



Muséum National d'Histoire Naturelle
Ecole Doctorale Sciences de la Nature
et de l'Homme – ED 227

THESE DE DOCTORAT

Pour obtenir le grade de Docteur du Muséum National d'Histoire Naturelle
Spécialité : Ecologie

Présentée et soutenue publiquement par

Julie MARMET

Le 18 décembre 2008

**Traits d'histoire de vie du *Tamias* de Sibérie *Tamias sibiricus*, espèce
exotique naturalisée dans la forêt de Sénart (Essonne) : démographie,
biologie de la reproduction, occupation de l'espace et dispersion**

Composition du jury :

Robert BARBAULT	Professeur, UPMC, MNHN, Paris	Examineur
Jean-Louis CHAPUIS	Maître de conférences, MNHN, Paris	Directeur de thèse
Philippe CLERGEAU	Professeur, MNHN, Paris	Examineur
Franck COURCHAMP	Directeur de recherche, CNRS, Univ. Paris XI, Orsay	Examineur
Michel PASCAL	Directeur de recherche, INRA, Rennes	Rapporteur
Denis REALE	Professeur, Université du Québec, Montréal, Canada	Rapporteur



Muséum National d'Histoire Naturelle
Ecole Doctorale Sciences de la Nature
et de l'Homme – ED 227

THESE DE DOCTORAT

Pour obtenir le grade de Docteur du Muséum National d'Histoire Naturelle
Spécialité : Ecologie

Présentée et soutenue publiquement par

Julie MARMET

Le 18 décembre 2008

**Traits d'histoire de vie du *Tamias* de Sibérie *Tamias sibiricus*, espèce
exotique naturalisée dans la forêt de Sénart (Essonne) : démographie,
biologie de la reproduction, occupation de l'espace et dispersion**

Composition du jury :

Robert BARBAULT	Professeur, UPMC, MNHN, Paris	Examineur
Jean-Louis CHAPUIS	Maître de conférences, MNHN, Paris	Directeur de thèse
Philippe CLERGEAU	Professeur, MNHN, Paris	Examineur
Franck COURCHAMP	Directeur de recherche, CNRS, Univ. Paris XI, Orsay	Examineur
Michel PASCAL	Directeur de recherche, INRA, Rennes	Rapporteur
Denis REALE	Professeur, Université du Québec, Montréal, Canada	Rapporteur

« Je compris enfant, qu'avec les animaux, les plantes, les forces vitales et les forces naturelles, l'homme ne fait qu'un avec le monde »
- Dialiba Konaté -

REMERCIEMENTS

Mes premiers remerciements vont à Jean-Louis Chapuis, mon directeur de thèse, qui m'a permis d'accomplir ce travail en m'accueillant dans les meilleures conditions au sein du MNHN. J'ai pu grâce à toi profiter du terrain comme je le souhaitais, je t'en suis très reconnaissante.

Je remercie également Benoît Pisanu pour sa patience et ses encouragements. J'ai découvert à travers toi, un monde que je ne connaissais pas, vive les parasites !!!

Merci à Anne (Anne Do...), mon petit rayon de soleil. Ce fut un vrai plaisir de travailler avec toi. Je te souhaite de voir plein d'écureuils roux, mais n'oublie pas, ça niaque !!!

Je tiens à remercier Robert Barbault, Franck Courchamp, Philippe Clergeau, Michel Pascal et Denis Reale d'avoir accepté de faire partie de mon jury.

Cette thèse a pu prendre forme grâce au soutien financier de la Région Île-de-France, du Conseil général des Hauts-de-Seine et de l'Office National des Forêts. Je les en remercie.

Je remercie aussi mes collaborateurs/coauteurs : Emmanuelle Baudry, Philippe Rivalan, Alexandre Robert, Virginie Delmas et Gwenaël Jacob. Manue, j'ai adoré travailler avec toi, ton enthousiasme m'a fait un bien fou ! Philippe, mon initiateur... c'est en Guyane que tout a commencé ! Merci pour tout ce que tu m'as enseigné depuis. Alex, mon sauveur !!!! C'est incroyable tout ce que j'ai pu faire ces dernières semaines grâce à toi. J'ai abusé de ta disponibilité et de ta gentillesse, je te remercie beaucoup !

Merci aussi aux membres de mon comité de thèse pour leurs conseils, Michel Pascal, Franck Courchamp et Marc Girondot.

Je remercie aussi Guy Spagnol qui nous a toujours très bien accueilli à la Faisanderie. Merci Guy ! A quand le prochain BBQ ? Merci aussi à Fabrice et Alice.

Merci aussi tous ceux qui m'ont apporté de l'aide durant ces quatre années, notamment Geneviève Barnaud, Michel Pascal, Denis Reale, Piotr Daszkiewicz, Gerard Arnal et Olivier Gimenez. Merci pour vos commentaires et traductions. Je suis très heureuse de vous avoir rencontré !

Un grand merci à ma collègue du 55, Aggeliki, les derniers moments ont été plus faciles en grande partie grâce à toi, ça me fait toujours du bien de te voir ! Courage c'est bientôt fini !

C'est maintenant le tour des collègues du 61... Ce fut un vrai plaisir de faire partie de l'équipe. Mon départ de la maison Buffon a été une étape clé dans cette thèse. Merci à toi Jean-Claude pour ton soutien et tes provisions... JB pour ta patience et ta disponibilité sans limites...Maëlle...ma partenaire de footing, on y retourne quand tu veux...Carole pour n'avoir jamais rigolé de mon niveau en stat, merci pour ton aide et vive Chanatooga !... Noélie, ma binôme invasive, merci pour les relectures... Hélène, t'inquiète, c'est normal la deuxième année... Emmanuelle, hahaha les stats... Claire et Monica pour les corrections de

mon anglais très personnel... et puis tous les compagnons de cuisine, pour les échanges de recettes : Alzira, Laure, Audrey, Nathalie, Florence, Dora, Alan (Perruque ???), Jean-Pierre, Morgane... Merci aussi à Justine, alors Berlin ? C'est bien ? Merci pour la traduction !

Merci à tous les stagiaires « tamia », pour l'aide fournie mais aussi pour les moments agréables passés avec vous sur le terrain. Je commence par Cindy, la première... j'ai hâte de te revoir pour que tu puisses me raconter un peu ta vie d'Aussie... Merci à Caro et Aude, à quand le prochain resto ?... Nelly, alors l'Afrique du Sud ?...Christelle, Floriane, Julien, Marion, Axelle, Mathilde, Lise, Guillaume, Marina, Olivier...

Je remercie aussi tous ceux qui ont participé au bon déroulement de cette thèse notamment Laurent Tillon, Patrice Hirbec, Cyrille Lebihan, Gwenaelle Vourc'h, Sylvie Chevallier, Mahjoubha Fassa, Cindy Alepsa, Axelle Haddad, Jacques Moret et François Moutou.

Un merci aussi à tous mes amis qui m'ont encouragée et qui ont fait preuve de patience... les dichoux, les melunais, les expatriés, les Malo&co, les jeunes mariés, les futurs parents...

Enfin, je remercie ma famille. Mon père, si j'en suis là, c'est bien grâce à toi, tu m'as transmis ce respect pour la Nature, je suis très heureuse de partager ça avec toi. Ma mère, qui cherche toujours à me faciliter la vie, ton inconditionnelle confiance en moi m'encourage beaucoup ! Je remercie aussi ma sœur, le rat des villes, tu me manques beaucoup ! Enfin ma nièce, mon petit bout de bonheur, qui me fait comprendre que le meilleur est à venir. Une pensée pour mes grands-parents...

Et puis Damien, les mots ne suffisent pas... Cette thèse est aussi la tienne.

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	11
I. INTRODUCTION	13
II. PRESENTATION DE L'ESPECE ET DU SITE D'ETUDE	35
1. Le <i>Tamias</i> de Sibérie	37
2. Le Parc de la Faisanderie de la forêt de Sénart	47
3. Le <i>Tamias</i> de Sibérie dans le Parc de la Faisanderie	53
III. DEMOGRAPHIE	55
Résumé	57
1. Introduction	59
2. Méthodes	61
3. Résultats	68
4. Discussion	83
IV. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION	89
Résumé	91
1. Introduction	93
2. Méthodes	95
3. Résultats	99
4. Discussion	104
V. MODE D'OCCUPATION DE L'ESPACE	109
Résumé	111
1. Introduction	113
2. Méthodes	114
3. Résultats	118
4. Discussion	122
VI. DISPERSION DES JUVENILES	127
Résumé	129
1. Introduction	131
2. Méthodes	133
3. Résultats	136
4. Discussion	140
VII. CONCLUSION	143
VIII. PERSPECTIVES	155
BIBLIOGRAPHIE	159

AVANT-PROPOS

Allogène, allochtone, envahissante, exogène, exotique, introduite, invasive, naturalisée...

La terminologie en écologie des invasions biologiques est presque un sujet de recherche en tant que tel. Les termes utilisés dans le milieu scientifique, mais aussi par les autres acteurs de la conservation, sont nombreux et les définitions parfois imprécises ou chevauchantes. Il est donc difficile de s'y retrouver ou de se faire comprendre, à tel point que plusieurs synthèses visant à établir une terminologie universelle ont été publiées dans des revues et des ouvrages (Richardson et al. 2000, Rejmánek et al. 2002, Colautti & MacIsaac 2004, Pascal et al. 2006, Falk-Petersen et al. 2006).

Ainsi, avant toutes choses, posons notre cadre sémantique fondé sur les définitions suivantes.

Espèce native (autochtone, indigène) : espèce vivant à l'intérieur de son territoire naturel, y compris la zone qu'elle peut atteindre et occuper en utilisant ses propres moyens de déplacement (adaptée de IUCN 2000).

Espèce exotique (allogène, allochtone) : espèce observée à l'extérieur de son aire de répartition naturelle (adaptée de IUCN 2000).

Espèce introduite : espèce exotique introduite volontairement ou non par l'homme et observée à l'état sauvage en dehors de son aire de répartition naturelle.

Espèce naturalisée (établie) : espèce exotique introduite capable de s'adapter aux conditions biotiques et abiotiques du nouvel environnement (acclimatée) et d'y établir une population viable ; c'est-à-dire de se reproduire naturellement et d'assurer le maintien durable de la population (adaptée de Williamson 1996 et Richardson et al. 2000).

Espèce envahissante (invasive) : « une espèce exotique dont l'introduction, l'installation et la propagation menacent les écosystèmes, les habitats ou les espèces indigènes avec des conséquences environnementales et/ou économiques et/ou sanitaires négatives » (IUCN 2000).

I. INTRODUCTION



La Coccinelle asiatique *Harmonia axyridis* en Amérique du Nord, le Vison d'Amérique *Mustela vison* en Europe, le Crabe enragé d'Europe *Carcinus maenas* en Australie, l'Accacia d'Australie *Acacia* spp. en Afrique, l'Escargot géant africain *Achatina fulica* en Amérique du Sud... Voici un tour du monde peu ordinaire.

Les migrations humaines ont de tous temps favorisé le transfert d'espèces entre les continents (Digard 1995, Pascal et al. 2006). Ainsi, la Souris grise *Mus musculus*, est une espèce proche-orientale dont l'établissement sur l'ensemble du territoire français date du milieu du I^{er} millénaire avant J.-C., en rapport direct avec son comportement commensal (Pascal et al. 2006). A la faveur du développement des systèmes d'échanges internationaux au XV^e siècle, l'introduction d'espèces de divers taxons en dehors de leur aire de distribution naturelle n'a fait que s'accroître (di Castri 1989, Mack et al. 2000). Ces cinquante dernières années, le processus s'est accéléré en relation avec une nette augmentation d'activités humaines telles que le transport, le commerce ou les loisirs (di Castri 1989).

Une fois introduites, toutes les espèces ne s'acclimatent pas (Williamson 1996, Forsyth et al. 2004, Jeschke & Strayer 2005). Toutefois, certaines peuvent s'établir et s'intégrer aux communautés en place alors que d'autres posent des problèmes d'ordre économique, sanitaire ou écologique en modifiant l'écosystème dans lequel elles se sont acclimatées (Encadré 1) (Vitousek et al. 1997, Mack et al. 2000, Rosenzweig 2001) ; elles sont alors considérées comme envahissantes (ou invasive par synonymie). Selon une étude réalisée par Williamson et Fitter (1996), 10% des espèces introduites réussissent à s'établir et parmi celles-ci, 10% seront envahissantes. Ainsi, chaque transition du processus a une probabilité de 10% (entre 5% et 20%). Les auteurs rappellent néanmoins que cette loi (« Ten's rule »), avant tout statistique, doit être interprétée avec précaution.

Les introductions d'espèces sont à ce jour considérées comme une composante importante des changements globaux liés aux activités humaines. Elles représentent une des plus grandes causes d'érosion de la biodiversité (Vitousek et al. 1997, Walker & Steffen 1997) aboutissant dans certains cas à des extinctions d'espèces (Williamson 1996, Clavero & Garcia-Berthou 2005). Depuis les années 1980, la prise de conscience du phénomène, qualifié d'invasion biologique, connaît un véritable essor international (Drake et al. 1989, Richardson et al. 2000). Au sommet de Rio de Janeiro en 1992, la Convention sur la Diversité Biologique a été adoptée. Son Article 8h stipule que « chaque partie contractante doit, autant que possible, empêcher l'introduction, contrôler et éradiquer les populations d'espèces allogènes qui menacent les écosystèmes, les habitats et d'autres espèces » (<http://www.cbd.int/>).

Encadré 1 : Les impacts

Les impacts écologiques

Une espèce envahissante perturbe l'écosystème éliminant directement une ou plusieurs espèces, par prédation, compétition, ou hybridation (Clavero & Garcia-Berthou 2005). En Angleterre, l'introduction de l'Ecureuil gris *Sciurus carolinensis* originaire d'Amérique du Nord a engendré une forte diminution de l'aire de répartition de l'Ecureuil roux *Sciurus vulgaris* natif, principalement par compétition (Gurnell et al. 2004). En outre, les impacts indirects sont susceptibles de provoquer des réactions en cascade dans le réseau trophique notamment en modifiant les densités d'une espèce prédatrice ou parasite indigène (Courchamp et al. 2003). De même, le cortège de parasites d'une espèce introduite est susceptible de nuire à des espèces indigènes. Enfin, des changements majeurs de la structure et du fonctionnement des communautés et des écosystèmes peuvent être engendrés par l'introduction d'une ou plusieurs espèces envahissantes (Williamson 1996). C'est le cas de certains herbivores, comme le Lapin *Oryctolagus cuniculus* et le Mouton *Ovis aries*. Introduits sur des îles, ils détruisent ou transforment profondément les communautés végétales provoquant une amplification de l'érosion (Chapuis et al. 1994).



Les impacts sanitaires

Des espèces envahissantes risquent d'avoir des conséquences en terme de santé humaine et animale comme réservoir d'agents pathogènes, ou en favorisant le développement d'allergies. Citons l'exemple de l'Ambrosie commune *Ambrosia artemisiifolia*, Asteraceae d'origine nord américaine introduite en France au XVII^e siècle. Le pollen de cette adventice des cultures est très allergène (Genton 2005). Des épisodes de famine peuvent aussi être suscités suite à des ravages dans les cultures par prédation ou contamination par des espèces introduites.

Les impacts économiques

Le fait que les invasions biologiques entraînent souvent un coût ou une perte de profit a fortement participé à la prise de conscience du phénomène (Perrings et al. 2002). Les secteurs agricoles sont les plus touchés, avec des diminutions de rendement (Huber et al. 2002). L'écureuil gris introduit en Angleterre engendre aussi des problèmes d'ordre économique principalement dans le secteur de la sylviculture en raison de l'écorçage des arbres et de la consommation de semences (Kenward 1989). Le coût lié à la détérioration des infrastructures et à la restauration des milieux naturels est également important. Aux Etats-Unis, les pertes économiques causées par les invasions biologiques ont été estimées à plus de 137 milliards de dollars US par an (Pimentel et al. 2000).

Des impacts positifs ?

Rappelons tout d'abord que la domestication d'espèces introduites contribue depuis des milliers d'années à nourrir l'Homme. De plus, ses retombées restent souvent difficiles à évaluer, leur appréciation variant d'un observateur à l'autre (Parker et al. 1999). Les conséquences des introductions se révèlent parfois paradoxales ; des effets positifs et négatifs pouvant être observés conjointement (« invasion paradox » Fridley et al. 2007). Pas ailleurs, des recherches ont souligné une augmentation de la biodiversité suite à des invasions (Pimentel et al. 2000).

Depuis les travaux Charles S. Elton en 1958, la biologie des invasions est devenue une discipline à part entière qui traite des caractéristiques des espèces exotiques, de leur capacité à s'étendre et de leurs interactions avec les espèces indigènes de l'écosystème d'accueil (Falk-Petersen et al. 2006). L'organisation de symposiums a été suivie par la création de centres de recherche spécifiques et de la parution d'une revue « Biological Invasions » en 1999.

Les voies d'introduction

Trois mécanismes sont à l'origine du transfert d'une espèce dans un nouveau milieu, en relation directe ou indirecte avec des activités humaines : l'importation de marchandises, le transport d'un vecteur, et/ou l'expansion naturelle à partir de régions voisines où l'espèce était déjà exotique (Hulme et al. 2008). Les voies d'introduction sont multiples (Mack et al. 2000, Ruiz & Carlton 2003) et peuvent être regroupées selon un gradient d'implication de l'Homme dans ce transfert (Fig. 1 ; Hulme et al. 2008).

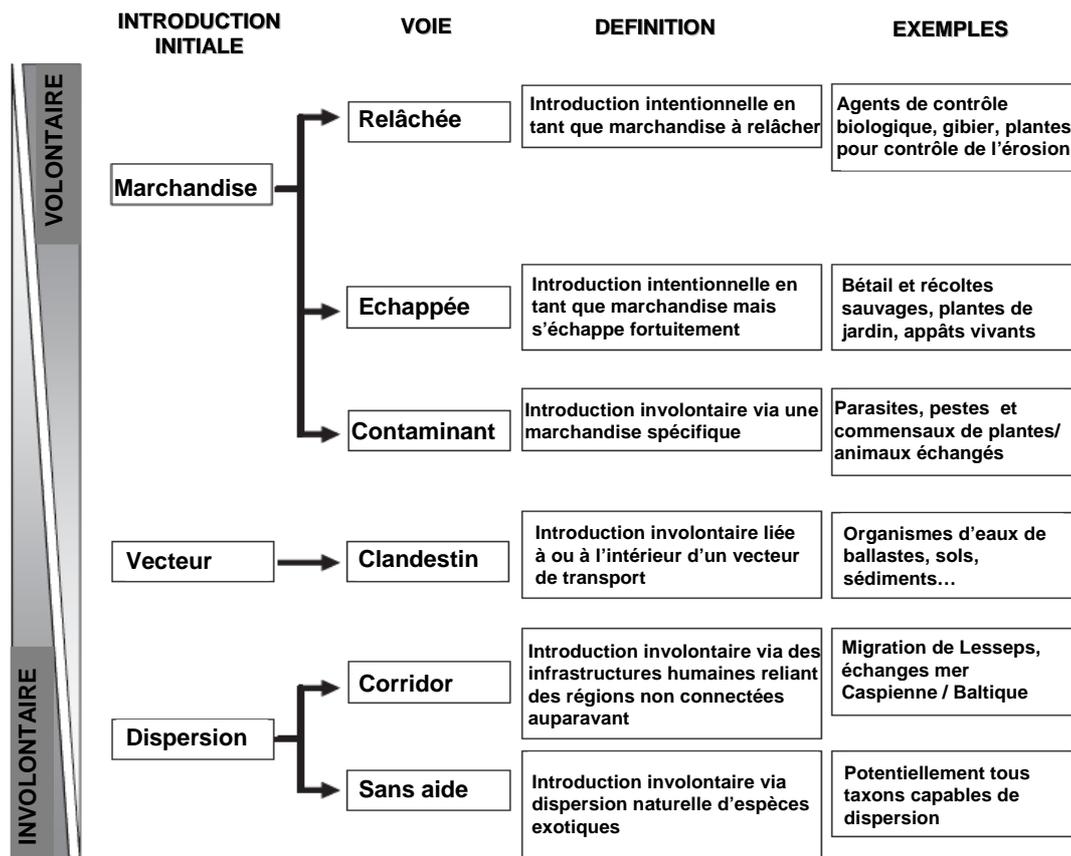


Figure 1. Différentes voies d'introduction d'espèces exotiques ; adaptée de Hulme et al. 2008.

Les introductions ont souvent été initiées intentionnellement dans un but alimentaire ou de production (coton, soie, bois...) afin d'accroître le nombre d'espèces disponibles dans les secteurs de l'agriculture, l'élevage, l'aquaculture ou la sylviculture (Lévêque & Mounolou 2008). Mais elles ont été -et sont toujours- réalisées pour les loisirs (chasse, pêche, horticulture), l'ornementation ou le contrôle biologique (Hulme et al. 2008). Aujourd'hui, ce phénomène est amplifié par l'essor d'Internet qui favorise la demande d'importation d'espèces exotiques via la voie postale sous la forme de graines par exemple (Everett 2000). Certaines espèces importées n'étaient pas destinées à être introduites, mais elles se sont échappées, dispersées fortuitement ou libérées malencontreusement alors qu'elles étaient détenues dans des zoos (cas de l'Ibis sacré *Threskiornis aethiopicus*, Clergeau & Yésou 2006), des laboratoires (Xénope lisse *Xenopus laevis*, Pascal et al. 2006), chez des particuliers en tant qu'animal de compagnie (Tortue à tempes rouges *Trachemys scripta elegans*, Arvy 1997), dans des élevages pour la pelleterie (Vison d'Amérique *Mustela vison*, Macdonald et al. 2002) ou encore dans des aquariums (Caulerpe *Caulerpa taxifolia*, Meinesz & Hesse 1991). A ces diverses modalités d'introduction, s'ajoutent les événements accidentels généralement liés aux transports de marchandises ou de personnes, comme les espèces provenant des eaux de ballast des bateaux (Mack 2003) ou celles contaminant des marchandises (via un vecteur) comme des insectes ou des pathogènes (Kiritani & Yamamura 2003). Parmi les espèces introduites, un grand nombre de groupes taxonomiques sont représentés, des virus aux mammifères en passant par les plantes, les invertébrés, les amphibiens, les reptiles, les oiseaux ou encore toutes sortes de pathogènes (Drake et al. 1989). Les vertébrés sont généralement introduits délibérément par libération, les invertébrés comme contaminants (introduits via un vecteur ou un hôte) et les plantes en se dispersant fortuitement ; les micro-organismes pathogènes et les champignons sont la plupart du temps introduits via leur hôte et différents substrats (Mack et al. 2000, Hulme 2007, Hulme et al. 2008).

D'introduite à envahissante, les barrières à franchir

Diverses théories visant à détailler les différentes étapes que peut suivre une espèce introduite ont vu le jour (Drake et al. 1989, Williamson 1996, Richardson et al. 2000, Kolar & Lodge 2001). Le processus est généralement décrit en s'appuyant sur le concept de barrières à franchir par l'espèce qu'elles soient géographiques, écologiques, et biologiques (Fig. 2). Selon Richardson et al. (2000), trois phases principales se différencient : l'introduction, la naturalisation et l'invasion. Notons cependant que cet auteur utilise le terme « invasion » sans

référence aux impacts économiques, sanitaires ou écologiques, mais se fonde sur les capacités de l'espèce à coloniser de nouveaux milieux non perturbés.

La phase d'**introduction** constitue la première étape du processus, elle signifie que l'espèce a franchi la barrière géographique qui sépare son environnement d'origine de celui d'introduction (Richardson et al. 2000). Les individus prélevés dans le milieu d'origine, volontairement ou non, sont transportés puis relâchés dans le nouveau milieu ; cette phase est donc directement liée à l'Homme. Une fois introduits, la phase de **naturalisation** débute. Les individus font face aux nouvelles conditions biotiques et abiotiques et doivent établir une population viable ; c'est-à-dire se reproduire naturellement et assurer le maintien durable de la population (Richardson et al. 2000). Vient ensuite la phase d'**expansion** pendant laquelle les organismes se dispersent et colonisent de nouveaux milieux. Richardson et al. (2000) parle de phase d'invasion lorsque l'espèce colonise des milieux naturels (Richardson et al. 2000). L'espèce allogène établie sera considérée comme envahissante si des bouleversements sont observés dans l'écosystème d'accueil ou bien si sa présence induit des problèmes d'ordre économique ou sanitaire, durant les diverses phases du processus détaillées précédemment (Fig. 2).

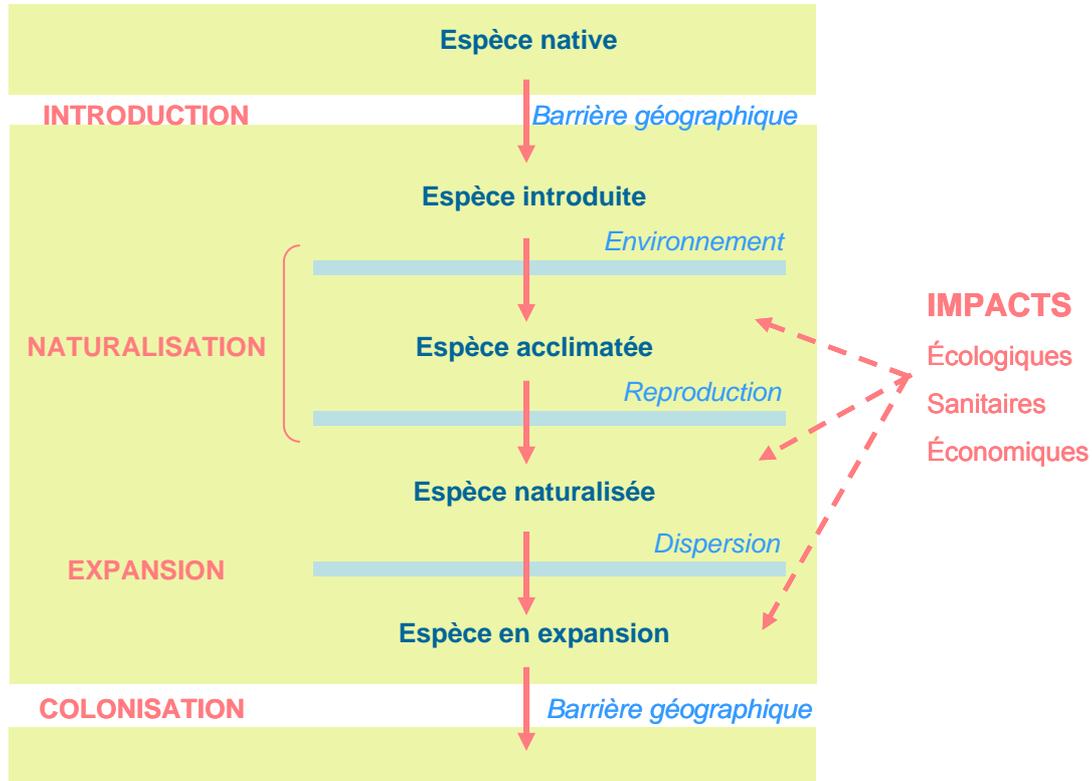


Figure 2. Phases du processus d'invasion ; adaptée de Richardson et al. (2000).

Mieux vaut prévenir que guérir...

A ce jour, les invasions biologiques font partie des plus grands défis que les écologues aient à relever. Même si différents courants de pensée concernant l'étude et la gestion des invasions se distinguent au sein de la communauté scientifique, tous s'accordent sur le fait qu'elles représentent un problème majeur pour la biodiversité (Allendorf 2003). Ainsi, les recherches s'articulent autour de trois axes (Genovesi & Shine 2003, Clergeau et al. 2005) :

- **Prévenir les invasions** (Drake et al. 1989, Mooney & Drake 1989, Williamson & Fitter 1996, Mack et al. 2000) : c'est-à-dire comprendre les mécanismes d'introduction et les processus écologiques sous-jacents en identifiant et analysant les risques liés aux différentes voies et vecteurs d'introduction, en reconnaissant les écosystèmes vulnérables et les espèces qui peuvent s'établir, se propager, devenir envahissantes, et en prédisant leurs impacts. Il s'agit aussi de mettre au point des outils de détection des espèces nouvellement introduites ; de développer des recherches sur les espèces dans leur milieu d'introduction pour mettre en évidence leurs adaptations. Les éradications de certaines espèces allochtones dès qu'elles sont signalées (principe de précaution) constituent également une technique de prévention utilisée.
- **Guérir** : éradiquer ou réguler les espèces allochtones envahissantes ; restaurer les écosystèmes.
- **Pallier** : sauvegarder les espèces menacées par les invasions.

Les clés de la réussite

De nombreuses études visent à déterminer les processus favorisant les invasions et à définir un « profil-type » d'espèce exotique ou de milieu envahi (Drake et al. 1989, Mack et al. 2000, Kolar & Lodge 2001, Hayes & Barry 2008). Concernant les vertébrés, Brown (1989) a décrit cinq grandes règles :

- Les environnements isolés avec un faible niveau de diversité d'espèces natives semblent plus sensibles aux introductions d'espèces ; certains écosystèmes semblent plus favorables et sensibles aux espèces introduites, de par leur composition (structure du peuplement, richesse spécifique...), leur situation géographique, leur état de dégradation ou leur isolement (D'Antonio & Vitousek 1992, Mack et al. 2000). Les écosystèmes insulaires sont reconnus comme les plus sensibles aux invasions biologiques parce qu'ils abritent des communautés végétales ou animales de faible richesse spécifique, présentant un fort taux d'endémisme et ayant évolué en absence de forte compétition, prédation ou parasitisme (Courchamp et al. 2003).

- Les espèces les plus aptes à envahir de nouveaux milieux sont généralement des espèces natives des continents ayant une large répartition naturelle.
- Les similitudes entre l'environnement d'origine et celui d'introduction favorisent les introductions.
- Les espèces exotiques sont favorisées lorsque les espèces natives n'occupent pas les mêmes niches écologiques.
- Les espèces se développant habituellement dans des milieux perturbés ou en relation étroite avec l'Homme semblent envahir plus facilement des milieux anthropisés.

Cependant, les traits d'histoire de vie des espèces introduites ou les caractéristiques des milieux envahis ne sont pas forcément identiques à chaque étape du processus d'invasion (Drake et al. 1989, Cassey et al. 2004). Ainsi, la phase d'introduction est fortement liée aux traits d'histoire de vie de l'espèce dans son milieu d'origine, qui déterminent le nombre d'individus à prélever et leur résistance pendant le transport, mais aussi leur degré de relation avec l'Homme. Chez les oiseaux (Psittaciformes), les espèces les plus fréquemment transportées dans de nouveaux milieux se caractérisent par : une aire originelle de répartition étendue, une présence dans des régions caractérisées par d'importants échanges commerciaux ou transports de personnes, des introductions et établissements antérieurs dans d'autres régions du globe, leur transport volontaire (Cassey et al. 2004). La réussite de la phase d'établissement est quant à elle fortement liée au nombre d'individus relâchés (pression de propagules), c'est-à-dire ceux qui ont survécu au transport, et au nombre d'événements d'introduction (Kolar & Lodge 2001, Mack 2003, Forsyth et al. 2004, Cassey et al. 2005, Hayes & Barry 2008). En effet, plus le nombre de fondateurs est élevé, moins la population se trouve soumise aux mécanismes environnementaux (stochasticité environnementale), démographiques (stochasticité démographique, effet Allee) et génétiques (effet de fondation, dérive génétique) qui peuvent empêcher son établissement. De plus, la proximité géographique des aires d'origine et d'introduction, les conditions climatiques (Duncan et al. 2001, Forsyth et al. 2004), la disponibilité en ressources (Williamson & Fitter 1996), la présence de prédateurs (Cassey et al. 2005), compétiteurs, parasites ou mutualistes autochtones ont aussi une influence sur la réussite ou l'échec de l'établissement. Ainsi, les espèces présentant une grande plasticité écologique et comportementale s'acclimatent et s'établissent plus facilement (Cassey 2002). Lors des processus d'expansion et de colonisation, les espèces dont l'aire d'origine est large semblent favorisées (Crocì et al. 2007). Elles présentent en général une plus grande plasticité phénotypique qui leur permet de s'adapter à des conditions environnementales variées. La vitesse d'expansion dépend du taux

de croissance et des capacités de dispersion (Mooney & Drake 1989, Forsyth et al. 2004), la dispersion sur de longues distances paraissant aussi être un atout majeur dans ce processus.

Les différentes approches

Etudier les invasions à l'échelle de l'espèce et du milieu offre une opportunité pour les recherches en biologie des populations et la compréhension des mécanismes d'évolution rapide. Ces études sont essentielles à l'appréhension du processus et à la gestion locale des impacts (Allendorf 2003). De plus, les connaissances acquises peuvent être utilisées pour mettre en œuvre des modèles de prédiction (Marco et al. 2002). Cependant, la généralisation des caractéristiques mises en évidence pour une espèce dans un milieu donné est difficile étant donné la diversité des organismes introduits et la complexité du processus d'invasion (Lopez-Darias et al. 2008, Sol et al. 2008). D'autres recherches ont porté sur la comparaison des caractéristiques des populations natives et introduites afin de mettre en évidence des adaptations qui facilitent certaines étapes du processus d'invasion (Guo 2006, Hyatt & Araki 2006). Le « principe de précaution » s'applique aussi (Rogers et al. 1997), certains auteurs proposent d'éliminer les espèces introduites le plus tôt possible avant que les populations ne se développent et deviennent envahissantes (IUCN 2000, Clergeau et al. 2004). Selon eux, la décision doit être prise sans attendre une éventuelle preuve d'impact sur l'écosystème d'accueil car il est souvent difficile, voire impossible de contrôler l'espèce une fois qu'elle est établie et en phase de colonisation. Les éradications ont souvent abouti à une augmentation rapide de la biodiversité native ; cependant, la mise en place de programmes d'éradication est parfois délicate du fait des questions d'ordre éthique soulevées au sein du public et des autorités (Genovesi 2005).

La libération des NAC !

L'industrie des animaux de compagnie est fortement impliquée dans l'introduction d'espèces exotiques en Europe, bien qu'elle soit hostile à l'idée de contrôle et se sente peu concernée (Mack et al. 2000). Parmi les différentes voies d'introduction connues, elle est prédominante pour les espèces d'oiseaux, de reptiles et d'amphibiens envahissants. A propos des mammifères, le commerce d'animaux pour la pratique de sports comme la chasse est la principale cause d'introduction, suivie par l'industrie des animaux de compagnie (Kraus 2003). Cette voie est prépondérante dans l'introduction des écureuils. En Europe, six espèces de Sciuridés ont été introduites pour l'ornementation de parcs ou relâchées par des propriétaires (Encadré 2).

Encadré 2 : Les écureuils introduits en Europe



Écureuil de Barbarie *Atlantoxerus getulus* Linnaeus 1758

Origine : Afrique du Nord
Lieu d'introduction : Ile de Fuerteventura, Espagne (1965)
Mode d'introduction : Animal de compagnie/zoo, relâché/échappé
Impacts: perturbation du mécanisme de dispersion des plantes, des populations de prédateurs, introduction de parasites, prédation d'oisillons et d'escargots endémiques, dégâts dans les cultures
Référence : Lopez-Darias et al. (2008)



Écureuil de Finlayson *Callosciurus finlaysoni* Horsfield 1824

Origine : Indochine
Lieu d'introduction : Italie (1981)
Impacts : écorçage
Mode d'introduction : Agrément, relâché
Référence: Bertolino et al. (2004)



Écureuil à ventre rouge *Callosciurus erythraeus* Pallas 1779

Origine : Sud Est de l'Asie
Lieux d'introduction : France (1970), Argentine (1970), Japon (1935)
Mode d'introduction : animal de compagnie, relâché
Impacts : dégâts sur les plantations, habitations et jardins, prédation d'oisillons
Réf. : Jouanin (1986), Miyamoto et al.(2004), Guichon & Doncaster (2008)



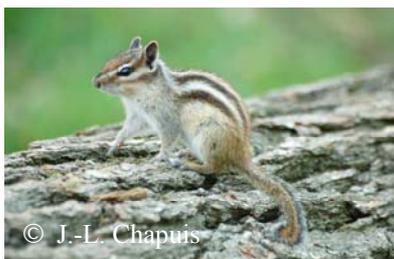
Écureuil gris *Sciurus carolinensis* Gmelin 1788

Origine : Amérique du Nord (Est)
Lieux d'introduction : Angleterre (1876), Ecosse (1892), Irlande (1913) Italie (1948) ; Afrique du Sud (1890's), Canada/USA (1914), Islande
Mode d'introduction : agrément, élevage pour la fourrure
Impacts : consommation de semences, écorçage, diminution des populations d'écureuils roux
Références : Bertolino et al. (2000), Palmer et al. (2008)



Écureuil du père David *Sciurotamias davidianus* Milne-Edwards 1867

Origine: Chine
Lieu d'introduction : Belgique (2005)
Mode d'introduction : probablement animal de compagnie, relâché/échappé
Impacts: écorçage, détérioration de câbles électriques
Référence : DAISIE (2008)



Tamias de Sibérie *Tamias sibiricus* Laxmann 1769

Origine : Eurasie, Asie
Lieux d'introduction : Allemagne, Belgique, Italie, France, Pays-Bas, Suisse (1970's)
Mode d'introduction : animal de compagnie, relâché/échappé
Impacts : non signalé, études en cours
Références: Amori & Gippoliti (1995), Riegel et al.(2000), Chapuis (2005)

Les animaux exotiques fascinent depuis longtemps. Dès l'Antiquité, les souverains et grands notables se procuraient, non sans difficultés, des oiseaux exotiques, comme des perroquets et des paons (Jarry 2003). Citons l'exemple du Canari *Serinus canaria domestica* qui a été importé par des marins en Europe au début du XIV^e siècle (Boussarie 2004). Plusieurs raisons sont invoquées pour expliquer les raisons de la détention de ces animaux au sein des foyers. L'Homme chercherait ainsi à créer des relations affectives, à rompre sa solitude, à satisfaire un besoin de collectionneur, un attrait esthétique, une fascination, à répondre à un phénomène de mode, et pour certains une quête de Nature.

En France, l'expression « Nouveaux Animaux de Compagnie » ou « NAC » a été employée pour la première fois en 1984, lors d'une séance de la Société des Sciences Vétérinaires et de Médecine Comparée à l'École vétérinaire de Lyon (Bellangeon 1984), suite à la sollicitation croissante de soins vétérinaires portés aux animaux exotiques (Boussarie 2004). Les NAC représentent tous les animaux détenus par l'Homme pour son agrément, autres que le chat et le chien. Avec plus de soixante millions d'animaux de compagnie dont les deux tiers sont représentés par les NAC, la France est l'un des premiers pays européens possesseurs de NAC (Boussarie 2004), surtout localisés dans les foyers des régions les plus urbanisées. L'économie engendrée par le marché de ces animaux et des accessoires dérivés, est considérable (Boussarie 2004).

L'engouement pour ces animaux est grandissant. Il concerne diverses espèces d'Oiseaux, de Reptiles, d'Amphibiens, de Mammifères, de Poissons, d'Arthropodes voire de Gastéropodes. De nos jours, il est devenu presque banal d'observer un Perroquet gris du Gabon (*Psittacus erithacus*) ou une Mygale de Leblon (*Theraphosa leblondi*) dans une vitrine, ou au sein d'un foyer. Vendues dans les animaleries, ces espèces sont issues d'élevages faits par des professionnels et des particuliers ou prélevées directement dans la nature. La plupart des espèces commercialisées sont considérées comme domestiques selon la loi française (Arrêté du 11 août 2006 fixant la liste des espèces, races ou variétés d'animaux domestiques) ; c'est-à-dire « qu'elles ont fait l'objet d'une pression de sélection continue et constante et qui a abouti à la formation d'un groupe d'animaux qui a acquis des caractères stables, génétiquement héréditaires ». Cependant, certains vendeurs peu scrupuleux proposent aussi des espèces protégées, à l'échelle nationale (Arrêtés ministériels en application du code de l'environnement), ou par la Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES), voire des espèces dites dangereuses (d'après l'Annexe 3 de l'Arrêté du 5 mars 2008 fixant les règles générales de fonctionnement des installations d'élevage d'agrément d'animaux d'espèces non domestiques).

La CITES s'emploie à réglementer le commerce de certaines de ces espèces exotiques à travers le monde. Elles sont alors classées dans le but de réguler ou interdire leur vente, en raison de leur état de conservation, ou bien pour prévenir ou limiter tout risque d'invasion biologique. En effet, il est fréquent que ces animaux s'échappent au cours du transport, des sites d'élevage, ou bien du domicile de particuliers acquéreurs. De plus, lorsque les « propriétaires » de NAC ne leur trouvent plus d'intérêt, car ils sont devenus trop encombrants par manque de place suite à des reproductions, difficiles à entretenir dû aux mauvaises odeurs et aux coûts des soins et de la nourriture, ou à apprivoiser (morsures), il est fréquent que ceux-ci les libèrent dans la nature. Très peu de centres sont mis en place pour recueillir ces animaux (ex : refuge F.R.E.E. ; <http://www.refugenac.com>). Les propriétaires voulant s'en séparer doivent donc choisir entre chercher à les donner, les tuer, ou les relâcher. En général, la solution la plus facile et la plus appropriée pour l'animal aux yeux de leurs maîtres consiste à le remettre en liberté à proximité de leur lieu de vie, principalement dans des parcs et des forêts périurbaines. Or, l'Article 411.3 du nouveau code de l'environnement interdit « l'introduction dans le milieu naturel, de manière volontaire, par négligence ou par imprudence... de tout spécimen d'une espèce animale à la fois non indigène au territoire d'introduction et non domestique ; ... ».

La plupart des espèces ne parviennent pas à survivre dans le nouveau milieu. Les conditions environnementales (disponibilité en ressources, présence de prédateurs et parasites), et le fait qu'elles n'ont connu que la captivité, représentent une première barrière à leur survie. Lorsqu'une espèce réussit à s'acclimater, il faut ensuite qu'elle puisse se reproduire. Pour cela, les conditions environnementales doivent être favorables et le nombre d'individus suffisant afin de trouver des partenaires pour la reproduction. Cependant, certaines espèces s'acclimatent et se reproduisent avec succès. Elles sont alors considérées comme des espèces marronnes (Digard 1995), susceptibles de devenir envahissantes. Citons le cas du Raton laveur commun *Procyon lotor*, un NAC au Japon. Divers impacts de l'espèce ont été observés suite à son introduction par des propriétaires (Ikeda et al. 2004), comme des dégâts dans les cultures et en milieux urbains, des relations de prédation ou de compétition avec des espèces natives, ou bien encore la transmission de parasites (Ikeda et al. 2004).

Les NAC introduits en France

En France, plusieurs espèces exotiques vendues à l'origine dans les animaleries sont observées, plus ou moins sporadiquement, dans la nature : le Tamia de Sibérie (Chapuis 2005), l'Écureuil à ventre rouge *Callosciurus erythraeus* (Jouanin 1986), la Tortue à tempes

rouges (Arvy 1997), la Tortue mauresque *Testudo graeca*, la Perruche à collier *Psittacula krameri*, l'Inséparable de Fisher *Agapornis fischeri*, le Léiothrix jaune *Leiothrix lutea*, le Capucin bec-de-plomb *Lonchura malabarica*, et le Carassin doré *Carassius auratus* (Pascal et al. 2006). Puisque des événements de reproduction ont été observés en France, chacun de ces vertébrés serait apte à se multiplier, mais de manière plus ou moins efficace selon les espèces (Pascal et al. 2006). D'un point de vue juridique, l'Inséparable de Fisher, la Perruche à collier, le Capucin bec-de-plomb et le Carassin doré sont classés parmi les espèces domestiques ; les autres espèces sont considérées comme sauvages. Elles ont toutes été répertoriées dans la catégorie « espèces exotiques » par le programme DAISIE, sous l'égide de l'Union Européenne. Cependant, toutes ces espèces ne font pas l'objet d'un suivi scientifique. Le *Tamias* de Sibérie, la Tortue à tempes rouges (Encadré 3) et la Perruche à collier (Encadré 4) ont été classés parmi les 100 espèces invasives considérées comme posant plus de problèmes en Europe (« 100 of the worst » ; DAISIE 2008).

