



Année 2012

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
ECOLE DOCTORALE « SCIENCES DE LA NATURE ET DE L'HOMME »
(ED 227)

N° attribué par la Bibliothèque

□□□□□□□□□□□□□□□□

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Discipline : **ÉCOLOGIE**

Présentée et soutenue publiquement par

Anne DOZIÈRES

Le 23 novembre 2012

SUJET

CONSERVATION DE L'ÉCUREUIL ROUX EN FRANCE :
De l'état des populations aux enjeux liés à l'introduction
de l'écureuil à ventre rouge

Sous la direction de **Jean-Louis Chapuis**

JURY

M. Alain Butet	Chargé de Recherche	Université Rennes 1	Rapporteur
M. Daniel Simberloff	Professeur	University of Tennessee	Rapporteur
Mme Elsa Bonnaud	Maîtresse de Conférences	Université Paris Sud XI	Examinatrice
M. Michel Pascal	Directeur de Recherche	INRA Rennes	Examineur
M. François Sarrazin	Professeur	Université Pierre et Marie Curie	Examineur
M. Lucas Wauters	Professeur	University of Insubria	Examineur
M. Jean-Louis Chapuis	Maître de Conférences	MNHN, Paris	Directeur de thèse

À Pipouille...

REMERCIEMENTS

Cette thèse a été financée par l'Office National des Forêts et le ministère de l'Ecologie.

En premier lieu, je tiens à remercier les membres du Jury qui ont accepté de juger ce travail, merci à **Elsa Bonnaud, Michel Pascal, François Sarrasin, Lucas Wauters**, et en particulier mes deux rapporteurs **Alain Butet** et **Daniel Simberloff**.

Ma plus profonde reconnaissance va à **Jean Louis**, directeur de cette thèse. Il y a 5 ans maintenant nous faisons notre première journée terrain à vélo ! Merci de m'avoir fait confiance, et de m'avoir initiée au travail de chercheuse. Merci pour tout ce que tu m'as appris, pour ces innombrables sessions de terrain, et pour les ti-punch qui les suivaient ! Merci pour ton soutien tout au long de cette thèse, notamment les relectures de ce manuscrit jusqu'aux dernières heures!

Je tiens à remercier tous les membres de mon comité de thèse, **Emmanuelle Baudry, Alain Butet, Christiane Denys, François Moutou, Michel Pascal** et **Laurent Tillon** qui, par leurs conseils, m'ont aidé à orienter mon travail et à trouver des solutions.

Merci à ceux avec qui j'ai travaillé

Je souhaiterais remercier ensuite toutes les personnes avec lesquelles j'ai eu la chance de collaborer ces trois dernières années. **Benoit**, pas un simple collaborateur, j'aurais plus envie de dire un deuxième directeur ! Merci pour ton soutien quotidien, pour tes conseils sur les analyses, pour tes relectures, mais aussi pour toutes ces discussions scientifiques... mais pas que, tu m'as beaucoup appris. Un immense merci à **Emmanuelle**, j'ai beaucoup aimé travailler et faire de la cuisine de laboratoire avec toi. Merci pour ta patience et ta vision toujours positive des choses. **Romain**, d'abord merci d'avoir fait de moi une « moins mauvaise » ornitho, et puis surtout d'avoir accepté de te lancer dans le modèle écureuil avec moi, on a fait une bonne équipe : AsMuse ! C'était top de travailler avec toi mais j'ai une bonne nouvelle, on n'a pas tout à fait fini. Merci pour ta présence et tes attentions à la fin de cette thèse. Un très grand merci à **Alex**, il me semble que d'autres avant moi t'ont qualifié de « sauveur » voire même de « super-Alex », je crois que tu peux m'ajouter à la liste des thésards en fin de thèse que tu as secourus ! Merci pour tes conseils, tes relectures et ta patience. Et puis ma successeuse, la chapuisette n°3, merci **Christie**, c'était il y a 2 ans maintenant la chasse au Chabal au parc de Sceaux, merci pour tout, je te souhaite plein de joies de thèse, et puis notre collaboration shampoings n'est pas finie !

Un immense merci à toutEs mes stagiaires, et oui c'est bien connu, les écureuils c'est un truc de filles! Alors merci **Stefanyia, Carole, Fiona, Christie** et **Aurore**. Sans vous ce travail n'aurait sans doute pas pu exister.

Dans la catégorie **ONF**, je voudrais remercier tous les agents qui m'ont aidé dans la récolte des données, en particulier les membres du **réseau mammifères**, un grand merci pour votre accueil en Ardèche. Une

immense gratitude à **Laurent**, grâce à qui ce projet a pu voir le jour, merci pour tes conseils, et merci de m'avoir fait découvrir un peu le monde des chauves-souris. Merci à **Patrice Hirbec** de toujours avoir soutenu nos projets. **Seb**, l'écureuil des montagnes, mon compagnon de fin de mémoire, ils nous en auront fait baver ces écureuils, merci pour ta joie de vivre et ton énergie ! **Franck**, merci pour toutes ces oreilles et ces écureuils dans ton congélateur, je garde un bon souvenir de notre visite d'Antibes (ça c'est pour faire râler le Seb !). Un grand merci à **Guy** pour ton accueil à la Faisanderie et tes histoires à dormir debout, et surtout pour m'avoir aidé à me déguiser en agent ONF pour passer inaperçue en forêt !

A ceux qui m'auront accueilli et aidé sur le terrain. Merci à **Olivier Gerriet** pour m'avoir fait découvrir les écureuils à ventre rouge et les méandres de l'arrière pays antibois. Et puis merci à **Olivier Bouviala** pour ton soutien au parc de Sceaux.

Merci le labo merci le muséum

Un grand merci à tous les gens de ce formidable labo qui ont contribué au plaisir de travailler ici au quotidien.

Un immense merci à **Julie**, chapuisette n°1, c'est toi qui m'a montré le chemin appris à éviter les embuches, merci d'avoir été là si souvent pour moi, tu es la plus géniales des batwoman qui existe ! A **Cat**, grâce à qui il y a des numéros en bas des pages de ce manuscrit, merci pour ton aide si précieuse, merci pour ton amitié, maintenant au travail on doit monter prothèse mais avant parapente. A **Noëlie** parce que t'es top que t'as toujours de bonnes idées et un brin de folie et une grande gentillesse. A **Alan**, pour m'avoir fait rire pendant 4 ans, pour avoir écouté mes histoires. A ma **Kak** qui aura été là, même de l'autre coté de l'atlantique, je t'oublie pas ma choucou. A **Stéphane** merci d'avoir été là à tant de moments pour moi, merci pour tout. **Hélène**, parce qu'on a surmonté le tremblement de terre ensemble et qu'on est trop des ouf ! A **Fanny**, ma nouvelle voisine, à nous les apéros en terrasse à Gentilly city, jusqu'en Janvier ce sera « un Perrier citron pour madame ». **Aggeliki** ma c...n préférée. **Vincent** parce que grâce à toi la bière coule à flot. **Anne** je te suis de près merci pour tes relectures. **Marine**, même si tu fais exprès de rester plus tard que moi. **Nico** je risque d'être un peu moins là le dimanche mais tu vas voir tu vas tout déchirer ! **Assaf** parce que tu m'as fait découvrir les dates. **François C.** pour les interactions tubes à poils. **Cécile** ma collègue de STOC, c'est promis on se fait un ping-pong très vite ! Merci **Jean-François**, nocturne comme tes chauves souris ; ta présence ces dernières semaines aux heures tardives était la bienvenue ; **Helene C.** pour les sessions papotage. **Céline** pour les soirées déguisées. **Sophie** pour ton rire et ta bonne humeur. **Aliénor** pour ton énergie communicative. **PY** pour ta folie. A **Florence**, pour les discussions épilations. A **Jo** pour nous avoir fait découvrir la base nautique de Cergy. A **Pierre** pour les tartares et la SFR. A **Anne-Claire** pour le remonte moral mutuel fin de 3^{eme} année. A **Jeanne** pour ses collants. A **JB** qui j'espère reviendra vite ! A **Célia** pour nos futures sessions de terrain écureuil. **Pierre** pour nostalgie dans le jumpy. Merci **Carole** et **Laure** même si vous êtes parties, coquelicot pour toujours !

Et merci à **tous les autres**, Nathalie, Emmanuelle, Colin, Audrey, Baptiste, Anne Christine, Jawad, Camila, Aurélie, Alix, Ariane, Anne-Caroline, Benoit, Greg, Anne-Laure, Rose-Lyne, Florence D., Denis, Fred,

Romain J, Romain P, Olivier, Christian, Isa, François, Gabrielle, Morgane, Zina, Dora, Sylvie, Sabine et Nancy. Et à ceux que j'ai peut être oublié...

Merci à tous ceux qui m'entourent

D'abord merci à tous mes **collocs** pour avoir supporté les écureuils dans le congélateur, les affaires de terrain pleines de boue et aussi mes humeurs parfois changeantes en cette fin de thèse. Mais surtout merci à vous tous **Marcus, Maylis, Morgane, Coline, Erwan, Laura, Xavier, Fabien, Lise**, merci pour votre amitié, elle me fait tellement de bien. Merci à tous ceux que je n'ai pas cités et qui sont passés dans ma vie ces dernières années.

Et puis merci infiniment à **vous deux** qui m'avez donné la curiosité de la nature ; si il y avait pas eu la hulotte dans les étagères de la grange je ne serai peut être pas là aujourd'hui. Merci pour votre soutien, votre générosité, votre amour. Merci **Youlitte**, la meilleure des sœurs qui soit, un jour on fera un film sur les écureuils toutes les deux, ce sera top ! Et merci **youyou**.

Enfin **Ben**, toi qui a partagé ces années avec moi, merci pour ton soutien indéfectible, ton indispensable présence. Et maintenant à nous la vie de colloc sans colocs !

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	11
1. DES HABITATS MENACES.....	14
2. L'INTRODUCTION D'ESPECES EXOTIQUES	15
3. L'ECUREUIL ROUX MENACE ?	20
4. EMERGENCE DU PROJET – CONSTRUCTION DU SUJET DE THESE	25
CHAPITRE I. L'ETAT DES POPULATIONS D'ECUREUILS ROUX EN FRANCE	33
1. REPARTITION	35
2. DIVERSITE DES POPULATIONS.....	37
2.1. <i>Sur le plan phénotypique</i>	37
2.2. <i>Sur le plan génétique</i>	39
3. QUELS HABITATS EN FRANCE ?.....	42
3.1. <i>L'écureuil, une espèce forestière</i>	42
3.2. <i>Le cas particulier des zones urbaines</i>	44
CHAPITRE II. UNE NOUVELLE ESPECE D'ECUREUIL ARBORICOLE EN FRANCE : L'ECUREUIL A	
VENTRE ROUGE	49
1. L'ECUREUIL A VENTRE ROUGE.....	51
1.1. <i>Ecologie de l'espèce</i>	51
1.2. <i>L'écureuil à ventre rouge à travers le monde</i>	54
1.3. <i>De l'introduction à l'invasion</i>	56
2. INTRODUCTION SUR LE CAP D'ANTIBES	58
2.1 <i>Contexte de l'introduction</i>	58
2.2. <i>La colonisation</i>	59
2.3. <i>Habitats préférentiels et utilisation de l'espace</i>	62
3. INTERACTIONS AVEC L'ECUREUIL ROUX	66
3.1. <i>Introduction de parasites</i>	66
3.2. <i>Répartition : niche vacante ou exclusion compétitive ?</i>	69
CHAPITRE III. QUESTIONS RELATIVES A LA GESTION DE LA POPULATION D'ECUREUIL A VENTRE	
ROUGE	73
1. ADAPTER LA GESTION A LA SITUATION.....	75
1.1 <i>Eviter les nouvelles introductions : « prévenir plutôt que guérir »</i>	76
1.2. <i>Eliminer les populations nouvellement établies</i>	77
1.3. <i>Contrôle et maintien des populations à un niveau « acceptable » : une solution ?</i>	78
1.4. <i>Cas de la gestion de l'écureuil à ventre rouge dans les Alpes-Maritimes</i>	79

2. LA GESTION, UN SUJET DE SOCIETE	82
2.1. Eviter de nouvelles introductions : le rôle des citoyens	82
2.2. Le public garant du bon déroulement des opérations	83
2.2. Cas de l'échec du projet d'éradication de l'écureuil gris en Italie	85
2.3 Cas de l'écureuil à ventre rouge en Argentine	86
2.4 Cas de l'écureuil à ventre rouge en Belgique	86
2.5. Conclusion	87
3. LA MODELISATION, UN OUTIL D'AIDE A LA DECISION	89
3. 1. Apports de la modélisation	89
3.2. Cas d'étude : proposition de scénarios de gestion de l'écureuil à ventre rouge	90
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	97
BIBLIOGRAPHIE	107
ARTICLES.....	123
Article 1 Répartition et habitat de l'écureuil roux (<i>Sciurus vulgaris</i>) en France.....	125
Article 2 Genetic structure of the French red squirrel populations	143
Article 3 Demography and space use of the Eurasian red squirrel in an urban park.....	153
Article 4 Range expansion of the Pallas's squirrel introduced in southern of France	175
Article 5 Macroparasites of Pallas's squirrel introduced into Europe	201
Article 6 Projecting introduced Pallas's squirrel expansion in Southern France.....	209

INTRODUCTION



Crédit photo Mikko Lagerstedt

Il y a vingt ans, la Convention sur la Diversité Biologique était adoptée au « Sommet de la terre » de Rio de Janeiro de juin 1992 (<http://www.biodiv.org>). De nombreux états s'étaient alors engagés à mettre en œuvre des mesures visant à réduire la perte de biodiversité. Qu'en est-il vingt ans plus tard ?

Le développement exponentiel des populations humaines au cours des dernières décennies, passant de trois milliards dans les années 1960 à près de sept milliards en 2011 (UNFPA 2011a), s'est accompagné d'une pression croissante sur les écosystèmes (Vitousek *et al.* 1997b), avec de multiples conséquences sur la biodiversité (Pimm & Raven 2000). Le taux d'extinction estimé avec des données recueillies au cours du XX^{ème} siècle est cent à mille fois plus élevé que le taux d'extinction moyen qu'a connu la Terre auparavant (Pimm & Raven 2000). Selon l'IUCN (Union Mondiale pour la Nature), 2/5^{ème} des espèces d'amphibiens, 1/4 des mammifères, 1/8^{ème} des oiseaux, et 7/10^{ème} des espèces de plantes sont menacées d'extinction (IUCN Red List, <http://www.iucnredlist.org/>). La perte de biodiversité est d'une telle ampleur qu'il est question aujourd'hui de crise d'extinction majeure qualifiée de crise de l'Holocène. Cette crise n'est pas la première que connaît la biodiversité, la dernière étant la crise Crétacé-Tertiaire il y a 65 millions d'années, mais elle se caractérise par la rapidité avec laquelle ce processus a été mis en place, et surtout son origine anthropique.

Ces modifications ont été principalement engendrées par les besoins croissants des populations humaines en ressources et en énergie, notamment dans les pays les plus industrialisés (MEA 2005). Les facteurs influençant la perte de la biodiversité sont multiples et principalement dus aux pressions anthropiques sur les milieux naturels : i) la destruction, la modification et la fragmentation des habitats principalement pour le gain et l'exploitation des terres arables, ii) l'introduction volontaire ou involontaire d'espèces exotiques devenant envahissantes, iii) la surexploitation des ressources naturelles – essentiellement halieutiques - et iv) l'altération des cycles biogéochimiques (notamment illustrée par le réchauffement climatique) (Vitousek *et al.* 1997b). Ces différentes pressions sont susceptibles d'agir en synergie, accroissant les impacts négatifs sur les écosystèmes (Travis 2003; Marvier *et al.* 2004; Didham *et al.* 2007; Walther *et al.* 2009a). L'ensemble de ces modifications d'origine humaine qualifie le changement global.

Au cours de ce travail de thèse, nous nous sommes intéressée à une espèce de rongeur forestier, l'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*), particulièrement sensible à la destruction et la fragmentation de ses habitats (Andren & Delin 1994; Celada *et al.* 1994; Van Apeldoorn *et al.* 1994; Wauters *et al.* 1994; Wauters 1997; Koprowski 2005) et à l'introduction d'écureuils exotiques devenant envahissants (Wauters *et al.* 1997; Gurnell *et al.* 2004b).

1. Des habitats menacés

La destruction et la dégradation des milieux naturels sont considérées comme des forces majeures conduisant à la perte de biodiversité (Vitousek *et al.* 1997b). A titre d'exemple, d'après la FAO (Food and Agricultural Organization, 2005), 13 millions d'hectares de forêts seraient détruits chaque année dans le monde, destruction responsable de l'extinction d'un grand nombre d'espèces associées à ces milieux. Ces disparitions résultent directement des altérations qui menacent les habitats propres à chacune des espèces qui les utilisent et, indirectement, des effets de « cascade ».

La croissance des populations humaines s'accompagne de la transformation des milieux à des fins agricoles, industrielles et d'urbanisation (Antrop 2004; Tschardtke *et al.* 2005). Les **changements de modes d'occupation des sols** ont modifié une grande partie de la surface terrestre (DeFries *et al.* 2004), concernant la quasi-totalité des écosystèmes (Hoekstra *et al.* 2005; Ellis & Ramankutty 2007). On estime que 30 à 50% de la surface de la terre ont été directement transformés par les activités humaines (Vitousek 1994), ces valeurs étant plus importantes dans les pays industrialisés, en Europe par exemple 85% des surfaces ont été modifiées par les activités anthropiques (Primack *et al.* 2012). Les prévisions de croissance des populations humaines laissent penser que la destruction des habitats associée à la modification des milieux continuera à être la principale cause de perte de biodiversité dans les décennies à venir (Novacek & Cleland 2001). En effet, la situation actuelle met en danger la persistance de la majorité des espèces menacées (Vitousek *et al.* 1997b; Pimm & Raven 2000; Brooks *et al.* 2002). La perte des habitats affecte directement la viabilité des populations par la diminution de la quantité des ressources disponibles et des abris, avec pour conséquences une réduction de la capacité de charge des habitats et l'extinction locale ou globale de certaines espèces. Notons ici le cas particulier des espèces spécialistes qui dépendent étroitement de ressources souvent localisées dans un nombre réduit d'habitats (Devictor *et al.* 2008).

Outre la destruction des milieux, les changements de mode d'occupation du sol conduisent à leur **fragmentation** (Ewers & Didham 2005; Primack *et al.* 2012), en particulier en milieux forestiers (Wade *et al.* 2003). Les constructions de voies de transports, la mise en culture des terres et l'extension de l'urbanisation transforment de grandes étendues d'habitats homogènes en petits fragments isolés, pouvant avoir des conséquences majeures sur la biodiversité (Fahrig 2003). Certaines populations d'espèces peu mobiles peuvent voir leurs effectifs se réduire (Ewers & Didham 2005), en relation avec une limitation des possibilités de dispersion et de colonisation, et une réduction de la taille des parcelles. Les espèces présentes dans de tels habitats seront dès lors concernées par les menaces associées aux petites populations isolées. Au niveau démographique les effets Allee, la stochasticité démographique et environnementale,

peuvent menacer ces populations d'extinction (Ewers & Didham 2005). Du point de vue génétique, la diminution des effectifs et l'isolement peuvent être à l'origine de phénomènes de dépression de consanguinité et de dérive génétique, augmentant les risques d'extinction (Ewers & Didham 2005).

La sensibilité à la fragmentation va dépendre de la taille du domaine vital de chaque espèce. Ainsi les espèces de grande taille nécessitant des surfaces importantes pour s'établir vont y être plus sensibles.

2. L'introduction d'espèces exotiques

Charles Elton (1958), dans son livre intitulé « *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* » est parmi les premiers auteurs à considérer l'importance des invasions biologiques en tant que perturbation majeure des systèmes écologiques. Leurs études ont pris de l'ampleur en 1982 à l'occasion du SCOPE « Scientific Committee on Problems of the Environment » où le phénomène des invasions biologiques est envisagé dans une approche interdisciplinaire. Un second palier est atteint en 1999 avec le lancement de la revue *Biological Invasions*, nouvel essor de la discipline que l'on peut caractériser par l'augmentation, au cours de ces 30 dernières années, du nombre de publications sur ce sujet dans la littérature scientifique internationale (**Figure 1**).

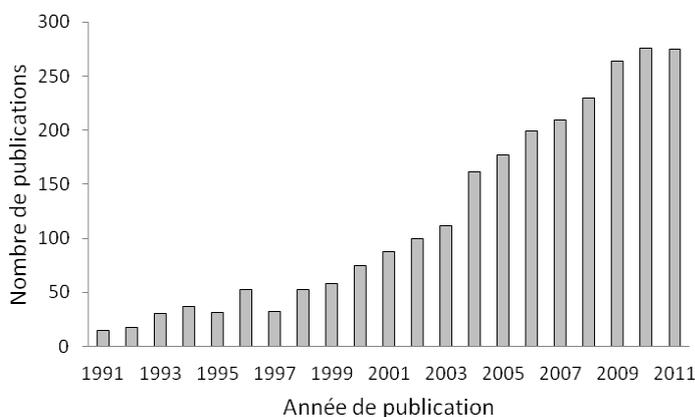


Figure 1. Evolution du nombre de publications parues annuellement contenant les termes « invasion » ou « invasive », dans des revues d'écologie et d'évolution de 1991 à 2011. Données obtenues dans *Web of Knowledge - Web of Sciences*.

Un des objectifs de l'étude des espèces exotiques envahissantes est d'identifier leurs impacts sur la biodiversité, de comprendre les processus qui conduisent une espèce à devenir invasive et ce principalement pour pouvoir prévenir les futures invasions. D'un point de vue plus fondamental, les espèces introduites sont des modèles biologiques intéressants, permettant de comprendre les processus d'établissement, d'adaptation et d'évolution rapide de populations, et de tester bon nombre de théories en écologie.

Les définitions « d'espèces invasives » sont nombreuses et ne font pas l'objet d'un consensus au sein de la communauté scientifique (Elton 1958; Davis & Thompson 2000; Richardson *et al.* 2000; Sakai *et al.* 2001; Rejmánek M *et al.* 2002; Colautti & MacIsaac 2004; Occhipinti-Ambrogi & Galil 2004; Falk-Petersen *et al.* 2006; Pascal *et al.* 2006; Valery *et al.* 2008; Colautti & Richardson 2009; Davis *et al.* 2011; Richardson *et al.* 2011; Young & Larson 2011).

Dans ce manuscrit nous retiendrons celle proposée par l'Union Mondiale pour la Nature. Une espèce invasive est « *un animal, un végétal ou un autre organisme introduit par l'homme dans des zones se situant hors de l'aire naturelle de distribution de l'espèce, où elle s'établit et se propage, générant un impact négatif sur l'écosystème et les espèces locales* ». Comme le précise l'ISSG (Invasive Species Specialist Group, <http://www.issg.org/>), ces espèces exotiques envahissantes (EEE) sont également « susceptibles d'avoir des conséquences économiques et sanitaires ».

Le point de la définition qui est à l'origine des plus grandes controverses est probablement le fait d'associer ou non la notion d'impact, certains auteurs prônant une définition de l'invasion uniquement sur le plan biogéographique, basée sur l'expansion spatiale et démographique des espèces (Williamson 1996; Daehler 2001; Rejmánek M *et al.* 2002; Valery *et al.* 2008; Richardson *et al.* 2011). D'autres encore considèrent qu'il ne faut pas différencier la prolifération d'espèces allochtones de celle des autochtones (Valery *et al.* 2008, 2009; Davis *et al.* 2011).

Trois étapes sont reconnues comme définissant une invasion biologique : **l'introduction**, **l'établissement** de populations viables (ou naturalisation) et la **prolifération** (Drake *et al.* 1989; Richardson *et al.* 2000; Kolar & Lodge 2001; Sakai *et al.* 2001; Colautti & MacIsaac 2004) :

- Pour qu'une espèce devienne invasive, elle devra franchir un certain nombre de barrières géographiques et démographiques, le processus pouvant être interrompu à chacune d'entre elles (Williamson & Fitter 1996a). La phase d'introduction correspond au franchissement de la barrière géographique par l'intermédiaire de l'homme, ceci de façon intentionnelle ou fortuite.

L'aire de répartition d'une espèce résulte de contraintes d'ordres écologique, géographique et temporelle, qui vont constituer des barrières naturelles limitant sa distribution. Sur le long terme, cette distribution est en constante évolution, en relation avec des adaptations occasionnées par des changements environnementaux, biotiques ou abiotiques. Or, l'évolution de la répartition des espèces a été récemment accélérée par l'action de l'homme, par l'augmentation de ses déplacements à travers le monde avec comme conséquence le transport intentionnel ou non d'espèces, levant ainsi les barrières naturelles pour nombre d'entre elles. Déjà au Néolithique, le développement de l'agriculture et de l'élevage a conduit l'homme à faire voyager avec lui des espèces cultivées et domestiquées. A partir du XV^{ème} siècle, les grandes explorations ont contribué à l'accentuation du phénomène, avec la découverte de nouveaux

territoires, des espèces étant ainsi importées et exportées de l’Ancien vers le Nouveau Monde, mais aussi entre les territoires nouvellement découverts. Le développement du transport aérien au XX^{ème} va également accélérer le phénomène, prenant une ampleur considérable au cours de ces dernières décennies en relation avec l’expansion démographique, l’accroissement des échanges internationaux commerciaux, touristiques et industriels (Vitousek *et al.* 1997a; Perrings *et al.* 2005; Westphal *et al.* 2008; Hulme 2009). L’homme a ainsi introduit volontairement ou accidentellement des espèces dans la quasi-totalité des écosystèmes.

La probabilité d’introduction d’une espèce va dépendre de son abondance sur son aire d’origine, les espèces rares et menacées ayant moins de chance d’être prélevées. A l’inverse, les espèces dont l’aire de répartition est étendue et dont les densités sont élevées seront plus fréquemment introduites. Une espèce exotique introduite dans un nouvel environnement ne va pas nécessairement devenir envahissante (Davis & Thompson 2000). Seule une petite fraction des espèces introduites deviendra invasive, fraction qui d’après la règle des « ten rules » établie par Williamson & Fitter (1996a) avoisinerait les 0,1%. Cette règle, très empirique, ne semble pas s’appliquer à tous les taxons, ce pourcentage chez les vertébrés par exemple étant beaucoup plus important (Jeschke & Strayer 2005).

- Une fois introduits, les individus vont devoir faire face aux conditions biotiques et abiotiques de leur nouvel environnement. La population sera considérée comme établie quand les organismes se reproduisent, survivent et sont capables de maintenir une population viable d’une année à l’autre. La pression de propagules, c’est-à-dire le nombre d’individus relâchés, constitue un paramètre clef dans le succès d’établissement d’un grand nombre d’espèces (Kolar & Lodge 2001; Lockwood *et al.* 2005; Simberloff 2009). Un nombre élevé de propagules assurera une meilleure adaptabilité de l’espèce à d’éventuelles pressions de sélection, et permettra également d’éviter les mécanismes démographiques (stochasticité démographique, effet Allee) et génétiques (dérive, dépression de consanguinité) associés aux petites populations (Lockwood *et al.* 2005).

- Enfin, la troisième étape correspond à l’expansion spatiale des individus hors de la zone où ils ont été initialement introduits, par des processus de dispersion. La structure spatiale du paysage dans lequel une espèce est introduite et son mode de dispersion vont ainsi conditionner la réussite du processus d’expansion (With 2002).

La **probabilité pour qu’une espèce introduite devienne invasive** est fonction à la fois de ses caractéristiques et de celles de l’écosystème d’accueil, la réussite d’une invasion dépendant de l’interaction de ces facteurs.

Dans ce contexte, de nombreux travaux ont tenté d'identifier les traits biologiques caractéristiques des espèces envahissantes, pour tenter de prédire les invasions biologiques futures (Williamson & Fitter 1996b; Mack *et al.* 2000; Kolar & Lodge 2001; Peterson 2003; Hayes & Barry 2008). Certaines caractéristiques peuvent être dégagées, vérifiées dans la plupart des cas, mais avec des exceptions (Williamson & Fitter 1996a). Un élément permettant de prédire les capacités d'une espèce à s'établir est l'étendue de son aire de distribution native, plus celle-ci couvrira de grandes surfaces, sous des latitudes variées, plus l'espèce s'adaptera facilement à d'autres types d'environnements (Peterson 2003; Hayes & Barry 2008), la proximité écologique des aires d'origine et d'introduction étant également un élément favorisant l'établissement. De même, les historiques d'invasions d'une espèce dans d'autres parties du monde sont de bons indicateurs de sa propension à devenir invasive (Wittenberg & Cock 2001). Pour Ehrlich (1989), chez les vertébrés, les bons « envahisseurs » présentent une plasticité écologique notamment au niveau du régime alimentaire, des capacités de dispersion efficaces. Ce sont habituellement des espèces à temps de génération court, et de taille plus importante que leurs éventuels compétiteurs. Il peut s'agir également d'espèces anthropophiles, ayant une variabilité génétique élevée, augmentant les capacités d'adaptation.

Les caractéristiques de l'espèce introduite ne permettent pas d'expliquer à elles seules le phénomène d'invasion, certaines espèces étant invasives dans un milieu donné et pas dans un autre. Les facteurs extrinsèques sont également déterminants, notamment la nature de l'écosystème envahi. Il est établi que les habitats les moins perturbés et les plus riches en espèces offrent une meilleure résistance aux envahisseurs (Elton 1958; Jeschke & Strayer 2005), les habitats présentant de hauts niveaux de biodiversité étant plus productifs et assurant une meilleure stabilité. A l'inverse la présence de communautés d'accueil pauvres en espèces, non saturées (Lodge 1993), peu « sophistiquées » (Vermeij 1991) ou dysharmoniques (Mueller-Dombois 1992) facilitent leur implantation. Les relations interspécifiques que développe une espèce dans un nouvel environnement jouent un rôle important ; l'installation d'une espèce sera facilitée par l'absence ou la rareté des prédateurs, compétiteurs et parasites (Lodge 1993; Torchin *et al.* 2003). Ceci explique en partie le succès des invasives dans les systèmes insulaires qui sont des écosystèmes simplifiés, souvent peu diversifiés dans lesquels il y a peu de prédateurs et de compétiteurs (Courchamp *et al.* 2003; Frenot *et al.* 2005). Par ailleurs, les activités humaines sont considérées comme un facteur favorisant les invasions biologiques (Lonsdale 1999; Hulme 2009), à la fois parce qu'elles contribuent au transport d'espèces mais aussi parce qu'elles conduisent à la dégradation des habitats.

Les invasions sont considérées comme la **deuxième cause d'érosion de la biodiversité** (Vitousek *et al.* 1997a). L'arrivée d'une nouvelle espèce dans un écosystème modifie les relations

existantes entre espèces, les équilibres en place (Hulme 2007). Les impacts, associés à l'introduction d'espèces animales, peuvent être dus à des interactions directes avec les espèces locales, par prédation de l'espèce introduite sur des espèces natives (Courchamp *et al.* 2003), par pression d'herbivorie sur les communautés de plantes natives (Courchamp *et al.* 2003), par supplantation des espèces autochtones par la compétition pour les ressources (alimentation, abris...) (Mooney & Cleland 2001). Une espèce introduite peut devenir la proie d'un prédateur natif, contribuant ainsi à augmenter ses densités avec des effets négatifs pour les proies locales (Barber *et al.* 2008). Il arrive que l'introduction d'une nouvelle espèce induise des changements génétiques chez des espèces natives par hybridation (Mooney & Cleland 2001). Les dommages peuvent également être indirects, en relation avec des modifications de l'habitat induites par les espèces introduites engendrant des effets en cascade sur les espèces autochtones, et des modifications de fonctionnement de l'écosystème envahi (Courchamp *et al.* 2003). Dans de nombreux cas, les espèces sont introduites avec leurs parasites, susceptibles d'être transmis aux espèces autochtones (Tompkins *et al.* 2006) ; elles peuvent également devenir réservoir de pathogènes natifs et contribuer à l'augmentation de leur prévalence (Torchin *et al.* 2003).

Les coûts économiques et sanitaires associés aux invasions biologiques sont difficilement quantifiables. Certaines estimations font état de sommes colossales. A titre d'exemple, les coûts engendrés directement par les espèces exotiques envahissantes ou par leur contrôle atteindraient 120 milliards de dollars pour les seuls Etats-Unis (Pimentel *et al.* 2005).

Au niveau sanitaire, certaines espèces invasives peuvent être l'origine de problèmes au niveau de la santé humaine, en tant que réservoirs de maladies (Marsot *et al.* 2011), qu'espèces à l'origine d'allergie (Ziska & Caulfield 2000), ou encore de pertes agricoles mettant en péril les populations locales. La famine qui a touché l'Irlande au XIX^{ème} siècle en est un exemple, avec l'introduction du mildiou de la pomme de terre (*Phytophthora infestans*) ravageant les cultures et causant la mort de plus d'un million de personnes (Vanhaute *et al.* 2006).

Les impacts sur les communautés natives sont rarement avérés dans les premières phases de l'invasion, mais observés après un temps de latence (Crooks 2005), les processus écologiques et évolutifs par lesquels les espèces invasives modifient un environnement étant à considérer sur le long terme (Strayer *et al.* 2006). Les impacts majeurs associés aux invasions biologiques, notamment la disparition d'espèces, sont surtout observés en milieu insulaire (Simberloff 1995; Courchamp *et al.* 2003), les exemples en milieu continental étant plus rares, en relation avec la complexité des communautés offrant une meilleure résistance aux invasions (Barbault & Atramentowicz 2010).

Si les introductions d'espèces sont souvent associées à des impacts sur les écosystèmes, ces constats reposent la plupart du temps sur des corrélations entre le déclin d'espèces natives

et l'expansion d'espèces invasives. Or, la dégradation des habitats est un facteur contribuant à la perte de biodiversité, les écosystèmes dégradés étant plus vulnérables aux invasions biologiques. Plusieurs auteurs se sont intéressés à cette question (Didham *et al.* 2005; MacDougall & Turkington 2005) : « les invasions biologiques sont-elles moteurs ou passagères des changements environnementaux ? ».

La régression d'espèces natives des suites de l'expansion d'une espèce exotique peut s'expliquer par un lien de causalité directe, mais le succès d'une espèce invasive peut également être la conséquence indirecte des modifications de l'environnement ayant causé la régression de l'espèce native (MacDougall & Turkington 2005).

Les grandes causes de perturbation des écosystèmes que sont la dégradation des habitats et les invasions biologiques agissent en synergie, et accentuent les effets néfastes sur la biodiversité (Marvier *et al.* 2004).

3. L'écureuil roux menacé ?

L'ordre des Rongeurs compte plus de 2200 espèces réparties dans 30 familles, caractérisant l'ensemble taxonomique le plus important de la classe des Mammifères (Carleton & Musser 2005). Parmi cet ordre, la famille des *Sciuridae* regroupe 278 espèces (Thorington & Ferrell 2006) incluant pour 45% d'entre elles les écureuils arboricoles, dont le genre *Sciurus* auquel appartient l'écureuil roux.

L'écureuil roux européen est un rongeur diurne, actif toute l'année. Il présente une vaste répartition, occupant la plupart des régions du nord de l'Eurasie, de l'Europe occidentale jusqu'en Asie septentrionale (Corbet & Hill 1992) (**Figure 2**). En Europe occidentale, l'écureuil roux est la seule espèce strictement arboricole. Trois autres Sciuridés y sont rencontrés : deux espèces terrestres, la marmotte des Alpes *Marmota marmota* et le souslik d'Europe *Spermophilus citellus* et un « volant » le polatouche *Pteromys volans* (Mitchell-Jones *et al.* 1999).

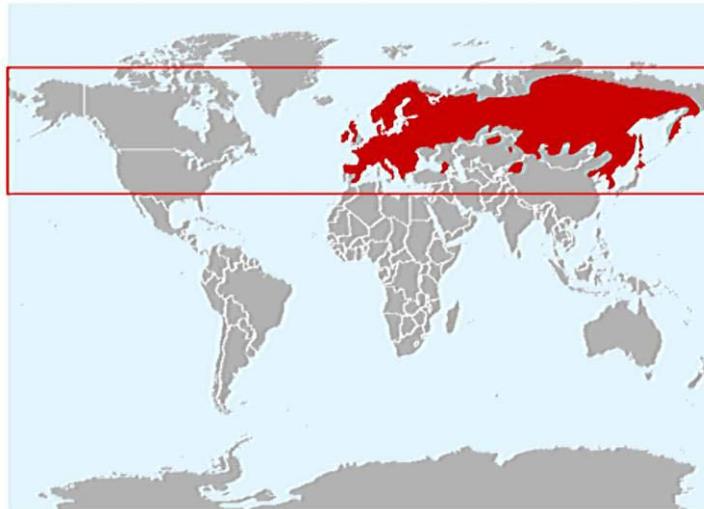


Figure 2. Aire de répartition de l'écureuil roux *Sciurus vulgaris*. L'espèce a été introduite en Arménie, Azerbaïdjan, Géorgie, Kazakhstan, Kirghizistan, et à Saint-Christophe-et-Niévès (îles des Caraïbes) (Shar *et al.* 2008).

Malgré cette large répartition, et bien qu'il soit commun dans la majeure partie de son aire de distribution, *S. vulgaris* se retrouve localement en nette régression, particulièrement en Europe occidentale (Gurnell & Pepper 1993). En tant qu'espèce arboricole, l'écureuil roux peut être considéré comme une espèce spécialiste des écosystèmes forestiers. Aussi bien présent dans des forêts de résineux que de feuillus, il montre une prédilection pour les massifs mixtes ou composés d'une grande variété d'essences lui assurant une disponibilité en nourriture variée et distribuée tout au long de l'année (Gurnell 1983; Lurz *et al.* 1995; Wauters & Lens 1995). Il présente une préférence pour les massifs arrivés à maturité, qui fournissent les ressources alimentaires et les abris indispensables à ses besoins (Gurnell 1987; Wauters & Dhondt 1992; Koprowski 1994; Steele & Koprowski 2001; Koprowski 2005).

Sensibilité à la perte et la fragmentation de son habitat

La destruction des espaces forestiers, particulièrement touchés par les activités anthropiques, avec localement des niveaux très élevés de fragmentation (Wade *et al.* 2003), constitue une menace importante pour cette espèce spécialiste (Mortelliti *et al.* 2011). Ceci a d'ailleurs été mis en évidence dès le XVIII^{ème} siècle, avec une quasi disparition des populations en Ecosse en relation avec l'exploitation accrue du bois et l'augmentation des surfaces agricoles (Shorten 1954). Il en fut de même en Irlande entre le XVI^{ème} et le XVIII^{ème} siècle, suite à un accroissement des coupes de bois pour le commerce à l'exportation (Shorten 1954). Dans ces deux pays, l'écureuil roux a été réintroduit à partir d'individus provenant du continent, ou d'autres régions de Grande-Bretagne (Shorten 1954).

Comparativement aux écureuils arboricoles d'Amérique du Nord, tel *S. carolinensis*, *S. niger* et *Tamiasciurus hudsonicus*, l'écureuil roux semble particulièrement sensible à la fragmentation de son habitat (Koprowski 2005). Dans les paysages très fragmentés, sa fréquence d'occurrence est

corrélée avec la taille des parcelles et leur degré d'isolement (Celada *et al.* 1994; Van Apeldoorn *et al.* 1994; Verbeylen *et al.* 2003b). Il est rarement présent dans les parcelles de petite superficie (Verboom & Apeldoorn 1990; Celada *et al.* 1994), à moins que celles-ci ne soient connectées avec d'autres unités forestières, ou que les ressources en nourriture ne soient abondantes (Wauters 1997; Magris & Gurnell 2002; Verbeylen *et al.* 2003b; Koprowski 2005). Plusieurs études suggèrent qu'un apport supplémentaire de nourriture permettrait à l'espèce le maintien de densités élevées, et ce, même dans des habitats fragmentés, comme sur l'île de Jersey (Magris & Gurnell 2002), ou dans des bois en Belgique (Verbeylen *et al.* 2003b). Le facteur trophique joue en effet un rôle prépondérant dans la dynamique de ces populations (Gurnell 1987; Wauters & Lens 1995; Wauters *et al.* 1996).

