, D.I., 1991. Chemical composition and toxic compounds in rapeseeds (Brassica napus L.) cultivars grown in Brazil. J. Agric. Food Chem. USA.

Landero, J.L., Wang, L.F., Beltranena, E., Bench, C.J., Zijlstra, R.T., 2018. Feed preference of weaned pigs fed diets containing soybean meal, Brassica napus canola meal, or Brassica juncea canola meal. J. Anim. Sci. 96, 600–611. https://doi.org/10.1093/jas/skx052

Landry-Cuerrier, M., Munro, D., Thomas, D.W., Humphries, M.M., 2008. Climate and Resource Determinants of Fundamental and Realized Metabolic Niches of Hibernating Chipmunks. Ecology 89, 3306–3316. https://doi.org/10.1890/08-0121.1

Le Floc'h, N., Otten, W., Merlot, E., 2011. Tryptophan metabolism, from nutrition to potential therapeutic applications. Amino Acids 41, 1195–1205. https://doi.org/10.1007/s00726-010-0752-7

Lecq, S., Loisel, A., Brischoux, F., Mullin, S.J., Bonnet, X., 2017. Importance of ground refuges for the biodiversity in agricultural hedgerows. Ecol. Indic. 72, 615–626. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.08.032

Lecq, S., Loisel, A., Mullin, S.J., Bonnet, X., 2018. Manipulating hedgerow quality: Embankment size influences animal biodiversity in a peri-urban context. Urban For. Urban Green. 35, 1–7. https://doi.org/10.1016/j.ufug.2018.08.002

Legagneux, P., Casajus, N., Cazelles, K., Chevallier, C., Chevrinais, M., Guéry, L., Jacquet, C., Jaffré, M., Naud, M.-J., Noisette, F., Ropars, P., Vissault, S., Archambault, P., Bêty, J., Berteaux, D., Gravel, D., 2018. Our House Is Burning: Discrepancy in Climate Change vs. Biodiversity Coverage in the Media as Compared to Scientific Literature. Front. Ecol. Evol. 5. https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00175

Lemmens, E., Moroni, A.V., Pagand, J., Heirbaut, P., Ritala, A., Karlen, Y., Lê, K.-A., Broeck, H.C.V. den, Brouns, F.J.P.H., Brier, N.D., Delcour, J.A., 2019. Impact of Cereal Seed Sprouting on Its Nutritional and Technological Properties: A Critical Review. Compr. Rev. Food Sci. Food Saf. 18, 305–328. https://doi.org/10.1111/1541-4337.12414

Levey, D.J., Place, A.R., Rey, P.J., Martínez del Rio, C., 1999. An Experimental Test of Dietary Enzyme Modulation in Pine Warblers Dendroica pinus. Physiol. Biochem. Zool. 72, 576–587. https://doi.org/10.1086/316689

Lewis, S.L., Maslin, M.A., 2015. Defining the anthropocene. Nature 519, 171–80. https://doi.org/10.1038/nature14258

Li, J., Yuan, X., Ge, L., Li, Q., Li, Z., Wang, L., Liu, Y., 2020. Rhizosphere effects promote soil aggregate stability and associated organic carbon sequestration in rocky areas of desertification. Agric. Ecosyst. Environ. 304, 107126. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107126

Li, Y., Tang, C., Huang, Z., Hussain, Z., Are, K.S., Abegunrin, T.P., Qin, Z., Guo, H., 2020. Increase in farm size significantly accelerated stream channel erosion and associated nutrient losses from an intensive agricultural watershed. Agric. Ecosyst. Environ. 295, 106900. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106900

Lin, J.-Y., Arthurs, J., Reilly, S., 2014. Conditioned taste aversion, drugs of abuse and palatability. Neurosci. Biobehav. Rev. 45, 28–45. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2014.05.001

Lindemann-Matthies, P., Junge, X., Matthies, D., 2010. The influence of plant diversity on people's perception and aesthetic appreciation of grassland vegetation. Biol. Conserv. 143, 195–202. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.10.003

Liu, Y., Duan, M., Zhang, Xuzhu, Zhang, Xin, Yu, Z., Axmacher, J.C., 2015. Effects of plant diversity, habitat and agricultural landscape structure on the functional diversity of carabid assemblages in the North China Plain. Insect Conserv. Divers. 8, 163–176. https://doi.org/10.1111/icad.12096

LoCascio, G.M., Aguirre, L., Irwin, R.E., Adler, L.S., 2019. Pollen from multiple sunflower cultivars and species reduces a common bumblebee gut pathogen. R. Soc. Open Sci. 6, 190279. https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.4450334

Lovegrove, A., Edwards, C.H., De Noni, I., Patel, H., El, S.N., Grassby, T., Zielke, C., Ulmius, M., Nilsson, L., Butterworth, P.J., Ellis, P.R., Shewry, P.R., 2017. Role of polysaccharides in food, digestion, and health. Crit. Rev. Food Sci. Nutr. 57, 237–253. https://doi.org/10.1080/10408398.2014.939263

MacDonald, D.W., Johnson, P.J., 1995. The Relationship Between Bird Distribution and the Botanical and Structural Characteristics of Hedges. J. Appl. Ecol. 32, 492–505. https://doi.org/10.2307/2404647

Macdonald, D.W., Tattersall, F.H., Service, K.M., Firbank, L.G., Feber, R.E., 2007. Mammals, agri-environment schemes and set-aside – what are the putative benefits? Mammal Rev. 37, 259–277. https://doi.org/10.1046/j.1440-1770.2002.00172_37_4.x

Malan, N., 2015. Urban Farmers and Urban Agriculture in Johannesburg: Responding to the Food Resilience Strategy. Agrekon 54, 51–75. https://doi.org/10.1080/03031853.2015.1072997

Manoukas, A.G., Ringrose, R.C., Teeri, A.E., 1968. The Availability of Niacin in Corn, Soybean Meal and Wheat Middlings for the Hen1. Poult. Sci. 47, 1836–1842. https://doi.org/10.3382/ps.0471836

Mattes, R.D., 1999. Innate and acquired taste preferences for the macronutrients and salt, in: GuyGrand, B. (Ed.), Progress in Obesity Research: 8. John Libbey & Co, London, pp. 173–185.

Maudsley, M.J., 2000. A review of the ecology and conservation of hedgerow invertebrates in Britain. J. Environ. Manage. 60, 65–76. https://doi.org/10.1006/jema.2000.0362

Mayntz, D., Raubenheimer, D., Salomon, M., Toft, S., Simpson, S.J., 2005. Nutrient-specific foraging in invertebrate predators. Science 307, 111–113. https://doi.org/10.1126/science.1105493

McLean, S., Duncan, A.J., 2006. Pharmacological Perspectives on the Detoxification of Plant Secondary Metabolites: Implications for Ingestive Behavior of Herbivores. J. Chem. Ecol. 32, 1213–1228. https://doi.org/10.1007/s10886-006-9081-4

Méchin, C., 2013. Stratégies et rôle des agriculteurs en Alsace concernant le Hamster commun (Cricetus cricetus L.). Courr. Environ. INRA 12.

Medic, J., Atkinson, C., Hurburgh, C.R., 2014. Current Knowledge in Soybean Composition. J. Am. Oil Chem. Soc. 91, 363–384. https://doi.org/10.1007/s11746-013-2407-9

Meeus, J.H.A., 1993. The transformation of agricultural landscapes in Western Europe. Sci. Total Environ. 129, 171–190. https://doi.org/10.1016/0048-9697(93)90169-7

Men, B.X., Ogle, R.B., Lindberg, J.E., 2002. Studies on Integrated Duck-Rice Systems in the Mekong Delta of Vietnam. J. Sustain. Agric. 20, 27–40. https://doi.org/10.1300/J064v20n01_05

Michener, G.R., 1992. Oecologia Sexual differences in over-winter torpor patterns of Richardson ' s ground squirrels in natural hibernacula 397–406.