Encadré 3

La Tortue à tempes rouges *Trachemys scripta elegans*

Aussi appelée Tortue de Floride, cette espèce d'eau douce est originaire d'Amérique du Nord. Elevée dans des fermes américaines, elle a été vendue en France depuis les années 1970 en tant que tortue « naine », bien qu'elle puisse atteindre 25-30 cm. Cet animal de compagnie a souvent été relâché dans des mares, étangs et rivières, généralement à proximité des habitations. Des tortues adultes ont été aperçues dès les années 1970 dans les milieux naturels de tous les départements français (Arvy & Servan 1996). Cette espèce a rapidement été considérée comme envahissante, avant même de faire l'objet de recherches scientifiques. Elle fait maintenant partie des 100 invasives posant le plus de problèmes à l'échelle mondiale (Lowe et al. 2000). Son importation dans l'Union Européenne a été interdite en 1997 par la Commission Européenne (règlement CE 2552/97).

A l'issue d'un programme scientifique « Tortue de Floride » sous la responsabilité d'A.-C. Prévot-Julliard, (Paris XI), l'espèce est considérée comme potentiellement invasive sur le territoire national. Des caractéristiques lui confèrent un certain avantage à la colonisation : régime alimentaire opportuniste, absence de prédateurs naturels, capacité à faire face aux hivers rudes (Delmas 2006, Prévot-Julliard et al. 2007). Elle est donc acclimatée, toutefois les densités paraissent faibles, exceptées dans des zones particulières. Des éclosions sont observées chaque année, dans divers centres de récupération du sud de la France quoique la reproduction s'avère limitée en milieu naturel. Le caractère longévif de cette espèce laisse supposer une extinction naturelle tardive des individus. A ce jour, aucun impact sur les communautés envahies n'a été démontré en nature. Toutefois, en conditions expérimentales, elle aurait un impact sur la Cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) par compétition (Cadi & Joly 2004).



Encadré 4

La Perruche à collier *Psittacula krameri*

Cette espèce cavernicole secondaire de Psittacidé est originaire d'Afrique et d'Asie (Strubbe & Matthysen 2007). Ce granivore est considéré comme ravageur de cultures dans son aire d'origine (Dhindsa & Saini 1994). Depuis les années 1970, des perruches à collier issues d'élevages sont vendues dans les animaleries en Europe. Libérés ou échappés, des individus ont été observés dans la nature, surtout dans des parcs urbains et ceci dans douze pays d'Europe (DAISIE 2008). En France, les premières nichées ont été notées en Île-de-France au début des années 1990 (Dubois et al. 2001). En 2006, des populations ont été recensées dans le Nord (59), les Bouches-du-Rhône (13) et dans les huit départements d'Île-de-France (A. Vergnes et P. Clergeau *com. pers.*, 2008).



© Alan Vergnes

En France, la Perruche à collier fait actuellement l'objet d'un programme de recherche (P. Clergeau, MNHN, Paris) visant à acquérir des connaissances sur cette espèce dans son milieu d'introduction (dispersion, régime alimentaire, comportement interspécifique) mais aussi à évaluer ses potentialités à devenir envahissante. De récents travaux ont mis en évidence son impact par compétition sur des espèces d'oiseaux cavernicoles en Belgique (Strubbe & Matthysen 2007).

Le cas du Tamia de Sibérie

Le Tamia de Sibérie *Tamias sibiricus* Laxmann, 1769, est un Sciuridé dont la répartition s'étend du nord-est de l'Europe jusqu'au Détroit de Béring et à l'est de l'Asie (Chine, Corée, Japon ; Ognev 1940, Obolenskaya 2007). Ce rongeur est vendu dans les animaleries d'Europe depuis la fin des années 1960. Les premiers individus étaient importés directement d'Asie, surtout de Corée, d'où l'appellation synonyme « écureuil de Corée », ils proviendraient aujourd'hui d'élevages européens. Un véritable commerce s'est aussi mis en place sur Internet par le biais d'annonces émises par des propriétaires. Le prix d'un écureuil est aux alentours de 60-80 Euros et jusqu'à 200 euros pour des individus de type « albinos » ou « lilas » (Fig. 3). En 1997, le nombre d'écureuils de Corée détenus en captivité en France a été estimé à 20 000 individus (d'après le magazine Animal distribution, mai 1998). C'est un animal de compagnie attractif du fait qu'il est diurne, agile, et surtout d'aspect sympathique (Gismondi 1991). Cependant, il nécessite une grande cage ; très actif, bruyant et odorant, il demande beaucoup d'entretien et de temps pour l'appivoiser. De plus, il est solitaire et peut vivre jusqu'à 12 ans en captivité (Gismondi 1991). Plusieurs sites Internet consacrés à son élevage déconseillent l'achat d'un tamia pour un enfant. Ainsi, la lassitude et l'agacement provoqués par ce petit

animal de compagnie conduisent des particuliers à les relâcher dans des parcs et des forêts périurbaines.



Figure 3. Phénotypes lila et agouti

De ce fait, des populations marronnes de tamias de Sibérie sont actuellement mentionnées en Europe : en France (11 populations), en Allemagne (6), en Italie (3), en Belgique (3), aux Pays-Bas (1), en Suisse (1) ; et leur présence signalée en Angleterre et au Danemark (DAISIE 2008 ; Fig. 4). En France, suite à deux enquêtes nationales réalisées en 2000 et 2005 auprès des agents de l'Office National des Forêts, d'associations de naturalistes, de collectivités territoriales et de particuliers, onze populations ont été recensées (Chapuis 2005, Marmet & Chapuis 2007; Fig. 5). Huit populations sont localisées en Île-de-France, dans l'Essonne (1 population), les Hauts-de-Seine (4), les Yvelines (2) et le Val d'Oise (1) ; trois populations en Picardie, dans l'Oise (2) et la Somme (population issue d'une trentaine d'individus échappés d'un élevage en 1984 ; Y. Jaouen & F. Léger, *com. pers.* ; Fig. 5). Des échecs d'installation ou des observations ponctuelles ont aussi été rapportées dans d'autres départements (Moselle, Pas-de-Calais, Lozère, Haute-Savoie, Loire-Atlantique, Val-de-Marne, Paris, Chapuis 2005).

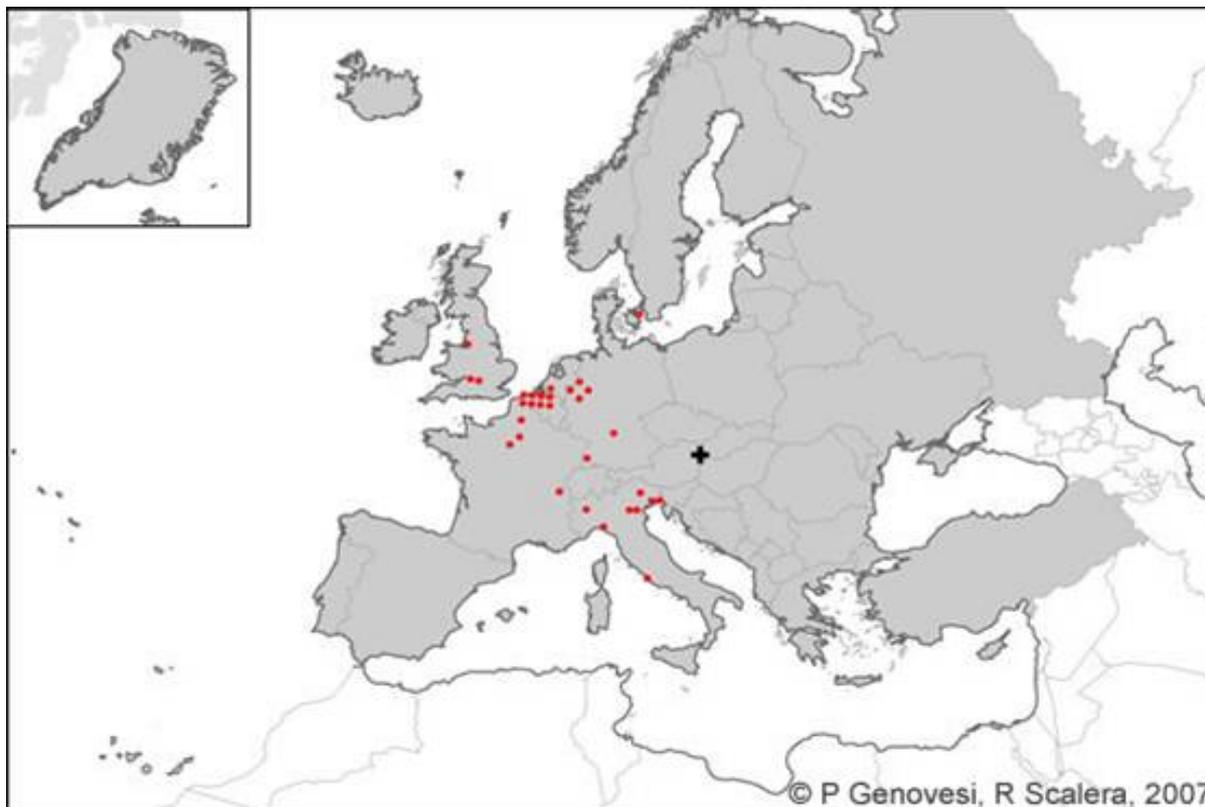


Figure 4. Répartition du *Tamia* de Sibérie en Europe. Des populations naturalisées sont présentes en France, Allemagne, Italie, Belgique, Pays Bas et Suisse. Des observations ponctuelles ont été notées en Angleterre et en Suède.

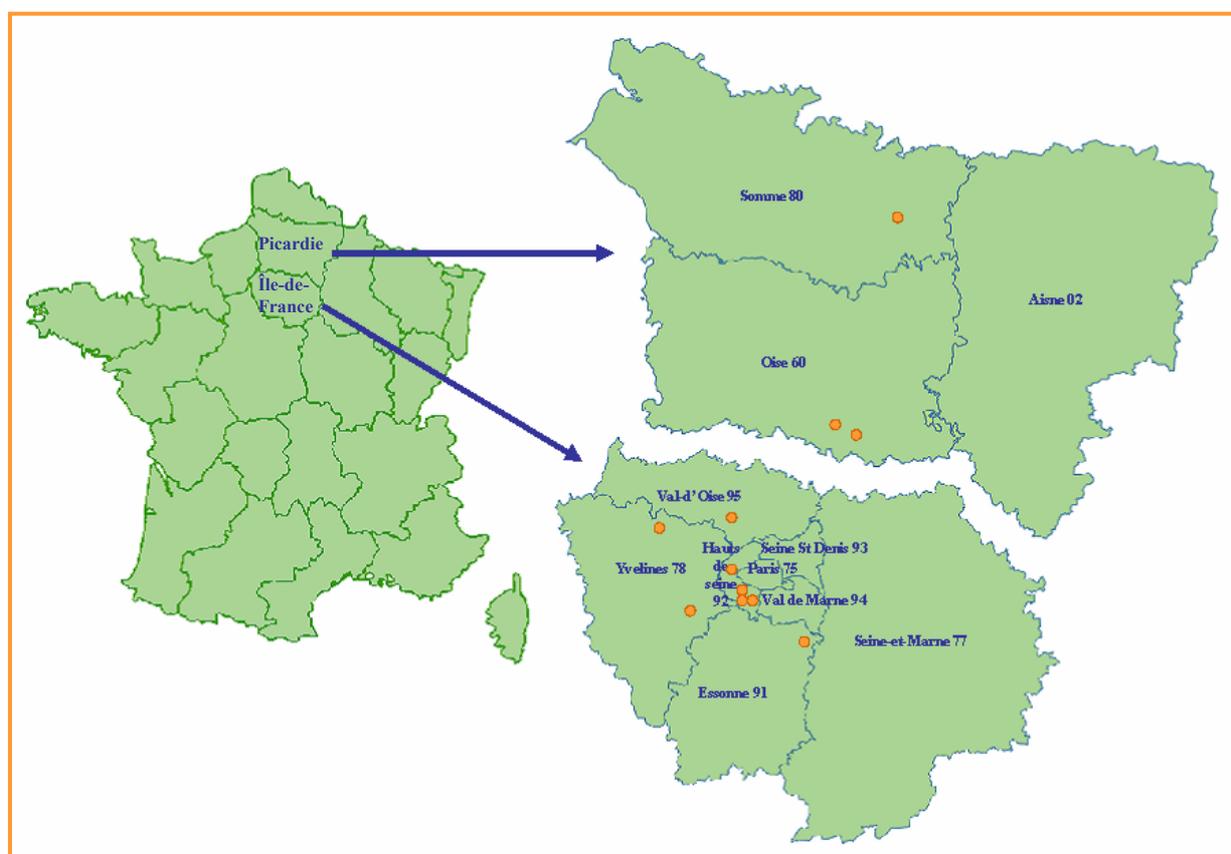


Figure 5. Répartition des onze populations de *Tamia* de Sibérie établies en France, localisées essentiellement en Picardie et en Île-de-France.

Le statut de l'espèce ne cesse de changer. Sauvage en Asie, il est ensuite considéré comme un produit commercial pour les éleveurs et les vendeurs en animalerie. Lorsqu'il est acheté et apprivoisé par des particuliers, il devient animal de compagnie. Puis, s'il est relâché, il entre à nouveau dans la catégorie : animal sauvage. Enfin, il est en certaines circonstances considéré comme allogène, voire même comme potentiellement envahissant, tout en pouvant récupérer le statut d'animal familier lorsque l'Homme essaie de l'apprivoiser par nourrissage (Mougne 2007 ; Fig. 6). D'un point de vue juridique, lorsqu'un tamia est détenu en captivité, il est considéré comme animal de compagnie (Article L. 21 du code rural) ; relâché ou issu d'individus relâchés, c'est un animal sauvage. Au regard de la loi, le fait qu'il ait un statut d'animal de compagnie implique que son propriétaire ne doit pas le laisser divaguer. En outre, en tant qu'espèce allogène et non domestique, il est interdit de l'introduire dans le milieu naturel.

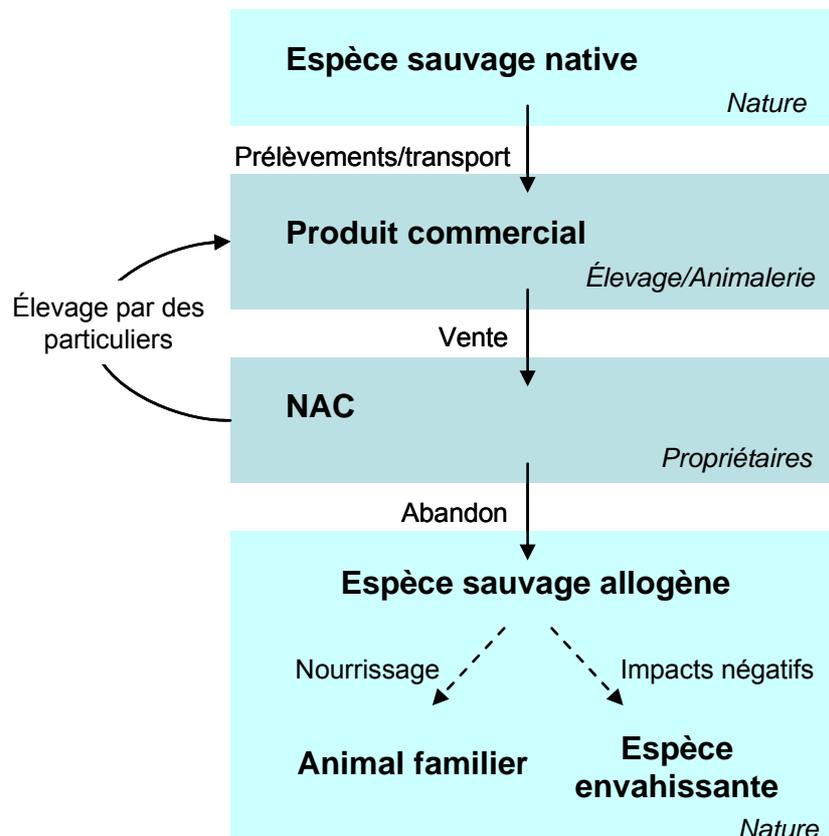


Figure 6. Evolution du statut du Tamia de Sibérie ; adapté de Mougne (2007)

Le programme « Tamia de Sibérie »

Dans son milieu d'origine, le Tamia de Sibérie a bénéficié de quelques études, portant sur sa biologie et son écologie, mais peu de travaux scientifiques sont disponibles. En Europe, les populations naturalisées signalées (Mitchell-Jones et al. 1999, DAISIE 2008) ne font pas l'objet d'un suivi pour la plupart. A notre connaissance seules deux publications sont parues dans des revues nationales : une portant sur la biologie d'une population établie en Allemagne, l'autre concernant les impacts potentiels de l'introduction du Tamia de Sibérie sur la communauté d'oiseaux en Belgique (forêt de Soignes) (Geinitz 1980, Riegel et al. 2000). Ainsi, les potentialités de colonisation de cette espèce et les conséquences de son introduction ne sont pas connues. Une première question se pose donc : le Tamia de Sibérie est-il envahissant en France ?

Dans ce contexte, un programme de recherche a été initié en 2003 par J.-L. Chapuis (MNHN, Paris). Il vise à :

- établir l'état actuel de la présence du Tamia de Sibérie en France ;
- comprendre les modalités d'établissement et de colonisation de cette espèce introduite en étudiant ses traits d'histoire de vie dans son nouvel environnement ;
- déterminer les conséquences de son introduction sur l'écosystème forestier et son rôle en tant que réservoir de zoonoses ;
- communiquer sur cette situation et faire un état des connaissances pour la prise de décision concernant la gestion de cette espèce (Chapuis 2005).

Dans ce contexte, des recherches ont été développées sur les populations de tamias de la forêt de Sénart (Essonne), de la forêt de Meudon, du Parc Henri Sellier, du Parc de Sceaux (Hauts-de-Seine) et du bois de Verneuil-sur-Seine (Yvelines).

Les objectifs de cette thèse

Dans le cadre de ce programme, mes recherches avaient pour objectifs de définir les modalités d'établissement et d'expansion du Tamia de Sibérie dans la forêt de Sénart. Le Tamia de Sibérie est présent dans ce massif forestier depuis 30 ans (1978), cette population est la plus importante en termes d'effectifs en France. Sur notre site d'étude, le Parc de la Faisanderie (localisé à 5 km du lieu des premières observations), les premiers individus ont été observés à la fin des années 90. Le processus d'expansion de l'espèce au sein du massif est donc en cours.

A partir d'un suivi de la population par capture-marquage-recapture mis en place en 2003 dans le Parc de la Faisanderie (auquel j'ai participé de 2005 à 2007), nous avons entrepris de répondre aux questions suivantes :

Comment la population a-t-elle réussi à s'établir ? Est-elle en phase de croissance ? Quelles sont les caractéristiques biologiques et environnementales qui favorisent ou limitent le processus d'établissement et d'expansion ?

Pour répondre à ces interrogations, nous avons fait l'hypothèse que des paramètres liés aux traits d'histoire de vie de la population échantillonnée fourniraient des éléments explicatifs à sa dynamique. Pour ce faire, nous avons, dans un premier temps étudié la **démographie** de la population en analysant la structure (sex ratio et structure d'âge), les variations de l'abondance au cours du cycle annuel et le taux de croissance à partir des taux de survie et de fécondité estimés. Dans un deuxième temps, nous nous sommes intéressés à la **biologie de la reproduction** de l'espèce, obstacle majeur à la phase d'établissement, afin de déterminer les stratégies mises en place, la plasticité des traits liés à la reproduction, tout en testant dans la mesure du possible l'influence de plusieurs facteurs (âge, poids, milieu, surface relative du domaine vital) sur le succès reproducteur. A cet égard, une analyse de parenté a été réalisée sur la population de tamias échantillonnée en 2006 à partir des données génétiques issues d'une analyse de microsatellites. En complément à ces démarches, l'analyse de l'**occupation spatiale** avait pour buts de définir l'organisation mise en place (surface du domaine vital et chevauchement entre les sexes) et de connaître les potentialités de mouvement des adultes à travers l'étude de la fidélité au site. En outre, pour connaître les potentialités d'expansion voire de colonisation de cette espèce, nous nous sommes intéressés à la **dispersion chez les juvéniles** à travers l'étude des différents patterns de mouvements et la détermination des distances maximales parcourues.

Lorsque cela est possible, nous avons cherché à comparer nos résultats à ceux issus des travaux sur des populations natives afin de déterminer si des phénomènes d'adaptation rapide ont lieu ou bien si l'espèce présente une plasticité naturelle facilitant son développement dans un nouveau milieu.

Les résultats présentés dans cette thèse, associés aux travaux concernant les impacts du *Tamias* de Sibérie dans son milieu d'introduction, contribueront à déterminer si cette espèce doit être considérée comme envahissante. Dans l'affirmative, ils aideront à la prise de décisions concernant le devenir des populations en France, ainsi qu'à la réalisation d'éventuels plans de gestion. De plus, cette espèce étant peu connue, ce travail de recherche permettra d'enrichir les connaissances sur ses traits d'histoire de vie.

Après une synthèse des connaissances accessibles sur l'écologie du *Tamias* de Sibérie et une description du site d'étude, les quatre thématiques citées précédemment seront présentées sous la forme d'articles en anglais suivis d'une conclusion et des perspectives de recherche.

II. PRESENTATION DE L'ESPECE ET DU SITE D'ETUDE



1. Le Tamia de Sibérie

a. Biologie et écologie du Tamia de Sibérie dans son aire d'origine

Peu d'études sur la biologie et l'écologie du Tamia de Sibérie dans son milieu d'origine sont disponibles dans la littérature. Les principaux traits décrits ci-dessous proviennent principalement des études de M. Kawamichi sur une population de *Tamias sibiricus lineatus* localisée dans une chênaie sur l'Île d'Hokkaido au Japon (Kawamichi 1980, Kawamichi et al. 1987, Kawamichi 1989, Kawamichi & Kawamichi 1993, Kawamichi 1996;1999).

Classification, nomenclature et statut

Le Tamia de Sibérie, *Tamias sibiricus* Laxmann, 1769, est un Rongeur de la famille des Sciuridés. Depuis les travaux de Levenson et al. (1985), le genre *Eutamias* Trouessart, 1880, auquel appartenait l'espèce, est mis en synonymie avec le genre *Tamias* Illiger, 1811. Selon Wilson & Reeder (Wilson & Reeder 1993), ce genre contient 25 espèces, toutes nord ou centre américaines à l'exception de *T. sibiricus*. Cette espèce est phylogénétiquement proche du Tamia rayé (*Tamias striatus* Linné, 1758 ; Levenson et al. 1985). D'après Ognev (1940), neuf sous-espèces ont été différenciées :

- *Eutamias sibiricus asiaticus* ou *borealis* Gmelin 1788
- *E. sibiricus sibiricus* Laxman 1769
- *E. sibiricus jacutensis* Ognev 1936
- *E. sibiricus lineatus* Siebold 1826
- *E. sibiricus orientalis* Bonhote 1898
- *E. sibiricus okadae* Kuroda 1932
- *E. sibiricus senescens* Thomas 1898
- *E. sibiricus intercessor* Thomas 1908
- *E. sibiricus umbrosus* Howell 1927

Le Tamia de Sibérie est aussi appelé le Suisse, Ecureuil de Corée ou du Japon (en français), Siberian or Asian chipmunk, Pallas' ground squirrel, Siberian ground squirrel (en anglais), Burunduk (en russe), Streifenhörnchen, Burunduk, Gestreiftes Backenhörnchen, Sibirisches-Asiatisches-Streifenhörnchen (en allemand).

Le statut de conservation attribué par l'IUCN (International Union for Conservation of Nature) au Tamia de Sibérie est de type « Préoccupation mineure ».



Figure 7. *Tamias sibiricus* (1), en hibernation (2), juvénile (3), sur un arbre (4), transportant du matériel pour son nid (5), terrier (6).

Morphologie (Ognev 1940 ; Fig. 7)

Le *Tamias* de Sibérie a un pelage dorsal brun mêlé de gris avec cinq raies noires. Le pelage du ventre est blanc. La queue est touffue à dominance de gris, avec une raie centrale noire et une latérale de chaque côté. Les oreilles sont de petite taille, entre 14,7 et 18,5 mm ($n = 17$) sans pinceau. Le poids d'un individu adulte est en moyenne de 100 ± 1 g (écarts: 65 - 136; $n = 380$). La longueur tête-corps mesure entre 14,0 et 15,5 cm ($n = 19$), la longueur du pied postérieur est compris entre 35 et 38 mm ($n = 19$), et la queue de 9,5 à 11,7 cm ($n = 18$). Les pattes antérieures sont composées de 4 doigts tandis que les pattes postérieures en ont 5. Il possède de grandes abajoues permettant de stocker de la nourriture. Cette espèce ne présente pas de dimorphisme sexuel. Les jeunes ne sont pas différenciables des adultes excepté par leur gabarit.

Distribution géographique et habitats (d'après la synthèse d'Obolenskaya 2007)

La distribution géographique du *Tamias* de Sibérie est très large (Fig. 8). D'ouest en est, elle s'étend de la Mer Blanche à la Mer d'Okhotsk ; du nord au sud, l'espèce est présente du détroit de Béring jusqu'au centre de la Chine.

Il est présent notamment dans tous les districts de Russie (District fédéral Central, du Sud, du Nord-Ouest, Extrême Oriental, Sibérien, de l'Oural et de la Volga), en Mandchourie, Mongolie, Chine, Corée du Nord, Corée du Sud et Japon (Île d'Hokkaido ; Fig. 8).

Les habitats qu'il fréquente sont très diversifiés. À l'ouest, il est présent dans des milieux de type broussaille, pinède, forêt mixte, forêt de bouleaux ou de trembles, voire dans les forêts alluviales. À l'est, il fréquente les pinèdes et les forêts de feuillus. Du nord au sud, il est présent dans des milieux de type forêt de feuillus, toundra, taïga, steppe, forêt mixte, forêt de bouleaux et de merisiers, jusque dans les vallées de rivières avec arbustes. Il a aussi été observé dans les forêts de feuillus et les zones rocheuses en montagne mais aussi dans les marais et les jardins.

Cette espèce vit ainsi sous des climats variés, du climat continental aux hivers rigoureux du nord de la Russie au climat subtropical humide de la Corée du Sud.

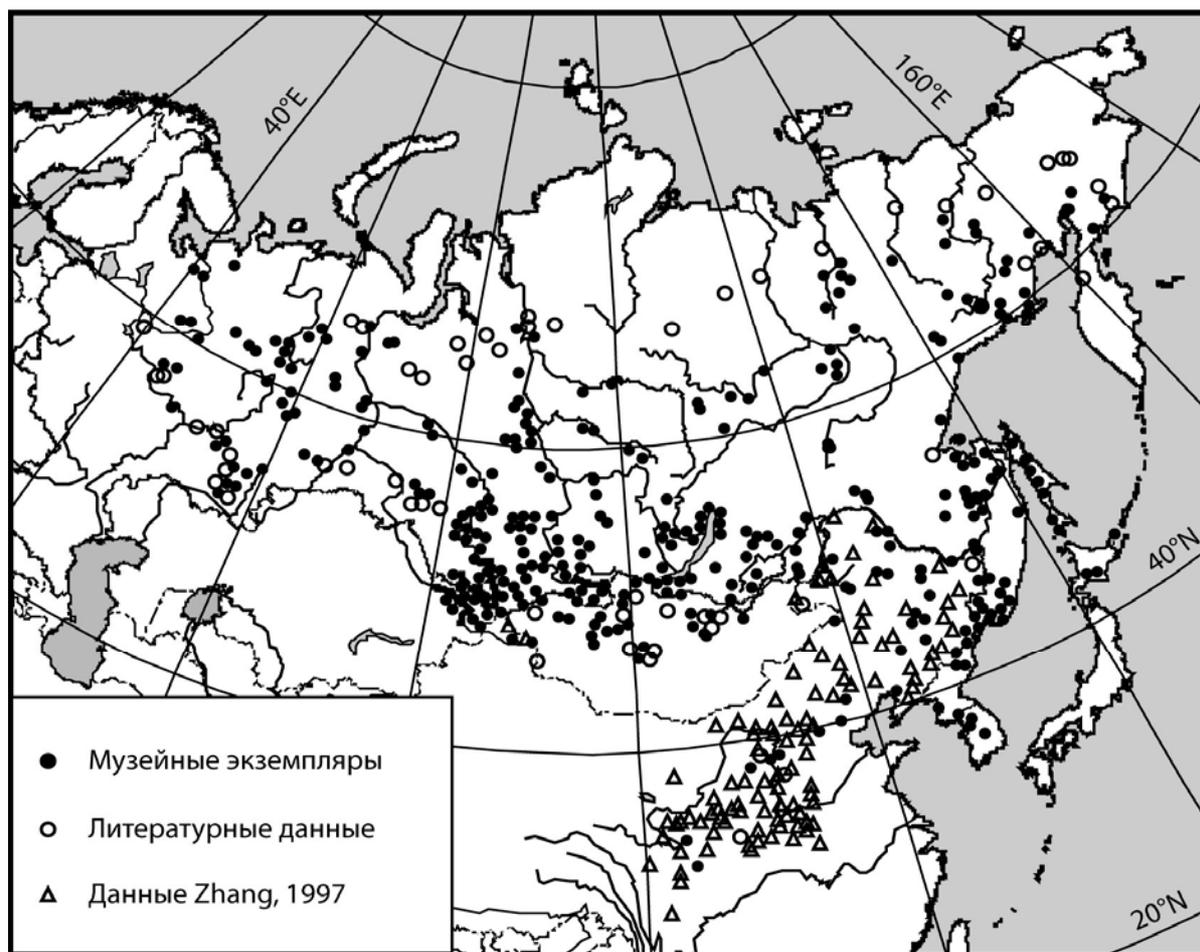


Figure 8. Distribution du *Tamias sibiricus* sur son aire d'origine. Ces données sont issues de spécimens de collection de musées (●), de la littérature (○) et des travaux de Zhang (1997) (▲). Cette figure est extraite de la synthèse d'Obolenskaya (2007).

Caractéristiques du terrier (Kawamichi 1989 ; Fig. 7)

Ce rongeur diurne se déplace principalement au sol, mais explore aussi la canopée des arbres. Il est actif du lever au coucher du soleil avec deux pics d'activité en milieu de matinée et d'après-midi. Le nid est généralement installé dans un terrier simple constitué d'une entrée (5 cm de diamètre), d'un tunnel (1 à 2 m de longueur) et d'une chambre qui se trouve jusqu'à 1,5 m de profondeur (Fig. 9). Cependant, d'après Ognev (1940), il est possible que le terrier soit composé de deux chambres ; la structure du terrier peut donc varier en fonction des régions. Le nid est généralement constitué de feuilles sèches, coupées grossièrement et plus rarement de mousses ou de graminées sèches. Le terrier est utilisé en tant que refuge mais aussi pour la mise-bas, l'hibernation, le stockage de nourriture selon les saisons et parfois même l'accouplement. Il est occupé par un animal seul, excepté pour les mères avec les jeunes. La structure du terrier évolue au moment de l'hibernation ; un nouveau tunnel est creusé au début

de l'hibernation, la terre est alors utilisée pour boucher le tunnel d'entrée (Fig. 9). Ce nouveau tunnel sera utilisé pour entreposer les excréments durant l'hibernation. En bouchant l'entrée de son terrier, le *Tamias* limite les risques de prédation ou de vol de ses réserves. Un nouveau tunnel sera creusé au moment de la sortie. Le nid peut aussi être installé dans une cavité d'arbre mais celui-ci n'est pas utilisé lors de l'hibernation ou pour le stockage de nourriture.

Tamias sibiricus change fréquemment de terrier, en particulier à l'entrée et à la sortie de l'hibernation, mais cela n'entraîne pas de déplacement du domaine vital. Selon Kawamichi (1989), tous les mâles ($n = 27$), ainsi que 95,7% des femelles ($n = 46$) quittent leur terrier d'hibernation au printemps, un peu plus tardivement pour les femelles. En moyenne, les mâles changent de terrier tous les 2 à 19 jours ($7,7 \pm 2,2$ jours, $n = 9$), les femelles non gestantes tous les 2 à 14 jours ($3,8 \pm 0,9$, $n = 18$), et les femelles gestantes tous les 19 à 63 jours ($36,8 \pm 3,4$, $n = 12$). Ces dernières utilisent préférentiellement de nouveaux terriers (16 sur 20 observations), contrairement aux mâles qui fréquentent des terriers abandonnés par d'autres individus. Durant la période d'élevage au nid (6 à 8 semaines), les femelles déplacent leurs jeunes dans d'autres terriers, parfois à plusieurs reprises. Ces changements fréquents de terrier pourraient être une stratégie anti-prédateurs.

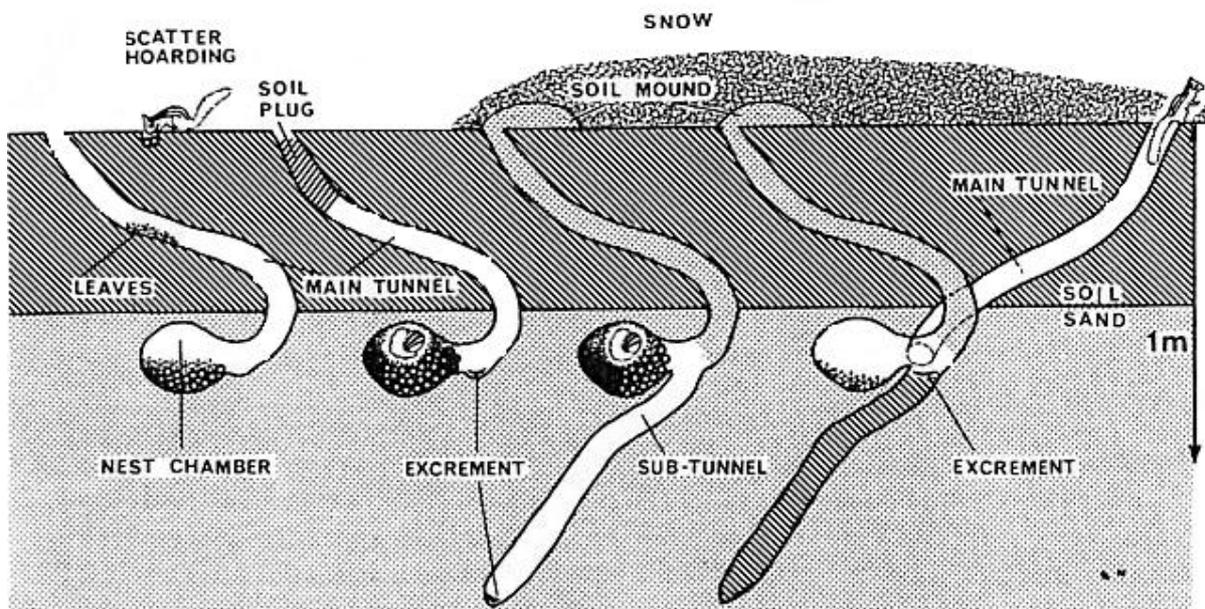


Figure. 9 Schéma de la structure dynamique d'un terrier de *Tamias* de Sibérie (au Japon) à partir de l'accumulation des réserves en automne jusqu'à l'émergence de l'hibernation au printemps (extraite de Kawamichi 1989).

Occupation de l'espace et dispersion (Kawamichi 1996)

La surface du domaine vital du *Tamias* de Sibérie est inférieure à 1 hectare. Les mâles résidents ont des domaines vitaux significativement plus grands que ceux des femelles. Le territoire du *Tamias* de Sibérie se résume au terrier. Le chevauchement des domaines vitaux entre les sexes est important ; les domaines vitaux des mâles englobent plus de terriers de femelles que d'autres mâles.

La dispersion des jeunes commence dès la fin des soins maternels ; les jeunes mâles dispersent sur de plus longues distances que ne le font les jeunes femelles (Kawamichi et al. 1987). Kawamichi et al. (1987) précisent que la distance moyenne entre le terrier de naissance et le nouveau terrier est de 50 m pour les jeunes femelles et de 140 m pour les jeunes mâles mais nous ne disposons ni de la méthode, ni des données, ni de la taille de l'échantillon.

Régime alimentaire

Le *Tamias* de Sibérie se nourrit principalement au sol mais aussi dans la canopée des arbres au moment de la fructification (Kawamichi 1980, Ando et al. 1985). Rongeur omnivore, son alimentation est constituée de différentes parties des plantes selon les saisons (graines, fruits, bourgeons, feuilles, fleurs et sève), mais il se nourrit aussi d'insectes, larve ou adulte, de divers ordres (Lépidoptères, Coléoptères, Hyménoptères et Hémiptères principalement) et de Mollusques (Kawamichi 1980). Plus rarement, il consomme les œufs et oisillons de passereaux (Kawamichi 1980, Forstmeier & Weiss 2004). Lorsqu'ils sont abondants, les glands représentent sa principale source de nourriture (Kawamichi 1980). Le *Tamias* boit l'eau des flaques au sol ou sous forme de gouttes sur la végétation ; il la consomme aussi sous forme de neige (Kawamichi 1980).

La nourriture est soit consommée sur place ou transportée dans les abajoues puis consommée sur une souche ou une branche d'arbre, soit entreposée dans la chambre de son terrier (Kawamichi 1980). Le *Tamias* peut stocker dans son terrier jusqu'à 2,5 kg de nourriture (Ognev 1940). Plus occasionnellement, il enterre des aliments au hasard de ses déplacements ; ces réserves sont surtout utilisées à la sortie d'hibernation quand la végétation n'est pas encore développée (Kawamichi 1980;1989).

Reproduction (Kawamichi 1989, Kawamichi & Kawamichi 1993)

Au Japon, les accouplements ont lieu entre mi-avril et mi-mai, quelques jours après la sortie d'hibernation. Les femelles en oestrus, un seul jour dans l'année, vocalisent en émettant des «chip» en série. Plusieurs mâles peuvent féconder une même femelle. Après une gestation de

30 ± 0,4 jours (± ES ; $n = 3$), les femelles mettent bas dans leur terrier ; ce qui rend difficile l'estimation de la taille exacte de la portée à la naissance. Cinq jeunes en moyenne (± 0,3 ; $n = 13$) émergent du terrier de naissance. Nus et aveugles à la naissance, les jeunes émergent du terrier à partir de 35 jours et bénéficient des soins maternels jusqu'à 59 jours (Kawamichi 1989). Le *Tamias* de Sibérie possède 4 paires de mamelles. Les jeunes peuvent se reproduire au cours du printemps de l'année suivante. Il a été montré que la fluctuation de la disponibilité alimentaire affecte la reproduction de l'année suivante. Une seconde portée dans la même année n'a pas été observée au Japon. Cependant, 2 portées par an sont possibles dans des régions au sud de l'aire de répartition de l'espèce (région du Yakut) ; le nombre d'embryons chez les femelles est compris entre 2 et 12, le taux de fécondité moyen est de 5,3, plus faible chez les femelles âgées d'un an que chez les femelles âgées de 2 à 4 ans (A. Lissovsky, *com. pers.*).

Hibernation et estivation (Kawamichi 1996;1999 ; Fig. 7)

Le *Tamias* de Sibérie hiberne seul dans son terrier durant une période pouvant aller jusqu'à 6 mois dans les régions froides de son aire de répartition ; la période d'hibernation est plus courte en condition tempérée. Au Japon, la durée d'hibernation chez les adultes est plus courte chez les mâles (211 ± 4 jours ; $n = 33$) que chez les femelles (180 ± 5 jours ; $n = 20$). Ne faisant pas de réserve de graisse avant son entrée en hibernation, il interrompt sa torpeur épisodiquement pour consommer de la nourriture stockée dans la chambre de son terrier. La compétition pour les terriers, une faible disponibilité en nourriture ou des densités élevées semblent encourager une entrée en hibernation plus précoce. La température de l'air ou le poids ne semblent pas expliquer la variabilité annuelle de l'entrée en hibernation qui a lieu néanmoins avant que la température soit en dessous de 0°C ou qu'une couverture neigeuse se soit installée. Les femelles adultes entrent en hibernation les premières, suivies par les mâles adultes, les jeunes femelles puis les jeunes mâles. Au printemps, les mâles sortent d'hibernation avant les femelles. D'après Kawamivhi (1996), cela permettrait aux mâles de localiser les terriers des femelles du voisinage avant même qu'elles ne sortent, dans le but d'accroître les chances de reproduction. La compétition pour la sélection d'un terrier pourrait expliquer le fait que les jeunes entrent en hibernation les derniers. Une baisse d'activité peut être observée chez *T. sibiricus* au cours de l'été.

Densité (Kawamichi 1996, Forstmeier & Weiss 2004)

Sur son aire de répartition originelle les densités en *T. sibiricus* sont localement élevées. A l'est de la Russie, les densités varient selon les saisons et les années pouvant atteindre 20 individus par hectare. A proximité des entrepôts de stockage de noix ou de pignons, les densités peuvent être très élevées.

Au Japon, pour la période septembre-novembre, des densités de 5,5 à 7,3 résidents par hectare (toutes classes d'âge et de sexe confondues) ont été observées durant les 5 années de suivi (Kawamichi 1996).

Mortalité et longévité (Kawamichi & Kawamichi 1993)

Pour la population suivie au Japon, la mortalité est faible durant l'hibernation (entre 3,7 et 5,7% selon les classes d'âge et de sexe). Pendant la période d'activité, les mâles adultes ont une survie plus faible (taux de mâles qui disparaissent : 51%) que celle des femelles adultes (49%). La longévité n'est pas connue ; cependant des individus âgés d'au moins 6 ans ont été capturés dans cette étude.

Relations interspécifiques

Les principaux prédateurs du Tamia de Sibérie sont les Mustélinés (*Mustela erminea*, *M. nivalis*, *Martes martes*), le Renard (*Vulpes vulpes*), et les rapaces diurnes comme la Buse variable (*Buteo buteo*) ou le Hibou des marais (*Asio flammeus*) (Kawamichi 1989, Forstmeier & Weiss 2004). D'autres prédateurs comme le Loup (*Canis lupus*) et l'Ours (*Ursus arctos*) sont cités par Ognev (1940). En présence de prédateurs, les adultes émettent des cris courts, répétés et stridents, en particulier lors de l'émergence des jeunes.

A notre connaissance, les interactions directes ou indirectes avec les autres espèces ont été peu décrites. La seule étude disponible démontre la prédation des œufs et oisillons de Pouillot brun (*Phylloscopus fuscatus*) par le Tamia de Sibérie, dans un milieu de type toundra à l'est de la Russie (Forstmeier & Weiss 2004).

Le cortège en parasites de cet écureuil est peu connu. Un seul nématode trichostrongle à cycle direct, *Brevistriata bergerardi* a été décrit à partir d'individus en provenance de Corée, et identifié au Japon (Durette-Desset 1970, Asakawa & Ohbayashi 1986). Ce parasite ne semble pas spécifique à *T. sibiricus* car il a également été observé chez la sous-espèce *mantshuricus* de l'Écureuil roux, *Sciurus vulgaris*, en Extrême-Orient soviétique (Schulz & Lubimov 1932). Sur son aire d'origine, le Tamia héberge également une espèce de pou *Enderleinellus tamiasis* Fahrenholz, 1916 (Durden & Musser 1994) et de nombreuses espèces de puces, plus de 20

taxons mentionnés par Lima & Hathaway (1946) et Liu et al. (1986). D'après les données de ces auteurs, il est difficile d'affirmer que ces espèces soient des parasites primaires (spécifiques) ou secondaires (provenant d'autres mammifères). Il s'agit de Cératophyllidés, incluant des Cératophyllinés (dont *Ceratophyllus tamias*, peut-être spécifique), des Leptopsyllinés et des Amphipsyllinés, de Cténophthalmidés et d'Hystrichopsyllidés. Au Japon, (Kawamichi 1989) indique que des puces (Siphonaptera) et des acariens (Acarina) sont abondants dans les terriers.

Impacts et menaces

D'après l'étude de Forstmeier & Weiss (2004), le *Tamia* de Sibérie est le principal prédateur du Pouillot brun et serait responsable de la moitié de l'échec de nidification de l'espèce. D'autre part, il peut se nourrir dans les cultures céréalières et ainsi provoquer une baisse de rendement (Ognev 1940). En Russie, les tamias étaient chassés pour leur fourrure (Ognev 1940).

b. Le *Tamia* de Sibérie dans son aire d'introduction : les acquis

Peu de travaux sur la biologie ou l'écologie du *Tamia* de Sibérie dans les milieux où il a été introduit sont disponibles.