La réduction de l'effectif des populations dans les habitats fragmentés a également pour conséquence une augmentation de la probabilité d'extinction par des processus de stochasticité démographique (Ewers & Didham 2005). L'éloignement des unités forestières conduit à une réduction des taux d'immigration, et ainsi à une diminution de la diversité génétique des individus (Wauters *et al.* 1994; Hale *et al.* 2001). De telles pressions sont susceptibles d'augmenter le risque d'extinction (Fahrig 2003; Ewers & Didham 2005). Cependant, un rétablissement de la connectivité peut permettre de restaurer rapidement la variabilité génétique de cette espèce (Hale *et al.* 2001; Trizio *et al.* 2005).

***S. vulgaris* face aux envahisseurs**

En Europe de l'Ouest, la grande fragilité de l'écureuil roux face à des envahisseurs réside dans le fait qu'il est l'unique rongeur arboricole des écosystèmes forestiers. Une telle situation le rend vulnérable aux pressions ayant pour origine de nouveaux ennemis auxquels il n'est pas adapté.

Le cas le plus documenté en Europe concerne l'écureuil gris d'Amérique du Nord *S. carolinensis*, introduit en Angleterre (1876–1910) et en Ecosse (1892) à partir d'animaux originaires d'Amérique du Nord. Des populations se sont localement implantées à partir d'individus échappés d'élevages (Hulme 2007), ou volontairement introduits dans les parcs et jardins en tant qu'animaux d'ornement (Huxley 2003). Il fut par la suite introduit en Irlande (1913) à partir de l'Angleterre (Shorten, 1954), puis au milieu du XX^{ème} siècle (1948-1966) en Italie, en provenance d'Amérique du Nord (Bertolino & Genovesi 2003). En Grande-Bretagne, l'expansion de l'écureuil gris a été favorisée par des lâchers volontaires jusqu'à la fin des années 1930 (Shorten 1954).

Lorsque *S. vulgaris* et *S. carolinensis* vivent en sympatrie, une baisse progressive des populations d'écureuils roux est observée. Cette situation a d'ailleurs conduit à sa quasi disparition de la majeure partie de la Grande-Bretagne et de l'Irlande (Reynolds, 1985; Gurnell, 1987; Gurnell et

Pepper, 1993; Wauters et al, 1997). Un tel déclin est également observé dans les sites d'introduction de l'écureuil gris du nord de l'Italie (Bertolino & Genovesi 2003).

De nombreux travaux ont porté sur les causes de ce déclin. L'hypothèse d'une relation agonistique entre les deux espèces a été réfutée, notamment par Wauters & Gurnell (1999) et Wauters *et al.* (2005). La taille corporelle de l'écureuil gris, une fois et demi à deux fois supérieure à celle de l'écureuil roux, est suspectée de jouer un rôle dans l'établissement de hiérarchies sociales entre les deux espèces (Gurnell *et al.* 2004b). Parmi les autres hypothèses, l'une concerne les relations trophiques (compétition) et la seconde, les interactions parasitaires.

• **Interactions trophiques**

L'écureuil roux et l'écureuil gris occupent des niches trophiques similaires (Wauters *et al.* 2002a). Cette situation engendre des phénomènes de compétition, notamment lors d'une limitation des ressources alimentaires. En effet, la disponibilité en nourriture affecte la reproduction, la survie et les processus de dispersion chez ces deux espèces, et donc la croissance de leurs populations (Gurnell 1987; Wauters & Lens 1995; Gurnell 1996; Wauters *et al.* 1996). Des études comparatives réalisées sur des sites avec ou sans écureuil gris montrent, en présence de cette espèce, une diminution du taux de recrutement des jeunes écureuils roux, une augmentation de leur taux d'émigration et une diminution de leur masse corporelle (Gurnell *et al.* 2004b). Chez les adultes, la fécondité des femelles est diminuée. Ces éléments conduisent à la diminution de la taille des populations d'écureuils roux donnant un avantage démographique à l'écureuil gris. Ces effets sont particulièrement visibles en forêts de feuillus (Gurnell *et al.* 2004b). Dans ce type de forêts, dominés par les chênes (*Quercus spp.*), l'écureuil gris est capable de neutraliser les phytotoxines des glands qui, ainsi, sont mieux assimilés (Kenward & Holm 1993; Wauters *et al.* 2005). Dans cet habitat, les taux de reproduction et de survie des écureuils gris sont en effet positivement corrélés à la disponibilité en glands (Gurnell 1996), et les densités observées sont élevées. La compétition trophique, bien que présente, semble moins marquée dans les forêts de conifères, l'écureuil roux étant mieux adapté à l'utilisation de telles ressources (Gurnell *et al.* 2004b). La coexistence entre les deux espèces, souvent de plus courte durée dans les forêts de feuillus par rapport aux forêts de conifères, conforte cette hypothèse (Wauters *et al.* 1997; Kenward & Hodder 1998; Gurnell *et al.* 2004b). Enfin, l'écureuil gris, ayant un comportement « plus terrestre » que l'écureuil roux, utilise les ressources entreposées au sol par l'espèce autochtone et nécessaires à sa survie hivernale (Wauters *et al.* 2002b).

Collectivement, ces résultats sous-entendent que la compétition pour les ressources est probablement le facteur prépondérant à l'origine du déclin des populations d'écureuils roux, voire à leur extinction locale (Gurnell *et al.* 2004b; Wauters *et al.* 2005).

• **Interactions parasitaires**

Une autre cause du déclin de l'écureuil roux pourrait être l'inter-transmission d'un virus (SQPV, parapoxvirus) dont l'écureuil gris est un porteur sain (Rushton *et al.* 2000; Sainsbury *et al.* 2000; Tompkins *et al.* 2002). Ce dernier joue le rôle de réservoir de ce virus létal pour l'écureuil roux. La vitesse du remplacement de l'écureuil roux par l'écureuil gris serait fortement accélérée en présence de ce pathogène, avec des taux de déclin environs 20 fois plus rapides (Rushton *et al.* 2006). Si l'agent viral a été isolé en Grande-Bretagne (McInnes *et al.* 2006), aucun cas de maladie n'avait été recensé chez l'écureuil roux en Irlande malgré la présence d'écureuils gris séropositifs (Gurnell *et al.* 2006), cependant depuis janvier 2012 il semblerait que ce virus ait fait son apparition sur l'île, mais ces données ne sont pas encore publiées (<http://invasives.biodiversityireland.ie/squirrel-pox-virus-ireland/>). Enfin le SQPV ne paraît pas présent dans les populations italiennes (Rushton *et al.* 2006). Si ce dernier facteur contribue à une accélération du processus, il ne semble pas prépondérant car les populations de roux sont en déclin localement en Grande-Bretagne et en Italie en absence du SQPV.

Quid des autres Sciuridés introduits ?

Les exemples d'introduction de Sciuridés dans le monde sont nombreux : entre 1876 et 2006, plus de 200 événements d'introduction d'écureuils (volontaires ou accidentels) impliquant 20 espèces différentes ont été recensés (Bertolino 2009).

Les voies d'introduction des sciuridés sont multiples, l'une des prépondérantes étant l'industrie des nouveaux animaux de compagnie (NAC) (Mitchell-Jones *et al.* 1999). Les NAC regroupent tous les animaux de compagnie à l'exception du chien et du chat parmi lesquels on retrouve de nombreuses espèces exotiques (Boussarie 2004). Ces animaux, souvent peu adaptés à la captivité (tel le tamia de Sibérie), sont fréquemment relâchés dans la nature par leurs propriétaires, ou s'échappent de leur cage, ceci essentiellement en régions urbaines et périurbaines (Chapuis 2005). Certaines espèces d'écureuils ont été introduites en tant qu'espèces ornementales, dans des parcs ou chez des particuliers, cas notamment d'une population de tamias de Sibérie en Belgique (Verbeylen 2002), ou de l'écureuil à ventre rouge en Argentine (Aprile & Chicco 1999). On note également des cas d'introduction dus à des libérations accidentelles de parcs animaliers, par exemple, au Japon, plusieurs dizaines d'écureuils à ventre rouge (*Callosciurus erythraeus*) furent importés de Taiwan pour être déposés dans un parc zoologique de l'île d'Izu-Oshima en 1933 (Tamura *et al.* 1988), des individus s'en échappèrent lors d'un bombardement du parc pendant la seconde guerre mondiale (Kaneko 1954).

Si la probabilité d'établissement d'une population d'écureuils est fonction du nombre de fondateurs, certains cas documentés montrent l'implantation de populations à partir de quelques individus (Bertolino 2009). A titre d'exemple, citons les trois populations d'écureuils gris naturalisées en Italie, issues de quatre ou six fondateurs selon les cas (Bertolino *et al.* 2000), l'écureuil de Barbarie (*Alantoxerus getulus*) établi sur une île des Canaries à partir d'une dizaine d'animaux (Lopez-Darias & Nogales 2008), ou encore l'écureuil à ventre rouge en Argentine à partir de dix individus (Aprile & Chicco 1999).

Un paramètre important dans le succès d'établissement de populations de Sciuridés est la distance latitudinale entre l'aire de répartition d'origine et la zone d'introduction, cette distance étant inversement proportionnelle au succès d'invasion (Bertolino 2009), en relation avec l'adaptabilité des espèces au niveau du climat (Forsyth *et al.* 2004) et de l'habitat. De fait, les espèces présentant une grande aire de répartition vont pouvoir coloniser une plus large gamme de milieux.

Le plus grand nombre de populations établies de Sciuridés exotiques est recensé en Europe, les continents d'origine étant principalement l'Amérique du nord et l'Asie (Bertolino 2009). Ceci est probablement à mettre en relation avec la faible richesse spécifique en Sciuridés natifs en Europe, impliquant une relâche de pression compétitrice favorable à l'établissement de ces nouvelles espèces. En 2012, cinq espèces de sciuridés exotiques étaient recensées en Europe de l'ouest : l'écureuil gris en Grande-Bretagne, Irlande (Shorten 1954; Teangana *et al.* 2000) et Italie (Bertolino & Genovesi 2003) ; le tamia de Sibérie en France, Italie, Suisse, Allemagne, Belgique et Pays-Bas (Chapuis 2005; Chapuis *et al.* 2011b) ; le tamia strié (*Tamias striatus*) en Allemagne (Peter Boye, com. pers.) ; l'écureuil à ventre rouge (*Callosciurus erythraeus*) en France (Jouanin 1986), en Belgique (Stuyck *et al.* 2009), aux Pays Bas (Dijkstra *et al.* 2009) et en Italie (espèce à confirmer, L. Wauters com. pers.), et l'écureuil de Finlayson (*C. finlaysonii*) en Italie (Aloise & Bertolino 2005).

4. Emergence du projet – Construction du sujet de thèse

L'écureuil roux est une espèce largement étudiée en Europe occidentale, notamment en Belgique, dans les pays du nord de l'Europe, et surtout en Grande-Bretagne et en Italie où ses populations sont en nette régression. En France, aucune recherche n'a été réalisée sur l'écureuil roux à l'exception des travaux de (Bentata 1987) portant sur la biologie d'une population d'Ile-de-France.

En réponse à l'inquiétude générale suscitée par son déclin, et de la présence sur notre territoire de deux Sciuridés introduits, le tamia de Sibérie en Ile-de-France et en Picardie, et l'écureuil à ventre rouge dans les Alpes-Maritimes, le Muséum National d'Histoire Naturelle

et l'Office National des Forêts ont initiés en 2008 un programme de conservation de l'écureuil roux. Ses principaux objectifs étaient de mieux connaître la répartition, la biologie et l'écologie de ces trois sciuridés, les interactions entre l'espèce autochtone et les deux espèces introduites, et les impacts (écologiques, économiques et sanitaires) des écureuils allochtones. Ce projet visait également à se préparer à l'arrivée probable de l'écureuil gris en France, ceci dans les prochaines décennies, en provenance d'Italie par expansion naturelle (Lurz *et al.* 2001; Bertolino *et al.* 2008).

Mes recherches, intégrées dans ce programme de conservation de l'écureuil roux, ont porté sur certaines caractéristiques biologiques et écologiques des populations d'écureuils roux en France, sur l'étude de la population d'écureuils à ventre rouge présente dans les Alpes-Maritimes, et sur l'expansion de ce Sciuridé introduit, espèce susceptible d'entrer en compétition avec l'écureuil roux.

Dans ce contexte, nous avons cherché à répondre aux questions suivantes :

Partie I, relative à la biologie et l'écologie de l'écureuil roux

- *Quelle est la répartition de l'écureuil roux sur le territoire français métropolitain ? Quelles sont les principales caractéristiques de ses habitats ?* Ces questions seront traitées sur la base des données collectées lors d'une enquête nationale de répartition de l'espèce portant sur la période 2005-2011.
- *Les populations présentent-elles une homogénéité sur le plan génétique à l'échelle de la France, ou existe-t-il des populations aux caractéristiques génétiques spécifiques, nécessitant une attention particulière sur le plan de leur conservation ?* L'analyse a porté sur des individus morts de collision sur les routes, collectés sur l'ensemble du territoire.
- *Un des habitats privilégiés de l'écureuil roux en France étant constitué par les zones urbaines (jardins et parcs), en relation avec l'apport de nourriture par les citoyens, quels en sont les effets en termes de traits d'histoire de vie et de conservation ?* L'étude a été réalisée dans un parc urbain d'Ile-de-France, le Parc de Sceaux, par capture-marquage-recapture et par le suivi d'individus équipés de radio-émetteurs.

Partie II, relative à la biologie et l'écologie de l'écureuil à ventre rouge

- *Quelle est la répartition de l'écureuil à ventre rouge introduit dans les Alpes-Maritimes, et quel est son mode d'occupation de l'espace dans son nouvel environnement ?* La répartition a été étudiée selon une méthode de collecte standardisée de la présence-absence de l'espèce, et l'utilisation de l'espace, par le suivi d'individus équipés d'un radio-émetteur.

- *Quelles sont les relations entre l'écureuil roux et l'écureuil à ventre rouge sur les plans macroparasitaire et occupation de l'espace ?* Des animaux prélevés sur le Cap d'Antibes ont été utilisés pour l'analyse du cortège en macroparasites de cette espèce, et les relations avec l'écureuil roux ont été appréhendées par l'analyse de leur présence-absence sur l'aire de répartition de l'écureuil à ventre rouge.

Partie III, relative à la gestion de l'écureuil à ventre rouge

- *Quelles sont les possibilités de gestion, et quel est le rôle du public dans de telles opérations ?*
- *Quels sont les risques d'expansion de cet écureuil asiatique dans les Alpes-Maritimes en présence ou absence de mesures de contrôle ?* Dans ce but, l'expansion de cette espèce a été étudiée à l'aide d'une modélisation spatialement explicite, intégrant différents scénarios de gestion.

Les manuscrits des articles (acceptés, soumis pour publication ou en préparation) constituant le cœur de ce travail sont annexés à ce document.

PREAMBULE. Conservation de l'écureuil roux

Le terme français écureuil est issu du latin *sciurus* lui-même emprunté au grec ancien σκίουρος « *skiouros* ». Aristote est le premier à l'employer, combinaison de σκιά « *skia* » qui signifie queue et ούρα « *oura* » l'ombre, littéralement l'écureuil est donc l'animal qui fait de l'ombre avec sa queue. Espèce perçue comme dotée d'une certaine intelligence, il était particulièrement apprécié chez les Romains, étant parfois même considéré comme domestique du fait de sa docilité et de la facilité avec laquelle il se laisse apprivoiser (Larousse encyclopédie).

Plus tard, au Moyen âge, la perception de l'espèce va se détériorer, ses comportements de mise en réserve de graines lui valent d'être considéré comme un animal sournois, paresseux, voleur et rapace (Walter & Avenas 2003). Par ailleurs, dans l'Europe médiévale catholique, il inspire la méfiance, son pelage roux lui valut même d'être considéré comme une incarnation du diable.

C'est plus récemment que le regard porté sur l'écureuil roux est redevenu positif. En 1758, l'espèce *Sciurus vulgaris*, communément appelé écureuil roux fut décrite par Linné. Il est associé à cette époque à des qualificatifs plus favorables, symbole d'agilité et de prévoyance. A la même période Buffon, dans son *Histoire naturelle des quadrupèdes*, l'évoque en des termes particulièrement élogieux comme en témoigne cet extrait :

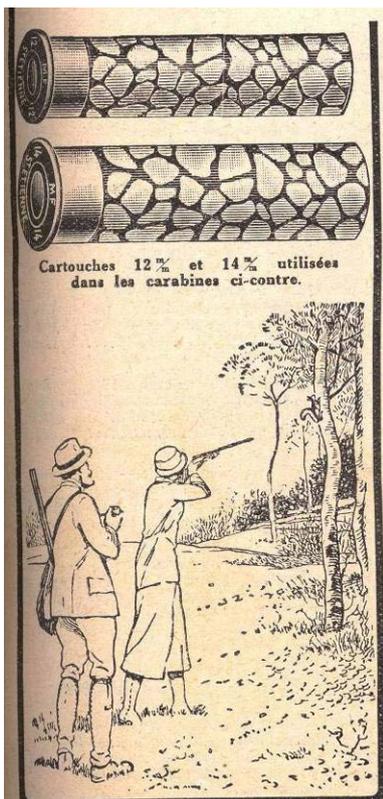
« L'écureuil est un joli petit animal qui n'est qu'à demi sauvage, et qui, par sa gentillesse, par sa docilité, par l'innocence même de ses mœurs, mériterait d'être épargné. Il n'est ni carnassier ni nuisible, quoiqu'il saisisse quelquefois des oiseaux ; sa nourriture ordinaire sont des fruits, des amandes, des noisettes, de la faîne et du gland ; il est propre, leste, vif, très alerte, très éveillé, très industriel ; il a les yeux pleins de feu, la physionomie fine, le corps nerveux, les membres très dispos : sa jolie figure est encore rehaussée, parée par une belle queue en forme de panache, qu'il relève jusque dessus sa tête, et sous laquelle il se met à l'ombre [...] au lieu de se cacher sous terre, il est toujours en l'air ; il approche des oiseaux par sa légèreté : il demeure comme eux sur la cime des arbres, parcourt les forêts en sautant de l'un à l'autre, y fait son nid, cueille les graines, boit la rosée, et ne descend à terre que quand les arbres sont agités par la violence des vents. [...] Il craint l'eau plus encore que la terre, et l'on assure que lorsqu'il faut la passer, il se sert d'une écorce pour vaisseau et de sa queue pour voile et pour gouvernail. »

A cette époque, l'écureuil roux était également chassé pour sa viande, sa fourrure et ses poils. Dans sa description de l'espèce, Linné précise que « [...]sa peau d'hiver est estimée ; on peut manger sa chair [...] » (Gilibert 1802). A l'inverse, Buffon précise que sa peau ne fait pas de bonnes fourrures ; il ajoute que les poils de sa queue peuvent servir à faire des pinceaux (Buffon

et al. 1763). En effet, encore aujourd'hui, les pinceaux appelés « petits gris » sont confectionnés à partir de poils d'écureuils. Barrett-Hamilton, en 1921, a examiné les rapports de commerce de fourrures en provenance d'Irlande (Shorten 1954). Des transactions de peaux y sont répertoriées du milieu du XIII^{ème} jusqu'à la fin du XV^{ème} siècle.

A propos de sa répartition et de son abondance en Europe, la majorité des informations dont nous disposons concernent la Grande Bretagne. Dans ce pays, suite à de nombreuses introductions, les populations sont devenues très importantes à la fin du XIX^{ème}. Considéré comme nuisible en raison des dégâts occasionnés aux jeunes plantations de résineux par rongement des bourgeons et des pousses terminales, des mesures de contrôle ont été entreprises en Angleterre et en Ecosse pour limiter les populations, plusieurs milliers d'individus étant prélevés par an. Au début du XX^{ème} siècle, des régressions localement importantes des effectifs dues au contrôle des populations et à la destruction de ses habitats ont conduit à un arrêt de la chasse en Grande Bretagne (Shorten 1954).

Sur certaines parties de son aire de répartition le commerce de fourrure a perduré jusqu'à la fin



du XX^{ème}, en Mongolie par exemple les populations fluctuent fortement en relation avec le commerce de sa fourrure, variant en fonction des années entre 30 000 et plus de 100 000 peaux par an (Shar et al. 2008).

En France l'écureuil fut chassé jusqu'à son classement en espèce protégée en 1976. Bien qu'il ne fut pas considéré comme une espèce gibier, il était apprécié des chasseurs débutants, constituant une bonne cible d'entraînement au tir (Nadaud 1973), comme en témoigne l'illustration ci contre (**Figure 1**).

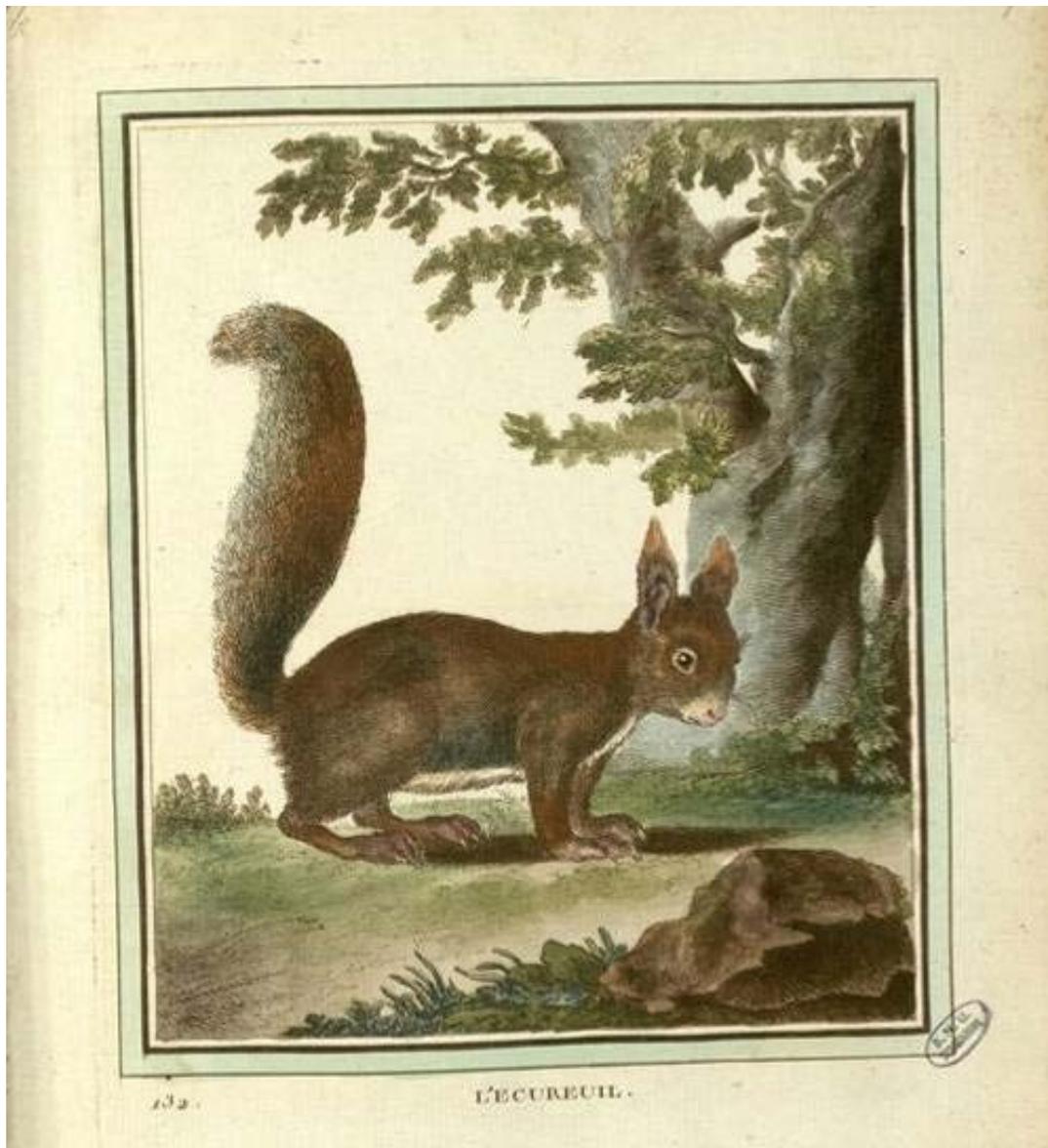
Figure 1. Illustration du catalogue « Manufacture française d'armes et cycle » de 1936, Saint-Etienne.

Comme en Grande-Bretagne, l'espèce était alors considérée comme « quasi » nuisible. Ainsi Nadaud (Nadaud 1973) écrit « *Il ne faut pas s'apitoyer sur le sort des écureuils abattus à la carabine. Ces petits rongeurs commettent des déprédations importantes dans les plantations nouvelles de bois. Ils détruisent aussi, dans les nids perchés, quantité d'œufs, puis d'oisillons* ».

L'écureuil roux est aujourd'hui concerné par un certain nombre de texte visant à sa protection. Après avoir été qualifiée de « Near Threatened » de 2002 à 2008 l'espèce figure aujourd'hui dans

la liste rouge des espèces menacées de l'IUCN dans la catégorie « Least Concern » (Shar *et al.* 2008). Ce changement de catégorie est notamment dû au fait qu'il est relativement commun à travers l'ensemble de son aire de répartition, particulièrement vaste (Shar *et al.* 2008). Au niveau européen, l'espèce est protégée par l'Annexe III de la Convention de Berne du 19 septembre 1979 consacrée à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe. Elle est de ce fait classée parmi les espèces de la faune sauvage dont l'exploitation doit faire l'objet de réglementations afin de maintenir les populations hors de danger. En France, cet écureuil est protégé depuis 1976 ; il est à présent visé par l'arrêté du 17 avril 1981 relatif aux mammifères protégés sur l'ensemble du territoire national dont la destruction, la mutilation, la capture, le transport sont interdits. Plus récemment, il est visé par l'arrêté du 23 avril 2007 fixant la liste des mammifères terrestres protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection. Ce statut donne à l'écureuil une protection totale : il est interdit de capturer des individus appartenant à cette espèce, de les blesser, de les tuer, de les commercialiser et de les transporter (même déjà morts) ; de plus l'altération ou la dégradation d'éléments de l'habitats de l'espèce sont interdits (site de reproduction ou de repos). Il est également strictement interdit de maintenir des écureuils roux en captivité, même dans l'objectif de soigner un individu blessé. Diverses associations, disposant d'un agrément, sont par contre habilitées à les recevoir. Elles recueillent (et relâchent) chaque année notamment un grand nombre de jeunes écureuils roux tombés du nid.

Dans le cadre de cette thèse nous avons obtenu une dérogation ministérielle à des fins d'études scientifiques. Cette dérogation est octroyée sur dossier, examiné par le Comité national de protection de la nature (CNPN), qui fournit un avis consultatif au ministère de l'écologie. Elle fixe précisément le périmètre des actions autorisées, stipulant la zone géographique concernée, la durée de l'étude ainsi que le nombre d'individus concernés par les travaux de suivi par télémétrie (« 20 spécimens vivants/site »).



Buffon, l'écureuil. Planche extraite de la *Collection des animaux quadrupèdes* de Buffon. Gravure (1759-1767) d'après un dessin de Jacques de Sève.

CHAPITRE I.

L'ETAT DES POPULATIONS D'ECUREUILS ROUX EN

FRANCE



Crédit photo Gilles Lefillastre

Un pré-requis à la mise en place d'actions de conservation d'une espèce est la connaissance de sa répartition, de l'état de ses populations et de ses préférences écologiques en termes d'habitats.

Ainsi, dans ce premier chapitre, nous avons caractérisé les populations d'écureuils roux en France à travers leur répartition, leurs diversités (phénotypique et génétique) et leurs habitats préférentiels. Par ailleurs, nous avons précisé certains traits d'histoire de vie d'une population en zone périurbaine.

1. Répartition

Dans une première étape, la répartition de l'écureuil roux en France a été analysée afin de mettre en évidence l'absence éventuelle de l'espèce de certaines régions et, le cas échéant, d'évaluer les causes afin de comprendre les paramètres affectant sa présence.

En 2007, lors du lancement du programme, l'écureuil roux avait été très peu étudié sur notre territoire. Seul Bentata (Bentata 1987) avait analysé certains aspects de sa biologie en Forêt de Fontainebleau (Seine-et Marne). Sa répartition, décrite par Saint-Girons (1973), avait été précisée au début des années 1980 sous l'impulsion de la Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères (SFEPM) (Fayard 1984), puis actualisée à la fin des années 1990 lors de l'établissement de l'Atlas des mammifères d'Europe (Mitchell-Jones *et al.* 1999). Parallèlement divers inventaires avaient été réalisés à des échelles locales, la Sologne (Hesse & (coord.) 1976), le Morvan (Sirugue 1995), le Perche et la Vallée du Loir (Dhuicque *et al.* 1998) ; départementales (Groupe mammalogique des Deux-Sèvres 2000) ; et régionales, l'Auvergne (Brugière 1986), la Lorraine (Schwaab *et al.* 1993), la Haute et Basse Normandie (GMN 1988, 2004).

Dans ce contexte, une enquête de répartition de l'écureuil roux a été lancée au printemps 2007 par le Muséum National d'Histoire Naturelle, en collaboration avec l'Office National des Forêts et la SFEPM. L'enquête se présentait sous la forme d'une fiche d'inventaire (Article 1) dont les objectifs étaient de disposer de premiers éléments sur la répartition de ses pelages, sur les caractéristiques des habitats, l'état des populations et les principales menaces auxquelles l'espèce était soumise. Cette enquête, concernant la période 2005-2008, a été transmise aux agents de l'ONF, aux naturalistes et aux collectivités territoriales. Ultérieurement, afin de disposer d'informations plus larges sur la répartition de ce rongeur, il a été également proposé aux participants d'indiquer uniquement la date et le lieu de leurs observations, ceci sur la période 2009-2011 (pour plus de détails sur les méthodologies utilisées voir l'**Article 1**).

Au total, l'enquête a conduit à la récolte de plus de 6000 réponses (dont 1600 fiches inventaires), correspondant à près de 4500 communes (**Figure I.1**). D'après ces observations, l'écureuil roux occupe l'ensemble des régions françaises, la Corse exceptée, dans les domaines biogéographiques alpin, atlantique, continental et méditerranéen, avec des localisations plus nombreuses dans les massifs montagneux des Vosges, des Alpes, des Pyrénées, secondairement du Massif Central et, localement, dans certaines régions (Nord-Pas-de-Calais, Rhône-Alpes, Bretagne), ou départements (Aude, Morbihan, Pas-de-Calais). Parmi les îles méditerranéennes et atlantiques, seules l'île d'Oléron et l'île aux Moines sont occupées par l'écureuil roux.

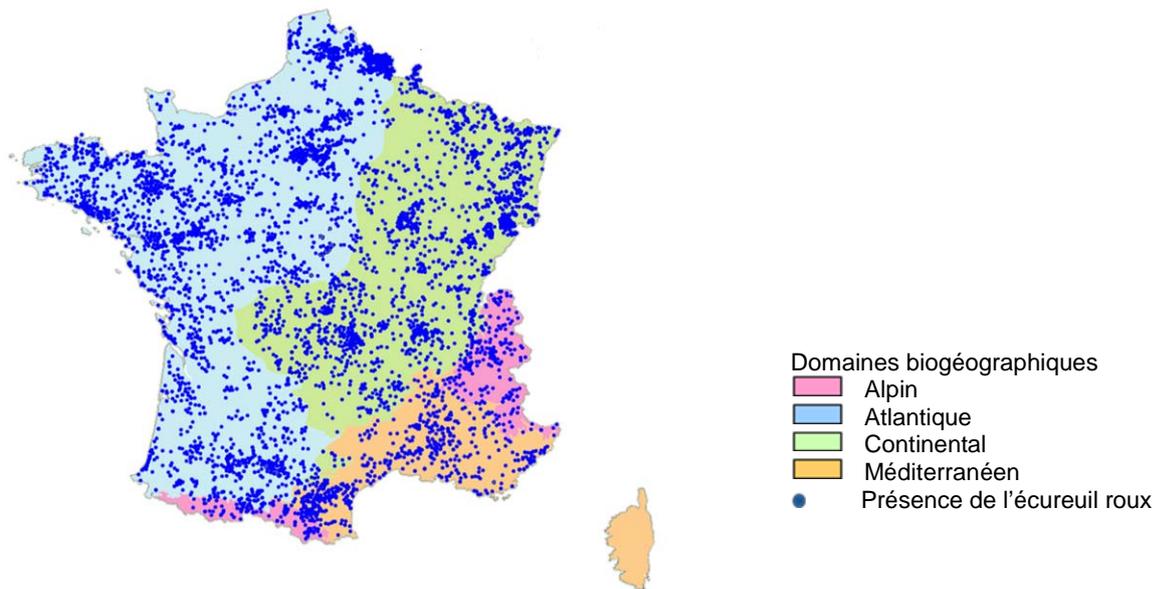


Figure I.1. : Répartition de l'écureuil roux en France métropolitaine, à l'échelle communale, selon les domaines biogéographiques (période 2005-2011).

L'enquête a reçu un accueil très favorable de la part des participants, les observations totalisant plus de 12% des communes du territoire français métropolitain. Le grand nombre de réponses est dû à l'implication des agents de l'ONF et également de certaines associations, notamment les Groupes mammalogiques qui, grâce à leurs réseaux d'observateurs, ont assuré une large couverture du territoire.

L'écureuil roux présente l'avantage d'être très facilement identifiable, assurant une large accessibilité de l'enquête. En s'adressant à des professionnels comme à des particuliers, cette enquête a couvert un public varié. Outre ses objectifs initiaux, l'association du public à cette recherche a permis d'informer et de sensibiliser à la présence de cette espèce. Ainsi des initiatives ont vu le jour. La ville de Chalifert (Seine-et-Marne), par exemple, a créé un site Internet permettant aux habitants de saisir en ligne leurs observations d'écureuils roux, ceci à l'échelle de la France et de la Belgique. Cette initiative a rencontré un vif succès, et ce type d'enquête a été relayé par plus de 70 communes. Par ailleurs, de nombreuses lettres de

personnes désireuses de contribuer à leur échelle à des actions de conservation nous ont été adressées (nourrissage, écuroducs...).

Si les informations recueillies donnent une bonne image de la répartition de l'écureuil roux en France, l'abondance des localisations dans certains secteurs géographiques peut toutefois être mise en relation avec l'investissement des agents de l'ONF, dont la répartition n'est pas homogène sur le territoire, et avec la participation active de groupes naturalistes. De ce fait, les résultats sont à interpréter avec précaution, car ils sont tributaires du nombre, de la distribution, et de l'implication des observateurs. En effet, dans certaines régions ou départements, le faible nombre d'observations relève plus d'un manque de réponses que de l'absence de l'espèce. D'autre part la probabilité d'obtenir une réponse dépend en partie du nombre d'habitants de la commune, biaisant les réponses en faveur des communes les plus peuplées.

2. Diversité des populations

2.1. Sur le plan phénotypique

L'écureuil roux présente une grande variabilité de pelages, allant du roux au noir en passant par des morphes brun voire légèrement gris, le pelage du ventre restant blanc (**Figure I.2.**). Ces types de pelages sont souvent graduels et il est difficile d'établir des catégories, à part les extrêmes : entièrement roux ou entièrement gris-noir. Aucun dimorphisme sexuel n'est observable chez cette espèce au niveau du pelage, ni d'ailleurs sur le plan morphologique.



Figure I.2. Types de pelages de *Sciurus vulgaris* rencontrés en France.

Les proportions des différents pelages dans les populations varient en fonction de la distribution géographique de l'espèce. De nombreuses sous-espèces de *S. vulgaris* ont été identifiées sur son aire de répartition, sur la base de leur pelage et de leurs mensurations. Leur nombre varie selon les auteurs, plus de 40 sous-espèces étant décrites par Corbet (1978), 17 par Sidorowicz (1971) (**Figure I.3.**).

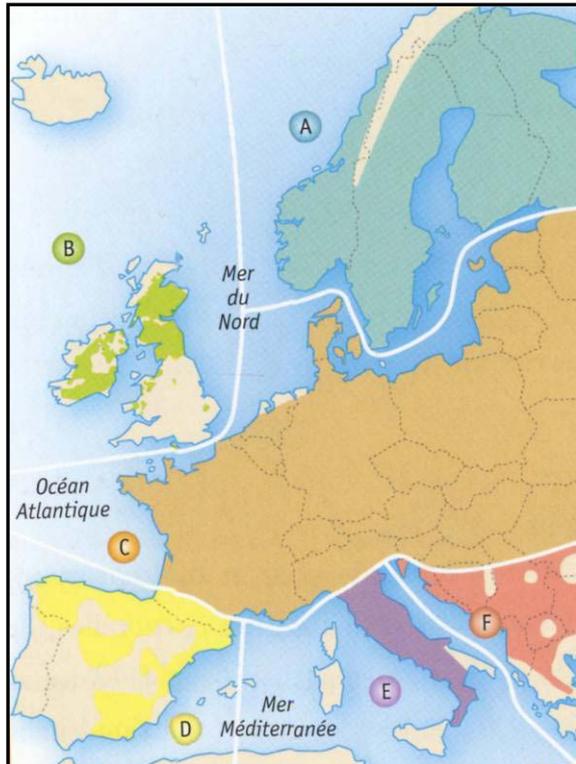


Figure I.3. Distribution des principales sous-espèces d'écureuil roux en Europe occidentale d'après la classification de Sidorowicz (1971). Illustration emprunté à (Biancardi & Do Linh San 2006).

A : *Sciurus vulgaris vulgaris*,

B : *S. v. leucourus*,

C : *S. v. fuscoater*,

D : *S. v. infuscatus*,

E : *S. v. italicus*,

F : *S. v. balcanicus*

Cependant ces classifications sont sujettes à caution, plusieurs études montrant que ces variations phénotypiques et morphologiques pourraient être mises en relation avec des variables environnementales (Lurz *et al.* 2005). En Europe Centrale, les formes sombres sont plus communes dans les zones montagneuses (Markov 1961; Wiltafsky 1977). En Scandinavie, les fréquences relatives des différents morphes semblent corrélées à des gradients écologiques (précipitations, températures) (Voipio 1969). Enfin, dans les Alpes italiennes, où le phénotype noir est dominant, Wauters *et al.* (2004b) ont montré que les pelages roux étaient plus communs dans les forêts mixtes de plaine et, qu'à l'inverse, la proportion de pelages sombres augmentait avec la présence de conifères.

D'après les résultats de notre enquête, les populations françaises semblent fortement dominées par les morphes roux (66% des observations), et le morphe noir paraît rare (6%). Comme observée par Wauters *et al.* (2004b), la fréquence du morphe noir est plus élevée dans les zones de haute altitude (GLM, $p < 0.001^{***}$), et dans les secteurs dominés par des peuplements résineux (les deux variables étant associées) (**Figure I.4**).