Migliorini, P., Wezel, A., 2017. Converging and diverging principles and practices of organic agriculture regulations and agroecology. A review. Agron. Sustain. Dev. 37, 63. https://doi.org/10.1007/s13593-017-0472-4

Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis, 2 edition. ed, The millennium ecosystem assessment. Island Press, Washington, DC.

Minarro, M., Garcia, D., Martinez-Sastre, R., 2018. Impact of insect pollinators in agriculture: importance and management of their biodiversity. Ecosistemas 27, 81–90. https://doi.org/10.7818/ECOS.1394

Monecke, S., 2014. All things considered? Alternative reasons for hamster extinction. Zool. Pol. 58, 41–47. https://doi.org/10.2478/zoop-2013-0004

Montoya, D., Gaba, S., de Mazancourt, C., Bretagnolle, V., Loreau, M., 2020. Reconciling biodiversity conservation, food production and farmers' demand in agricultural landscapes. Ecol. Model. 416, 108889. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108889

Morandin, L.A., Kremen, C., 2013. Hedgerow restoration promotes pollinator populations and exports native bees to adjacent fields. Ecol. Appl. 23, 829–839. https://doi.org/10.1890/12-1051.1

Morandin, L.A., Long, R.F., Kremen, C., 2016. Pest Control and Pollination Cost–Benefit Analysis of Hedgerow Restoration in a Simplified Agricultural Landscape. J. Econ. Entomol. 109, 1020–1027. https://doi.org/10.1093/jee/tow086

Mori, M., Kawada, T., Torii, K., 1991. Appetite and Taste Preference in Growing Rats Given Various Levels of Protein Nutrition. Brain Res. Bull. 27, 417–422. https://doi.org/10.1016/0361-9230(91)90135-7

Morris, C., Winter, M., 1999. Integrated farming systems: the third way for European agriculture? Land Use Policy 16, 193–205. https://doi.org/10.1016/S0264-8377(99)00020-4

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

Munro, Daniel, 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

Munro, D., Thomas, D.W., Humphries, M.M., 2005. Torpor patterns of hibernating eastern chipmunks Tamias striatus vary in response to the size and fatty acid composition of food hoards. J. Anim. Ecol. 74, 692–700. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00968.x

Nair, P.K.R., Kumar, B.M., Nair, V.D., 2009. Agroforestry as a strategy for carbon sequestration. J. Plant Nutr. Soil Sci. 172, 10–23. https://doi.org/10.1002/jpln.200800030

Nechay, G., 2000. Status of Hamsters Cricetus Cricetus, Cricetus Migratorius, Mesocricetus Newtoni, and Other Hamster Species in Europe. Council of Europe.

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

Nerlich, K., Graeff-Hönninger, S., Claupein, W., 2013. Agroforestry in Europe: a review of the disappearance of traditional systems and development of modern agroforestry practices, with emphasis on experiences in Germany. Agrofor. Syst. 87, 475–492. https://doi.org/10.1007/s10457-012-9560-2

Norris, S.L., Blackshaw, R.P., Critchley, C.N.R., Dunn, R.M., Smith, K.E., Williams, J., Randall, N.P., Murray, P.J., 2017. Intercropping flowering plants in maize systems increases pollinator diversity. Agric. For. Entomol. https://doi.org/10.1111/afe.12251

Norris, S.L., Blackshaw, R.P., Dunn, R.M., Critchley, N.R., Smith, K.E., Williams, J.R., Randall, N.P., Murray, P.J., 2016. Improving above and below-ground arthropod biodiversity in maize cultivation systems. Appl. Soil Ecol. 108, 25–46. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.07.015

Nouri, A., Lee, J., Yoder, D.C., Jagadamma, S., Walker, F.R., Yin, X., Arelli, P., 2020. Management duration controls the synergistic effect of tillage, cover crop, and nitrogen rate on cotton yield and yield stability. Agric. Ecosyst. Environ. 301, 107007. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107007

Nuss, E.T., Tanumihardjo, S.A., 2010. Maize: A Paramount Staple Crop in the Context of Global Nutrition. Compr. Rev. Food Sci. Food Saf. 9, 417–436. https://doi.org/10.1111/j.1541-4337.2010.00117.x

O'Brien, J., 2015. Saving the common hamster (Cricetus cricetus) from extinction in Alsace (France): potential flagship conservation or an exercise in futility? Hystrix Ital. J. Mammal. 26, 89–94. https://doi.org/10.4404/hystrix-26.2-11230

Olson, E., 2003. What's on tap? Grading Drinking Water in U.S. Cities. Natural Resources Defense Council.

Orsavova, J., Misurcova, L., Ambrozova, J.V., Vicha, R., Mlcek, J., 2015. Fatty Acids Composition of Vegetable Oils and Its Contribution to Dietary Energy Intake and Dependence of Cardiovascular Mortality on Dietary Intake of Fatty Acids. Int. J. Mol. Sci. 16, 12871–12890. https://doi.org/10.3390/ijms160612871

Out, M., Kats, R., Kuiters, A.T., G.J.D.M.Müskens, La Haye, M., 2011. Hard to stay under cover: seven years of crop management aiming to preserve the common hamster (Cricetus cricetus) in the Netherlands, Zeitschrift fur Säugetierlundliche Informationen.

Palmer-Young, E.C., Sadd, B.M., Stevenson, P.C., Irwin, R.E., Adler, L.S., 2016. Bumble bee parasite strains vary in resistance to phytochemicals. Sci. Rep. 6, 1–14. https://doi.org/10.1038/srep37087

Palumbi, S., R., 2001. Humans as the World's greatest evolutionary force. Sci. New Ser. 1786–1790.

Pant, K.C., Rogers, Q.R., Harper, A.E., 1972. Food Selection Studies of Rats Fed Tryptophan-imbalanced Diets with or without Niacin. J. Nutr. 102, 131–142. https://doi.org/10.1093/jn/102.1.131

Parker, K.L., Barboza, P.S., Gillingham, M.P., 2009. Nutrition integrates environmental responses of ungulates. Funct. Ecol. 23, 57–69. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01528.x

Pe'er, G., Dicks, L.V., Visconti, P., Arlettaz, R., Báldi, A., Benton, T.G., Collins, S., Dieterich, M., Gregory, R.D., Hartig, F., Henle, K., Hobson, P.R., Kleijn, D., Neumann, R.K., Robijns, T., Schmidt, J., Shwartz, A., Sutherland, W.J., Turbé, A., Wulf, F., Scott, A.V., 2014. EU agricultural reform fails on biodiversity. Science 344, 1090–1092. https://doi.org/10.1126/science.1253425

Pelletier-Guittier, C., Théau, J., Dupras, J., 2020. Use of hedgerows by mammals in an intensive agricultural landscape. Agric. Ecosyst. Environ. 302, 107079. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107079

Pelosi, C., Bertrand, C., Daniele, G., Coeurdassier, M., Benoit, P., Nélieu, S., Lafay, F., Bretagnolle, V., Gaba, S., Vulliet, E., Fritsch, C., 2021. Residues of currently used pesticides in soils and earthworms: A silent threat? Agric. Ecosyst. Environ. 305, 107167. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107167

Pérez-López, A.J., López-Nicolas, J.M., Núñez-Delicado, E., Amor, F.M. del, Carbonell-Barrachina, Á.A., 2007. Effects of Agricultural Practices on Color, Carotenoids Composition, and Minerals Contents of Sweet Peppers, cv. Almuden. J. Agric. Food Chem. 55, 8158–8164. https://doi.org/10.1021/jf071534n

Perrot, T., Gaba, S., Roncoroni, M., Gautier, J.-L., Bretagnolle, V., 2018. Bees increase oilseed rape yield under real field conditions. Agric. Ecosyst. Environ. 266, 39–48. https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.07.020

Perrot, T., Gaba, S., Roncoroni, M., Gautier, J.-L., Saintilan, A., Bretagnolle, V., 2019. Experimental quantification of insect pollination on sunflower yield, reconciling plant and field scale estimates. Basic Appl. Ecol. 34, 75–84. https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.09.005

Peyronnard, M., 2019. Les défis agricoles de l'Europe.