En Allemagne, Geinitz (1980) a suivi une population de tamias installée dans un cimetière (27 ha) à Fribourg depuis 1969. Les principaux résultats sont les suivants :

- Abondance : entre 120 et 146 individus ; sexe-ratio biaisée en faveur des mâles ;
- Poids moyen : 95,8g ($n = 30$; rang : 67-120 g) ;
- Activité journalière : actifs juste après le lever du jour jusqu'au coucher du soleil, pic d'activité plus important en fin d'après-midi ; fréquentation des terriers en journée ;
- Nid : dans des cavités d'arbres ou des nichoirs installées pour les mésanges ;
- Activité annuelle : croissante de février à mi-juin, décroissante jusqu'en juillet, maximum en septembre et nulle en novembre ; accumulation de provisions en automne ; début de l'hibernation en novembre, émergence à partir de mi-février ;
- Reproduction : accouplements en mars et en juin, émergence des jeunes en juin et septembre, 3 à 5 jeunes par portée ;

- Domaine vital : $2706 \pm 850 \text{ m}^2$ (\pm ET, $n = 4$, rang : 2200-3975 m^2) pour les femelles, $1650 \pm 890 \text{ m}^2$ pour les mâles ($n = 8$, rang : 700-3000 m^2) ; chevauchement entre domaines vitaux autour de 50%, jusqu'à 68% ;
- Régime alimentaire (les noms d'espèce ne sont pas mentionnés) : graines de Tilleul au printemps (enterrées en automne) et graines d'Erable en été sont les plus consommées ; mais aussi d'autres graines (graines d'Orme, glands), diverses fleurs (Pensées, Bégonia) et bourgeons, divers fruits (mirabelle, fraise des bois, fruit du laurier et du prunellier, raisin), les germes de blé, les noyaux de cerise, diverses mousses, larves et pucerons ainsi que la sève ; en automne, les items consommés et stockés étaient principalement les graines d'Erable et de tilleul, les noyaux de cerise et différentes baies ;
- Prédateurs supposés : le chat, la belette, la martre et la chouette chevêche ;
- Impacts : aucun impact du *Tamias* sur la faune et la flore observé.

A partir d'animaux détenus en captivité, la biologie de la reproduction du *Tamias* de Sibérie a été décrite (Blake & Gillett 1984, Blake 1992). Avant accouplement, les femelles en oestrus vocalisent, émettant des "chip" en série. Après une gestation de $31,3 \pm 1,1$ jours en moyenne, les femelles donnent naissance à $4,4 \pm 1,6$ jeunes en moyenne, de 1 à 8 ($n = 176$) de mars à septembre avec deux pics, le premier au début du printemps et le deuxième au milieu de l'été. Elles ont une, voire deux portées par an, la seconde étant significativement moindre que la première. Le nombre de jeunes varie également suivant l'âge des femelles, leur nombre étant inférieur chez les primipares (maturité sexuelle à partir de 8 mois). Au sevrage, la sexe-ratio n'est pas différente significativement de 1:1 ; mâles et femelles atteignent leur maturité sexuelle entre 8 et 11 mois.

A notre connaissance, la seule étude disponible sur les éventuels impacts de cette espèce introduite est celle de Riegel et al. (2000) qui traite de l'influence potentielle du *Tamias* de Sibérie sur la régression des communautés d'oiseaux en forêt de Soignes (Belgique). D'après ces auteurs, le *Tamias* de Sibérie ne semble pas être une menace pour les communautés d'oiseaux en forêt de Soignes.

2. Le Parc de la Faisanderie de la forêt de Sénart

a. La Forêt de Sénart

La forêt de Sénart était, depuis le XIV^e siècle, un domaine de chasse très fréquenté. François 1^{er}, Henri IV, Louis XIV et son fils, le grand dauphin, y chassèrent le cerf et le loup. Depuis le début du XX^e siècle, cette forêt attire fortement le public : aujourd'hui elle reçoit plus de 3 millions de visites par an (G. Spagnol *com. pers.*). La forêt est gérée par l'Office National des Forêts (ONF) ; elle est actuellement un espace aux enjeux multiples d'ordre social, économique et environnemental.

Localisation, topographie et pédologie

La forêt de Sénart, située au sud-est de l'Île-de-France (à 25 km de Paris ; Fig. 10), est à cheval sur les départements de Seine-et-Marne (77) et de l'Essonne (91). Elle s'étend sur 3200 hectares (N 48°41'53"- 48°38'19" ; E 2°32'55"- 2°24'54"), à l'extrémité ouest du plateau de la Brie, entre les vallées de la Seine et de l'Yerres.

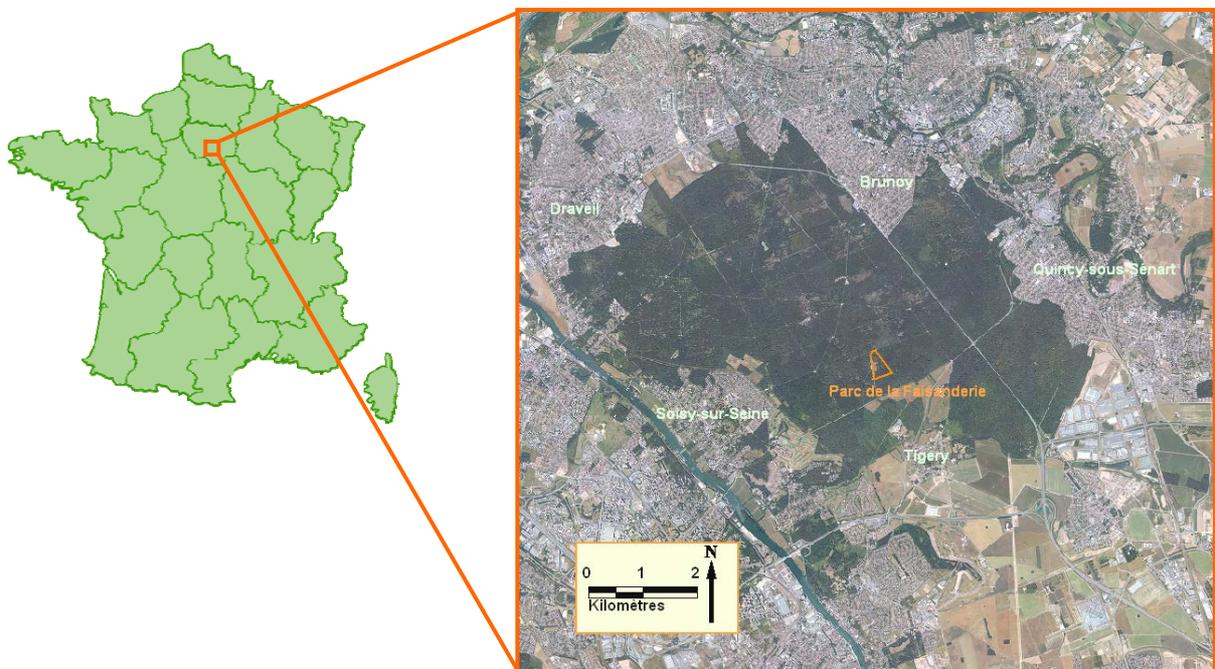


Figure 10. Localisation du massif forestier de Sénart et du Parc de la Faisanderie (Île-de-France)

La forêt se situe sur un plateau de faible altitude (82 m en moyenne), nommé « plateau du bas », qui s'est développé sur des zones de calcaires et meulières de Brie et de sable et grès de Fontainebleau (Arnal & Guittet 2004). Les sols du plateau sont de types sableux-argileux, caillouteux, très hydromorphes, moyennement épais sur cailloutis (Arnal & Guittet 2004). C'est à son sous-sol argileux et à son absence de relief qu'est due la présence d'environ 800 mares. La forêt de Sénart est une Zone Naturelle d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF) et un des secteurs majeurs pour la conservation de la biodiversité végétale de l'Essonne (Arnal & Guittet 2004).

Climat

La forêt est incluse dans la zone du macroclimat séquanien (centre du Bassin parisien) dont les températures et précipitations ont des caractères intermédiaires entre le régime océanique et le régime continental (Arnal & Guittet 2004). Les écarts thermiques sont peu importants entre l'été et l'hiver (15° entre les normales de juillet et de janvier, d'après les données de la station Météo France de Melun, Seine-et-Marne ; Fig. 11) et les précipitations sont relativement constantes tout au long de l'année (cumul annuel des normales : 678 mm ; Fig. 11). Les chutes de neige sont peu fréquentes.

Le climat est donc de type océanique atténué. Les données de la figure montrent en moyenne des températures modérées (moyenne annuelle des normales de température : 10,9°) et des précipitations faibles (57 mm).

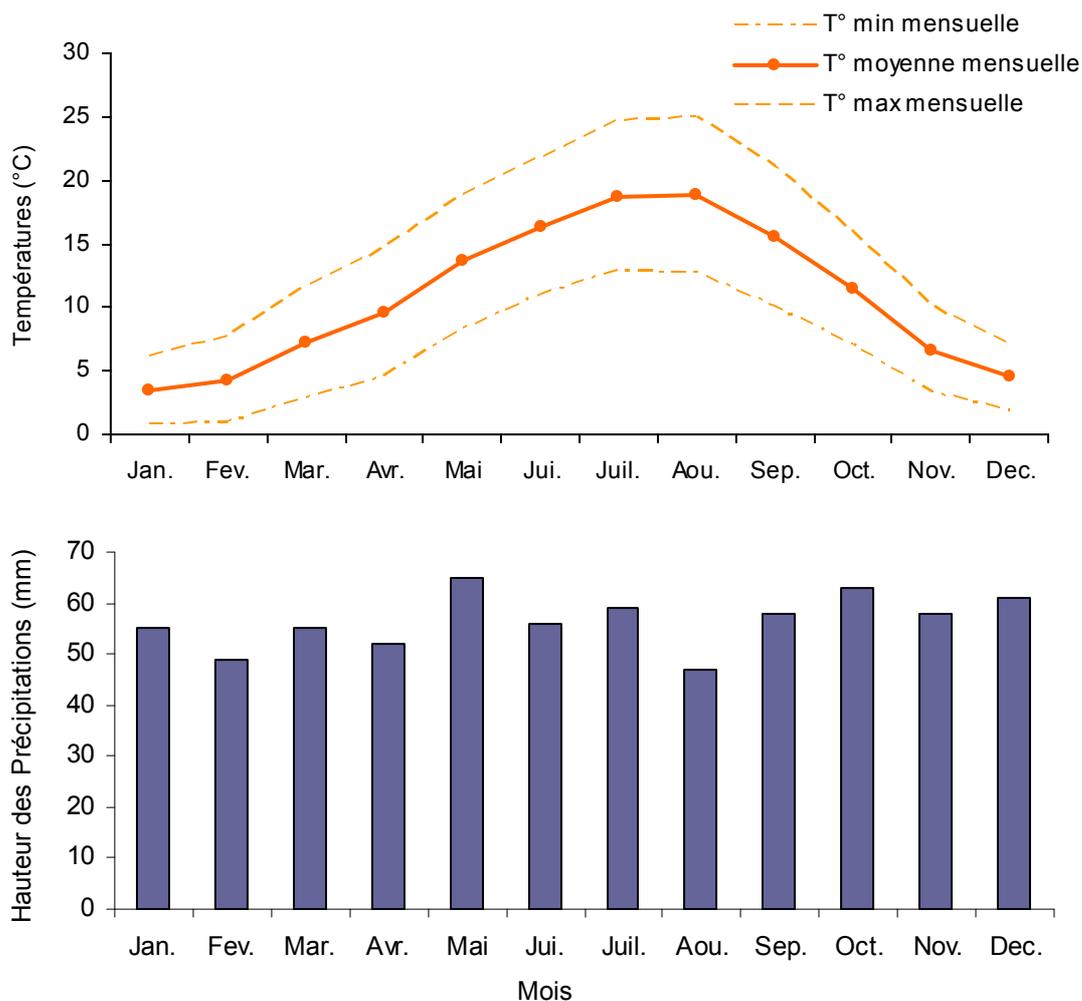


Figure 11. Normales mensuelles des températures (T° minimums, T° maximums et T° moyennes) et des précipitations pour la station Météo-France de Melun (77)

b. Le Parc de la Faisanderie

Le Parc de la Faisanderie se situe dans la partie sud-est de la forêt (Fig. 10). Le bâtiment principal a été construit par l'architecte Chalgrin à la demande du Comte de Provence, premier frère du roi Louis XVI en 1778. Il servait de lieu de vie lors des chasses, à tir ou à courre, qui se déroulaient en forêt de Sénart. En 1970, ce site a été choisi pour créer un parc de sculptures monumentales de plein air. Les bâtiments ont été réhabilités et une clôture englobant 12 ha de terrain alentour a été installée. En 1978, l'Office National des Forêts redéfinit la mission du lieu en y créant un centre d'éducation à l'environnement. En 2007, un peu plus de 6300 enfants ont été accueillis et 3641 personnes sont venues visiter le parc pendant les permanences (F. Annen *com. pers.*).

Le Parc est composé des bâtiments administratifs de l'ONF entourés d'une pelouse et de murs de pierres (1,5 ha), et d'une partie boisée (10,5 ha).

Végétation

A partir de relevés botaniques, dans la partie boisée du Parc de la Faisanderie, réalisés et interprétés par Gérard Arnal, en juin 2008, nous constatons que l'ensemble de la partie boisée est occupé par un fond floristique commun. Néanmoins, sur la base de la présence-absence et de la valeur des coefficients de recouvrement, on peut distinguer 3 ensembles (Fig. 12) qui traduisent des nuances locales.

Le fond floristique commun est constitué des espèces suivantes : Charme commun (*Carpinus betulus*), Chêne sessile (*Quercus petraea*), Sorbier torminal (*Sorbus torminalis*), Ronce-des-haies (*Rubus* gr. *fruticosus*), Chèvrefeuille-des-bois (*Lonicera periclymenum*), Jacinthe-des-bois (*Hyacinthoides non-scripta*), Anémone-des-bois (*Anemone nemorosa*), Fraisier sauvage (*Fragaria vesca*). On peut le rattacher à l'alliance phytosociologique du *Carpinion betuli*.

L'ensemble C représente la forme « minimale » : futaie mélangée de Charme et de Chêne sessile, avec une strate arbustive presque inexistante et une strate herbacée pauvre en espèces, constituée essentiellement d'un tapis de germinations de Chêne, issu d'une glandée 2007 très favorable.

L'ensemble A+B représente la forme « acidiline ». Il contient plusieurs autres espèces du *Carpinion betuli* : Chêne pédonculé (*Quercus robur*), Tilleul à grandes feuilles (*Tilia platyphyllos*), Noisetier commun (*Corylus avellana*), Erable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), Sauge-des-bois (*Teucrium scorodonia*), Euphorbe-des-bois (*Euphorbia amygdaloides*), Lierre commun (*Hedera helix*). D'autres espèces y sont présentes : Sceau-de-Salomon multiflore (*Polygonatum multiflorum*), Dactyle pelotonné (*Dactylis glomerata*), Violette-de-Rivinius (*Viola riviniana*), Dompte-venin officinal (*Vincetoxicum hirundinaria*) ; et aussi des espèces des sols acides (espèces transgressives de l'alliance du *Quercion roboris*) : Potentille dressée (*Potentilla erecta*), Genêt-à-balais (*Cytisus scoparius*), Canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa*), Peucedan-de-France (*Peucedanum gallicum*), Houlque molle (*Holcus mollis*), Millepertuis élégant (*Hypericum pulchrum*). La strate arborescente s'enrichit du Chêne pédonculé et du Tilleul à grandes feuilles. Une strate arbustive peut apparaître (Noisetier, Erable sycomore), contenant des espèces des manteaux arbustifs (Aubépine à un style, *Crataegus monogyna* et Prunellier, *Prunus spinosa*) quand le couvert des arbres diminue et donc que la quantité de lumière augmente. Néanmoins, cette strate reste très

modeste (recouvrement total estimé à 5% au plus). La strate herbacée est plus diversifiée avec la Sauge des bois, l'Euphorbe des bois et le Lierre.

L'ensemble A correspond au maximum de l'expression de cette forme « acidiline ». La strate arborescente s'enrichit du Bouleau verruqueux (*Betula pendula*). La strate arbustive héberge peu de nouvelles espèces du *Carpinion betuli* (Scrophulaire noueuse, *Scrophularia nodos* et Paturin des bois, *Poa nemoralis*), mais, surtout, de nouvelles espèces des sols acides : Flouve odorante (*Anthoxantum odoratum*), Agrostis commun (*Agrostis capillaris*), Bruyère commune (*Calluna vulgaris*). La faible couverture arborée dans un des relevés permet, en plus, la présence d'espèces des milieux ouverts : Roseau des bois (*Calamagrostis epigejos*), Houlique laineuse (*Holcus lanatus*).

L'ensemble B correspond à une forme de transition. Il s'enrichit en espèces des sols neutro-calcicoles : Erable plane (*Acer platanoides*), Fétuque hétérophylle (*Festuca heterophylla*), Pommier sauvage (*Malus sylvestris*), Rosier des champs (*Rosa arvensis*), Mélitte à feuilles de mélisse (*Melittis melissophyllum*), Benoîte commune (*Geum urbanum*), Petite pervenche (*Vinca minor*), sans présenter de nouvelles acidophiles.

On peut donc rattacher la forêt du Parc de la Faisanderie à une chênaie-charmaie (alliance phytosociologique du *Carpinion betuli* Issler 1931), forêt caducifoliée sur sols voisins de la neutralité et sans déficit hydrique marqué, mais plus acide dans sa partie nord (forme de transition avec l'alliance du *Quercion roboris* Malcuit 1929 ; Bardat et al. 2004). Dans la classification de Bournerias et al. (2001) ceci correspond au groupement n° 68e, « chênaie mésotrophe ». Dans la classification Corine-biotopes ceci correspond au code 41-24, « chênaies-charmaies à Stellaire sub-atlantiques, association du *Stellario-Carpinetum* s.l. » (Bissardon et al. 1997).

Cette variabilité de la végétation du site peut être la résultante de deux facteurs : la géologie/pédologie et l'action humaine. Des limons des plateaux (LP) reposant sur des calcaires et meulière de Brie (g1b) sont présents. Ce sous-sol assez hétérogène (bancs de calcaire silicifié entrecoupés de lits marno-calcaires) et la variabilité de l'épaisseur des limons peuvent expliquer les nuances de pH révélées par la flore. De plus, cette forêt est très travaillée par l'Homme (coupes d'arbres, plantations de jeunes sujets, creusement de mares). Cela provoque des zones plus ou moins ouvertes (variabilité de la quantité de lumière arrivant au sol) et des terres plus ou moins profondément perturbées (ornières, remblais, fossés), contribuant à exacerber la variabilité édaphique évoquée ci-dessus.

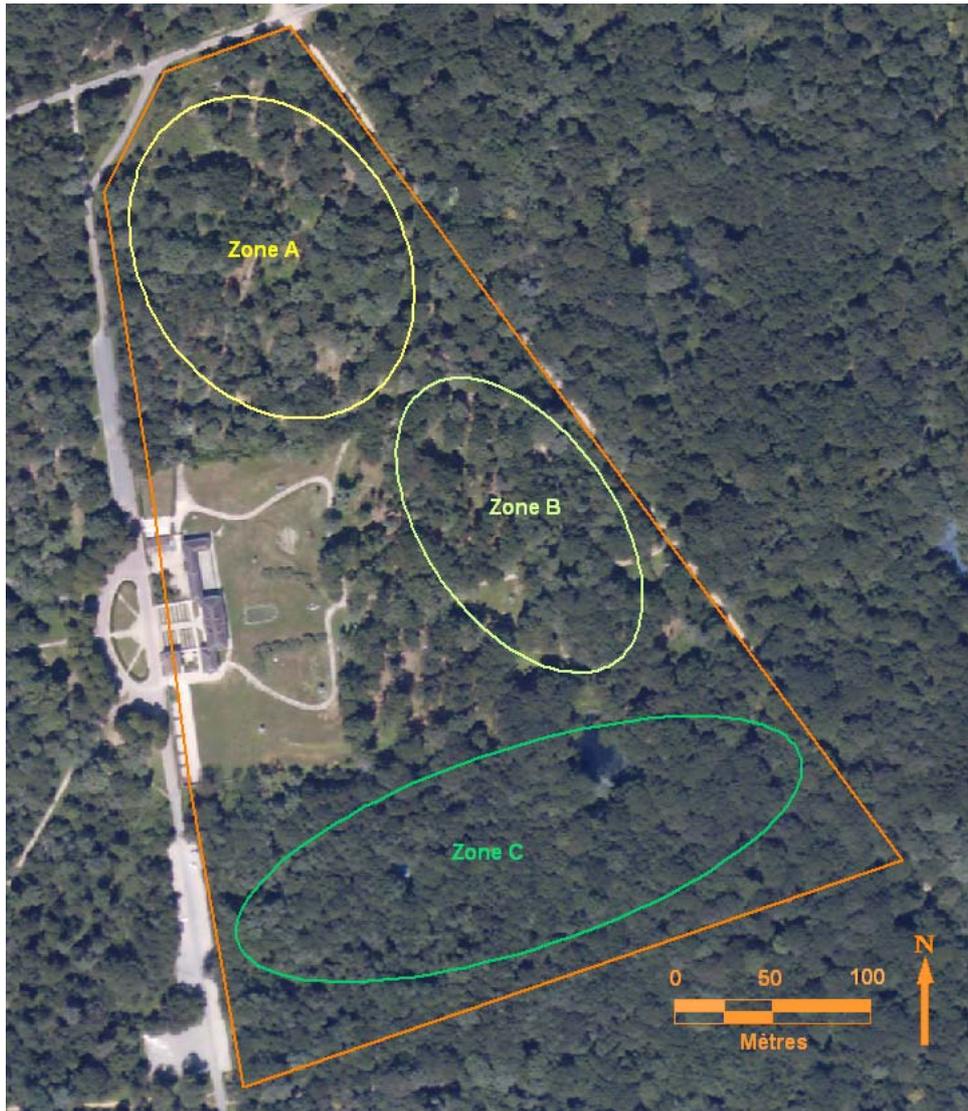


Figure 12. Principaux ensembles floristiques de la partie boisée du Parc de la Faisanderie. Zone A : forme « acidiline » ; B : forme de transition entre A et C ; C : forme « minimale ».

Faune observée

Le peuplement animal présent est semblable à ceux des autres forêts d’Ile-de-France. Durant les années d’étude au sein du Parc, des espèces de Rongeurs, autres que le Tamia de Sibérie, ont été observées : Campagnol roussâtre *Clethrionomys glaeolus*, Mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus*, Campagnol agreste *Microtus agrestis* et Ecureuil roux *Sciurus vulgaris*. Des observations de Lapin de garenne, Lièvre d’Europe *Lepus europaeus* Belette *Mustela nivalis*, Renard roux *Vulpes vulpes*, Chat domestique *Felis catus*, Sanglier *Sus scrofa* et Chevreuil *Capreolus capreolus* ont été faites dans le Parc. La faune avicole est diversifiée ; des espèces prédatrices comme la Buse variable *Buteo buteo*, l’Epervier d’Europe *Accipiter nisus* ou le Faucon crécerelle *Falco tinnunculus* ont été observées.

3. Le Tamia de Sibérie dans le Parc de la Faisanderie

La forêt de Sénart est complètement isolée par des zones urbaines (Fig. 10) ; il n'existe pas de corridors par lesquels les tamias auraient pu coloniser la forêt par expansion. L'origine de la population naturalisée dans cette forêt ne peut être que l'introduction d'animaux détenus en captivité, volontairement relâchés par leur propriétaire ou bien qui se sont échappés. Nous n'avons jamais rencontré de propriétaire ayant relâché leur animal en forêt, ni vu d'introduction pendant les différentes années de terrain.

Les premières observations de cette espèce datent du début des années 1970 (Luc Barret *com. pers.*) à l'extrémité ouest de la forêt, à proximité de Draveil (Fig. 10). Concernant le Parc de la Faisanderie, les premiers animaux ont été observés à la fin des années 1990 (Guy Spagnol *com. pers.*). Divers scénarios semblent possibles pour expliquer la présence du Tamia dans le Parc : la population, localisée à l'origine à proximité de Draveil, s'est étendue sur plus de 5 km jusqu'au Parc de la Faisanderie (vitesse de colonisation approximative : 250m/an) ; des animaux ont été relâchés directement à proximité du parc ; ou bien la population s'est étendue à partir de Draveil et a été renforcée par d'autres introductions. D'après diverses observations, il semblerait que les tamias soient actuellement présents dans toute la forêt.

III. DEMOGRAPHIE



Article en préparation pour Journal of Animal Ecology sous le titre “Demography of the Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*), a species introduced in a French suburban forest.” Julie Marmet^a, Alexandre Robert^a, Philippe Rivalan^b, and Jean-Louis Chapuis^a

^aMuséum National d'Histoire Naturelle, Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité, UMR 5173 MNHN-CNRS-UPMC, 61 rue Buffon, F-75005 Paris, France.

^bCentre d'Etudes Biologiques de Chizé, UPR 1934 CNRS, Villiers-en-Bois, F-79360 Beauvoir Sur Niort, France.

Abstract

Demography and preliminary analysis of population dynamic were investigated in a population of Siberian chipmunk, *Tamias sibiricus*, a species introduced in France since the 1970's. In order to understand the establishment process of the population, to identify parameters which contribute the most to variation in population size, and to improve knowledge on the ecology of this little known chipmunk, we determined demographic parameters using mark-recapture live-trapping data over a 5-years period. First, we illustrated the annual activity life-cycle of the population through reproduction and hibernation patterns. We described seasonal changes in age and sex composition according to monthly abundance estimates. Moreover, we investigated the effect of sex, age, year, season and climatic conditions on survival, and we estimated fecundity rates. Finally, we assessed the sensitivity of the population growth rate to different demographic parameters through a deterministic modeling analysis. The population presented a cyclical pattern, with a peak of abundance during the juvenile emergence seasons. Actually, two peaks of abundance can be distinguished each year, with monthly variations across and among years, as this is the case for the proportion of breeders. Moreover, the sex ratio was female-biased for both juveniles and adults. We observed that fecundity rates differed among years and tended to increase. Seasonal survival rates in females were always higher than in males and adult survival rates were higher than juveniles. Furthermore, winter survival rates were always higher than summer survival rates for all age and sex classes but overall tended to increase during the 5 years study period. Based on these estimates, we estimated a high asymptotic growth rate of 1.28 confirming the observed population increase. According to an elasticity analysis, both fecundity and survival rates could equitably explain this increase; although the elasticity to the adult survival rate was the greatest.

Key words: age structure, elasticity analysis, fecundity, growth rate, introduced species, reproduction, sex ratio, survival, *Tamias sibiricus*

1. Introduction

Successful species introduction requires three stages: (i) introduction of individuals into a new habitat; (ii) survival to biotic and abiotic local conditions, and successful establishment of a viable, self-sustaining, population (naturalization process); (iii) and subsequent dispersal and secondary spread into new habitats (Richardson et al. 2000). Several mechanisms have been proposed to explain the success or failure of establishment and spread of exotic species in new environments. Differences in species traits, as well as local environmental factors that must provide the potential for positive rates of population growth, are mostly responsible of the observed differences in introduction success among species (Alpert 2006). Thus, the study of introduced species starts generally with the estimation of demographic parameters (fecundity, survival, recruitment, and movement rates) and the assessment of age- and sex- specific variations in these parameters, as well as of the environmental factors that primarily influence them.

In practice, fecundity rates are generally estimated because reproductive output is quite easy to measure by direct counts of offspring number, which provide reasonable estimates if the probability of breeding is high. Although survival rates are important demographic parameters too, they remain rarely accurately assessed, as they require individual marking and large sample sizes. Recent developments in capture–mark–recapture (CMR) analysis (Lebreton et al. 1992, Lebreton et al. 1993) provide powerful and flexible tools for estimating and modeling survival rates and other demographic parameters. Both survival and fecundity rates may vary with environmental factors such as weather, disease and predation, and intrinsic factors such as age, sex and reproductive stage (Skalski et al. 2005). Thorough and precise determination of these parameters and their variation allows good assessment of how each of them will affect population growth, comparison among native and introduced species (Kenward et al. 1998) and should hence guide management decisions in invasive species control. In particular, matrix projection models (Caswell 2001) provide powerful tools to explore the sensitivity of the rate of population change to various parameters (Benton & Grant 1999), which allows identifying life history stages for which control efforts will be most effective in controlling invasive species (Sakai et al. 2001).

Introductions of mammals outside of their native range have been commonplace often with significant negative impacts (Long 2003). Several cases of successful introduction of squirrel species have been documented in Europe; the Finlayson's squirrel *Callosciurus finlaysoni*

(Bertolino et al. 2004), the Asiatic red-bellied squirrel *Callosciurus erythraeus* (Jouanin 1986), the Grey squirrel *Sciurus carolinensis* (Bertolino et al. 2000, Gurnell et al. 2004) and the Siberian chipmunk *Tamias sibiricus* (Chapuis 2005). Once established, introduced species can, in many cases, inflict ecological, economic or human health damage (Mack et al. 2000). This is the case of the Grey squirrel, the most documented case of alien squirrel. Introduced in Great Britain in the late 19th Century, this species caused serious damages on wood production and woodlands biodiversity (Kenward 1983) and participates to the decline of the native Red Squirrel (*Sciurus vulgaris*), mainly by competitive interactions (Gurnell et al. 2004).

The Siberian Chipmunk *Tamias sibiricus* Laxmann, 1769 (Rodentia: Sciuridae) is one of the most widespread exotic species of squirrel in Europe. Small populations can be observed, generally in suburban forests, in Belgium, Germany, the Netherlands, Italy, Switzerland, and France (DAISIE 2008). The consequences of the Siberian chipmunks' introduction in European forests are poorly documented (Riegel et al. 2000) and little is known about its natural history or population ecology in its native (Kawamichi 1980;1989, Kawamichi & Kawamichi 1993, Kawamichi 1996;1999), in Japan; (Ognev 1940, Obolenskaya 2007), in Russia) or in introduction areas (Chapuis 2005). The natural range of the species includes the North-East of Europe until the Bering Strait and in the East of Asia (China, Korea, Japan; Ognev 1940, Obolenskaya 2007). It was imported to be used as a pet in Europe in the 1960s, and was accidentally or intentionally released into forests (see Chapuis 2005). In France, several breeding populations of Siberian chipmunks have been recorded in wooded suburban areas of the Ile-de-France and Picardie regions (Chapuis 2005, Marmet & Chapuis 2007).

Chipmunks are appropriate biological models for the investigation of key demographic parameters and their effects on population growth, as changes in abundance may occur on short timescales. Moreover, individuals can be trapped, marked, and observed easily, and the species is diurnal, which facilitates monitoring.

In its native range, the Siberian chipmunk has large distribution and frequents a variety of habitats (Obolenskaya 2007). Moreover, this omnivorous species (Kawamichi 1980) seems particularly able to adapt to a wide range of habitats (Ehrlich 1989). This study aims at investigating the demography of a Siberian chipmunk population naturalized in a French suburban forest, to identify parameters that mainly drive population size variations in order to understand how this species established, and to improve knowledge on the ecology of this chipmunk species. Based on Capture-Mark-Recapture data monthly or bi-monthly collected during five years, the specific objectives were 1) to illustrate the annual activity cycle of the species through reproduction and hibernation patterns; 2) to describe seasonal changes in age

and sex composition, according to monthly abundance estimates; 3) to investigate the effect of sex and age, as well as of the year, seasons and climate on survival; and 4) to estimate fecundity rates. Finally, a preliminary analysis of the sensitivity of the growth rate to the various demographic parameters is presented, and control management options are discussed in the light of these new results.

2. Methods

a. Study site and species

The forest of Sénart is a 3,200 ha suburban forest located 22 km south-east of Paris (48°39'N, 02°29'E; 80 m a.s.l.) with a temperate climate. To limit the inconvenience of a large attendance by the public (about 3 million visitors each year), the study was carried out within a fenced area of 12 hectares, the Parc de la Faisanderie. The site is occupied by an oak-hornbeam forest (CORINE Biotopes: 41.24; Bissardon et al. 1997), more open in its northern part (5 ha) than in its southern part (5.5 ha); stone walled buildings and lawns occupy the remaining 1.5 ha (Fig. 1). The dominant tree species are Pedunculate and Sessile oaks (*Quercus robur*, *Q. petraea*) and European hornbeam (*Carpinus betulus*). Other species like Common lime (*Tilia platyphyllos*), Blackthorn (*Prunus spinosa*), Wild cherry (*Prunus avium*), Common hawthorn (*Crataegus monogyna*), Scots pine (*Pinus sylvestris*), Aspen (*Populus tremula*), Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) and Silver birch (*Betula pendula*) are locally present.

Siberian chipmunks are present on this park since the end of the 1990's (G. Spagnol *pers. comm.*). However, first observations in the forest were carried out in the early 70's in the western part, 5 km away from the monitoring site (Chapuis 2005). This ground-dwelling sciurid (80-120 g) is diurnal, solitary and sedentary; no sexual dimorphism was observed. It uses nests located mainly in burrows as refuges, to stock food, hibernate, have litter, or sometimes for mating (Kawamichi 1989). Chipmunk diet mainly consists of seeds, buds, young leaves and animal matter; they forage more on the ground than on trees and store food in nest and by scatter hoarding (Kawamichi 1980). According to our observations, its main predators on this site are the Domestic cat *Felis silvestris*, the Red fox *Vulpes vulpes*, the Least weasel *Mustela nivalis*, and several bird species as the Common buzzard *Buteo buteo*.

b. Trapping procedure

Trapping occurred outside the hibernation period, from March to October in 2003 and 2004, March to November in 2005, February to December in 2006 and February to November in 2007. The trapping system consisted of live traps (8x8x26 cm, H.B. Sherman Traps[®]) placed with a GPS Leitz[®] (± 1 m) and distributed throughout the study site (distance between 2 neighbour traps since 2005 \pm S.E.: 38 ± 9 m, $n = 169$). Trapping sessions occurred from 1 to 4 days per month in 2003, twice a month for 2 and 3 consecutive days in 2004, and 3 and 5 consecutive days between 2005 and 2007. Every day, traps were opened early in the morning, baited with a mixture of peanut butter and sunflower seeds, checked 4 times and closed at the end of the afternoon. Sixty traps in 2003 and 80 traps in 2004 were placed on 12 ha (Fig. 1). From 2005 to 2007, 24 traps were added at the periphery of the 2004 trap system, increasing the trapping area up to 14 ha.

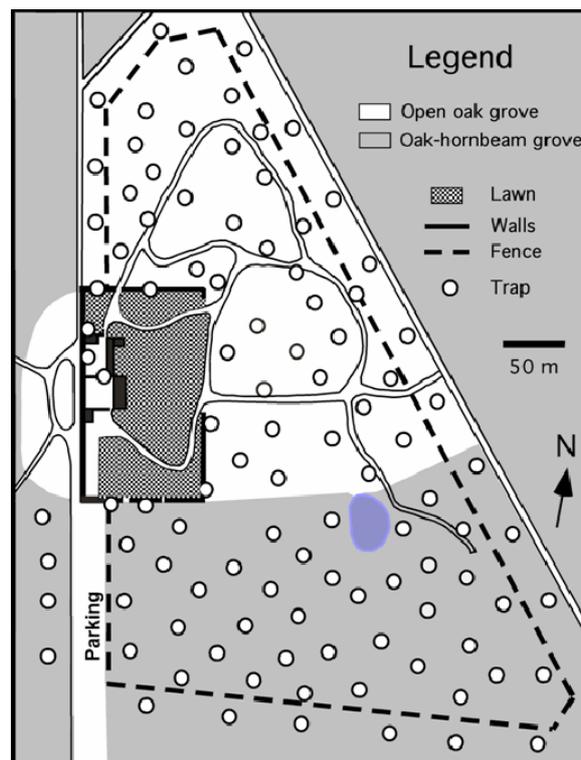


Figure 1. Description of the study site and localization of traps from 2005 to 2007. In 2004, the 24 traps outside the park, on the periphery, were not present.

Chipmunks captured for the first time were tagged with a subcutaneous transponder chip (PIT tag) and a numbered ear tag. Animal identification, sex, body mass (± 1 g), age, and

reproductive conditions were recorded at each capture. After examination, chipmunks were released at the capture point. For males, testes were characterized as abdominal (non-reproductive) or scrotal (potentially reproductive); females were recorded as vulva closed (non-reproductive) or vulva opened (in estrus, potentially reproductive) or lactating (breeder) (according to Smith & Smith 1975). Before young emergence periods, individuals were aged as adult, and during the periods of young emergence, individuals with a body mass inferior to 70 g were considered as juveniles. Based on the mass of these individuals, we realized mean body mass curves with confidence interval at 95% in function of time in order to age other individuals. According to Blake and Gillett (1984), juveniles can reproduce the year following the first hibernation period and they were then considered as adults hereafter.

c. Breeding season and breeders

We determined mating seasons of the population based on proportion of potentially reproductive males and females according to testes and estrus conditions. Minimum numbers of female breeders according to lactational conditions, from 2004 to 2007 were also assessing. Breeding data were not available in 2003.

Variations in the proportion of potentially reproductive individuals per reproduction period between sexes, trapping sessions and body mass (at the time of conditions observation) were investigated through Generalized Linear Models (hereafter, GLM; R Development Core Team 2004). Details of statistical tests are mentioned in *Results*.

d. Hibernation season

We investigated sequences in hibernation commencement and emergence dates for all sex and age classes according to dates of last and first capture during a year. Therefore, we hypothesized that when individuals were not in hibernation, they were trappable.

e. Abundance estimates

We estimated monthly abundance according to sex and age for the five years. Population abundance was estimated by direct enumeration of the minimum number of animals known to be alive (MNA, Krebs 1966), an index commonly used as a measure of relative abundance for comparative purposes.

According to those estimates, we determined sex ratio, age structure, and fecundity rate of the sampled population. Sex ratio was represented by the percentage of females and age ratio by the percentage of adults. Fecundity was defined by the ratio between the juvenile abundance and the adult female abundance estimated per year.

Variations in abundance between sexes, age classes, seasons, years, as well as recorded fecundity rates were investigated through GLM and non parametric statistics (R Development Core Team 2004). Details of statistical tests are mentioned in *Results*.

f. Survival estimates

General approach

To model survival and test biological hypotheses regarding survival, we followed the approach outlined by Lebreton et al. (1992). We used Cormack–Jolly–Seber (CJS) models to estimate survival (Φ) and recapture (P) rates of living individuals (Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1965) as implemented in program Mark (White & Burnham 1999). The basic assumptions of the classic CJS open population model to estimate survival probabilities are: 1) every marked animal present in the population at time i has the same probability of recapture p_i ; 2) every marked animal in the population immediately after time i has the same probability of surviving to time $i+1$; 3) marks are not lost or missed; 4) all samples are instantaneous, relative to the interval between occasion i and $i+1$, and each release is made immediately after the sample. Violations of these assumptions can bias estimates to varying degrees (Lebreton et al. 1992). The assumptions 1 and 2, which reflect data heterogeneity were tested through goodness of fit analysis (White & Burnham 1999). Thanks to the use of 2 kinds of mark per individual, there was no error of identification and only 2 cases of tag loss were reported during the five year study. All trapped individuals were identified and released immediately.

In standard mark–recapture models for open populations, the outcome of each capture/recapture session for each individual is coded as: 1 if the individual is capture/recapture alive, or 0 if the individual is not recaptured during the session (Lebreton et al. 1992). According to Lebreton et al. 1992), to make survival constant over individuals, recaptures should take place in a period of negligible length compared to the between-captures interval. For the purpose of estimating survival rates, we pooled data issued from our 2 sessions of capture per month, to have only 2 occasions per year. In the first occasion, we pooled the sessions of April, May and June (“spring”) and, in the second session, we pooled

the sessions of September and October (“autumn”). Thus, for each individual trapped for the first time between April and June or between September and October, encounter histories were constructed with 10 encounters occasions. Therefore, interval between the 2 occasions during the year is about 2 months and about 5 months between years (see *Discussion*), and the effect of time in our survival models was decomposed into a *season*, *year*, and *cohort* effect.

Goodness of fit testing

As a first step, we applied the overall goodness-of-fit test (GOF) using program U-Care (Choquet et al. 2003), assuming that survival and recapture probabilities varied across age, sex, seasons and years, to test whether the general Cormack-Jolly-Seber model (CJS) fitted the data. We then examined the component tests 3.SR and 2.CT to identify the nature of the lack of fit. The 2.CT test provides evidence for heterogeneity in capture probabilities that reflects a “trap effect” (Pradel 1993). Using the 2.CT test, we examined a “transient effect” by testing for different probabilities of recapture between newly identified and previously identified individuals sighted during the same sampling period (Burnham et al. 1987, Pradel et al. 1997).

Notations, group structure and initial model

Overall, there was ten encounter occasions (5 years, 2 occasions per year). We partitioned individuals in 2 sex groups and 3 cohort groups: marked as adult; as spring cohort juveniles i.e., juvenile captured for the first time between April and June, hereafter referred to as J1; or as summer cohort juveniles, i.e., between September and October, hereafter J2. Six groups were considered overall. All models included local survival (Φ) and live recapture (P). Subscripts indicated how these 2 parameters varied (e.g., fully time-dependent model was noted Φ_{it} , P_t etc...). Details of subscripts notations are presented in Table 1

Table 1. Model notations.

Notation	Meaning
t	Time: all capture occasions or intervals were assumed different
year	Capture occasions or intervals were assumed different among years (but not among seasons)
season	Capture occasions or intervals were assumed different among spring and autumn
coh	Cohort: capture occasions or intervals were assumed different among cohorts
c	Constant: capture occasions or intervals were assumed constant in time
s	Sex: capture occasions or intervals were assumed different among sexes
a	Age: capture occasions or intervals were assumed to vary with age (2 age classes: juvenile or adult) ⁽¹⁾
m	Age at marking: capture occasions or intervals were assumed different among groups of age at marking
*	Interactions between effects (for example, Φ_{t*s} means that survival was considered to vary with time and between sexes in a non additive fashion.
+	Additive effects (for example, Φ_{t+s} means that survival was considered to vary additively with time and between sexes

⁽¹⁾ Age models were used only for individuals marked as juveniles (J1 and J2)

For individuals marked as summer cohort juveniles, we fixed Φ and P to 0 for all cohorts beginning in “spring” because these parameters were not estimable (they emerged only in “autumn”, not in “spring”).

The saturated (general starting) model was defined as $(\Phi_{t*coh*m*a*s} P_{t*coh*m*a*s})$ ⁽²⁾.

⁽²⁾ the $t*coh*a$ interaction makes no sense in terms of model structure because $t*coh$ and $t*a$ interactions both correspond to PIM matrices with all parameters different, however the coh and a notations are necessary for the purpose of comparing simpler models.

Model selection

Starting from the most parameterized model described above, we progressively tested several simpler models to obtain the most parsimonious model structure for P and Φ . We first tested models for the nuisance parameter P , while keeping for the survival probability the most saturated survival model $\Phi_{t*coh*m*a*s}$. Then, using the most parsimonious structure for the nuisance parameters, we compared different survival models. The additive effect between components was also tested for the best of these models.

Akaike's information criterion corrected for small sample size (AICc) was used to compare models, and to identify the most parsimonious model in the models set; model with the lower AICc value is the more parsimonious (Burnham & Anderson 1998). According to Burnham & Anderson (1998), when the difference between model AICc values (Δ) is ≤ 2 , models are similar in their abilities to describe the data in a parsimonious manner. When $\Delta \leq 2$, the model with the lowest AICc value is preferable. To compare neighboring models that represented different biological hypotheses we used a likelihood ratio test (Lebreton et al. 1992). If no significant difference between the 2 models was detected, based on parsimony the null hypothesis model with no effect and fewer parameters was preferred (Lebreton et al. 1992). Mean survival rates, for each age and sex class, were estimated from the best model through random effect models function implemented in program Mark (Burnham & White 2002). Finally, we investigated the effects of annual climatic variables (based on monthly Météo-France data) on survival probabilities by constraining the best model previously obtained, with the annual mean of minimum or maximum temperatures ($^{\circ}\text{C}$) (depending on the season considered), the annual mean of mean temperatures and annual mean of precipitations (mm).

g. Population dynamics modeling

Using program ULM 4.0 (Legendre & Clobert 1995), we built a female post-breeding birth-pulse deterministic matrix model. The model was used to estimate the deterministic population growth rate (λ) and to conduct a preliminary analysis of the sensitivity of λ to variations in the various demographic parameters (Caswell 2001). Contrary to the CMR survival models presented above, this population dynamics model is based on a yearly time step. This population model is an extended Leslie matrix (A) considering 2 age classes (juvenile "Juv" and adult "Ad"; Fig. 2). Demographic parameters used in the matrix model result from transformation of the seasonal survival and fecundity estimates (see below). The juvenile survival (S_1) is the probability that a female chipmunk born in the year n survives until the year $n+1$. The adult survival (S_2) is the probability that a no juvenile female chipmunk survives the next 12-months period. The average female fecundity rate is noted F (Fig. 2).