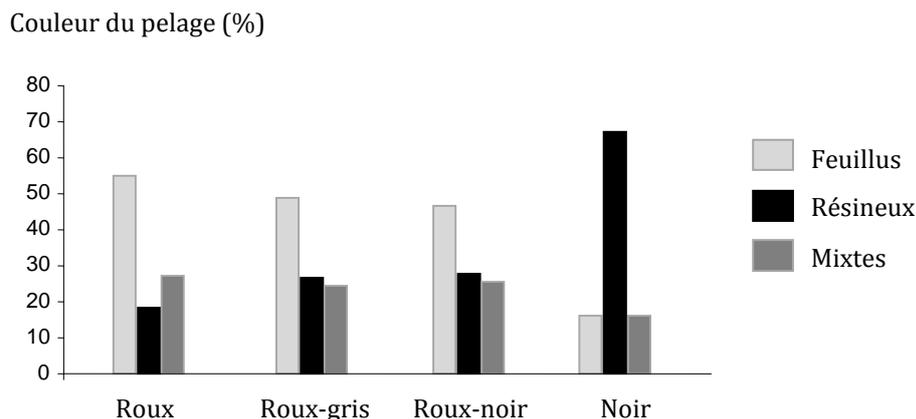


Figure I.4. Répartition des morphes du pelage de l'écureuil roux en fonction du type de peuplement forestier (**Article 1**). Roux n=1197, roux-gris n=107, roux-noir n=398, noir n=108.

L'origine du morphotype sombre pourrait être la résultante d'une adaptation des animaux à leur environnement, notamment comme stratégie d'évitement des pressions de prédation. L'exemple le plus connu d'adaptation de la coloration au milieu de vie chez les mammifères est celui d'un petit rongeur *Chaetodipus intermedius*, qui adapte la couleur de son pelage au substrat, lui assurant une meilleure protection contre les prédateurs (Nachman *et al.* 2003). Tel pourrait être le cas de *Sciurus vulgaris*, un pelage roux étant particulièrement discret en forêt de feuillus, notamment en période automnale, et un morphe, noir moins visible dans les peuplements de conifères. Wauters *et al.* (Wauters *et al.* 2004b) suggèrent que les morphes noirs pourraient avoir un avantage adaptatif dans les forêts de conifères des Alpes Italiennes, leur couleur sombre leur permettant de réduire les coûts de thermorégulation en période hivernale. Leur étude n'a toutefois pas permis de mettre en évidence des variations de survies hivernales entre les différents morphes.

2.2. Sur le plan génétique

La compréhension de la structure génétique d'une population s'avère d'un intérêt particulier pour la conservation d'une espèce, notamment grâce à l'identification d'unités évolutives significatives (Evolutionary Significant Units). Une ESU peut être définie comme une population différenciée génétiquement pour des marqueurs neutres, cette distinction étant causée par une restriction des flux de gènes par le passé (Moritz 1994). L'identification de telles populations permet de définir des priorités de conservation.

a. En Europe

Récemment, Grill *et al.* (2009) ont étudié les variations génétiques de *Sciurus vulgaris* sur son aire de répartition européenne à partir de l'analyse de 236 individus répartis dans 15 pays, ceci

à partir de marqueurs microsatellites et mitochondriaux (Grill *et al.* 2009). Les marqueurs mitochondriaux ont révélé une absence de structure phylogéographique à travers l'Europe à l'exception des animaux du sud de l'Italie, dans la région de la Calabre, qui forment un phylogroupe distinct du reste de l'Europe (**Figure I.5.**)

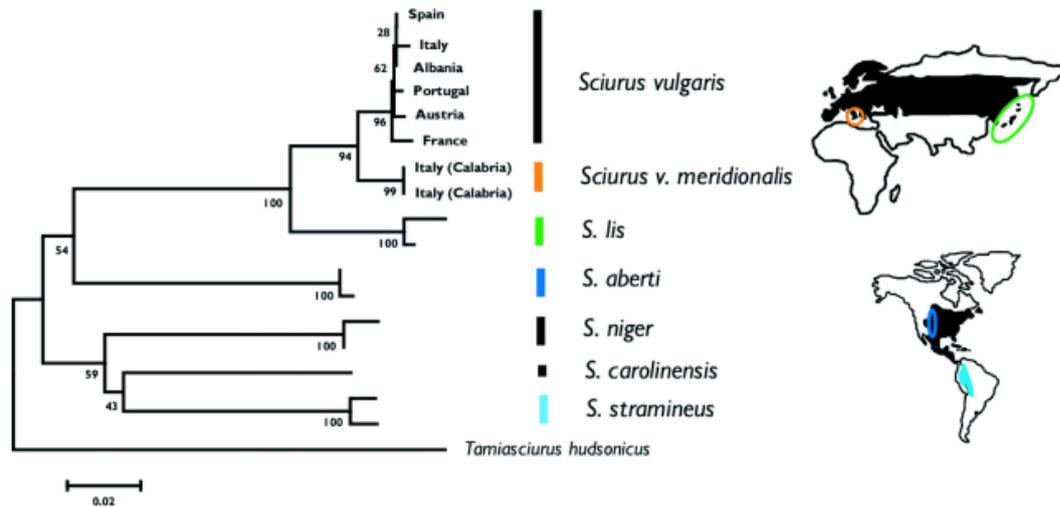


Figure I.5. Arbre phylogéographique des haplotypes mitochondriaux (cytochrome B) de diverses espèces du genre *Sciurus* (d'après Grill *et al.* 2009).

En revanche l'analyse des différenciations génétiques par les microsatellites a permis de distinguer trois groupes d'individus, correspondant aux trois sous-espèces reconnues par Sidorowicz (Sidorowicz 1971) : *S.v. infuscatus*, *S.v. meridionalis* et *S.v. fuscoater*. La première, *S.v. infuscatus*, correspond aux individus échantillonnés sur la péninsule ibérique ; la seconde, *S.v. meridionalis*, aux individus de la Calabre et la troisième, *S.v. fuocaster* regroupe le reste des individus étudiés. Les divergences de résultats entre l'ADN mitochondrial et l'ADN nucléaire s'expliquent principalement par le fait que les microsatellites reflètent des événements relativement récents plutôt que des flux de gènes historiques (Templeton 2006).

Cette étude a permis de redéfinir les sous-espèces de *Sciurus vulgaris* à l'échelle européenne. Sur le territoire français, Grill *et al.* (2009) n'ont détecté aucune différenciation génétique. Toutefois, seuls six individus provenant d'une seule localité avaient été analysés.

b. En France

Afin de préciser les résultats de Grill *et al.* (2009), la variabilité de la structure génétique de populations françaises a été analysée et comparée à celles d'individus d'autres pays européens, ceci afin de mettre en évidence l'existence d'éventuelles ESUs (**Article 2**).

Dans ce but, les variations d'ADN mitochondrial dans la population d'écureuils roux présente en France ont été examinées à partir de l'analyse d'un fragment de 516 paires de bases de la région D-loop sur 110 individus (morts par collision sur le réseau routier et collectés par l'ONF)

répartis dans onze secteurs géographiques (**Figure I.6.a**). La différenciation génétique a été quantifiée à l'aide de l'indice F_{ST} , et nous avons testé si le modèle d'isolement par la distance (Slatkin 1993), prédisant un accroissement de la distance génétique avec l'éloignement géographique, s'appliquait à notre échantillon (Test de Mantel).

Enfin, les relations phylogénétiques entre les individus présents en France et 32 individus provenant d'autres pays européens ont été évaluées par la méthode de maximum de vraisemblance afin de déterminer si les haplotypes des individus examinés se différencient de ceux du reste de l'Europe (pour plus de détails sur les méthodologies utilisées, voir l'**Article 2**).

De hauts niveaux de diversité haplotypique et nucléotidique ont été mis en évidence dans nos populations, en accord avec les travaux de Barratt *et al.* (1999), de Hale *et al.* (2004) et de Grill *et al.* (2009). Les rongeurs arborent fréquemment de fortes diversités génétiques en raison de leurs temps de génération courts et de leurs abondances élevées (Li *et al.* 1996). Chez l'écureuil roux, cette variabilité est probablement due également à la faible mobilité de l'espèce (Wauters *et al.* 2010; Wauters *et al.* 2011), qui conduit à la subdivision des populations, augmentant ainsi la diversité globale (Charlesworth *et al.* 2003). Comme cela a été mis en évidence dans d'autres pays d'Europe (Barratt *et al.* 1999; Hale *et al.* 2004; Finnegan *et al.* 2008; Grill *et al.* 2009), les haplotypes des individus étudiés n'ont pas tendance à se regrouper par origine géographique. De plus la distance génétique n'est pas fonction de la distance géographique (**Figure I.6.b**).

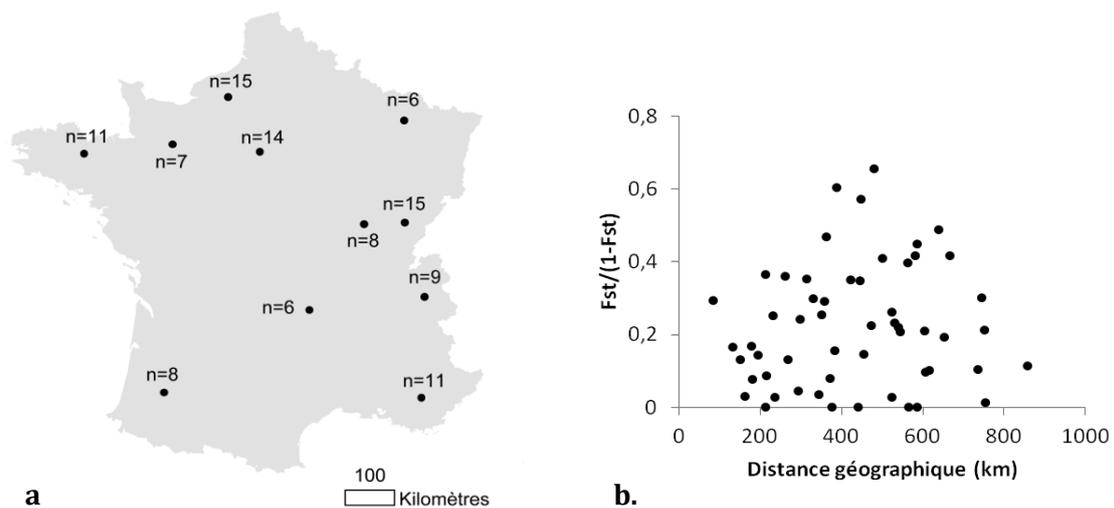


Figure I.6. a. Répartition des individus échantillonnés en France, par secteur géographique (n : nombre de spécimens par secteur). **b.** Test de Mantel des relations entre divergence génétique et distance géographique des 110 haplotypes D-loop français. $F_{ST}/(1-F_{ST})$ est représenté en fonction de la distance entre les centroïdes de chaque site d'échantillonnage (km).

Par ailleurs les haplotypes des individus du territoire français sont dispersés au milieu de ceux des autres pays européens, confirmant les résultats de Grill *et al.* (2009). Ceci suggère que les populations d'écureuils roux présentes en France n'ont pas été isolées des autres populations

européennes aux cours d'une période évolutive significative. Du point de vue de la conservation, elles ne constituent pas une ESU.

Toutefois nous avons mis en évidence que la quasi-totalité des populations françaises étudiées étaient différentes les unes des autres. Des adaptations locales aux conditions du milieu sont probables, et pourraient présenter un intérêt pour la conservation de l'espèce.

3. Quels habitats en France ?

3.1. L'écureuil, une espèce forestière

La France métropolitaine est constituée d'une grande variété d'habitats forestiers couvrant plus de 16 millions d'hectares, soit, 29% du territoire, où sont présentes près de 140 essences d'arbres (IFN 2010). La surface forestière et la diversité des peuplements offrent ainsi à l'écureuil roux une large gamme d'habitats potentiels.

Les informations relatives aux habitats de l'écureuil roux, collectées lors de l'enquête de répartition, ont été analysées par comparaison à la base de données « habitats » de l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN, MNHN). Nous nous sommes interrogés sur l'effet de la surface forestière des communes sur la probabilité d'observation d'écureuils roux. Pour cela nous avons testé si la distribution observée des communes dans lesquelles l'écureuil roux a été répertorié était identique à celle attendue par un tirage aléatoire sur l'ensemble des communes du territoire (**Figure I.7**). Les données de surfaces de recouvrement des différents habitats sont issues de la base de données CORINE Land Cover.

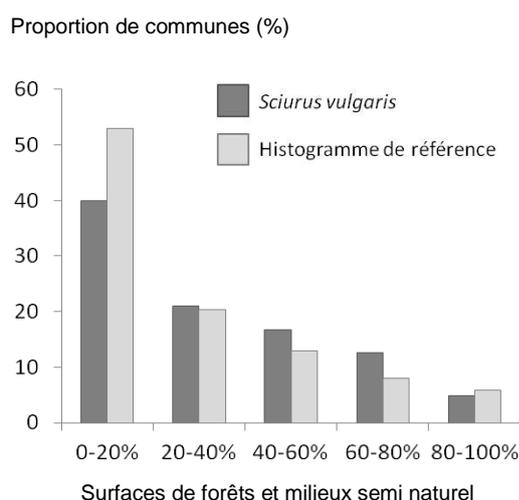


Figure I.7. Comparaison de la distribution des communes (en %) avec présence d'écureuils roux (histogramme sombre) par rapport à la distribution sur un tirage aléatoire des communes de France (histogramme clair), selon la surface en forêts et en milieux semi naturels (en %).

Nos résultats montrent un effet positif de la présence de forêts et de milieux semi-naturels : plus leurs surfaces sont élevées, plus fréquentes sont les observations d'écureuils roux (test de

Kolmogorov-Smirnov). Notons que les communes pour lesquelles ces habitats représentent moins de 20% de la surface totale sont sous représentées dans notre échantillon.

Les régions les plus forestières du territoire français métropolitain sont situées à l'est, au sud et au sud-ouest, celles localisées au nord et à l'ouest couvrant des surfaces plus restreintes (**Figure I.8**). Dans toutes les régions, les feuillus occupent plus de la moitié de la surface forestière.

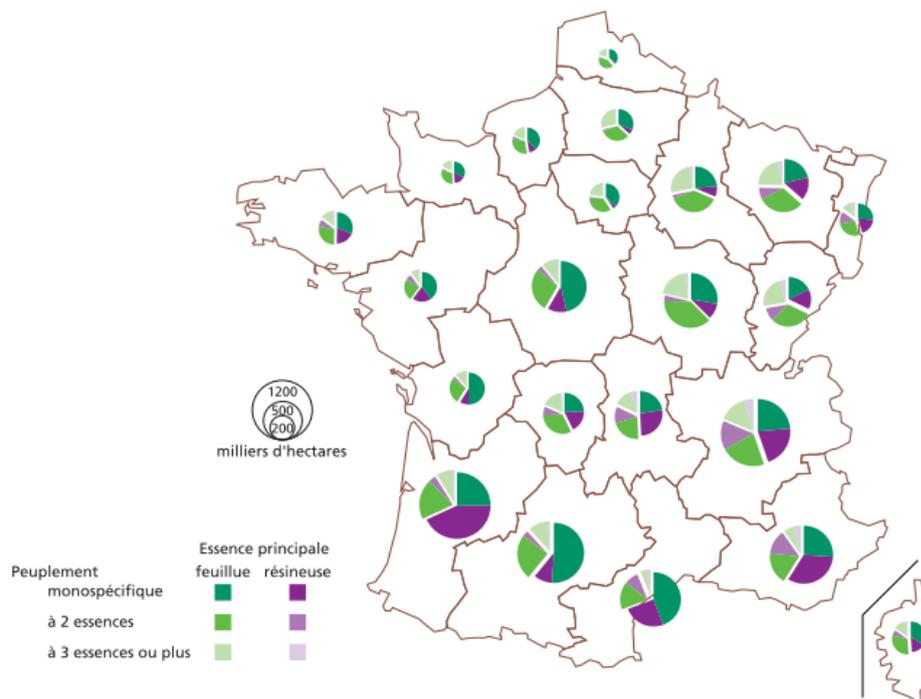


Figure I.8. Superficie des forêts, nature et diversité des peuplements en France, à l'échelle régionale (d'après l'IFN 2010). (IFN 2010.)

Les résultats de l'enquête indiquent la présence de l'écureuil roux dans une large gamme d'habitats forestiers, tant dans les domaines continental, océanique, méditerranéen et alpin, ainsi que dans des parcs urbains et dans les jardins. Ses habitats préférentiels paraissent constitués par les peuplements forestiers mixtes, feuillus-conifères, ou à dominance de conifères (voir **Article 1**).

Le facteur trophique joue un rôle prépondérant dans la dynamique des populations d'écureuils roux, la condition physique des individus intervenant sur l'âge à la maturité sexuelle, sur le nombre et la taille des portées, et sur leur survie (Wauters & Lens 1995). Consommant des fruits et graines d'essences forestières, plus ponctuellement des fruits charnus, des insectes et des champignons (Moller 1983; Lurz *et al.* 2005), son habitat préférentiel sera constitué par des peuplements ayant une grande diversité en essences forestières. Ainsi, dans les forêts mixtes (feuillus et confères), la disponibilité en ressources trophiques sera plus régulière que dans les peuplements de feuillus peu diversifiés, en raison des fortes variabilités interannuelles de production de fruits observées chez de nombreuses essences (« masting ») (Kelly 1994)

notamment chez les essences feuillus (Prucek *et al.* 1993). Les densités observées en forêts mixtes (Gurnell 1983; Lurz *et al.* 1995; Wauters & Lens 1995), ou dans certaines forêts de conifères (Van Apeldoorn *et al.* 1994) sont de ce fait souvent plus importantes que dans les peuplements de feuillus. Pour Gurnell (1987), ces peuplements seraient occupés par l'écureuil roux en raison de l'absence d'espèces compétitrices de taille semblable. Ceci est conforté par les conséquences de l'introduction de l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*) en Grande-Bretagne, espèce associée aux peuplements de feuillus sur son aire d'origine (Kenward & Hodder 1998). Dans ces conditions, l'écureuil roux, soumis à la compétition avec un Sciuridé adapté à ce type de ressource alimentaire (Kenward *et al.* 1998), régresse voire disparaît (Wauters *et al.* 2005). A l'inverse, l'écureuil roux parvient à se maintenir dans le nord de l'Angleterre et en Ecosse, en relation avec la présence de plantations de conifères (Kenward & Hodder 1998).

3.2. Le cas particulier des zones urbaines

Si l'écureuil roux est un rongeur forestier (Lurz *et al.* 2005), il est néanmoins capable de s'adapter à des environnements urbains ou périurbains (Verbeylen *et al.* 2003a; Babinska-Werka & Zolw 2008). L'urbanisation est aujourd'hui reconnue comme l'une des plus importantes perturbations anthropiques affectant la biodiversité, contribuant à la destruction et la fragmentation des habitats (Czech *et al.* 2000; McKinney 2002; McDonald *et al.* 2008; McKinney 2008).

L'urbanisation est croissante ; avec depuis 2007, plus de la moitié de la population mondiale vivant dans des villes (UNFPA 2011b). Si les paysages urbains sont caractérisés par leur niveau élevé de fragmentation (Dickman 1987), ils incluent toutefois des habitats comme les parcs urbains, les jardins, ou encore les forêts suburbaines, habitats « semi naturels » qui peuvent jouer un rôle de refuge pour la flore et la faune, et présenter parfois des niveaux de biodiversité assez élevés (Savard *et al.* 2000; Cornelis & Hermy 2004; Alvey 2006). Les écureuils font partie des espèces pour lesquelles ce type d'habitat peut se révéler favorable (Baker & Harris 2007; Parker & Nilon 2008; McCleery & Parker 2011) malgré leur faible superficie et leur isolement (Alvey 2006).

Répartition et urbanisation : ce que dit l'enquête

A partir des données collectées lors de l'enquête de répartition de l'écureuil roux en France, nous avons testé l'influence du degré d'urbanisation de la commune sur la distribution des observations d'écureuils. Pour cela, nous avons comparé la distribution de communes dans lesquelles des observations d'écureuils avaient été faites par rapport à la distribution sur un

tirage aléatoire des communes de France en fonction de la surface urbanisée des communes (Figure I. 9).

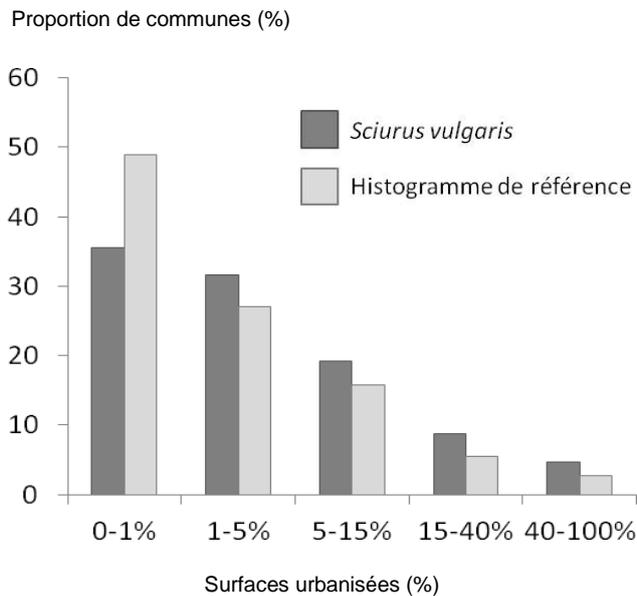


Figure I.9 : Comparaison de la distribution des communes (en %) avec observation d'écureuils roux (histogramme sombre) par rapport à la distribution sur un tirage aléatoire des communes de France (histogramme clair), selon les proportions de surfaces urbanisées (en %) (**Article 1**).

L'analyse de cette variable montre qu'un nombre conséquent d'observations a été fait dans des communes dont une proportion importante de la surface est urbanisée, ceci quel que soit le pourcentage d'urbanisation (excepté la classe 0-1%).

Ce résultat peut toutefois être mis en relation avec la probabilité plus importante d'obtenir des réponses dans les communes les plus urbanisées (plus grand nombre d'observateurs), se traduisant par une sous-représentation des communes dont la surface urbanisée représente moins de 1% et une sur-représentation des autres classes.

Écureuils roux au Parc de Sceaux : cas d'étude

Afin d'étudier l'intérêt de certains habitats urbains pour cette espèce, nous avons suivi une population d'écureuils roux située dans un parc de la région parisienne, le Parc de Sceaux localisé dans les Hauts-de-Seine, à 6 km au sud de Paris (**Article 3**). Ce parc est fréquenté par plus de deux millions de visiteurs par an, dont certains nourrissent les espèces sauvages présentes sur le site, notamment des passereaux (mésanges), deux espèces introduites, la perruche à Collier (*Psittacula krameri*) (Clergeau *et al.* 2009) et le tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*) (Chapuis *et al.* 2011b), et l'écureuil roux. Il a été mis en évidence sur d'autres sites d'étude qu'un apport de nourriture, assurant une meilleure survie des individus pendant les périodes de pénurie, conduit à une augmentation de l'abondance de ces espèces associées à ce type d'habitat (Baker & Harris 2007; McCleery *et al.* 2008; Parker & Nilon 2008; McCleery & Parker 2011).

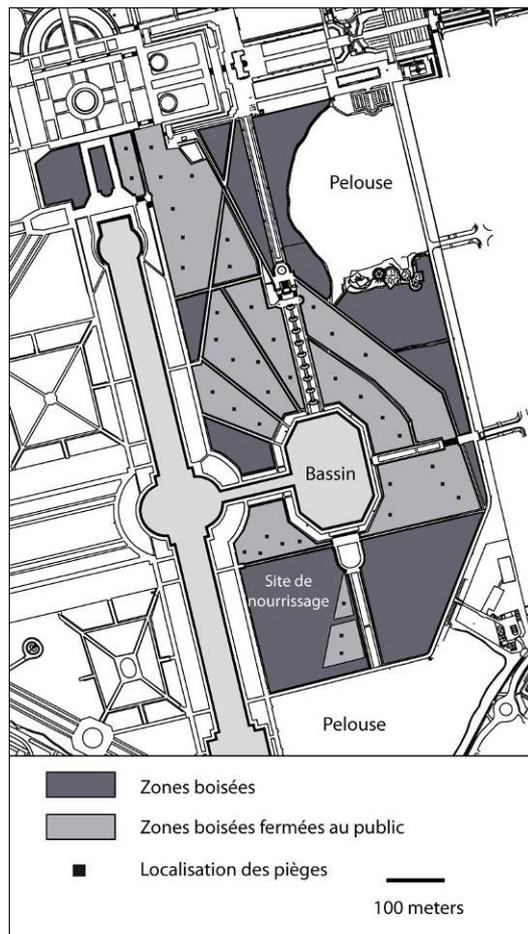


Figure I. 10. Présentation du site d'étude, dans la partie est du Parc de Sceaux (Hauts-de-Seine), et localisation des pièges.

Afin de caractériser cette population urbaine, nous avons estimé ses paramètres démographiques (densité, survie) par capture-marquage-recapture. Les piégeages ont été effectués durant cinq jours consécutifs en mars 2010, et 2011, février et juin 2011 et février et juin 2012, sur une surface d'environ 30 ha.

Les densités ont été estimées à l'aide de modèles de capture-recapture spatialement explicites (Efford 2004; Borchers & Efford 2008), et les survies annuelles de la population en utilisant le modèle « Robust design » de Pollock (1982) (Kendall *et al.* 1997).

Par ailleurs, en mars 2010, dix écurieux roux (cinq mâles et cinq femelles) ont été équipés d'un collier émetteur et suivis jusqu'au mois de novembre de la même année. Les surfaces des domaines vitaux des animaux (Worton 1989), des centres d'activités et leur taux de recouvrement ont été estimés par les méthodes préconisées par Wauters *et al.* (2007) (pour plus de détails sur les méthodologies utilisées voir l'**Article 3**).

Les densités estimées sont élevées et stables entre les sessions de capture, fluctuant entre $1,2 \pm 0,2$ et $2,0 \pm 0,3$ ind.ha⁻¹. Ces densités sont supérieures à celles habituellement reportées pour cette espèce (Wauters *et al.* 2001b) (Kenward *et al.* 1998), notamment dans les habitats

fragmentés où de telles densités ne sont atteintes que dans des sites, tel le nôtre, avec apport de nourriture (Verbeylen *et al.* 2003b), et plus rarement en milieu forestier (Wauters *et al.* 2004).

La survie annuelle estimée par Robust-design est élevée ($\text{♀}0,81\pm0,08$; $\text{♂}0,77\pm0,09$), probablement en relation avec la disponibilité en nourriture (Gurnell 1983; Wauters *et al.* 2004a). Les principales causes de mortalité rencontrées en milieu urbain pour cette espèce sont le trafic routier (Forman & Alexander 1998) et les prédateurs domestiques, notamment le chat *Felis silvestris* (Ditchkoff *et al.* 2006). Cependant, la position de notre site d'étude isole les individus des risques de collision sur les routes, et si des chats domestiques sont observés, ils restent peu fréquents.

Les superficies des domaines vitaux annuels estimés sur ce site sont comprises entre 2,2 et 6,1 hectares, ce qui est faible pour cette espèce (voir Andren & Delin 1994; Wauters *et al.* 2000; Wauters *et al.* 2007; Romeo *et al.* 2010). Par ailleurs, nos résultats indiquent que la taille des domaines vitaux et des centres d'activités des écureuils roux ne varient pas en fonction du sexe de l'animal, contrairement à ce qui est observé en milieu plus naturel chez cette espèce à système de reproduction par promiscuité (Wauters *et al.* 1990). Dans ces habitats, les mâles présentent des domaines vitaux de grande surface afin d'augmenter leur chance de contact avec le maximum de femelles (Wauters & Dhondt 1992; Lurz *et al.* 2005; Romeo *et al.* 2010). Dans notre situation, en présence d'une forte densité en individus, les mâles ont accès à un grand nombre de femelles sur une surface limitée. Les domaines vitaux des femelles sont quant à eux principalement influencés par la disponibilité alimentaire (Lurz *et al.* 2000; Verbeylen *et al.* 2009), le nourrissage par le public contribuant à la diminution des surfaces utilisées. De plus l'abondance en ressources alimentaires a conduit à une absence de territorialité chez les femelles adultes, mise en évidence par des taux de recouvrement des centres d'activité importants (voir DiPierro *et al.* 2008). Par ailleurs la structure du parc (pelouses, bassins) conditionne probablement l'occupation de l'espace par cette population.

Cette étude montre que certaines caractéristiques de l'environnement urbain sont susceptibles d'influer sur les traits d'histoire de vie de l'écureuil roux. Les fortes densités observées, associées à une survie élevée des populations, suggèrent que l'apport de nourriture a un effet positif sur cette petite population isolée, en tous les cas actuellement. Les parcs urbains pourraient ainsi constituer des habitats particulièrement intéressants pour cette espèce sensible à la fragmentation (Koprowski 2005), jouant un rôle de refuge au sein d'un environnement inhospitalier pour l'espèce. Ces résultats mériteraient d'être confirmés par une poursuite du suivi de la population, pour vérifier que cette population isolée n'est pas sujette à des

événements démographiques et génétiques caractéristiques des petites populations isolées. Il semblerait que les fortes densités observées conduisent à diminuer le recrutement des jeunes dans la population (voir Shuttleworth 1996; Lurz *et al.* 2005). Associé aux fortes survies adultes, une très faible proportion de juvéniles a été capturée sur ce site suggérant un probable vieillissement de la population, avec de possibles conséquences sur la dynamique de cette population sur le plus long terme.

CHAPITRE II.

UNE NOUVELLE ESPECE D'ECUREUIL ARBORICOLE

EN FRANCE : L'ECUREUIL A VENTRE ROUGE



Dans ce chapitre nous focaliserons notre attention sur le cas de l'écureuil à ventre rouge (*Callosciurus erythraeus*) qui, comme de nombreuses autres espèces d'écureuils (Bertolino 2009), a été introduit dans différents pays à travers le monde. Elle est à ce jour la seule espèce d'écureuil arboricole exotique introduite en France. Après une présentation générale de l'espèce, de sa répartition et des événements d'introduction, nous analyserons l'état de la population présente en France et les enjeux associés à cette espèce.

1. L'écureuil à ventre rouge

1.1. Ecologie de l'espèce

L'écureuil à ventre rouge, Rongeur de la famille des Sciuridés, a été décrit par Peter Simon Pallas en 1779, d'où son appellation la plus utilisée en anglais « the Pallas's squirrel ». Le genre *Callosciurus* Gray, 1867 (littéralement « le bel écureuil ») regroupe 15 espèces (Wilson & Reeder 2005). *C. erythraeus* présente une grande variabilité de forme avec au total 26 sous-espèces décrites (Li *et al.* 2006). Une confusion importante demeure encore sur la taxonomie mal connue de ce groupe d'écureuils (Oshida *et al.* 2006; Oshida *et al.* 2007).

Cette espèce, originaire d'Asie du sud-est, présente une aire de répartition relativement importante (**Figure II.1.**), couvrant le nord-est de l'Inde, la péninsule indochinoise, le sud de la Chine et Taiwan (Corbet & Hill 1992; Tamura 2012), où elle occupe des habitats forestiers variés : des forêts tropicales humides constituées de bambous, de feuillus et de conifères, des vergers, jusqu'à 3000 m d'altitude à Taïwan (Lin & Yo 1981; Kuo 1982; Yo *et al.* 1992b), des forêts tempérées ou humides entre 500 et 2000 m d'altitude en Inde (Menon 2003), des forêts de conifères et des forêts mixtes (feuillus-conifères) jusqu'à plus de 3000 m en Chine (Duckworth *et al.* 2008). Sur ses zones d'introduction, cet écureuil est observé : dans des forêts de feuillus, des forêts mixtes, des bois de pin parasol et des jardins sur le Cap d'Antibes, dans un parc urbain boisé constitué de feuillus en Belgique (Stuyck *et al.* 2009), dans des bois fragmentés de feuillus-conifères en Argentine (Guichon & Doncaster 2008), dans des forêts tempérées, des bois en zones péri-urbaines au Japon (Setoguchi 1990, 1991; Tamura 2012) et dans une forêt de feuillus en Italie (L. Wauters, com. pers.).

Bien que principalement arboricole, cette espèce présente ainsi une large flexibilité en termes d'habitats. Elle est capable de s'acclimater à des zones périurbaines, des zones agricoles voire à des environnements extrêmement fragmentés présentant des habitats hautement dégradés de

type maquis, au nord du Laos par exemple (Duckworth *et al.* 2008), ou dans la région de Hong Kong en Chine (Chung & Corlett 2006).



Figure II.1. Aire de répartition originelle de l'écureuil à ventre rouge, *Callosciurus erythraeus*, en Asie du sud-est. En orange : zones de présence avérées de l'espèce ; en jaune: zones de présence probable (Duckworth *et al.* 2008).

Une des forme typique de l'écureuil à ventre rouge, décrite de l'île de Taïwan (Oshida *et al.* 2006) est celle présente sur le Cap d'Antibes. Son pelage est brun-olive sur le dos, la tête, les flancs et les membres. Son ventre est roux-acajou. Sa queue, légèrement annelée, est parsemée de poils de couleur fauve dans sa moitié basale, blanche et noire à l'extrémité. La plage roux-acajou ventrale ne couvre ni le menton, ni la gorge, ni le scrotum des mâles (Photo **Figure II. 2.**). Des différences individuelles assez marquées sont observées dans la répartition du pelage roux du ventre quel que soit l'âge ou le sexe des animaux. Mâles et femelles ne sont pas différenciables par leur pelage.

Certaines populations, attribuées à l'espèce *C. erythraeus* présentent cependant un ventre jaune clair et un pelage d'avantage gris-marron. Tel est le cas des individus introduits en Belgique (Dadizele) (Stuyck 2009) et en Italie (proximité de Varèse) (**Figure II. 2.**). En Argentine, leur poil est également gris-marron, avec une bande sombre sur le dos, et leur ventre est le plus fréquemment roux-orangé (Cassini & Guichón 2009) (**Figure II. 2.**).



Figure II. 2. Photographies des différents morphes. De gauche à droite, individus photographiés à : Taipei, Taiwan (L. Mingfang) ; Antibes, France (J.-L. Chapuis) ; proximité de Varese, Italie (J.-L. Chapuis) ; Lujan, Argentine (F. Milesi).

Les caractéristiques morphométriques des individus introduits en France (**Tableau II.1.**) sont proches de celles des populations présentes sur l'île de Taiwan, et de populations introduites au Japon (Tamura & Terauchi 1994). Elles diffèrent de celles des populations introduites en Belgique, en Italie et en Argentine avec, par exemple, des poids moyens inférieurs de 10 à 24 %, respectivement 311 ± 6 g (251-369 g, n=20), 265 ± 6 g (221-329 g, n=23) et 260 ± 7 g (196-350, n=32) (Cassini & Guichón 2009).

Tableau II.1. Caractéristiques morphométriques de l'écureuil à ventre rouge de la population présente sur du Cap d'Antibes (Alpes-Maritimes, France).

Poids et mensurations (adultes)	Moyenne \pm SE, n= 95
Poids	346 ± 3 g (300-443 g)
Longueur tête-corps	$21,7 \pm 0,8$ cm (19,6-23,4 cm)
Longueur de queue	$17,4 \pm 1,1$ cm (13,0-19,4 cm)
Longueur du pied postérieur	$47,2 \pm 0,2$ mm (40,9-51,5 mm)
Longueur de l'oreille	$19,6 \pm 0,1$ mm (17,2-22,2 mm)

Ecureuil diurne, il a la particularité d'émettre une grande variété de cris faisant de lui un animal relativement bruyant (Tamura & Yong 1993). Comme l'écureuil roux, il s'abrite dans un nid constitué de branchages entrelacés et, occasionnellement, dans des cavités d'arbres (Setoguchi 1991). Le système de reproduction est la polygamie de promiscuité (Tamura *et al.* 1987; Tamura *et al.* 1988), les individus pouvant s'accoupler avec plusieurs membres du sexe opposé. Des animaux en reproduction sont observés toute l'année avec toutefois un pic en fin d'hiver et un second au début de l'été. Les femelles mettent bas une à trois portées par an, constituées d'un à

trois jeunes (Tamura *et al.* 1988,) $1,9 \pm 0,5$ jeunes/portée (n=20) en moyenne (\pm SE) sur le Cap d'Antibes.

Sciuridé omnivore à tendance frugivore, il se nourrit d'une grande variété d'items. Sur deux sites étudiés, l'un à Taiwan (Ozaki 1986) et l'autre au Japon (Setoguchi 1990), son régime alimentaire était constitué pour 90 à 95 % de fleurs, de fruits ou de graines (selon la saison) d'une trentaine d'espèces; la part animale de son régime est peu importante (5 à 7%), constituée essentiellement d'insectes. Dans les zones urbaines, il peut également se nourrir des restes de repas (Setoguchi 1990).

Ses densités, son mode d'utilisation de l'espace, les dégâts qu'il occasionne, ainsi que ses parasites et prédateurs seront présentés ultérieurement.

1.2. L'écureuil à ventre rouge à travers le monde

Callosciurus erythraeus a été introduit à de multiples reprises à travers le monde, Bertolino et Lurz (2011) recensant 29 événements d'introduction impliquant cette espèce, et donnant lieu à l'installation de 24 populations (cinq en Argentine, 14 au Japon, deux en Chine [Hong Kong], une en France, aux Pays-Bas, en Belgique et en Italie) (**Figure II.3.**). Dans certains pays de son aire d'origine, la commercialisation de cette espèce paraît fréquente, alors qu'elle est plus anecdotique en Europe, et documentée seulement en Belgique (Aprile & Chicco 1999).

Au Japon, la première introduction date des années 1930, où des individus importés de Taiwan se sont échappés d'un parc zoologique situé sur l'île de Izu-Oshima (Oshida *et al.* 2007). Suite à des translocations d'individus à partir de cette population, et à de nouvelles introductions, l'espèce a été introduite entre 1951 et 1955 notamment sur les îles Enoshima, Tomogashima, Takashima puis, à partir des années 1970, sur l'île principale (Honshu) (Setoguchi 1990; Oshida *et al.* 2007; Tamura 2012).

En Argentine, dix écureuils à ventre rouge achetés en Belgique ont été introduits en 1970, en tant qu'espèce ornementale, dans un ranch de la Villa Flandria situé à proximité de Lujan, 30 km à l'est de Buenos-Aires (Aprile & Chicco 1999). En 1973, les individus se sont échappés ou ont été libérés (Aprile & Chicco 1999). L'espèce, d'abord identifiée comme étant *Sciurus vulgaris* (Recarey 1990), puis quelques années plus tard comme *Callosciurus erythraeus* (Aprile & Chicco 1999), a trouvé des conditions favorables à son installation et à son développement, notamment par l'absence de compétiteurs (Novillo & Ojeda 2008). Ses densités sont supérieures à 15 individus/ha dans certains habitats (Benitez *et al.* 2010). La colonisation de l'espèce a également été accélérée par des translocations d'individus en 1995 dans la région d'Escobar (province de Buenos Aires), en 1999 dans la région de Canada Gomez (Province de Santa Fe) et en 2000 dans

celle de Cumbrecita (Province de Cordoba) (Benitez *et al.* 2010). En 2010, son aire de distribution couvrait plus de 1400 km².