Pimentel, D., Berger, B., Filiberto, D., Newton, M., Wolfe, B., Karabinakis, E., Clark, S., Poon, E., Abbett, E., Nandagopal, S., 2004. Water Resources: Agricultural and Environmental Issues. BioScience 54, 909–918. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0909:WRAAEI]2.0.CO;2

Pimentel, D., Harvey, C., Resosudarmo, P., Sinclair, K., Kurz, D., Mcnair, M., Crist, S., Shpritz, L., Fitton, L., Saffouri, R., Blair, R., 1995. Environmental and Economic Costs of Soil Erosion and Conservation Benefits. Science 267, 1117–1123. https://doi.org/10.1126/science.267.5201.1117

Plante, A.F., McGill, W.B., 2002. Soil aggregate dynamics and the retention of organic matter in laboratory-incubated soil with differing simulated tillage frequencies. Soil Tillage Res. 66, 79–92. https://doi.org/10.1016/S0167-1987(02)00015-6

Ploeg, J.D. van der, 2020. Farmers' upheaval, climate crisis and populism. J. Peasant Stud. 47, 589–605. https://doi.org/10.1080/03066150.2020.1725490

Ponisio, L.C., Ehrlich, P.R., 2016. Diversification, Yield and a New Agricultural Revolution: Problems and Prospects. Sustainability 8, 1118. https://doi.org/10.3390/su8111118

Pour une Agriculture du Vivant, bpifrance, 2020. Pour une Agriculture du Vivant obtient le soutien financier de l'Etat, dans le cadre du Programme d'investissements d'avenir (PIA), opéré par Bpifrance, pour développer une plateforme open source collaborative dédiée à l'agroécologie. URL https://agriculturedu vivant.org/project/soutien-de-letat-de-116-million-deuros-pour-le-projet-de-plateforme-digitale/

Preissel, S., Reckling, M., Schläfke, N., Zander, P., 2015. Magnitude and farm-economic value of grain legume pre-crop benefits in Europe: A review. Field Crops Res. 175, 64–79. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.01.012

Pretty, J., Brett, C., Gee, D., Hine, R., Mason, C., Morison, J., Rayment, M., Bijl, G.V.D., Dobbs, T., 2001. Policy Challenges and Priorities for Internalizing the Externalities of Modern Agriculture. J. Environ. Plan. Manag. 44, 263–283. https://doi.org/10.1080/09640560123782

Provenza, F.D., 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. Rangel. Ecol. Manag. J. Range Manag. Arch. 48, 2–17.

Pujos, P., 2020. L'agroforesterie pour lutter contre les changements climatiques et l'érosion, in: Une agriculture du vivant - réconcilier la terre et les Hommes.

Pywell, R.F., Heard, M.S., Woodcock, B.A., Hinsley, S., Ridding, L., Nowakowski, M., Bullock, J.M., 2015. Wildlife-friendly farming increases crop yield: evidence for ecological intensification. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 282, 20151740. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1740

Raduła, M.W., Szymura, T.H., Szymura, M., Swacha, G., Kącki, Z., 2020. Effect of environmental gradients, habitat continuity and spatial structure on vascular plant species richness in semi-natural grasslands. Agric. Ecosyst. Environ. 300, 106974. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106974

Raubenheimer, D., Simpson, S.J., 2018. Nutritional ecology and foraging theory. Curr. Opin. Insect Sci., Pests and resistance * Behavioural ecology 27, 38–45. https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.02.002

Raubenheimer, D., Simpson, S.J., 1997. Integrative models of nutrient balancing: application to insects and vertebrates. Nutr. Res. Rev. 10, 151–179. https://doi.org/10.1079/NRR19970009

Régnier, C., Achaz, G., Lambert, A., Cowie, R.H., Bouchet, P., Fontaine, B., 2015. Mass extinction in poorly known taxa. Proc. Natl. Acad. Sci. 112, 7761–7766.
https://doi.org/10.1073/pnas.1502350112

Reiners, T., Bornmann, N., Wolters, V., Encarnação, J.A., 2011. Genetic diversity of Common hamster populations (Cricetus cricetus) revealed by non-invasive genetics.

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

Renkema, J.M., Cutler, G.C., Blanchard, D., Hammermeister, A., 2014. Using ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to control slugs (Gastropoda: Pulmonata) in salad greens in the laboratory and greenhouse. Can. Entomol. 146, 567–578. https://doi.org/10.4039/tce.2014.8

Roberts, D.L., Jaric, I., Solow, A.R., 2017. On the functional extinction of the Passenger Pigeon. Conserv. Biol. 31, 1192–1195. https://doi.org/10.1111/cobi.12914

Rock, B., Suriyan, J., Vijay, B., Thalha, N., Elango, S., Rajajeyakumar, M., 2017. Organic Food and Health: A Systematic Review. https://doi.org/10.4172/2161-0711.1000532

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

Rolls, B., Shide, D., 1992. The Influence of Dietary-Fat on Food-Intake and Body-Weight. Nutr. Rev. 50, 283–290.

Rosenzweig, C., Iglesius, A., Yang, X.B., Epstein, P., Chivian, E., 2001. Climate change and extreme weather events - Implications for food production, plant diseases, and pests. NASA Publ.

Rouabah, A., Lasserre-Joulin, F., Amiaud, B., Plantureux, S., 2014. Emergent effects of ground beetles size diversity on the strength of prey suppression. Ecol. Entomol. 39, 47–57. https://doi.org/10.1111/een.12064

Roura, E., Fu, M., 2017. Taste, nutrient sensing and feed intake in pigs (130 years of research: then, now and future). Anim. Feed Sci. Technol. 233, 3–12.
https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2017.08.002

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–R1052. https://doi.org/10.1152/ajpregu.00688.2007

Ruf, T., Geiser, F., 2015. Daily torpor and hibernation in birds and mammals. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 90, 891–926. https://doi.org/10.1111/brv.12137

Rumpel, C., Amiraslani, F., Chenu, C., Garcia Cardenas, M., Kaonga, M., Koutika, L.-S., Ladha, J., Madari, B., Shirato, Y., Smith, P., Soudi, B., Soussana, J.-F., Whitehead, D., Wollenberg, E., 2020. The 4p1000 initiative: Opportunities, limitations and challenges for implementing soil organic carbon sequestration as a sustainable development strategy. Ambio 49, 350–360. https://doi.org/10.1007/s13280-019-01165-2

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

Sapkota, T.B., Mazzoncini, M., Bàrberi, P., Antichi, D., Silvestri, N., 2012. Fifteen years of no till increase soil organic matter, microbial biomass and arthropod diversity in cover crop-based arable cropping systems. Agron. Sustain. Dev. 32, 853–863. https://doi.org/10.1007/s13593-011-0079-0

Schipanski, M.E., Barbercheck, M., Douglas, M.R., Finney, D.M., Haider, K., Kaye, J.P., Kemanian, A.R., Mortensen, D.A., Ryan, M.R., Tooker, J., White, C., 2014. A framework for evaluating ecosystem services provided by cover crops in agroecosystems. Agric. Syst. 125, 12–22. https://doi.org/10.1016/j.agsy.2013.11.004

Schmidt, M.H., 2014. The energy allocation function of sleep: A unifying theory of sleep, torpor, and continuous wakefulness. Neurosci. Biobehav. Rev. 47, 122–153. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2014.08.001

Schreiber, K., 2020. Gagner les mètres carrés de sol vivant les uns après les autres, in: Une agriculture du vivant - réconcilier la terre et les Hommes.