With the same approach, we built a male post-breeding birth-pulse deterministic matrix model based on demographic parameters estimated in males (survival rates and fecundity i.e, the ratio between number of male juveniles and the number of male adult) in order to estimate the deterministic population (λ') and to investigate the limits of the growth rate estimate.

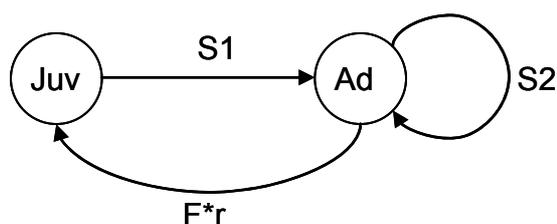


Figure 2. Post-breeding, female life-cycle diagram for the Siberian chipmunk. S_1 : adult survival rate; S_2 : juvenile survival rate; F : fecundity rate; r : the primary sex ratio.

3. Results

During the 5 years of study, we marked 771 Siberian chipmunks (Table 2). The number of different individuals trapped per year ranged from 88 chipmunks in 2003 to 337 in 2007. Corresponding total captures were 6,669, from 249 in 2003 (19 days of trapping) to 2,299 in 2007 (83 days of trapping). The percentages of newly marked adult chipmunks of both sexes for each year were 41%, 33%, 20% and 17% of females trapped, and 74%, 32%, 29% and 25% of males trapped from 2004 to 2007. The maximum observed life span was at least 5 years for females and at least 3 years for males.

Table 2. Trapping effort, number of captures and number of individuals marked and trapped according to age and sex classes, from 2003 to 2007.

Year	Surface (ha)	Trapping effort (day)	Captures	Marked individuals	Trapped individuals								Total
					Ad		J1		J2		Und.		
					F	M	F	M	F	M	F	M	
2003	12	19	249	88	22	12	5	4	12	9	15	9	88
2004	12	39	657	128	37	31	21	16	18	22	5	6	156
2005	14	64	1608	165	54	22	44	52	18	13	5	7	215
2006	14	84	1856	144	74	49	5	6	42	52	2	8	238
2007	14	83	2299	245	65	51	59	60	29	48	7	18	337
Total		289	6669	770									

The following tests and results assume that capture rates are not different among sexes, reproductive status, and do not vary with time (after correction for variable capture effort). These assumptions are further tested and discussed in the *Survival analysis* section and in the *Discussion*. Mean values are presented with the standard error (\pm S.E.).

a. Breeding season and breeders

Mating seasons

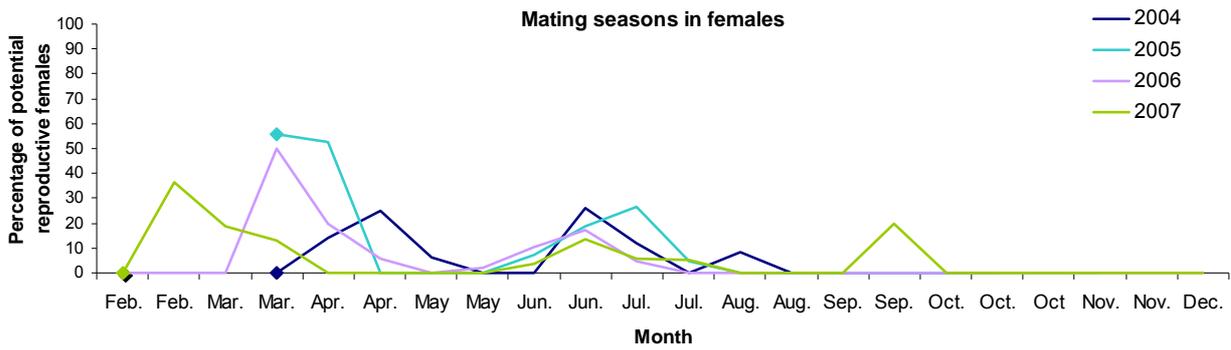
Based on the proportion of females presenting potential reproductive conditions from 2004 to 2007, two peaks of mating appeared successively each year (Fig. 3a). The proportion of females in estrus (or closed to estrus) observed was maximal in the second part of April in 2004 (25%; N : total number of trapped females = 16), from the first trapping session in the second part of March 2005 (56%, $N = 18$), in the second part of March in 2006 (50%, $N = 2$), and in the second part of February in 2007 (36%, $N = 11$); for the second period, the peak occurred in the second part of June in 2004 (26%, $N = 23$), 2006 (17%, $N = 15$), and 2007 (13%, $N = 29$); in 2005, it occurred in first part of July (27%, $N = 30$; Fig. 3a).

Males presented potential reproductive conditions from the first trapping session in 2004, 2005 (end of March) and 2007 (early February), and from end of February in 2006. The end of reproduction period took place in the second part of August in 2004, 2005 and 2007 and in the first part of September in 2006 (Fig. 3b). The two peaks observed in females were not really distinguished in males. However, there was a time overlap between reproductive periods between sexes each year. All trapped males presented potential reproductive conditions at least once in a year except 1 male in 2004, 2005 and 2006 and 2 males in 2007.

We observed that the average body mass (based on mass noted at time of reproductive condition observation) of males and females was especially low for the year 2006 during the first reproduction period (Fig. 4).

The proportion of potential reproductive individuals logically varied between sessions for both males ($P < 10^{-4}$) and females ($P = 0.02$), but these variations were different for males and females (Sex×Session interaction, $P < 10^{-4}$). Heaviest individuals had a significantly higher probability of being reproductive ($P = 0.04$ and $P = 0.05$ for females and males respectively) and this correlation was more important for the first reproductive period as compared to the second (Mass×Period interaction term, $P = 0.008$ and $P = 0.01$ for females and males respectively).

a)



b)

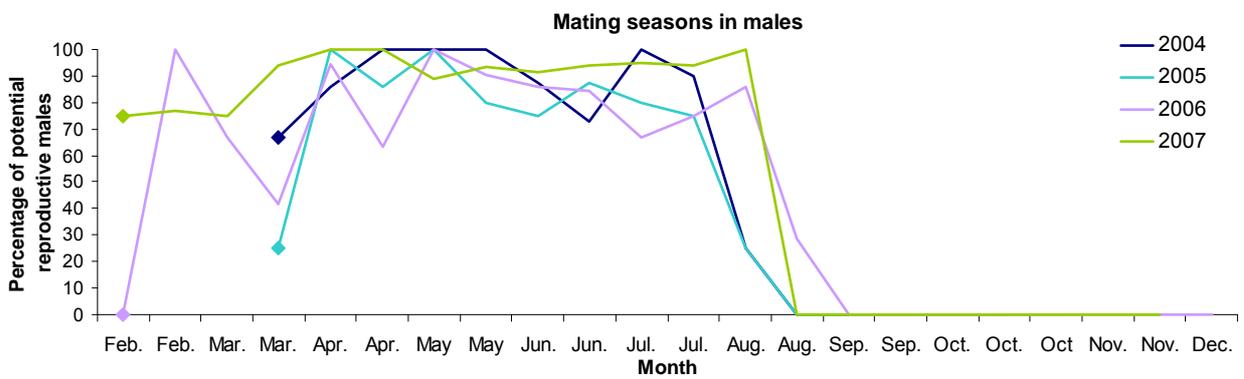


Figure 3. Proportions of potential breeder individuals according to year, in females (a), and males (b) from 2004 to 2007. (♦) indicates the first trapping session of the year.

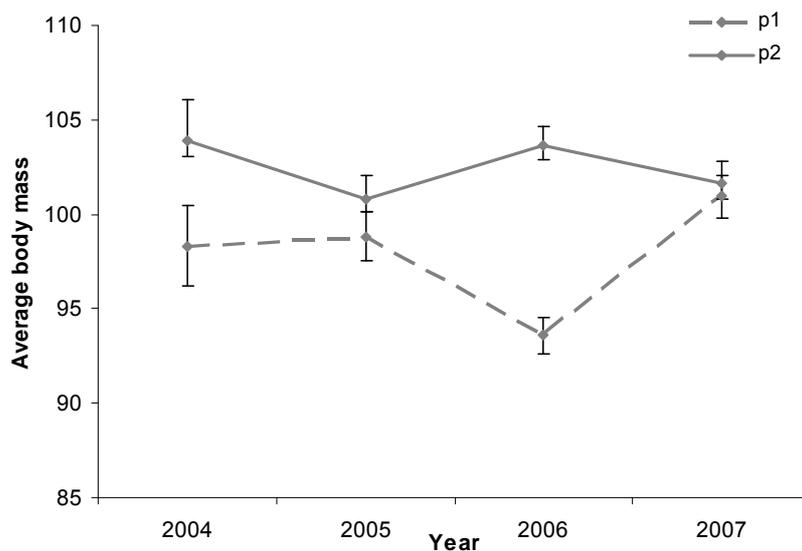


Figure 4. Variation in average body mass (males and females) during the two reproductive periods (p1 and p2, first and second reproduction period). Bars denote standard errors of the mean.

Breeders

Based on lactational conditions observed in females, the minimum of breeder and non-breeder females trapped in each reproduction period were assessed (Fig. 5). During the first period, 33% of females in 2004 (N : total number of trapped females = 30), 58% in 2005 ($N = 50$), 4% in 2006 ($N = 69$), and 52% in 2007 ($N = 58$) were breeders whereas, 33%, 28%, 67%, and 24% were non-breeders (Fig. 5). During the second period, 65% ($N = 34$), 30% ($N = 44$), 57% ($N = 44$), and 23% ($N = 40$) were breeders whereas, 6%, 36%, none and 3% were non-breeders (Fig. 5). The percentage remaining was females with undetermined lactational conditions.

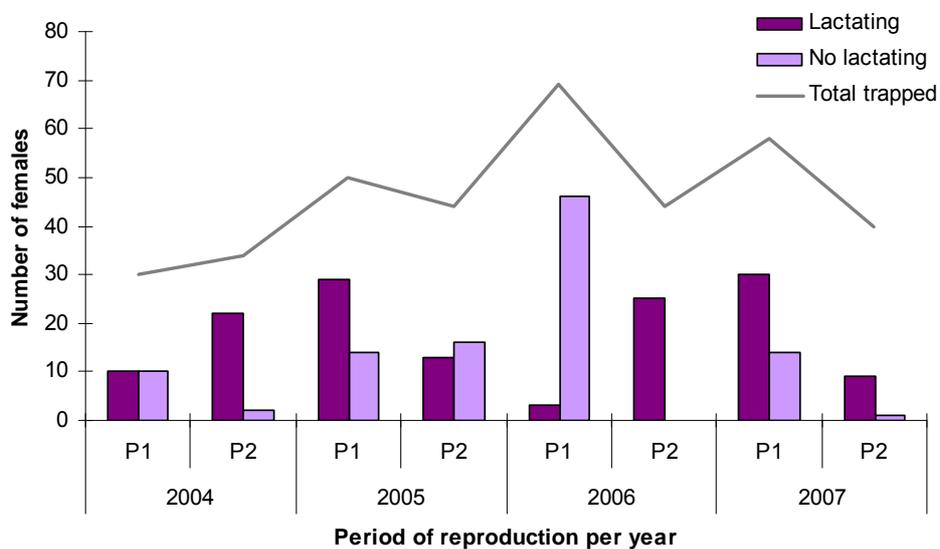


Figure 5. Number of lactating and no lactating females, per period of reproduction according to year.

Number of breeders generally exceeded number of non-breeders, except in the first period in 2004 (equal) and 2006, and second period in 2005 (Number of lactating and no lactating females are presented in Fig. 5). The number of breeder from the second period exceeded those of the first period in 2004 and 2006; controversy in 2005 and 2007, the number of breeder from the first period exceeded those of the second period (Fig. 5). Most of breeder females reproduced only one time per year except 8 females in 2004, 6 in 2005, 1 in 2006 and 3 in 2007 which presenting lactational conditions in both period. We noted that spring and summer cohort juveniles of both sexes can reproduce until the first reproduction period the following year, after their first hibernation season.

Variations in the proportion of lactating females were investigated using a GLM model with binomial error. Results confirmed that the proportion of lactating females significantly varied across years (type III Anova, LR $\chi^2 = 68.8$, $P < 10^{-4}$) and differed among the two reproduction periods (LR $\chi^2 = 10.1$, $P = 0.002$). Further, the differences recorded between the two periods were inconsistent across years (year \times period interaction term, LR $\chi^2 = 63.3$, $P < 10^{-4}$).

b. Hibernation season

We studied sequences in commencement of hibernation in 2005, 2006, and 2007, and emergence in 2006 and 2007. The others years, first trapping sessions occur too late and last trapping sessions too early to be integrated.

Commencement of hibernation

Adults seem to begin the hibernation earlier than juveniles: some juveniles were still trapped until at least the first part of November in 2005, and the second part of November in 2006 and 2007, whereas adults were trapped until the second part of October in 2005 and 2006, and the first part of November in 2007 (Annexe 1). In 2006 and 2007, only summer cohort juveniles were still trapped from the second part of November.

No differences appear between sexes: for each age class, last males and females were trapped during the same session; except in 2007, only male summer cohort juveniles were still trapped during the second part of November (Annexe 1).

Emergence of hibernation

First traps of males occurred earlier than first traps of females: from the second part of February in 2006 and from the first part of February in 2007 in males, and from the second part of March in 2006 and from the second part of February in 2007 in females (Annexe 1).

In 2006, adults were trapped for the first time earlier than juveniles of the previous year but not in 2007.

c. Seasonal variation of abundance

The MNA method skewed the abundance estimates in 2007 because individuals alive the following year (2008) could not be integrated in 2007. However, we assumed that biases were similar between classes, so we integrated values in analyses.

During the 5 years of study, abundances of Siberian chipmunks followed a cyclical pattern with highest values usually occurring during the periods of emergence of juveniles in June and September-October, except for 2003 and 2006 during which there was no peak in June (a peak of adults was observed in April 2006; Fig. 7a,c). Highest total abundance estimates were 57 chipmunks in 2003 (Sep.; density: $d = 4.8$ chipmunks/ha), 87 in 2004 (Sep.; $d = 7.3$ chipmunks/ha), 144 in 2005 (Jun.; $d = 10.3$ chipmunks/ha), 115 in 2006 (Oct.; $d = 8.2$ chipmunks/ha), and 170 in 2007 (Jun.; $d = 12.1$ chipmunks/ha; Fig. 7a).

Considering adults, higher total abundances were in July 2003 ($N = 22$), June 2004 ($N = 57$), May 2005 ($N = 70$), April 2006 ($N = 106$), and February 2007 ($N = 92$; Fig. 7b).

Considering juveniles, higher total abundances (J1 and J2) were observed in the second reproduction period in September 2003 ($N = 24$) and 2004 ($N = 46$), and in October 2006 ($N = 66$), and during the first period of reproduction in 2007 ($N = 91$); in 2005 higher abundances were observed in June ($N = 75$) and September ($N = 75$).

Annual and seasonal variations in abundances were investigated using a GLM model assuming a Poisson distribution of recorded abundances, using the abundance as a dependent variable and year (factor), month (factor), sampling effort (number of days per month) and the year \times month interaction term as explanatory variables. Separate analyses were conducted for adults and juveniles. Results of this analysis (type III Anova) are presented in Table 3. For both adults and juveniles, recorded abundances differed between months and years. Interestingly, the pattern of monthly variation significantly differed among years (year \times month interaction).

Table 3. Anova results for Seasonal variation of chipmunk abundance

Expl. variable	Adults		Juveniles	
	LR χ^2	P-value	LR χ^2	P-value
Year	22.891	$< 10^{-4}$	18.383	0.0004
Effort	< 0.01	Ns	< 0.01	ns
Month	24.413	0.0004	49.466	$< 10^{-4}$
year \times month	210.540	$< 10^{-4}$	287.150	$< 10^{-4}$

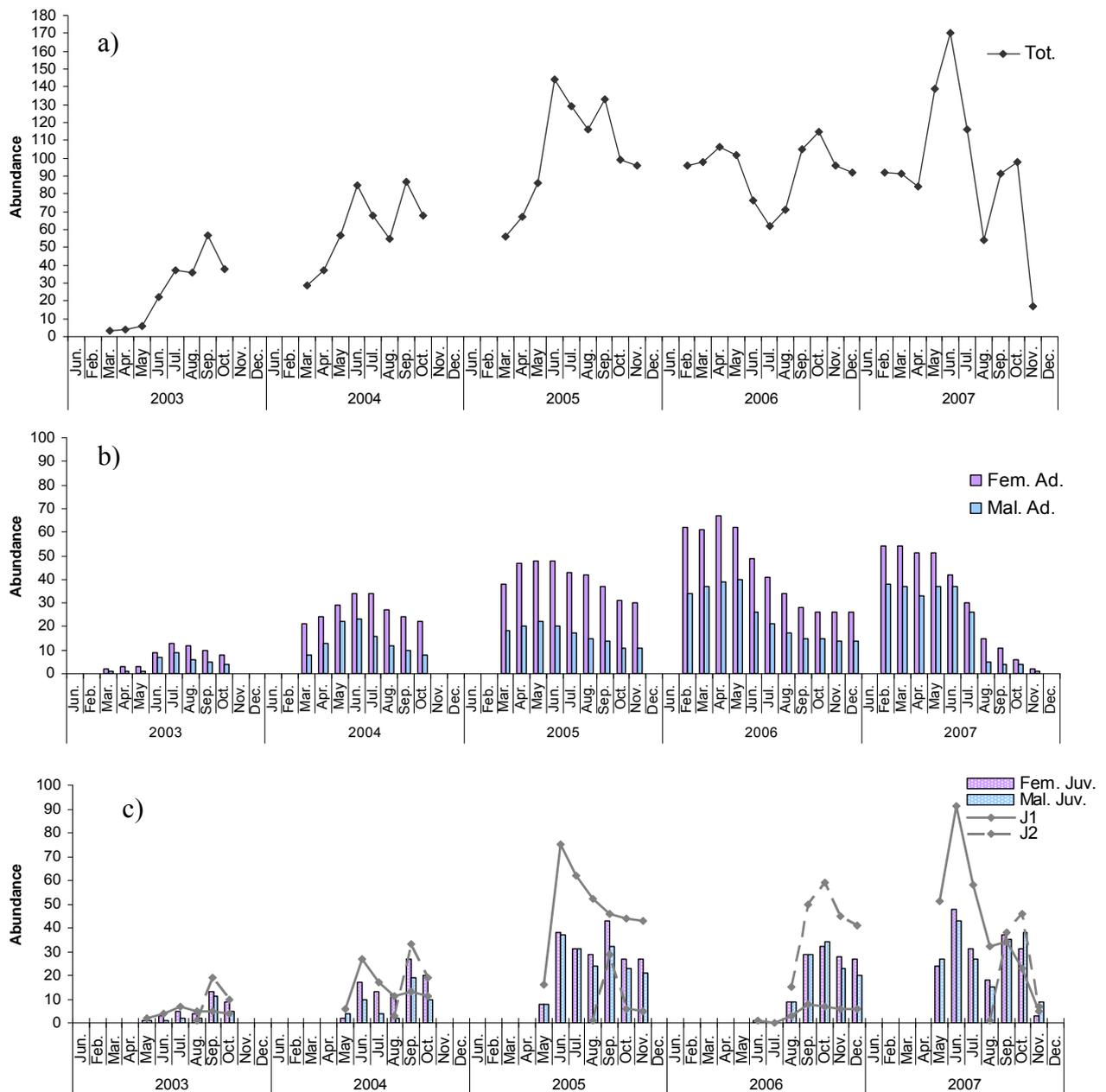


Figure 7. Monthly abundances estimated with Minimum Number Alive method (MNA) for the sampled population of Siberian chipmunks from 2003 to 2007; (a) total abundances; (b) adult abundances; (c) juvenile abundances.

d. Sex-ratio

The sex ratio (percentage of females) in adults ranged from 53% in June 2007 to 75% in April-May 2005 and August 2007 (Fig. 8a). In juveniles, sex ratio (Fig. 8b) in emergence peaks (i.e., in months with maximum abundance for each cohort) from 2003 to 2007 were 71%, 63%, 51%, and 53% during the first cohort (not estimable in 2006), and 58%, 48%, 59%, 47%, and 39% during the second cohort.

The sex ratio was female-biased for both juveniles and adults (Wilcoxon signed rank test; $V = 1081$, $P < 10^{-4}$ for adults; $V = 317$, $P = 0.0021$ for juveniles). Variations in sex ratio were investigated using a GLM model with binomial error, using the proportion of females as a dependent variable and year, month (factor), age (adult or juvenile), as well as their first order interactions as explanatory variables. Results indicated that the sex ratio was different among the two age classes ($Z = 3.97$, $P < 10^{-4}$) and decreased between 2003 and 2007 ($Z = -6.11$, $P < 10^{-4}$). Neither significant interactions nor differences among months could be detected by the analysis.

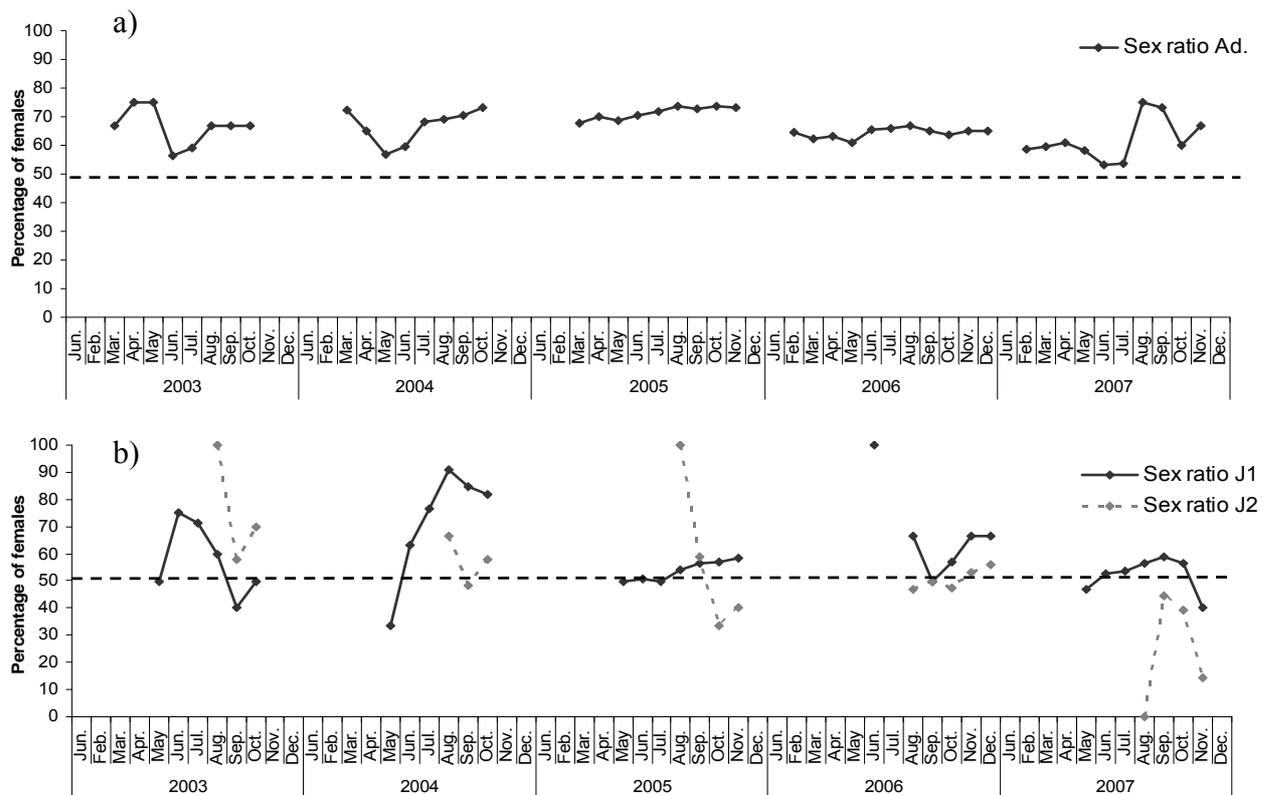


Figure 8. Monthly sex ratio estimated according to abundance estimates (MNA) for the sampled population of Siberian chipmunks from 2003 to 2007; (a) adult sex ratio; (b) juvenile sex ratio.

e. Age structure

Age ratio (percentage of adults) of the sampled population was not balanced through time; it decreased with time each year (Fig. 9). Adults outnumbered juveniles in both sexes until August in 2003, 2004, and 2006, until May in males and only in September in females in 2005, until May in 2007 (Fig. 9).

The annual overall age ratio was skewed in favour of juveniles for males from 2003 to 2007 (48%, 45%, 26%, 46%, and 32%), for females in 2004, 2005 and 2007 (49%, 47%, and 42%) and skewed in favour of adults for females in 2003 and 2006 (56% and 62%).

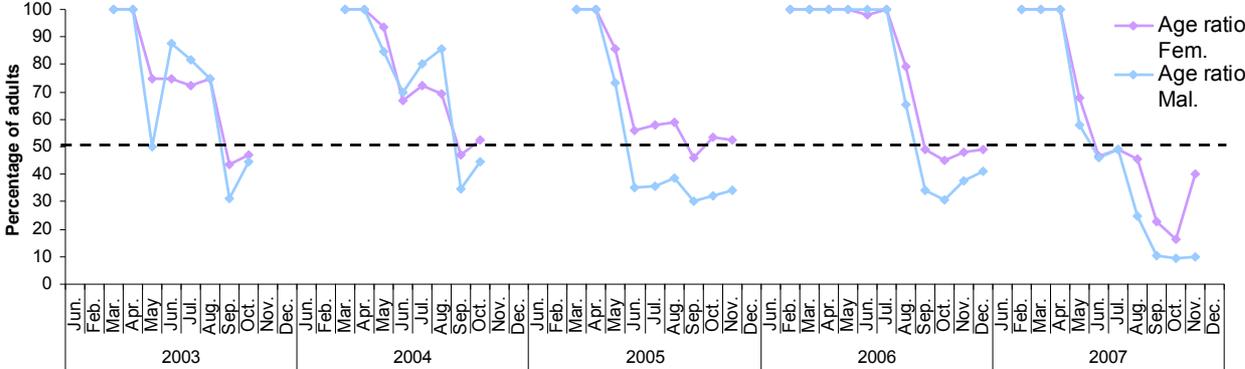


Figure 9. Monthly age ratio estimated according to abundance estimates (MNA) for the sampled population of Siberian chipmunks from 2003 to 2007.

f. Annual fecundity rates

The fecundity rate increased from 1.4 in 2003 to 3.0 in 2007, excepted in 2006 where it decreased (F = 1.4; Fig. 10). Fecundity rates significantly differed among years ($\chi^2 = 36.1, P < 10^{-4}$) and a positive, marginally significant trend was observed across the study period (Logistic regression on the proportion of juveniles per year, $Z = 1.95, P = 0.052$).

The 5-years fecundity rate, i.e., the ratio between the total number on juveniles and the total number of female adults estimated on the 5 years with MNA method, was 2.1 (= 535 juveniles /255 adult females).

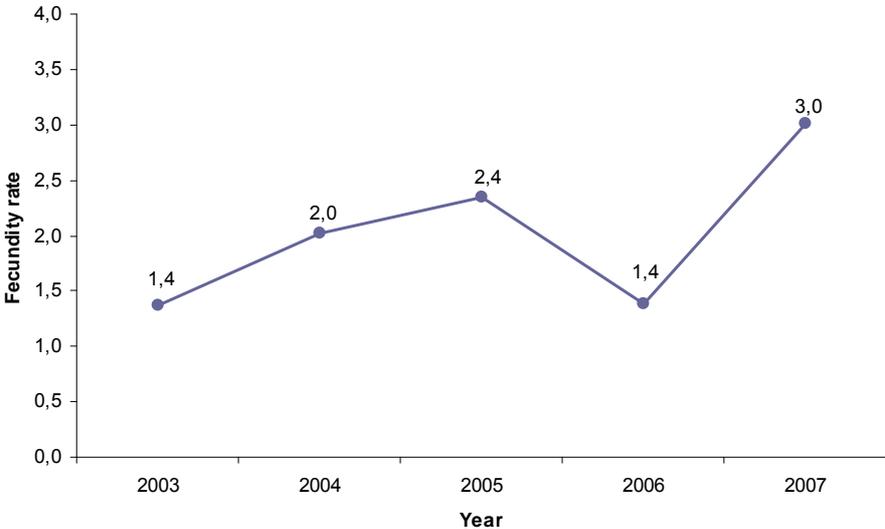


Figure 10. Fecundity rates of Siberian chipmunk according to years.

g. Survival

Test GOF and models selection

The data set included sighting histories for a total of 577 individuals (296 males and 281 females). The goodness-of-fit test for the CJS model suggested a good fit of the most general model ($\Phi_{t^*coh^*m^*a^*s} P_{t^*coh^*m^*a^*s}$) to the data ($\chi^2 = 20.94$, $df = 31$, $P = 0.91$). The test 3.SR indicate that there is no overdispersion due to transience effect (Test 3.SR: $P = 0.13$) but because of the small number of recaptures, the test 2.CT failed.

The candidate model set consisted of 16 models for the probability of capture and 32 for the survival probability, resulting in 48 models according to our model selection procedure (models are presented in Table 4). According to the most parsimonious model of the set $\Phi_{t+Age(J1-J2)+sex} P_{season*Age(J1)}$, survival rates varied with time and differed according to sex and age, and these variations were additive (i.e., although male and female survival rates were different, their variations in time were similar; Table 4). There was no effect of the age at marking but there was an age effect within groups marked as juvenile (J1 or J2). However, model $\Phi_{t+Age(J2)+sex} P_{season*Age(J1)}$, which differed from the first model only because the age effect was only tested on the group “marked as J2” and not on the group “marked as J1”, was close to the first model ($\Delta AICc = 1.72$).

According to this selection, the capture probability differed between seasons. Recapture rate was higher in spring (0.96 ± 0.03) than in autumn (0.36 ± 0.05). There was no difference between sexes or groups of marking. However, an age effect in the group marked as spring cohort juveniles indicates that juveniles recapture rate in autumn was higher (0.72 ± 0.07) than those of adults.

Survival estimates

We estimated survival rates for each age and sex group through the random effect model function in Mark (White et al. 2002; Fig. 11a,b). For all age classes (Ad, J1, and J2), females had higher survival rates than males (Fig. 11a,b). Winter survival rates were higher than summer survival rates for all years, as well as age and sex classes (Fig. 11a,b). For all age and sex classes, summer survival was maximum in 2005 (0.86 ± 0.03 and 0.79 ± 0.05 for female and male adults respectively, and 0.77 ± 0.04 and 0.67 ± 0.05 for female and male juveniles; Fig. 11a) and minimum in 2006 (0.65 ± 0.05 and 0.52 ± 0.05 for female and male adults respectively, and 0.54 ± 0.07 and 0.41 ± 0.07 for female and male juveniles; Fig.11a). Winter survival rates exhibited few variation from 2003 to 2005 (female adult: from 0.95 ± 0.02 to

0.97 ± 0.01; male adult: from 0.91 ± 0.03 to 0.95 ± 0.01; female juvenile: from 0.78 ± 0.03 to 0.84 ± 0.02; male juvenile: from 0.69 ± 0.04 to 0.76 ± 0.03; Fig. 11b). During winter, adults had highest survival rates than juveniles (J2) for both sexes (Fig. 11b). During summer, adult survival rates were higher than those of juveniles (J1) for all sexes (Fig. 11a).

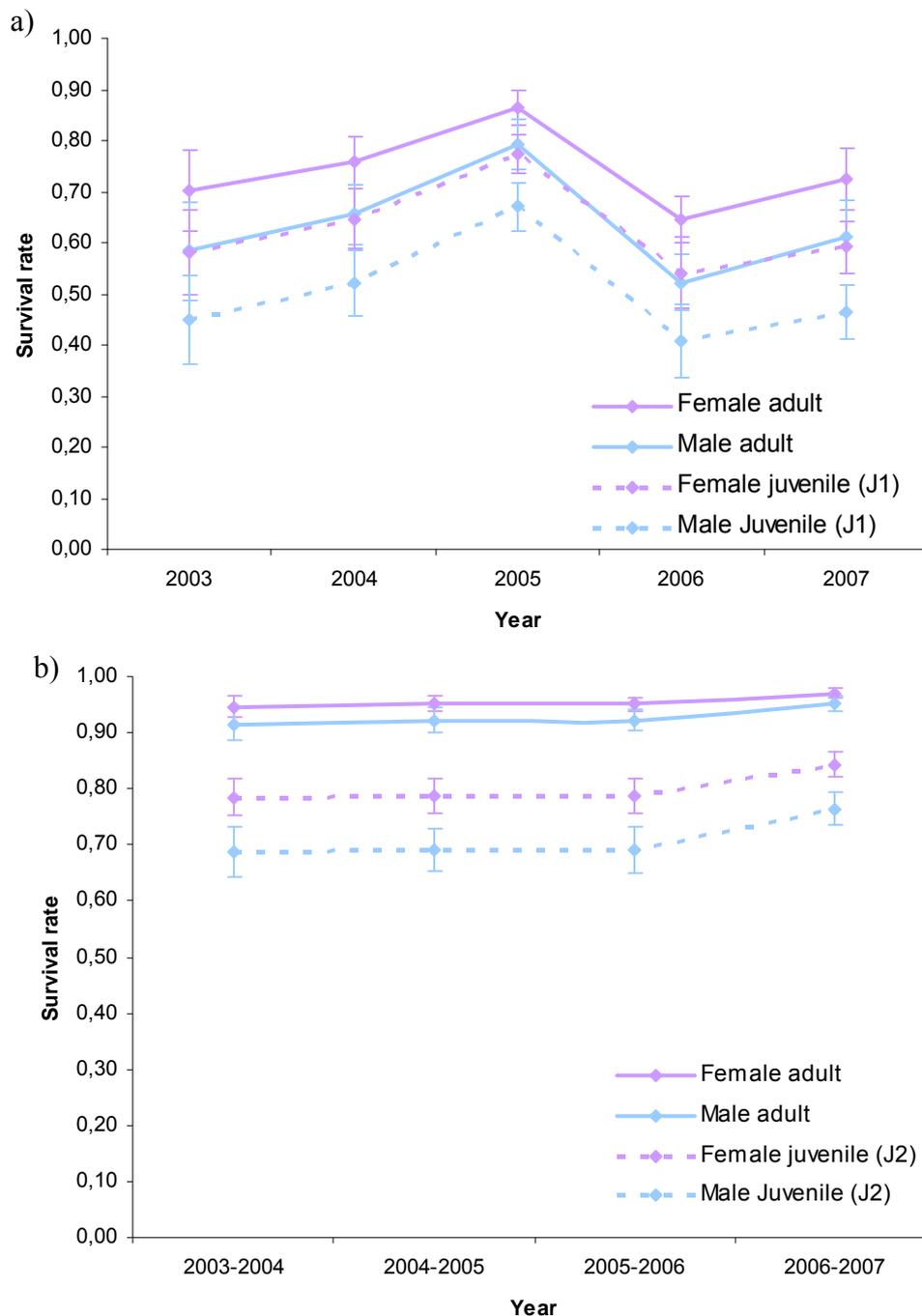


Figure 11. (a) Summer and (b) winter survival rates estimated for the different sex and age classes, derived from the best models selected based on QAICc (Table 4). Error bars indicate standard errors (S.E.).

Table 4. Summary of model selection statistics for the different recapture and survival models of *Tamias sibiricus* investigated. Factors considered are age at marking (mark), age (in bracket, the only class for which we tested the effect), sex, and time (t*coh, coh, t, year, season, constant). The quasi-likelihood modified Akaike's information criterion for small samples (AICc), difference between the minimum AICc of the top model and the model considered (Delta AICc), Akaike weight (AICc Weight), model likelihood (Mod. Likelihood), number of estimable parameters (No. Par.), and quasi-likelihood adjusted deviance (QDEV) are given for each model. The best models of the sets are in bold.

Model	AICc	Delta AICc	AICc W.	Mod. Lik.	No. Par.	Dev.
<i>Phi selection</i>						
Phi t+age+sex P season*age(J1)	1046,89	0,00	0,57437	1	15	179,54
Phi t+age(J2)+sex P season*age(J1)	1048,62	1,72	0,24262	0,4224	14	183,35
Phi t+mark+age+sex P season*age(J1)	1050,84	3,95	0,0796	0,1386	16	181,40
Phi t+age+sex(J) P season*age(J1)	1052,11	5,22	0,04229	0,0736	15	184,76
Phi t+age(J1=J2)+sex P season*age(J1)	1052,57	5,68	0,03354	0,0584	14	187,31
Phi t+age+sex(J1) P season*age(J1)	1055,38	8,49	0,00824	0,0143	15	188,03
Phi (year+season)+age+sex P season*age(J1)	1055,59	8,70	0,00743	0,0129	12	194,47
Phi t+age+sex(Ad) P season*age(J1)	1055,75	8,85	0,00687	0,012	15	188,40
Phi t+age+sex(J2) P season*age(J1)	1057,97	11,08	0,00225	0,0039	15	190,62
Phi season+age+sex P season*age(J1)	1058,60	11,71	0,00164	0,0029	8	205,72
Phi t+age P season*age(J1)	1059,57	12,68	0,00101	0,0018	14	194,31
Phi year+season+mark+age+sex P season*age(J1)	1063,71	16,82	0,00013	0,0002	13	200,52
Phi season+mark+age+sex P season*age(J1)	1067,82	20,93	0,00002	0	9	212,89
Phi season*mark*age*sex P season*age(J1)	1073,97	27,07	0	0	19	198,22
Phi t*age*sex P season*age(J1)	1075,73	28,84	0	0	39	156,56
Phi year+age+sex P season*age(J1)	1078,19	31,30	0	0	11	219,14
Phi year+mark+age+sex P season*age(J1)	1079,69	32,80	0	0	12	218,57
Phi c+mark+age+sex P season*age(J1)	1082,61	35,72	0	0	8	229,73
Phi coh+age+sex P season*age(J1)	1083,10	36,20	0	0	15	215,75
Phi c+age+sex P season*age(J1)	1083,55	36,65	0	0	7	232,71
Phi coh+mark+age+sex P season*age(J1)	1084,21	37,32	0	0	16	214,77
Phi c*mark*age*sex P season*age(J1)	1088,67	41,78	0	0	13	225,48
Phi t+age(J1)+sex P season*age(J1)	1098,14	51,24	0	0	14	232,87
Phi t+sex P season*age(J1)	1103,54	56,65	0	0	13	240,35
Phi year*mark*age*sex P season*age(J1)	1106,34	59,44	0	0	49	164,49
Phi t P season*age(J1)	1118,28	71,39	0	0	12	257,17
Phi t*mark*age*sex P season*age(J1)	1124,52	77,63	0	0	69	135,29
Phi coh*mark*age*sex P season*age(J1)	1154,84	107,95	0	0	63	180,12
<i>P selection</i>						
Phi tcoh*mark*age*sex P season*age(J1)	1566,21	519,31	0	0	223	87,63
Phi tcoh*mark*age*sex P season*age(J1)*sex(J1)	1568,71	521,81	0	0	224	85,99
Phi tcoh*mark*age*sex P season*age(J1)*sex(Ad)	1573,62	526,73	0	0	225	86,74
Phi tcoh*mark*age*sex P season*age(J1)*sex	1576,16	529,27	0	0	226	85,11
Phi tcoh*mark*age*sex P season*age(J1=J2)*sex	1578,63	531,74	0	0	226	87,58
Phi tcoh*mark*age*sex P season*age*sex	1580,91	534,02	0	0	228	81,45
Phi tcoh*mark*age*sex P season*sex	1584,13	537,24	0	0	224	101,41
Phi tcoh*mark*age*sex P season*age(J2)*sex	1588,71	541,82	0	0	226	97,65
Phi tcoh*mark*age*sex P season*mark*age*sex	1607,47	560,58	0	0	236	73,71
Phi tcoh*mark*age*sex P c*mark*age*sex	1648,94	602,05	0	0	230	141,01
Phi tcoh*mark*age*sex P year*mark*age*sex	1771,88	724,99	0	0	264	108,87
Phi tcoh*mark*age*sex P t*mark*age*sex	1825,93	779,04	0	0	286	49,99
Phi tcoh*mark*age*sex P coh*mark*age*sex	1863,39	816,50	0	0	280	119,34
Phi tcoh*mark*age*sex P tcoh*mark*age*sex	2593,67	1546,70	0	0	396	31,97

Effects of climatic variables

The model including the effect of the annual mean of minimum temperatures on winter survival was the best model (AICc = 1042.98). On an AICc basis, the temperature covariate improved model parsimony, as compare to models without covariate ($\Delta\text{AICc} = 3.91$). However, the model including annual mean of precipitations and the additive model including annual mean of minimum temperatures and precipitation were very close in terms of AICc values ($\Delta\text{AICc} = 0.42$ and $\Delta\text{AICc} = 1.51$ respectively), suggesting that the three models are equally supported by the data (Burnham & Anderson 1998). ANODEV results indicated that both minimum winter temperatures and average precipitations level significantly explained the inter-annual variance in survival ($P < 0.01$ in both cases). However, the very small number of years (5) did not enable us to draw reliable conclusion regarding the effect of climatic variation on survival.

h. Matrix population dynamics model

Model Parameters

According to the survival parameters estimated previously, we defined the juvenile survival (S_1) as the probability that juvenile females born in spring (i.e., the ratio between the number of females born in spring and the total number of juveniles; $\gamma = 134/253 = 0.53$) survive during the summer ($S_{11s} = 0.64 \pm 0.06$; mean of survival rates (\pm S.E.) estimated with random effect model function in Mark program) and during the winter ($S_{11w} = 0.97 \pm 0.01$); and the probability that juvenile females born in summer (proportion of J2, $1 - \gamma = \gamma' = 0.47$) survive during the winter ($S_{12w} = 0.81 \pm 0.03$; Table 5). The global annual juvenile survival rate was therefore approximated according to these proportions, as $S_1 = \gamma * S_{11s} * S_{11w} + \gamma' * S_{12w}$. The adult female survival (S_2) was the probability that females survive the next 12-month period, i.e., during the summer ($S_{2s} = 0.73 \pm 0.05$) and during the winter ($S_{2w} = 0.97 \pm 0.01$); thus $S_2 = S_{2s} * S_{2w}$ (Table 5). Based on the five study years, the fecundity rate (F) was equal to 2.1 (Table 5). We assumed a 1:1 primary sex ratio ($r = 0.5$) at emergence and used estimates of adults and juveniles number (MNA) in 2004 as initial number because in 2003, the trapping effort was low.

The transition matrix (A) of the 2 age classes female life cycle was therefore:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & r \cdot F \\ S_1 & S_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 1.05 \\ 0.71 & 0.70 \end{bmatrix}$$

Table 5. Demographic parameters used in the female matrix population dynamics model.

Parameters	Notation	Composition	Value (± S.E)
Proportion of J1	γ		0.53
Proportion of J2	γ'	$\gamma' = 1 - \gamma$	0.47
Summer J1 survival	S_{11s}		0.64 ± 0.06
Winter J1 survival	S_{11w}		0.97 ± 0.01
Winter J2 survival	S_{12w}		0.81 ± 0.03
<i>Juvenile survival</i>	S_1	$S_1 = \gamma * S_{11s} * S_{11w} + \gamma' * S_{12w}$	0.71
Summer adult survival	S_{2s}		0.73 ± 0.05
Winter adult survival	S_{2w}		0.97 ± 0.01
<i>Adult survival</i>	S_2	$S_2 = S_{2s} * S_{2w}$	0.70
<i>Fecundity</i>	F		2.1
<i>Sex ratio</i>	R		0.50
<i>Initial number of adult (2004)</i>	N_a		77
<i>Initial number of juvenile (2004)</i>	N_j		69

Growth rate and elasticity estimates

The estimated asymptotic growth rate of the population of Siberian chipmunk was 1.28 and the generation time was 3.21 years. Population size projections on 10 years and abundances estimated with MNA method (from 2004 because in 2003 trapping effort was low) are presented in the Figure 12. Elasticity analysis indicated that the population growth rate was almost equitably sensitive to changes in the three main parameters (S_1 , S_2 , and F), although the elasticity to the adult survival rate was the greatest (0.38; Table 6).