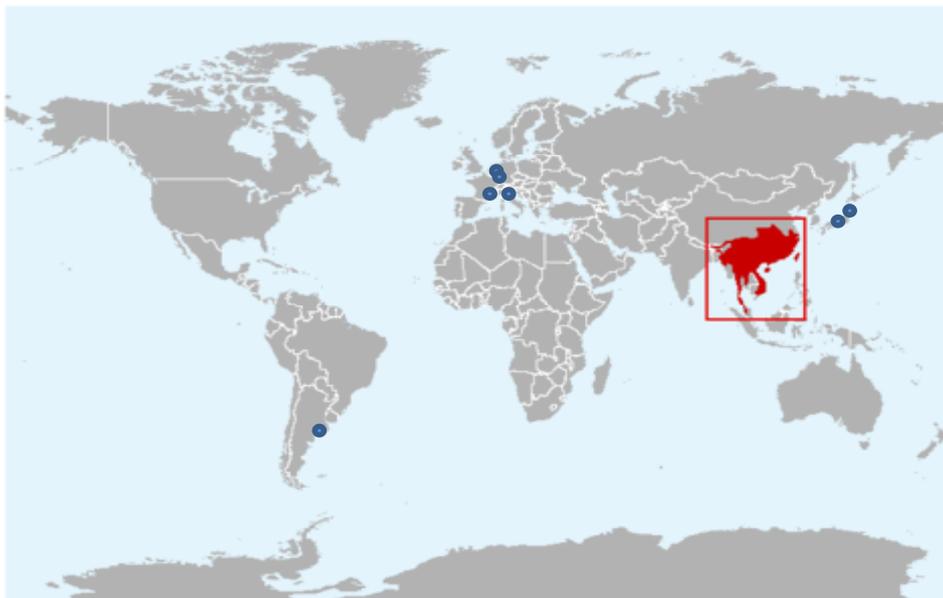


Figure II.3. Distribution de l'écureuil à ventre rouge à travers le monde. En rouge : aire de répartition native de l'espèce ; points bleus : zones d'introduction. (Adapté de Duckworth *et al.* 2008)

Aux Pays-Bas, une population s'est établie suite au relâché accidentel d'animaux en 1998 au sud-est de Weert (province de Limbourg) (Dijkstra *et al.* 2009; Bertolino & Lurz 2011). L'espèce est aujourd'hui présente dans des zones forestières, urbaines et périurbaines sur une surface d'environ 550 ha. D'autres introductions sont soupçonnées dans le sud-est du pays mais elles ne sont pas encore confirmées (Dijkstra *et al.* 2009; Bertolino & Lurz 2011).

L'espèce a également été introduite en Belgique dans la ville de Dadizele (Flandres) au début des années 2000, en tant qu'animal ornemental dans un parc d'attraction (Stuyck *et al.* 2009). Là encore la première détermination n'était pas la bonne, l'espèce ayant été identifiée comme étant l'écureuil du Père David *Sciurotamias davidianus*. Des analyses morphométriques du crâne, de l'os pénien, et des analyses génétiques ont permis de rattacher l'espèce à *Callosciurus erythraeus* (Stuyck *et al.* 2009). Les animaux étant présents sur une surface de cinq hectares correspondant au parc d'attraction, les autorités belges ont mis en œuvre une campagne d'éradication de la population dès octobre 2005. Les objectifs des gestionnaires paraissent actuellement atteints (J. Stuyck, com. pers.).

Enfin la dernière population d'écureuils à ventre rouge répertoriée en Europe (hors France) est celle installée dans la région de Varèse en Italie du nord. La date d'introduction n'est pas connue, Bertolino et Lurz (2011) estiment qu'elle a dû se produire au milieu des années 2000.

1.3. De l'introduction à l'invasion

a. Une bonne espèce colonisatrice : le succès d'invasion

La faible proportion d'échecs dans l'implantation de *C. erythraeus* (5 sur 29 cas recensés par Bertolino & Lurz, 2011) souligne les capacités de ce rongeur à coloniser de nouveaux milieux. Ces résultats confirment, d'une manière générale, les forts taux d'installation de populations chez les Sciuridés, la probabilité d'établissement d'une population à partir du lâché d'un couple étant, pour Bertolino (2009), supérieure à 50%. Ces taux très élevés sont nettement supérieurs à ceux calculés pour les vertébrés par Jeschke & Strayer (2005). Cette technique d'estimation du taux de succès d'établissement repose sur le ratio entre le nombre d'établissements et le nombre d'événements d'introduction. Or, lorsqu'une espèce est introduite, sa détection nécessite souvent un temps de latence, parfois assez long (Crooks 2005). Le nombre d'événements d'introduction étant impossible à connaître avec exactitude (Rodriguez-Cabal *et al.* 2009), l'estimation de la probabilité d'établissement est par conséquent probablement surévaluée dans l'étude de Bertolino (2009). Néanmoins, compte tenu de la prolifération de l'espèce, il apparaît que l'écureuil à ventre rouge présente de bonnes capacités à coloniser de nouveaux milieux y compris dans des habitats dégradés ou anthropisés (Chung & Corlett 2006), comme cela a été également noté sur son aire d'origine (Duckworth & Robichaud 2005).

Au Japon et en Argentine, la croissance des populations a suivi une évolution de type exponentielle (Tamura 2004; Guichon & Doncaster 2008). Après une phase de croissance lente au cours des premières années suivant l'introduction, une rapide accélération a été ensuite observée, comme décrit notamment par Elton (1927) et Crooks & Soulé (1999). En Argentine, malgré la fragmentation importante de ses habitats favorables son expansion a été très rapide, allant jusqu'à 20 km² par an (Benitez *et al.* 2010).

Ainsi, l'écureuil à ventre rouge paraît être un excellent colonisateur, même dans des milieux *a priori* peu favorables à une espèce arboricole.

b. Dommages imputés à l'écureuil à ventre rouge

Cette espèce est à l'origine d'impacts principalement d'ordre économique et, secondairement, d'ordre écologique dans la quasi-totalité des pays où elle a été introduite (voire également sur son aire d'origine).

Les principaux dommages imputés à l'écureuil à ventre rouge sont la détérioration des forêts et de plantations d'arbres par son comportement d'écorçage (Aprile & Chicco 1999; Miyamoto *et al.* 2004; Tamura & Ohara 2005). Ce comportement a été rapporté chez plusieurs espèces de sciuridés exotiques. Ainsi, en Grande Bretagne, l'écureuil gris est responsable de pertes économiques importantes pour les exploitants forestiers, avec des dégradations portant sur plus

de 30 essences d'arbres (Gill 1992). Au Japon, à ce comportement d'écorçage est associé le déclin de certaines espèces d'oiseaux nichant dans des cavités d'arbres (Udagawa 1954). Plus directement, *C. erythraeus* est aussi désigné comme responsable de la consommation d'œufs et d'oisillons d'espèces natives (Azuma 1998), comme d'ailleurs l'écureuil gris en Grande-Bretagne (Hewson & Fuller 2003; Newson *et al.* 2010), et l'écureuil roux américain (*Tamiasciurus hudsonicus*) introduit sur des îles de la Colombie Britannique au Canada (Martin & Joron 2003). Au niveau économique, outre les pertes causées à l'industrie du bois, l'écureuil à ventre rouge est à l'origine de dégâts dans les vergers, les cultures fruitières, voire également dans les potagers (Benitez *et al.* 2010). Des détériorations par rongement des câbles téléphoniques et des tuyaux d'irrigation ou d'arrosage sont observés dans tous les pays où l'espèce a été introduite : au Japon (Miyamoto *et al.* 2004; Hori *et al.* 2006), en Argentine (Guichon & Doncaster 2008) et en France (Jouanin 1986). Au Japon, mais également en Argentine il ronge également les infrastructures en bois des habitations (Hori *et al.* 2006; Tamura 2012). L'écureuil à ventre rouge est également suspecté d'entrer en compétition avec les écureuils autochtones des pays où il a été introduit, notamment au Japon (vis-à-vis- de *Sciurus lis*) (Tamura 2012).

Collectivement ces impacts et sa forte potentialité d'expansion ont contribué à considérer cet écureuil comme invasif dans les pays où il a été introduit.

Notons que certains des impacts cités ne sont pas imputables aux seuls écureuils exotiques, l'écorçage d'arbres, la consommation des pousses terminales des conifères, des fleurs des arbres fruitiers et la consommation d'œufs et d'oisillons sont reportés également chez l'écureuil roux Européen (Bryce *et al.* 1997). Toutefois, contrairement à *S. carolinensis* et *C. erythraeus*, l'écureuil roux est généralement présent en très faible densité, et son impact est diffus et peu visible. Enfin, remarquons que les impacts sur les activités humaines sont plus souvent mis en évidence sur les espèces exotiques que sur les indigènes (Davis *et al.* 2011).

Comme nous l'avons vu précédemment, il est difficile d'identifier les impacts d'une espèce avant sa phase de prolifération et d'expansion dans son nouvel environnement (Strayer *et al.* 2006), et une fois que les dommages sont constatés, il est souvent trop tard pour intervenir (Crooks 2005). Il est cependant possible de prévoir les dommages potentiels d'une espèce introduite en prenant en considération les expériences acquises dans d'autres régions du monde (Dutartre 2010).

2. Introduction sur le Cap d'Antibes

2.1 Contexte de l'introduction

a. Une date d'introduction imprécise

La date d'introduction de l'écureuil à ventre rouge sur le Cap d'Antibes n'est pas connue avec précision. Christian Jouanin (Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle) est le premier à s'intéresser à ce rongeur, publiant en 1986 une note dans la Revue Française d'écologie « la Terre et la Vie » sur cette « espèce inattendue » introduite sur le Cap d'Antibes (Jouanin 1986). Il déclare avoir constaté sa présence en 1980. Quelques années plus tard, il précise que l'introduction semble antérieure à 1974 (Jouanin 1992). Diverses conversations avec des acteurs locaux, des habitants et des scientifiques nous ont permis d'affiner cette estimation. Selon Jean-Marie Gourreau, membre du Comité National de la Protection de la Nature, l'écureuil à ventre rouge serait présent sur le Cap d'Antibes depuis la fin des années 1960. Ainsi, une dizaine d'années se sont écoulées entre l'introduction de cette espèce et sa découverte par Christian Jouanin.

Au cours des premières années suivant l'introduction d'une espèce, la population se maintient à un effectif bas et occupe des surfaces restreintes (Elton 1958). Ainsi, un laps de temps, variable suivant les espèces, s'écoule entre l'introduction et la détection de l'espèce. Sa présence est très souvent décelée seulement au moment de son établissement (Mack *et al.* 2000). Toutefois, l'écureuil à ventre rouge présente la particularité d'être un animal bruyant et peu farouche (Jouanin 1986; Tamura & Yong 1993), facilitant son observation. Il est donc fort probable que le temps écoulé entre son introduction et sa détection ait été court.

Si sa date d'introduction a pu être ainsi précisée, par contre, nous ne disposons d'aucune information sur le nombre d'individus fondateurs et sur leur origine. Les premières observations ont été faites sur le Cap d'Antibes, zone composée de propriétés associées à de grands jardins dispersées sur une colline.

En France, l'écureuil à ventre rouge ne semble pas avoir été vendu en animaleries, et il est probable que les animaux introduits à Antibes aient été importés directement par un particulier revenant d'un voyage en Asie (Taiwan, Chine ou Japon compte-tenu du morphe des écureuils introduits). D'abord gardée en captivité en tant qu'animal d'ornement, l'espèce aurait ensuite été relâchée, accidentellement ou volontairement. Selon cette hypothèse, le nombre d'individus fondateurs de la population serait très faible, constitué d'un ou de deux couples (ceci pourrait être confirmé à l'aide d'analyses génétiques). Un nombre de fondateurs aussi faible à l'origine de l'installation d'une population n'est pas surprenant pour le genre *Callosciurus* comme l'a souligné Bertolino (2009).

b. Le Cap d'Antibes, un milieu favorable ?

La réussite d'une introduction nécessite non seulement que l'espèce puisse s'établir à partir d'un petit nombre de fondateurs mais également que les conditions du milieu soient favorables à l'établissement d'une population. Les milieux les plus riches et les moins dégradés offrent plus de résistances aux envahisseurs (Jeschke & Strayer 2005). Inversement, les milieux anthropisés, caractérisés par l'absence de compétiteurs (dans notre cas l'écureuil roux), de prédateurs ou de parasites, sont plus propices à l'installation de nouvelles espèces (Dunn *et al.* 2012). Le Cap d'Antibes est un milieu à la fois très artificialisé mais relativement peu bâti. Constitué de propriétés disposant de jardins aménagés, où une grande variété d'espèces végétales horticoles ont été implantées (plus de 1000 espèces d'arbres, d'arbustes et d'herbacées ont été installées sur 3,5 ha dans le jardin botanique de la Villa Thuret par exemple (Bastelica 2010)), ce type d'habitat fournit un large choix d'items alimentaires pour cet écureuil au régime essentiellement frugivore (Setoguchi 1990). En Argentine, l'espèce a également été introduite dans une zone anthropisée présentant une forte diversité en arbres exotiques, ces essences ayant pour la plupart été utilisés par l'espèce ont certainement contribué au succès de son établissement (Guichon & Doncaster 2008).

Par ailleurs, selon les témoignages recueillis sur le Cap d'Antibes, l'écureuil roux était probablement absent du secteur où a été introduit l'écureuil à ventre rouge (absence de compétiteurs). De plus, cet habitat est caractérisé par l'absence de prédateurs naturels, excepté le chien et le chat domestique. La seule espèce « autochtone » avec qui il pourrait entrer en compétition pour la nourriture et les abris est le rat noir (*Rattus rattus*), un Muridé arboricole.

Remarquons enfin que le Cap d'Antibes est un site intéressant pour étudier le processus de colonisation de cette espèce car elle ne peut s'effectuer que dans une seule direction, le nord-ouest. Cette situation rend l'étude de l'expansion de la population d'un intérêt particulier.

2.2. La colonisation

Suite à sa découverte par C. Jouanin en 1980, l'expansion de *C. erythraeus* n'a pas fait l'objet d'un suivi régulier. En 1990, à l'occasion du XIV^{ème} colloque de la Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères Jouanin (Jouanin 1992) présentait un premier bilan de la colonisation, constatant la présence de l'espèce uniquement sur la péninsule antiboise, la ville d'Antibes – Juan-les-Pins constituant une barrière à son extension (**Figure II.4.**). Quinze ans plus tard, un programme de recherche a été envisagé par le Muséum National d'Histoire Naturelle et le Muséum d'Histoire Naturelle de Nice avec, comme premier objectif, de faire un état des lieux de la répartition de l'espèce. A l'aide de tubes collecteurs de poils et de prospections directes,

son aire de répartition a été estimée à 16 km², couvrant les communes d'Antibes - Juan-les-Pins et de Vallauris, et limitée au nord par l'autoroute A8 (Gerriet 2009) (**Figure II.4.**).

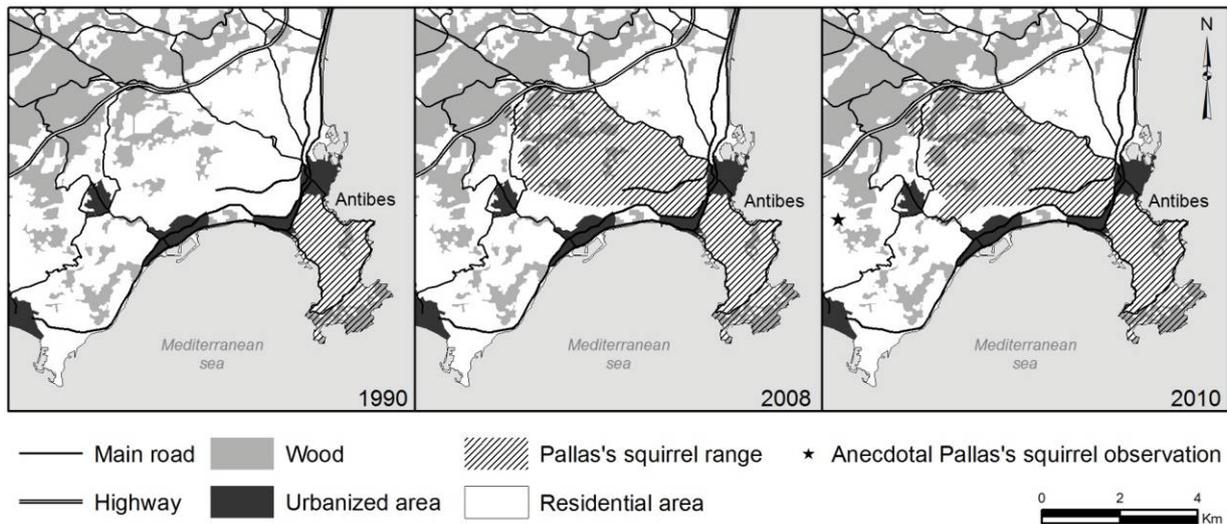


Figure II.4. Evolution de la distribution de l'écureuil à ventre rouge dans les Alpes-Maritimes entre 1990 et 2010, d'après Jouanin (1992) pour 1990 et Gerriet (2009) pour 2008 (**Article 4**).

En 2010, nous avons précisé sa répartition à l'aide d'une méthode standardisée. Sur un maillage de 500 x 500m, des prospections ont été effectuées dans chacune des 226 unités de surface (25 ha) ainsi définies afin de détecter les signes de sa présence (observation directe, cris ; pour plus de détails sur les méthodologies utilisées voir l'Article 4). Les résultats des prospections ont révélé la présence de l'espèce sur une zone de 18 km² incluant plusieurs types d'habitats (**Figure II.4.**). Cette aire correspond à une surface minimale d'occupation, sa présence en bordure d'aire de répartition étant possiblement sous-estimée. En effet, les densités sont faibles au niveau du front de colonisation, comparativement à celles présentes sur le reste de l'aire de répartition, rendant ainsi la détection de l'espèce plus difficile (Crooks 2005). Toutefois, l'écureuil à ventre rouge étant bruyant et peu farouche (Jouanin 1986; Tamura & Yong 1993), il est assez probable que l'aire de répartition estimée soit proche de la surface réellement occupée par l'espèce.

Entre 1970 et 2010, la croissance annuelle de l'aire de répartition a été en moyenne de 0,5 km²/an. Au cours des premières années suivant l'introduction (1970-1990), avant le franchissement de la ville d'Antibes - Juan-les-Pins, la croissance annuelle est estimée à 0,3 km²/an puis, entre 1990 et 2010, à environ 0,7 km²/an.

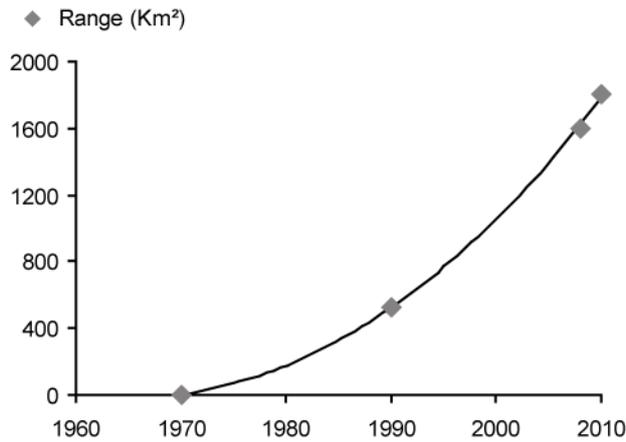


Figure II.5. Expansion de la population d'écureuils à ventre rouge dans les Alpes-Maritimes entre 1970 et 2010 (1990 : Jouanin 1992 ; 2008 : Gerriet 2009).

La courbe de croissance de la population suit ainsi une loi exponentielle (**Figure II.5.**), caractérisée par une première phase lente de l'accroissement durant les deux premières décennies, suivie d'une accélération au cours des deux suivantes. Cette expansion a notamment été observée chez l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*) en Italie (Bertolino & Genovesi 2003). Le taux de croissance observé dans la région d'Antibes est cependant très lent comparativement à ceux mesurés pour cette espèce au Japon (5,8 km²/an) (Bertolino & Lurz 2011) et en Argentine (21.9 km²/an) (Guichon & Doncaster 2008).

Plusieurs aspects peuvent expliquer ces divergences. L'expansion spatiale d'une espèce dépend tout d'abord de la structure du paysage (With 2002), notamment de la présence/absence de barrière(s) pouvant limiter sa dispersion. La géographie de la zone d'introduction, la péninsule antiboise, a contraint l'expansion de l'écureuil à ventre rouge dans une direction principale, le nord-ouest, obligeant ainsi l'espèce à franchir une zone fortement urbanisée. Par ailleurs, l'espèce a été introduite dans un milieu très fragmenté, réduisant la connectivité entre les parcelles d'habitats favorables. Enfin, l'autoroute A8 a dû jouer – et joue encore – un rôle important de barrière en limitant les possibilités de dispersion de l'espèce au nord (**Figure II.4.**). Ces caractéristiques environnementales semblent être à l'origine de l'expansion particulièrement lente de l'écureuil à ventre rouge dans ce secteur des Alpes-Maritimes.

Notre situation montre également l'aptitude de l'écureuil à ventre rouge à occuper des zones urbanisées, des habitats fragmentés et hautement dégradés, comme cela a été observé sur son aire d'origine (Duckworth & Robichaud 2005). Sur le Cap d'Antibes, cet écureuil est au contact de l'homme dans les zones résidentielles où il se nourrit de fruits dans les jardins. Dans certains parcs publics, notamment le Parc de la pinède à Juan-les-Pins, il est directement nourri par le public. Il est d'ailleurs probable que le nourrissage, contribuant à rapprocher l'animal de l'homme, ait incité l'espèce à s'aventurer dans des secteurs très urbanisés, lui permettant peu à peu de franchir la barrière d'habitations séparant le cap de « l'arrière pays », moins urbanisé.

2.3. Habitats préférentiels et utilisation de l'espace

La structure du paysage qui entoure la zone d'introduction est déterminante dans le processus de colonisation d'une espèce (With 2002). L'identification de ses habitats favorables et de sa capacité à s'y implanter est un pré-requis dans l'anticipation du processus d'expansion et l'identification des voies qu'elle sera susceptible d'emprunter. Dès lors, l'acquisition de données sur la distribution d'une espèce introduite dans son nouvel environnement, notamment les tendances temporelles et spatiales à l'échelle régionale, apparaît donc cruciale dans l'optique d'une action de prévention des risques liés à son expansion.

a. Préférences de l'espèce

L'aire de distribution de l'espèce englobant différents types de milieux, plus ou moins urbanisés, nous avons estimé les caractéristiques relatives de chaque habitat en termes d'établissement d'individus. Les animaux ont été dénombrés sur itinéraires (Buckland *et al.* 1993) et par comptages de nids (Gurnell *et al.* 2004a) dans quatre habitats différents (**Figure II.6.**). Par ailleurs, deux itinéraires supplémentaires ont également été mis en place dans des peuplements forestiers situés en limite d'aire de répartition (nord de l'autoroute A8), afin de confirmer l'absence de l'écureuil à ventre rouge. Les comptages d'écureuils ont été effectués au printemps, en été et en automne 2010, et les dénombrements de nids à l'automne 2010, après la perte des feuilles des arbres caducifoliés (pour plus de détails sur les méthodologies utilisées voir l'**Article 4**). Les quatre premiers sites d'étude ont été choisis en fonction de leur position géographique dans des zones où l'espèce était établie (et non en limite d'aire de répartition), afin de pouvoir estimer les densités sans biais lié à un effet de bordure (**Figure II.6.**).

Les densités relatives estimées dans les différents habitats ont varié suivant le degré d'urbanisation du milieu. Les sites boisés étaient les plus favorables au regard des densités calculées et du nombre de nids observés, avec en moyenne de 0,8 à 3,6 ind.ha⁻¹ dans le Bois de la Garoupe (site 2 **Figure II.6.**) et de 1,0 à 2,3 ind.ha⁻¹ dans le Bois des Encourdoules (site 4 **Figure II.6.**). Dans les zones résidentielles, un grand nombre de nids a été dénombré, malgré de faibles densités relatives observées (au maximum 0,2 ind.ha⁻¹). Les zones fortement urbanisées possédant peu de zones végétalisées ont semblé non favorables à l'établissement d'individus, car aucun écureuil n'y a été comptabilisé au cours des 100 km cumulés d'itinéraire réalisé sur l'ensemble de la période d'étude (**Figure II.6.**). La présence d'un nid a été toutefois enregistrée. Aucun individu n'a été recensé sur les itinéraires du nord de l'autoroute A8.

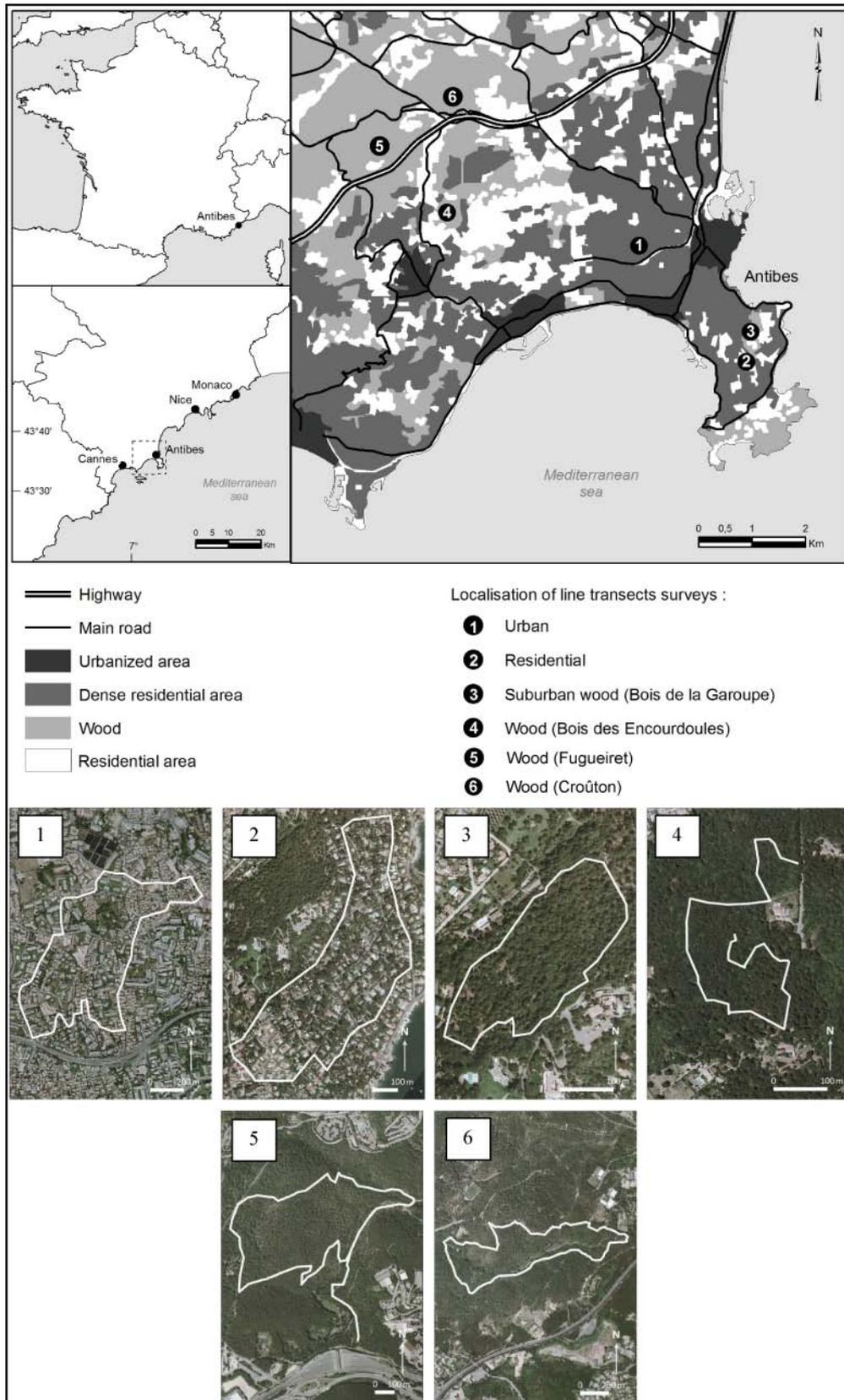


Figure II.6. Itinéraires de dénombrement parcourus en 2010 sur les communes d'Antibes-Juan-les-Pins, Vallauris et avoisinantes : 1) secteur urbain ; 2) secteur résidentiel ; 3) Bois de la Garoupe ; 4) Bois des Encourdoules ; 5) bois du fugueiret ; 6) bois du crouton.

Nos résultats montrent une affinité marquée de l'espèce pour les zones boisées, la diversité en essences d'arbres étant une caractéristique majeure de la sélection d'habitat chez *C. erythraeus*, en relation avec la disponibilité en ressources et en sites de nidification (Bertolino & Lurz 2011). Les effectifs les plus importants (voir la présentation intégrale des résultats dans l'Article 4) ont été dénombrés sur le Bois de la Garoupe (site 3 Figure II.6.), forêt mixte de 4 ha insérée dans un habitat résidentiel (**Figure II.6**). La proximité de zones urbanisées peut avoir un effet positif sur la dynamique de la population par un apport de ressources trophiques supplémentaires (Bertolino & Lurz 2011) : restes de nourritures et déchets, nourrissage direct ou indirect (graines pour les oiseaux), et augmentation des disponibilités alimentaires fournies par les essences ornementales plantées dans les jardins. Ces apports doivent contribuer à une meilleure survie des écureuils durant les périodes de pénuries, et favorisent leur reproduction. Enfin il est probable que ce bois serve de zone de refuge pour les animaux situés aux alentours. Ce type de site, ainsi que les jardins privés du cap ont vraisemblablement joué un rôle important dans l'établissement et l'adaptation de cette espèce dans cet habitat résidentiel, comme c'est le cas pour l'écureuil roux dans les habitats fragmentés (Verbeylen *et al.* 2003b).

Les densités relativement élevées obtenues dans les zones boisées à Antibes sont comparables avec celles estimées au Japon (près de 6 ind.ha⁻¹), en Argentine (de 1 à 18 ind.ha⁻¹) (Benitez *et al.* 2010), ainsi que sur son aire de répartition native, à Taiwan (5 à 7 ind.ha⁻¹) (Tamura *et al.* 1989). Toutefois ces comparaisons ne sont qu'indicatives, les méthodes d'estimation n'étant pas standardisées entre ces différentes études.

b. Utilisation de l'espace

Les milieux boisés et forestiers constituent l'habitat préférentiel de l'écureuil à ventre rouge dans la région d'Antibes. Ce type de milieu, peu représenté sur son aire actuelle de répartition, constituera par contre l'habitat majoritairement rencontré lors de son expansion (après le passage de l'autoroute A8). Dans ce contexte, l'analyse de l'occupation de l'espace a été effectuée dans une zone forestière, le Bois des Encourdoules (commune de Vallauris) (itinéraire n°4 Figure II.6.). De mars à novembre 2010, 14 individus équipés de colliers radio-émetteurs ont été étudiés. Le nombre de point de localisation obtenu par individu était compris entre 86 et 253. L'analyse spatiale a suivi les recommandations fournies par Wauters *et al.* (2007) (pour plus de détails sur les méthodologies utilisées voir l'**Article 4**).

Les surfaces des domaines vitaux des écureuils, compris entre 2,1 et 9,3 ha selon les sexes et les saisons (**Encadré II.1**) sont deux à six fois plus importantes que celles observées dans des habitats forestiers sur l'île de Taiwan ou au Japon (Tamura *et al.* 1987; Tamura *et al.* 1989 ; Yo *et al.* 1992b).

Encadré II.1. Surfaces des domaines vitaux (95% kernel), des centre d'activités (85%ICP), et taux de recouvrement des centres d'activités de 14 écureuils à ventre rouge suivis par radiotracking entre mars et novembre 2010 dans le Bois des Encourdoules (commune de Vallauris) (**Article 4**)

Saison	Sexe	Domaine vital (ha)	Centre d'activité (ha)	Recouvrement (%)	
		95% Kernel	85% ICP	Intrasex	Intersex
Printemps	F (n=4)	2,1±0,4	0,6±0,1	35±19	71±21
	M (n=5)	5,4±1,1	1,9±0,4	71±22	45±13
Eté	F (n=5)	4,0±0,4	1,4±0,3	63±15	83±17
	M (n=5)	7,7±1,6	2,1±0,4	74±14	67±7
Automne	F (n=3)	3,1±0,4	0,9±0,1	37±14	34±15
	M (n=3)	9,3±3,2	1,3±0,4	39±17	27±12

Selon Tamura *et al.* (1989), la surface du domaine vital de l'écureuil à ventre rouge peut être mise en relation avec la qualité de l'habitat, l'abondance en nourriture ou encore le risque de prédation. Chez cette espèce, elle est inversement proportionnelle aux disponibilités alimentaires (Tamura *et al.* 1989), les animaux étant contraints à explorer de grandes surfaces pour couvrir leurs besoins lorsque les ressources sont rares.

Le Bois des Encourdoules, contrairement au Bois de la Garoupe ou aux zones périurbaines, est relativement peu fréquenté par le public, les animaux ne disposent donc pas de restes de repas. De plus, comparativement aux zones résidentielles, les essences nourricières sont moins variées (peu ou pas d'espèces ornementales ou fruitières), le peuplement forestier étant dominé par le pin d'Alep (*Pinus halepensis*) et le chêne vert (*Quercus ilex*).

Par ailleurs, plusieurs études suggèrent qu'une diminution de la taille des domaines vitaux est associée à une augmentation de la pression de prédation (Tamura *et al.* 1989; Desy *et al.* 1990; Morris *et al.* 2011). Sur les secteurs d'Antibes - Vallauris, les principaux prédateurs de l'espèce sont le chat domestique et le chien, alors que sur son aire de répartition native, il est la proie de nombreuses espèces de rapaces et de serpents arboricoles (Tamura 2012).

Nos résultats sont également originaux quant aux patrons d'utilisation de l'espace en fonction du sexe. La plupart des écureuils arboricoles ont un système de reproduction par promiscuité (Tamura *et al.* 1989; Lurz *et al.* 2005; Romeo *et al.* 2010), les mâles augmentant leur domaine vital pour recouvrir celui d'un maximum de femelles. Comme attendu, les mâles suivis ont des domaines vitaux plus importants que ceux des femelles (2,5 fois plus grands), par contre

nous n'avons pas observé de taux de recouvrement des centres d'activité entre les sexes plus importants qu'au sein des sexes comme ce qui est classiquement rapporté (Wauters *et al.* 2001b; Wauters *et al.* 2005; DiPierro *et al.* 2008; Romeo *et al.* 2010). Par ailleurs, nous nous attendions à observer des comportements de territorialité entre les femelles (Tamura *et al.* 1987; Tamura *et al.* 1989; Wauters & Dhondt 1992; DiPierro *et al.* 2008), notamment pendant la période de soin aux jeunes où elles défendent une zone autour de leur nid. Or, nous n'avons pas observé de centre d'activité exclusif à aucun moment de l'année. Cette absence de territorialité doit permettre le partage de l'espace entre un grand nombre d'individus des deux sexes, contribuant ainsi à la présence de fortes densités.

L'établissement d'une population ne semble donc pas nécessiter de grandes surfaces : ceci est notamment illustré par le fort taux de recouvrement des domaines vitaux incluant les centres d'activités, mais aussi par la nidification de l'espèce dans les zones résidentielles assez fragmentées. Si l'on ajoute la capacité de l'écureuil à ventre rouge à s'établir dans plusieurs types d'habitats, il résulte qu'un grand nombre de localités pourraient offrir à l'espèce la possibilité de s'établir, et ainsi contribuer à son expansion.

3. Interactions avec l'écureuil roux

Au cours de ces travaux nous nous sommes interrogés sur les relations existant entre l'écureuil à ventre rouge et l'écureuil roux. A ce jour, aucune étude n'a abordé ce point dans les différents pays européens où les deux espèces vivent en sympatrie. En Argentine, la situation est différente puisqu'aucun sciuridé autochtone n'était présent sur la zone d'introduction (Novillo & Ojeda 2008). En revanche, au Japon, l'écureuil à ventre rouge cohabite localement avec *Sciurus lis*. D'après le ministère de l'environnement japonais, cet écureuil proche de *S. vulgaris*, semblerait localement en déclin en relation avec la présence de *C. erythraeus* (Tamura 2012). Toutefois, à notre connaissance, aucune publication n'a traité des relations entre ces deux rongeurs. Pour notre part, nous avons abordé cette question à travers deux approches, l'analyse du cortège en macroparasites de l'écureuil à ventre rouge, ainsi que la répartition des deux espèces sur la zone d'étude et ses environs.

3.1. Introduction de parasites

Un des enjeux majeurs liés à l'introduction d'espèces dans un nouvel environnement est celui des parasites (Dunn *et al.* 2012). Différents processus sont impliqués, qui permettent d'expliquer d'une part le succès de certaines espèces introduites et, d'autre part, les menaces liées au transfert de nouveaux pathogènes ou de parasites chez les espèces d'hôtes natives.

a. Relâche d'ennemis et succès d'établissement

Plusieurs études ont mis en évidence une diminution de la diversité en pathogènes et en parasites entre des populations d'espèces d'hôtes dans leur région native et leurs zones d'introduction (Torchin *et al.* 2003). Ce phénomène, rattaché à l'hypothèse de la « relâche d'ennemis » (Colautti *et al.* 2004), est souvent évoqué pour expliquer le succès d'établissement d'espèces introduites (Torchin *et al.* 2003). Le parasitisme pouvant être à l'origine d'une diminution des effectifs d'une population (Hudson *et al.* 1998), ou d'un affaiblissement important des individus hôtes, la diminution d'une telle pression peut conférer un avantage démographique aux espèces introduites (Torchin *et al.* 2003). Plusieurs raisons permettent d'expliquer cette diminution de la diversité parasitaire : 1) les parasites exotiques ne persistent pas dans leur nouvel environnement : conditions abiotiques défavorables, absence d'hôte(s) intermédiaire(s), ou encore compétition avec des parasites natifs (Tompkins *et al.* 2006) ; 2) le petit nombre d'hôtes fondateurs, important avec eux un sous-ensemble des espèces composant le cortège parasitaire d'origine (Tompkins *et al.* 2006) ; 3) la probabilité d'extinction par stochasticité démographique des parasites va être d'autant plus forte que le nombre d'hôtes introduits sera faible (Tompkins *et al.* 2006).

b. Introduction de parasites exotiques et impact sur la faune native

En général, l'introduction d'une espèce d'hôte s'accompagne toutefois de celle d'un petit nombre de ses parasites (Tompkins *et al.* 2006; Beaucournu *et al.* 2008). Ce sont souvent des espèces dont le cycle de vie est direct (Dobson & May 1986 ; Pisanu *et al.* 2001; Tompkins *et al.* 2006) et qui présentent une spécificité étroite vis-à-vis de leur hôte (Tompkins *et al.* 2006; Pisanu *et al.* 2007; Beaucournu *et al.* 2008). Certains de ces parasites exotiques peuvent toutefois trouver des hôtes alternatifs dans le nouveau milieu, avec des conséquences parfois négatives sur les espèces d'hôtes natives (Colautti *et al.* 2004). Les hôtes natifs peuvent ne pas être en mesure de résister à la présence de nouveaux agents infectieux ou de parasites, avec des effets plus sévères sur des hôtes natifs phylogénétiquement proches de l'hôte introduit (Tompkins *et al.* 2006; Beaucournu *et al.* 2008). Par exemple, l'introduction d'un parapoxvirus avec l'écureuil gris en Grande Bretagne, impliqué dans le déclin de l'écureuil roux, illustre bien ce risque (Tompkins *et al.* 2003), ou encore l'inter transmission du nématode *Heterakis gallinarum* entre la perdrix grise native du Royaume Uni et le faisan d'élevage introduit (Tompkins *et al.* 2000).

c. Espèce introduite, un nouvel hôte pour les parasites natifs

Les hôtes exotiques peuvent également jouer un rôle de réservoir pour des parasites natifs, et contribuer à l'amplification du risque d'infection dans les populations d'hôtes natives (Torchin

et al. 2003). Une des rares études évoquant ce phénomène est celle portant sur le tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*) introduit en Ile-de-France. Du fait d'infestations très importantes de ces petits écureuils terrestres par les tiques de litière *Ixodes ricinus* (Pisanu et al. 2010), ce rongeur réservoir des agents de la borréliose de Lyme, *Borrelia burgdorferi* sl (Vourc'h et al. 2007), joue un rôle prépondérant dans l'augmentation de la prévalence chez le vecteur, amplifiant ainsi le risque d'infection chez les espèces de micromammifères vivant en sympatrie, et probablement chez l'homme (Marsot et al. 2011).

d. Cortège parasitaire de l'écureuil à ventre rouge d'Antibes

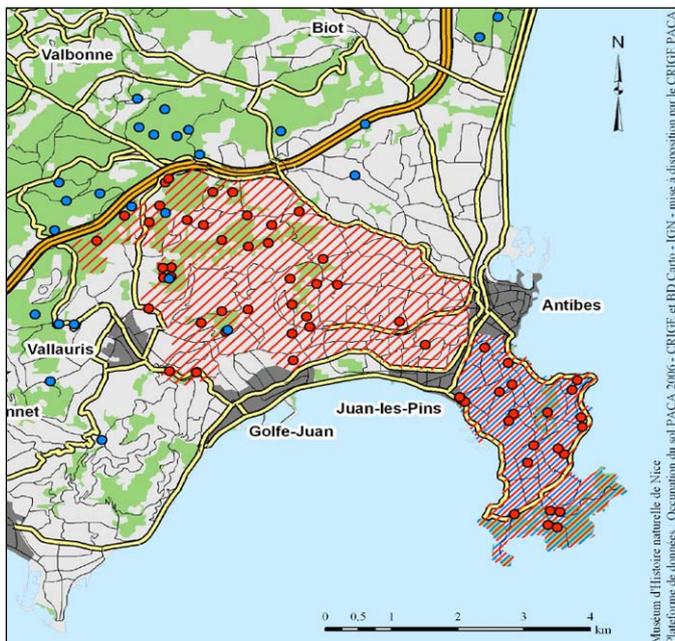
Nous avons vu que le risque de transmission dépendait du degré de spécialisation des parasites introduits vis-à-vis de leur hôte (Pisanu et al. 2001; Tompkins et al. 2006; Pisanu et al. 2009). Ainsi à Antibes l'écureuil roux, espèce la plus proche de *Callosciurus erythraeus*, serait susceptible d'acquérir les éventuelles espèces de parasites introduits par l'écureuil à ventre rouge, ou de lui transmettre ses propres parasites.