Schroter, M., van der Zanden, E.H., van Oudenhoven, A.P.E., Remme, R.P., Serna-Chavez, H.M., de Groot, R.S., Opdam, P., 2014. Ecosystem Services as a Contested Concept: A Synthesis of Critique and Counter-Arguments. Conserv. Lett. 7, 514–523. https://doi.org/10.1111/conl.12091

Schutter, M.E., Dick, R.P., 2002. Microbial Community Profiles and Activities among Aggregates of Winter Fallow and Cover-Cropped Soil. Soil Sci. Soc. Am. J. 66, 142–153. https://doi.org/10.2136/sssaj2002.1420

Seitz, S., Goebes, P., Puerta, V.L., Pereira, E.I.P., Wittwer, R., Six, J., van der Heijden, M.G.A., Scholten, T., 2018. Conservation tillage and organic farming reduce soil erosion. Agron. Sustain. Dev. 39, 4. https://doi.org/10.1007/s13593-018-0545-z

Shariatmadari, F., Forbes, J.M., 1993. Growth and food intake responses to diets of different protein contents and a choice between diets containing two concentrations of protein in broiler and layer strains of chicken. Br. Poult. Sci. 34, 959–970. https://doi.org/10.1080/00071669308417656

Shin, Y.-K., Martin, B., Golden, E., Dotson, C.D., Maudsley, S., Kim, W., Jang, H.-J., Mattson, M.P., Drucker, D.J., Egan, J.M., Munger, S.D., 2008. Modulation of taste sensitivity by GLP-1 signaling. J. Neurochem. 106, 455–463. https://doi.org/10.1111/j.1471-4159.2008.05397.x

Shortall, C.R., Moore, A., Smith, E., Hall, M.J., Woiwod, I.P., Harrington, R., 2009. Long-term changes in the abundance of flying insects. Insect Conserv. Divers. 2, 251–260. https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2009.00062.x

Sidransky, H., 1985. Tryptophan. Unique actions by an essential amino acid, in: Nutritional Pathology: Pathobiochemistry of Dietary Imbalances. CRC Press.

Simpson, S.J., Raubenheimer, D., 2001. The Geometric Analysis of Nutrient–Allelochemical Interactions: A Case Study Using Locusts. Ecology 82, 422–439. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0422:TGAONA]2.0.CO;2

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

Simpson, S.J., Raubenheimer, D., 1993. The central role of the haemolymph in the regulation of nutrient intake in insects. Physiol. Entomol. 18, 395–403. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1993.tb00613.x

Simpson, S.J., Raubenheimer, D., Bone, Q., 1993. A multi-level analysis of feeding behaviour: the geometry of nutritional decisions. Philos. Trans. R.

Soc. Lond. B. Biol. Sci. 342, 381–402. https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0166

Siutz, C., Franceschini, C., Millesi, E., 2016a. 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., Franceschini, C., Millesi, E., 2016b. 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

Slotnick, B.M., Westbrook, F., Darling, F.M.C., 1997. What the rat's nose tells the rat's mouth: Long delay aversion conditioning with aqueous odors and potentiation of taste by odors. Anim. Learn. Behav. 25, 357–369. https://doi.org/10.3758/BF03199093

Smith, B., Wilson, J.B., 1996. A Consumer's Guide to Evenness Indices. Oikos 76, 70–82. https://doi.org/10.2307/3545749

Smith, P., House, J.I., Bustamante, M., Sobocká, J., Harper, R., Pan, G., West, P.C., Clark, J.M., Adhya, T., Rumpel, C., Paustian, K., Kuikman, P., Cotrufo, M.F., Elliott, J.A., McDowell, R., Griffiths, R.I., Asakawa, S., Bondeau, A., Jain, A.K., Meersmans, J., Pugh, T.A.M., 2016. Global change pressures on soils from land use and management. Glob. Change Biol. 22, 1008–1028. https://doi.org/10.1111/gcb.13068

Smith, R.K., Jennings, N.V., Harris, S., 2005. A quantitative analysis of the abundance and demography of European hares Lepus europaeus in relation to habitat type, intensity of agriculture and climate. Mammal Rev. 35, 1–24. https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2005.00057.x

Soetan, K.O., Olaiya, C.O., Oyewole, O.E., 2010. The importance of mineral elements for humans, domestic animals and plants - A review. Afr. J. Food Sci. 4, 200–222.

Sørensen, A., Mayntz, D., Raubenheimer, D., Simpson, S.J., 2008. Protein-leverage in Mice: The Geometry of Macronutrient Balancing and Consequences for Fat Deposition. Obesity 16, 566–571. https://doi.org/10.1038/oby.2007.58

Souchere, V., Millair, L., Echeverria, J., Bousquet, F., Le Page, C., Etienne, M., 2010. Co-constructing with stakeholders a role-playing game to initiate collective management of erosive runoff risks at the watershed scale. Environ. Model. Softw. 25, 1359–1370. https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2009.03.002

Stanton, R.L., Morrissey, C.A., Clark, R.G., 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

Staples, J.F., 2016. Metabolic Flexibility: Hibernation, Torpor, and Estivation. Compr. Physiol. 6, 737–771. https://doi.org/10.1002/cphy.c140064

Steiner, R., 2005. What is Biodynamics?: A Way to Heal and Revitalize the Earth : Seven Lectures. Anthroposophic Press Incorporated.

Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Carvalho, C.R., de Snoo, G.R., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. J. Environ. Manage. 63, 337–365.

Stokkan, K.-A., 1992. Energetics and Adaptations to Cold in Ptarmigan in Winter. Ornis Scand. Scand. J. Ornithol. 23, 366–370. https://doi.org/10.2307/3676662

Struik, P.C., Kuyper, T., 2017. Sustainable intensification in agriculture: the richer shade of green. A review. Agron. Sustain. Dev. 37, 39. https://doi.org/10.1007/s13593-017-0445-7

Surov, A., 2018. Revisions of our traditional viewpoint on the common hamster biology. Centre National de la RechercheScientifique(CNRS), Strasbourg.

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

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

TEEB, 2010. Integrating the ecological and economic dimensions in biodiversity and exosystem services valuation.

ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Peres, C.A., Guevara, J.E., Salomão, R.P., Castilho, C.V., Amaral, I.L., de Almeida Matos, F.D., de Souza Coelho, L., Magnusson, W.E., Phillips, O.L., de Andrade Lima Filho, D., de Jesus Veiga Carim, M., Irume, M.V., Martins, M.P., Molino, J.-F., Sabatier, D., Wittmann, F., López, D.C., da Silva Guimarães, J.R., Mendoza, A.M., Vargas, P.N., Manzatto, A.G., Reis, N.F.C., Terborgh, J., Casula, K.R., Montero, J.C., Feldpausch, T.R., Honorio Coronado, E.N., Montoya, A.J.D., Zartman, C.E., Mostacedo, B., Vasquez, R., Assis, R.L., Medeiros, M.B., Simon, M.F., Andrade, A., Camargo, J.L., Laurance, S.G.W., Nascimento, H.E.M., Marimon, B.S., Marimon, B.-H., Costa, F., Targhetta, N., Vieira, I.C.G., Brienen, R., Castellanos, H., Duivenvoorden, J.F., Mogollón, H.F., Piedade, M.T.F., Aymard C., G.A., Comiskey, J.A., Damasco, G., Dávila, N., García-Villacorta, R., Diaz, P.R.S., Vincentini, A., Emilio, T., Levis, C., Schietti, J., Souza, P., Alonso, A., Dallmeier, F., Ferreira, L.V., Neill, D., Araujo-Murakami, A., Arroyo, L., Carvalho, F.A., Souza, F.C., do Amaral, D.D., Gribel, R., Luize, B.G., Pansonato, M.P., Venticinque, E., Fine, P., Toledo, M., Baraloto, C., Cerón, C., Engel, J., Henkel, T.W., Jimenez, E.M., Maas, P., Mora, M.C.P., Petronelli, P., Revilla, J.D.C., Silveira, M., Stropp, J., Thomas-Caesar, R., Baker, T.R., Daly, D., Paredes, M.R., da Silva, N.F., Fuentes, A., Jørgensen, P.M., Schöngart, J., Silman, M.R., Arboleda, N.C., Cintra, B.B.L., Valverde, F.C., Di Fiore, A., Phillips, J.F., van Andel, T.R., von Hildebrand, P., Barbosa, E.M., de Matos Bonates, L.C., de Castro, D., de Sousa Farias, E., Gonzales, T., Guillaumet, J.-L., Hoffman, B., Malhi, Y., de Andrade Miranda, I.P., Prieto, A., Rudas, A., Ruschell, A.R., Silva, N., Vela, C.I.A., Vos, V.A., Zent, E.L., Zent, S., Cano, A., Nascimento, M.T., Oliveira, A.A., Ramirez-Angulo, H., Ramos, J.F., Sierra, R., Tirado, M., Medina, M.N.U., van der Heijden, G., Torre, E.V., Vriesendorp, C., Wang, O., Young, K.R., Baider, C., Balslev, H., de Castro, N., Farfan-Rios, W., Ferreira, C., Mendoza, C., Mesones, I., Torres-Lezama, A., Giraldo, L.E.U., Villarroel, D., Zagt, R., Alexiades, M.N., Garcia-Cabrera, K., Hernandez, L., Huamantupa-Chuquimaco, I., Milliken, W., Cuenca, W.P., Pansini, S., Pauletto, D., Arevalo, F.R., Sampaio, A.F., Valderrama Sandoval, E.H., Gamarra, L.V., 2015. Estimating the global conservation status of more than 15,000