If we considered the deterministic matrix model with male demographic parameters ($\gamma = 0.49$, $S_{11s} = 0.51 \pm 0.06$, $S_{11w} = 0.94 \pm 0.02$, $S_{12w} = 0.72 \pm 0.03$, $S_{2s} = 0.61 \pm 0.06$, $S_{2w} = 0.94 \pm 0.02$, $F = 3.2$, $N_j = 38$, $N_a = 31$), the estimated growth rate λ' was 1.31 (see discussion).

Table 6. Elasticities of the growth rate of the population of Siberian chipmunks to variations in fecundity rate (F) and survival probabilities of juveniles (S_1) adult (S_2). Elasticities represent the change in population growth rate given a proportional change in the trait.

Parameter	Elasticity
F	0.3117
S_1	0.3117
S_2	0.3766

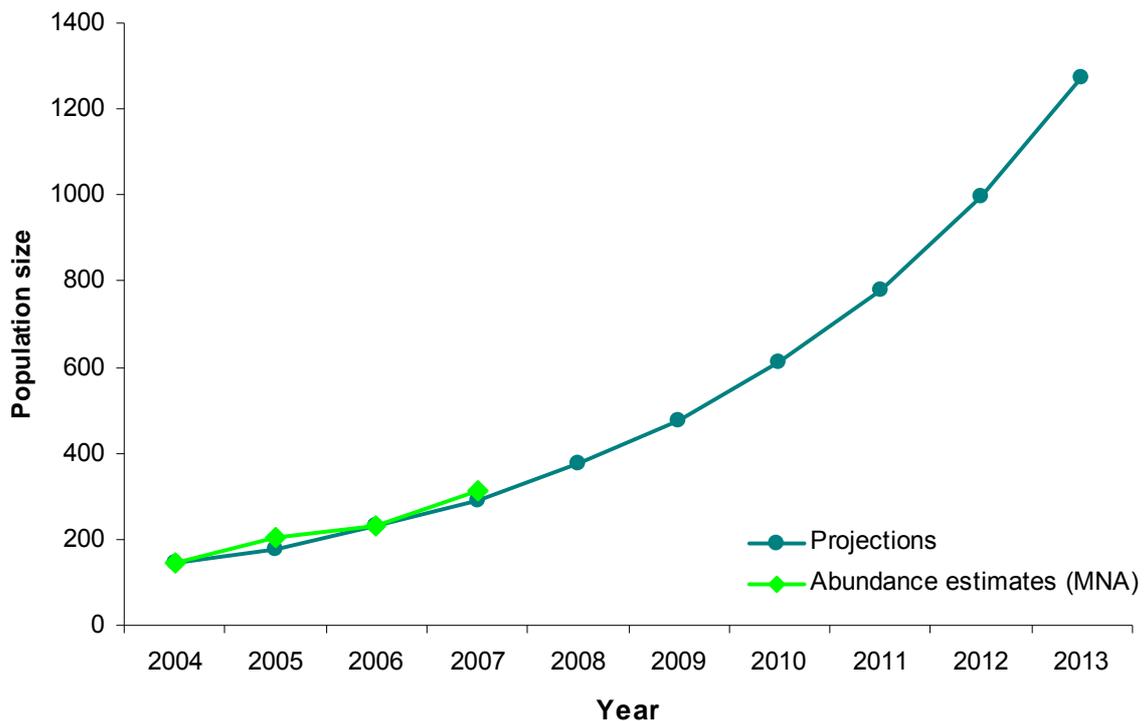


Figure 12. Projection of population size of Siberian chipmunks on 10 years based on a female post-breeding birth-pulse deterministic matrix model using ULM program and abundance estimated with MNA method according to CMR data

4. Discussion

Deterministic population dynamics of the Siberian chipmunk (female life cycle)

This is the first demographic analysis of a Siberian chipmunk population. Based on demographic parameters estimated from a 5-year CMR dataset, we uncovered a strong population increase ($\lambda = 1.28$). Since the species presents a promiscuous mating system (Marmet et al. in prep.-a), we assumed that the fertility and survival rates of females mostly drives the population dynamics (i.e., the availability of males for reproduction is not a limiting factor). Although this assumption is certainly reasonable at high or medium density, an explicit consideration of the stochastic dynamics of both males and females is required to assess population dynamics and viability at low density (Legendre et al. 1999, Bessa-Gomes et al. 2003, Bessa-Gomes et al. 2004). Anyway, since the use of female and male demographic parameters in the one-sex model led approximately to the same growth rate, we considered this growth rate as a good approximation to real population growth at equilibrium and for the densities actually observed.

Like any population, the Siberian chipmunk population's global dynamics are expected to be affected by any variation in birth, death, immigration and emigration rates (Skalski et al. 2005).

However, the various demographic parameters may have different influences on population dynamics, with some parameters influencing the population growth process more profoundly than others (Oli & Dobson 2003). Here, a preliminary elasticity analysis suggests that variations in fecundity, juvenile or adult survival would roughly have the same quantitative effect on population growth. In terms of management, it means that all parameters are equally important to consider. A further step will be to assess which parameters vary the most with environmental conditions. In the following parts, we attempt to describe the mechanisms responsible for the high observed population increase, with an emphasis on the variation of fecundity and survival rates with time and according to age and sex structure.

Variation in fecundity

The observed fecundity rate showed a slight increase over the 5 years of the study. Increasing fecundity rates reflect the ability of the population to reproduce in its new environment. We put in evidence two periods of reproduction per year. While the proportion of reproducing females and juvenile productivity varied between these two periods and among years, the

dates of the first reproduction period seemed to be more variable across years, as compared to the second period. Moreover, we showed that the occurrence of reproductive conditions in males and females was correlated with body mass, particularly during the first reproductive period, with heaviest individuals having a higher probability of becoming potentially breeders. The first mating period seemed to occur at hibernation emergence time, with males emerging before females. It is nevertheless important to note that the hibernation pattern based on trapping data is hardly interpretable because we must do the assumption that when individuals emerge from hibernation, they are at once trappable. However, typically in ground-dwelling squirrels, males emerge before females to maximise their access to sexually receptive females (Michener 1984), and the same pattern was observed in a native Siberian chipmunk in Japan (Kawamichi 1989).

In small mammals, fecundity is known to be influenced by several factors as population density, stress response, predation risk, food availability, or the action of puberty-delaying pheromones (see Oli & Dobson 2001). Unfortunately, we did not have enough data to assess the possible effects of these factors on population density. However, by comparing years, we can formulate some assumptions. In 2006, the observed fecundity rate was much lower than for the other study years. This was the consequence of the particularly low number of lactating females and number of juveniles produced. Interestingly, that the average body mass of males and females (which we demonstrated to influence the occurrence of reproduction) was especially low for this year during the first reproduction period.

Thus, we can hypothesis that in 2006, environmental conditions as food availability stopped individuals from being breeder. Moreover, it seems that for this year individuals emerged from hibernation later than the other years and that adult estimated abundances were high. We can hypothesise that the high adult density at emergence time has led to a high competition for food (density dependence effect) that could explain subsequent low juvenile productivity.

Survival

Very high survival rates, especially during winter, also explained the high population growth observed. Whatever the year and the season, females presented a higher survival than males and adult survival rates were higher than juvenile survival rates. This discrepancy among sexes explains the significantly biased sex ratio in favour of females. When comparing years, for all age and sex classes, the summer survival rate increased (except in 2006), and winter survival rates tended to increase, especially during the 2006-2007 winter. During the active

season, mortality was much stronger than during overwinter, as observed in the European ground squirrels (*Spermophilus citellus*; Hoffmann et al. 1997).

In small mammals, survivorship can be influenced by extrinsic factors such as weather, disease, predation or food availability as well as by intrinsic factors such as age, sex and reproductive stage (Farand et al. 2002, Pryde et al. 2005, Wauters et al. 2008). During hibernation, we observed a relationship between survival rates and climatic variables (minimum temperatures and precipitation values). It seems that rougher climatic conditions can alter survival rates for all age and sex classes but we need more years to confirm this tendency.

Interestingly, we observed that lower survival rates in 2006 than in other years, in agreement with the lower average body mass and fecundity rate recorded for this year. No environmental parameters are available to explain this pattern but there is evidence of substantial variability between years. One possible explanation for this pattern is that the high abundance in adult at the beginning of 2006 was responsible for the high adult mortality rate (as noted previously, few juveniles emerged this year during spring, so we could not consider the summer juvenile survival). Because of this high density in adult chipmunks, food amount could have not been sufficient. Food availability is known to be an important factor in the regulation of terrestrial vertebrates (Dobson 1995).

Caveats

In this kind of analysis, several factors may influence the precision of parameter estimates. In our case, the first problem was interannual heterogeneity (number of traps used and length of sessions). However, from 2005 to 2007, the trapping effort was constant and no effect was observed in seasonal variations of chipmunk abundance between the five years.

Border effect may also influence estimates. In this study, we took into account, all trapped individuals, without concern of residence status, migration or dispersal rate, so in each year, new adults were trapped. The population was evidently open and it was not possible to monitor the 3,200 ha of the forest. However, we do not consider this a serious bias in our data because of the high site-fidelity of the adult Siberian chipmunk after establishment (Marmet et al. in prep.-b) and the tendency of juveniles to disperse on short distance (Marmet & Chapuis in prep.).

We used minimum number alive method (MNA) to estimate abundances in order to assess variation in population size. This method uses information from previous and subsequent capture sessions to assess the population at each point in longitudinal study; therefore, it is

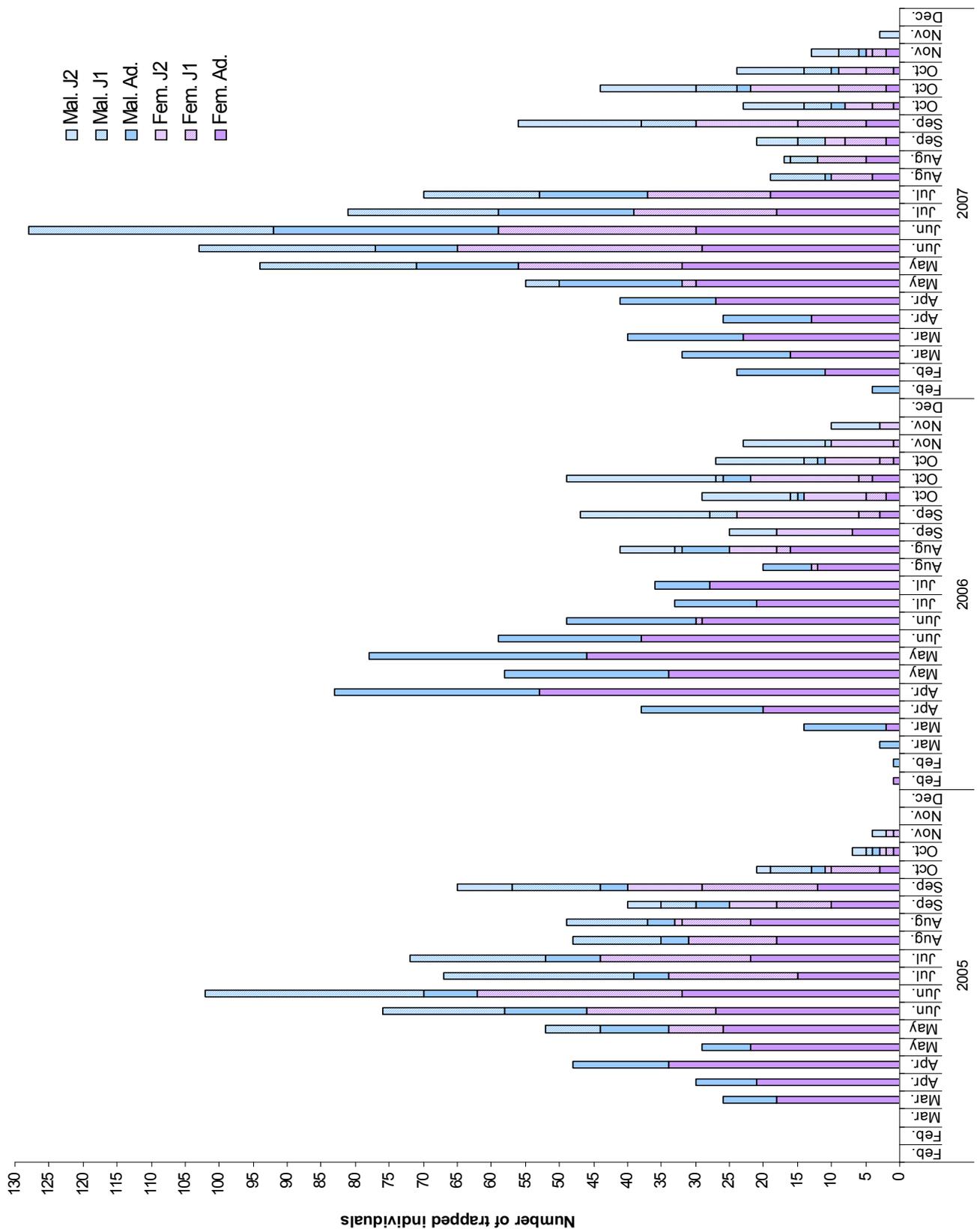
subject to negative bias that is greatest at the beginning and end of the study and least in the middle (Pocock et al. 2004), as we could observe in 2003 and 2007. Pocock et al. (2004) considered that if indices are used to assess population size, then the number of individuals captured should be chosen in preference to MNA. However, in our case, MNA was preferable because it took into account individuals not captured but alive, especially during hibernation. A further step will be to estimate real abundances with robust design method as implemented in the program Mark (White & Burnham 1999). This method assumes that populations are open between primary sampling periods but closed within secondary sampling periods, which permits estimation of temporary emigration from a sampling area. Although this model is complicated, it brings more biological reality to the analysis of population dynamics.

Our original sampling design consisted of 91 capture sessions (from February/March to October/November/December according to year). For the purpose of survival estimation, we restricted our dataset to two occasions in each year, which implied important loss of information. However, this choice was made to find a compromise between the respect of the assumption of the statistical model and the optimization of data use.

Implications for conservation

This study could be useful in the investigation of management plans on several points. First, we identified the invasion process stage of the population of Siberian chipmunk. In the light of the results, we can confirm that this exotic chipmunk was naturalized (*sensu* Richardson et al. 2000). The population reproduced consistently (generally two periods of reproduction per year) and survival rates were high especially during hibernation. Thus, the population increased, despite the presence of several predators (as the Domestic cat, the Red fox, the Least weasel, or the Common buzzard), competitors (the Red squirrel *Sciurus vulgaris*, the Bank vole *Myodes [Clethrionomys] glareolus* or the Wood mouse *Apodemus sylvaticus*) or parasites (Pisanu et al. 2007, Vourc'h et al. 2007, Beaucournu et al. 2008, Pisanu et al. 2008, Pisanu et al. in press) which could influence its establishment. However, we underlined previously that several factors could limit the growth as the food availability. Secondly, we determined how the Siberian chipmunk established in a new habitat, here, in a French suburban forest, by identifying which life history traits contribute the most to this process. With preliminary matrix population dynamics model we determined that both fecundity and survival influence the growth rate, with a tendency to greatest influence of the adult survival. Finally, by identifying characteristics of introduced species that allow to establishment we contribute to the wide knowledge of biological invasions.

Annexe 1. Number of Siberian chipmunks trapped during two trapping sessions (3 and 5 days) per month in 2005 (from March to November), 2006 (from February to December) and 2007 (from February to November) according to age and sex classes.



IV. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION



Article en preparation pour Molecular Ecology sous le titre “Reproductive biology of the Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*), an introduced species in a French suburban forest.”
Julie Marmet^a, Jean-Louis Chapuis^a, Virginie Delmas^b, Gwenaël Jacob^c, and Emmanuelle Baudry^c.

^aMuséum National d’Histoire Naturelle, Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité, UMR 5173 MNHN-CNRS-P6, 61 rue Buffon, F-75005 Paris, France.

^bCentre d’Etudes Biologiques de Chizé, CNRS-UPR 1934, F-79360 Beauvoir-sur-Niort, France

^cLaboratoire Ecologie, Systématique et Evolution, CNRS-UMR 8079, Université Paris-Sud, F-91405 Orsay Cedex, France

Abstract

Mating system, multiple paternity occurrence and several factors that can influence the reproductive success were studied in a population of Siberian chipmunk *Tamias sibiricus*, a species introduced in French suburban forests since the 70’s. Little is known about its reproductive biology whereas this is an important component of the ability of an introduced population to establish and spread. We used trapping and genetic data and assigned parentage for juveniles from the population of the forest of Sénart in 2006, using 9 microsatellite loci. We assigned both parents for 41.7% of juveniles at > 80% confidence, revealing a promiscuous mating system and provide strong evidence for multiplepaternity litters. Factors affecting reproductive success were identified: it increased with the size of the area frequented (home range index) for both sexes; in females, age and body mass effect (in interaction) were also noted. Flexibility in the reproductive pattern described here lead to a better understanding of the naturalization process that occurred in this population.

Key words: introduced species, microsattelites, multipaternity, promiscuous system, reproductive success, *Tamias sibiricus*

1. Introduction

Reproductive behaviour is perhaps one of the more relevant aspects to study in conservation biology because this is directly related to population dynamics (Quader 2005). In the context of introduced species, it is thus important to study the mating system and the reproductive success of species because these biological characteristics could directly influence the ability of populations to establish and spread, and can reveal adaptation to the variety of new environmental conditions (Holway & Suarez 1999). To date, behavioral characteristics of introduced species are yet poorly known while the plasticity of these traits could be useful to understand how and why introduction of species would be successful.

Among reproductive behaviours, the mating system and the reproductive success are commonly studied. The mating system is the ways in which individuals of both sexes interact for the purpose of reproduction (Clutton-Brock 1989). According to Emlen and Oring (Emlen & Oring 1977), it refers to the number of mates acquired, the manner of mate acquisition, the presence and characteristics of any pair bonds, and the patterns of parental care provided by each sex. It is commonly argued that variation in reproductive success is similar in the two sexes in monogamous species but is greater among males than females in species with promiscuous or polygynous mating systems (Clutton-Brock 1988). To maximise their reproductive success, males and females use different strategies; in general, females have lower reproductive rates because they tend to show higher levels of investment in offspring, whereas males tend to invest less in offspring, their reproductive rates are higher, and their reproductive success is determined mainly by the number of females they are able to fertilise (Clutton-Brock 1988). In mammals, reproductive success depends on environmental and demographic factors that influence production and survival of offspring (Clutton-Brock 1988). Most tree squirrels and chipmunks have a promiscuous mating system (both males and females mate with multiple partners) involving intense male-male competition for access to estrous females (Elliott 1978, Koprowski 1998, Schulte-Hostedde et al. 2004). In the Yellowpine chipmunk *Tamias amoenus*, male and female mate with multiple partners and multiple paternity have been described (Schulte-Hostedde et al. 2004). Some studies have identified the traits that influence the reproductive success in squirrels. Influences might come from environmental factors like weather (e.g., Murie & Harris 1982; *Spermophilus beldingi*, Morton & Sherman 1978; *Spermophilus townsendii*, Neuhaus et al. 1999), food availability (e.g., *Spermophilus parryii* Hubbs & Boonstra 1997), population density (e.g., *Sciurus*

vulgaris Wauters & Lens 1995), body condition (e.g., *Spermophilus columbianus* King et al. 1991) or age (e.g., *Tamiasciurus hudsonicus* Becker et al. 1998).

The aim of this study was primarily to document the reproductive biology of the Siberian chipmunk *Tamias sibiricus*, Laxmann 1769 (Rodentia: Sciuridae), an exotic squirrel introduced in France. Originally distributed from the North-East of Europe until the Bering Strait and in the East of Asia (China, Korea, Japan; Ognev 1940, Obolenskaya 2007), it was imported into France from Korea, during the late 1960s. Sold as pet, some individuals were accidentally or voluntarily released in suburban woody areas in Ile-de-France and Picardie (Chapuis 2005). Since the late 1970s, eleven naturalized populations (*sensu* Richardson et al. 2000) were reported (Chapuis 2005, Marmet & Chapuis 2007). To date, consequences of the introductions of Siberian chipmunks in occidental european forests are poorly known (Riegel 2000), moreover their biology and ecology stay few documented (Ognev 1940, Kawamichi 1980, Kawamichi et al. 1987, Kawamichi 1989, Kawamichi & Kawamichi 1993, Kawamichi 1996;1999).

This ground-dwelling sciurid (80-120 g) is diurnal, solitary and sedentary. It uses a nest located principally in a burrow as a refuge, to stock food, to hibernate, to have litter, or sometimes for mating (Kawamichi 1989). Chipmunk forages more on the ground than in trees and hoards food in burrow and by scatter hoarding (Kawamichi 1980). Its diet consists mainly of seeds, buds, young leaves and animal matter (Kawamichi 1980). Mating system of Siberian chipmunk was not described whereas reproduction biology was by Kawamichi and Kawamichi (1993) from captive and free-ranging chipmunks in the native habitat in Japan, and by Blake and Gillett (1984) from captive individuals in Great Britain probably imported from Korea. According to these studies, females can bred from the age of 8 months, just after their first winter. The period of estrus lasts 1 day during which they can utter distinctive estrous calls. Juveniles are born after a gestation period about 31 days and remained in the nest at least 35 days. In Japan, Siberian chipmunks are in estrus only once from mid-April to the end of May, whereas mating occurred from mars until mid-September with two peaks of births (one in early spring and the other mid-summer) for the captive population in Great Britain.

Because female gives birth in hidden nest chambers, it is difficult to obtain information about litter sizes in natural conditions (Kawamichi & Kawamichi 1993). Similarly, obtaining data on male reproductive success is problematic in mammals because observations of copulations are rare in most species, and females of many species engaged in multiple mating. Therefore,

we used molecular techniques to assign parentage and to reveal multiple paternity (Queller et al. 1993, Hughes 1998).

The objective of this study was to use a combination of field (mark-recapture method) and genetic (polymorphic microsatellite) data to document the mating system of a free-ranging population of exotic Siberian chipmunks in a forest near Paris. We explored occurrence of multiple paternity in litters and investigated some factors, as age, body mass, living habitat and a home range index, that can affect male and female reproductive success. By comparing our results with available data in literature on free-ranging native and captive populations of Siberian chipmunk, we tried to detect potential plasticity of reproductive behaviours when this species is introduced in a new habitat. Finally, we discussed our results in context of the aptitude for reproduction of introduced species in relation with their capacities of spread and colonize new environments.

2. Methods

a. Study site and data collection

The Forest of Sénart is a 3,200 ha suburban forest located at 22 km of south-east of Paris (48°39'N, 02°29'E; 80 m a.s.l.). To limit the inconvenience of a large attendance by the public (about 3 million visitors each year), the study was carried out within a fenced area of 12 hectares, the Parc de la Faisanderie. On this site, Siberian chipmunks are present since the end of the 90's (G. Spagnol *pers. comm.*). However, first observations in the forest were carried out in the early 70's in the western part, at 5 km from the study site (Chapuis 2005). The park is occupied by an oak-hornbeam forest (CORINE Biotopes: 41.24; Bissardon et al. 1997). We can distinguish two sectors due to difference in vegetation cover: an "open" oak grove in the north (5 ha; herbaceous layer: 90%, shrubby layer: 5%, arborescent layer: 60%) and a "closed" oak-hornbeam grove in the south (5.5 ha; herbaceous layer: 10%, shrubby layer: 30%, arborescent layer: 90%). Stone walled buildings and lawn occupy the remaining 1.5 ha.

Trapping occurred in 2006 outside the hibernation period, from February to December, twice a month for 3 and 5 consecutive days. The trapping system consisted of 104 live traps (8x8x26 cm, H.B. Sherman Traps[®]) located with a GPS Leitz[®] (± 1 m). Traps were

distributed throughout the 12 ha study site and on the periphery increasing the trapping area up to 14 ha. Every day, traps were opened early in the morning, baited with a mixture of peanut butter and sunflower seeds, checked 4 times in the day and closed at the end of the afternoon.

Chipmunks captured for the first time were tagged with a subcutaneous transponder chip (PIT tag) and a numbered ear tag. For each individual, we took a hair sample and put it in 95% alcohol for conservation. At each capture, the chipmunk was weighed (± 1 g) and we noted in which habitat type the trapped occurred (“open” habitat, “closed” habitat, or at proximity to a “wall”). In order to assess the reproductive status of the chipmunks, we recorded for males testes as abdominal (non-reproductive) or scrotal (potentially reproductive). For females, we recorded vulva closed (non-reproductive) or opened (in estrus, potentially reproductive; according to Smith & Smith 1975), or lactating (breeder). After examination, chipmunk was released at the capture point. Using our field observations, trap histories and mean body mass curves per age obtained in previous year (from 2003 to 2006; Marmet et al. in prep-c), individuals were aged into several categories: spring cohort juvenile (J1), summer cohort juvenile (J2), one-year-old adult (“1 year”; i.e., trapped as juveniles the previous year), more than one-year-old adult (≥ 2 years) or undetermined, i.e., age ≥ 1 year, with undetermined age at the first capture.

b. Genetic methods

DNA was extracted from approximately 20 hairs per individual using the Qiagen Tissue Kit and following the manufacturer’s protocol for DNA extraction from tissue samples. DNA was eluted in 50 μ l AE buffer (Qiagen) and stored at -20°C .

Nine microsatellite markers were used to assess parentage. We tested 16 locus originally cloned from *Tamias striatus* (Peters et al. 2007) and 11 locus originally cloned from *Tamias amoenus* (Schulte-Hostedde et al. 2000) for amplification and polymorphism, using DNA obtained from ear tissue of 10 *T. sibiricus* chipmunks captured in Sénart forest. Nine loci (Table 1) amplified were polymorphic. Among those, primers specific for *T. sibiricus* were redesigned for 5 loci. The original primers were used for the 4 remaining locus, because specific primers could not be designed, usually because of the short size of the amplified fragment.

Table 1. Forward (F) and reverse (R) primers for amplification of microsatellites in *T. sibiricus*. Also listed are the total number of alleles and observed heterozygosity at each locus. Ref 1: Peters et al. 2007; Ref 2: Schulte-Hostedde et al. 2000

Locus name	Ref	Sequences 5'–3'	Allele number	Ho
EuAm94	1	F TGGCTCAGTTTTTCAGTTTT R ATCTCAAAGCCATCAAGAGTTT	8	0.33
EuAm41	1	F ATTCAGGCTCCAGAAAAACAAA R TCTGCCCCAGAGATATTGATCT	5	0.36
EuAm35	1	F ATCCGTTTAGTCTGTTATGTCTCA R TTTAATCTAAAGGACAACAATTGC	7	0.79
EuAm108sib *	1	F GTCTCTAACAATTTGAACAA R CATGTTTGGGMGTGGTCATG	5	0.71
EuAm138	1	F AATGTATGCTAGAGTGCCAC R TTTTCTAGAGACACAAAAATTTAG	6	0.74
Chip14sib *	2	F TCAAGAAATACTTGGTAAGATGGAG R TTGTTTACGAGATCTTCATTTACAG	4	0.51
Chip31sib *	2	F ATGGAACAACAGCCTACCAG R TTAAACCCCTTACCCCTTTG	5	0.59
Chip32sib *	2	F TGTCCTAAACTTAGGTAGTTT R CTCAGTAACTTAGCAAGACC	4	0.05
Chip205sib *	2	F TGTGCCTAGAGTCAGTGAATGG R CACATTTCCAGTTTTCTTTGGAG	6	0.54

* Locus whose primers were redesigned for *T. sibiricus*, as indicated by the suffix *sib*

We amplified the nine microsatellite loci in two 10 μ L polymerase chain reactions (PCR) multiplexes contained five and four markers, labeled with fluorescent dyes FAM, VIC, NED or PET. All PCRs contained 1x Multiplex Master Mix (Qiagen). The amount of marker used varied between markers from 0.1 to 0.3 μ M. PCR conditions were as follow: 15 min at 94°C for DNA denaturation, 35 cycles of (30 sec denaturation at 94°C, 3 min hybridization at 54°C and 30 sec elongation at 72°C) and a final elongation step of 15 min at 72°C. PCR products were mixed with an internal size standard and analyzed using an ABI 3700 capillary DNA sequencer (Applied Biosystems). We calculated the size of the microsatellite alleles using Genescan and Genemapper software (Applied Biosystems).

Duplicate analysis performed on 96 individuals showed a low overall error rate: one allelic dropout was observed at one locus for one individual, i.e., an error rate of 0.12%. To take into account other possible type of errors, we assumed an overall conservative error rate of 2 % in

the final genotypes. Most loci showed moderate variation with a mean allele number of 5.5 and mean heterozygosity levels of 0.62 (Table 1). The overall amplification success was 94.3 % and all individuals included in the analyses were scored for a minimum of five loci. Three candidate fathers and one candidate mother were excluded from analyses because of this criterion.

c. Parentage analyses

We used the program CERVUS (Marshall et al. 1998, Kalinowski et al. 2007) to identify parent-offspring trios when possible. CERVUS uses a likelihood-based approach to assign parentage, combined with simulation of parentage analysis to determine the confidence of parentage assignments. Using this approach, parent pair assignment analyses were conducted for all the juveniles of the population using strict (95%) and relaxed (80%) levels of statistical confidence. Simulations were based on 10,000 cycles, a genotyping error rate of 0.020, and allowing individuals to be missing data for up to three loci.

Parentage test were designed to take into account the spatial structure of chipmunk life cycle. Because most juveniles were captured at least once before dispersal and mating in chipmunks usually takes place between a male and a female with overlapping home ranges (Marmet et al. in prep.-b), in a first step, males and females were only considered as candidate parents for a juvenile if their home ranges overlapped those of the juvenile, i.e., if they were captured at least once in the same trap. Thus, we got a typical candidate file of about 5 adult males (range 1 to 13) and 5 adult females (range 1 to 14). We assigned the couples with the highest significant likelihood value as candidate parents. To take into account cases where a juvenile dispersed before its first capture, we then performed a second parentage analysis including all adults as potential parents. In this second step, males and females were assigned as parents of a juvenile only if their likelihood values were significant and higher than those obtained for candidate parents in the first step. If a parent pair could not be assigned at the issue of these analyses, then we assigned either maternity or paternity alone, using the same two steps method. This hierarchical approach to assign parentage insures a higher assignation power while still allowing correct assignation for the few juveniles that were only captured after their dispersal.

d. Statistical analysis

Parentage was inferred for all juveniles trapped in the study site in 2006. We used these inferences to estimate the annual reproductive success of the adults, defined as their genetically detected number of offspring. To examine the relationship between annual reproductive success and several attributes of adults, we used Generalized Linear Models and type III *F*-tests (McCullagh & Nelder 1989). We separately analyzed male and female because of the sexual differences in movement pattern and mating opportunities. We assumed a negative binomial data distribution and a log-link function as the error distribution. The models included an estimation of the scale parameter to take into account the data overdispersion. A backward stepwise procedure was used to select minimal models according to the Akaike information criteria (AIC) for model comparison (Burnham & Anderson 1998). The tested factors were the heterozygosity (proportion of heterozygous loci), the age class (1 year, ≥ 1 year, i.e., undetermined, and ≥ 2 years), the habitat where the chipmunk was more often trapped (“open”, “closed” or “wall”), the number of different traps visited (an index of home range size), and the mean body mass (mass observed in May-June, during the second mating period) defined as individual covariate. All two-way interactions were also tested. Statistical analyses were performed using R 2.7.1 software R (Development Core Team, 2007).

3. Results

During the study period in 2006, we trapped a total of 238 chipmunks (adults: 74 females and 49 males; juveniles: 47 females and 58 males; undetermined: 2 females and 8 males) and recorded 1,856 captures and recaptures. Two periods of emergence of young were observed; the first from mid-June ($N = 11$ juveniles “J1”; hereafter called first cohort) and the second from mid-August ($N = 94$ juveniles “J2”; hereafter called second cohort, and $N = 3$ juveniles of undetermined cohort).

Hair samples were collected from 228 individuals, 120 adults and 108 juveniles (Table 2).

Table 2. Number of Siberian chipmunks sampled in 2006 for genetical analysis, by age class and sex.

Age class		Number of sampled chipmunks	
		Female	Male
Adult	1 year	26	20
	≥ 1 year (und.)	28	10
	≥ 2 years	18	18
	<i>Total</i>	72	48
Juvenile	J1	5	6
	J2	42	52
	J1 or J2	0	3
	<i>Total</i>	47	61

a. Reproductive periods

Using the bimonthly field observations, we observed two periods of reproduction. According to occurrence of estrus in females, mating occurred from March to April and, from end of May to early July. Considering lactational conditions, we observed that during the first period (from March to end of May) 4% of the trapped females ($n = 69$) were considered as breeder and 67% as non-breeder; the 29% remaining were females trapped too early in the period to assess breeder condition. During the second period (from the end of June to November), 57% of females trapped ($n = 44$) were considered as breeder whereas none was considered as non-breeder (43% females with undetermined condition). Only one female was breeder two times during the year. According to the size of testes, all males trapped except one ($n = 49$) appeared to be potentially reproductive from mid-February to the end of August but the two peaks observed in females were not distinguished.

b. Mating system

Parentage was inferred for all juveniles captured in the study location in 2006. Overall, 45 of 108 juveniles (41.7%) were assigned to a parent pair with $> 80\%$ confidence. Paternity or maternity alone with $> 80\%$ confidence could be respectively assigned for a further 26 and 21 juveniles. The total number of paternity and maternity assignment were hence respectively 71 (65.7%) and 66 (61.1%).

The 45 juveniles, for which both parents were assigned, were produced by 34 different parent pairs, with some males and females contributing to more than one of the pairs. Our data show that *T. sibiricus* males are highly polygynous. Twenty-three different males sired the 45 juveniles. Among those, of the 9 fathers that produced at least 2 known-maternity offspring, 7 (77%) sired them with 2 or more different females (range 2–4). Similarly, polyandry level seems very high in females. The 46 juveniles with both parents known were produced by 27 different females. Among those, of the 9 mothers that produced at least 2 known-paternity offspring, 7 (77%) produced them with 2 different males. No female was assigned juveniles from the two cohorts.

c. Factors influencing reproductive success

For females ($n = 71$), we found a significant effect of the number of visited traps on reproductive success ($P = 0.0488$), and also an effect in interaction with the age class ($P = 0.0258$; Table 3a): the reproductive success increased with the number of different traps visited especially in ≥ 2 years old females (Fig. 1a). We found also a significant effect of body mass but only in interaction with age class ($P = 0.0064$): the reproductive success increased with the body mass in ≥ 2 years old females (Fig. 1b). Finally, we found a single effect of age on reproductive success ($P = 0.0056$); surprisingly, one year old females produced more young than older females (post-hoc test: 1 year vs. ≥ 2 years; $F_{1,41} = 10.94$, $P = 0.002$).

For males ($n = 45$), in the final model, we only found a highly significant ($P = 0.0007$) and positive effect of the number of different traps visited by males on their annual reproductive success (Table 3b). A significant effect of age ($P = 0.0421$) was also detected but a post-hoc test showed that only the age classes 1 year and ≥ 1 year (undetermined class) were significantly different, suggesting that this effect is an artefact from our dataset. There was no significant effect of other simple factors or two-way interactions.

Table 3. Generalized Linear Model tests of the relationship between several attributes and annual reproductive success of female (a) and male (b) Siberian chipmunks. Statistical tests are type III *F*-tests. Mass: mean annual body mass; Habitat: living habitat (“open”, “closed” or “wall”); Age: age class (1 year, ≥ 2 years or ≥ 1 year, undetermined age); Traps: number of different traps visited; Heterozygosity: heterozygosity levels.

a. Females

Effects	<i>Tests</i>	P-value
Mass	$F_{1,41} = 1.29$	0.2626
Habitat	$F_{2,41} = 2.08$	0.1378
Age	$F_{2,41} = 5.91$	0.0056
Traps	$F_{1,41} = 4.12$	0.0488
Heterozygosity	$F_{1,41} = 2.91$	0.0954
Mass \times Age	$F_{2,41} = 5.73$	0.0064
Age \times Traps	$F_{2,41} = 4.01$	0.0258

b. Males

Effects	<i>Tests</i>	P-value
Mass	$F_{1,31} = 1.01$	0.3236
Habitat	$F_{2,31} = 0.38$	0.5441
Age	$F_{2,31} = 3.51$	0.0421
Traps	$F_{1,31} = 14.24$	0.0007
Heterozygosity	$F_{1,31} = 2.41$	0.1310

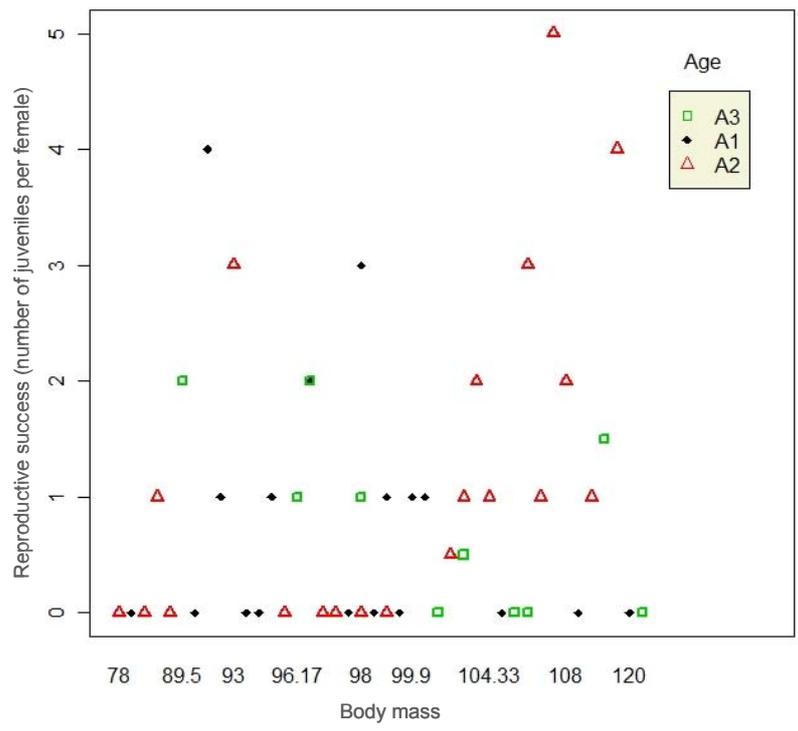
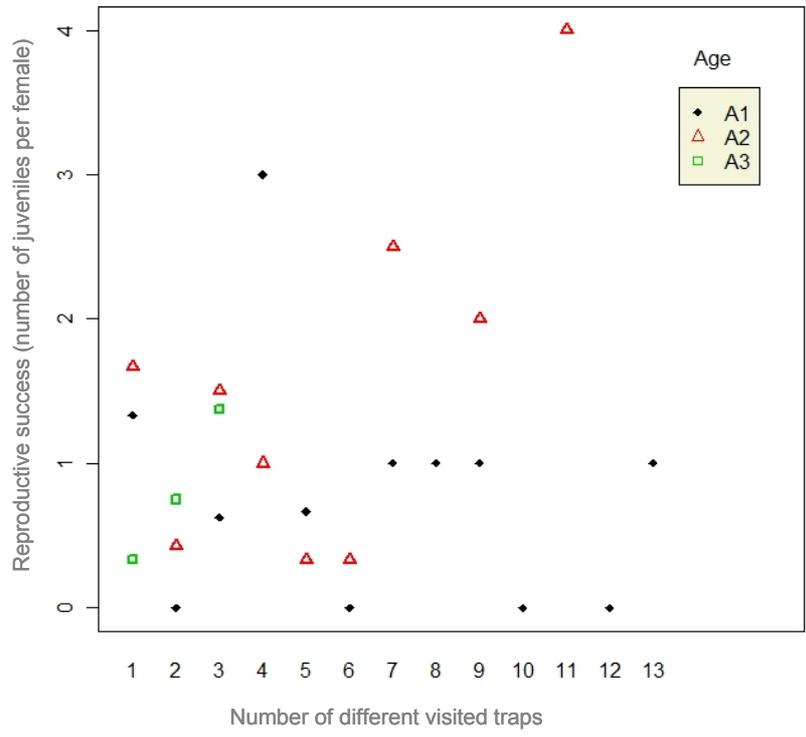


Figure. 1 Reproductive success of female Siberian chipmunks in 2006 according to the number of different visited traps (a) and body mass (b).

4. Discussion

This study documents the mating system of the Siberian chipmunk in a French suburban forest where it was introduced, using field data and 9 microsatellite loci for parentage assignment, in 2006. To date, the reproduction biology of Siberian chipmunk was little studied in its native or introducing environments (Blake & Gillett 1984, Kawamichi & Kawamichi 1993).

In the present study, we were able to respectively assign paternity and maternity for 65.7% and 61.1% of the juvenile chipmunks, while 41.7% of juveniles had both parents assigned. These relatively low levels of assignment appear to be due to insufficient genetic data, but also to the absence of the true parents in our dataset: for many juveniles, only parent pairs with negative likelihood (thus all unlikely to be the true parents) were present in our sampling. Because of the high trappability of chipmunks and our high capture effort, we expected that the majority of the individuals present on the site were trapped at least once during the year. Thus, we expected that the real parents of the juveniles were almost always present in our sampling. Nevertheless, the study site is not closed and limited to 14 ha, moreover, natal dispersal at short and long distance occurred in this population (Marmet & Chapuis in prep.); thus, some of the sampled juveniles may be born outside the study site and thus have parents that live outside the study site and were never captured.

Mating system

Our results suggest that both polygyny and polyandry are very frequent in Siberian chipmunk, even if we were not able to accurately estimate their rates. We can thus affirm that *T. sibiricus* has a promiscuous mating system, as it is frequently observed in many ground dwelling and tree squirrels species (e.g., *Tamias striatus*, Elliott 1978; *Tamias amoenus*, Schulte-Hostedde et al. 2004; *Spermophilus columbianus*, Murie 1995; *Spermophilus beecheyi*, Boellstorff et al. 1994; and see Koprowski 2007). We also provided evidence that multiple-paternity occurs within litters, as this is the case for other squirrel species like *Tamias amoenus* (Schulte-Hostedde et al. 2004), *Spermophilus beecheyi* (Boellstorff et al. 1994) or *Spermophilus beldingi* (Hanken & Sherman 1981).

More particularly, we observed that polygyny occurs in males. This confirms the hypothesis from a study on space occupation, where polygyny was suspected on the basis of the extensive inter-sexual home range overlap showed by males (Marmet et al. in prep.-b).

Regarding females, polyandry could be related to the fact that male do not defend a territory but only their burrow (Kawamichi et al. 1987). Male chipmunks are thus unable to monopolize access to females, like it is also described for most of solitary mammals (Emlen & Oring 1977, Clutton-Brock 1989). Polyandry could also be due to the fact that females emit estrus calls when they are receptive (only one day per reproductive period; Blake & Gillett 1984, Kawamichi & Kawamichi 1993). This behaviour probably increases contact with potential mates, leading to higher rates of polyandry, and thus increasing success of fertilizing and genetic variation in offspring, as it was observed in tree squirrels (Koprowski 1998).

According to Legendre et al. (1999) who modelled the influence of mating system on extinction risk in small populations, polygynous mating leads to a lower extinction risk than does monogamous mating. They explained that in monogamous mating systems, when random fluctuations lead to fewer males than females, unpaired females do not reproduce, while in the polygynous mating system, all females reproduce. We can thus suppose that the promiscuous system of the Siberian chipmunk contributed to limit the extinction probability of their population during stochastic events, such as at the beginning of establishment of a population. A critical concern in conservation biology is also the genetically effective population size (NE). It is generally accepted that as NE decreases, the chances of species extinction increases. The mating system influences NE by its effect on the breeding sex ratio and on the distribution of reproduction (Nunney 1993, Parker & Waite 1997). Polyandrous mating is thought to increase NE compared to monogamous mating, leading to a greater genetic diversity. This would in turn increases the probability that a new population persists and enhances the ability of the population to evolve in its new environment (Sakai et al. 2001). Thus, the promiscuous system of the Siberian chipmunk could augment its probability of establishment in new environments.