Nous nous sommes donc intéressés au cortège macroparasitaire abrité par *C. erythraeus* introduit en France (**Article 5**). L'analyse du cortège en endo et en ecto-macroparasites de 29 individus (16 femelles et 13 mâles) collectés dans la région d'Antibes a révélé la présence d'une faible diversité parasitaire. L'espèce de pou asiatique, *Enderleinellus kumadai*, est présente avec une forte prévalence (14/29) dans la population d'Antibes. Sur deux individus, la puce *Nosopsyllus fasciatus* a été identifiée. Cette espèce, aussi appelée la puce du rat en relation avec sa préférence d'hôte pour le genre *Rattus*, présente un large spectre d'hôtes potentiels (Beaucournu & Launay 1990). Pour ce qui est des endoparasites, la seule espèce qui ait été trouvée est un cestode du genre *Hymenolepis*, à l'état immature dans l'intestin grêle de trois écureuils, probablement acquis localement.

Comme attendu, le cortège parasitaire des individus analysés est très faible, ce qui pourrait en partie expliquer le succès d'établissement de l'écureuil à ventre rouge à Antibes. A notre connaissance le cortège parasitaire de l'espèce sur son aire native n'a pas été étudié (Shinozaki et al. 2004). Cependant les espèces du genre *Callosciurus* présentent une faible richesse en endoparasites, ceci étant attribué à leur comportement arboricole (Dunn et al. 1968). L'espèce de pou importée d'Asie (la seule espèce de parasite introduite avec son hôte) présente peu de risque de transmission pour l'écureuil roux, car étant extrêmement spécifique à son hôte (voir Musser et al. 2010). Le faible nombre de parasites acquis accidentellement (*Hymenolepis* sp. et *N. fasciatus*) est probablement dû au faible nombre d'espèces mammifères présentes sur la zone d'étude. En conclusion le risque d'infestation par des parasites partagés entre l'écureuil à ventre rouge et l'écureuil roux est minimal.

3.2. Répartition : niche vacante ou exclusion compétitive ?

Lors de l'étude de la répartition de l'écureuil à ventre rouge (voir II.2), nous avons également répertorié la présence de l'écureuil roux. Les observations géoréférencées des deux espèces ont ensuite été cartographiées (**Figure II.7**). A la vue des résultats, il apparaît que l'écureuil roux est



absent du Cap d'Antibes, de rares observations ayant été effectuées en limite et en périphérie de l'aire de répartition de l'écureuil à ventre rouge.

Figure II.7. Distribution des observations d'écureuils à ventre rouge (points rouges) et d'écureuils roux (points bleus) sur les communes d'Antibes-Juan-les-Pins, de Vallauris et sur communes avoisinantes en 2010.

Les zones où les deux espèces vivent en sympatrie semblent peu nombreuses, et se répartissent en limite d'aire de répartition de l'écureuil à ventre rouge. Face à ce constat se pose la question des raisons d'une telle distribution, et plusieurs hypothèses sont à envisager.

La première interprétation de ce pattern serait l'exclusion compétitive de l'écureuil roux par l'écureuil à ventre rouge. Les deux espèces possèdent une niche écologique proche. Au niveau trophique, elles ont un régime alimentaire pratiquement identique composé essentiellement d'items végétaux (graines, fruits et fleurs), et plus occasionnellement d'insectes, de champignons ou encore d'œufs voire d'oisillons (Setoguchi 1990; Lurz *et al.* 2005). Lorsque deux espèces vivant en sympatrie ont le même régime alimentaire, elles peuvent entrer en compétition si les ressources deviennent limitantes. Au niveau individuel cela peut affecter négativement la reproduction, la survie, la dispersion ainsi que la sélection d'habitats. Ce mécanisme est le plus probable pour expliquer l'exclusion de l'écureuil roux par l'écureuil gris en Grande-Bretagne (Wauters *et al.* 2001a, 2002a; Gurnell *et al.* 2004b). Un tel mécanisme pourrait être à l'origine de la distribution des espèces observées dans la région d'Antibes. Il n'existe cependant pas d'informations sur l'état de la population de *Sciurus vulgaris* avant l'introduction de l'écureuil à ventre rouge, ni même sur sa distribution. Sur le Cap d'Antibes, il est d'ailleurs tout à fait possible que, lors de cette introduction, l'écureuil roux en ait été absent.

La corrélation entre l'expansion de cette espèce et l'absence de l'écureuil roux ne permet pas à elle seule de conclure à une exclusion compétitive (Didham *et al.* 2005). Une hypothèse alternative possible est que l'absence de compétiteur dans cette zone ait profité à l'établissement de l'écureuil à ventre rouge. Nous l'avons souligné, la région d'Antibes est assez urbanisée, caractérisée notamment par la présence de zones résidentielles. L'écureuil roux est une espèce inféodée au milieu forestier (Lurz *et al.* 2005) qui, même si on la retrouve dans certaines zones périurbaines (Verbeylen *et al.* 2003a; Babinska-Werka & Zolw 2008), est sensible à la modification de son habitat et à la fragmentation (Koprowski 2005). L'anthropisation de cette région et la réduction des fragments forestiers ont pu ainsi contribuer à la régression de l'espèce. Au cours des inventaires que nous avons effectués, toutes les observations d'écureuils roux ont été faites en zones boisées, aucun individu n'ayant été reporté dans les zones résidentielles périurbaines (**Figure II.7.**). L'écureuil à ventre rouge en revanche est capable de s'établir dans des habitats très fragmentés et urbanisés, que ce soit sur son aire de répartition (Duckworth *et al.* 2008) ou sur des sites d'introduction. En Argentine, par exemple, une population s'est établie dans une zone urbaine de Buenos Aires (Benitez *et al.* 2010), de même aux Pays-Bas, une partie de l'aire de répartition de l'espèce se situe en zone urbaine (Dijkstra *et al.* 2009). Une autre modification anthropique caractéristique du Cap d'Antibes est la présence d'espèces végétales ornementales exotiques en grand nombre. Ces espèces, consommées par l'écureuil à ventre rouge, ont potentiellement contribué à son établissement, comme cela a été le cas en Argentine (Guichon & Doncaster 2008). Ceci est un bon exemple des potentielles interactions positives entre espèces exotiques (Simberloff & Von Holle 1999).

L'absence de l'écureuil roux pourrait être ainsi une conséquence de l'anthropisation des habitats qui, dans un même temps, aurait bénéficié à l'établissement de l'écureuil à ventre rouge. Toutefois, il est également probable que les deux espèces entrent en compétition, au détriment de l'écureuil roux.

Ces suppositions pourraient être étayées par des suivis démographiques des populations, des analyses comportementales (utilisation de l'espace), ou des analyses de régime alimentaire détaillées. Des premiers éléments ont été rapportés sur les populations d'écureuils roux dans cette région (**Encadré I. 2**), il conviendrait de multiplier ce type de suivi.

Encadré II.2. Données « écureuil roux » sur le Cap d'Antibes

Au cours de nos suivis de terrain, des données concernant l'écureuil roux ont été récoltées ; elles sont regroupées ci-dessous.

Estimation des densités

Sur les itinéraires de dénombrement (voir 2.3.a), des écureuils roux ont été observés sur trois sites : le bois des Encourdoules (4) ; le Sentier du Fugueiret (5) ; le Sentier des Croûtons (6).

Les itinéraires ont été parcourus 5 jours consécutifs au printemps, en été et en automne 2010. Les densités relatives ont été estimées à partir des abondances observées rapportées à une surface effective de comptage (pour les détails des méthodes voir l'article 4).

Dans les trois sites suivis, les estimations de densités obtenues ont été très faibles (voir Tableau ci-dessous).

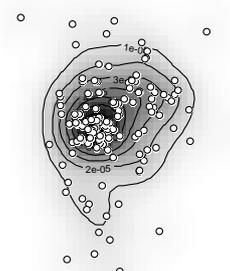
Site	L	Densités (ind/ha)			
		hiver	printemps	été	automne
4	1,1 km	0,00	0,0	0,00	0,02
5	3,5 km	0,02	0,2	0,07	0,05
6	3,6 km	0,02	0,2	0,05	0,04



Utilisation de l'espace dans le Bois des Encourdoules

Lors du suivi par radiotracking des écureuils à ventre rouge dans le Bois des Encourdoules, nous avons également équipé une femelle écureuil roux que nous avons suivi d'avril à juillet 2009. Au total 129 points de localisation ont été récoltés. Ses domaines vitaux saisonniers ont été estimés par la méthode du Kernel 95%, et la surface du centre d'activité avec la méthode des polygones regroupés par incrémentation ('Incremental Cluster Polygon', ICP). Nous avons également estimé le taux de recouvrement du centre d'activité de cet écureuil roux par les écureuils à ventre rouge suivis parallèlement.

Saison	Domaine vital	Centre d'activité	Recouvrement
	95% Kernel	85% ICP	
Printemps	6.9 ha	1.4 ha	57%
Eté	3.1 ha	0.3 ha	24%



Conclusion

La présence de l'écureuil à ventre rouge ne semble pas empêcher celle de l'écureuil roux. Les densités en écureuils roux estimées sont très faibles dans les sites avec et sans écureuils à ventre rouge. Il ne semble pas y avoir d'exclusion du point de vue de l'occupation de l'espace entre les deux espèces, aucun comportement agonistique entre les deux espèces n'a pu être observé, de même on observe un recouvrement assez important des centres d'activités de l'écureuil roux par les écureuils à ventre rouge.

Chapitre III.

Questions relatives à la gestion de la population d'écureuil à ventre rouge



La question de la gestion de populations d'espèces exotiques est complexe, leurs impacts potentiels étant dépendants de multiples facteurs, fonction de leur caractère « invasif », du contexte socio-économique et des milieux dans lesquels l'espèce s'est établie. L'amélioration des connaissances scientifiques et l'identification de l'origine des introductions aident à définir les moyens pour y limiter les nouvelles introductions et contrecarrer leurs impacts négatifs. La gestion couvre un large champ allant de l'analyse de la situation à la mise en place d'actions permettant de la résoudre (2010).

1. Adapter la gestion à la situation

Les espèces exotiques peuvent être à l'origine d'impacts négatifs sur les écosystèmes dans lesquels elles sont introduites. Concernant les interventions potentielles, il n'existe pas de règles générales sur l'approche à entreprendre. Chaque situation étant unique, elles suivent tout au plus des lignes directrices. La première étape consiste à évaluer la situation pour estimer le stade auquel on se trouve dans le processus d'invasion. Dans tous les cas, il faut considérer le panel des solutions envisageables. Il est ainsi possible de définir des parallèles entre l'avancement dans le processus d'invasion et le développement d'interventions. Selon le stade auquel on se trouve, certains types de gestion pourront être préconisés (**Figure III.1**). Les connaissances sur l'aptitude de l'espèce à envahir d'autres écosystèmes vont permettre d'anticiper ses éventuels impacts, aidant ainsi dans la prise de décision d'intervention (Wittenberg & Cock 2001). La connaissance de l'espèce et du contexte local permet la mise en

œuvre de mesures de gestion adaptées, augmentant ainsi l'efficacité des techniques instaurées. Ainsi, pour l'écureuil à ventre rouge, les informations sur l'avancement dans le processus d'invasion recueillies sur le Cap d'Antibes, ainsi que les connaissances sur l'espèce, ont permis de mettre en place un programme de gestion de la population.

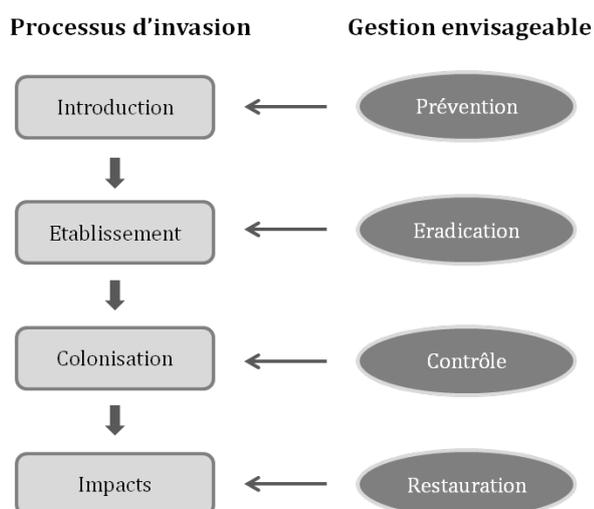


Figure III.1. Relations entre l'aspect fondamental des invasions biologiques et le ciblage des mesures de gestion. Adapté de Hulme (2006).

1.1 Eviter les nouvelles introductions : « prévenir plutôt que guérir »

La prévention est souvent avancée comme la meilleure des stratégies en matière de lutte contre les espèces exotiques envahissantes, étant non seulement la solution la moins coûteuse mais également la plus efficace et la meilleure au niveau environnemental (Hulme 2006). Cette solution est envisageable uniquement en amont de la première étape du processus d'invasion, ou lorsque l'introduction est très récente. Les voies d'introduction étant souvent communes à une large gamme d'espèces, identifier au préalable les principales causes à l'origine des événements d'introduction est plus efficient que de cibler l'action sur une seule espèce.

Le commerce international, le transport et la commercialisation d'espèces sont à l'origine d'une part importante des introductions (Westphal *et al.* 2008). Dans ces cas, la prévention passe nécessairement par des réglementations, qui demeurent encore assez floues sur notre territoire. L'article L411-3, I, (3 déc. 2009) du code de l'environnement interdit « *l'introduction dans le milieu naturel, 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, dont la liste est fixée par arrêté conjoint du ministre chargé de la protection de la nature et, [...] du ministre chargé de l'agriculture [...]* ; *De tout spécimen de l'une des espèces animales ou végétales désignées par l'autorité administrative* ». Le point III précise que, dès que la présence d'une de ces espèces est constatée dans le milieu naturel, l'autorité administrative peut « *procéder ou faire procéder à la capture, au prélèvement, à la garde ou à la destruction* » de ces spécimens.

Plus récemment, un arrêté paru le 30 juin 2010 (NOR : DEVN1016200A), interdit notamment l'introduction volontaire, par négligence ou par imprudence de toutes espèces de Sciuridés à l'exception de l'écureuil roux européen et de la marmotte des Alpes.

Malgré ces textes de loi, le tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*), vendu dans les animaleries sous le nom d'écureuil de Corée, est régulièrement relâché dans le milieu naturel. Une alternative pour limiter de telles introductions serait d'interdire sa commercialisation, voire sa détention. Un premier pas a été franchi avec l'arrêté du 30 juillet 2010, autorisant la détention de six tamias au maximum, un certificat de capacité d'élevage délivré par la préfecture étant nécessaire pour dépasser cette limite.

Les problèmes liés aux espèces exotiques envahissantes concernent la plupart des pays. Ainsi, des mesures prises au niveau des états ne sauraient suffire à prévenir de nouvelles introductions. De plus en plus, il semble indispensable de mettre en action des stratégies globales basées sur la coopération entre nations (Genovesi & Shine 2003). Depuis les années

1980, le conseil de l'Europe incite les états à limiter l'introduction d'espèces exotiques dans la nature. En 1997, le comité permanent de la Convention de Berne délivrait une série de recommandations de prévention et de gestion pour ces espèces. Depuis, le Conseil de l'Europe a adopté une « Stratégie européenne relative aux espèces exotiques envahissantes » qui, dans la continuité de la Convention de Berne, appelle les pays à adopter des approches locales pour lutter contre les impacts liés à l'introduction d'espèces exotiques (Genovesi & Shine 2003; Shine *et al.* 2010).

Afin de légiférer en ce domaine la commission européenne a établi le 20 août 2012 une liste d'espèces dont l'introduction dans l'Union Européenne est suspendue par le règlement d'exécution (UE) N° 757/2012. Cette liste comporte trois espèces de sciuridés : *Sciurus carolinensis*, *Sciurus niger* et *Callosciurus erythraeus*.

Une ambiguïté de ces législations réside dans l'établissement de listes d'espèces « interdites » à l'importation. En conséquence, toutes les espèces non nommées dans le texte de loi peuvent être légalement importées en Europe. Dans un objectif de limitation des introductions, il semblerait plus pertinent de proposer une liste « positive » d'espèces, c'est-à-dire autorisées à l'importation. Cas rare dans la législation française, une telle mesure existe pour la commercialisation des Sciuridés. En effet, l'arrêté du 30 juillet 2010 stipule que toutes les espèces de Sciuridés sont interdites à la vente dans les animaleries, excepté le tamia de Sibérie.

1.2. Eliminer les populations nouvellement établies

Lorsque la prévention n'a pas pu empêcher l'introduction d'une espèce exotique, le contrôle, voire l'éradication de la population, deviennent des méthodes d'intervention envisageables. La principale raison qui va motiver une intervention est le risque d'impact sur l'écosystème dans lequel elle a été introduite. Or les dégâts peuvent apparaître suite à une modification du milieu d'accueil engendrant des conditions favorables à l'invasion d'une espèce pourtant déjà établie de longue date, par exemple en relation avec des changements de températures (Walther *et al.* 2009b). C'est alors le principe de précaution qui pousse à intervenir sur une espèce qui pourrait, potentiellement être à l'origine de perturbations (Wittenberg & Cock 2001; Simberloff 2003b). Le fait qu'une espèce soit reconnue comme invasive dans d'autres pays est une des raisons pouvant légitimer une opération d'éradication (Wittenberg & Cock 2001). Par exemple, si l'écureuil gris était observé en France, connaissant son caractère invasif dans d'autres pays d'Europe (Gurnell *et al.* 2004b; Bertolino 2008), des actions seraient immédiatement lancées.

Lors de la phase d'installation, et avant que la colonisation n'ait réellement commencé, l'aire de répartition et/ou l'abondance d'une espèce est encore faible. Dans cette situation, après un examen minutieux de la situation (Courchamp *et al.* 2003), l'éradication peut être envisagée, et les probabilités de réussite seront élevées (Wittenberg & Cock 2001; Genovesi 2005; Pluess *et al.*

2012). Le succès de telles opérations dépendra en effet de la rapidité avec laquelle elles seront entreprises, dès la détection de l'espèce. Ainsi, il est nécessaire de maintenir un état de veille dans les zones où les probabilités d'introduction sont les plus élevées.

Les connaissances sur la biologie et l'écologie de l'espèce sur son aire d'origine et dans son nouvel environnement seront déterminantes pour adapter au mieux la méthode de gestion envisagée, même si ces caractéristiques sont susceptibles de varier en fonction des conditions du milieu. Cependant, le temps nécessaire à la collecte de telles informations est souvent incompatible avec la mise en place d'une action d'éradication (Simberloff 2003b).

Un grand nombre de succès d'éradication est recensé en milieux insulaires (Myers *et al.* 2000; Courchamp *et al.* 2003). Les faibles surfaces concernées, plus que l'insularité elle-même (Pluess *et al.* 2012), expliquent ce fort taux de réussite. En milieu continental, l'élimination d'une espèce s'avère beaucoup plus délicate, en raison des surfaces importantes à gérer et des nombreux points possibles de recolonisation. Dans une revue sur les éradications réussies d'espèces invasives en Europe, Genovesi (2005) répertorie seulement quatre campagnes menées en milieu continental contre 33 sur des îles.

1.3. Contrôle et maintien des populations à un niveau « acceptable » : une solution ?

Si l'éradication d'une espèce invasive n'est pas réalisable, différentes actions peuvent être entreprises pour limiter son expansion ou pour maintenir l'effectif de la population à un niveau acceptable (Chapuis *et al.* 2011c). Restreindre la propagation de l'espèce nécessite de la confiner sur une aire géographique délimitée. Pour cela, il est possible de contrôler des individus en périphérie de leur aire de répartition. Cependant en limite de distribution les densités sont souvent faibles rendant difficile la détection des individus (Wittenberg & Cock 2001; Crooks 2005). Une autre méthode de confinement consiste à établir des barrières « infranchissables » pour empêcher l'expansion de l'invasive. En Australie par exemple, une barrière de près de 2000 km a été établie au début du XX^{ème} siècle pour limiter l'expansion du lapin (Williamson 1996) ; cette méthode a également été utilisée sur l'île d'Amsterdam (Terres Australes et Antarctiques Françaises) pour contenir une population de bovidés (Micol & Jouventin 1995). En Nouvelle Zélande, dans le Sanctuaire de faune sauvage du Karori, couvrant une superficie de 252 hectares, les espèces de mammifères invasifs ont été éliminées et des clôtures ont été mises en place pour éviter une recolonisation (Campbell-Hunt 2002; Blick *et al.* 2008). Le confinement est efficace pour des espèces à faible capacité de dispersion (Hulme 2006).

Une alternative au confinement est le contrôle extensif de la population. Cette technique permet d'atténuer les impacts environnementaux ou économiques liés à la présence de l'espèce.

L'inconvénient majeur des méthodes de contrôle est qu'elles nécessitent une action prolongée dans le temps s'avérant très coûteuse sur le long terme (Pimentel *et al.* 2000; Panzacchi *et al.* 2007). Elles peuvent toutefois ralentir le processus d'invasion, permettant ainsi de laisser du temps aux gestionnaires pour prendre des décisions sur les méthodes à employer, sur la faisabilité d'une éradication, ou au contraire de décider de ne pas contrôler l'espèce (Hulme 2006).

Le contrôle d'une espèce, une fois installée, peut également être à l'origine de perturbations inattendues sur les autres composantes de l'écosystème. En effet il arrive que des relations complexes se soient établies entre les espèces autochtones et allochtones, l'élimination de l'espèce exotique entraînant la prolifération d'une autre, limitée jusqu'alors (Chapuis *et al.* 1995; Zavaleta *et al.* 2001; Courchamp *et al.* 2003). Les effets pourront être également dommageables lorsque l'espèce invasive remplit une fonction dans l'écosystème qui n'est plus assurée par des espèces natives, ou si l'espèce invasive maintient des communautés spécifiques, à caractère patrimonial (Chapuis *et al.* 1995).

1.4. Cas de la gestion de l'écureuil à ventre rouge dans les Alpes-Maritimes

Dans les Alpes-Maritimes, l'écureuil à ventre rouge occupait en 2010 une surface de 1800 ha comprenant une large gamme d'habitats (**Article 4**), incluant des zones résidentielles périurbaines dans lesquelles il est difficile d'agir (accès aux propriétés privées, méthodes d'intervention limitées).

Dans la situation actuelle (**Article 4**), son expansion semble freinée au nord par la barrière que constitue l'autoroute A8, cantonnant encore l'espèce sur une surface relativement délimitée. Mais « pour combien de temps » ? En effet, cette barrière n'est pas infranchissable, notamment en période enneigée (absence ou ralentissement du trafic routier, très rare dans cette région) et surtout par la présence de passages sous l'autoroute (buses, écoulement de la Valmasque, tunnels routiers). De plus, une difficulté dans la gestion de l'écureuil à ventre rouge réside en sa capacité à établir une population à partir d'un très faible nombre d'individus fondateurs (Bertolino 2009). C'est l'une des caractéristiques qui contribue au succès d'établissement de cette espèce, et qui favorise son expansion.

L'enquête de répartition de ce rongeur, en ligne sur Internet (**Encadré III.2.** : <http://ecureuils.mnhn.fr/enquete-nationale/ecureuil-rouge.html>), a permis de recenser une première observation d'un écureuil à ventre rouge au nord de cette autoroute, le 17 juin 2012 (observateur : Jean-Louis Passeron), dans le secteur de l'échangeur A8/D535.

L'impact de l'écureuil à ventre rouge, tant sur les plans écologique qu'économique, est difficile à quantifier (Chapitre II.1.3). Les dégâts occasionnés incitent toutefois les résidents à contrôler la population à l'aide de méthodes non sélectives (Encadré III.1). Ceci, associé au fait que l'espèce

soit considérée comme envahissante dans les pays où elle a été introduite, qu'elle occupe encore une surface limitée dans les Alpes-Maritimes, a contribué au lancement du « Plan national de lutte relatif à l'écureuil à ventre rouge » (Chapuis *et al.* 2011a), mis en place au printemps 2012 (**Encadré III.1**).

L'aire de répartition de l'espèce, et surtout sa présence dans des zones privées ou inaccessibles, ont conduit dans une première étape à privilégier une action de contrôle, le processus d'invasion étant trop avancé pour que les chances de succès d'une éradication soient réelles. Le contrôle et le cantonnement semblent en revanche des solutions appropriées, permettant de limiter les densités tout en renforçant l'effet barrière de l'autoroute A8. Fin 2014, l'opération sera reconsidérée, et une autre stratégie d'action pourra éventuellement être proposée.

Une campagne de lutte vis-à-vis d'une espèce invasive est d'autant plus efficace que le niveau de connaissance préalablement acquis sur l'espèce cible est élevé. Les mammifères sont, avec les oiseaux, les groupes les plus étudiés (Genovesi *et al.* 2009), rendant leur contrôle plus aisé. Pour l'écureuil à ventre rouge, la combinaison des études menées sur son aire d'origine (Lin & Yo 1981; Tamura *et al.* 1987; Tamura *et al.* 1988, 1989; Yo *et al.* 1992a; Yo *et al.* 1992b), dans diverses zones d'introduction en particulier au Japon et en Argentine (Yo *et al.* 1992a; Guichón *et al.* 2005; Tamura & Ohara 2005; Guichon & Doncaster 2008; Bridgman *et al.* 2012) et par les recherches effectuées sur la population d'Antibes (**Article 4 et 5**) ont conduit à une meilleure connaissance de la biologie et de l'écologie de cet écureuil. Toutefois, certains aspects demeurent encore mal connus, en particulier ses paramètres démographiques dans ce type de milieu (reproduction, survie, dispersion). De telles connaissances nécessitent des études sur le long terme et dans ses différents types d'habitats, incompatibles avec les objectifs de contrôle envisagés, et la nécessité d'intervenir rapidement. De telles opérations sont par exemple en cours sur le tamia de Sibérie introduit en Ile-de-France (Marmet 2008; Marsot 2011) dont les populations sont localisées principalement dans des bois ou forêts isolées avec une faible probabilité d'extension. Par ailleurs, rappelons également que cette espèce est toujours autorisée à la vente dans les animaleries, et qu'à tout moment d'autres populations peuvent s'installer suite au lâché d'individus. Dans le cas de l'écureuil à ventre rouge, retarder d'une dizaine d'années la mise en place d'opérations de gestion anéantirait toutes les chances de réussite. Le contrôle offre toutefois l'opportunité de poursuivre l'étude de cette population (par l'analyse des animaux prélevés) tout en retardant le processus d'invasion.

Encadré III.1.

**Plan national de lutte relatif à
l'écureuil à ventre rouge
(*Callosciurus erythraeus*) dans les
Alpes-Maritimes**



L'écureuil à ventre rouge, adopté dans un premier temps par la population car peu farouche et facile à observer, est considéré depuis une dizaine d'années comme une "peste" par une partie des habitants des communes d'Antibes – Juan-les-Pins et de Vallauris. Cette aversion, liée aux dommages causés dans les jardins et vergers (écorçage d'arbres et d'arbustes, consommations des fruits) et aux infrastructures (sectionnement des câbles téléphoniques, rongement des systèmes d'arrosage, des structures en bois des habitations), conduit certains propriétaires à les éliminer avec des méthodes non sélectives (en particulier l'empoisonnement), pouvant affecter des espèces non cibles, protégées ou domestiques. Ces raisons, ainsi que la distribution encore restreinte de l'espèce, ont conduit le ministère en charge de l'écologie à mettre en place un plan national de lutte relatif à ce rongeur.

Approuvé par le Comité National de Protection de la Nature (CNPN) le 19 mai 2011, le plan est opérationnel depuis juin 2012, suite à la parution de l'arrêté préfectoral relatif à cette opération (arrêté du 30 mars 2012, n° 2012-356). Son lancement est accompagné de conférences grand public, d'informations par l'intermédiaire des médias (journaux, reportages télévisés, site internet), complétant les actions de communications déjà entreprises.

Un comité de pilotage composé de représentants de collectivités territoriales, d'associations de protection de la nature, des services concernés de l'état, et d'experts scientifiques suit le déroulement des opérations. Sur le plan opérationnel, le contrôle de la population d'écureuils est réalisé par des opérateurs bénévoles (piégeurs agréés, garde-chasses privés, lieutenants de louveterie) sous le contrôle de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS). Les méthodes employées sont le tir dans les zones éloignées des habitations et le piégeage dans les secteurs urbanisés. Les animaux prélevés seront systématiquement autopsiés afin d'acquérir des connaissances supplémentaires sur la biologie de l'espèce, en particulier sur son cycle de reproduction, permettant de mieux orienter les actions à venir sur le terrain.

Ce plan est programmé, dans une première étape, jusqu'en fin 2014, date à laquelle un bilan sera dressé.

J.-L. Chapuis, A. Dozières, B. Pisanu, O. Gerriet,

S. Berlin et S. Pauvert (2011).



2. La gestion, un sujet de société

Si la majeure partie de la communauté scientifique s'accorde à reconnaître les espèces invasives comme une menace pour la biodiversité (Mack *et al.* 2000), elles ne sont pas forcément perçues de la même façon par d'autres acteurs de notre société (Bernardina 2010; Simberloff *et al.* 2012). Par exemple, la perception des gestionnaires et des scientifiques repose sur leurs connaissances des impacts liés aux introductions d'espèces. Or, les relations entre l'homme et la nature peuvent prendre des formes multiples (Fischer & Young 2007; Berghöfer *et al.* 2010) et, de fait, il existe plusieurs perceptions des espèces invasives (Bernardina 2010). Les représentations ne sont pas nécessairement en lien avec le caractère non natif ou invasif d'une espèce, mais par exemple en relation avec des qualités esthétiques, ce qui *de facto* entraîne différentes positions sur les réponses à apporter à leur présence (Lodge & Shrader-Frechette 2003; Schüttler *et al.* 2011). Ainsi, la volonté de contrôler, ou éliminer, des espèces invasives exotiques peut déclencher un rejet de certains acteurs, certains allant même jusqu'à associer ces actions à des actes à connotation « xénophobe » (Simberloff 2003a). Les scientifiques et les gestionnaires, bien qu'ils soient garants du maintien du 'bon' fonctionnement et de la protection de la 'nature' (et ce notamment en France – où la gestion des milieux naturels remontent historiquement au XVIème siècle), n'en sont pas les seuls utilisateurs. Pour garantir la réussite des projets de gestion, mais aussi de programmes scientifiques, il est donc nécessaire de prendre en considération les avis des différents acteurs afin d'éviter les conflits (Bernardina 2010).

2.1. Eviter de nouvelles introductions : le rôle des citoyens

L'information du public sur les risques environnementaux liés aux introductions d'espèces exotiques est un aspect important du processus de prévention. Pourtant, dans le cas des Nouveaux Animaux de Compagnie (NAC), aucune information n'est délivrée à leurs propriétaires sur les risques liés à la libération de leurs compagnons dans la nature. Or, la prise de conscience du problème et des enjeux des invasions par le grand public permettrait certainement de réduire la fréquence des événements d'introduction. Un apport de connaissances sur le sujet responsabiliserait les acteurs susceptibles de relâcher des animaux, limitant ainsi les comportements à risque.

Agir avec efficacité contre les invasions biologiques nécessite la détection rapide des nouvelles introductions, un état de veille permanent étant primordial. Dans ce contexte, la participation des citoyens à cette surveillance par le biais des « sciences citoyennes » permettrait de réduire les coûts et d'augmenter l'efficacité de détection (Dickinson *et al.* 2010; Gallo & Waitt 2011). C'est un des objectifs premiers du site Internet portant sur les espèces d'écureuils présentes en France (**Encadré III.2**). Ce site propose aux internautes de renseigner leurs observations

d'écureuils, qu'ils soient autochtones (écureuil roux) ou introduits (tamia de Sibérie, écureuil à ventre rouge, voire également d'autres espèces de Sciuridés échappés de captivité ou lâchés volontairement, sans oublier l'écureuil gris très proche de coloniser notre territoire, en provenance d'Italie). Pour l'écureuil à ventre rouge, les informations recueillies permettent également de suivre son expansion, voire de localiser d'autres populations, certaines ayant déjà été signalées (*a priori* par erreur d'identification) dans d'autres secteurs des Alpes-Maritimes.

2.2. Le public garant du bon déroulement des opérations

La gestion des populations d'espèces invasives est une problématique qui touche l'opinion publique. Le contrôle ou l'éradication par euthanasie des animaux est un sujet sensible qui relève de questions qui dépassent la simple problématique de gestion. L'opposition du public au contrôle de populations peut conduire au retardement des opérations, voire à leur interruption (Bertolino & Genovesi 2003; Selge *et al.* 2011). A l'inverse, son adhésion est garante du bon déroulement de telles opérations (Barr *et al.* 2002), notamment en milieux anthropisés où les habitants sont au contact avec l'espèce (Loker *et al.* 1999).

Dans le premier cas, les gestionnaires peuvent se heurter au problème de représentation positive dont certaines espèces font l'objet. Tel est la situation de l'écureuil à ventre rouge à Antibes qui, malgré l'hostilité qu'il suscite chez un certain nombre de personnes du fait des dégâts qu'il occasionne, a une image positive pour une partie de la population. C'est le cas en particulier dans les parcs et jardins urbains où l'écureuil est nourri par le public (**Photo III.1.**). Dans le Parc de la pinède, à Juan-les-Pins, la municipalité a d'une certaine manière officialisé cette activité, en construisant des aires de nourrissage (ceci afin de limiter les effets négatifs du piétinement et les salissures sur l'ensemble du parc). Toutefois, depuis que le programme de contrôle est en place, et que la municipalité contribue à son bon déroulement, ces panneaux ont été supprimés. De la même façon, au Japon, sur le site touristique de Kamakura, Miyamoto *et al.* (2004) rapportent que l'espèce est nourrie et admirée par les visiteurs.

Les réactions du public face au contrôle d'une espèce sont difficiles à appréhender. Plusieurs études se sont penchées sur cette problématique en fonction du niveau d'information, du taxon considéré et des méthodes employées (Fraser 2006; Bremner & Park 2007; Selge *et al.* 2011). Les attitudes face à la gestion d'espèces vont varier en fonction de la perception du public de la nécessité de telles actions et de leur bienfondé. Le niveau d'acceptation du contrôle de populations est plus élevé chez les personnes déjà sensibilisées et informées sur les questions relatives aux espèces invasives (Bremner & Park 2007; García-Llorente *et al.* 2008).



Photo III.1. Panneau installé dans le Parc de la pinède (Antibes – Juan-les-Pins), et habitante nourrissant un écureuil à ventre rouge à la main.

Ceci renforce encore l'importance de la mise en place de programmes d'information et de sensibilisation de qualité. Par ailleurs, les actions de contrôle seront mieux acceptées pour des espèces à l'origine d'impacts, notamment économiques (Loker *et al.* 1999) ou sanitaires, ou lorsqu'elles touchent directement la vie des citoyens au quotidien (nuisances sonores, consommation des fruits dans les jardins, des légumes dans les potagers, dégradation des habitations...).

Les espèces envahissantes sont perçues différemment en fonction du prisme à travers lequel elles sont observées, et des références auxquelles elles sont associées. Ainsi certaines espèces, comme les écureuils, vont susciter un attrait particulier souvent dû à des références de l'enfance (peluches, dessins animés) ou au fait qu'elles soient considérées comme des animaux de compagnie (Barr *et al.* 2002). Ce capital sympathie se rapporte souvent aux qualités esthétiques des animaux (Bernardina 2010) ou à des antécédents religieux ou socio-culturels (Fitzgerald *et al.* 2007). Les attitudes du public varient également, d'une personne à une autre, selon les centres d'intérêt, le sexe ou l'âge (Bremner & Park 2007; Fitzgerald *et al.* 2007). Ainsi, Fitzgerald *et al.* (2007) mettent en évidence que les femmes sont plus réticentes à la mise en place de programmes de contrôle que les hommes et, contrairement aux jeunes, les personnes âgées perçoivent davantage la menace que les mammifères invasifs représentent pour l'environnement, ce qui les rend plus enclin à accepter la mise en place d'un contrôle (Fitzgerald *et al.* 2007). La perception du public dépend également du contexte local. Ainsi sur la commune d'Antibes, deux espèces invasives sont perçues très négativement par le public, le charançon rouge du palmier (*Rhynchophorus ferrugineus*) et le moustique tigre (*Aedes albopictus*), observés depuis le milieu des années 2000 (Schaffner & Karch 2000; Bulletin EPP0 2008). De fait la population est déjà sensibilisée aux éventuels impacts négatifs engendrés par les espèces exotiques introduites.

Le choix des méthodes utilisées pour le contrôle va également avoir une importance dans l'acceptation du programme, en relation avec des questions de morale, d'éthique et de spécificité

(Fraser 2006). Généralement, le coût des opérations n'est pas un facteur clé dans la prise de décision du public qui préfère les méthodes de contrôle non-létales au regard du bien-être des animaux (Barr *et al.* 2002; Fitzgerald 2009). Selon Fitzgerald (2009), le public privilégie, par ordre d'importance, les méthodes *i)* éthiquement acceptables : les méthodes employées doivent assurer une mort décente à l'animal minimisant au maximum la souffrance ; *ii)* générant des bénéfices économiques et sociaux (emplois, revenus, nourriture, etc.) ; *iii)* spécifiques : le contrôle ne doit pas affecter d'espèces non cibles.

La collaboration des acteurs locaux à la construction des projets permet aux gestionnaires de bénéficier des savoirs locaux et, en contrepartie, d'informer sur les études scientifiques et les enjeux liés à la présence d'espèces exotiques envahissantes (García-Llorente *et al.* 2008; Schüttler *et al.* 2011). L'évaluation du degré d'acceptation permet l'établissement de compromis dans la mise en place d'actions tout en évitant les conflits liés aux différences de perceptions.