Amazonian tree species. Sci. Adv. 1. https://doi.org/10.1126/sciadv.1500936

Thomas, J.A., 2016. Butterfly communities under threat. Science 353, 216–218. https://doi.org/10.1126/science.aaf8838

Thomas, J.A., Telfer, M.G., Roy, D.B., Preston, C.D., Greenwood, J.J.D., Asher, J., Fox, R., Clarke, R.T., Lawton, J.H., 2004. Comparative Losses of British Butterflies, Birds, and Plants and the Global Extinction Crisis. Science 303, 1879–1881. https://doi.org/10.1126/science.1095046

Thouzeau, C., Le Maho, Y., Larue-Achagiotis, C., 1995. Refeeding in fasted rats: Dietary self-selection according to metabolic status. Physiol. Behav. 58, 1051–1058. https://doi.org/10.1016/0031-9384(95)02001-2

Tissier, M., 2017. Conservation biology of the European hamster (Cricetus cricetus) (Theses). Université de Strasbourg.

Tissier, M.L., Habold, C., Kletty, F., Eidenschenck, J., Marchandeau, S., Handrich, Y., Osswald, P., Revel-Mouroz, A., Kourkgy, C., 2019a. Concilier agriculture et préservation de la faune de plaine : le cas du grand hamster en Alsace. Faune Sauvage 322.

Tissier, Mathilde L, Handrich, Y., Dallongeville, O., Robin, J., Habold, 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 284, 1–8. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.2168

Tissier, Mathilde L., Handrich, Y., Dallongeville, O., Robin, J.-P., Habold, 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 284, 20162168. https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2168

Tissier, Mathilde L, Handrich, Y., Robin, J., 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, Mathilde 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., Marchandeau, S., Habold, C., Handrich, Y., Eidenschenck, J., Kourkgy, C., 2019b. 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

Tkadlec, E., Heroldová, M., Víšková, V., Bednář, M., Zejda, J., 2012. Distribution of the common hamster in the Czech Republic after 2000: retreating to optimum lowland habitats. J. Vertebr. Biol. 61, 246–253. https://doi.org/10.25225/fozo.v61.i3.a9.2012

Toivonen, M., Huusela-Veistola, E., Herzon, I., 2018. Perennial fallow strips support biological pest control in spring cereal in Northern Europe. Biol. Control 121, 109–118. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.02.015

Tonitto, C., David, M.B., Drinkwater, L.E., 2006. Replacing bare fallows with cover crops in fertilizer-intensive cropping systems: A meta-analysis of crop yield and N dynamics. Agric. Ecosyst. Environ. 112, 58–72. https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.07.003

Trautner, J., Geigenmüller Katrin, 1987. Tiger Beetles, Ground Beetles (SandLaufkäfer, Laufkäfer) : Illustrated key to the Cicindelidae and Carabidae of Europe.

Tyndall, J., Colletti, J., 2007. Mitigating swine odor with strategically designed shelterbelt systems: a review. Agrofor. Syst. 69, 45–65. https://doi.org/10.1007/s10457-006-9017-6

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

Ullmann, W., Fischer, C., Kramer-Schadt, S., Pirhofer-Walzl, K., Glemnitz, M., Blaum, N., 2020. How do agricultural practices affect the movement behaviour of European brown hares (Lepus europaeus)? Agric. Ecosyst. Environ. 292, 106819. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106819

UNESCO, 2020. The united Nation World Water Development Report 2020.

United nations, 2019. World Population Prospects 2019.

Valenzuela, H., 2016. Agroecology: A Global Paradigm to Challenge Mainstream Industrial Agriculture. Horticulturae 2, 2. https://doi.org/10.3390/horticulturae2010002

Van Tran, L., Malla, B.A., Kumar, S., Tyagi, A.K., 2017. Polyunsaturated Fatty Acids in Male Ruminant Reproduction — A Review. Asian-Australas. J. Anim. Sci. 30, 622–637. https://doi.org/10.5713/ajas.15.1034

Vander Wall, S.B., 1990. Food Hoarding in Animals. University of Chicago Press.

Vedrina-Dragojević, I., Šebčić, B., Balint, L., 1989. Variability of thiamine, riboflavin and niacin content in soybean seed. Food Nahr. 33, 1017–1019. https://doi.org/10.1002/food.19890331027

Veret, G., 2017. Définition Permaculture, Colibris-université.

Vickery, J.A., Feber, R.E., Fuller, R.J., 2009. Arable field margins managed for biodiversity conservation: A review of food resource provision for farmland birds. Agric. Ecosyst. Environ. 133, 1–13. https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.05.012

Villemey, A., Besnard, A., Grandadam, J., Eidenschenck, J., 2013. Testing restocking methods for an endangered species: Effects of predator exclusion and vegetation cover on common hamster (Cricetus cricetus) survival and reproduction. Biol. Conserv. 158, 147–154. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.007

Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmanek, M., Westbrooks, R.G., 1997. Introduced species: A significant component of human-caused global change. N. Z. J. Ecol. 21, 116.

von Döhren, P., Haase, D., 2015. Ecosystem disservices research: A review of the state of the art with a focus on cities. Ecol. Indic. 52, 490–497. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.12.027

von Redwitz, C., Glemnitz, M., Hoffmann, J., Brose, R., Verch, G., Barkusky, D., Saure, C., Berger, G., Bellingrath-Kimura, S., 2019. Microsegregation in Maize Cropping—a Chance to Improve Farmland Biodiversity. Gesunde Pflanz. https://doi.org/10.1007/s10343-019-00457-7

Walkup, J., Freedman, Z., Kotcon, J., Morrissey, E.M., 2020. Pasture in crop rotations influences microbial biodiversity and function reducing the potential for nitrogen loss from compost. Agric. Ecosyst. Environ. 304, 107122. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107122

Wall, J.S., Carpenter, K.J., 1988. Variation in availability of niacin in grain products.

Wang, B., Chen, J., 2012. Effects of Fat and Protein Levels on Foraging Preferences of Tannin in Scatter-Hoarding Rodents. PLoS ONE 7. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040640

Wartman, P., Van Acker, R., Martin, R.C., 2018. Temperate Agroforestry: How Forest Garden Systems Combined with People-Based Ethics Can Transform Culture. Sustainability 10, 2246. https://doi.org/10.3390/su10072246

Waters, C.N., Zalasiewicz, J., Summerhayes, C., Barnosky, A.D., Poirier, C., Galuszka, 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., Abayasekara, D.R.E., Aitken, R.J., 2007. Polyunsaturated fatty acids in male and female reproduction. Biol. Reprod. 77, 190–201. https://doi.org/10.1095/biolreprod.107.060558

Weinhold, U., 2008. Draft European Action Plan For the conservation of the Common hamster (Cricetus cricetus, L. 1758). Presented at the Conservation of european wildlife and natural habitats, 28th meeting, Strasbourg.