Reproductive period

Using trapping data, we observed two unequal successive periods of reproduction in the year. Disparity was observed in the proportion of breeder females leading to a number of emerging young higher in summer than in spring. According to other results collected in this same studied population since 2003, two cohorts per year were already observed; however, the juvenile productivity presented some variation between cohort and years, particularly in 2006 where the first cohort was almost missing (Marmet et al. in prep.-c). In Japan, only one reproductive period was observed in Siberian chipmunks (Kawamichi & Kawamichi 1993). In contrast, 2 litters per year were observed in captive individuals studied in Great Britain, with

breeding occurrence during the second period lower than during the first period (Blake & Gillett 1984).

Based on all these results and observations, it seems that chipmunks are able to adapt their investment in the two reproductive periods of the year according to environmental conditions. The occurrence of only one cohort observed in the native population is possibly due to the fact that in Japan, annual activity period of chipmunks is shorter than in Europe, because of the harsher climatic conditions. This flexibility in the reproduction pattern could favour adaptation to a variety of environmental conditions, which can be a great advantage for establishment and spread after introduction in a new habitat (Sexton et al. 2002).

Moreover, we observed that some females can reproduce twice a year (see also Marmet et al. in prep.-c) as it was observed in captive individuals and also described in Eastern chipmunk free-ranging population (Pidduck & Falls 1973). This confirms the existence of a trade-off for females between the two reproductive periods.

Factors influencing reproductive success

For the study population, we have just seen that the number of juveniles produced in the first reproductive period was very low compared to the second period in the same year. We hypothesized that some extrinsic factors could influence the ability of female to reproduce without concern of age class, body mass, home range size, or living habitat. Several hypotheses may be proposed to explain it, as an effect of population density, or food availability, which are known to influence the reproductive success in other squirrel species (Wauters & Lens 1995). Nevertheless, we will need more observation data to understand this kind of underlying processes.

Our datasets obtained from trapping events allowed us to analyse effects of some biological and environmental factors in order to improve our knowledge of conditions required to maximise reproductive success within a year. First of all, reproductive success of male and female Siberian chipmunks appeared not affected in the same way.

For females, we put in evidence that individuals frequenting a greater number of different traps, i.e., having a larger home range index, had a better reproductive success. This effect occurred also in interaction with age; effect occurring especially in older females (≥ 2 years old). It was already showed that distribution of food resources is the main factor that defines home range use in female Eastern chipmunk *Tamias striatus*, a species closed to the Siberian chipmunk (Martinsen 1968, Yahner 1978, Bowers & Carr 1992). As we know reproduction is constrained by food resources, females should adjust space use in relation to food availability

to maximize reproductive success, as it was observed in other rodent species (Jonsson et al. 2002). We also found a significant and positive effect of body mass on reproductive success of females which differed between age classes; it seems that body mass effect occurred especially in older females (≥ 2 years old). These results are in accordance with female's reproductive success that commonly increases with body condition (see Clutton-Brock 1988), as it was observed in Sciurid as *Tamias amoenus* (Schulte-Hostedde et al. 2002), *Spermophilus richardsonii*, (Dobson & Michener 1995) or *Spermophilus columbianus* (Dobson et al. 1999). According to our results, an age effect on reproductive success was also observed without interaction with others factors. Surprisingly, we observed that one year old females have a better reproductive success than older females. This results are in opposite of previous effects and of that is commonly observed in mammals: reproductive success increase after the first breeding attempt (Clutton-Brock 1988). Blake and Gillett (1984) observed from captive Siberian chipmunks, that females significantly had smaller litters in their first year of breeding than in later years. Several aspects allow to carefully interpreting this result. First, we were not able to age all individuals, so the age class ≥ 1 year (undetermined age) composed of individuals from the two other age classes could affect statistical analysis. Secondly, age effect on reproductive success in interaction with body mass or number of different traps visited leads to contrary results.

For males, only the home range size index (i.e., number of different traps visited by individuals) seemed to positively influence the reproductive success of chipmunks in our study. The reproductive strategies of male mammals are known to be strongly related to female spatial distribution and reproductive synchrony (Emlen & Oring 1977, Clutton-Brock 1989). Thus, home range size is an important component of reproductive success of males because it affected encounter rates with oestrous females (Fisher & Lara 1999, Koprowski 2007). By having large home range overlapping with those of females, male Siberian chipmunks increase access to neighbour females to mate, and so, increase their reproductive success. Moreover, other studies in tree squirrels have shown that male body mass is known to strongly influence priority of access to oestrous females, and can be related to age (Koprowski 1998). According to our results, there was no relationship between reproductive success and age or body mass of males. In our study, sex-ratio of adults was strongly biased in favour of females; moreover, Siberian chipmunk not defends a territory (Kawamichi et al. 1987). Thus, we can thus suppose that competition between males for mating was low that can explain in part the absence of body mass and age effect on reproductive success.

We tested for both sexes the effect of habitat kind on the reproductive success of Siberian chipmunk, but no influence was demonstrated. In its native range, Siberian chipmunks occupy a variety of habitats, including forested landscapes modified by clearcutting (Obolenskaya 2007). The introduced population studied here not seems to prefer a kind of habitat or forest opening for reproduction; however, we need to improve this study by considering more detailed habitat components to conclude.

Knowledge on environmental factors which influence reproductive success, as food availability, will be useful if we need to manage this introduced population in the future; for that, we need to dispose of several years and increase the sample size.

V. MODE D'OCCUPATION DE L'ESPACE



Article soumis à European Journal of Wildlife Research sous le nom “Home range, range overlap and site fidelity of introduced Siberian chipmunks in a French suburban forest” Julie Marmet, Benoît Pisanu, and Jean-Louis Chapuis.

Muséum National d’Histoire Naturelle, Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité, UMR 5173 MNHN-CNRS-P6, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Abstract

Home range size, range overlap and multiyear site fidelity were investigated for introduced Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus*) in a French suburban forest from bimonthly trapping sessions for four years (2004–2007). Annual home range sizes (100% Minimum Convex Polygon, \pm SE) were estimated from 39 trapping histories of 28 different adult residents. Males ($n = 13$, 1.86 ± 0.32 ha) had a home range 2.5 times larger than females ($n = 26$, 0.71 ± 0.08 ha); a male home range included significantly more trapping centers (arithmetic mean of capture locations) of females (5.5 ± 0.7) than of males (2.3 ± 0.5). Chipmunks exhibited strong multiyear site fidelity: mean distance between annual trapping centers of individuals trapped two successive years was small ($n = 82$, 26 ± 2 m) compared to greatest home range length (ranged from 36 to 281 m); overlap between annual home range sizes of residents was $84 \pm 5\%$ ($n = 11$). These results provide knowledge on the space occupation of this few known species and show that introduced chipmunks use their new habitat in a similar way than a population studied in its native area (Japan).

Key words: capture-mark-recapture, exotic chipmunk, home range, multiyear site fidelity, range overlap, *Tamias sibiricus*.

1. Introduction

The Siberian chipmunk *Tamias sibiricus* Laxmann, 1769 (Rodentia: Sciuridae) is a small ground-dwelling squirrel distributed originally from the North-East of Europe until the Bering Strait and in the East of Asia (China, Korea, Japan; Ognev 1940, Obolenskaya 2007). Several papers deal with the biology and ecology of this squirrel (Kawamichi 1980;1989, Kawamichi & Kawamichi 1993, Kawamichi 1996;1999), in Japan; (Ognev 1940, Obolenskaya 2007), in Russia). In its native area, Siberian chipmunk lives in different habitats extending from continental Siberia to temperate regions of Asia (Ognev 1940, Obolenskaya 2007). Diurnal, solitary, and sedentary, this rodent use a nest located principally in a burrow, consisting simply of one entrance, one tunnel, and one nest chamber, where it also hibernates (Kawamichi 1989). It frequently changes nest but within the same home range, which is inferior to one hectare in forest or dense bushy areas; high overlap exists between the genders throughout the active seasons (Kawamichi 1996). Chipmunk diet consists mainly of seeds, buds, young leaves and animal matter; they forage more on the ground than on trees and store food in nest and by scatter hoarding (Kawamichi 1980).

Sold in pet shops of Europe in the 1960s, this squirrel was accidentally or intentionally released in forests in Belgium, Germany, Austria, the Netherlands, Italy, and Switzerland (see Chapuis 2005). In France, the Siberian chipmunk was found naturalized (*sensu* Richardson et al. 2000) since the late 1970s. In 2007, eleven populations have been recorded in wooded suburban areas of the Ile-de-France and Picardie (Chapuis 2005, Marmet & Chapuis 2007). Consequences of Siberian chipmunks' introduction in European forests are poorly documented (Riegel et al. 2000). In 2004, a research programme was launched in order to study the ecology of this species, its ability to colonize new habitats and its potential impact on the ecosystems and human health (Chapuis 2005).

Behavioral characteristics of introduced species are poorly known. Native and introduced populations provide contrasted situations to study the plasticity of behavioural traits, involved in colonization and establishment processes (Holway & Suarez 1999). Introduced species also offer significant opportunities to study basic knowledge in population biology (Holway & Suarez 1999). The study of spatial patterns may provide information on the behavioral component of a species spreading into a new habitat. Home range size (*sensu* Burt 1943) and range overlap provides information on the ability to use space and on the interactions between sexes, thus on the capacity for reproduction of the population (Emlen & Oring 1977, Wauters

& Dhonts 1992, Boellstorff & Owings 1995). The study of site fidelity informs on the capacity of adults to spread (Switzer 1993).

Taking advantage of trapping data collected from 2004 to 2007 using capture-mark-recapture method in a suburban forest near Paris, the main aims of this study were 1) to compare annual home range size of residents according to sex, 2) to analyse inter- and intra-sexual home range overlap, and 3) to assess annual site fidelity. The results of this study provide more knowledge about the ecology of Siberian chipmunk and especially on its spatial organization. We compare it to the most complete study only available from a native population of *T. sibiricus* in Hokkaido, Japan (Kawamichi 1996), in order to know if this established population shows modifications of its spacing behaviour.

2. Methods

a. Study site

The Forest of Sénart is a 3,200 ha suburban forest located 22 km South-East of Paris (48°39'N, 02°29'E; 80 m a.s.l.) in a temperate climate. To limit the inconvenience of a large attendance by the public (about three million visitors each year), the study was carried out within a fenced area of 12 hectares, the Parc de la Faisanderie (Fig. 1). In this park, Siberian chipmunks have been present since the end of the 1990's (G. Spagnol *pers. comm.*). However, first observations in the forest were carried out in the early 70's in the Western part, at 5 km from the site of monitoring (see Chapuis 2005). The pets which are at the origin of this population came from Korea (E. Baudry and A. Lissovsky unpublished).

The study site is occupied by an oak-hornbeam forest (CORINE Biotopes: 41.24; Bissardon et al. 1997), with cover more open in the Northern part (5 ha) than in the Southern part (5.5 ha). Stone walled buildings and lawns occupy the remaining 1.5 ha. The dominant tree species are pedunculate and sessile oaks (*Quercus robur*, *Q. petraea*) and European hornbeam (*Carpinus betulus*). Other species like common lime (*Tilia platyphyllos*), blackthorn (*Prunus spinosa*), wild cherry (*Prunus avium*), common hawthorn (*Crataegus monogyna*), Scots pine (*Pinus sylvestris*), aspen (*Populus tremula*), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) and silver birch (*Betula pendula*) are locally present.

b. Trapping procedure

Trapping occurred outside the hibernation period, from March to October 2004, March to November 2005, February to December 2006 and February to November 2007. The trapping system consisted of live traps (8x8x26 cm, H.B. Sherman Traps[®]) placed with a GPS Leitz[®] (± 1 m) and distributed throughout the study site (distance between two neighbour traps: 38 ± 9 m, $n = 169$; Fig. 1). Trapping sessions occurred twice a month for 2 and 3 consecutive days in 2004, 3 and 5 consecutive days between 2005 and 2007. Every day, traps were opened early in the morning, baited with a mixture of peanut butter and sunflower seeds, checked four times during the day and closed at the end of the afternoon. In 2004, 80 traps covered 12 ha and between 2005 and 2007, 24 traps were added at the periphery of the 2004 trap system, increasing the trapping area up to 14 ha.

Chipmunks captured for the first time were tagged with a subcutaneous transponder chip (PIT tag) and a numbered ear tag. At each capture, the chipmunk was weighed (± 1 g) and released at the capture point. Individuals were aged according to four categories: adult, spring cohort juvenile (J1), summer cohort juvenile (J2) or unknown age. Between February and the beginning of May, individuals captured for the first time were considered as adult. Individuals with a body mass inferior to 70g at the first capture were aged as spring cohort juvenile from the end of May to the end of July and as summer cohort juvenile from the end of August to November. For these individuals, mean body mass curves with confidence interval at 95% in function of time were realized in order to age the other individuals. According to our data and to Blake and Gillett (1984), spring and summer cohort juveniles can reproduce during the first period of the following year. Therefore, all juveniles were considered adult the following year, after the first hibernation period.

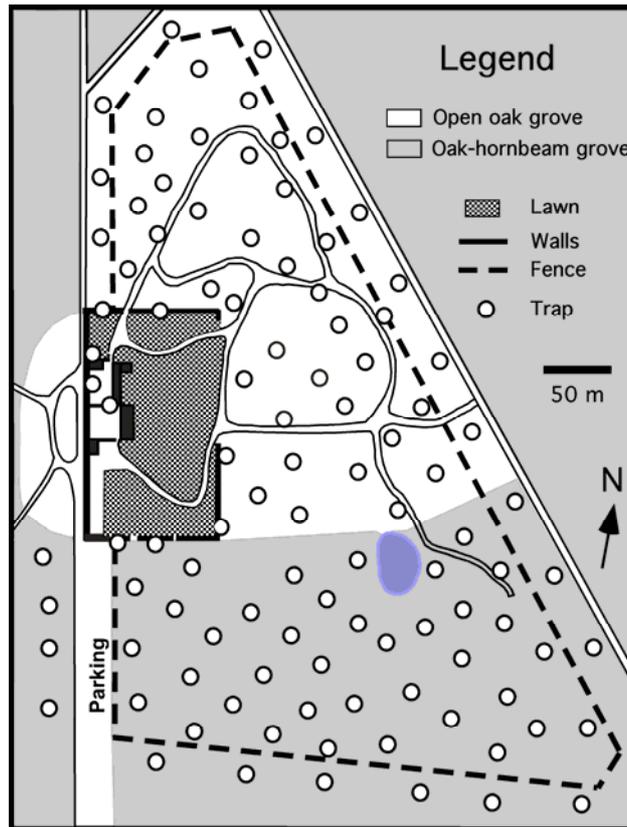


Figure. 1 Description of the study site and localisation of traps.

c. Data analysis

We used Ranges 6 software (Kenward et al. 2003) to estimate annual home range size, home range overlap and multiyear site fidelity of adults.

Home range size was estimated using two nonparametric methods (Powell 2000): 100% minimum convex polygon (100% MCP: Mohr 1947) and 95% fixed kernel (95% FK: Worton 1989). Only adults with a home range located within the trapping network (less than 33% of trapping locations on the periphery of the study site) and captured at least 20 times (see Mares et al. 1980) during at least four consecutive trapping sessions were taken into consideration for the analysis. The term “resident” will refer to individuals for which a home range could be estimated. We also measured for each resident, the maximum length between its trapping locations.

The percentage of home ranges overlap could not be estimated because we did not obtain the home range of all individuals in the population. An index was calculated in order to distinguish differences between inter-sexual and intra-sexual overlap. For each resident female and resident male considered, we estimated the home range overlap index by counting

the number of trapping centers (arithmetic mean of capture locations) of females and males present in each resident home range (100% MCP). Only the centers of chipmunks captured at least five times (non-transients) and present during the same period as the resident were considered. Thus, we compared the number of female trapping centers with the number of male trapping centers counted within the home range of a male and within the home range of a female. If there is no difference between intra and inter-sexual overlap, then the number of females and males centers will not be different within any given area.

Multiyear site fidelity was estimated for chipmunks trapped two consecutive years as the distance between annual trapping centers. In the analysis, we used all adults trapped at least twice a year. Additionally, we estimated the percentage of overlap between the two annual home ranges (100% MCP) for residents trapped in two successive years using the year two as the base for the calculation.

d. Statistical analysis

Because of small sample sizes and the lack of normality in data distribution we used nonparametric statistics (Siegel & Castellan 1988). As excluding repeated observations on the same animal did not change the results of the statistical analyses, these were thus kept included. Spearman rank correlation coefficient, ρ , was calculated to fit home range size as a function of number of locations and number of days of monitoring (i.e., number of days between first and last capture of the animal). We used the Wilcoxon matched-pair test, T^+ , to compare mean home range sizes estimated from 100% MCP and 95% FK, mean annual home range sizes of residents trapped in two consecutive years (multiyear site fidelity analysis) and mean number of male and females centers inside resident home range (overlap index analysis). For unpaired data, Mann-Whitney U -test was used to compare mean distance between annual trapping centers between sexes (multiyear site fidelity analysis). Deviance analysis of Generalized Linear Model (McCullagh & Nelder 1989) using the Poisson distribution and logarithm link function was performed to explore the variation of home range size according to sex and year. Calculations were made using the Genstat 6.0 software (Genstat 5 Committee 1994). Mean values are presented with \pm S.E.

3. Results

During the study period, we recorded 6,420 captures and recaptures. The number of different chipmunks trapped each year increased from 156 in 2004 to 337 in 2007 (Table 1). The number of adults is similar in 2004 ($n = 68$) and 2005 ($n = 76$) and in 2006 and 2007 ($n = 123$; $n = 116$) (Table 1). For these individuals, the sex-ratio (F/M) is always in favour of females (2004: 1.2; 2006: 1.5; 2007: 1.3), particularly in 2005 where 2.5 times more female than male were trapped. The number of young varied depending on the year and seasons. Generally, more young were trapped in spring (J1) than in summer (J2) except in 2006 (Table 1).

Table 1. Number of different chipmunks trapped between 2004 and 2007 in the Forest of Sénart, according to year, sex and age (F = female; M = male; J1 = spring cohort juvenile; J2 = summer cohort juvenile).

Year	Trapping area (ha)	Trapping events	Age Class								Total number of individuals
			Adult		J1		J2		Unknown		
			F	M	F	M	F	M	F	M	
2004	12	657	37	31	21	16	18	22	5	6	156
2005	14	1609	54	22	44	52	18	13	5	7	215
2006	14	1856	74	49	5	7	42	52	2	7	238
2007	14	2299	65	51	59	59	29	48	7	19	337

a. Home range size

Home range size was estimated for one individual in 2004, six in 2005, and 16 individuals both in 2006 and 2007 (Table 2, Fig. 2). No significant correlation was found between the number of trapping locations or the number of days of monitoring and the home range size estimates using both 100% MCP (respectively: $n = 39$, $\rho = 0.036$, *NS*; $n = 39$, $\rho = -0.107$, *NS*) and 95% FK ($n = 39$, $\rho = -0.155$, *NS*; $n = 39$, $\rho = -0.117$, *NS*). Mean home range size estimated with the two methods (Table 2) were not significantly different for resident females ($n = 26$, 100% MCP: 0.71 ± 0.08 ha; 95% FK: 0.69 ± 0.09 ha; $T^+ = 163.0$, *NS*), but were significantly higher ($T^+ = 20.0$, $P < 0.05$) for resident males when calculated with 95% KF ($n = 13$, 1.86 ± 0.32 ha;) than with 100% MCP (1.71 ± 0.30 ha). To simplify, we will only use 100% MCP estimates hereafter (Fig. 2). Home range size ranged from 0.05 to 1.81 ha for resident females and from 0.80 to 4.48 ha for resident males.

The maximum distance between trapping locations ranged from 36 to 246 m for females ($n = 26$, 136 ± 10 m) and from 134 to 281 m for males ($n = 13$, 189 ± 12 m). In 2006 and 2007, home range size varied according to sex of residents, but not according to year (Table 3). Males had a home range ($n = 11$, 1.80 ± 0.34 ha) that was on average 2.5 times larger than that of females ($n = 21$, 0.71 ± 0.07 ha). Because of few number of individuals, data obtained in 2004 (1 female) and in 2005 (4 females and 2 males) were not considered in this analysis.

Table 2. Mean home range size of Siberian chipmunks estimated by 100% minimum convex polygon (100% MCP) and 95% fixed kernel methods (95% FK) for resident females and males trapped in the Forest of Sénart between 2004 and 2007

Year	Sex	Number of residents	Mean number of		Mean home range size (ha)	
			locations	days*	100% MCP	95% FK
2004	F	1	20	189	0.16	0.26
2005	F	4	49 ± 9	195 ± 8	0.85 ± 0.40	0.53 ± 0.21
	M	2	44; 24	185; 213	1.36; 1.14	1.84; 0.98
2006	F	10	45 ± 6	138 ± 15	0.70 ± 0.10	0.65 ± 0.14
	M	6	40 ± 7	124 ± 26	1.84 ± 0.61	1.98 ± 0.66
2007	F	11	40 ± 8	140 ± 20	0.72 ± 0.12	0.83 ± 0.18
	M	5	37 ± 6	195 ± 23	1.74 ± 0.47	1.89 ± 0.45
2004-2007	F	26	43 ± 4	149 ± 11	0.71 ± 0.08	0.69 ± 0.09
	M	13	38 ± 4	163 ± 17	1.71 ± 0.30	1.86 ± 0.32

*Number of days between first and last capture

Table 3. Deviance analysis of Generalized Linear Models exploring the variation of home range size of resident chipmunks according to sex and year (2006 and 2007). Selected model is indicated in bold characters.

Source of variation	<i>d.f.</i>	Deviance	<i>p</i>
Total	31	16.82	< 0.01
Sex	1	7.40	< 0.01
Year	1	0.05	NS
Sex*Year	3	7.42	< 0.001

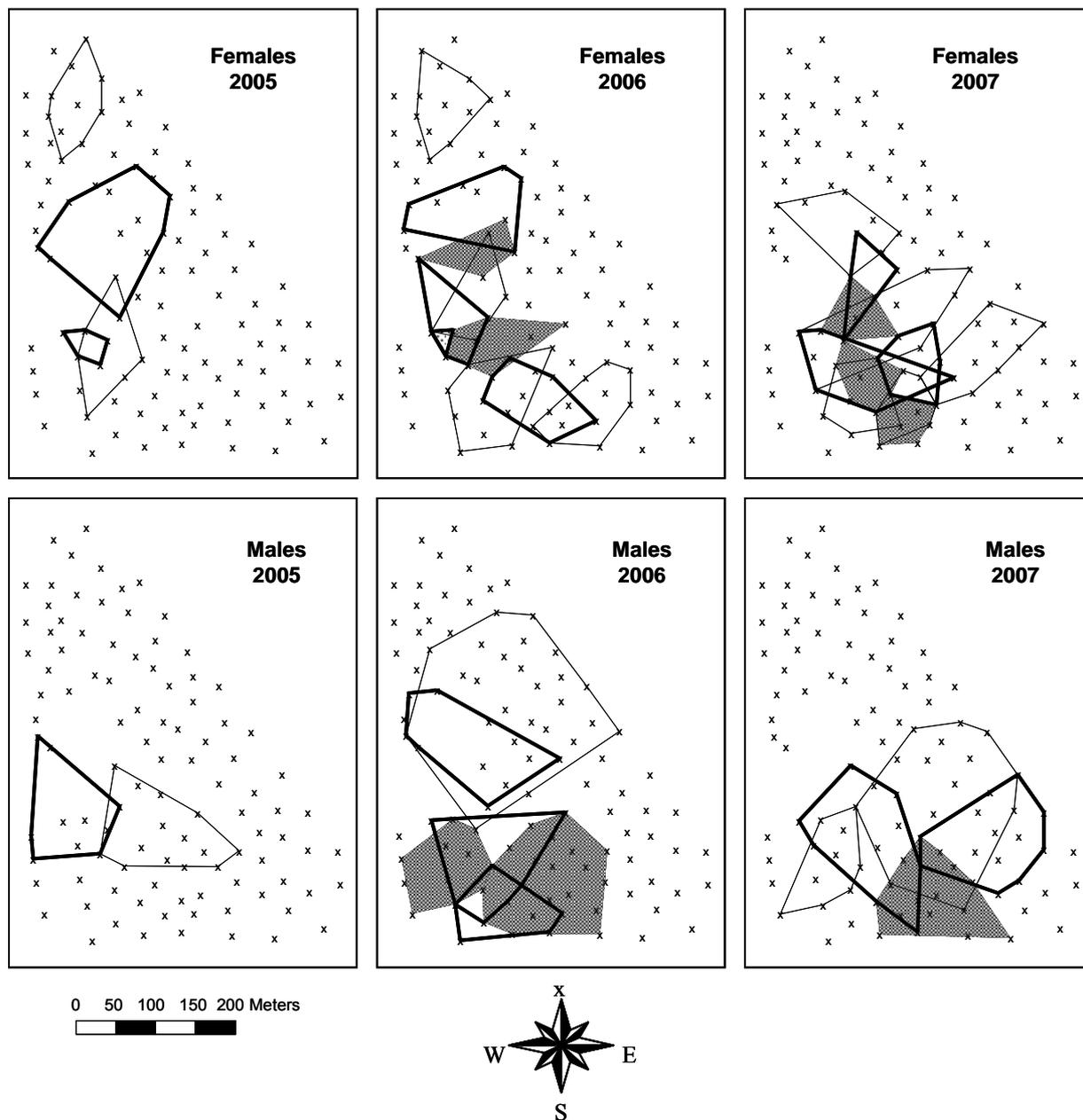


Figure. 2 Home ranges (100% MCP) of 6 resident Siberian chipmunks (2 males and 4 females) in 2005, 16 (6 males and 10 females) in 2006 and 16 (5 males and 11 females) in 2007 trapped on the Forest of Sénart. Shaded home ranges and thickened lines have been used for clarity. Trap stations locations are represented by crosses (x).

b. Home range overlap index

From the 39 home ranges estimated from 2004 to 2007, we compared the number of trapping centers of males and females counted inside each range. Within the home range of a resident male ($n = 13$), the mean number of female trapping centers (5.5 ± 0.7) was significantly higher than the mean number of male trapping centers (2.3 ± 0.5 ; $T^+ = 0.0$, $P < 0.05$). Conversely, inside the home range of a resident female ($n = 26$), the mean number of female

trapping centers (1.7 ± 0.3) was not significantly different from the mean number of male trapping centers (1.3 ± 0.2 ; $T^+ = 80.50$, *NS*).

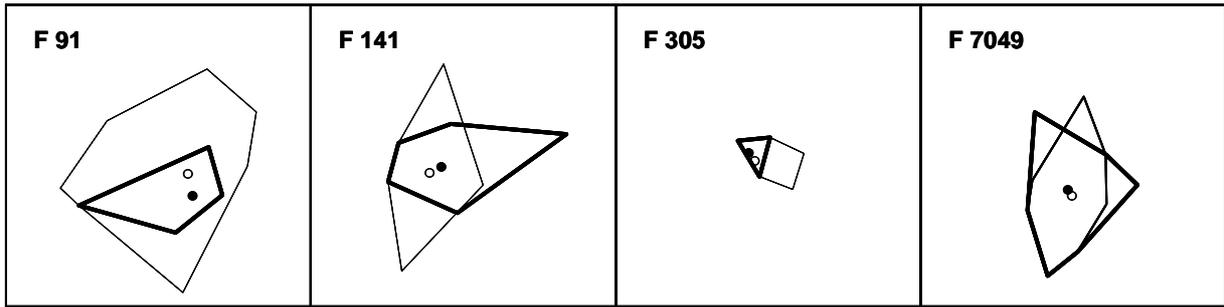
c. Multiyear site fidelity

Among the 68 adult individuals trapped in 2004, 28 were trapped again in 2005, with 20 at least twice a year. In 2006, we trapped 39 of the 76 adults trapped in 2005 with 31 at least twice a year. In 2007, 38 of the 123 adults trapped in 2006 were captured with 31 at least twice a year.

In 2004/2005, the mean distance between annual trapping centers was significantly higher for males ($n = 5$; 42 ± 9 m) than for females ($n = 15$; 24 ± 4 m; $U = 12.0$, $P < 0.05$). There was no significant difference between the sexes in 2005/2006 (males: $n = 7$, 32 ± 5 m; females: $n = 24$, 23 ± 3 m; $U = 47.0$, *NS*) and in 2006/2007 (males: $n = 11$, 26 ± 7 m; females: $n = 20$, 24 ± 4 m; $U = 109.0$, *NS*). The distance between annual trapping centers ranged from 3 m to 88 m ($n = 82$, 26 ± 2 m).

The annual home ranges of 10 residents, 8 females and 2 males, trapped two consecutive years (1 female was trapped 3 consecutive years, thus $n = 11$) overlapped by $84 \pm 5\%$ of the size of the area (Fig. 3). The mean distance between annual trapping centers was 18 ± 5 m ($n = 11$). The mean home range size of the 8 females significantly decreased ($T^+ = 1.0$, $P < 0.05$) between the first year (0.88 ± 0.17 ha) and the second year (0.55 ± 0.09 ha).

2005 – 2006 :



2006 – 2007 :

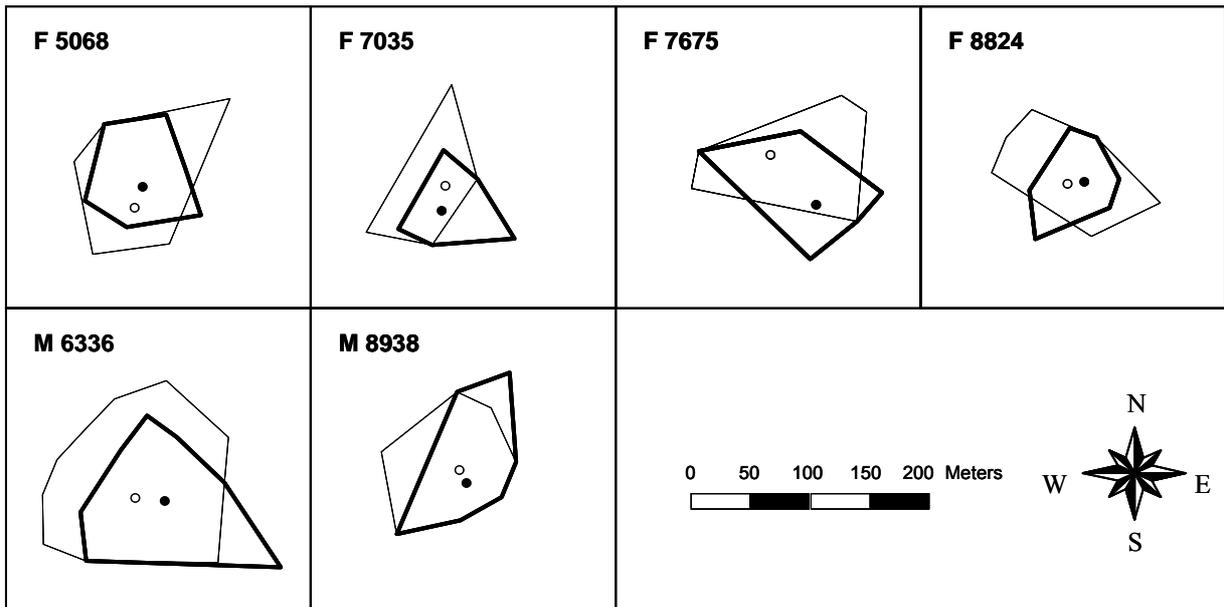


Figure. 3 Overlap of annual home ranges (100% MCP) of resident Siberian chipmunks trapped two successive years (in 2005/2006 and 2006/2007) on the Forest of Sénart. Year n : thin lines and year $n+1$: thick lines. (○): arithmetic centers of locations in year n and (●): in year $n+1$. For the female T 305, home ranges and trapping centers in 2004 and 2005 were identical.

4. Discussion

Hayne (1949) underlined difficulties in interpreting trapping data in terms of home range. Trap spacing, bait food, grid size, shape and placement, or even trap shy and trap happy behaviour may affect estimates (Jewell 1966, Andrzejewski 2002). In addition, obtaining enough locations per individuals to assess home range size is often difficult by trapping. However, for species easy to catch like chipmunks, capture-recapture techniques allows the

monitoring of individuals on longer time scale, even for several years, and to study the occupation of space including a greater number of individuals than by radiotelemetry.

Although MCP method is the most commonly used because it is easy to draw and useful to compare different studies, it is highly sensitive to sample size (see Powell 2000). In order to minimize the effect of sample size on the estimates, we choose to calculate annual home range size to have enough number of trap locations per individuals. Ranges obtained with a minimum of 20 locations (Mares et al. 1980) and at least four consecutive trapping sessions, i.e., two months, were not correlated to numbers of locations or numbers of days of monitoring, suggesting the reliability of estimates. We are aware that home ranges for chipmunks can vary seasonally, even from week to week (Martinsen 1968). Unfortunately, we had not enough capture to analyze the effect of seasonality on the size and use of home range, despite the frequency of trapping sessions.

According to our results, adult male chipmunks had a mean annual home range 2.5 times larger than those of adult females in 2006 and 2007 on the Forest of Sénart. Kawamichi (1996) also reported, in a Siberian chipmunk native population, in a coastal oak forest in Northern Japan, adult male's home ranges 1.7 times larger than that of adult females. However, home range sizes reported (inferior to 1 hectare) are slightly smaller than our estimates. Such a difference in home range size between sexes are also observed in other sciurids (e.g., *Sciurus vulgaris*: Wauters & Dhonts 1992; *Sciurus griseus*: Linders et al. 2004). In the only other publication on the ecology of an introduced population of Siberian chipmunks in Europe, Geinitz (1980) found that females had larger home ranges than males. However, this study was based on a small number of individuals and locations, or from short periods on small areas that may have biased the results. In *Tamias striatus*, a species closed to *T. sibiricus*, such a difference have been relied upon home range extension of males during the breeding periods (Bowers & Carr 1992). Other studies indicate that males and females chipmunks had the same home range size (Mares et al. 1982, Lacher & Mares 1996) but the study periods did not corresponded to the breeding season.

Additionally, resident males had more adult female centers than adult male centers inside their home range whereas there is no difference inside resident female home range. Because estimating home range size for all the individuals of the population is not feasible, we choose to calculate an index to understand how chipmunks establish their home range between genders. These results underline that range overlap is different between sexes; the overlap between a male home range and its neighbour females is more frequent than overlap between female home ranges or between male home ranges. This difference is not due to the lower

density in males because there is no difference between the number of centers of both sexes in home range of resident female. These results are also in accordance with the observations of Kawamichi (1996) who used number of burrows as an indicator of overlap between home ranges.

For chipmunks, mates and distribution of food resources are the main factors in home range use (Martinsen 1968, Yahner 1978, Bowers & Carr 1992). In polygynous and promiscuous species, inter-sexual differences in home range size may be due to different strategies concerning these limiting resources (Edelman & Koprowski 2006). During the reproductive period of Siberian chipmunks, the principal limited resources are food for females and oestrous females for males (i.e., females are receptive only one day per reproductive period, Kawamichi & Kawamichi 1993). Despite the fact that home range sizes were estimated without concern about breeding season, difference in home range size and range overlap between genders exist in this native population of *Tamias sibiricus*. Thus, by having a large home range and a high degree of range overlap with females, male can increase their chance of meeting and fertilizing females and maximise their reproductive success. According to these results, it seems that this species had a promiscuous mating system.

Food quality, predation avoidance, and burrow or refuge availability can affect home range size of sciurids (Martinsen 1968, Mares et al. 1976, Harestad & Bunnell 1979, Wauters & Dhonts 1992, Lacher & Mares 1996, Edelman & Koprowski 2006). Home range size of squirrel species can also vary with density (Forsyth & Smith 1973, Lurz et al. 2000). According to the few data available, it seems that when number of adults Siberian chipmunks (male or female) trapped increase between years, mean home range size tends to increase for males and decrease for females. We need more data to illustrate a potential effect of the density on home range size. However, we can suggest that differences in home range size observed between Japanese population and the studied population can be due to differences in density of population during the respective study periods.

Site fidelity reflects stability in spatial use, either in resources availability or social organization in ground squirrels (*T. striatus*: Elliott 1978, Lacher & Mares 1996; *Spermophilus* spp.: Boellstorff & Owings 1995, Harris & Leitner 2004). From the individuals trapped two consecutive years (41%, 51% and 30% between 2004-2005, 2005-2006 and 2006-2007 respectively) we showed that distance between annual trapping centers was small (ranged from 3 m to 88 m) relative to greatest home range length for both sexes (ranged from 36 to 246 m for resident females and from 134 to 281 m for resident males). For this analysis, we used animals with at least two captures by years in order to have the maximum of

individuals. Of course, we can not consider the individuals who disappeared from the study area. It is probable that they move partially out of the area. However, the greater distance between annual centers observed on our 14 ha study site was about 88m; that is small compare to the study area available. In the same way, annual home ranges of resident Siberian chipmunks overlapped on average by 84%. We can thus suggest that Siberian chipmunk show strong multiyear site fidelity. Moreover, the yearly decrease in home range size of females would indicate a better exploitation of their range. Kawamichi (1989) underlined that this squirrel tend to stay in the same place in spite of frequent changes of nest site, with short distance between burrows and greater distance of move for males than for females. For Eastern chipmunk, the distance between annual trapping centers is small relative to home range size for both sexes (Lacher & Mares 1996).

Ecological studies of introduced populations can reveal shifts in biological traits of a species toward its new habitat, processes involved in successful colonization from a small population, and in the expansion of the distributional range. The first individuals introduced in France came from Korea where the subspecies (*T. sibiricus orientalis*) differs from the Japan subspecies (*T. sibiricus lineatus*, Ognev 1940). Subspecies seem adapted to local environment, particularly concerning the reproduction: one litter per year in Japan against two in Korea (Kawamichi *pers. comm.*). No data are available on the spacing behaviour of Korean populations. The only data accessible to do comparison are those from the study of the population in Japan. According to our results, the occupation of space by adult Siberian chipmunks introduced in the Forest of Sénart is similar to those of the Japan native population except for the home range size, which is a parameter extremely variable between populations even in the same subspecies. They occupied home ranges, greater for males than for females, with a high rate of overlap between sexes and strong multiyear site fidelity. These results highlight the maintenance of native behaviours in this naturalized and spreading population. Spacing behaviour is known to be directly related to the nature of mating strategies (Ostfeld 1990); thus, the mating system of this species seems not reflect perturbation or adaptation to a new habitat. The behaviour of adult chipmunks is thus related to a high stability of space use over the year, which could prevent the speed of spread of the population. The potential ability of this introduced species to spread need now to be investigated by studying the dispersal of young, which can elsewhere be influenced by stability of adults.

Acknowledgments

We are grateful to the Région Ile-de-France, the Conseil Général des Hauts-de-Seine, and the Office National des Forêts for fundings. We thank G. Spagnol (ONF), F. Bard, A. Bourgeois, N. Boyer, C. Huchery, C. Jérusalem, M. Lalot, M. Laprun, C. Mougne, O. Norvez, J. Prieur, and M. Roussel for help on the field. Finally, we thank E. Baudry, J.-B. Mihoub, M. Pascal, and D. Réale for their useful comments on the manuscript.

VI. DISPERSION DES JUVENILES



Article en preparation pour Wildlife Research sous le nom “Natal dispersal of the Siberian chipmunk *Tamias sibiricus*, an introduced species in a French suburban forest” Julie Marmet and Jean-Louis Chapuis.

Muséum National d’Histoire Naturelle, Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité, UMR 5173 MNHN-CNRS-P6, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Abstract

Siberian chipmunk was introduced into French suburban forests in the 1970s. The population of chipmunks found in the forest of Sénart has become naturalized; individuals are acclimated and reproduce successfully. However, the ability of juvenile chipmunks to disperse is not known whereas this is an important component of the invasion process. During 5 years, from 2003 to 2007, we used mark-recapture methods to determine how far dispersers travelled and if dispersal distance differed between sexes. Based on individuals trapped just after emergence from their birth burrows, we distinguished three patterns of natal dispersal in this species: no dispersal, short-distance dispersal and long-distance dispersal. Because juveniles could disperse soon after birth burrow emergence, it was sometimes difficult to trap them before they dispersed so we were not able to estimate mean distances. However, we have shown that dispersal distance in male juveniles tends to be greater than in female juveniles. No movement dispersal or short-distance dispersal (< 100 m) were more observed more often among juveniles especially in females and long-distance dispersal (> 100 m) were more common among males. Finally, the farthest movement recorded was made by a female who travelled 933 m.

Key words: introduced species, natal dispersal, *Tamias sibiricus*

1. Introduction

The first step in an assessment of the potential for spread of an introduced species is the identification of the principal modes of movement (Levine 1989). The rate of spread, i.e., the rate at which the invading species colonizes new territories, depends on two population parameters: the population's growth rate and the dispersal ability (Mooney & Drake 1989).

The dispersal process has profound effects on the structure and dynamics of populations (Hanski 2001). The distance travelled by dispersers is an important trait of dispersal; it constrains the ability of a species to colonize empty habitats (Bowman et al. 2001). According to Clobert et al. (2001), two types of dispersal can be distinguished: natal dispersal, i.e., *movement between the natal area or social group and the area or social group where breeding first takes place*, and breeding dispersal, i.e., *movement between two successive breeding areas or social groups*. Dispersal is also a behavioural process which has a beginning (departure from a site), an intermediate stage (searching for or moving to a new site), and an end (settlement in a new site; Clobert et al. 2001).

Distances travelled by juveniles during natal dispersal are an essential element of demography, population distribution, colonization, and gene flow (Bertheaux & Boutin 2000, Sutherland et al. 2000). However, dispersal is also difficult to study and therefore is often poorly known. For many species, dispersal data are still missing because they are difficult to collect and often require intensive, large-scale and long-term demographic studies (Koenig et al. 1996). Based on observations of animals that can be individually identified, two dispersal parameters are generally estimated: the dispersal rate, or the number of juveniles leaving their natal territory, and the distance dispersed by each disperser. However, these dispersal characteristics are known in detail for only a few species (Sutherland et al. 2000).

Many factors influence the ability of juveniles to disperse or maintain philopatry, such as resource competition, intrasexual mate competition, parasitism and predation (Clobert et al. 2001). Therefore natal dispersal distances vary considerably among species (Sutherland et al. 2000) and different patterns of dispersion can exist within a species (Bray et al. 2007). In many species of mammals, the frequency of dispersal decreases with increasing distance from the natal area (Taylor 1980) and long-distance dispersal occurs regularly, but at a relatively low frequency (Sutherland et al. 2000). Moreover, sex-bias dispersal is often observed in mammals in the probability and distance of dispersal, although this bias varies greatly among species (Loew 1999).

The Siberian chipmunk, *Tamias sibiricus* Laxmann, 1769 (Rodentia: Sciuridae) is a small ground-dwelling squirrel originally distributed from the North-East of Europe to the Bering Strait as well as in eastern Asia (China, Korea, Japan; Ognev 1940). In France, the Siberian chipmunk is naturalized (*sensu* Richardson et al. 2000) since the late 70s (Chapuis 2005). Sold in pet shops, it was accidentally or voluntarily released in wooded suburban areas in the Ile-de-France and Picardie. Diurnal, solitary and sedentary, this rodent may survive for several years. Nests are located principally in a burrow, which can also be used as hibernation sites. Siberian chipmunk diet consists mainly of seeds, buds, young leaves and animal matter (Kawamichi 1980). In France, the mating season extends from early February until the first half of July, with two peaks of births. Consequently, juveniles emerge from their mother's burrows from the end of May to July and from the end of August to October (Chapuis 2005). The occupation of space in this new habitat by adult Siberian chipmunks is similar to that of a native population in Japan (Kawamichi 1996). Male home ranges (1.86 ± 0.32 ha, $n = 13$) were 2.5 times larger than those of females (0.71 ± 0.08 ha, $n = 26$), with a high rate of overlap between sexes and strong multiyear site fidelity (Marmet et al. in prep.-b).

Few papers deal with the biology of Siberian chipmunks in either native or introduced areas (Ognev 1940, Kawamichi 1980;1989, Kawamichi & Kawamichi 1993, Kawamichi 1996). According to our knowledge, natal dispersal patterns in Siberian chipmunks have never been described. In order to study the ecology of this little known species and its ability to spread in a new habitat, we investigated the natal dispersal pattern of this chipmunk. We used mark-recapture data collected over 5 years in order to compare natal dispersal distances between sexes and cohorts. In addition, we looked for the maximum distances travelled by chipmunks in order to describe the colonization capacity of the species.