2.2. Cas de l'échec du projet d'éradication de l'écureuil gris en Italie

Le cas de l'écureuil gris en Italie est un excellent exemple d'une situation où l'éradication a échoué, en raison notamment d'une sensibilisation insuffisante du public par les scientifiques responsables du programme (Bertolino & Genovesi 2003). En Italie, la première introduction de cet écureuil a eu lieu en 1948 dans le « Candiolo park », près de Turin, où deux couples originaires de Washington ont été relâchés. En 1966, cinq animaux ont été introduits à Genova Nervi, puis en 1994, trois couples à Trecade (Bertolino *et al.* 2000; Bertolino & Genovesi 2003). La population de Genova est restée cantonnée dans sa zone d'introduction, des barrières naturelles limitant son expansion. Les autres populations, quant à elles, se sont développées. Dans le Piémont, au cours des vingt premières années, les individus sont restés à proximité de la zone d'introduction. Puis, de 1970 à 1990, l'aire de répartition de l'espèce est passée de 25 km² à 250 km². Fin 1996, le National Wildlife Institute (NWI, l'agence gouvernementale italienne pour la recherche et la conservation de la nature), en coopération avec l'Université de Turin, a décidé d'entreprendre un programme d'éradication de l'espèce (Bertolino & Genovesi 2003). Les principales organisations nationales non-gouvernementales ont été consultées. Suite à leur accord, les opérations de capture ont démarré en mai 1997. Cependant, en juin 1997, trois groupes de défense des droits des animaux ont intenté un procès contre le coordinateur du projet et le directeur du NWI pour chasse illégale, dégâts matériels et cruauté envers les animaux. L'action d'éradication de l'écureuil gris a alors été interrompue le temps du procès. Après trois ans de conflits, la justice a donné raison au NWI autorisant la reprise des opérations. Mais ce laps de temps a permis un accroissement considérable de l'aire de répartition de l'espèce rendant son éradication irréalisable.

2.3 Cas de l'écureuil à ventre rouge en Argentine

L'histoire de l'écureuil à ventre rouge en Argentine est également instructive sur les risques d'échecs d'opérations de contrôle liés aux réactions du public. Dans ce pays, contrairement au Japon, à la Belgique, à l'Italie ou à la France dans lesquels *C. erythraeus* a été introduit, il n'y avait pas d'espèce d'écureuil naturellement présente dans la région d'introduction (Novillo & Ojeda 2008). Deux espèces natives sont recensées dans ce pays, *Sciurus aestuans* et *S. ignitus*, mais leur distribution est cantonnée à la jungle subtropicale du nord de l'Argentine (Benitez *et al.* 2010). En conséquence l'arrivée de l'écureuil à ventre rouge a été perçue de façon positive par la population, revêtant un caractère de nouveauté (Benitez *et al.* 2010). A titre d'exemple, une représentation d'écureuil à ventre rouge a été incluse dans les emblèmes du blason d'une petite localité (L. Guichon, com. pers.).

La capture aisée de cet écureuil a conduit des particuliers à déplacer des individus, générant ainsi de nouveaux foyers d'invasion (Guichón *et al.* 2005). Sa popularité constitue également un « bouclier anti-contrôle », rendant les agences gouvernementales réticentes à entreprendre des actions de limitation de l'espèce (Guichon *et al.* 2011). Dans ce contexte, des campagnes d'éducation et de communication ont été entreprises pour sensibiliser le public afin de limiter les délocalisations volontaires d'écureuils (Guichon *et al.* 2011).

2.4 Cas de l'écureuil à ventre rouge en Belgique

La seule opération réussie d'éradication de l'écureuil à ventre rouge est celle réalisée en Belgique (Stuyck *et al.* 2009). D'origine inconnue, la présence de *C. erythraeus* a été avérée dès 2005 dans un parc d'attraction abandonné (le 'Dadipark' ; 5 ha) de la petite ville flamande de Dadizele. Après avoir réuni les conditions favorables à la mise en œuvre d'une opération d'éradication sur proposition des gestionnaires (Jan Stuyck et collaborateurs, de l'INBO – Institut National de Recherche sur la Forêt et la Nature), impliquant à la fois les avis des responsables territoriaux et certains membres de la société civile, telles des associations de riverains et de protections des animaux, une opération a été initiée en 2005 par capture. D'après Jan Stuyck (com. pers.), suite à diverses interventions sur le terrain, l'opération d'éradication semble avoir réussi, aucun écureuil et aucune trace de présence n'ayant été observés depuis janvier 2011. Cinq années auront été ainsi nécessaires pour éradiquer cette population malgré la très faible surface occupée par l'espèce (quelques dizaines d'hectares au plus).

2.5. Conclusion

Ces exemples illustrent la complexité de la mise en place d'actions de gestion d'espèces exotiques envahissantes et comment des conflits avec le public peuvent engendrer des situations de blocage. Ils soulignent la nécessité d'un effort d'information, voire de négociation en amont de l'intervention. La communication et l'information sur les problématiques liées aux invasions biologiques peuvent prendre plusieurs formes. Dans la région d'Antibes, un panneau d'information a été mis en place dans le jardin botanique très fréquenté de la Villa Thuret, des réunions d'information auprès des principaux acteurs locaux ont été effectuées (collectivités territoriales, gestionnaires de parcs, ...) et les informations ont été diffusées grâce aux médias, à travers les journaux et la télévision (FR3, Arte). Enfin la mise en place du site Internet « Les écureuils de France » au printemps 2012, permet de sensibiliser le public aux problématiques liées aux Sciuridés introduits, et en particulier à l'écureuil à ventre rouge (**Encadré III.2.**).

L'objectif de ces actions était de donner les moyens à un large public de comprendre les raisons du contrôle de cette population d'écureuils, des choix justifiant la méthode d'intervention, d'être informé et de chercher à connaître les avis et les ressentis. Le contrôle a débuté en juin 2012, et nous manquons de recul pour évaluer la situation. Néanmoins les premiers retours semblent positifs. Notons à titre d'exemple que des propriétaires situés sur le cap (zone non concernée par les actions de contrôle dans cette première étape) ont manifesté leur intérêt pour que cette action soit étendue à leur propriété.

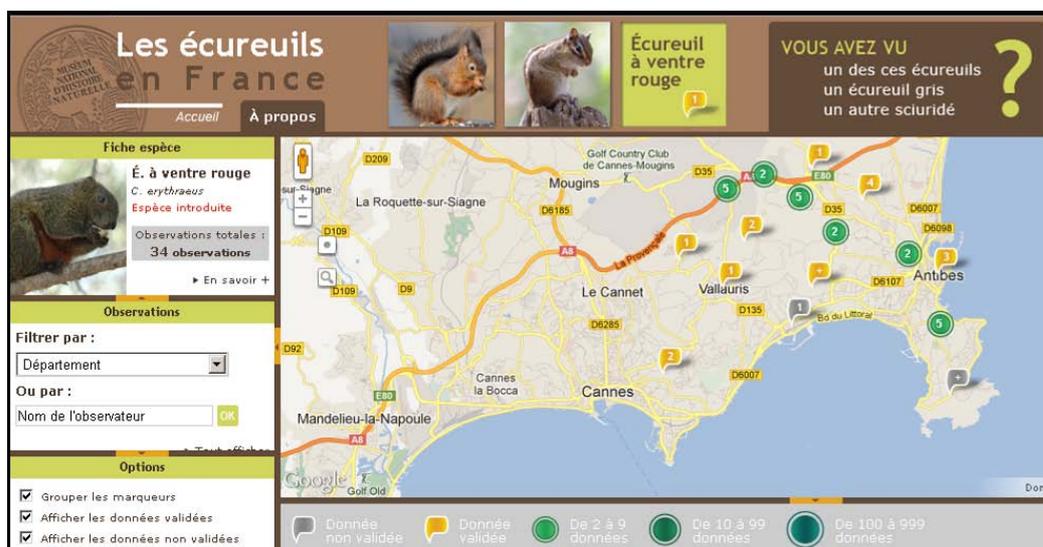
Tout comme la conservation durable des espaces naturels, la gestion des espèces invasives doit s'envisager sur l'adhésion du public, et ainsi sur sa mobilisation (Schüttler *et al.* 2011). L'objectif de l'information, de la sensibilisation est de prévenir les conflits, particulièrement quand on travaille sur une espèce susceptible d'attirer la sympathie du public. Ainsi, l'éducation et la sensibilisation du public aux impacts des espèces exotiques envahissantes constituent un volet indispensable et fondamental de l'accompagnement des politiques publiques relatives à la protection et la conservation des espèces.

Encadré III.2. Site Internet « Les écureuils en France »

Destiné au « grand public », le site Internet « les écureuils en France », illustré par de nombreuses photographies, a pour objectifs principaux :

- de permettre aux curieux de nature de reconnaître les Sciuridés forestiers présents en France (l'écureuil roux, le tamia de Sibérie, l'écureuil à ventre rouge), d'informer les personnes souhaitant acquérir un animal de compagnie des textes de loi relatifs aux Sciuridés (vendu dans les animaleries, et surtout sur Internet) et de sensibiliser le grand public aux conséquences de l'introduction de nouvelles espèces dans la nature ;
- de présenter la biologie, l'écologie de l'écureuil roux et des deux Sciuridés exotiques présents en France métropolitaine, d'identifier les menaces auxquels l'écureuil roux est confronté, de préciser l'impact potentiel des écureuils exotiques ;
- de nous aider à renseigner la répartition de ces trois espèces en donnant la possibilité aux internautes de localiser très précisément sur carte leurs observations et d'apporter certaines informations relatives à la couleur du pelage, aux habitats fréquentés, à l'origine de la mort des cadavres retrouvés dans le cas de l'écureuil roux, ou encore aux dégâts occasionnés, en particulier pour l'écureuil à ventre rouge ;
- de localiser dès que possible de nouvelles populations d'espèces introduites en voie d'installation afin, le cas échéant, d'intervenir rapidement (site d'alerte) ;
- et de présenter le « Plan national d'action relatif à l'écureuil à ventre rouge dans les Alpes-Maritimes » afin de faire partager au plus grand nombre les choix de gestion envisagés.

Mis en place en mars 2012, ce site a été visité à ce jour (10 octobre 2012) par plus de 3500 visiteurs, qui ont apporté plus de 1750 observations d'écureuils (dont 94% d'écureuils roux). Il a également permis de répondre à un grand nombre d'interrogations d'internautes relatives au nourrissage de l'écureuil roux, au sauvetage de jeunes tombés de nids, à la présence potentielle d'écureuils exotiques (qui se sont avérées pour l'instant comme étant de fausses pistes).



Chapuis, J.-L., Dozières, A. & Pisanu, B. (2012). Les écureuils en France. <http://ecureuils.mnhn.fr>

3. La modélisation, un outil d'aide à la décision

3. 1. Apports de la modélisation

Compte tenu de la difficulté de mettre en place de tels plans d'action (risque d'échec, coût financier), l'utilisation d'outils de modélisation testant au préalable l'efficacité des méthodes envisagées est précieuse et apporte de nouvelles perspectives de réflexion. Différentes approches permettent d'aborder ces aspects, les principales sont exposées dans cette partie.

Modèles de niches

La modélisation de niche est l'un des outils les plus utilisés pour prédire le risque d'établissement de populations invasives (Peterson 2003). Le principe de ces modèles découle du concept de « niche fondamentale », défini par Hutchinson (1957) comme étant un hyper volume à n dimensions à l'intérieur duquel une espèce peut survivre, les dimensions correspondant à des variables environnementales. Cependant, certains facteurs biotiques (telles la compétition, les interactions, ...) font qu'une espèce n'occupera qu'un sous-ensemble de sa niche fondamentale, appelé « niche réalisée ». A l'aide des connaissances sur les exigences biotiques et abiotiques d'une espèce, la modélisation de niche va permettre de prédire les environnements dans lesquels l'espèce introduite serait susceptible de s'établir (Peterson 2003). Les données les plus couramment utilisées pour ce type d'analyses sont celles basées sur les variables abiotiques comme les variables climatiques ou biotiques comme les variables d'habitat. Dans ce contexte, la combinaison des informations issues de l'aire d'origine de l'espèce et des zones d'introduction améliorent les capacités de prédiction (Jiménez-Valverde *et al.* 2011). A titre d'exemple, de telles méthodes ont été utilisées pour évaluer les zones potentiellement favorables à l'établissement de l'écureuil de Barbarie (*Alantoxerus getulus*) dans le bassin méditerranéen, à partir des données climatiques de son aire de répartition native ; l'intégration des données climatiques des zones où l'espèce a été introduite a permis d'étendre ces projections (Lopez-Darias *et al.* 2008). Des modélisations de niches ont été également utilisées pour définir les habitats potentiels de l'écureuil à ventre rouge au Japon, sur la base des distributions observées dans les habitats déjà colonisés (Miyamoto *et al.* 2004).

Ce type de modélisation permet d'influer sur les décisions de gestion d'une espèce invasive en précisant les zones où elle serait susceptible de s'établir. Cependant, ce type de modèle n'explore que les niches réalisées potentielles, en omettant les facteurs susceptibles d'altérer la niche fondamentale.

Modèles de dynamique des populations

Les modèles de dynamique des populations permettent quant à eux de prédire les relations de compétitions ou de prédatons susceptibles de se mettre en place avec l'arrivée d'une nouvelle espèce dans un écosystème. Les taux de croissance des populations peuvent être estimés, offrant l'opportunité de prédire l'évolution des effectifs chez des espèces pour lesquelles certains traits d'histoire de vie sont connus. La relation de compétition pour les ressources entre *Sciurus vulgaris* et *Sciurus carolinensis* a ainsi été étudiée à l'aide des équations de populations de Lotka-Volterra (Okubo *et al.* 1989). Le nombre de paramètre nécessaire à estimer étant dans ce type de modèle dépendant de la complexité du système (par exemple le nombre d'interactions), leur mise en place est particulièrement adaptée aux systèmes insulaires, dans lesquels les relations trophiques sont simplifiées (Courchamp *et al.* 2003; Courchamp & Caut 2005).

Modèles de dynamique des populations spatialement explicites

Une catégorie de modèles est particulièrement adaptée à l'étude de l'expansion d'espèces introduites, il s'agit des modèles de dynamique des populations spatialement explicites (spatially explicit population models SEPMS), parmi lesquels on distingue une classe de modèles appliquée aux populations animales mobiles (Mobile Animal Population MAP) (Dunning *et al.* 1995). Les SEPMS combinent une cartographie du paysage recensant les patches d'habitats favorables à l'espèce, et un modèle de dynamique des populations (Dunning *et al.* 1995; Turner *et al.* 1995). Ce type de modèle a été utilisé avec succès pour modéliser la distribution de l'écureuil gris par rapport à l'écureuil roux en fonction du paysage en Grande Bretagne (Rushton *et al.* 1997) ; pour projeter la croissance des populations d'écureuils gris en Italie (Lurz *et al.* 2001) et évaluer l'efficacité de différents scénarios de contrôle de cette espèce (Tattoni *et al.* 2005a; Tattoni *et al.* 2005b; Tattoni *et al.* 2006; Bertolino *et al.* 2008) ; ou encore pour étudier la dynamique d'invasion de l'écureuil à ventre rouge introduit en Argentine (Guichon & Doncaster 2008). Nous avons choisi d'utiliser ce type d'analyse pour étudier l'expansion de l'écureuil à ventre rouge dans les Alpes Maritimes (**Article 6**).

3.2. Cas d'étude : proposition de scénarios de gestion de l'écureuil à ventre rouge

Nous avons utilisé un SEPM dans l'objectif de projeter l'expansion future de la population d'écureuils à ventre rouge présente dans les Alpes-Maritimes, et afin de comparer l'efficacité de plusieurs stratégies de gestion de la population sur l'abondance de l'espèce et son expansion géographique.

Structure et construction du modèle

Dans une première étape, nous avons créé une cartographie de la région d'étude dans laquelle nous avons défini des habitats favorables et non favorables sur la base des connaissances acquises dans l'article 4 sur l'utilisation de l'habitat par l'espèce. Nous avons ainsi attribué à chaque habitat des valeurs de densité maximale ainsi que des valeurs de perméabilité. Des patches d'habitat permettant l'établissement d'individus ont ensuite été définis comme des unités composées d'un habitat favorable à l'écureuil à ventre rouge d'une surface minimum définie par la taille de ses domaines vitaux (voir **Article 4**). Des capacités de charge ont été attribuées à chacun des patches en fonction de la qualité de l'habitat les composant et de leur surface (pour plus de détails sur les méthodologies utilisées voir l'**Article 6**).

Dans une seconde étape, la perméabilité de l'habitat a été évaluée à l'aide d'un automate cellulaire. Des relations de connectivités, existant entre les patches d'habitats favorables, ont ainsi été définies (**Figure III. 2.**).

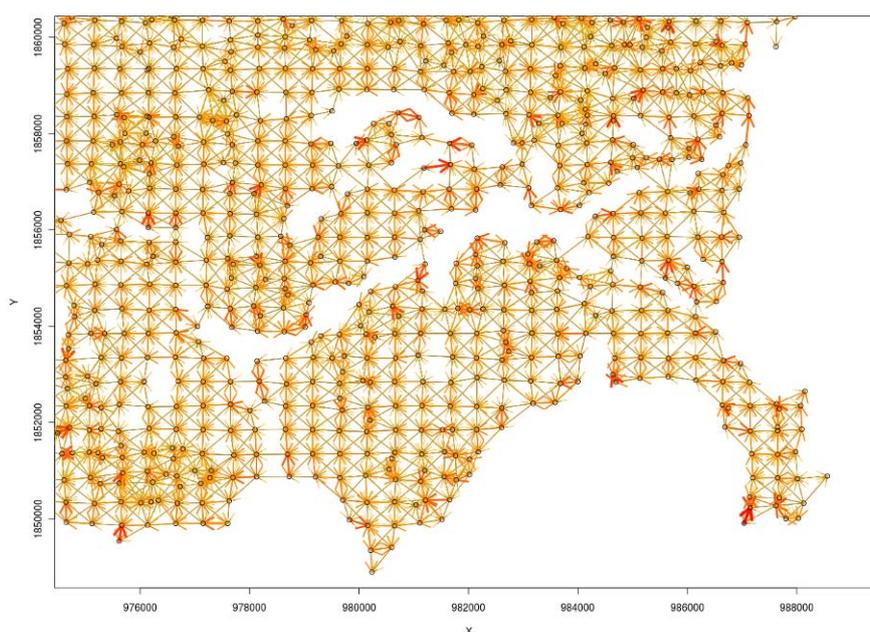


Figure III.2. Cartographie de la connectivité des habitats potentiels dans les communes d'Antibes, Juan-les-Pins, Vallauris et avoisinantes. Les patches d'habitats sont symbolisés par des ronds sombres ; l'épaisseur des flèches symbolise la probabilité de déplacement d'un patch à un autre.

A l'intérieur de chaque patch, la dynamique de la population a été modélisée à l'aide d'une matrice de Leslie post-reproduction subdivisée en trois classes d'âge (**Figure III. 3**). Les paramètres d'histoire de vie ont été estimés grâce aux données de la littérature (Tamura *et al.* 1988, 1989, 2003; Guichon *et al.* 2008). La dispersion des individus a été définie comme un processus annuel supposé densité dépendant : lorsqu'un patch atteint sa capacité de charge les juvéniles surnuméraires dispersent (pour plus de détails sur les méthodologies utilisées voir

l'Article 6). L'expansion de la population a ensuite été projetée sur la base des valeurs de connectivité entre nos patches d'habitats.

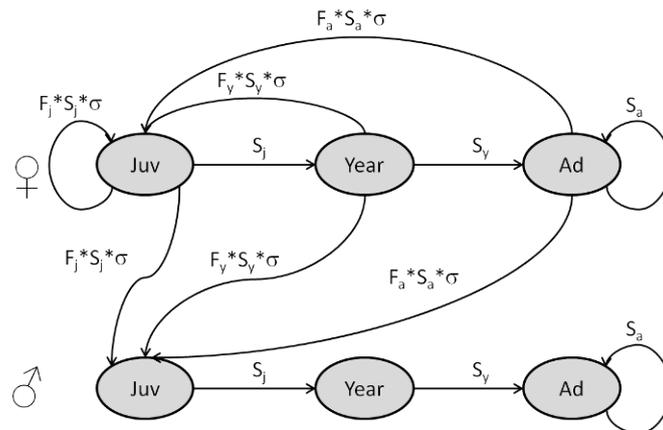


Figure III. 3. Cycle de vie de *Callosciurus erythraeus*. Trois classes d'âge sont modélisées : les juveniles (Juv), les sub-adultes (Year) et les adultes (Ad). F=fecondité, S=survie, σ =sexe ratio.

Le modèle a été calibré à l'aide des données de distribution de l'écureuil à ventre rouge entre son introduction et 2008 (Gerriet 2009).

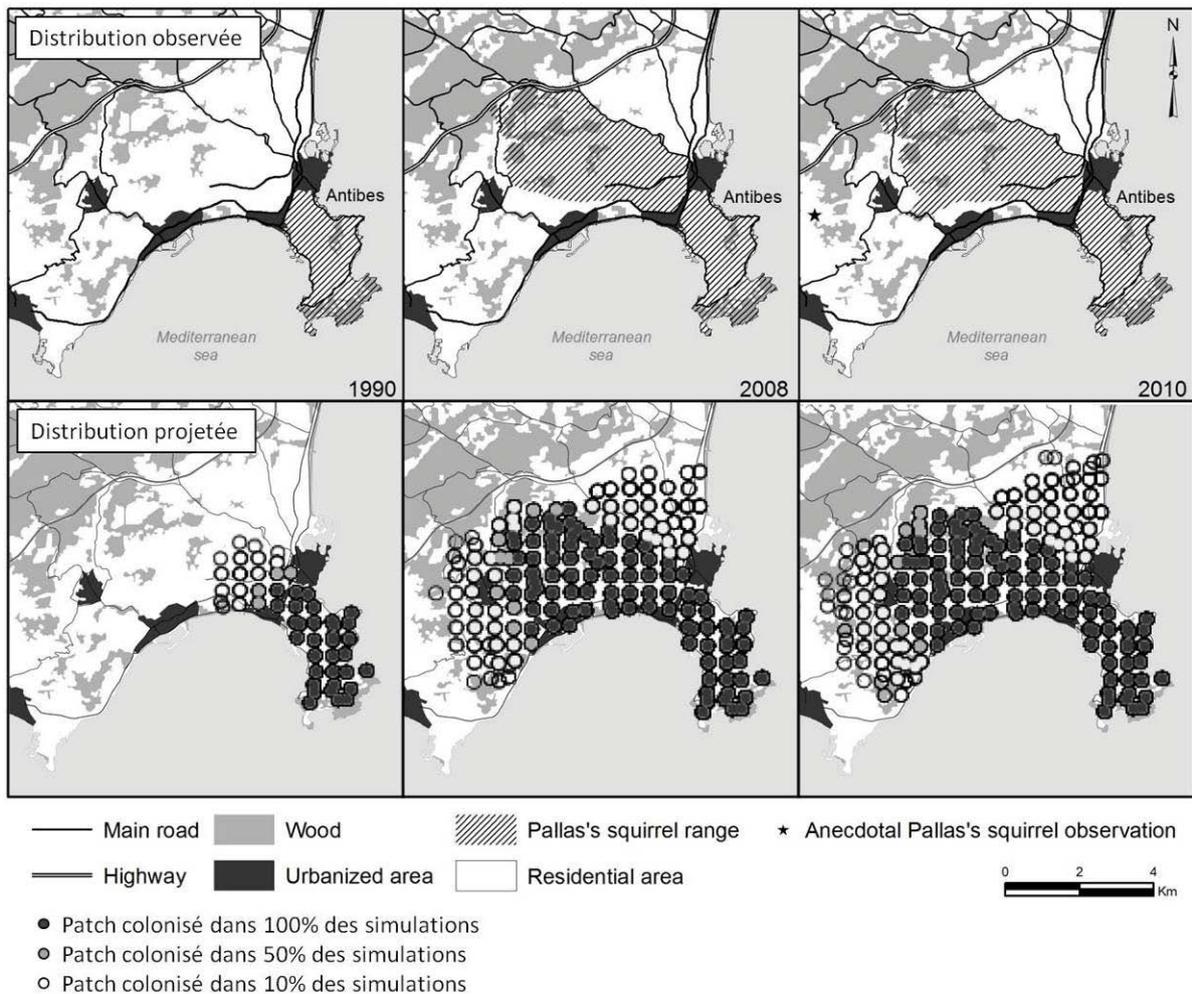


Figure III. 4. Comparaison entre les distributions projetées (par le meilleur modèle) et observées en 1990, 2008 and 2010.

Les distributions projetées par le modèle s'ajustent avec les données observées (**Figure III.4**). En 2008, le taux de recouvrement entre nos projections et l'aire de répartition de l'espèce est de 86% en estimant une introduction en 1968. Le modèle obtenu a été utilisé pour modéliser l'expansion de la population dans le futur et pour comparer l'efficacité de différentes stratégies de gestion.

Projections d'expansion

Cent simulations ont été effectuées sur un horizon de 100 ans à partir de la date d'introduction de l'écureuil à ventre rouge. Le modèle projette un accroissement de l'aire de distribution de l'espèce dans les prochaines décennies (**Figure III. 5**). Les résultats montrent une très grande variabilité de réponse des simulations, avec une surface moyenne recouverte par l'espèce en 2060 d'environ 9250 hectares, les résultats des simulations variant entre 3700 et 15 360 hectares.

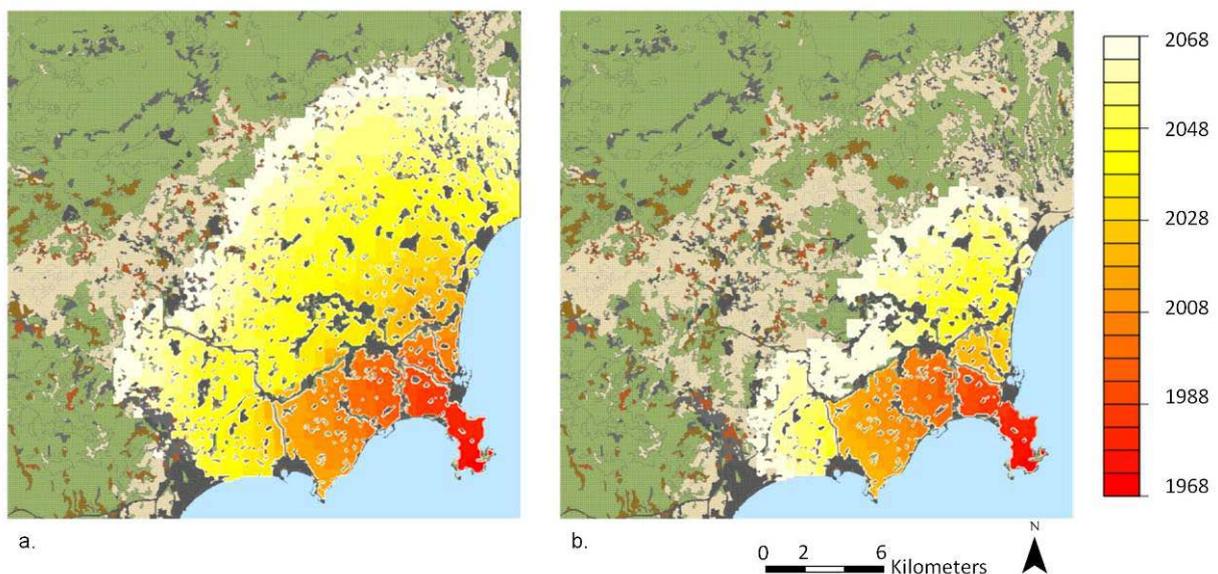


Figure III. 5. Résultats des simulations d'expansion de l'écureuil à ventre rouge en absence de gestion des populations. (a) L'intensité de la couleur correspond au nombre moyen d'années pour arriver dans un patch d'habitats. (b) L'intensité de la couleur correspond au nombre moyen d'années pour atteindre la capacité de charge des patches d'habitats.

Cette variabilité est due à la difficulté de prédiction du passage de l'autoroute. On constate en effet que l'expansion de l'espèce est contrainte par cette barrière, et qu'elle se fait en direction du nord-est et du sud-ouest (**Figure III. 5**). L'observation des simulations nous confirme cet effet de l'autoroute, une grande variabilité de réponse des scénarios apparaît à partir de $t \approx 65$ (≈ 2033) après la date d'introduction, date correspondant au passage de cette barrière (**Figure**

III. 6.) cette variabilité de réponses est observable à la fois sur l'abondance et sur l'aire de distribution de l'espèce (**Figure III. 6.**). Ces projections ne prennent pas en considérations les éventuelles translocations qui pourraient être susceptibles d'accélérer la croissance, comme ce fut le cas en Argentine (Benitez *et al.* 2010).

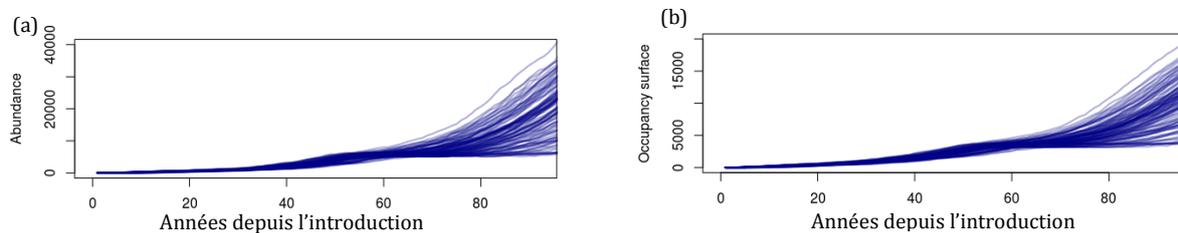


Figure III. 6. Evolution de l'abondance (a) et de l'aire de distribution (b) de l'écureuil à ventre rouge depuis son introduction. Résultats des 100 trajectoires d'évolution depuis l'introduction de l'écureuil à ventre rouge.

Comparaisons de scénarios

Plusieurs scénarios ont été testés, en faisant varier quatre paramètres liés à différentes stratégies et efforts de gestion. Nous avons choisi de faire varier :

- la durée du contrôle : entre 1 et 10 ans ;
- la surface impactée : entre 200 et 600 hectares ;
- la cible aussi appelée la stratégie de contrôle : limitation des juvéniles (Juv), limitation de toutes les classes d'âge (N), ou baisse de la capacité de charge du milieu (K) ;
- la zone de gestion : en limite d'aire de répartition (bord), dans les patches présentant les plus fortes densités (favD), ou dans les patches présentant les plus fortes abondances (favN) ou de façon aléatoire (alea).

La combinaison de ces différents paramètres a conduit à la mise en place de 108 scénarios. Nous avons simulé un début des opérations en 2012, soit à $t=43$ après l'introduction.

Nos résultats indiquent qu'aucun des scénarios ne conduit à une inversion de la croissance de la population. En revanche, certains permettent d'en ralentir l'expansion et de limiter l'abondance de l'espèce. Le scénario le plus efficace sur l'expansion de l'espèce est celui ciblé sur toutes les classes d'âge (N), en limite d'aire de répartition de l'espèce (bord), sur une surface de 600 hectares pendant 10 ans. Ce scénario conduit à un ralentissement de la croissance des populations, mais surtout il contribue à diminuer la variabilité de réponse des simulations (**Figure III. 7**), renforçant l'effet de l'autoroute.

L'efficacité des scénarios de gestion est observée par leurs effets sur la dynamique de population par rapport aux simulations témoins (sans gestion). Nous calculons cette effet en estimant la pente (par une régressions linéaires) entre les simulations avec et sans gestion pour chaque pas

de temps t à partir du début de la gestion et pendant les 40 ans suivants. Nous avons ensuite effectué des modèles linéaires pour quantifier l'effet de chacun des paramètres (aire, durée, cible, zone) sur les valeurs des pentes. Les résultats les plus marquants sont illustrés dans la **figure III. 8**.

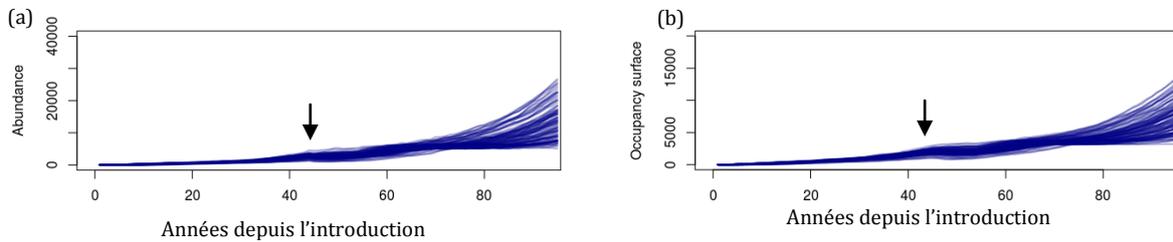


Figure III. 7 Evolution de l'abondance (a) et de l'aire de distribution (b) de l'écureuil à ventre rouge depuis son introduction, avec une gestion des populations. Résultats des 100 trajectoires d'évolution sous le scénario le plus efficace (aire=600ha, durée=10 ans, cible=N, zone=bord) ; début de la gestion symbolisé par la flèche (2012).

Le paramètre qui permet le mieux d'expliquer les différences entre notre modèle sans gestion et les scénarios est la **cible**. Dans cette stratégie, le contrôle sur toutes les classes d'âge est la méthode la plus efficace, ralentissant l'expansion démographique et spatiale de l'espèce. Par contre, une réduction de la capacité de charge du milieu conduit à une réduction du nombre d'individus, mais engendre une accélération de l'expansion (**Figure III. 8. b**), la diffusion de la population se faisant plus rapidement au travers des patches à faible capacité de charge.

La **zone** d'action en limite d'aire de répartition est la méthode la plus efficace pour limiter l'expansion (**Figure III. 8. b**), tandis que le contrôle dans les patches ayant les plus fortes densités conduit à une limitation de l'abondance plus importante (**Figure III. 8. a**) sans être efficace sur le long terme.

La **durée** de la gestion et la **surface** impactée sont des paramètres de second ordre. Toutefois, combinés aux autres paramètres ils permettent d'augmenter l'efficacité de la gestion.

En conclusion la modélisation de l'expansion de l'écureuil à ventre rouge nous indique, selon toute vraisemblance, qu'en absence d'intervention, la population aurait étendue assez rapidement son aire de répartition au-delà de la barrière que constitue l'autoroute A8. Il est toutefois très difficile de quantifier la rapidité de ce processus, les simulations faisant état d'une grande variabilité de réponses dans les projections. Nos résultats indiquent qu'aucun scénario de gestion ne permet de faire diminuer l'aire de répartition et l'abondance de l'espèce, les opérations de contrôle permettent au mieux de les ralentir. La reprise de la croissance après l'arrêt de l'intervention indique que, pour limiter l'expansion, il est nécessaire de contrôler la population sur le long terme.

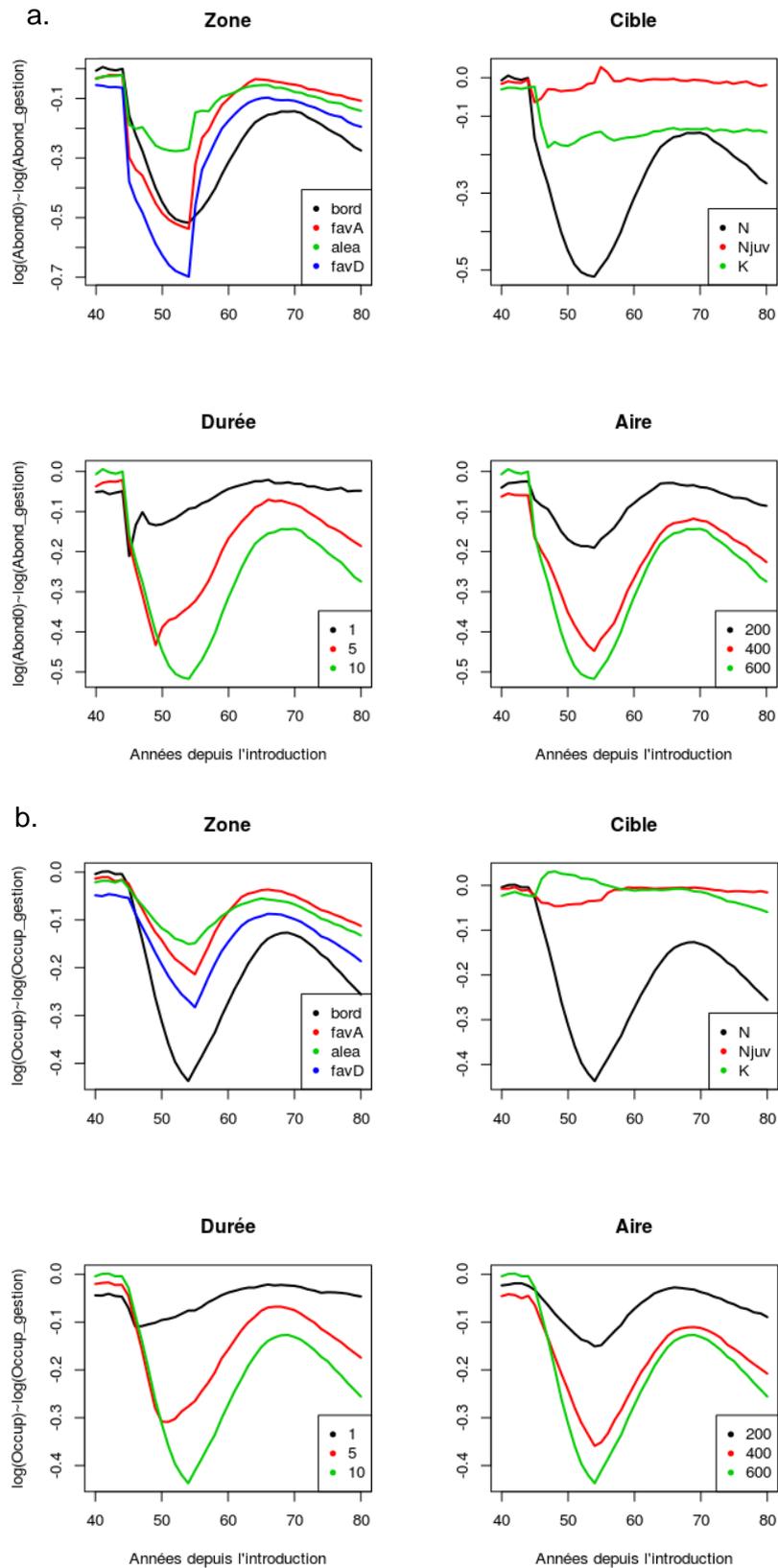


Figure III. 8. Effets de plusieurs scénarios de gestion sur (a) l'abondance et (b) sa surface occupée par l'écureuil à ventre rouge, en fonction du temps écoulé depuis l'introduction. Pour chacun des graphiques nous observons l'effet d'un paramètre (zone, cible, durée, aire) en fixant les trois paramètres restants (par défaut: zone=bord, cible=N, durée=10ans, aire=600ha). Date du début de la gestion t=43.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES



L'objectif de cette dernière partie est de mettre en perspective nos résultats. Après leur synthèse, nous soulèverons les questions qu'ils posent et nous proposerons des manières d'y répondre. En particulier, nous verrons quels sont les apports de ce travail pour la conservation de l'écureuil roux, et comment il nous a permis d'appréhender les enjeux liés à l'introduction d'écureuils exotiques, et notamment l'écureuil à ventre rouge.

Conservation de l'écureuil roux

Au cours de cette thèse nous avons contribué à l'acquisition de connaissances visant à la conservation de l'écureuil roux en France par plusieurs aspects.