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

Wezel, A., Goette, J., Lagneaux, E., Passuello, G., Reisman, E., Rodier, C., Turpin, G., 2018. Agroecology in Europe: Research, Education, Collective Action Networks, and Alternative Food Systems. Sustainability 10, 1214. https://doi.org/10.3390/su10041214

Wezel, A., Soboksa, G., McClelland, S., Delespesse, F., Boissau, A., 2015. The blurred boundaries of ecological, sustainable, and agroecological intensification: a review. Agron. Sustain. Dev. 35, 1283–1295. https://doi.org/10.1007/s13593-015-0333-y

Wickramasinghe, L.P., Harris, S., Jones, G., Jennings, N.V., 2004. Abundance and Species Richness of Nocturnal Insects on Organic and Conventional Farms: Effects of Agricultural Intensification on Bat Foraging. Conserv. Biol. 18, 1283–1292.

Wietzke, A., Albert, K., Bergmeier, E., Sutcliffe, L.M.E., van Waveren, C.-S., Leuschner, C., 2020. Flower strips, conservation field margins and fallows promote the arable flora in intensively farmed landscapes: Results of a 4-year study. Agric. Ecosyst. Environ. 304, 107142. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107142

Wilmshurst, J.F., Fryxell, J.M., 1995. Patch selection by red deer in relation to energy and protein intake: a re-evaluation of Langvatn and Hanley's (1993) results. Oecologia 104, 297–300. https://doi.org/10.1007/BF00328364

Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clark, S.C., Bradbury, R.B., 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. Agric. Ecosyst. Environ. 75, 13–30. https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00064-X

Wilson, J.D., Whittingham, M.J., Bradbury, R.B., 2005. The management of crop structure: a general approach to reversing the impacts of agricultural intensification on birds? Ibis 147, 453–463. https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2005.00440.x

Wintermantel, D., Odoux, J.-F., Chadœuf, J., Bretagnolle, V., 2019. Organic farming positively affects honeybee colonies in a flower-poor period in agricultural landscapes. J. Appl. Ecol. 56, 1960–1969. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13447

WWF, 2020. Living Planet Report 2020 - Bending the curve of biodiversity loss. Gland, Switzerland.

Xiao, L., Zhou, S., Zhao, R., Greenwood, P., Kuhn, N.J., 2020. Evaluating soil organic carbon stock changes induced by no-tillage based on fixed depth and equivalent soil mass approaches. Agric. Ecosyst. Environ. 300, 106982. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106982

Yamane, K., Ikoma, A., Iijima, M., 2016. Performance of double cropping and relay intercropping for black soybean production in small-scale farms. Plant Prod. Sci. 19, 449–457. https://doi.org/10.1080/1343943X.2016.1164574

Yeomans, M.R., Blundell, J.E., Leshem, M., 2004. Palatability: response to nutritional need or need-free stimulation of appetite? Br. J. Nutr. 92, S3–S14. https://doi.org/10.1079/BJN20041134

Zellweger-Fischer, J., Hoffmann, J., Korner-Nievergelt, P., Pfiffner, L., Stoeckli, S., Birrer, S., 2018. Identifying factors that influence bird richness and abundance on farms. Bird Study 0, 1–13. https://doi.org/10.1080/00063657.2018.1446903

Zellweger-Fischer, J., Kéry, M., Pasinelli, G., 2011. Population trends of brown hares in Switzerland: The role of land-use and ecological compensation areas. Biol. Conserv., Ecoregional-scale monitoring within conservation areas, in a rapidly changing climate 144, 1364–1373. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.11.021

Zhang, Y., Xie, D., Ni, J., Zeng, X., 2020. Conservation tillage practices reduce nitrogen losses in the sloping upland of the Three Gorges Reservoir area: No-till is better than mulch-till. Agric. Ecosyst. Environ. 300, 107003. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107003

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.

Ziomek, J., Banaszek, A., 2007. The common hamster, Cricetus cricetus in Poland: Status and current range. Folia Zool. 56, 235–242.

Annexe

Extrait du rapport de stage de Timothée GÉRARD

(Master 2 Écophysiologie et Éthologie, Université de Strasbourg)

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

IPHC
Institut Pluridisciplinaire Hubert CURIEN
STRASBOURG

Effets de différentes cultures sur l'hibernation et le succès reproducteur du hamster d'Europe *Cricetus cricetus*

Timothée Gérard

Master 2
Ecophysiologie, Ecologie et Ethologie
Université de Strasbourg

Encadré par
Madame Caroline Habold, chargée de recherche (HDR)
et Monsieur Florian Kletty, doctorant

Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Département
Ecophysiologie et Ethologie, CNRS

Résultats

Les résultats des années 2017-18 et 2018-19 étant très différents (notamment en termes de composition en macronutriments), ceux-ci seront analysés séparément. Toutefois, puisque les individus étudiés sont les mêmes entre les deux années, l'effet du traitement 2017-2018 sur les résultats de 2018-2019 a été systématiquement évalué. Cet effet n'est jamais significatif. En effet, les effets des régimes en 2017-2018 sur les mesures de 2018-2019 (masses, hibernation et maturation sexuelle) présentent une p-value supérieure à 0,3 dans tous les cas (ANOVA à un facteur). Nous considérerons donc les résultats des deux sessions comme indépendants. Toutes les masses de consommation ont été exprimées en masse sèche (sauf indication contraire).

1. Résultats - 2017-2018

1.1 – Analyse globale des données d'hibernation en 2017-2018

Une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée sur les 44 individus (23 mâles et 21 femelles) dont le profil d'hibernation a été mesuré (*i.e.* les individus équipés de iButton) durant la session 1 (figure1). Il est intéressant de noter que la dimension 1 représente 61% de l'inertie totale de l'ACP. Cet axe représente particulièrement bien un nombre conséquent de variables (part du temps passé en torpeur, consommation en lipides, glucides, protéines et cendres, consommation totale, apport énergétique et

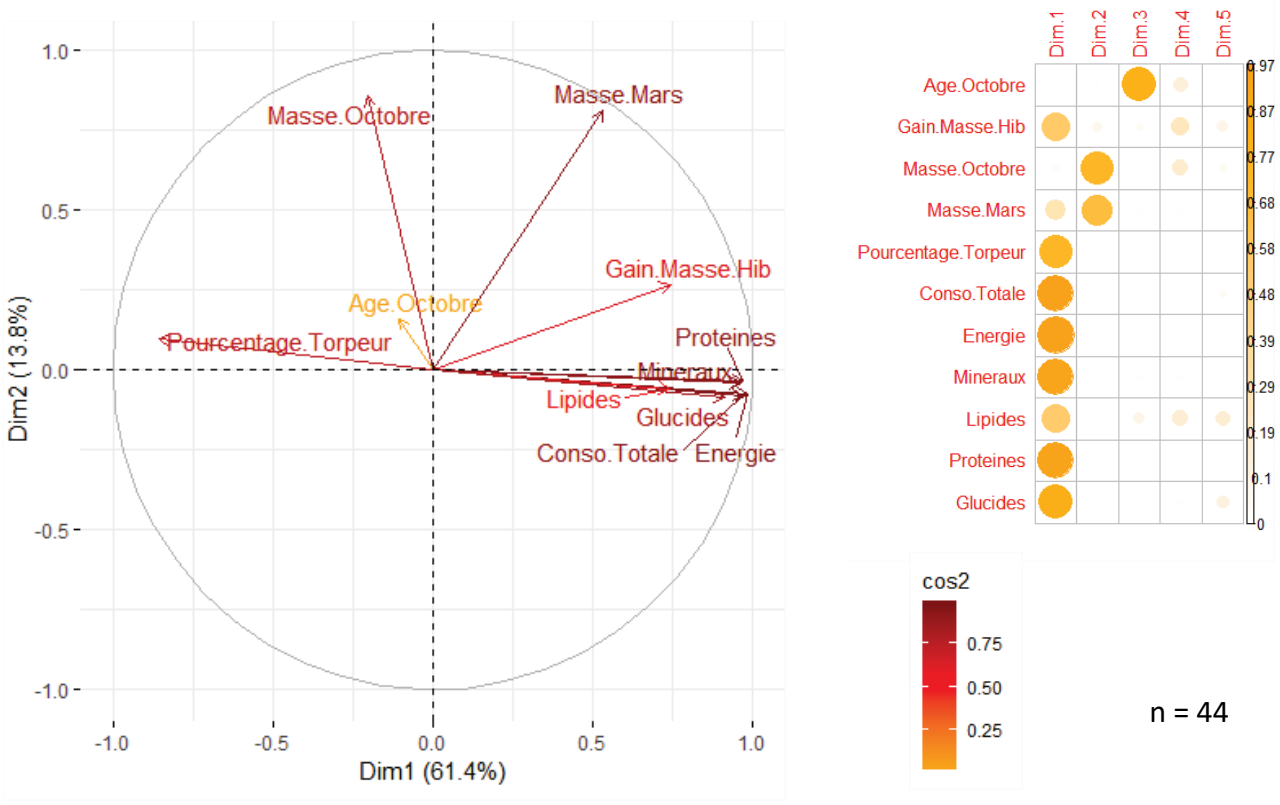


Figure 1 : ACP sur l'hibernation en 2017-2018
Représentation graphique des résultats de l'analyse en composantes principales (ACP) effectuée sur les données quantitatives de 2018-2019. Le graphique est accompagné d'un corrplot montrant l'inertie des facteurs testés pour chaque dimension de l'ACP.