2. Methods

a. Study site

The Forest of Sénart is a 3,200 ha suburban forest located 22 km south-east of Paris (48°39'N, 02°29'E; 80 m a.s.l.) in a temperate climate. The study was carried out within and around a fenced area of 12 hectares, called Parc de la Faisanderie. It is an oak-hornbeam forest (CORINE Biotopes: 41.24; Bissardon et al. 1997) and the dominant tree species are Pedunculate and Sessile oaks (*Quercus robur*, *Q. petraea*) and European hornbeam (*Carpinus betulus*).

b. Trapping procedure

Trapping occurred outside of the hibernation period from 2003 to 2007. The trapping system consisted of live traps (8x8x26 cm, H.B. Sherman Traps[®]) sited with a GPS Leitz[®]. A trap grid (between 60 and 104 traps depending on the year) was laid inside the park, 4 to 8 days per month, from 2003 to 2007 (Table 1, Fig. 1). Additionally, to detect long-distance movements, trap lines were positioned outside the park between 50 m and 1000 m from the periphery of the park (east and west side) according to years. Trap lines were placed 2 days per month from 2005 to 2007 and were composed of 80 to 100 traps according to years (Table 1, Fig. 1). Every day, traps were opened early in the morning, baited with a mixture of peanut butter and sunflower seeds, checked 4 times during the course of the day and closed at the end of the afternoon. At first capture, chipmunks were tagged with a subcutaneous transponder chip (PIT tag) and a numbered ear tag. At each capture, animals were sexed, aged, weighed (± 1 g) and released at the capture point. Individuals were aged according to four categories: adult, spring cohort juvenile (J1), summer cohort juvenile (J2) or unknown age. Between February and early May, individuals captured for the first time were considered to be adults. Individuals with a body mass of less than 70 g at first capture were aged as spring cohort juveniles from May to July and as summer cohort juveniles from August to November. For these individuals, mean body mass curves with 95% confidence intervals were generated in order to age the other individuals based on their body mass. According to our data, spring and summer cohort juveniles could reproduce during the spring of the following year. Therefore, all juveniles were considered to be adults in the year following the hibernation period.

Table 1. Trapping system installed inside and outside the Parc de la Faisanderie, Forêt de Sénart, according to years.

		2003	2004	2005	2006	2007
Grid inside the Park	Period	Mar. to Oct.	Mar. to Oct.	Mar. to Nov.	Feb. to Dec.	Feb. to Nov.
	Trapping effort	4 days/month	5 days/month	8 days/month		
	Nr of traps	60	80	104		
	Surface (ha)	12	12	14		
Lines outside the Park	Period			Jul. to Oct.	May to Nov.	May to Oct.
	Trapping effort			2 days/month		
	Nr of traps			88	100	80
	Nr of lines			4	4	4
	Distances of lines from park (m) and orientation			W: 50 E: 50, 100, 150	E : 50, 100, 150, 200	W, E: 200 (May & Aug.) W, E: 500 (Jun. & Sep.) W, E: 1000 (Jul. & Oct.)



Figure 1. Trapping system installed inside (in yellow) and outside (green, violet or blue) the park according to years. Each circle represents a trap location.

c. Data analysis

Natal dispersal distance was calculated for each juvenile trapped in two consecutive years as the straight-line distance between its birthplace and its first settlement location. Birthplace was approximated by the location of first capture and the “settlement location” was determined as the arithmetic center of the trapping locations from the year following their first winter (hibernation period). Distances were estimated using the geographic references of the traps used by chipmunks. We tested for the effects of sex, cohort and year on natal dispersal distances using a Generalized Linear Model (McCullagh & Nelder 1989) with a negative binomial distribution and log link function.

In order to know the maximum distance an individual can travel, we increased the sample size used previously by calculating the distance between the place of first and last capture in the same year for all juveniles in the population that were captured at least 2 times.

Calculations were made using Genstat 6.0 software (Genstat 5 Committee 1994). Mean values are presented with \pm S.E.

3. Results

During the 5 years, 580 juveniles were marked: 285 spring cohort juveniles (141 males and 144 females), 284 summer cohort juveniles (152 males and 132 females) and 11 undetermined cohort juveniles (7 males and 4 females). The body mass at first capture for spring cohort juveniles ranged from 33 to 96 g (mean body mass: 68.2 ± 1.10 , $n = 141$) for males and from 46 to 90 g (68.3 ± 0.92 ; $n = 143$) for females while for summer cohort juveniles from 30 to 86 g (64.0 ± 0.93 ; $n = 151$) and 35 to 89 g (63.4 ± 0.97 ; $n = 131$) for males and females respectively.

a. Natal dispersal pattern

The natal dispersal pattern was investigated using individuals trapped during 2 consecutive years (juveniles recaptured as adults in the following year), i.e., 37 females and 27 males from the spring cohorts and 41 females and 27 males from the summer cohorts.

In order to highlight the different patterns of dispersal that can exist in this species, we selected individuals with a long history of trapping (more than 5 captures per year) and with a

body mass at first capture of less than 50 g (to insure that they had not already dispersed), i.e., 4 females and 1 male from summer cohorts. For females T9499 and T7518, trapped for the first time at 39 g and 45 g respectively, no movement was observed either before or after the hibernation period (Fig. 2). For females T9885 and T10111, trapped for the first time at 35 g and 40 g respectively, no movement was observed before the hibernation period but there was low overlap between trapping areas in the 2 consecutive years (Fig. 2). This suggests a pattern of short-distance dispersal. For male T6154, trapped for the first time at 44 g, long-distance movements were observed before the hibernation period without return in the first trapping area, while its body mass was between 52 g and 55 g, (Fig. 2). Therefore, from these different cases we find evidence for 3 types of dispersal patterns: no dispersal, short-distance dispersal and long-distance dispersal.

Based on these individuals, we suggest that natal dispersion may occur while juvenile body mass remain low (between 52 g and 55 g for the individual T6154). Our estimates of mean dispersal distances may be biased because most individuals were trapped for the first time above this body mass limit.

Nevertheless, if we consider that this bias exists for both sexes and cohorts, we can examine the relative difference in dispersal distances between sexes and cohorts. The mean dispersal distance for male juveniles was greater (139 ± 18 m; $n = 54$) than that of female juveniles (83 ± 9 m; $n = 78$) but there was no difference observed between cohorts or years (Table 2). Separating the estimated dispersal distances by sex (Fig. 3), shows that no movement or short-distance movements (< 100 m) are more frequently observed among females whereas long-distance movements (> 100 m) are more common among males. Irrespective of sex, the no dispersal and short-distance dispersal patterns were observed more often than the long-distance dispersal pattern.

b. Maximum natal dispersal distance

Among individuals captured in 2 consecutive years, the greatest dispersal distances observed in females were 259 m for a spring cohort juvenile, and 430 m for a summer cohort juvenile and 527 m and 469 m respectively, in males. However, by increasing the sample to include the movements of juveniles occurring within a year (i.e., distance between the place of first and last capture in the same year), we found a maximum distance travelled of 933 m for a spring cohort female.

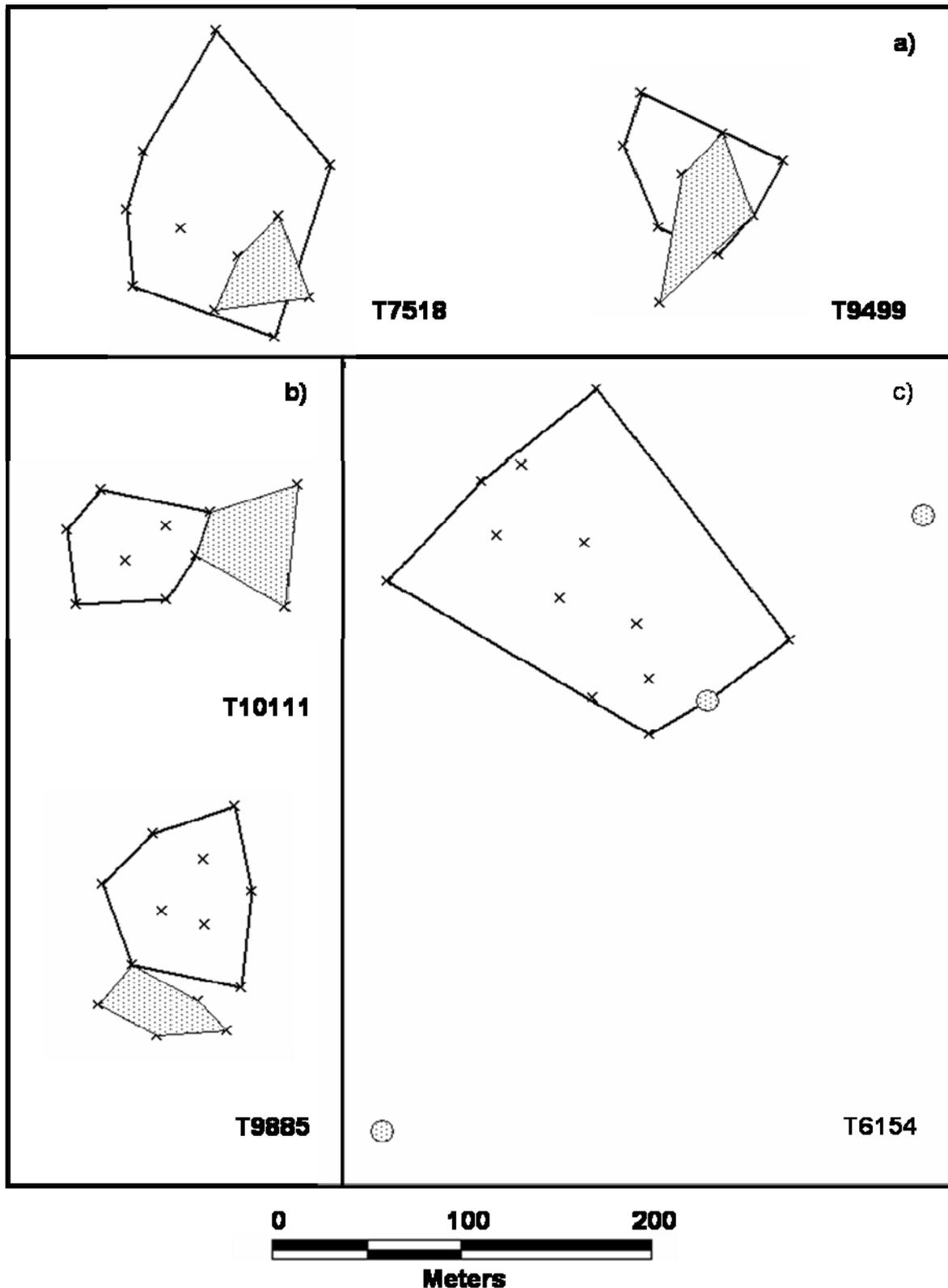


Figure 2. Trapping zones per year for 5 individual Siberian chipmunks (4 females and 1 male) trapped in 2 consecutive years. Areas with shading represent the trapping area when individuals were juveniles; areas without shading represent the trapping area when they became adults the following year. a) The overlap of areas between the years for females T7518 and T9499 illustrate a pattern of no dispersal; b) the pattern of short-distance dispersal is illustrated by a lack of overlap and the close proximity of the areas; c) the male T6154 represents an example of long-distance dispersal. (x): trap location.

Table 2. Deviance analysis of Generalized Linear Models exploring the variation in natal dispersal distances of Siberian chipmunks according to sex, cohort and year. Best model is noted in bold type.

Source of variation	<i>d.f.</i>	Deviance	<i>P</i>
Total	131	150.52	
Cohort	1	0.01	0.929
Sex	1	9.42	0.002
Year	3	9.59	0.022
Cohort*Sex	3	9.85	0.020
Sex*Year	7	19.38	0.007
Cohort*Year	7	15.11	0.035
Cohort*Sex*Year	15	29.86	0.012

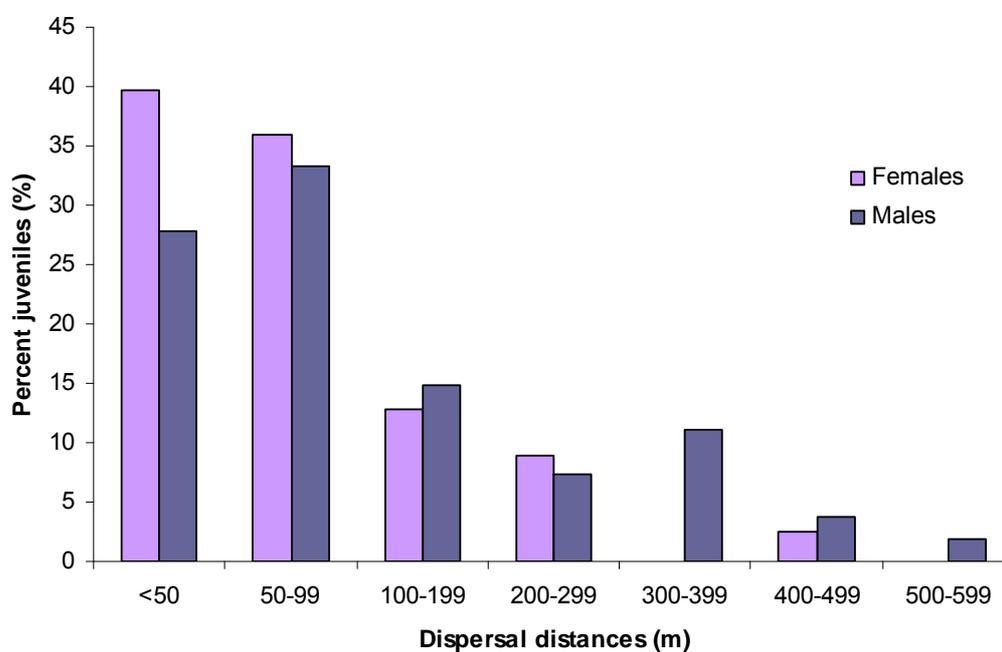


Figure 3. Natal dispersal distances for 54 male and 78 female juvenile Siberian chipmunks trapped during 2 successive years in the study site between 2003 and 2007.

4. Discussion

According to our results, different patterns of dispersal seem to exist for the Siberian chipmunk. Whereas some juveniles are philopatric (past the age of reproductive maturity, they continue to frequent their natal ranges (Waser & Jones 1983), others disperse over both short and long distance, travelling more than 900 m. Moreover, male juveniles seem to disperse, on average, further than female juveniles; long-distance movements were more frequent in males, but no difference was detected between years or cohorts.

Like most studies on natal dispersal in mammals, we can not assert that the dispersal parameters estimated are not biased. Firstly, probabilities of detecting dispersal movements of differing lengths are uneven and depend largely on the method used (Koenig et al. 1996). Secondly, for ground-dwelling species like chipmunks, mothers give birth in a burrow and dispersal from the birthplace can occur quickly after emergence (within 2 weeks after emergence for *Tamias striatus* juveniles, according to Elliott (1978)). Therefore, juveniles may disperse before being captured and marked. In our study, some individuals may have been taken into account in the analysis whereas they began to disperse. The large range of body mass at first capture obtained in our study confirms this assumption. Consequently, we choose to use distance estimates as a method for comparing sexes, cohorts and years, and not as a means to determine a true average dispersal distance or dispersal rate.

To our knowledge, there is no published data on natal dispersal in Siberian chipmunks, either in its native or introduced habitat, with which we could compare our results. In their treatise on the social organization of solitary mammals, Kawamichi and Kawamichi (1987) described a population of Siberian chipmunks in Japan in which the average distance between natal dens and settled hibernation burrows was 50 m for females and 140 m for males, suggesting that male offspring dispersed further than females. Nonetheless, they gave no method, data or sample size in their paper. Natal dispersal behaviour has been well studied in the eastern chipmunk (*Tamias striatus*), a species phylogenetically close to *Tamias sibiricus*. In this species, many juveniles (especially females) establish their home ranges adjacent to their mother's home range and in many cases, adjacent to one another (Elliott 1978). Distributions of dispersal distances overlapped between sexes, with an average distance four times greater for males than for females. Male juveniles showed a significant tendency to disperse further than female juveniles and only juvenile females shared their mother's home range (Loew

1999). Dispersal patterns described for the eastern chipmunk are similar to our results except for an absence of males that stay in the home range of their mothers.

Mammals commonly show a sex-bias in the probability and distance of dispersal in favour of males (Clutton-Brock 1989). To explain this phenomenon, two dominant hypotheses are frequently cited: asymmetries in the level of intrasexual competition for resources (e.g., mates, food, and space) and inbreeding avoidance (Dobson 1982, Loew 1999). However, dispersal behaviour may increase mortality risks associated with predation or the physiological costs of extensive movement (Weisser 2001). Because the cost–benefit ratio of natal dispersal is often gender-dependent, determinism in natal dispersal might differ between the sexes, leading to a sex bias in both natal dispersal rate and distance (Dobson 1982, Sutherland et al. 2000).

In many species, long-distance dispersal occurs regularly but at relatively low frequencies (Sutherland et al. 2000), as in the case of the Siberian chipmunk. Once initial colonization and establishment have occurred, invasive species may spread from continuing long-distance dispersal as well as from short-distance dispersal with lateral expansion of the established population. Nonetheless, long-dispersal distances are central to the invasion process because they can determine the speed with which a population can invade a new habitat (Caswell et al. 2003). Dispersal into the surrounding environment is the final stage of a species' invasion and the one that yields serious problems for its control and management. In a preceding work, we showed multi-year site fidelity in adult Siberian chipmunks; they did not move their home ranges between years (Marmet et al. in prep.-b). Thus, juveniles seem to play a role in the expansion process of the Siberian chipmunk thanks to their ability to disperse over long distances. Moreover, even if there is a sex-bias in the natal dispersal distance, both genders are capable of long-distance dispersal and that may increase the rate of dispersal.

VII. CONCLUSION



En Europe, les mammifères introduits sont nombreux et la proportion d'espèces qui ont réussi à s'établir est forte (Genovesi et al. 2009). La majorité des mammifères ont été introduits volontairement, parfois de manière répétée. Les conséquences des introductions de mammifères sur les écosystèmes d'accueil ne sont plus à démontrer ; les exemples d'impacts sur les communautés locales, par prédation ou compétition notamment, sont nombreux surtout dans les systèmes insulaires (Chapuis et al. 1994, Courchamp et al. 2003, Long 2003). Si l'on se base sur les introductions d'espèces répertoriées par le programme DAISIE (Genovesi et al. 2009), 52% des mammifères introduits (non européens) sont considérés comme établis. De plus, si l'on considère toutes les espèces introduites, établies ou non, 58% ont un impact écologique sur l'écosystème d'accueil et 63% ont un impact connu sur les activités humaines (par exemple des dégâts sur les cultures) ou en santé humaine. En se limitant aux espèces établies, les proportions augmentent : 68% ont un impact écologique et 72% un impact économique ou sanitaire (Genovesi et al. 2009). Ainsi, la loi des 10% de Williamson ne semble pas s'appliquer pour les mammifères et cela révèle une forte capacité à s'établir par rapport aux autres taxons. Parmi ces espèces, les rongeurs sont les plus représentés (Genovesi et al. 2009).

Le *Tamias* de Sibérie est un rongeur, introduit en France et dans d'autres pays d'Europe parce qu'il a été relâché ou s'est échappé alors qu'il était détenu comme « Nouvel Animal de Compagnie » (NAC). En France, onze populations réparties sur 6 départements (Île-de-France et Picardie) sont actuellement identifiées. Dans son aire d'origine, cette espèce est largement répartie et peut être localement abondante ; elle fréquente des milieux diversifiés avec une préférence pour les habitats forestiers. Cette espèce est solitaire, elle hiberne dans un terrier (accumulation de réserves de nourriture) et présente un régime omnivore constitué principalement de fruits d'arbres. A ce jour, une seule publication est disponible concernant les impacts du *Tamias* sur les écosystèmes dans son aire de répartition naturelle ; elle révèle l'influence négative du *Tamias* sur la reproduction du Pouillot brun par prédation des œufs et oisillons dans une zone de toundra en Russie (Forstmeier & Weiss 2004). Quelques dégâts dans des productions de fruits secs ont aussi été notés (Obolenskaya 2007).

Le programme « *Tamias* de Sibérie », dont cette thèse fait partie, a pour but de définir si cette espèce est envahissante en France. Il vise à identifier les impacts écologiques, sanitaires et économiques liés à l'introduction du *Tamias* et à définir d'éventuels plans de gestion de l'espèce. Pour cela, il était avant tout nécessaire de comprendre les modalités d'établissement, d'expansion et de colonisation de l'espèce.

Basée sur le suivi d'une population « test » par capture-marquage-recapture durant 5 ans, cette thèse avait donc pour objectif de définir les traits d'histoire de vie du *Tamias* de Sibérie favorisant ou limitant son établissement et son expansion, en relation avec des caractéristiques environnementales. L'analyse démographique nous a permis de caractériser la structure de la population, d'estimer son taux de croissance asymptotique et d'identifier des paramètres qui favorisent ou limitent cette croissance. Dans un deuxième temps, nous nous sommes intéressés à la biologie de la reproduction de l'espèce, une étape importante dans le processus d'invasion. Nous avons ainsi déterminé le système d'accouplement et testé l'influence de facteurs intrinsèques et environnementaux sur le succès reproducteur. Ensuite, l'étude de l'occupation spatiale nous a permis de définir l'organisation mise en place (surface du domaine vital et chevauchement entre les sexes) et de mettre en évidence la fidélité au site des adultes. Enfin, les modes de dispersion des jeunes ont été identifiés dans une dernière partie.

A l'aide des principaux résultats obtenus au cours de ma thèse, complétés par ceux obtenus sur les impacts potentiels du *tamias* d'un point de vue écologique et sanitaire (Encadré 5), nous allons maintenant pouvoir apporter des éléments de réponse aux questions suivantes.

Quels sont les traits d'histoire de vie du Tamia et les caractéristiques du milieu qui favorisent son acclimatation ?

Une espèce introduite est acclimatée lorsqu'elle a franchi les barrières biotiques et abiotiques du nouveau milieu. A la lumière des différents résultats, il ne fait aucun doute que le *Tamias* de Sibérie soit acclimaté dans la forêt de Sénart.

La large répartition et la diversité des milieux et des climats qu'il fréquente sur son aire d'origine suggèrent que cette espèce est capable de s'adapter à différentes combinaisons biotiques et abiotiques (Ehrlich 1989). De plus, le *tamias* est omnivore comme l'a démontré Kawamichi (1980) en étudiant le régime alimentaire d'une population native au Japon, ou bien l'étude préliminaire du programme réalisée sur la population de Sénart (Encadré 5). Cette plasticité aux conditions environnementales lui confère un avantage certain dans le processus d'acclimatation dans un nouveau milieu (Ehrlich 1989). Les forêts françaises où le *tamias* est observé sont des milieux tempérés, relativement productifs en ressources alimentaires, présentant des variations climatiques d'amplitude moyenne.

Lorsqu'une espèce est introduite, les relations interspécifiques avec les espèces natives peuvent être limitantes (Sakai et al. 2001). En forêt de Sénart, divers prédateurs sont susceptibles de consommer cette espèce introduite : le Renard roux, le Chat, la Belette, la

Buse variable, ou encore l'Epervier d'Europe. De plus, des espèces de rongeurs natifs peuvent entrer en compétition avec le *Tamias*, comme le Campagnol roussâtre, le Mulot sylvestre, et l'Ecureuil roux. Sur le plan trophique, si l'on considère que le poids des espèces reflète le niveau de compétition (Persson 1985), alors le *Tamias* serait favorisé par rapport au Campagnol et au Mulot mais défavorisé par rapport à l'Ecureuil roux. Toutefois, ceci est à mettre en relation avec les densités de chaque espèce qui sont aussi susceptibles d'influencer la compétition. Concernant la disponibilité des terriers, le *Tamias* peut être en compétition avec le Campagnol et le Mulot puisqu'ils utilisent un terrier creusé dans le sol ou des galeries formées par les racines près des souches ; l'Ecureuil roux, quant à lui, niche dans la canopée des arbres. Enfin, les parasites natifs de la faune locale peuvent infecter l'espèce exotique et ainsi influencer son acclimatation. En forêt de Sénart, le *Tamias* s'est révélé être un hôte pour plusieurs espèces d'ecto- et d'endoparasites de rongeurs autochtones ; il est parasité par des puces et des helminthes intestinaux en faible densité et par des tiques en forte densité (Encadré 5 ; Pisanu et al. 2007, Vourc'h et al. 2007, Beaucournu et al. 2008, Pisanu et al. 2008, Pisanu et al. in press). Ainsi, le *Tamias* doit faire face à des prédateurs, compétiteurs et parasites, mais qui n'ont semble-t-il pas eu un impact suffisamment fort pour empêcher son acclimatation. Ceci est d'autant plus vrai que les survies estimées pour la population d'étude sont fortes, spécialement en hiver. L'hibernation semble donc aussi être favorable à l'acclimatation de l'espèce dans son nouveau milieu en augmentant sa résistance aux conditions environnementales.

Cependant, toutes les introductions du *Tamias* de Sibérie n'ont pas réussi. Au Jardin des Plantes de Paris, environ 400 tamias en provenance de Corée ont été introduits involontairement en 1969 (F. Petter, *com. pers.*). La population s'est maintenue puis a décliné pour disparaître totalement en 1977. Il semblerait que la présence de chats alors très nombreux dans le Jardin, ait été la principale cause de cet échec d'acclimatation par prédation. De plus, des tamias ont été observés ponctuellement dans d'autres forêts dans lesquelles les populations ne se sont pas établies.

*Quels sont les traits d'histoire de vie du *Tamias* et les caractéristiques du milieu qui favorisent sa naturalisation?*

Une fois que l'espèce est acclimatée, elle doit être capable de se reproduire et de former une population viable sans intervention de l'Homme. Le nombre d'individus initialement relâchés semble être un élément déterminant dans la réussite de ce processus (Forsyth et al. 2004). Nous ne disposons pas d'information concernant le nombre de tamias relâchés ou la fréquence

des événements d'introduction en forêt de Sénart. Il n'y a pas d'élevage à proximité de cette forêt, seules des introductions ponctuelles par des propriétaires possédant quelques individus ont dû avoir lieu. Ainsi, il semblerait que peu de tamias soient à l'origine de l'établissement de la population de la forêt de Sénart. Ceci est connu chez les écureuils arboricoles introduits (Palmer et al. 2008).

A partir d'une analyse de parenté réalisée sur la population échantillonnée en 2006, nous avons mis en évidence un système de promiscuité chez le *Tamias* de Sibérie. Ce système est aussi visible d'un point de vue spatial, le mâle occupant un domaine vital plus grand que celui de la femelle, et qui recouvre plusieurs domaines vitaux de femelles voisines. Ainsi, un même mâle peut avoir accès à plusieurs femelles pour la reproduction, ce qui lui permet d'augmenter son succès reproducteur. De plus, la polyandrie chez les femelles suggère que le nombre de mâles disponibles pour la reproduction n'est pas un facteur limitant. Le fait que la sexe-ratio soit biaisée en faveur des femelles dans la population ne semble donc pas poser de problème pour la reproduction, d'autant plus que cela doit diminuer la compétition intraspécifique. Ce système d'accouplement est flexible, il ne présente pas de contrainte particulière pour la formation des couples ce qui présente un avantage pour des populations à très faible effectif, comme c'est le cas au moment de l'introduction d'animaux exotiques.

De plus, cette espèce présente deux saisons de reproduction par an, ce qui augmente la probabilité de reproduction de chaque femelle, soit en permettant aux femelles indisponibles pour la première saison de se reproduire au cours de la deuxième, soit en permettant aux femelles d'avoir 2 portées par an. La variabilité observée au cours des saisons et des années concernant les capacités à entrer en reproduction ou à produire des jeunes indique que certains facteurs environnementaux ont une forte influence sur la reproduction. La flexibilité de l'investissement des femelles dans les diverses saisons représente donc un avantage. Notons aussi que les jeunes des deux cohortes de l'année précédente peuvent participer à la reproduction dès la première saison ce qui renforce le nombre de reproducteurs potentiels dans la population. Le système de reproduction du *Tamias* semble donc favorable à une forte production de jeunes par an. Cependant, au vu de la très faible production de jeunes durant la première saison en 2006, il semble que des facteurs environnementaux peuvent fortement influencer la reproduction. Nous n'avons pas pu identifier ces facteurs, cependant ce phénomène est à mettre en relation avec la forte densité en adultes, la diminution du poids moyen chez les adultes et la sortie tardive d'hibernation. Chez les Sciuridés, la disponibilité en nourriture est connue pour influencer fortement la reproduction (Wauters & Lens 1995). Ainsi, nous pouvons faire l'hypothèse que la population a été soumise à un phénomène de

densité dépendance (Gabriel & Ferrière 2004) ; la forte densité en adultes à la sortie d'hibernation a augmenté la compétition pour la nourriture, jouant ainsi sur le poids et la capacité des individus à se reproduire. Cette hypothèse est renforcée par les résultats concernant l'influence de différents facteurs sur le succès reproducteur des femelles ; la surface du domaine vital et le poids en relation avec l'âge influencent positivement le succès reproducteur.

Le *Tamias* de Sibérie présente donc un fort potentiel de reproduction dans son milieu d'introduction en relation avec les traits d'histoire de vie que nous venons de détailler. Durant les cinq années de suivi, le taux de fécondité a crû, excepté en 2006. Ceci nous amène à penser que l'influence des conditions environnementales est en général favorable au développement de l'espèce.

*Quels sont les traits d'histoire de vie du *Tamias* et les caractéristiques du milieu qui favorisent son expansion ?*

L'expansion de l'espèce dépend principalement de deux aspects : la croissance de la population et sa capacité à s'étendre dans l'espace (Sakai et al. 2001).

Précédemment, nous avons pu constater que la population est croissante et que la survie et la fécondité peuvent équitablement expliquer cette augmentation. Nous ne reviendrons pas sur les caractéristiques de l'espèce et du milieu envahi favorisant cette croissance puisqu'ils ont été développés précédemment.

Concernant la capacité de l'espèce à s'étendre dans l'espace, deux résultats sont à souligner.

Tout d'abord, d'après l'étude de l'occupation spatiale, la fidélité au site a été démontrée chez les adultes. D'une année sur l'autre, les individus occupaient les mêmes domaines vitaux, et peu de mouvements sur de longues distances ont été observés au sein du parc ou dans les lignes de piégeage installées à l'extérieur du parc. Cependant nous avons pu noter chaque année l'apparition de nouveaux adultes sur notre site d'étude. Ceci s'explique surtout par le piégeage occasionnel d'individus en excursion dû à un effet bordure engendré par la forme et la surface de notre zone de piégeage. Les adultes ne semblent donc pas participer à l'expansion spatiale de l'espèce.

Concernant les capacités de dispersion des jeunes, nous avons pu mettre en évidence trois différents patterns. La plus grande partie des individus ne semblent pas se déplacer, ils s'établissent à proximité de leur terrier de naissance, certains se déplacent sur de courtes distances, alors que quelques uns parcourent de plus grandes distances pouvant atteindre plusieurs centaines de mètres. Ces grands mouvements, même s'ils sont peu fréquents sont

des phénomènes qui favorisent l'expansion de la population. De même, il ne faut pas négliger les mouvements de courte distance car ils participent eux aussi à l'expansion, mais de manière plus diffuse.

Le Tamia peut-il coloniser de nouveaux milieux ?

La forêt de Sénart est totalement isolée des autres massifs forestiers parce qu'elle est entourée d'agglomérations qui représentent des barrières trop importantes. Notons cependant que sur leur aire d'origine, les Tamias fréquentent aussi les jardins des habitations ; ceux-ci pourraient, dans certaines configurations, servir de corridors entre des zones forestières proches. Toutefois, la présence de chats en milieu urbains pourrait dans ce cas être limitante. Profitons de cette question sur la colonisation pour rappeler que les « Ecureuils de Corée » sont toujours proposés à la vente dans les animaleries ; cette espèce peut donc coloniser de nouveaux massifs simplement en y étant introduite.

Le Tamia de Sibérie est-il envahissant ?

Durant les cinq années de suivi, nous n'avons pas observé d'impact direct sur la faune ou la flore native. Les recherches visant à identifier ces éventuels impacts sont en cours (notamment sur les relations Tamia-Ecureuil roux). Cependant, les impacts écologiques peuvent apparaître sous diverses formes, sont souvent peu visibles et peuvent parfois mettre du temps avant de se révéler. De plus, il peut être difficile de déterminer des impacts lorsque les conditions initiales, avant l'introduction de l'espèce exotique, ne sont pas connues.

Du simple fait de sa présence, il est fort probable que le Tamia de Sibérie entre en compétition avec des espèces natives comme l'Ecureuil roux, le Campagnol roussâtre ou le Mulot sylvestre, sur le plan trophique notamment, mais nous ne savons pas dans quelle mesure cette compétition peut affecter la démographie des populations locales. Notons aussi que le Tamia a été introduit avec deux parasites intestinaux susceptibles de parasiter la faune locale (Encadré 5 ; Pisanu et al. 2007, Pisanu et al. in press)). Une de ces espèces, *Brevistriata skrjabini* associée au Sciuridés a été notamment observée chez l'Ecureuil roux en Mandchourie (Durette-Desset 1970).

Le Tamia étant omnivore, il est vraisemblable qu'il consomme des oeufs ou des oisillons, d'autant plus que cela a déjà été mentionné sur son aire d'origine (Forstmeier & Weiss 2004). Toutefois, une étude de l'impact du Tamia sur les communautés d'oiseaux de la forêt de Soignes a été réalisée en Belgique et aucun impact n'a été démontré (Riegel et al. 2000).

En consommant principalement des fruits d'arbre (Encadré 5), il est possible que cet écureuil ait un impact sur la régénération forestière d'un point de vue écologique mais aussi d'un point de vue économique en ayant un effet sur le rendement. Cet effet peut être négatif par prédation mais peut aussi être positif puisque le tamia enterre des graines dans des cachettes au hasard de ses déplacements favorisant ainsi la germination.

Un des aspects les plus importants du programme concerne le rôle potentiel du Tamia de Sibérie dans la dynamique de la borréliose de Lyme, maladie due à des bactéries du groupe *Borrelia burgdorferi* sensu lato (Encadré 5). Des études sont en cours pour déterminer dans quelle mesure la présence du Tamia de Sibérie influence la prévalence de la bactérie, normalement portée par des rongeurs autochtones. D'une part le Tamia pourrait avoir une influence en portant de très fortes charges en tiques (vecteur de la bactérie, notamment *Ixodes ricinus*) ; d'autre part, il joue aussi un rôle étant lui même un réservoir de cette bactérie pathogène. C'est sur ces critères que la question du statut « envahissant » du Tamia de Sibérie se pose le plus.

En résumé, concernant la population de Tamia de Sibérie de la forêt de Sénart, il apparaît que cette population est naturalisée et en expansion. Divers traits d'histoire de vie de l'espèce se sont révélés être des atouts pour la réussite des différentes phases du processus d'invasion. Cependant, il est important de souligner que la forêt de Sénart est un milieu fortement perturbé par l'activité humaine (exploitation forestière, fréquentation par le public, présence de routes), or ceci est connu pour être particulièrement favorable à l'introduction d'espèces exotiques (Mack et al. 2000). A ce jour, le statut d'espèce envahissante n'est pas encore défini pour cette espèce même si elle est classée comme telle dans la base de données DAISIE par principe de précaution, notamment sur la base des premiers résultats concernant son rôle dans la dynamique de la borréliose de Lyme (Vourc'h et al. 2007).

Peut-on d'ores et déjà envisager des mesures de gestion ?

La première mesure à prendre, et de loin la plus évidente, serait de prévenir de nouvelles introductions. Pour cela, il serait nécessaire d'interdire la commercialisation de ces écureuils en animalerie. Il serait même préférable de généraliser cette interdiction à tous les Sciuridés par principe de précaution car d'autres espèces sont actuellement proposées à la vente (notamment le Spermophile de Richardson *Spermaphili Richardsoni*). Ceci fait actuellement l'objet de réflexion de la part du Ministère chargé de l'écologie. Cependant, un commerce parallèle s'est développé par le biais d'annonces sur Internet compliquant ainsi cette mesure.

Des centres de récupération d'animaux exotiques pourraient être créés, trop peu nombreux à ce jour. Un plan de communication devrait aussi être mis en place afin d'expliquer au grand public les conséquences des libérations d'animaux exotiques. Par ailleurs, des informations concernant les mesures de précaution à prendre vis-à-vis de la borréliose de Lyme pour être véhiculées afin de réduire la prévalence de cette maladie.

Concernant la gestion des populations introduites, des plans de régulation ou d'éradication pourraient être proposés si des impacts forts sont révélés. Pour cela, une étude de la faisabilité et des conséquences sur l'écosystème de telles mesures doit être réalisée (voir le diagramme de décision pour l'éradication des mammifères proposé par Courchamp et al. 2003). Cependant, cela nécessiterait une campagne de communication pour éviter les problèmes d'ordre éthique et des réactions opposantes du grand public (Mougue 2007). Rappelons l'échec d'éradication de l'Ecureuil gris en Italie à cause du manque de communication auprès du grand public (Bertolino & Genovesi 2003).

En ce qui concerne la forêt de Sénart, au regard de la forte croissance de cette population et de la surface du massif, la probabilité de la réussite de l'éradication me semble faible.

Encadré : Principaux résultat du programme « Tamia de Sibérie »

En parallèle de cette thèse, des études ont été menées sur l'identification d'impacts qui peuvent être engendrés suite à la naturalisation du Tamia de Sibérie dans des forêts d'Île-de-France. Nous présentons, ici, les principaux résultats concernant la population de tamias de la forêt de Sénart.

Détermination du régime alimentaire

Quel est le régime alimentaire du Tamia de Sibérie ?

Méthodes (Bouïgues, 2008) : observation directe des individus lors de leurs prises alimentaires, analyse des contenus des abajoues, détermination des items contenus dans les estomacs, détermination des débris végétaux et animaux présents dans les crottes et examen des restes de repas présents sur les lieux de consommation.

Résultats : les fruits du chêne et du charme constituent l'essentiel des items consommés en automne et au printemps. D'autres fruits d'arbres sont consommés, en particulier les fruits du noisetier et du tilleul. En été, leur régime est constitué de graines de diverses espèces d'herbacées et surtout d'insectes, dont des Lépidoptères (stades chenille, chrysalide et adultes), des Coléoptères et diverses espèces d'autres ordres ; les amandes des cerises représentent aussi une part importante de leur alimentation. Les mûres sont fréquemment consommées en juillet-août-septembre. Des escargots et très occasionnellement des champignons et des oeufs de passereaux sont consommés.



Echanges parasitaires avec les autres rongeurs forestiers (macro-parasites arthropodes et helminthes)

Quel est son cortège en ecto et endoparasites ? A-t-il introduit des parasites exotiques ? Participe-t-il aux échanges de parasites avec les autres rongeurs ?

Ectoparasites :

- **Puces** : 7 espèces identifiées chez le tamia (Pisanu *et al.*, 2008), toutes communes de la faune française, notamment la puce de l'écureuil roux *Ceratophyllus sciurorum sciurorum* (73,6 % du peuplement), et des puces du campagnol roussâtre et du mulot sylvestre, *Ctenophthalmus agyrtes impavidus* et *Megabothris turbidus*.

- **Tiques** : 4 espèces hébergées par le tamia, toutes communes de la faune française (Vourc'h *et al.*, 2007) : *Ixodes ricinus*, *I. acuminatus*, *I. trianguliceps* et *Dermacentor reticulatus*. Les tamias portent essentiellement des larves, les charges sont importantes (par exemple 178 ± 47 tiques, $n=12$, en juin 2005).

- **Pou et acarien pilicole** : espèces absentes en forêt de Sénart, mais le pou du tamia (*Enderleinellus tamiasis*) et un acarien pilicole de la famille des Listrophoridae ont été identifiés dans les populations du Bois de Verneuil-sur-Seine et du Parc de Sceaux (Beaucournu *et al.*, 2008).

Endoparasites :

Trois espèces d'helminthes intestinaux (Pisanu *et al.*, 2007; Pisanu *et al.*, in press) : *Aonchotheca annulosa* (fréquente, abondante), capturé des rongeurs autochtones, *Brevistriata skrjabini* (fréquente, très abondante) et uniquement à



Verneuil-sur-Seine : *Strongyloides callosciurus* (abondante, fréquente) importés avec le tamia. Ces deux espèces sont hébergées par les Scuridés, elles peuvent être capturés par l'écureuil roux mais cela n'a pas encore été observé en France.

Microparasite : bactérie responsable de la borréliose de Lyme



La borréliose de Lyme est une maladie due à des bactéries du groupe *Borrelia burgdorferi* sensu lato. En Europe, ces agents pathogènes sont transmis à l'Homme par la tique *Ixodes ricinus*, après avoir effectué un repas sanguin sur des espèces réservoirs (porteur sain du pathogène qui constitue une source d'infection).

En France, les principaux réservoirs de *Borrelia* sont le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) et le Campagnol roussâtre (*Myodes [Clethrionomys] glareolus*), alors qu'en Amérique du Nord, ce sont surtout les Scuridés, dont le Tamia rayé (*Tamias striatus*) et la souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*). Le risque de transmission de *B. burgdorferi* si pour l'Homme peut être influencé par la diversité et l'abondance des espèces réservoirs et de leur sensibilité aux tiques et aux bactéries (LoGiudice *et al.*, 2003).

Le Tamia de Sibérie est-il un réservoir supplémentaire dans les forêts où il a été introduit ?

Méthode : identification des bactéries du groupe *B. burgdorferi* (méthode PCR-RFLP) dans des fragments d'oreille prélevés sur des tamias de Sibérie, campagnols roussâtres et mulots sylvestres capturés de 2005 à 2008, en forêt de Sénart.

Résultats : les prévalences en *B. burgdorferi* chez le Tamia de Sibérie varient selon les années entre 33 et 70% ($n=33$ en 2005, 105 en 2007) et sont supérieures à celles du campagnol roussâtre (14 à 20% ; $n = 64$ en 2005, 352 en 2007) et du mulot sylvestre (0 à 10 % , $n = 31$ en 2005, 75 en 2007 ; (Marsot, 2008; Vourc'h *et al.*, 2007).

VIII. PERSPECTIVES



Le jeu de données issu des 5 années de piégeage est riche, et mériterait qu'on s'y penche encore. De plus, le programme est récent, de nombreuses recherches pourraient être proposées. Dans cette partie « Perspectives », je développerai seulement celles directement liées au sujet de ma thèse.

Ce qui manque le plus à cette étude, de mon point de vue, est principalement l'intégration de facteurs environnementaux pour expliquer les variations inter-annuelles observées. La disponibilité alimentaire semble déterminante dans la dynamique de cette espèce, d'autant plus que notre site d'étude est une chênaie-charmaie dont la fructification annuelle est très variable. Des données sur la fructification des essences d'un autre massif forestier, comparable dans sa composition à celle de la forêt de Sénart et situé à proximité, seront utilisées lors des prochaines analyses. Des expérimentations pourraient être réalisées en nature en jouant artificiellement sur la disponibilité alimentaire et la densité en individus comme cela a déjà été fait dans des études sur le *Tamias rayé* notamment (Mares et al. 1976, Mares et al. 1982).

En ce qui concerne l'étude démographique, il serait intéressant de développer le modèle de dynamique en intégrant les cohortes dans le cycle de vie dans un premier temps et de construire un cycle prenant en compte les deux sexes dans un deuxième temps. Ceci nous permettrait d'affiner les analyses d'élasticité et donc de mieux identifier les traits d'histoire de vie qui influencent la dynamique de la population.

Une estimation des abondances réelles pourrait aussi être faite à l'aide d'un *Robust design modele*, méthode qui intègre les paramètres de survie, les taux de capture/recapture et de migration. Cette étude est complexe, des premières estimations sont en cours. Nous n'avons pas pu jusqu'à présent intégrer toutes les années de piégeage dans un même modèle ; le nombre de paramètres à estimer, si on prend en compte tous les groupes d'âge et de sexe, est trop élevé.

Concernant les estimations de survie, d'autres modèles intégrant des covariables individuelles comme la charge en tiques, le poids ou encore l'ouverture du milieu pourraient être testés, nécessitant d'évoluer dans une sélection de modèles en multi-états.