Dans une première étape, l'enquête nationale de répartition de l'écureuil roux a montré que l'espèce était répartie sur l'ensemble du territoire métropolitain, excepté la Corse et certaines îles méditerranéennes et atlantiques, et ceci de façon relativement homogène. Cette enquête co-construite par le Muséum National d'Histoire Naturelle, l'Office National des Forêts et la Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères présente l'intérêt d'un travail en réseau d'acteurs, associant des naturalistes, des gestionnaires et des scientifiques, qui a contribué à son efficacité. Si cette enquête a permis de définir avec précision la répartition de l'espèce, c'est également grâce à l'association d'observateurs volontaires dans l'acquisition des données recueillies. L'intérêt d'une telle approche a été double. Elle a permis d'une part de recueillir plus de 6000 localisations de l'espèce qu'il n'aurait pas été possible de récolter avec la seule participation des scientifiques et d'autre part de faire connaître ce rongeur forestier et de sensibiliser à sa protection. Les sciences participatives connaissent en effet un essor important ces dernières années, notamment dans le domaine de la conservation (Dickinson *et al.* 2010), et sont particulièrement pertinentes pour traiter des questions à large échelle spatiale (Devictor *et al.* 2010). La mise en place au printemps 2012 du site Internet « les écureuils en France » s'inscrit dans la poursuite de la démarche de l'enquête de répartition, et apporte de multiples avantages. Outre l'envoi de leurs données, les observateurs pourront apprendre, grâce à cet outil, à identifier les différentes espèces d'écureuils présentes actuellement en France, à connaître leurs principales caractéristiques écologiques. Le site internet permet également aux internautes de suivre l'évolution des observations au cours du temps grâce à la mise en place d'une carte interactive.

Après avoir précisé la répartition de cette espèce, nous avons étudié les caractéristiques génétiques de ces populations en France. Nos résultats ont montré qu'elles ne se différenciaient

pas selon leur position géographique ni au sein du territoire français, ni à l'échelle de l'Europe occidentale, à l'exception des individus provenant de la région de la Calabre en Italie du sud. Etudier la structuration génétique d'une espèce à si large aire de répartition est particulièrement intéressant, car l'histoire évolutive aurait pu amener les populations à se différencier les unes des autres créant ainsi des unités de conservations prioritaires. Il ne semble pas que ce soit le cas pour les écureuils roux en France. Toutefois nos résultats, obtenus par une analyse mitochondriale, seraient à confirmer sur la base de marqueurs microsatellites, permettant de déceler des événements plus récents (Hancock 1999), comme des isolements de populations en relations avec des modifications ou des fragmentations de l'habitat.

L'analyse des données de l'enquête nous a également permis d'appréhender des aspects de l'habitat de l'écureuil roux. L'espèce semble occuper la quasi-totalité des massifs forestiers et une grande variété de peuplements rencontrés en France, tant dans les domaines océanique, continental, méditerranéenne et alpin. Pour ce rongeur le territoire français est d'un intérêt particulier de par la diversité des groupements forestiers qu'il abrite. Depuis le début du 19^{ème} siècle la surface totale forestière de France est en augmentation (Mather *et al.* 1999) ; atteignant 29% du territoire en 2009 (IFN 2010), favorisant ainsi la conservation de l'écureuil roux. Les données de présence-absence dans ces habitats ne nous permettent pas de caractériser les préférences de l'espèce. Nous avons toutefois constaté une prédisposition à l'utilisation de peuplements mixtes (feuillus-conifères). Afin de caractériser l'état des populations d'écureuils roux en fonction des différents types de forêts, il serait nécessaire d'étudier les paramètres démographiques de l'espèce dans ces différents types d'habitats. Une telle approche avait été envisagée lors du lancement du programme de conservation de l'écureuil roux, des populations ayant été suivies en 2008 par des agents de l'ONF (par dénombrement sur itinéraire) dans 25 massifs forestiers répartis sur toute la France afin de caractériser les densités en fonction des habitats. Les résultats n'ont pas été présentés dans cette thèse, car la majorité des observateurs n'avaient pas observé d'animaux ou en très faible nombre, ne permettant pas d'analyser de manière comparative l'utilisation des différents habitats. Par ailleurs, le suivi n'a pas pu être prolongé au cours des années suivantes, en raison de la lourdeur du protocole. D'autres méthodes de suivis pourraient être plus adaptées à cette espèce difficilement observable et souvent présente en faible densité (Gurnell *et al.* 2004a), notamment les tubes collecteurs de poils. Cette technique permet un plus grand nombre de contacts potentiels avec l'espèce et ainsi des indices d'abondances (Finnegan *et al.* 2007; Bertolino *et al.* 2009), ceci à un moindre coût sur le terrain.

Ces travaux ont également montré que si les espaces naturels forestiers conditionnaient la présence de l'écureuil roux, l'espèce était également présente dans des zones plus urbanisées, notamment les parcs et zones vertes périurbaines, un des habitats potentiels de l'espèce (Verbeylen *et al.* 2003a; Babinska-Werka & Zolw 2008). Dans ce contexte, les effets en termes de traits d'histoire de vie et de conservation de l'écureuil roux ont été caractérisés dans ce type d'habitats. L'étude, réalisée dans un parc périurbain de la région parisienne, présente des résultats singuliers. Les densités observées sur ce site sont élevées, probablement en relation avec l'apport de nourriture par les visiteurs, assurant une disponibilité alimentaire continue tout au long de l'année. A ces fortes densités sont également associées de fortes valeurs de survies annuelles. Nous avons également mis en évidence des patrons d'utilisation de l'espace particuliers, caractérisés par des domaines vitaux des individus de faibles superficies, mais surtout l'utilisation de l'espace semble être indépendante du sexe de l'animal, contrairement à ce qui est classiquement observé chez cette espèce (DiPierro *et al.* 2008). L'abondance en nourriture pourrait avoir comme effet une diminution des comportements territoriaux chez les femelles, permettant le partage de l'espace par un grand nombre d'individus. Les résultats de cette étude conduisent à penser que ce type de milieu pourrait constituer des zones de refuge pour cette espèce, incluses dans un environnement plus inhospitalier. Toutefois nous avons constaté la présence d'un très faible nombre de juvéniles sur notre site d'étude, conduisant à un vieillissement des populations, avec potentiellement des conséquences négatives sur le long terme. Par ailleurs, une telle population pourrait être soumise à un risque sanitaire, notamment en relation avec un accroissement de la transmission de certains parasites, comme cela est attendu en présence d'une forte densité en hôtes (Arneberg *et al.* 1998). Il conviendrait dans ce contexte de poursuivre le suivi de cette population afin d'évaluer ces risques potentiels. Il est également envisagé d'étudier la génétique de cette population, son isolement pouvant être à l'origine d'une augmentation du taux de consanguinité, potentiellement néfaste. Dans une optique de conservation de l'espèce, de telles populations ont également un intérêt de rapprochement des citoyens avec la nature. En effet, cette espèce charismatique suscite la sympathie du public, et les conditions de ce milieu, notamment le fait que les animaux soient nourris, facilitent l'observation des écureuils qui sont très peu farouches.

Si nos résultats venaient à être confirmés, cette étude offre des perspectives du point de vue de la gestion des espaces verts périurbains en faveur d'une amélioration de la connectivité de ces habitats, afin de faciliter les échanges d'individus entre populations. Toutefois les questions de connectivité sont à double tranchant. Si elles peuvent se révéler souhaitables pour des espèces comme l'écureuil roux, elles pourraient également contribuer à favoriser l'expansion de certaines espèces exotiques. Ainsi, en Ile-de-France onze populations de tamias de Sibérie sont

présentes dans ce type d'habitats. Une telle connexion favoriserait le développement de populations encore localisées dans certains massifs de surface réduite.

L'ensemble des résultats acquis au cours de ce travail ne semble pas suggérer que l'écureuil roux soit menacé de disparition en France. Toutefois, nous manquons de recul pour analyser l'évolution de l'état de ses populations : leurs effectifs sont-ils en augmentation, en diminution ou stables ? Compte tenu de cette inconnue, tout doit être mis en œuvre pour favoriser son maintien. La conservation de cette espèce « phare » passe nécessairement par la protection de ses habitats optimums, qu'il s'agisse de la préservation des milieux forestiers, de leur gestion, et de celle des espaces verts urbains et périurbains en faveur d'une augmentation des connectivités. La protection de ses habitats permettra aussi la conservation d'espèces moins emblématiques, plus discrètes, inféodées à ces milieux.

L'écureuil à ventre rouge et l'écureuil roux

L'introduction de Sciuridés exotiques, l'expérience de l'écureuil gris l'a démontré, est une menace potentielle pour la persistance de l'écureuil roux. En France, l'écureuil à ventre rouge, introduit dans les Alpes-Maritimes, présente une niche trophique comparable à celle de l'écureuil roux et serait ainsi susceptible d'affecter l'espèce autochtone.

Afin d'appréhender leurs relations, l'étude du cortège macroparasitaire de l'écureuil à ventre rouge a tout d'abord été effectuée. L'introduction d'une espèce peut en effet constituer une menace pour les espèces natives sur le plan parasitaire, ceci à plusieurs égards : en introduisant des parasites auxquels les espèces natives ne sont pas adaptées, en devenant l'hôte de parasites natifs contribuant à augmenter leur prévalence. Un très faible cortège en ecto et endoparasites a été observé sur des écureuils à ventre rouge prélevés sur le Cap d'Antibes, ne comprenant aucune espèce introduite avec leur hôte et susceptible d'être transmise à l'écureuil roux. Par ailleurs, très peu de parasites natifs ont été acquis par l'écureuil à ventre rouge. Toutefois, avant de conclure, il serait pertinent de renouveler l'étude sur les secteurs où cohabitent encore les deux espèces (commune de Vallauris). Sur un autre plan, celui des microparasites, à l'image de la transmission du parapox-virus de l'écureuil gris à l'écureuil roux en Grande-Bretagne, des travaux doivent être développés. Pour l'instant, seule l'absence d'agents pathogènes de la leptospirose et de la borréliose de Lyme a été montré (J.-L. Chapuis, non publié).

Sur le plan de l'aire de distribution des espèces, en l'absence d'informations sur l'état de la population d'écureuils roux avant l'introduction de l'écureuil à ventre rouge, les distributions observées ne nous permettent pas de conclure sur une éventuelle exclusion de l'autochtone par l'introduit. Sur le Cap d'Antibes, il est en effet probable que l'absence de l'écureuil roux soit antérieure à l'introduction de l'espèce exotique. Sur la commune de Vallauris, où les deux

espèces cohabitent localement, notamment en périphérie de l'aire de répartition de l'écureuil à ventre rouge, il est possible que l'écureuil roux fût déjà présent en faible densité avant l'arrivée de l'espèce exotique, en relation avec la diminution et la fragmentation de son habitat.

Comme cela a été observé dans les relations gris-roux en Grande-Bretagne, les différences de tailles corporelles entre des espèces peuvent être à l'origine de l'établissement de dominances sociales et de variations en besoins énergétiques (Bryce *et al.* 2001). Pour le couple de Sciuridés roux-ventre rouge, dont les masses corporelles sont semblables, cette hypothèse peut être dans un premier temps écartée.

Afin de préciser les relations entre les deux espèces, des travaux sur leurs régimes alimentaires permettraient d'évaluer si les deux espèces partagent la même niche trophique, comme cela a été observé entre le gris et le roux (Bryce *et al.* 2002; Wauters *et al.* 2002a), ce qui pourrait engendrer des phénomènes de compétition.

Enfin, les relations roux-ventre rouge pourraient être appréhendées par des suivis de populations dans l'objectif d'estimer des traits d'histoire de vie des deux espèces. Cependant, les densités en écureuils roux sont tellement faibles que le suivi démographique de la population ne paraît pas réalisable.

Expansion de l'écureuil à ventre rouge et enjeux de gestion

L'aire de répartition de l'écureuil à ventre rouge, depuis son introduction jusqu'à nos jours, a augmenté de façon exponentielle, limitée toutefois au nord par l'autoroute A8. Dans son nouvel environnement, nous avons caractérisé ses habitats (en terme de densité) et étudié ses modes d'occupation de l'espace dans un habitat favorable. Nos résultats ont souligné la capacité de l'espèce à s'établir dans un grand nombre d'habitats incluant les bois, les jardins urbains et, en second lieu, les zones résidentielles. L'analyse de l'utilisation de l'espace a mis en évidence une absence de territorialité chez cette population, même chez les femelles, contrairement à ce qui a été observé à la fois sur son aire d'origine et sur certaines zones d'introduction, notamment au Japon (Tamura *et al.* 1987; Tamura *et al.* 1989). Ce comportement permet le partage de l'espace entre un grand nombre d'individus, ceci sur une surface restreinte.

La combinaison de ces éléments souligne et confirme l'aptitude de l'espèce à s'établir dans une grande gamme de milieux, incluant des zones périurbaines ou des habitats extrêmement fragmentés, et ainsi ses capacités d'expansion.

Les communes d'Antibes-Juan-les-Pins et de Vallauris sont densément urbanisées, une proportion importante de leur superficie étant occupée par des zones résidentielles et des villas. Ce type d'habitat peut avoir joué un rôle dans le succès d'établissement de l'écureuil à ventre rouge, notamment en proposant un large spectre de ressources alimentaires par la variété

d'espèces végétales disponibles (cultivées ou ornementales), et par les restes de nourriture liés à la présence humaine.

L'expansion de cette espèce fait l'objet d'inquiétude, en raison des dégâts qu'elle occasionne. En effet, dans la totalité des pays où l'écureuil à ventre rouge a été introduit, il est considéré comme invasif. De plus, même si l'éviction de l'écureuil roux par l'écureuil à ventre rouge n'a pu être montrée jusqu'à présent dans les communes d'Antibes et de Vallauris, la sensibilité du roux aux introductions (cf. écureuil gris), en relation avec l'absence de Sciuridés compétiteurs natifs sur son aire de répartition, rend cette hypothèse pertinente.

La surface encore restreinte de l'aire de répartition de l'écureuil à ventre rouge, les dégâts occasionnés, et l'intervention directe des citoyens pour limiter cette espèce ont conduit le Ministère de l'Ecologie à mettre en place un programme de contrôle vis-à-vis de ce Sciuridé exotique.

Les méthodes de gestion d'une espèce sont variées, et les opérations de limitation voire d'éradication peuvent susciter de vives réactions d'opposition si elles ne sont pas argumentées et acceptées par l'opinion publique. Par ailleurs, sont associés à ce type d'intervention, des coûts financiers élevés, surtout lorsque la population cible est établie et que l'éradication n'est plus envisageable, les actions se faisant alors sur de longues périodes.

Face à la difficulté de la mise en place de tels programmes, l'utilisation d'outils aidant à la décision est primordiale. Dans ce contexte, nous avons créé et testé un modèle de dynamique des populations spatialement explicite, prenant en compte la structure du paysage et la dynamique de la population d'écureuils à ventre rouge. La modélisation a été basée sur les données acquises sur le terrain et sur les traits d'histoire de vie de l'espèce issus de la littérature. Ce modèle avait deux objectifs principaux : la projection de l'expansion de l'espèce à l'horizon 2070 et l'évaluation de l'efficacité de différents scénarios de gestion sur la limitation de l'effectif et l'expansion de la population. En l'absence de gestion, les projections de l'expansion de l'aire de répartition de l'espèce montrent un accroissement exponentiel des surfaces occupées. Un résultat intéressant est l'effet de la barrière constituée par l'autoroute A8, qui joue un rôle de frein à l'expansion, notamment au cours de la période du contrôle. Ce résultat relativise d'ailleurs les effets de la fragmentation de l'habitat et de l'absence de connectivité, néfastes pour la persistance de certaines espèces, mais positifs concernant de la propagation d'espèces invasives.

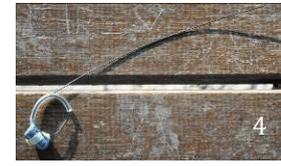
Les différents scénarios de gestion testés montrent que si certaines stratégies permettent de limiter l'accroissement démographique de l'espèce (de restreindre ses impacts) et ainsi de ralentir le processus d'expansion, aucune ne parvient à la stopper. Ce résultat pose la question de la pertinence d'actions de contrôle sur le court terme.

Le freinage de l'expansion pourrait toutefois permettre de laisser du temps pour acquérir de plus amples connaissances sur la biologie et l'écologie de l'espèce dans cet environnement, d'affiner la dynamique de la population, et ainsi d'obtenir des projections plus fiables.

La modélisation ne permet pas de prédire l'avenir, mais seulement de faire des projections à partir de connaissances et d'hypothèses. Il est ainsi primordial de poursuivre le suivi de cette population afin de déterminer si nos projections se confirment et, dans le cas contraire, d'en comprendre les raisons. Enfin, la réponse de l'écureuil roux aux réductions d'effectifs de l'écureuil à ventre rouge est d'un intérêt majeur pour déterminer les relations existantes entre les deux espèces.

Malgré les efforts développés pour comprendre et mettre en perspective les phénomènes en jeu, les projections envisagées sur le devenir de cette espèce invasive demeurent dépendantes de certaines inconnues ou de certaines hypothèses. La poursuite du programme permettra de vérifier ces projections, d'affiner les connaissances et les hypothèses qui ont servi à la création des modèles, afin éventuellement de les corriger, en intégrant notamment les résultats des opérations de contrôle actuellement entreprises sur le terrain.

Conclusion



Piégeage (1), contention (2) et marquage avec transpondeur électromagnétique (3) d'un écureuil roux ; Pose d'un collier radio-émetteur (4 et 5) pour suivi par radiopistage (6 et 7) ; Mise en place d'un écuroduc (8) ; (9) Autoroute A8 Alpes-Maritimes ; habitats de l'écureuil à ventre rouge : forêts (10) zones résidentielles (11), technique de contention (12).

BIBLIOGRAPHIE

- Aloise G, Bertolino S (2005) Free-ranging population of the finlayson's squirrel *Callosciurus finlaysonii* (Horsfield, 1824) (Rodentia, Sciuridae) in South Italy. *Hystrix Italian Journal of Mammalogy* 16:70-74
- Alvey AA (2006) Promoting and preserving biodiversity in the urban forest. *Urban Forestry & Urban Greening* 5:195-201
- Andren H, Delin A (1994) Habitat selection in the Eurasian red squirrel, *Sciurus vulgaris*, in relation to forest fragmentation. *Oikos* 70:43-48
- Antrop M (2004) Landscape change and the urbanization process in Europe. *Landscape and Urban Planning* 67:9-26
- Aprile G, Chicco D (1999) Nueva especie exotica de mamifero en la Argentina : la ardilla de vientre rojo. *Journal of Neotropical Mammalogy* 6:7-14
- Arneberg P, Skorping A, Grenfell B, Read AF (1998) Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proceedings of the Royal Society of London* 265:1283-1289
- Azuma Y (1998) Nest predation of the Japanese white eye by a Formosan squirrel. *Strix* 16:175-176
- Babinska-Werka J, Zolw M (2008) Urban populations of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Warsaw. *Annales Zoologici Fennici* 45:270-276
- Baker PJ, Harris S (2007) Urban mammals: what does the future hold? An analysis of the factors affecting patterns of use of residential gardens in Great Britain. *Mammal Review* 37:297-315
- Barbault R, Atramentowicz M (2010) Les invasions biologiques, une question de nature et de société. Quae, Paris, France, pp.180
- Barber NA, Marquis RJ, Tori WP (2008) Invasive prey impacts the abundance and distribution of native predators. *Ecology* 89:2678-2683
- Barr JFF, Lurz PWW, Shirley MDF, Rushton SP (2002) Evaluation of immunocontraception as a publicly acceptable form of vertebrate pest species control: The introduced grey squirrel in Britain as an example. *Environmental Management* 30:342-351
- Barratt EM, Gurnell J, Malarky G, Deaville R, Bruford MW (1999) Genetic structure of fragmented populations of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in the UK. *Molecular Ecology* 8:55-63
- Bastelica F (2010) Plan de contrôle de l'écureuil à ventre rouge (*Callosciurus erythraeus*) introduit sur le Cap d'Antibes (Alpes-Maritimes) : situation avant intervention. *Rapport Master 2 SET Aix Marseille III*
- Beaucournu J-C, Launay H (1990) Les puces de France et du bassin méditerranéen occidental. Faune de France 76. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles. Paris, France, pp.548
- Beaucournu JC, Pisanu B, Chapuis JL (2008) *Enderleinellus tamiasis* Fahrenholz, 1916 (Anoplura: Enderleinellidae), an introduced species, and a new sucking louse for the French fauna. *Parasite* 15:175-178
- Benitez VV, Gozzi AC, Borgnia M, Almada Chávez S, Messetta ML, Clos Clos G, Guichón ML (2010) La ardilla de vientre rojo en Argentina: investigación y educación, puntos clave para el manejo de una especie invasora. In: GEIB Grupo Especialista en Invasiones Biológicas (ed.) Invasiones Biológicas: Avances 2009, 255-260, Serie Técnica N. 4, Imprenta El Ejido. León, España
- Bentata V (1987) Etude préliminaire sur la biologie de la population des écureuils (*Sciurus vulgaris* Linné 1758) dans le massif forestier de Fontainebleau. Zoologie, Thèse de 3e cycle, Paris VII, 156 pp
- Berghöfer U, Rozzi R, Jax K (2010) Many eyes on nature-diverse perspectives in the Cape Horn Biosphere Reserve and their relevance for conservation. *Ecology and Society* 15:18

- Bernardina SD (2010) Les invasions biologiques sous le regard des sciences de l'homme. In: Barbault R, Atramentowicz M (eds) Les invasions biologiques, une question de nature et de société. Quae, Paris, France, pp 65-108
- Bertolino S (2008) Introduction of the American grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Europe: a case study in biological invasion. *Current Science* 95:903-906
- Bertolino S (2009) Animal trade and non-indigenous species introduction: the world-wide spread of squirrels. *Diversity and Distributions* 15:701-708
- Bertolino S, Currado I, Mazzoglio PJ, Amori G (2000) Native and alien squirrels in Italy. *Hystrix Italian Journal of Mammalogy* 11:65-74
- Bertolino S, Genovesi P (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, Lurz PW, Sanderson R, Rushton SR (2008) Predicting the spread of the American grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Europe: a call for a co-ordinated European approach. *Biological Conservation* 141:2564-2575
- Bertolino S, Lurz PWW (2011) *Callosciurus* squirrels: worldwide introductions, ecological impacts and recommendations to prevent the establishment of new invasive populations. *Mammal Review*. doi:10.1111/j.1365-2907.2011.00204.x
- Bertolino S, Wauters L, Pizzul A, Molinari A, Lurz P, GuidoTosi (2009) A general approach of using hair-tubes to monitor the European red squirrel: A method applicable at regional and national scales. *Mammalian Biology* 74:210-219
- Biancardi C, Do Linh San E (2006) L'écureuil roux. Belin Eveil Nature, Paris, pp.96
- Blick R, Bartholomew R, Burrell T, Burns KC (2008) Successional dynamics after pest eradication in the Karori Wildlife Sanctuary. *New Zealand Natural Sciences* 33:3-14
- Borchers DL, Efford MG (2008) Spatially explicit maximum likelihood methods for capture-recapture studies. *Biometrics* 64:377-385
- 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
- Bremner A, Park K (2007) Public attitudes to the management of invasive non-native species in Scotland. *Biological Conservation* 139:306-314
- Bridgman LJ, Benitez VV, Grill MG, Mufato N, Acosta D, Guichon ML (2012) Short perceptual range and yet successful invasion of a fragmented landscape: the case of the red-bellied tree squirrel (*Callosciurus erythraeus*) in Argentina. *Landscape Ecology*
- Brooks TM, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Rylands AB, Konstant WR, Flick P, Pilgrim J, Oldfield S, Magin G, Hilton-Taylor C (2002) Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16:909-923
- Brugière Dc (1986) Atlas de répartition des mammifères dans l'Allier, l'Aveyron, le Cantal, la Haute-Loire, la Lozère et le Puy-de-Dôme. Centre ornithologique Auvergne. Clermont-Ferrand, pp.182
- Bryce J, Johnson PJ, Macdonald DW (2002) Can niche use in red and grey squirrels offer clues for their apparent coexistence? *Journal of Applied Ecology* 39:875-887
- Bryce J, Pritchard JS, Waran NK, Young RJ (1997) Comparison of methods for obtaining population estimates for red squirrels in relation to damage due to bark stripping. *Mammal Review* 27:165-170
- Bryce JM, Speakman JR, Johnson PJ, Macdonald DW (2001) Competition between Eurasian red and introduced Eastern grey squirrels: the energetic significance of body-mass differences. *Proceedings of the Royal Society of London* 268:1731-1736
- Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL (1993) Distance sampling: estimating abundance of biological populations. Chapman & Hall, London, pp.448
- Buffon GLL, Daubenton LJ-M, Montbéliard PGd, Lacépède BGE dLVd (1763) Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du roy, Quadrupèdes VII 10. L'écureuil Buffon.
- Bulletin Eppo (2008) Data sheets on quarantine pests. *Rhynchophorus ferrugineus*. 38:55-59

- Campbell-Hunt D (2002) Developing a sanctuary: the karori experience. Victoria Link, Wellington, New Zealand, pp.144
- Carleton MD, Musser GG (2005) Order Rodentia. In: Wilson DE, Reeder DM (eds) Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference (3rd ed). Johns Hopkins University Press, pp 745-751
- Cassini GH, Guichón ML (2009) Variaciones morfológicas y diagnosis de la ardilla de vientre rojo, *Callosciurus erythraeus* (Pallas, 1779), en Argentina. *Mastozoología neotropical* 16:39-47
- Celada C, Bogliani G, Gariboldi A, Maracci A (1994) Occupancy of isolated woodlots by the red squirrel *Sciurus vulgaris* L. in Italy. *Biological conservation* 69:177-183
- Chapuis J-L (2005) Répartition en France d'un animal de compagnie naturalisé, le Tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 60:239-253
- Chapuis J-L, Barnaud G, Bioret F, Lebouvier M, Pascal M (1995) L'éradication des espèces introduites, un préalable à la restauration des milieux insulaires. Cas des îles françaises. *Natures, Sciences et Sociétés* 3:53-67
- Chapuis J-L, Dozières A, Pisanu B, Gerriet O, Berlin S, Pauvert S (2011a) Plan national de lutte relatif à l'écureuil à ventre rouge (*Callosciurus erythraeus*) dans les Alpes-Maritimes
- Chapuis J-L, Obolenskaya E, Pisanu B, Lissovsky A (2011b) Datasheet on *Tamias sibiricus*. CABInternational, Invasive Species Compendium, Wallingford, UK. <http://www.cabi.org/isc>.
- Chapuis J-L, Pisanu B, Brodier S, Villers A, Pettex A, Bretagnolles V (2011c) Eradication of invasive herbivores: usefulness and limits for biological conservation in a changing world. *Animal Conservation* 14:471-473
- Charlesworth B, Charlesworth D, Barton NH (2003) The effects of genetic and geographic structure on neutral variation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:99-125
- Chung KPS, Corlett RT (2006) Rodent diversity in a highly degraded tropical landscape: Hong Kong, South China. *Biodiversity and Conservation* 15:4521-4532
- Clergeau P, Vergnes A, Delanoue R (2009) La perruche à collier *Psittacula krameri* introduite en Ile-de-France: distribution et régime alimentaire. *Alauda* 77:121-132
- Colautti R, Richardson D (2009) Subjectivity and flexibility in invasion terminology: too much of a good thing? *Biological Invasions* 11:1225-1229
- Colautti RI, MacIsaac HJ (2004) A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions* 10:135-141
- Colautti RI, Ricciardi A, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7:721-733
- Corbet GB (1978) The mammals of the palaeartic region: A taxonomic review. British Museum of Natural History and Cornell University Press, London and Ithaca, pp.45
- Corbet GB, Hill JE (1992) The mammals of the Indomalayan region: a systematic review. Natural history museum publications, Oxford University Press, Oxford
- Cornelis J, Hermy M (2004) Biodiversity relationships in urban and suburban parks in Flanders. *Landscape and Urban Planning* 69:385-401
- Courchamp F, Caut S (2005) Use of biological invasions and their control to study the dynamics of interacting populations. In: Cadotte MW, McMahon SM, Fukami T (eds) Conceptual ecology and invasions biology. Springer, Great Britain, pp 253-279
- Courchamp F, Chapuis J-L, Pascal M (2003) Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* 78:347-383
- Crooks JA (2005) Lag times and exotic species: the ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience* 12:316-329
- Crooks JA, Soulé ME (1999) Lag times in population explosions of invasive species: Causes and implications. In: Sandlund OT, Schei PJ, Viken A (eds) Invasive species and biodiversity management. Springer, New York,
- Czech B, Krausman PR, Devers PK (2000) Economic associations among causes of species endangerment in the United States. *Bioscience* 50:593-601

- Daehler CC (2001) Two ways to be an invader, but one is more suitable for ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 82:101-102
- Davis MA, Chew MK, Hobbs RJ, Lugo AE, Ewel JJ, Vermeij GJ, Brown JH, Rosenzweig ML, Gardener MR, Carroll SP, Thompson K, Pickett STA, Stromberg JC, Tredici PD, Suding KN, Ehrenfeld JG, Philip Grime J, Mascaro J, Briggs JC (2011) Don't judge species on their origins. *Nature* 474:153-154
- Davis MA, Thompson K (2000) Eight ways to be a Colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 81:226-230
- DeFries RS, Foley JA, Asner GP (2004) Land-use choices: balancing human needs and ecosystem function. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:249-257
- Desy EA, Batzli GO, Liu J (1990) Effects of food and predation on behaviour of prairie voles: a field experiment. *Oikos* 58:159-168
- Devictor V, Julliard R, Jiguet F (2008) Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117:507-514
- Devictor V, Whittaker RJ, Beltrame C (2010) Beyond scarcity: citizen science programmes as useful tools for conservation biogeography. *Diversity and Distributions* 16:354-362
- Dhuicque V, Rideau C, Vittier J (1998) Les mammifères sauvages du Perche et de la Vallée du Loir. Perche Nature, Mondoubleau.
- Dickinson JL, Zuckerberg B, Bonter DN (2010) Citizen science as an ecological research tool: challenges and benefits. *Annual Review of Ecology and Systematics* 41:149-172
- Dickman CR (1987) Habitat fragmentation and vertebrate species richness in an urban environment. *Journal of Applied Ecology* 24:337-351
- Didham RK, Tylianakis JM, Gemmill NJ, Rand TA, Ewers RM (2007) Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Ecology and Evolution* 22:489-496
- Didham RK, Tylianakis JM, Hutchison MA, Ewers RM, Gemmill NJ (2005) Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology and Evolution* 20:471-474
- Dijkstra V, Overman W, Verbeylen G (2009) Inventarisatie Pallas' eekhoorn bij Weert. Zoogdiervereniging rapport 2009.21. Zoogdiervereniging, Arnhem, The Netherlands.
- DiPierro E, Molinari A, Tosi G, Wauters LA (2008) Exclusive core areas and intrasexual territoriality in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) revealed by incremental cluster polygon analysis. *Ecological Research* 23:529-542
- Ditchkoff SS, Saalfeld ST, Gibson CJ (2006) Animal behavior in urban ecosystems: Modifications due to human-induced stress. *Urban Ecosystems* 9:5-12
- Dobson AP, May RM (1986) Patterns of invasion by pathogens and parasites. In: Mooney HA, Drake JA (eds) Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Springer-Verlag, Berlin, Germany, pp 58-76
- Drake JA, Mooney HA, Castri Fd, Groves RH, Kruger FJ, Rejmánek M, Williamson M (1989) Biological invasions: a global perspective. Chichester, UK, pp.550
- Duckworth JW, Robichaud WG (2005) Yellow-bellied weasel *Mustela kathiah* sightings in Phongsaly province, Laos, with notes on the species' range in South-East Asia, and recent records of other small carnivores in the province. *Small Carnivore Conservation* 33:17-20
- Duckworth JW, Timmins RJ, Molur S (2008) *Callosciurus erythraeus*. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. . doi:www.iucnredlist.org
- Dunn AM, Torchin ME, Hatcher MJ, Kotanen PM, Blumenthal DM, Byers JE, Coon CAC, Frankel VM, Holt RD, Hufbauer RA, Kanarek AR, Schierenbeck KA, Wolfe LM, Perkins SE (2012) Indirect effects of parasites in invasions. *Functional Ecology* doi:10.1111/j.1365-2435.2012.02041.x
- Dunn FL, Lim BL, Yap LF (1968) Endoparasite patterns in mammals of the Malayan rain forest. *Ecology* 49:1179-1184
- Dunning JB, Stewart DJ, Danielson BJ, Noon BR, Root TL, Lamberson RH, Stevens EE (1995) Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications* 5:3-11

- Dutartre A (2010) Peut-on gérer les invasions biologiques? In: Barbault R, Atramentowicz M (eds) Les invasions biologiques, une question de nature et de société. Quae, Paris, France, pp 109-153
- Efford MG (2004) Density estimation in live-trapping studies. *Oikos* 106:598-610
- Ehrlich P (1989) Attributes of invaders and the invading processes: vertebrates. In: Drake JA, Mooney HA, di Castri F (eds) Biological invasions: a global perspective. John Wiley and Sons, pp 315-328
- Ellis EC, Ramankutty N (2007) Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:439-447
- Elton CS (1927) Animal Ecology. Sidgwick & Jackson, London, pp.296
- Elton CS (1958) The Ecology of Invasions by Animals and Plants. Methuen. London, UK, pp.196
- Ewers RM, Didham RK (2005) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81:117-142
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487-515
- Falk-Petersen J, Bohn T, Sandlund OT (2006) On the numerous concepts in invasion biology. *Biological Invasions* 8:1409-1424
- Fayard A (ed) (1984) Atlas des mammifères sauvages de France. SFEPM, Paris, pp.299
- Finnegan L, Hamilton G, Perol J, Rochford J (2007) The use of hair tubes as an indirect method for monitoring red and grey squirrel populations. *Biology and Environment* 107
- Finnegan LA, Edwards CJ, Rochford JM (2008) Origin of, and conservation units in, the Irish red squirrel (*Sciurus vulgaris*) population. *Conservation Genetics* 9:1099-1110
- Fischer A, Young JC (2007) Understanding mental constructs of biodiversity: implications for biodiversity management and conservation. *Biological Conservation* 136:271-282
- Fitzgerald G (2009) Public attitudes to current and proposed forms of pest animal control. Invasive Animals Cooperative Research Centre, Canberra, pp.51
- Fitzgerald G, N. F, Davidson C (2007) Public attitudes towards invasive animals and their impacts. Invasive Animals Cooperative Research Centre, Canberra, pp.57
- Forman RTT, Alexander LE (1998) Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 29:207-231
- Forsyth DM, Duncan RP, Bomford M, Moore G (2004) Climatic suitability, life-history traits, introduction effort, and the establishment and spread of introduced mammals in Australia. *Conservation Biology* 18:557-569
- Fraser A (2006) Public attitudes to pest control: a literature review. Department of Conservation, Wellington, New Zealand. pp.36
- Frenot Y, Chown SL, Whinam J, Selkirk PM, Convey P, Skotnicki M, Bergstrom DM (2005) Biological invasions in the Antarctic: extent, impacts and implications. *Biological Reviews* 80:45-72
- Gallo T, Waitt D (2011) Creating a successful citizen science model to detect and report invasive species. *BioScience* 61:459-465
- García-Llorente M, Martín-López B, González JA, Alcorlo P, Montes C (2008) Social perceptions of the impacts and benefits of invasive alien species: Implications for management. *Biological Conservation* 141:2969-2983
- Genovesi P (2005) Eradications of invasive alien species in Europe: a review. *Biological Invasions* 7:127-133
- Genovesi P, Bacher S, Kobelt M, Pascal M, Scalera R (2009) Alien mammals of Europe. Handbook of alien species in Europe (ed. DAISIE). In. Springer, Berlin, pp 119-128
- Genovesi P, Shine C (2003) European Strategy on Invasive alien species. Council of Europe. T-PVS (2003) 7.
- Gerriet O (2009) Répartition de l'écureuil à ventre rouge *Callosciurus erythraeus* (Pallas, 1779) (*Rodentia, Sciuridae*) dans les Alpes-maritimes (France). *Biocosme Méditerranéen* 26:139-148
- Gilibert J (ed) (1802) Abrégé du système de la nature de Linné, Histoire des mammifères ou des quadrupèdes & cétacés. Matheron et Cie, Lyon, pp.576

- Gill RMA (1992) A review of damage by mammals in north temperate forests. 2. Small mammals. *Forestry* 65:281 - 308
- Grill A, Amori G, Aloise G, Lisi I, Tosi G, Wauters LA, Randi E (2009) Molecular phylogeography of European *Sciurus vulgaris*: refuge within refugia? *Molecular Ecology* 18:2687-2699
- Guichón ML, Bello M, Fasola L (2005) Expansión poblacional de una especie introducida en la Argentina: la ardilla de vientre rojo *Callosciurus erythraeus*. *Mastozoología Neotropical* 12:189-197
- Guichon ML, Borgnia M, Benitez V, Gozzi C (2011) Invasive squirrels in Argentina: Cuteness is their pathway and their shield. Paper presented at the Biolief 2011, 2nd World Conference on Biological Invasions and Ecosystem Functioning, Mar del Plata, Argentina,
- Guichon ML, Doncaster CP (2008) Invasion dynamics of an introduced squirrel in Argentina. *Ecography* 31: 211-220
- Gurnell J (1983) Squirrel numbers and the abundance of tree seeds. *Mammal Review* 13:133-148
- Gurnell J (1987) The natural History of squirrels. Christopher Helm, London, pp.201
- Gurnell J (1996) The effects of food availability and winter weather on the dynamics of a grey squirrel population in southern England. *Journal of Applied Ecology* 33:325-338
- Gurnell J, Lurz PWW, Shirley MDF, Cartmel S, Garson PJ, Magris L, Steele J (2004a) Monitoring red squirrels *Sciurus vulgaris* and grey squirrels *Sciurus carolinensis* in Britain. *Mammal Review* 34:51-74
- Gurnell J, Pepper H (1993) A critical look at conserving the British red squirrel *Sciurus vulgaris*. *Mammal Review* 23:125-136
- Gurnell J, Rushton SP, Lurz PWW, Sainsbury AW, Nettleton P, Shirley MDF, Bruemmer C, Geddes N (2006) Squirrel poxvirus: landscape scale strategies for managing disease threat. *Biological Conservation* 131:287-295
- Gurnell J, Wauters LA, Lurz PWW, Tosi G (2004b) Alien species and interspecific competition: effects of introduced eastern grey squirrels on red squirrel population dynamics. *Journal of Animal Ecology* 73:26-35
- Hale ML, Lurz PWW, Shirley MDF, Rushton S, Fuller RM, Wolff K (2001) Impact of landscape management on the genetic structure of red squirrel populations. *Science* 293:2246-2248
- Hale ML, Lurz PWW, Wolff K (2004) Patterns of genetic diversity in the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.): Footprints of biogeographic history and artificial introductions. *Conservation Genetics* 5:167-179
- Hancock JM (1999) Microsatellites and other simple sequences: genomic context and mutational mechanisms. In: Goldstein DB, Schlötterer C (eds) *Microsatellites: Evolution and Applications*. Oxford University Press, Oxford, pp 1-9
- Hayes K, Barry S (2008) Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological Invasions* 10:483-506
- Hesse J, (coord.) (1976) *Mammifères de Sologne*. Institut international d'Ethnoscience. Paris, pp.176
- Hewson CM, Fuller RJ (2003) Impacts of grey squirrels on woodland birds: an important predator of eggs and young? *BTO Research Report* 328
- Hoekstra JM, Boucher TM, Ricketts TH, Roberts C (2005) Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 8:23-29
- Hori M, Yamada M, Tsunoda N (2006) Line census and gnawing damage of introduced Formosan squirrels (*Callosciurus erythraeus taiwanensis*) in urban forests of Kamakura, Kanagawa, Japan. In: Koike F, Clout MN, Kawamichi M, De Poorter M, Iwatsuki K (eds) *Assessment and control of biological invasion risks*. Shoukadoh Book Sellers, Kyoto, Japan and IUCN. Gland, Switzerland, pp 204-209
- Hudson PJ, Dobson AP, Newborn D (1998) Prevention of population cycle by parasite removal. *Science* 282:2256-2258
- Hulme PE (2006) Beyond control: wider implications for the management of biological invasions. *Journal of Applied Ecology* 43:835-847