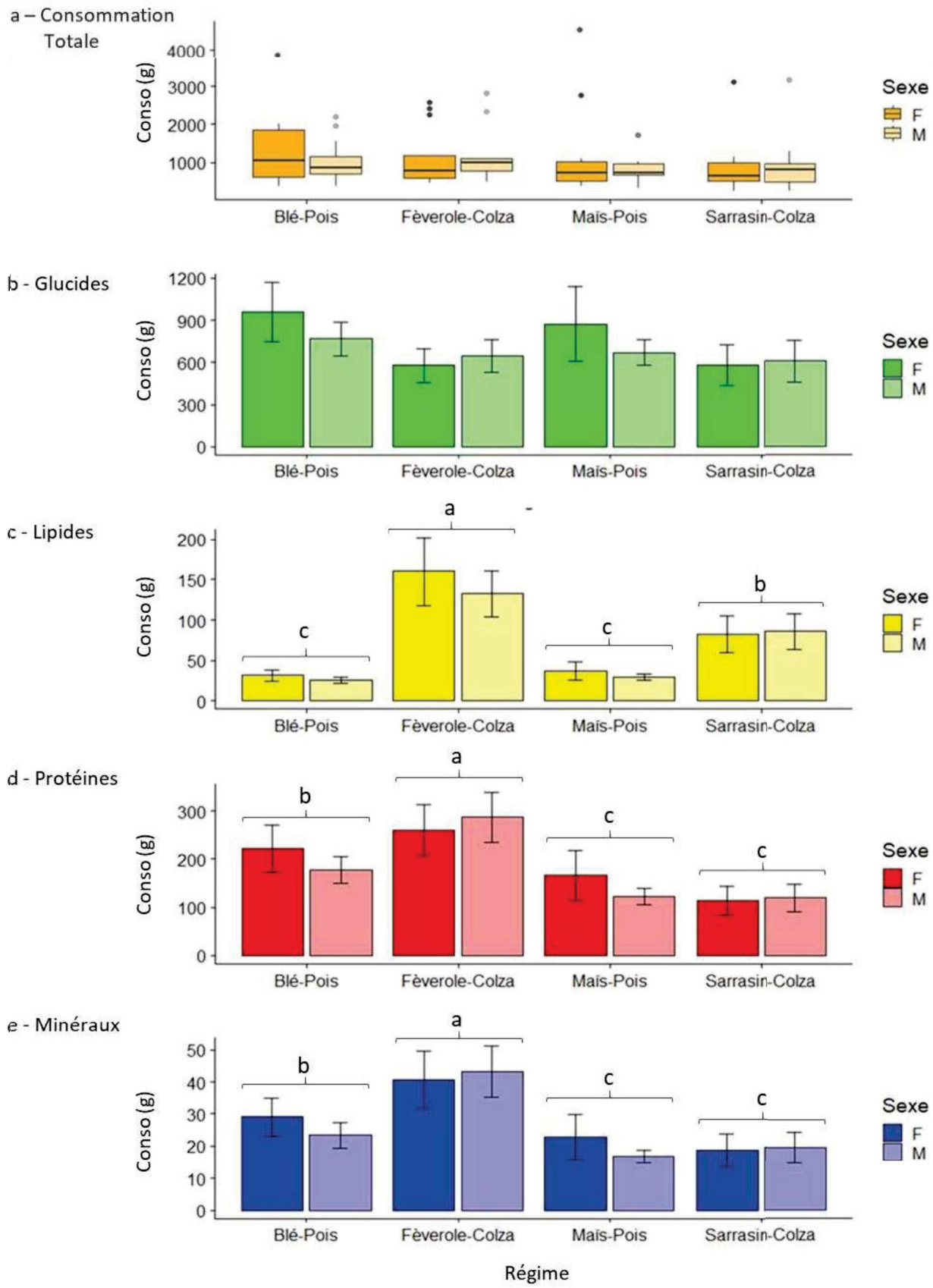


Figure 2:

a : Boites à moustache représentant la consommation totale (masse sèche) des hamsters durant l'hibernation (2017-2018) en fonction du régime et du sexe

b-e : Histogrammes représentant la quantité moyenne de lipides, protéines, glucides et minéraux ingérés durant l'hibernation (2017-2018) par les mâles et les femelles de chaque régimes. Les barres d'erreurs représentent l'ESM de chaque groupe. Les différences significatives entre les régimes sont indiquées par des lettres.

variation de masse durant l'hibernation) pour lesquelles la valeur de cos2 sur les axes 1 et 2 est supérieur à 0,75. Ces variables sont donc fortement corrélées entre elles. Toutefois, si cette corrélation est positive entre les variables liées à l'alimentation et au gain de masse, le temps passé en torpeur est quant à lui négativement corrélé au reste de ces variables. Ainsi, les individus ayant eu une consommation plus importante ont également ingéré des quantités de macronutriments, de minéraux et d'énergie plus grandes, et ont gagné plus de masse au cours de l'hibernation. Ces mêmes individus sont ceux ayant passé moins de temps en torpeur.

La corrélation entre les variables mesurées empêche donc de mettre en évidence un potentiel effet d'un macronutriment en particulier sur le gain de masse ou sur le profil des torpeurs durant l'hibernation. Un tel effet est masqué par le fait que les individus qui ont fait moins de torpeur ont passé plus de temps en activité et ont consommé plus de nourriture. Une correction des variables par le temps passé en phase active n'a pas permis d'obtenir d'avantage d'informations sur la consommation en macronutriments.

1.2 - Consommation totale et macronutriments

La consommation totale des individus en fonction de leur régime et de leur sexe est représentée sur la figure 2-a. Les différences ne sont significatives ni entre les sexes (test de Kruskal-Wallis, $p = 0.522$), ni entre les régimes (test de Kruskal-Wallis, $p = 0.240$). Il est toutefois intéressant d'observer que la variabilité au sein des régimes est importante avec une majorité d'individus ayant consommé entre 750 et 1500g de nourriture durant l'hibernation et quelques individus présentant une consommation plus importante, allant jusqu'à 4kg.