Lorsque nous avons entrepris les analyses de parenté dans la population, nous pensions pouvoir obtenir une estimation du succès reproducteur mais cela n'a pas été possible pour deux raisons : 1) la population échantillonnée n'est pas fermée donc la probabilité d'avoir tous les animaux est faible ; 2) le nombre de microsatellites utilisés n'était pas assez important. Il

serait donc intéressant de refaire ce travail sur une ou plusieurs nouvelles années avec plus de marqueurs (des échantillons de poils ont été prélevés en 2007 et 2008). Un renforcement du piégeage autour des terriers des femelles allaitantes piégées au moment de l'émergence des jeunes pourrait aussi apporter plus d'informations sur la taille des portées à l'émergence. Toutefois, la localisation des terriers est difficile.

La principale limite de l'étude sur l'occupation spatiale a été la surface et la forme de la zone d'étude. Cette zone a été choisie à l'origine en relation avec la présence d'une clôture interdisant l'accès au site par le public et facilitant les opérations de piégeage. L'effet bordure étant fort, il a fallu réduire l'analyse aux résidents stricts du parc. Un suivi par radiopistage nous permettrait d'affiner les estimations de surface des domaines vitaux mais aussi de les estimer par saison et d'identifier les terriers. Des données ont déjà été récoltées (2007), les analyses sont en cours.

Enfin, l'étude de la dispersion des jeunes est à approfondir. Le principal problème étant de capturer les jeunes avant qu'ils ne dispersent. Là aussi, des renforcements de piégeage au moment de l'émergence autour des terriers des femelles allaitantes, ainsi que du radiopistage aideraient à affiner cette étude. Toutefois, la croissance des jeunes peut poser problème pour la pose des colliers émetteurs.

BIBLIOGRAPHIE

- Allendorf, F. W. 2003. Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology* 17:24-30.
- Alpert, P. 2006. The advantages and disadvantages of being introduced. *Biological Invasions* 8:1523-1534.
- Amori, G., and S. Gippoliti. 1995. Siberian chipmunk *Tamias sibiricus* in Italy. *Mammalia* 59:288-289.
- Ando, M., S. Shiraishi, and T. A. Uchida. 1985. Feeding behaviour of three species of squirrels. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 95:76-86.
- Andrzejewski, R. 2002. The homerange concept in rodents revised. *Acta Theriologica* 47:81-101.
- Arnal, G., and J. Guittet. 2004. Atlas de la flore sauvage du département de l'Essonne.
- Arvy, C. 1997. Le commerce de *Trachemys scripta elegans*: une menace d'expansion de l'espèce dans le monde entier. *Bulletin de la Société Herpétologique de France* 84:15-24.
- Arvy, C., and J. Servan. 1996. Distribution of *Trachemys scripta elegans* in France: a potential competitor for *Emys orbicularis*. in *Proceedings of the EMYS Symposium*.
- Asakawa, M., and M. Ohbayashi. 1986. The first record of *Brevistriata bergerardi* Durette-Desset, 1970 from an Asiatic chipmunk *Tamias sibiricus lineatus* Siebold in Hokkaido, Japan. *Japanese Journal of Veterinary Research* 34:291-294.
- Bardat, J., F. Bioret, M. Botineau, V. Boulet, R. Delpech, J.-M. Gehu, J. Haury, A. Lacoste, J.-C. Rameau, J.-M. Royer, G. Rouxn, and J. Touffet. 2004. *Prodrome des végétations de France*. Volume 61. Publications Scientifiques du Muséum National d'Histoire Naturelle, Collection Patrimoines Naturels, Paris.
- Beaucournu, J.-C., B. Pisanu, and J.-L. Chapuis. 2008. *Enderleinellus tamiasis* Fahrenholz, 1916 (Anoploura : Enderleinellidae), espèce importée, implantée et nouvelle pour la faune de France. *Parasite* 15:175-178.
- Becker, C. D., S. Boutin, and K. W. Larsen. 1998. Constraints on first reproduction in North American red squirrels. *Oikos* 81:81-92.
- Bellangeon, M. 1984. Problèmes posés par la consultation des Nouveaux Animaux de Compagnie (NAC). *Bulletin de la Société des Sciences Vétérinaires et de Médecine Comparée* 86:37-40.
- Benton, T. G., and A. Grant. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *TRENDS in Ecology and Evolution* 14:467-471.
- Berteaux, D., and S. Boutin. 2000. Breeding dispersal in female North American red squirrels. *Ecology* 81:1311-1326
- Bertolino, S., I. Currado, P. J. Mazzoglio, and G. Amori. 2000. Native and alien squirrels in Italie. *Hystrix* 11:65-74.
- Bertolino, S., and P. Genovesi. 2003. Spread and attempted eradication of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Italy, and consequences for the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Eurasia. *Biological Conservation* 109:351-358.
- Bertolino, S., P. J. Mazzoglio, M. Vaiana, and I. Currado. 2004. Activity budget and foraging behavior of introduced *Callosciurus finlaysonii* (Rodentia, Sciuridae) in Italy. *Journal of Mammalogy* 85:254-259.
- Bessa-Gomes, C., M. Danek-Gontard, P. Cassey, A. P. Møller, S. Legendre, and J. Clobert. 2003. Mating behaviour influences extinction risk: insights from demographic

- modelling and comparative analysis of avian extinction risk. *Annales Zoologici Fennici* 40:231-245.
- Bessa-Gomes, C., S. Legendre, and J. Clobert. 2004. Allee effects, mating systems and the extinction risk in populations with two sexes. *Ecology Letters* 7:802-812.
- Bissardon, M., L. Guibal, and J.-C. Rameau. 1997. CORINE biotopes. Version originale. Types d'habitats français. Nancy.
- Blake, B. H. 1992. Estrous calls in captive Asian chipmunks, *Tamias sibiricus*. *Journal of Mammalogy* 73.
- Blake, B. H., and K. E. Gillett. 1984. Reproduction of Asian chipmunks (*Tamias sibiricus*) in captivity. *Zoo Biology* 3:47-63.
- Boellstorff, D. E., and D. H. Owings. 1995. Home range, population structure, and spatial organization of California ground squirrels. *Journal of Mammalogy* 76:551-561.
- Boellstorff, D. E., D. H. Owings, M. C. T. Penedo, and M. J. Hersek. 1994. Reproductive behaviour and multiple paternity of California ground squirrels. *Animal Behaviour* 47:1057-1064.
- Bouigues, A. 2008. Régime alimentaire d'un écureuil exotique, *Tamias sibiricus* (Laxmann, 1769), installé en forêt de Sénart (Essonne, Île-de-France). Master I EBE, MNHN.
- Bournerias, M., G. Arnal, and C. Bock. 2001. Guide des groupements végétaux de la région parisienne. Paris.
- Boussarie, D. 2004. Les NAC et les vétérinaires. in I. Ineich. Le commerce et l'exploitation des animaux sauvages. *Bulletin de la Société zoologique de France* 129:207-228.
- Bowers, M. A., and T. G. Carr. 1992. Home range shifts accompanying breeding in the Eastern Chipmunk, *Tamias striatus* (Rodentia: Sciuridae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 57:288-293.
- Bowman, J., G. J. Forbes, and T. G. Dilworth. 2001. The spatial component of variation in small-mammal abundance measured at three scales. *Canadian Journal of Zoology* 79:137-144.
- Bray, Y., S. Devillard, E. Marboutin, B. Mauvy, and R. Péroux. 2007. Natal dispersal of European hare in France. *Journal of Zoology* 273:426-434.
- Brown, J. H. 1989. Patterns, modes and extents of invasions by vertebrates. in J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmánek, and M. Williamson, editors. *Biological invasions: a global perspective (SCOPE 37)*. Wiley, Chichester, U.K.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 1998. *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson, G. C. White, C. Brownie, and K. H. Pollock. 1987. *Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture*. Volume Monograph 5. Bethesda.
- Burnham, K. P., and G. C. White. 2002. Evaluation of some random effects methodology applicable to bird ringing data. *Journal of Applied Statistics* 29:245-264.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24:346-352.
- Cadi, A., and P. Joly. 2004. Impact of the introduction of the red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) on survival rates of the European pond turtle (*Emys orbicularis*). *Biodiversity and Conservation* 13:2511-2518.
- Cassey, P. 2002. Life history and ecology influences establishment success of introduced land birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 76:465-480.
- Cassey, P., T. M. Blackburn, R. P. Duncan, and K. J. Gaston. 2005. Causes of exotic bird establishment across oceanic islands. *Proceedings of the Royal Society B* 272:2059-2063.

- Cassey, P., T. M. Blackburn, G. J. Russell, K. E. Jones, and J. L. Lockwood. 2004. Influences on the transport and establishment of exotic bird species: an analysis of the parrots (Psittaciformes) of the world. *Global Change Biology* 10:417-426.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. second edition. Inc, Sunderland, Massachusetts.
- Caswell, H., R. Lensink, and M. G. Neubert. 2003. Demography and dispersal: life table response experiments for invasion speed. *Ecology* 84:1968-1978.
- Chapuis, J.-L. 2005. Répartition en France d'un animal de compagnie naturalisé, le *Tamias* de Sibérie (*Tamias sibiricus*). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 60:239-253.
- Chapuis, J.-L., P. Bousses, and G. Barnaud. 1994. Alien mammals, impact and management in the French Subantarctic Islands. *Biological Conservation* 67:97-104.
- Choquet, R., A. M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez, and J.-D. Lebreton. 2003. User's manual for U-CARE.
- Clavero, M., and E. Garcia-Berthou. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *TRENDS in Ecology and Evolution* 20:110.
- Clergeau, P., A. Levesque, and O. Lorvelec. 2004. The precautionary principle and biological invasion: the case of the House sparrow on the Lesser Antilles. *International Journal of Pest Management* 50:83-89.
- Clergeau, P., and P. Yésou. 2006. Behavioural flexibility and numerous potential sources of introduction for the sacred ibis: causes of concern in western Europe? *Biological Invasions* 8:1381-1388.
- Clergeau, P., P. Yésou, and C. Chadenas. 2005. Ibis sacré (*Threskiornis aethiopicus*). Etat actuel et impacts potentiels des populations introduites en France métropolitaine.
- Clobert, J., E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols. 2001. *Dispersal*. Oxford University Press, New York.
- Clutton-Brock, T. H. 1988. *Reproductive success*. The University of Chicago Press, Chicago.
- _____. 1989. Review lecture: mammalian mating systems *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 236: 339-372.
- Colautti, R. I., and H. J. MacIsaac. 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions* 10:135-141.
- Cormack, R. M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrics* 51:429-438.
- Courchamp, F., J.-L. Chapuis, and P. Pascal. 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Review* 78:347-383.
- Croci, S., P. L. Quilliec, and P. Clergeau. 2007. Geographical range as predictor of spatial expansion of invading birds. *Biodiversity and Conservation* 16:511-524.
- D'Antonio, C. M., and P. M. Vitousek. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:63-87.
- DAISIE. 2008. European invasive alien species gateway (<http://www.europe-aliens.org/>).
- Delmas, V. 2006. La tortue à tempes rouges, une espèce exotique et introduite en France : premiers résultats sur les potentialités de colonisation de l'espèce. Thèse de doctorat, Université Paris-Sud, Orsay.
- Dhindsa, M. S., and H. K. Saini. 1994. Agricultural ornithology: an Indian perspective. *Journal of Biosciences* 19:391-402.
- di Castri, F. 1989. History of biological invasions with emphasis on the Old World. Pages 1-30 in J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmánek, and M. Williamson, editors. *Biological invasions: A global perspective*. Wiley, New York, USA.

- Digard, J.-P. 1995. Un phénomène méconnu: le marronnage. Aspects modernes et implications. *in* B. Lizet, and G. Ravis-Giordani, editors. Des bêtes et des hommes. Le rapport à l'animal: un jeu sur la distance. Comité des Travaux historiques et scientifiques.
- Dobson, F. S. 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour* 30:1183-1192.
- _____. 1995. Regulation of population size: evidence from Columbian ground squirrels. *Oecologia* 102:44-51.
- Dobson, F. S., and G. R. Michener. 1995. Maternal traits and reproduction in Richardson's ground squirrels. *Ecology* 76:851-862.
- Dobson, F. S., T. S. Risch, and J. O. Murie. 1999. Increasing returns in the life history of Columbian ground squirrels. *Journal of Animal Ecology* 68:73-86.
- Drake, J. A., H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmánek, and M. Williamson. 1989. *Biological invasions: a global perspective* (SCOPE 37). Wiley, Chichester, U.K.
- Dubois, P. J., P. Lemaréchal, G. Oliosio, and P. Yésou. 2001. *Inventaire des Oiseaux de France. Avifaune de la France métropolitaine*. Nathan, Paris.
- Duncan, R. P., M. Bomford, D. M. Forsyth, and L. Conibear. 2001. High predictability in introduction outcomes and the geographical range size of introduced Australian birds: a role for climate. *Journal of Animal Ecology* 70:621-632.
- Durden, L. A., and G. G. Musser. 1994. The mammalian hosts of the sucking lice (Anoplura) of the world : a host-parasite. *Bulletin of the Society for Vector Ecology* 19:130-168.
- Durette-Desset, M. C. 1970. *Brevistriata bergerardi*, nouveau nématode heligmosome, parasite d'un écureuil de Corée. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 42:419-423.
- Edelman, A. J., and J. L. Koprowski. 2006. Influence of female-biased sexual size dimorphism on dominance of female Townsend's chipmunks. *Canadian Journal of Zoology* 84:1859-1863.
- Ehrlich, P. R. 1989. Attributes of invaders and the invading processes: vertebrates. *in* J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmánek, and M. Williamson, editors. *Biological invasions: a global perspective* (SCOPE 37). Wiley, Chichester, U.K.
- Elliott, L. 1978. Social behavior and foraging ecology of the Eastern chipmunk (*Tamias striatus*) in the Adirondack mountains. *Smithsonian Contributions to Zoology* 265:1-107.
- Elton, C. S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen and Co, London.
- Emlen, S. T., and L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Everett, R. A. 2000. Patterns and pathways of biological invasions. *TREE* 15:177-178.
- Falk-Petersen, J., T. Bøhn, and O. T. Sandlund. 2006. On the numerous concepts in invasion biology. *Biological Invasions* 8:1409-1424.
- Farand, É., D. Allainé, and J. Coulon. 2002. Variation in survival rates for the alpine marmot (*Marmota marmota*): effects of sex, age, year, and climatic factors. *Canadian Journal of Zoology* 80:342-349.
- Fisher, D. O., and M. C. Lara. 1999. Effects of body size and home range on access to mates and paternity in male bridled naitail wallabies. *Animal Behaviour* 58:121-130.
- Forstmeier, W., and I. Weiss. 2004. Adaptive plasticity in nest-site selection in response to changing predation risk. *Oikos* 104:487-499.

- Forsyth, D. J., and D. A. Smith. 1973. Temporal variability in home ranges of Eastern chipmunks (*Tamias striatus*) in a Southeastern Ontario woodlot. *American Midland Naturalist* 90:107-117.
- Forsyth, D. M., R. P. Duncan, M. Bomford, and G. Moore. 2004. Climatic suitability, life-history traits, introduction effort, and the establishment and spread of introduced mammals in Australia. *Conservation Biology* 18:557-569.
- Fridley, D., J. J. Stachowicz, S. Naeem, D. F. Sax, E. W. Seabloom, M. D. Smith, T. J. Stohlgren, D. Tilman, and B. V. Holle. 2007. The invasion paradox : reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88:3-17.
- Gabriel, W., and R. Ferrière. 2004. From individual interactions to population viability. Pages 19–40 *in* R. Ferrière, U. Dieckman, and D. Couvet, editors. *Evolutionary conservation biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Geinitz, V. C. 1980. Beiträge zur biologie des streifenhörnchens (*Eutamias sibiricus* Laxmann, 1769) auf einem friedhof in Freiburg (Süddeutschland). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 45:279-287.
- Genovesi, P. 2005. Eradications of invasive alien species in Europe: a review. *Biological Invasions* 7:127-133.
- Genovesi, P., S. Bacher, M. Kobelt, M. Pascal, and R. Scalera. 2009. Alien mammals in Europe: patterns of invasion, trends and major impacts. Pages 119-128 *in* P. E. Hulme, W. Nentwig, P. Pysek, and M. Vila, editors. *DAISIE (2009) Handbook of alien species in Europe*. Springer, Dordrecht.
- Genovesi, P., and C. Shine. 2003. European strategy on invasive alien species. *Convention on the conservation of European wildlife and natural habitat*.
- Genton, B. 2005. Intérêt d'une approche évolutive pour l'étude des invasions biologiques. L'invasion d'*Ambrosia artemisiifolia* dans la vallée du Rhône. Doctorat Sciences de l'environnement, ENGREF.
- Gismondi, E. 1991. L'écureuil. Acquisition, habitat, alimentation, soins, comment le faire jouer et l'appivoiser. Paris.
- Guichon, M. L., and C. P. Doncaster. 2008. Invasion dynamics of an introduced squirrel in Argentina. *Ecography* 31:211-220.
- Guo, Q. 2006. Intercontinental biotic invasions: what can we learn from native populations and habitats? *Biological Invasions* 8:1451–1459.
- Gurnell, J., L. A. Wauters, P. W. W. Lurz, and G. Tosi. 2004. Alien species and interspecific competition: effects of introduced Eastern grey squirrels on Red squirrel population dynamics. *Journal of Animal Ecology* 73:26-35.
- Hanken, J., and P. W. Sherman. 1981. Multiple paternity in Belding's ground squirrel litters. *Science* 212:351-353.
- Hanski, I. 2001. Population dynamic consequences of dispersal in local populations and in metapopulations. Pages 283-298 *in* J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, editors. *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Harestad, A. S., and F. L. Bunnell. 1979. Home range and body weight - a reevaluation. *Ecology* 60:389-402.
- Harris, J. H., and P. Leitner. 2004. Home-range size and use of space by adult Mohave ground squirrels, *Spermophilus mohavensis*. *Journal of Mammalogy* 85:517-523.
- Hayes, K. R., and S. C. Barry. 2008. Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological Invasions* 10:483-506.
- Hayne, D. W. 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy* 30:1-18.
- Hoffmann, I. E., E. Millesi, and J. P. Dittami. 1997. Survival and longevity in European ground squirrels, *Spermophilus citellus*. *Advances in Ethology* 32:258.

- Holway, D. A., and A. V. Suarez. 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trends in Ecology and Evolution* 14:328-330.
- Hubbs, A. H., and R. Boonstra. 1997. Population limitation in Arctic ground squirrels : effects of food and predation. *Journal of Animal Ecology* 66:527-541.
- Huber, D. M., M. E. Hugh-Jones, M. K. Rust, S. R. Sheffield, D. Simberloff, and C. R. Taylor. 2002. Invasive pest species: impacts on agricultural production, natural resources, and the environment. Volume 20. Washington, DC.
- Hughes, C. 1998. Integrating molecular techniques with field methods in studies of social behavior: a revolution results. *Ecology* 79:383-399.
- Hulme, P. E. 2007. Biological invasions in Europe: drivers, pressures, states, impacts and responses. Pages 56-80 *in* R. Hester, and R. M. Harrison, editors. *Biodiversity under threat. Issues in Environmental Science and Technology*. Royal Society of Chemistry, Cambridge.
- Hulme, P. E., S. Bacher, M. Kenis, S. Klotz, I. Kühn, D. Minchin, W. Nentwig, S. Olenin, V. Panov, J. Pergl, P. Pysek, A. Roques, D. Sol, W. Solarz, and M. Vilà. 2008. Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology* 45:403-414.
- Hyatt, L. A., and S. Araki. 2006. Comparative population dynamics of an invading species in its native and novel ranges. *Biological Invasions* 8:261–275.
- Ikeda, T., M. Asano, Y. Matoba, and G. Abe. 2004. Present status of invasive alien raccoon and its impact in Japan. *Global Environmental Research* 8:125-131.
- IUCN The World Conservation Union. 2000. IUCN. Guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion.
- Jarry, G. 2003. Les oiseaux et leur commerce. Pages 207-228 *in* Proceedings of Le commerce et l'exploitation des animaux sauvages. 129:207-228.
- Jeschke, J. M., and D. L. Strayer. 2005 Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 17:7051-7052.
- Jewell, P. A. 1966. The concept of home range in mammals. *Symposia of the Zoological Society of London* 18:85-109.
- Jolly, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration - stochastic model. *Biometrika* 52:225-247.
- Jonsson, P., T. Hartikainen, E. Koskela, and T. Mappes. 2002 Determinants of reproductive success in voles: space use in relation to food and litter size manipulation. *Evolutionary Ecology* 16:455-467.
- Jouanin, C. 1986. Une espèce inattendue pour la faune française : un écureuil asiatique acclimaté sur le cap d'Antibes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 41:107-109.
- Kalinowski, S. T., M. L. Taper, and T. M. Marshall. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular Ecology* 16:1099-1106.
- Kawamichi, M. 1980. Food, food hoarding and seasonal changes of Siberian chipmunks. *Japanese Journal of Ecology* 30:211-220.
- _____. 1989. Nest structure dynamics and seasonal use of nests by Siberian chipmunks (*Eutamias sibiricus*). *Journal of Mammalogy* 70:44-57.
- _____. 1996. Ecological factors affecting annual variation in commencement of hibernation in wild chipmunks (*Tamias sibiricus*). *Journal of Mammalogy* 77:731-744.
- _____. 1999. Ecological aspects of the solitary ranging squirrel, Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*). *Mammalian Science* 78:185-187.

- Kawamichi, T., and M. Kawamichi. 1993. Gestation period and litter size of Siberian Chipmunk *Eutamias sibiricus lineatus* in Hokkaido, Northern Japan. *Journal of the Mammalogical Society of Japan* 18:105-109.
- Kawamichi, T., M. Kawamichi, and R. Kishimoto. 1987. Social organization of solitary mammals. Pages 173-188 in Y. Ito, J. L. Brown, and J. Kikkawa, editors. *Animal societies: theories and facts*. Japan Science Society Press, Tokyo.
- Kenward, R. E. 1983. The causes of damage by Red and Grey squirrels. *Mammal Review* 13:159-166.
- _____. 1989. Bark-stripping by Grey squirrels in Britain and North America: why does the damage differ? . Pages 144-154 in R. J. Putman, editor. *Mammals as pests*. Chapman and Hall.
- Kenward, R. E., K. H. Hodder, R. J. Rose, C. A. Walls, T. Parish, J. L. Holm, P. A. Morris, S. S. Walls, and F. I. Doyle. 1998. Comparative demography of Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) and Grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) in deciduous and conifer woodland. *Journal of Zoology* 224: 7-21.
- Kenward, R. E., A. B. South, and S. S. Walls. 2003. Ranges 6 v1.2: for the analysis of tracking and location data (software). Anatrack Ltd.
- King, W. J., M. Festa-Bianchet, and S. E. Hatfield. 1991. Determinants of reproductive success in female Columbian ground squirrels. *Oecologia* 86:528-534.
- Kiritani, K., and K. Yamamura. 2003. Exotic Insects and their pathways for invasion. Pages 44-67 in G. M. Ruiz, and J. T. Carlton, editors. *Invasive species, vectors and management strategies*. Island Press, Washington, D.C.
- Koenig, W. D., D. Van Vuren, and P. N. Hooge. 1996. Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *TRENDS in Ecology and Evolution* 11:514-517.
- Kolar, C. S., and D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16:199-204.
- Koprowski, J. L. 1998. Conflict between the sexes: a review of social and mating systems of the tree squirrels. Pages 33-41 in M. A. Steele, J. F. Merritt, and D. A. Zegers, editors. *Ecology and evolutionary biology of tree squirrels*. Special Publication 6, Virginia Museum of Natural History.
- _____. 2007. Reproductive strategies and alternative reproductive tactics of tree squirrels. Pages 86-95 in J. Wolff, and P. Sherman, editors. *Rodent Societies*. University of Chicago Press.
- Kraus, F. 2003. Invasion pathways for terrestrial vertebrates. Pages 68-92 in J. Carlton, G. Ruiz, and R. Mack, editors. *Invasive species: vectors and management strategies*. Island Press, Washington, DC.
- Krebs, C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs* 36:239-273.
- Lacher, T. E., and M. Mares. 1996. Availability of resources and use of space in Eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Journal of Mammalogy* 77:833-849.
- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.
- Lebreton, J.-D., R. Pradel, and J. Clobert. 1993. The statistical analysis of survival in animal populations. *TRENDS in Ecology and Evolution* 8:91-95.
- Legendre, S., and J. Clobert. 1995. ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics* 22:817-834.

- Legendre, S., J. Clobert, A. P. Møller, and G. Sorci. 1999. Demographic stochasticity and social mating system in the process of extinction of small populations: the case of passerines introduced to New Zealand. *The American naturalist* 153:449-463.
- Levenson, H., R. S. Hoffmann, C. F. Nadler, L. Deutsch, and S. D. Freeman. 1985. Systematics of the Holarctic chipmunks (*Tamias*). *Journal of Mammalogy* 66:219-242.
- Lévêque, C., and J.-C. Mounolou. 2008. Biodiversité-Dynamique biologique et conservation. 2e édition. Paris.
- Levine, S. A. 1989. Analysis of risk for invasions and control program. Pages 425-435 in J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmanek, and M. Williamson, editors. *Biological invasion: a global perspective*, SCOPE 37. John Wiley Chichester (UK).
- Lima, A. C., and C. R. Hathaway. 1946. Pulgas, bibliografia, catalogo e hospedadores. Volume 4 Monografias Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro.
- Linders, M. J., S. D. West, and W. M. V. Haegen. 2004. Seasonal variability in the use of space by Western gray squirrels in Southcentral Washington. *Journal of Mammalogy* 85:511-516.
- Liu, Z. Y., H. Y. Wu, G. Z. Li, D. Q. Wang, Q. Liu, and B. Q. Xie. 1986. Siphonaptera (Insecta). *Fauna Sinica*. Science Press [in Chinese], Beijing.
- Loew, S. S. 1999. Sex-biased dispersal in Eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Evolutionary Ecology* 13:557-577.
- LoGiudice, K., R. S. Ostfeld, K. A. Schmidt, F. Keesing. 2003. The ecology of infectious disease: effects of host diversity and community composition on Lyme disease risk. in *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100, 567-571.
- Long, J. L. 2003. *Introduced mammals of the world: their history, distribution and influence*. CSIRO Publishing, Victoria, Australia.
- Lopez-Darias, M., J. M. Lobo, and P. Gouat. 2008. Predicting potential distributions of invasive species: the exotic Barbary ground squirrel in the Canarian archipelago and the west Mediterranean region. *Biological Invasions* 10:1027-1040.
- Lowe, S., M. Browne, S. Boudjelas, and M. De Poorter. 2000. 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database. ISSG, SSC, IUCN.
- Lurz, P. W. W., P. J. Garson, and L. Wauters. 2000. Effects of temporal and spatial variations in food supply on the space and habitat use of Red squirrels, *Sciurus vulgaris* L. *Journal of Zoology* 251:167-178.
- Macdonald, D. W., V. E. Sidorovich, E. I. Anisomova, N. V. Sidorovich, and P. J. Johnson. 2002. The impact of American mink *Mustela vison* and European mink *Mustela lutreola* on Water voles *Arvicola terrestris* in Belarus. *Ecography* 25:295-302.
- Mack, R. N. 2003. Global plant dispersal, naturalization, and invasion: pathways, modes and circumstances. Pages 3-30 in G. M. Ruiz, and J. T. Carlton, editors. *Invasive species, vectors and management strategies*. Island Press, Washington, D.C.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, and F. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10:689-710.
- Marco, D. E., S. A. Paez, and S. A. Cannas. 2002. Species invasiveness in biological invasions: a modelling approach. *Biological Invasions* 4:193-205.
- Mares, M. A., T. E. Lacher, M. R. Willig, N. A. Bitar, R. Adams, A. Klinger, and D. Tazic. 1982. An experimental analysis of social spacing in *Tamias striatus*. *Ecology* 63:267-273.

- Mares, M. A., M. D. Watson, and T. E. Lacher. 1976. Home range perturbations in *Tamias striatus*. *Oecologia* 25:1-12.
- Mares, M. A., M. R. Willig, and N. A. Bitar. 1980. Home Range size in Eastern chipmunks, *Tamias striatus*, as a function of numbers of captures: statistical biases of inadequate sampling. *Journal of Mammalogy* 61:661-669.
- Marmet, J., and J.-L. Chapuis. 2007. Répartition de l'Ecureuil de Corée (*Tamias sibiricus*), animal de compagnie exotique introduit en France : résultats de l'enquête nationale de 2005. Pages 27-31 in XXVIIIème colloque de la SFEPM. Les Mammifères forestiers, Collection dossiers forestiers, Rambouillet.
- _____. in prep. Natal dispersal of the Siberian chipmunk *Tamias sibiricus*, an introduced species in a French suburban forest.
- Marmet, J., J.-L. Chapuis, V. Delmas, G. Jacob, and E. Baudry. in prep.-a. Reproductive biology of the Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*), an introduced species in a French suburban forest.
- Marmet, J., B. Pisanu, and J.-L. Chapuis. in prep.-b. Home range, range overlap and site fidelity of introduced Siberian chipmunks in a French suburban forest.
- Marmet, J., A. Robert, P. Rivalan, and J.-L. Chapuis. in prep.-c. Demography of the Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*), a species introduced in a French suburban forest.
- Marshall, T. C., J. Slate, L. E. B. Kruuk, and J. M. Pemberton. 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology* 7:639-655.
- Marsot, M. 2008. Dynamique temporelle de l'infection des petits rongeurs par l'agent de la maladie de Lyme (*Borrelia burgdorferi* sl) en forêt de Sénart. Master ME, Univ. Cl. Bernard, Lyon 1.
- Martinsen, D. L. 1968. Temporal patterns in the home ranges of chipmunks (*Eutamias*). *Journal of Mammalogy* 49:83-91.
- McCullagh, P., and J. A. Nelder. 1989. *Generalized Linear Models* (2nd edition). Chapman and Hall, London.
- Meinesz, A., and B. Hesse. 1991. Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale. *Oceanologica Acta* 415-426.
- Michener, G. R. 1984. Age, sex, and species differences in the annual cycles of ground-dwelling sciurids: implications for sociality. Pages 81-107 in J. O. Murie, and G. R. Michener, editors. *The biology of ground dwelling squirrels: annual cycles, behavioral ecology, and sociality*. University of Nebraska Press, Lincoln.
- Mitchell-Jones, A. J., P. Reijnders, and J. M. Ziman. 1999. *The atlas of European mammals*. Academic press, London.
- Miyamoto, A., N. Tamura, K. Sugimura, and F. Yamada. 2004. Predicting habitat distribution of the alien formosan squirrel using logistic regression model. *Global Environmental Research* 8:13-21.
- Mohr, C. O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist* 37:223-249.
- Mooney, H., and J. Drake. 1989. Biological invasions: a scope program overview. Pages 491-501 in J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmanek, and M. Williamson, editors. *Biological invasion: a global perspective*, SCOPE 37. John Wiley, Chichester (UK).
- Morton, M. L., and P. W. Sherman. 1978. Effects of a spring snowstorm on behavior, reproduction, and survival of Belding's ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology* 56:2578-2590.

- Mougne, C. 2007. Etude anthropologique de l'Ecureuil de Corée (*Tamias sibiricus*), nouvel animal de compagnie, dans des parcs et des forêts en région parisienne. Master 2 « Evolution, patrimoine naturel et sociétés », MNHN, INAPG, Univ. Paris VII.
- Murie, J. O. 1995. Mating behavior of Columbian ground squirrels. I. Multiple mating by females and multiple paternity. *Canadian Journal of Zoology* 73:1819-1826.
- Murie, J. O., and M. A. Harris. 1982. Annual variation of spring emergence and breeding in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Journal of Mammalogy* 63:431-439.
- Neuhaus, P., R. Bennett, and A. Hubbs. 1999. Effects of a late snowstorm and rain on survival and reproductive success in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Canadian Journal of Zoology* 77:879-884
- Nunney, L. 1993. The influence of mating system and overlapping generations on effective population size. *Evolution* 47:1329-1341.
- Obolenskaya, E. V. 2007. Distribution patterns of the Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus* Laxmann, 1769). *Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeia MGU* 49:265-298.
- Ognev, S. I. 1940. Rodents. The mammals of URSS and adjacent countries. Volume IV.
- Oli, M. K., and F. S. Dobson. 2001. Population cycles in small mammals: the α -hypothesis. *Journal of Mammalogy* 82:573-581.
- _____. 2003. The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals: Cole's prediction revisited. *American Naturalist* 161:422-440.
- Ostfeld, R. S. 1990. The ecology of territoriality in small mammals. *TRENDS in Ecology and Evolution* 5:411-415.
- Palmer, G. H., J. L. Koprowski, and T. Pernas. 2008. Tree squirrels as invasive species: conservation and management implications. Pages 273-282 in G. L. Witmer, W. C. Pitt, and K. A. Fagerstone, editors. *Managing vertebrate invasive species: proceedings of an international symposium*. USDA/APHIS Wildlife Services, National Wildlife Research Center, Fort Collins, Colorado.
- Parker, I. M., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P. M. Kareiva, M. H. Williamson, B. V. Holle, P. B. Moyle, J. E. Byers, and L. Goldwasser. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1:3-19.
- Parker, P. G., and T. A. Waite. 1997. Mating systems, effective population size, and conservation of natural populations. Pages 243-261 in J. R. Clemmons, and R. Buchholz, editors. *Behavioral Approaches to Conservation in the Wild*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pascal, M., O. Lorvelec, and J. D. Vigne. 2006. Invasions biologiques et extinctions. 11 000 d'histoire des vertébrés en France.
- Perrings, C., M. Williamson, E. B. Barbier, D. Delfino, S. Dalmazzone, J. Shogren, P. Simmons, and A. Watkinson. 2002. Biological invasion risks and the public good: an economic perspective. *Conservation Ecology* 6.
- Persson, L. 1985. Asymmetrical competition: are larger animals competitively superior. *American Naturalist* 126:261-266.
- Peters, M. B., J. L. Glenn, P. Svete, C. Hagen, O. V. Tsyusko, P. Decoursey, M. Lieutenant-Gosselin, D. Garant, and T. C. Glenn. 2007. Development and characterization of microsatellite loci in the eastern chipmunk (*Tamias striatus*). *Molecular Ecology Notes* 7:877-879.
- Pidduck, E. R., and J. B. Falls. 1973. Reproduction and emergence of juveniles in *Tamias striatus* (Rodentia: Sciuridae) at two localities in Ontario, Canada. *Journal of Mammalogy* 54:693-707.

- Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga, and D. Morrison. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience* 50.
- Pisanu, B., C. Jerusalem, C. Huchery, J. Marmet, and J.-L. Chapuis. 2007. Helminth fauna of the Siberian chipmunk, *Tamias sibiricus* Laxmann (Rodentia, Sciuridae) introduced in suburban French forests. *Parasitology Research*.
- Pisanu, B., L. Lebailleux, and J.-L. Chapuis. in press. Why Siberian chipmunks *Tamias sibiricus* introduced in French forests acquired so few intestinal helminth species from native sympatric Murids? . *Parasitology Research*.
- Pisanu, B., J. Marmet, J.-C. Beaucournu, and J.-L. Chapuis. 2008. Diversité du cortège en Siphonaptères chez le tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus* Laxmann) introduit en Forêt de Sénart (Ile-de-France). *Parasite* 15:35-43.
- Pocock, M. J. O., A. C. Frantz, D. P. Cowan, P. C. L. White, and J. B. Searle. 2004. Tapering bias inherent in minimum number alive (MNA) population indices. *Journal of Mammalogy* 85:959-962.
- Powell, R. A. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. Pages 65-110 in L. Boitani, T. K. Fuller, editor. *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. Columbia University Press, New York.
- Pradel, R. 1993. Flexibility in survival analysis from recapture data: Handling trap-dependence. Pages 29-37 in J.-D. Lebreton, and P. M. North, editors. *Marked individuals in the study of bird population*. Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland.
- Pradel, R., J. E. Hines, J.-D. Lebreton, and J. D. Nichols. 1997. Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics* 53:60-72.
- Prévot-Julliard, A. C., E. Gousset, C. Archinard, A. Cadi, and M. Girondot. 2007. Pets and invasion risks: is the Slider turtle strictly carnivorous? *Amphibia-Reptilia* 28:139-143.
- Pryde, M. A., C. F. J. O'Donnell, and R. J. Barker. 2005. Factors influencing survival and long-term population viability of New Zealand long-tailed bats (*Chalinolobus tuberculatus*): Implications for conservation. *Biological Conservation* 126:175-185.
- Quader, S. 2005. Mate choice and its implications for conservation and management. *Current science* 89:1220-1229
- Queller, D. C., J. E. Strassmann, and C. R. Hughes. 1993. Microsatellites and Kinship. *Trends in Ecology and Evolution* 8:285-288.
- R Development Core Team. 2004. R: a language and environment for statistical computing. Vienna.
- Rejmánek, M., D. Richardson, G. Barbour, M. Crawley, G. Hrusa, P. Moyle, J. Randall, D. Simberloff, and M. Williamson. 2002. Biological invasions: politics and the discontinuity of ecological terminology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 83:131-133.
- Richardson, D. M., P. Pysek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, and C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6:93-107.
- Riegel, J., R.-M. Lafontaine, J. Pasteels, and P. Devillers. 2000. Influence potentielle du Tamia de Sibérie *Tamias sibiricus* (Laxmann) sur la régression de l'avifaune en Forêt de Soignes. *Cahiers d'Ethologie* 20:45-62.
- Rogers, M. F., J. A. Sindent, and T. De Lacy. 1997. The precautionary principle for environmental management: a defensive-expenditure application. *Journal of Environmental Management* 51:343-360.
- Rosenzweig, M. L. 2001. The four questions: What does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research* 3:361-367.
- Ruiz, G. M., and J. T. Carlton. 2003. *Invasive species: vectors and management strategies*. Island Press, Washington.

- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson, and S. G. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:305-332.
- Schulte-Hostedde, A. I., H. L. Gibbs, and J. S. Millar. 2000. Microsatellite DNA loci suitable for parentage analysis in the Yellow-pine chipmunk (*Tamias amoenus*). *Molecular Ecology* 9:2180-2181.
- Schulte-Hostedde, A. I., J. S. Millar, and H. L. Gibbs. 2002. Female-biased sexual size dimorphism in the Yellow-pine chipmunk (*Tamias amoenus*): Sex-specific patterns of annual reproductive success and survival. *Evolution* 56:2519-2529
- _____. 2004. Sexual selection and mating patterns in a mammal with female-biased sexual size dimorphism. *Behavioral Ecology* 15:351-356.
- Schulz, R. E., and M. P. Lubimov. 1932. *Longistriata skrjabini* n. sp. (Nematoda, Trichostrongylidae) from the Ussuri squirrel. *Parasitology* 24:50-53.
- Seber, G. A. F. 1965. A note on the multiple recapture census. *Biometrika* 249-259.
- Sexton, J. P., J. K. McKay, and A. Sala. 2002. Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecological Applications* 12:1652-1660.
- Siegel, S., and N. J. J. Castellan. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Boston.
- Skalski, J. R., K. E. Ryding, and J. J. Millspaugh. 2005. *Wildlife demography: analysis of sex, age, and count data*. Academic Press, San Diego, CA.
- Smith, D. A., and L. C. Smith. 1975. Oestrus, copulation, and related aspects of reproduction in female Eastern chipmunks, *Tamias striatus* (Rodentia:Sciuridae). *Canadian Journal of Zoology* 53:755-767.
- Sol, D., M. Vila, and I. Kühn. 2008. The comparative analysis of historical alien introductions. *Biological Invasions* 10:1119-1129.
- Strubbe, D., and E. Matthysen. 2007. Invasive ring-necked parakeets *Psittacula krameri* in Belgium: habitat selection and impact on native birds. *Ecography* 30:578-588.
- Sutherland, G. D., A. S. Harestad, K. Price, and K. P. Lertzman. 2000. Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation Ecology* 4:16.
- Switzer, P. V. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology* 7:33-555.
- Taylor, R. A. J. 1980. A family of regression equations describing the density distribution of dispersing organisms. *Nature* 286:53-55.
- Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, M. Rejmanek, and R. Westbrooks. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21:1-16.
- Vourc'h, G., J. Marmet, M. Chassagne, S. Bord, and J.-L. Chapuis. 2007. *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus*) introduced in suburban forests in France. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 7:637-642.
- Walker, B., and W. Steffen. 1997. An overview of the implications of global change for natural and managed terrestrial ecosystems. *Conservation Ecology* 1(online): 2.
- Waser, P. M., and W. T. Jones. 1983. Natal philopatry among solitary mammals. *The Quarterly Review of Biology* 58:355-390.
- Wauters, L., and A. A. Dhonts. 1992. Spacing behaviour of Red squirrels, *Sciurus vulgaris*: variation between habitat and the sexes. *Animal Behaviour* 43:297-311.
- Wauters, L., M. Githiru, S. Bertolino, A. Molinari, G. Tosi, and L. Lens. 2008. Demography of alpine Red squirrel populations in relation to fluctuations in seed crop size. *Ecography* 31:104-114.

- Wauters, L. A., and L. Lens. 1995. Effects of food availability and density on Red Squirrel reproduction. *Ecology* 76:2460-2469.
- Weisser, W. W. 2001. The effects of predation on dispersal. Pages 180-188 in J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, editors. *Dispersal*. Oxford University Press, New York.
- White, G. C., and K. P. Burnham. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 Supplement:120-138.
- White, G. C., A. B. Franklin, and T. M. Shenk. 2002. Estimating parameters of PVA models from data on marked animals. Pages 169-190 in S. R. Beissinger, and G. M. McCullough, editors. *Population viability analysis*. University of Chicago, Illinois, USA.
- Williamson, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- Williamson, M. H., and A. Fitter. 1996. The characters of successful invaders *Biological Conservation* 78:163-170.
- Wilson, D. E., and D. M. Reeder. 1993. *Mammals species of the world : A taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- Worton, B. J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in Home-range studies. *Ecology* 70:164-168.
- Yahner, R. H. 1978. Burrow system and home range use by eastern chipmunks, *Tamias striatus*: ecological and behavioral considerations. *Journal of Mammalogy* 59:324-329.

Traits d'histoire de vie du Tamia de Sibérie *Tamias sibiricus*, espèce exotique naturalisée dans la forêt de Sénart (Essonne) : démographie, biologie de la reproduction, occupation de l'espace et dispersion

Julie MARMET

Résumé

Le Tamia de Sibérie, *Tamias sibiricus*, est un Sciuridé originaire d'Asie introduit en France depuis le début des années 70. Vendu comme animal de compagnie, il a été relâché par des propriétaires dans des forêts périurbaines où il est apte à s'établir. A ce jour, onze populations sont identifiées en Île-de-France et Picardie. Les conséquences de sa présence d'un point de vue écologique, sanitaire et économique étant peu documentées, un programme de recherche a été initié afin de déterminer si cette espèce est envahissante et quelles sont les caractéristiques qui encouragent son établissement et son expansion.

Dans ce contexte, un suivi de population par capture-marquage-recapture a été mis en place dans la Forêt de Sénart (Essonne) où se situe la plus importante population en termes d'effectifs. A travers l'étude de la démographie de cette population, de son mode de reproduction et d'occupation de l'espace, et de la dispersion des juvéniles, des traits d'histoire de vie de l'espèce favorisant son établissement et son expansion ont été mis en évidence. L'analyse démographique a permis de caractériser la structure de la population et sa forte croissance. Les taux de survie élevés, notamment en hiver, et la fécondité croissante semblent expliquer équitablement cette augmentation. Dans un deuxième temps, la biologie de la reproduction de l'espèce, étape clé du processus de naturalisation, a été étudiée. Le système d'accouplement de promiscuité (polygynandrie) et les deux saisons de reproduction par an favorisent aussi son établissement. Une étude de l'occupation spatiale a permis de définir l'organisation mise en place entre les sexes et confirme le système de promiscuité (chevauchement entre les sexes). Concernant les modalités d'expansion du Tamia de Sibérie, la fidélité au site des adultes et la faible dispersion des juvéniles semblent plutôt limitantes. Toutefois, des déplacements sur de longues distances ont été observés chez les juvéniles. Le Tamia de Sibérie présente donc des traits d'histoire de vie qui encouragent fortement son établissement, néanmoins ses capacités d'expansion semblent limitées.

Mots clés : *Tamias sibiricus*, Nouvel animal de compagnie, démographie, occupation de l'espace, biologie de la reproduction, dispersion des juvéniles, introduit