Les profils de consommation de macronutriments et de minéraux ont été étudiés afin de mettre en évidence des différences entre les régimes (figure 2 b-e). Il n'y a aucune différence significative de consommation de macronutriments, de minéraux, ou d'énergie entre les sexes (p du test de Kruskal-Wallis > 0.4 dans tous les cas). Des différences significatives entre les régimes ont été observées pour la consommation de lipides (test de Kruskal-Wallis, $p < 0.001$), de protéines (test de Kruskal-Wallis, $p < 0.001$), et de minéraux (test de Kruskal-Wallis, $p < 0.001$). Les différences entre régimes observables ne sont pas significatives pour les glucides (test de Kruskal-Wallis, $p = 0.065$), quoique la faible valeur de la p-value et la représentation graphique des données suggèrent un potentiel effet des régimes sur l'ingestion de glucides que les tests statistiques auraient échoué à mettre en évidence. Les hamsters au régime féverole colza sont ceux ayant ingéré le plus de chaque macronutriment et de minéraux (146 ± 25g de

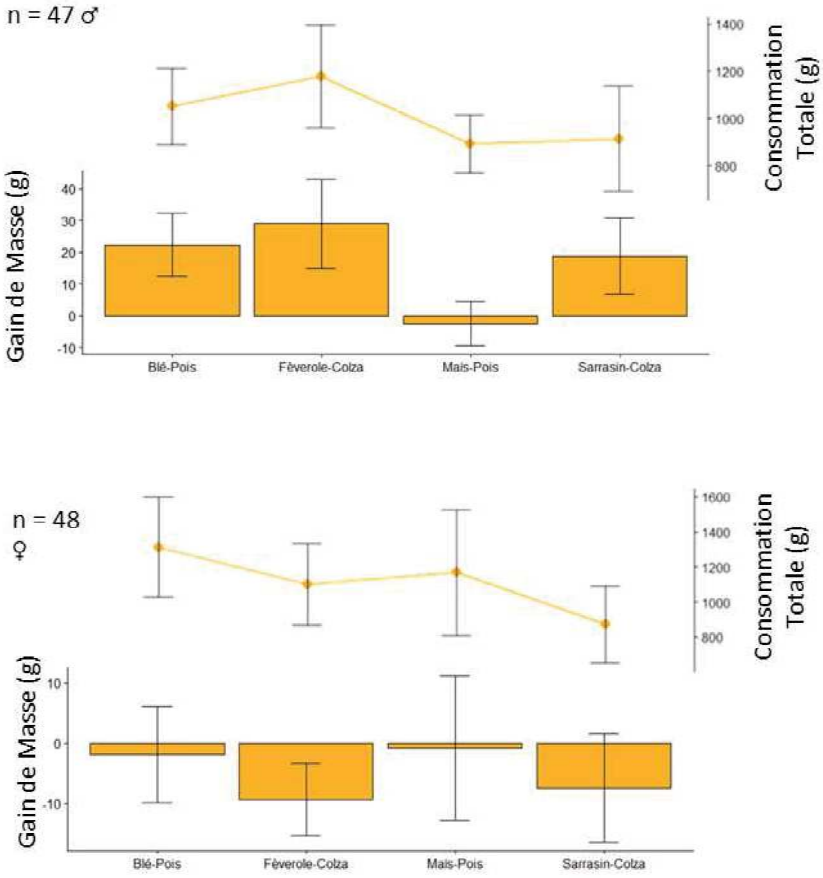


Figure 3:

Histogrammes représentant le gain de masse moyen des individus (male en haut, femelles en bas) en association avec la consommation totale durant l'hibernation 2017-2018 (session 1). Les barres d'erreurs représentent l'ESM de chaque groupe. Aucune différence significative liée au régime n'a pu être mise en évidence sur ces variables.

lipides, 272 ± 37g de protéines, 42 ± 6g de minéraux). À l'inverse, les hamsters en maïs-pois sont ceux ayant le moins ingéré de chaque macronutriment (33 ± 6g de lipides, 144 ± 27g de protéines, 20 ± 4g de minéraux).

1.3 – Effets de la consommation et des régimes sur le temps passé en torpeur

Le temps passé en torpeur par les individus est significativement corrélé à la consommation de chaque macronutriment, de minéraux et d'énergie lorsque testé dans une ANOVA a un facteur ($p < 0.001$ dans chaque cas). Toutefois, seul l'effet des minéraux reste significatif ($p = 0.019$) lorsque testé simultanément en association avec la consommation totale dans une ANOVA à plusieurs facteurs. En effet, lorsque présente dans le modèle, c'est la consommation totale qui explique le temps passé en torpeur ($p < 0.001$). L'effet du régime sur le temps passé en torpeur n'est pas significatif (ANOVA à un facteur, $p = 0.606$).

1.4 – Variation de masse au cours de l'hibernation

Le gain de masse réalisé par les individus durant l'hibernation de 2017-2018 en fonction de leur régime a été représenté en association avec la quantité totale d'énergie ingérée (figure 3). La différence entre les mâles et les femelles est significative (ANOVA à un facteur, $p < 0.01$) et les deux sexes ont donc été représentés séparément. Les régimes n'expliquent pas significativement de différences entre les groupes dans le gain de masse (ANOVA à un facteur, $p = 0.218$ pour les mâles et 0.880 pour les femelles), ni dans l'obtention d'énergie (test de Kruskal-Wallis, $p = 0.245$ pour les mâles et 0.481 pour les femelles). La variation de masse est toutefois expliquée significativement par la consommation totale (ANOVA à plusieurs facteurs, $p < 0.001$).

1.5 – Etat Reproducteur et Reproduction.

Chez les mâles, la taille moyenne des testicules à la sortie de l'hibernation ne diffère pas entre les régimes (ANOVA a plusieurs facteurs, $p = 0.677$). Le seul facteur expliquant significativement cette variable est la masse à la sortie de l'hibernation (ANOVA à plusieurs

facteurs, $p < 0.001$). Ainsi, ce sont les mâles les plus gros à la sortie de l'hibernation qui présentent la maturation sexuelle la plus avancée. La proportion de femelles présentant une ouverture vaginale ne diffère pas entre les régimes (test X^2 d'ajustement, $p = 0.999$).

En 2017-2018, la reproduction a été un échec dans tous les régimes. Seule une femelle (régime maïs-pois) a réussi à assurer la survie de 2 jeunes jusqu'au sevrage.

Florian KLETTY

Alimentation du Grand hamster (*Cricetus cricetus*), effet sur sa biologie et liens avec les pratiques agricoles et la biodiversité

Résumé

Le Grand hamster (*Cricetus cricetus)*, une espèce de rongeur inféodée au milieu agricole en Eurasie, est en danger critique d'extinction. Dans cette thèse, j'étudie son alimentation, les mesures de conservation et les pratiques agricoles à développer, afin d'améliorer l'état de ses populations. J'ai montré que le hamster peut sélectionner sa nourriture en fonction de ses besoins alimentaires, qui sont variés. Cette diversité d'aliments doit lui permettre de pallier les carences des monocultures de blé et maïs notamment. L'association de plusieurs cultures telles que blé et soja permet ainsi d'assurer un succès reproducteur chez cette espèce, le soja apportant les protéines manquantes dans le blé. Favoriser une diversité de plantes et d'insectes dans son environnement permet autant d'apports protéiques pendant la reproduction. Cela est possible en mettant en place des pratiques agricoles durables se basant sur l'agroécologie, telles que l'agriculture de conservation. Ces pratiques bénéficient à la biodiversité dans sa globalité, aux agriculteurs et à la société. La protection du Grand hamster peut être un moteur de cette transition agricole.

Mots-clés : Hamster d'Europe, régime alimentaire, mesures de conservation, carences, agroécologie, cultures associées, agroécosystème, sélection alimentaire, protéines, socioécosystème.

Title:

Nutrition of the common hamster (*Cricetus cricetus*), impact on its biology and link with agricultural practices and biodiversity

Summary

The common hamster (*Cricetus cricetus)*, a rodent species living in farmlands in Eurasia, is critically endangered. In this thesis, I studied its diet, conservation measures and agricultural practices to develop to improve its population levels. I have shown that the hamster can select its food according to its dietary needs, which are diverse. It needs a variety of foods to supply deficiencies in notably corn and wheat monocultures. The combination of several crops such as wheat with soybean restore a proper reproductive success in that species, soybean compensating for protein deficiency in wheat. Favouring a diversity of plants and insects in its environment is a way to provide sufficient protein intake during reproduction. This can be achieved by implementing sustainable agricultural practices based on agroecology, such as conservation agriculture, which benefits more widely to biodiversity, farmers, and society. The protection of the common hamster can be a driving force for this agricultural transition.

Key-words : European hamster, diet, conservation measures, deficiencies, agroecology, intercropping, agroecosystem, food selection, proteins, socioecosystem.