- Hulme PE (2007) Biological invasions in Europe: drivers, pressures, states, impacts and responses. In: Hester R HR (ed) *Biodiversity Under Threat. Issues in Environmental Science and Technology*, vol 25. Royal Society of Chemistry, Cambridge pp 56-80
- Hulme PE (2009) Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* 46:10-18
- Hutchinson GE (1957) Population studies, animal ecology and demography. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:145-159
- Huxley L (2003) Profile of an invasive alien species. Grey squirrel (*Sciurus carolinensis*). The grey squirrel review, UK, pp.104
- IFN (2010) Inventaire Forestier National: La forêt française: Les résultats issus des campagnes d'inventaire 2005 à 2009. http://www.ifn.fr/spip/IMG/pdf/IFN_PubliNat2009_web2.pdf.91
- Jeschke JM, Strayer DL (2005) Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:7198-7202
- Jiménez-Valverde A, Peterson A, Soberón J, Overton J, Aragón P, Lobo J (2011) Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions* 13:2785-2797
- Jouanin C (1986) Une espèce inattendue pour la faune française : un écureuil asiatique acclimaté sur le Cap d'Antibes. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 41:107-109
- Jouanin C (1992) L'écureuil à ventre rouge d'Antibes. In: Sénotier J-L (ed) *Introductions et réintroductions de mammifères sauvages*, XIVème colloque de la S.F.E.P.M. Orléans 20-21 oct. 1990 Nature-Centre, pp 277-284
- Kaneko K (1954) Description of a new species of *Enderleinellus* collected from the South Formosa squirrel naturalized into Japan. *The Bulletin of Tokyo Medical and Dental University* 1 49-52
- Kelly D (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution* 9:465-470
- Kendall WL, Nichols JD, Hines JE (1997) Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock's robust design. *Ecology* 78:563-578
- Kenward RE, Hodder KH (1998) Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) released in conifer woodland: the effects of source habitat, predation and interactions with grey squirrels (*Sciurus carolinensis*). *Journal of Zoology, London* 244:23-32
- Kenward RE, Hodder KH, Rose RJ, Walls CA, Parish T, Holm JL, Morris PA, Walls SS, Doyle FI (1998) Comparative demography of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) and grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) in deciduous and conifer woodland. *Zoological Society of London* 244:7-21
- Kenward RE, Holm JL (1993) On the replacement of the red squirrel in Britain: a phytotoxic explanation. *Proceedings of the Royal Society of London* 251:187-197
- Kolar CS, Lodge DM (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16:199-204
- Koprowski JL (1994) *Sciurus carolinensis*. *Mammalian Species* 480:1-9
- Koprowski JL (2005) The response of tree squirrels to fragmentation: a review and synthesis. *Animal Conservation* 8:369-376
- Kuo P-C Solving tree squirrel debarking problems in Taiwan- a review. In: *Proceedings of the Tenth Vertebrate Pest Conference University of Nebraska, 1982. Lincoln*,
- Li S, Feng Q, Wang Y-X (2006) A new subspecies in *Callosciurus erythraeus* (*Rodentia, Sciuridae*). *Acta Zootaxonomica Sinica* 31:675-682
- Li WH, Ellsworth DL, Krushkal J, Chang BHJ, HewettEmmett D (1996) Rates of nucleotide substitution in primates and rodents and the generation time effect hypothesis. *Molecular Phylogeny and Evolution* 5:182-187
- Lin YS, Yo SP (1981) Population dynamics of the Red-Bellied Tree Squirrel (*Callosciurus erythraeus*). *Bulletin Institute of Zoology, Academia Sinica* 20:31-41
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20:223-228

- Lodge DM (1993) Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8:133-137
- Lodge DM, Shrader-Frechette K (2003) Nonindigenous species: Ecological explanation, environmental ethics, and public policy. *Conservation Biology* 17:31-37
- Loker CA, Decker DJ, Schwager SJ (1999) Social acceptability of wildlife management actions in suburban areas: 3 cases from New York. *Wildlife Society Bulletin* 27:152-159
- Lonsdale WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80:1522-1536
- Lopez-Darias M, Lobo JM, Gouat P (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
- Lopez-Darias M, Nogales M (2008) Effects of the invasive Barbary ground squirrel (*Atlantoxerus getulus*) on seed dispersal systems of insular xeric environments. *Journal of Arid Environments* 72:926-939
- Lurz PWW, Garson PJ, Rushton SP (1995) The ecology of squirrels in spruce dominated plantations: implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 79:79-90
- Lurz PWW, Garson PJ, Wauters LA (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, London* 251:167-178
- Lurz PWW, Gurnell J, Magris L (2005) *Sciurus vulgaris*. *Mammalian Species* 769:1-10
- Lurz PWW, Rushton SP, Wauters LA, Bertolino S, Currado I, P.Mazzoglio, Shirley MDF (2001) Predicting grey squirrel expansion in North Italy: a spatially explicit modelling approach. *Landscape Ecology* 16:407-420
- MacDougall AS, Turkington R (2005) Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* 86:42-55
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz F (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10:689-710
- Magris L, Gurnell J (2002) Population ecology of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a fragmented woodland ecosystem on the Island of Jersey, Channel Islands. *Journal of Zoology, London* 256:99-112
- Markov G (1961) Zur variabilität der färbung des eichhörnchens in Bulgarien. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 26:59-60
- Marmet J (2008) Traits d'histoire de vie du *Tamias sibiricus*, espèce exotique naturalisée dans la forêt de Sénart (Essonne) : démographie, biologie de la reproduction, occupation de l'espace et dispersion. Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 173 pp
- Marsot M (2011) Modification du risque d'une maladie multi-hôtes suite à l'introduction d'une espèce réservoir : cas de la maladie de Lyme et du tamia de Sibérie en Ile-de-France. Thèse de Doctorat, INRA Clermont-Ferrand-Theix, 174 pp
- Marsot M, Sigaud M, Chapuis J-L, Ferquel E, Cornet M, Vourc'h G (2011) Introduced Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus barberi*) harbour more diverse *Borrelia burgdorferi* sensu lato genospecies than native bank voles (*Myodes glareolus*). *Applied and Environmental Microbiology* 77:5716-5721
- Martin J-L, Joron M (2003) Nest predation in forest birds: influence of predator type and predator's habitat quality. *Oikos* 102:641-653
- Marvier M, Kareiva P, Neubert MG (2004) Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk Analysis* 24:869-878
- Mather AS, Fairbairn J, Needle CL (1999) The course and drivers of the forest transition: the case of France. *Journal of Rural Studies* 15:65-90
- McCleery RA, Lopez RR, Silvy NJ, Gallant DL (2008) Fox squirrel survival in urban and rural environments. *Journal of Wildlife Management* 72:133-137

- McCleery RA, Parker ID (2011) Influence of the urban environment on fox squirrel range overlap. *Journal of Zoology* 285:239-246
- McDonald RI, Kareiva P, Forman RTT (2008) The implications of current and future urbanization for global protected areas and biodiversity conservation. *Biological Conservation* 141:1695-1703
- McInnes CJ, Wood AR, Thomas K, Sainsbury AW, Gurnell J, Dein FJ, Nettleton PF (2006) Genomic characterization of a novel poxvirus contributing to the decline of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in the UK. *Journal of General Virology* 87:2115-2125
- McKinney ML (2002) Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience* 52:883-890
- McKinney ML (2008) Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban Ecosystems* 11:161-176
- MEA (2005) Ecosystem and human well-being, Synthesis. doi:<http://www.maweb.org/>.
- Menon V (ed) (2003) A field guide to Indian mammals. Dorling Kindersley, India, pp.220
- Micol T, Jouventin P (1995) Restoration of Amsterdam Island, South Indian Ocean, following control of feral cattle. *Biological Conservation* 73:199-206
- Mitchell-Jones AJ, Amori G, Bogdanowicz W, Krystufek B, Reijnders PJH, Spitzenberger F, Stubbe M, Thissen JB, M. V, V. and Zima J (eds) (1999) The atlas of European mammals. Poyser Natural History, Academic Press, London, pp.484
- Miyamoto A, Tamura N, Sugimura K, Yamada F (2004) Predicting habitat distribution of the alien Formosan squirrel using logistic regression model. *Global Environmental Research* 8:13-21
- Moller H (1983) Foods foraging behaviour of Red (*Sciurus vulgaris*) and Grey (*Sciurus carolinensis*) squirrels. *Mammal Review* 13:81-98
- Mooney HA, Cleland EE (2001) The evolutionary impact of invasive species. *PNAS* 98:5446-5451
- Moritz C (1994) Defining 'Evolutionarily Significant Units' for conservation *Trends in Ecology & Evolution* 9:373-375
- Morris G, Conner LM, Oli MK (2011) Effects of mammalian predator exclusion and supplemental feeding on space use by hispid cotton rats. *Journal of Mammalogy* 92:583-589
- Mortelliti A, Amori G, Capizzi D, Cervone C, Fagiani S, Pollini B, Boitani L (2011) Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on the distribution of two arboreal rodents. *Journal of Applied Ecology* 48:153-162
- Mueller-Dombois D (1992) The formation of islands ecosystems. *GeoJournal* 28:293-296
- Musser GG, Durden LA, Holden ME, Light JE (2010) Systematic review of endemic sulawesi squirrels (*rodentia, sciuridae*), with descriptions of new species of associated sucking lice (*insecta, anoplura*), and phylogenetic and zoogeographic assessments of sciurid lice. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 339:260
- Myers JH, Simberloff D, Kuris AM, Carey JR (2000) Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trends in Ecology & Evolution* 15:316-320
- Nachman MW, Hoekstra HE, D'Agostino SL (2003) The genetic basis of adaptive melanism in pocket mice. *PNAS* 100:5268-5273
- Nadaud J (1973) Ecureuil. In: Guide de la chasse. Librairie générale française, Paris, pp 128-129
- Newson SE, Leech DI, Hewson CM, Crick HQP, Grice PV (2010) Potential impact of grey squirrels *Sciurus carolinensis* on woodland bird populations in England. *Journal of Ornithology* 151:211-218
- Novacek MJ, Cleland EE (2001) The current biodiversity extinction event: scenarios for mitigation and recovery. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:5466-5470
- Novillo A, Ojeda RA (2008) The exotic mammals of Argentina. *Biological Invasions* 10:1333-1344
- Occhipinti-Ambrogi A, Galil BS (2004) A uniform terminology on bioinvasions: a chimera or an operative tool? *Marine Pollution Bulletin* 49:688-694
- Okubo A, Maini PK, Williamson MH, Murray JD (1989) On the spatial spread of the grey squirrel in Britain. *Proc R Soc Lond B* 238:113-125
- Oshida T, Lee J-K, Lin L-K, Chan Y-J (2006) Phylogeography of pallas's squirrel in Taiwan: geographical isolation in an arboreal small mammal. *Journal of Mammalogy* 87:247-254

- Oshida T, Torii H, Lin L-K, Lee J-K, Chen Y-J, Endo H, Sasaki M (2007) A preliminary study on origin of *Callosciurus* squirrels introduced into Japan. *Mammal Study* 32:75-82
- Ozaki K (1986) Food and feeding behavior of the Formosan squirrel *Callosciurus* sp. *The Journal of the Mammalogical Society of Japan* 11:165-172. (in Japanese with English abstract)
- Panzacchi M, Cocchi R, Genovesi P, Bertolino S (2007) Population control of coypu *Myocastor coypus* in Italy compared to eradication in UK: a cost-benefit analysis. *Wildlife Biology* 13:159-171
- Parker T, Nilon C (2008) Gray squirrel density, habitat suitability, and behavior in urban parks. *Urban Ecosystems* 11:243-255
- Pascal M, Lorvelec O, Vigne J-D (eds) (2006) Invasions biologiques et extinctions. 11 000 ans d'histoire des vertébrés de France. Editions Belin-Quae, Paris, pp.350
- Perrings C, Dehnen-Schmutz K, Touza J, Williamson M (2005) How to manage biological invasions under globalization. *Trends in Ecology & Evolution* 20:212-215. doi:10.1016/j.tree.2005.02.011
- Peterson AT (2003) Predicting the geography of species invasion via ecological niche modelling. *The Quarterly Review of Biology* 78:419-433
- Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the united states. *BioScience* 50:53-65
- Pimentel D, Zuniga R, Morrison D (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52:273-288
- Pimm SL, Raven P (2000) Biodiversity - Extinction by numbers. *Nature* 403:843-845
- Pisanu B, Chapuis J-L, Durette-Desset M-C (2001) Helminths from Introduced small mammals on Kerguelen, Crozet, and Amsterdam islands (southern indian ocean) *The Journal of Parasitology* 87:1205-1208
- Pisanu B, Jerusalem C, Huchery C, Marmet J, Chapuis J-L (2007) Helminth fauna of the Siberian chipmunk, *Tamias sibiricus* Laxmann (Rodentia, Sciuridae) introduced in suburban French forests. *Parasitology Research* 100:1375-1379
- Pisanu B, Lebaillex L, Chapuis J-L (2009) Why do Siberian chipmunks *Tamias sibiricus* (Sciuridae) introduced in French forests acquired so few intestinal helminth species from native sympatric Murids? *Parasitology Research* 104:709-714
- Pisanu B, Marsot M, Marmet J, Chapuis J-L, c DR, Vourc'h G (2010) Introduced Siberian chipmunks are more heavily infested by ixodid ticks than are native bank voles in a suburban forest in France. *International Journal for Parasitology* 40:1277-1283
- Pluess T, Cannon R, Jarošík V, Pergl J, Pyšek P, Bacher S (2012) When are eradication campaigns successful? A test of common assumptions. *Biological Invasions* 14:1365-1378
- Pollock KH (1982) A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management* 46:757-760
- Primack RB, Sarrazin F, Lecomte J (2012) Biologie de la conservation. Dunod, Paris, pp.384
- Prucek Z, Jedrzejewski W, Jedrzejewska B, Prucek M (1993) Rodent population dynamics in primeval deciduous forest (Bialowieza National Park) in relation to weather, seed crop and predation. *Acta Theriologica* 38:199-232
- Recarey JC (1990) Un nuevo mamífero exótico introducido en la Argentina: *Sciurus vulgaris* Linné, 1776 (Mammalia, Sciuridae) en el Partido de Lujan, Provincia de Buenos Aires. *Comunicaciones del Centro de Investigaciones FJ Muñoz* 1:1-4
- Rejmánek M, Richardson DM, Barbour MG, Crawley MJ, Hrusa GF, Moyle PB, Randall JM, Simberloff D, Williamson M (2002) Biological invasions: politics and the discontinuity of ecological terminology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 83:131-133
- Richardson DM, Pysek P, Carlton JT (2011) A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. In: Richardson DM (ed) Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton. pp 409-420
- Richardson DM, Pysek P, Rejmanek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6:93-107

- Rodriguez-Cabal MA, Barrios-Garcia MN, Simberloff D (2009) Across island and continents, mammals are more successful invaders than birds (Reply). *Diversity and Distributions* 15:911-912. doi:10.1111/j.1472-4642.2009.00583.x
- Romeo C, Wauters LA, Preatoni D, Tosi G, Martinoli A (2010) Living on the edge: space use of Eurasian red squirrels in marginal high-elevation habitat. *Acta Oecologica* 36:604-610
- Rushton SP, Lurz PWW, Fuller R, Garson PJ (1997) Modelling the distribution of the red and grey squirrel at the landscape scale: a combined GIS and population dynamics approach. *Journal of Applied Ecology* 34:1137-1154
- Rushton SP, Lurz PWW, Gurnell J, Fuller R (2000) Modelling the spatial dynamics of parapoxvirus disease in red and grey squirrels: a possible cause of the decline in the red squirrel in the UK? *Journal of Applied Ecology* 37:997-1012
- Rushton SP, Lurz PWW, Gurnell J, Nettleton P, Bruemmer C, Shirley MDF, Sainsbury AW (2006) Disease threats posed by alien species: the role of a poxvirus in the decline of the native red squirrel in Britain. *Epidemiology and Infection* 134:521-533
- Sainsbury AW, Nettleton P, Gilray J, Gurnell J (2000) Grey squirrels have high seroprevalence to a parapoxvirus associated with deaths in red squirrels. *Animal Conservation* 3:229-233. doi:10.1111/j.1469-1795.2000.tb00107.x
- Saint Girons M-C (1973) Les mammifères de France et du Benelux (faune marine exceptée). Doin, Paris
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, McCauley DE, O'Neil P, Parker IM, Thompson JN, Weller SG (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:305-332
- Savard J-PL, Clergeau P, Mennechez G (2000) Biodiversity concepts and urban ecosystems. *Landscape and Urban Planning* 48:131-142
- Schaffner F, Karch S (2000) Première observation d'*Aedes albopictus* (Skuse, 1894) en France métropolitaine. *Sciences de la Vie* 323:373-375
- Schüttler E, Rozzi R, Jax K (2011) Towards a societal discourse on invasive species management: A case study of public perceptions of mink and beavers in Cape Horn. *Journal for Nature Conservation* 19:175-184
- Schwaab F, Briot J-P, Artois M, Léger F, Béry-Debeire D (1993) Atlas des Mammifères sauvages de Lorraine. Groupe d'Etude des Mammifères de Lorraine. Nancy, pp.153
- Selge S, Fischer A, van der Wal R (2011) Public and professional views on invasive non-native species - A qualitative social scientific investigation. *Biological Conservation* 144:3089-3097
- Setoguchi M (1990) Food habits of red-bellied tree squirrels on a small island in Japan. *Journal of Mammalogy* 71:570-578
- Setoguchi M (1991) Nest-site selection and nest-building behavior of red-bellied tree squirrels on Tomogashima island, Japan. *Journal of Mammalogy* 72:163-170
- Shar S, Lkhagvasuren D, Bertolino S, Henttonen H, Kryštufek B, Meinig H (2008) *Sciurus vulgaris*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. www.iucnredlist.org.
- Shine C, Kettunen M, Genovesi P, Essl F, Gollasch S, Rabitsch W, Scalera R, Starfinger U, Brink Pt (2010) Assessment to support continued development of the EU Strategy to combat invasive alien species Final Report for the European Commission. Institute for European Environmental Policy (IEEP), Brussels, Belgium
- Shinozaki Y, Shiibashi T, Yoshizawa K, Murata K, Kimura J, Maruyama S, Hayama Y, Yoshida H, Nogami S (2004) Ectoparasites of the Pallas squirrel, *Callosciurus erythraeus*, introduced to Japan. *Medical and Veterinary Entomology* 18: 61-63
- Shorten M (ed) (1954) Squirrels. London, pp.212
- Shuttleworth CM (1996) The effects of supplemental feeding on the red squirrel (*Sciurus vulgaris*). University of London, United Kingdom, Ph.D. dissertation, London, 408 pp
- Sidorowicz J (1971) Problems of subspecific taxonomy of squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in the Palaearctic. *Zoologischer Anzeiger* 187:123-142

- Simberloff D (1995) Why do introduced species appear to devastate islands more than mainland areas? *Pacific Science* 49:87-97
- Simberloff D (2003a) Confronting introduced species: a form of xenophobia? *Biological Invasions* 5:179-192
- Simberloff D (2003b) How much information on population biology is needed to manage introduced species? *Conservation Biology* 17:83-92
- Simberloff D (2009) The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40:81-102
- Simberloff D, Martin J-L, Genovesi P, Maris V, Wardle DA, Aronson J, Courchamp F, Galil B, García-Berthou E, Pascal M, Pyšek P, Sousa R, Tabacchi E, Vilà M (2012) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in ecology & evolution*. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Simberloff D, Von Holle B (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1:21-32
- Sirugue D (1995) Les mammifères sauvages du Morvan. Parc naturel régional du Morvan.
- Steele MA, Koprowski JL (2001) North America tree squirrels. Smithsonian Institution Press, Washington and London, pp.224
- Strayer DL, Eviner VT, Jeschke JM, Pace ML (2006) Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 21:645-651
- Stuyck J Pallas's squirrel *Callosciurus erythraeus* introduced in Belgium. In: 7th European Vertebrate Pest Management Conference, National veterinary school of Lyon, Marcy l'Etoile, France, 8-12 September 2009 2009.
- Stuyck J, Baert K, Breyne P, Adriaens T (2009) Invasion history and control of *Callosciurus erythraeus* in Dadizele, Belgium. In: Segers H, Branquart E (eds) Science Facing Aliens. *Proceedings of a Scientific Meeting on Invasive Alien Species, Brussel, May 11th 2009, Belgium*:42
- Tamura N (2004) Effects of habitat mosaic on home range size of the Japanese squirrel, *Sciurus lis*. *Mammal Study* 29:9-14
- Tamura N (2012) Datasheet on *Callosciurus erythraeus*. CABI, Wallingford, UK. <http://www.cabi.org/isc>.
- Tamura N, Hayashi F, Miyashita K (1988) Dominance hierarchy and mating behavior of the formosan squirrel, *Callosciurus erythraeus taiwanensis*. *Journal of Mammalogy* 69:320-331
- Tamura N, Hayashi F, Miyashita K (1989) Spacing and kinship in the Formosan squirrel living in different habitats. *Oecologia* 79:344-352
- Tamura N, Nakane M, Satou S, Hayashi F (1987) Home range size of the Formosan squirrel, *Callosciurus erythraeus taiwanensis*, estimated by radio tracking. *Journal of the Mammalogical Society Japan* 12:69-72
- Tamura N, Ohara S (2005) Chemical components of hardwood barks stripped by the alien squirrel *Callosciurus erythraeus* in Japan. *Journal of Forest Research* 10:429-433
- Tamura N, Terauchi M (1994) Variation in body weight among three populations of the Formosan squirrel *Callosciurus erythraeus taiwanensis*. *Journal of the Mammalogical Society of Japan* 19:101-111
- Tamura N, Yong H-S (1993) Vocalizations in response to predators in three species of Malaysian *Callosciurus* (*Sciuridae*). *Journal of Mammalogy* 74:703-714
- Tattoni C, Preatoni DG, Lurz PWW, Rushton SP, Tosi G, Bertolino S, Martinoli A, Wauters LA (2006) Modelling the expansion of a grey squirrel population: implications for squirrel control. *Biological Invasions* 8:1605-1619
- Tattoni C, Preatoni DG, Lurz PWW, Rushton SP, Tosi G, Bertolino S, Wauters LA (2005a) Using GRASS and spatial explicit population dynamics modelling as a conservation tool to manage grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Northern Italy. *International Journal of Geoinformatics* 1:71-77
- Tattoni C, Preatoni DG, Martinoli A, Bertolino S, Wauters LA (2005b) Application of modelling techniques to manage a population of grey squirrels (*sciurus carolinensis*) in Lombardy,

- northern Italy, and analysis of parameters estimates used in simulations. *Hystrix Italian Journal of Mammalogy* 16:99-112
- Teangana DÓ, Reilly S, Montgomery WI, Rochford J (2000) Distribution and status of the Red Squirrel (*Sciurus vulgaris*) and Grey Squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Ireland. *Mammal Review* 30:45-56
- Templeton AR (ed) (2006) Population genetics and microevolutionary theory. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey. doi:<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/0470047356.fmatter/pdf>
- Thorington RW, Ferrell K (2006) Squirrels: the animal answer guide. Baltimore: Johns Hopkins University Press, pp.208
- Tompkins DM, Greenman JV, Robertson PA, Hudson PJ (2000) The role of shared parasites in the exclusion of wildlife hosts: *Heterakis gallinarum* in the ring-necked pheasant and the grey partridge. *Journal of Animal Ecology* 69:829-840
- Tompkins DM, Poulin R, Allen RB, Lee WG (2006) Parasites and biological invasions. In: Biological invasions in New Zealand, vol 186. Ecological Studies. Springer Berlin Heidelberg, pp 67-84
- Tompkins DM, Sainsbury AW, Nettleton P, Buxton D, Gurnell J (2002) Parapoxvirus causes a deleterious disease in red squirrels associated with UK population declines. *Proceedings of the Royal Society of London* 269:529-533
- Tompkins DM, White AR, Boots M (2003) Ecological replacement of native red squirrels by invasive greys driven by disease. *Ecology Letters* 6:189-196
- Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, McKenzie VJ, Kuris AM (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421:628-630
- Travis JMJ (2003) Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of the Royal Society of London* 270:467-473
- Trizio I, Crestanello B, Galbusera P, Wauters LA, Tosi G, Matthysen E, Hauffe HC (2005) Geographical distance and physical barriers shape the genetic structure of Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in the Italian Alps. *Molecular Ecology* 14:469-481
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* 8:857-874
- Turner MG, Arthaud GJ, Engstrom RT, Hejl SJ, Liu J, Loeb S, McKelvey K (1995) Usefulness of spatially explicit population models in land management. *Ecological Applications* 5:12-16
- Udagawa T (1954) Behaviour of the Formosan squirrel on Izu Oshima Island and some methods of extermination. *Bulletin of the Governmental Forest Experiment Station* 67:93-102, (In Japanese, English summary)
- UNFPA (2011a) State of the world population 2011. People and possibilities in a world of 7 billion. doi:<http://foweb.unfpa.org/SWP2011/reports/EN-SWOP2011-FINAL.pdf>
- UNFPA (2011b) State of the world population 2011. People and possibilities in a world of 7 billion <http://foweb.unfpa.org/SWP2011/reports/EN-SWOP2011-FINAL.pdf>.
- Valery L, Fritz H, Lefeuvre JC, Simberloff D (2008) In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions* 10:1345-1351
- Valery L, Fritz H, Lefeuvre JC, Simberloff D (2009) Invasive species can also be native. *Trends in Ecology & Evolution* 24:585-585
- Van Apeldoorn RC, Celada C, Nieuwenhuizen W (1994) Distribution and dynamics of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in a landscape with fragmented habitat. *Landscape Ecology* 9:227-235
- Vanhaute E, Paping R, Grada CO (2006) The European subsistence crisis of 1845-1850: a comparative perspective *IEHC Helsinki Session 123*
- Verbeylen G (2002) Asian chipmunks in De Panne (Belgium): is a population explosion likely? In: Peeters M, Goethem JLV (eds) Proceedings of the symposium 'Status and trends of the Belgian fauna with a particular emphasis on alien species'. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Biologie. Brussels, Belgium, pp 239-240

- Verbeylen G, Bruyn LD, Adriaensen F, Matthysen E (2003a) Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology* 18:791-805
- Verbeylen G, Bruyn LD, Matthysen E (2003b) Patch occupancy, population density and dynamics in a fragmented red squirrel *Sciurus vulgaris* population. *Ecography* 26:118-128
- Verbeylen G, Wauters LA, Bruyn LD, Matthysen E (2009) Woodland fragmentation affects space use of Eurasian red squirrels. *Acta Oecologica* 35:94-103
- Verboom B, Apeldoorn Rv (1990) Effects of habitat fragmentation on the red squirrel, *Sciurus vulgaris* L. *Landscape Ecology* 4:171-176
- Vermeij GJ (1991) Anatomy of an invasion: the trans-arctic interchange. *Paleobiology* 17:281-307
- Vitousek PM (1994) Beyond global warming - ecology and global change. *Ecology* 75:1861-1876
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Rejmanek M, Westbrooks R (1997a) Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21:1-16
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo J (1997b) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499
- Voipio P (1969) Some ecological aspects of polymorphism in the red squirrel *Sciurus vulgaris* L. in northern Europe. *Oikos* 20:101-109
- Vourc'h G, Marmet J, Chassagne M, Bord S, Chapuis J-L (2007) *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus*) introduced in suburban forests in France. *Vector-borne and zoonotic diseases* 7:637-642
- Wade TG, Riitters KH, Wickham JD, Jones KB (2003) Distribution and causes of global forest fragmentation. *Conservation Ecology* 7:7
- Walter H, Avenas P (eds) (2003) L'étonnante histoire des noms de mammifères. Robert Laffont edn, pp.486
- Walther G-R, Roques A, Hulme PE, Sykes MT, Pyšek P, Kuhn I, Zobel M, Bacher S, Botta-Dukát Z, Bugmann H, Czucz B, Dauber J, Hickler T, Jarosik V, Kenis M, Klotz S, Minchin D, Moora M, Nentwig W, Ott J, Panov VE, Reineking B, Robinet C, Semchenko V, Solarz W, Thuiller W, Vilà M, Vohland K, Settele J (2009a) Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* 24:686-693
- Walther G-R, Roques A, Hulme PE, Sykes MT, Pyšek P, Kühn I, Zobel M, Bacher S, Botta-Dukat Zn, Bugmann H, Czu'cz B, Dauber J, Hickler T, Jarosik V, Kenis M, Klotz S, Minchin D, Moora M, Nentwig W, Ott J, Panov VE, Reineking B, Robinet C, Semchenko V, Solarz W, Thuiller W, Vila M, Vohland K, Settele J (2009b) Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution* 24
- Wauters LA (1997) The ecology of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in fragmented habitats: a review In: Gurnell J, Lurz P (eds) *The Conservation of Red Squirrels, Sciurus vulgaris* L. People's trust for endangered species, London, pp 5-12
- Wauters LA, Currado I, Mazzoglio PJ, Gurnell J (1997) Replacement of red squirrels by introduced grey squirrels in Italy: evidence from a distribution survey. In: Gurnell J, Lurz PWW (eds) *The Conservation of Red Squirrels, Sciurus vulgaris* L. Peoples Trust for Endangered Species. London,
- Wauters LA, Dhondt AA (1992) Spacing behaviour of red squirrels, *Sciurus vulgaris*: variation between habitats and the sexes. *Animal Behaviour* 43:297-311
- Wauters LA, Dhondt AA, De Vos R (1990) Factors affecting male mating success in red squirrels *Sciurus vulgaris*. *Ethology Ecology Evolution* 2:195-204
- Wauters LA, Dhondt AA, Knothe H, Parkin DT (1996) Fluctuating asymmetry and body size as indicators of stress in red squirrel populations in woodland fragments. *Journal of Applied Ecology* 33:735-740
- Wauters LA, Gurnell J (1999) The mechanism of replacement of red squirrels by grey squirrels: a test of the interference competition hypothesis. *Ethology* 105:1053-1071

- Wauters LA, Gurnell J, Martinoli A, Tosi G (2001a) Does interspecific competition with introduced grey squirrels affect foraging and food choice of Eurasian red squirrels? *Animal Behaviour* 61:1079-1091
- Wauters LA, Gurnell J, Martinoli A, Tosi G (2002a) Interspecific competition between native Eurasian red squirrels and alien grey squirrels: does resource partitioning occur? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52:332-341
- Wauters LA, Gurnell J, Preatoni D, Tosi G (2001b) Effects of spatial variation in food availability on spacing behaviour and demography of Eurasian red squirrels. *Ecography* 24:525-538
- Wauters LA, Hutchinson Y, Parkin DT, Dhondt AA (1994) The effects of habitat fragmentation on demography and on the loss of genetic variation in the red squirrel. *Proceedings: Biological Sciences* 255:107-111
- Wauters LA, Lens L (1995) Effects of food availability and density on red squirrel (*Sciurus Vulgaris*) reproduction. *Ecology Letters* 76:2460-2469
- Wauters LA, Lurz PWW, Gurnell J (2000) Interspecific effects of grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) on the space use and population demography of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in conifer plantations. *Ecological Research* 15:271-284
- Wauters LA, Matthysen E, Adriasen F, Tosi G (2004a) Within-sex density dependence and population dynamics of red squirrels *Sciurus vulgaris*. *Journal of Animal Ecology* 73:11-25
- Wauters LA, Preatoni D, Martinoli A, Verbeylen G, Matthysen E (2011) No sex bias in natal dispersal of Eurasian red squirrels. *Mammalian Biology* 76:369-372
- Wauters LA, Preatoni DG, Molinari A, Tosi G (2007) Radio-tracking squirrels: performance of home range density and linkage estimators with small range and sample size. *Ecological Modelling* 202:333-344
- Wauters LA, Tosi G, Gurnell J (2002b) Interspecific competition in tree squirrels: do introduced grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) deplete tree seeds hoarded by red squirrels (*S. vulgaris*)? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51:360-367
- Wauters LA, Tosi G, Gurnell J (2005) A review of the competitive effects of alien gray squirrels on behaviour, activity and habitat use of red squirrels in mixed, deciduous woodland in Italy. *Hystrix Italian Journal of Mammalogy* 16:27-40
- Wauters LA, Verbeylen G, Preatoni D, Martinoli A, Matthysen E (2010) Dispersal and habitat cuing of Eurasian red squirrels in fragmented habitats. *Population Ecology* 52:527-536
- Wauters LA, Zaninetti M, Tosi G, Bertolino S (2004b) Is coat-colour polymorphism in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.) adaptive? *Mammalia* 68:37-48
- Westphal M, Browne M, MacKinnon K, Noble I (2008) The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. *Biological Invasions* 10:391-398
- Williamson M (ed) (1996) Biological invasions. Chapman & Hall, London (UK), pp.256
- Williamson M, Fitter A (1996a) The varying success of invaders. *Ecology* 77:1661-1666
- Williamson MH, Fitter A (1996b) The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78:163-170
- Wilson DE, Reeder DEM (2005) Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA, pp.2000
- Wiltafsky H (1977) Regionale Unterschiede in der Schwanzfärbung von *Sciurus vulgaris* L., 1758. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 42:133-144
- With KA (2002) The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology* 16:1192-1203
- Wittenberg R, Cock MJW (2001) Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices. CAB International. Wallingford, Oxon, UK, pp.240
- Worton BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70:164-168
- Yo SP, Howard WE, Lin YS (1992a) Population dynamics and regulation of the Red-Bellied Tree Squirrel (*Callosciurus erythraeus*) in Japanese Fir plantations. *Bulletin Institute of Zoology, Academia Sinica* 31:89-103

Bibliographie

- Yo SP, Lin YS, Howard WE (1992b) Home range dynamics of red-bellied tree squirrels (*Callosciurus erythraeus*) in Chitou. *Bulletin Institute of Zoology, Academia Sinica* 31:199-211
- Young AM, Larson BMH (2011) Clarifying debates in invasion biology: A survey of invasion biologists. *Environmental Research* 111:893-898
- Zavaleta ES, Hobbs R, Mooney HA (2001) Maximizing the benefits of eradication: why invasive species removal should be viewed in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution* 16:454-459
- Ziska LH, Caulfield FA (2000) Rising CO₂ and pollen production of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.), a known allergy-inducing species: implications for public health. *Functional Plant Biology* 27:893-898

ARTICLES

Article 1

Répartition et habitat de l'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*) en France

Anne Dozières - Laurent Tillon - Jean-Louis Chapuis

(Publication dans les *Rendez Vous Techniques de l'Office National des Forêts*)

Répartition et habitat de l'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*) en France

Anne Dozières, Laurent Tillon, Jean-Louis Chapuis

INTRODUCTION

L'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*), Sciuridé largement réparti dans la région paléarctique, occupe la plupart de l'Europe et de l'Asie septentrionale (Corbet & Hill 1992) et fréquente ainsi une large gamme d'habitats. Pour cette espèce forestière la France est une zone particulièrement intéressante. La métropole est constituée d'une grande variété d'habitats forestiers représentant 29,2% du territoire, soit plus de 16 millions d'hectares, dans lesquels se côtoient près de 140 essences d'arbres (IFN 2010). Avant 2007 cette espèce a été relativement peu étudiée sur notre territoire, mis à part une étude en forêt de Fontainebleau qui a fait l'objet d'une thèse de doctorat (Bentata 1987). Sa répartition, décrite par Saint Girons (1973), a été précisée au début des années 1980 sous l'impulsion de la Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères (SFPEM) (Fayard 1984), puis actualisées à la fin des années 1990 lors de l'établissement de l'Atlas des mammifères d'Europe (Mitchell-Jones *et al.* 1999). Parallèlement divers inventaires ont été réalisés à des échelles locales, la Sologne (Hesse & coord.) 1976), le Morvan (Sirugue 1995), le Perche et la Vallée du Loir (Dhuicque *et al.* 1998) ; départementales (Groupe mammalogique des Deux-Sèvres 2000) ; et régionales, l'Auvergne (Brugière 1986), la Lorraine (Schwaab *et al.* 1993), la Haute et Basse Normandie (GMN 1988, 2004).

Afin de disposer d'une carte actualisée basée sur des observations récentes, le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) et l'Office National des Forêts (ONF), avec le soutien de la SFPEM, ont lancé une enquête de répartition de l'écureuil roux au printemps 2007.

Transmise aux agents de l'ONF, aux naturalistes, aux collectivités territoriales, cette enquête a été relayée par différents journaux (Botanique, Chasseur d'images...) et associations (Groupes mammalogistes, Ligue pour la Protection des Oiseaux, Noé conservation), ou sites Internet (<http://ecureuil.over-blog.net/>); elle s'adressait également à l'ensemble des personnes ayant observé un écureuil roux au cours de la période 2005-2009.

Les objectifs principaux de cette étude étaient de disposer de premiers éléments sur les caractéristiques de ses habitats en France, voire de recueillir des informations sur l'état des populations et les principales menaces auxquelles l'espèce est soumise. L'enquête visait également à caractériser les populations d'un point de vue phénotypique à travers l'étude de la distribution des morphotypes (pelages).

METHODES & RESULTATS

L'enquête se présentait sous la forme d'une fiche d'inventaire (Annexe 1) sur laquelle il était demandé aux observateurs de caractériser :

- l'habitat de la commune dans laquelle un écureuil roux avait été observé, en précisant : l'altitude, le milieu (forêt, parc urbain...), le type de forêt (feuillus, conifères ou mixte), la surface du massif et enfin les peuplements forestiers dominants ;
- l'espèce observée : la couleur du pelage, le niveau d'abondance estimée de la population (abondant, fréquent, rare) et les fluctuations d'abondance au cours des années.

Afin de disposer d'informations plus larges sur la répartition de l'écureuil roux en France, il a été également proposé aux participants de cette enquête d'indiquer uniquement la date et le lieu des observations (à l'échelle de la commune), ces informations étant transmises par courriel.

Après validation, les communes où l'espèce a été observée, ainsi que la date d'observation et le nom de l'observateur ont été saisies dans la base de l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (MNHN, http://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/61153). Les localisations d'écureuils arrivées après 2009, et jusqu'en fin 2011, ont été également intégrées dans la base de l'INPN et dans l'analyse des résultats.

1. Répartition de l'écureuil roux en France

Au total, l'enquête a conduit à la récolte de plus de 6000 réponses, dont 1600 fiches inventaires, correspondant à près de 4500 communes (Fig. 1).

D'après ces observations, l'écureuil roux occupe l'ensemble des régions françaises, la Corse exceptée, dans les différents domaines biogéographiques (alpin, atlantique, continental, méditerranéen) (INPN, 2012), avec des localisations plus nombreuses dans les massifs montagneux des Vosges, des Alpes, des Pyrénées, secondairement du Massif Central, et

localement dans certaines régions (Nord-Pas-de-Calais, Rhône-Alpes, Bretagne), ou département (Aude, Morbihan, Pas-de-Calais). Parmi les îles méditerranéennes et atlantiques, seules l'île d'Oléron et l'île aux Moines sont occupées par l'écureuil roux.

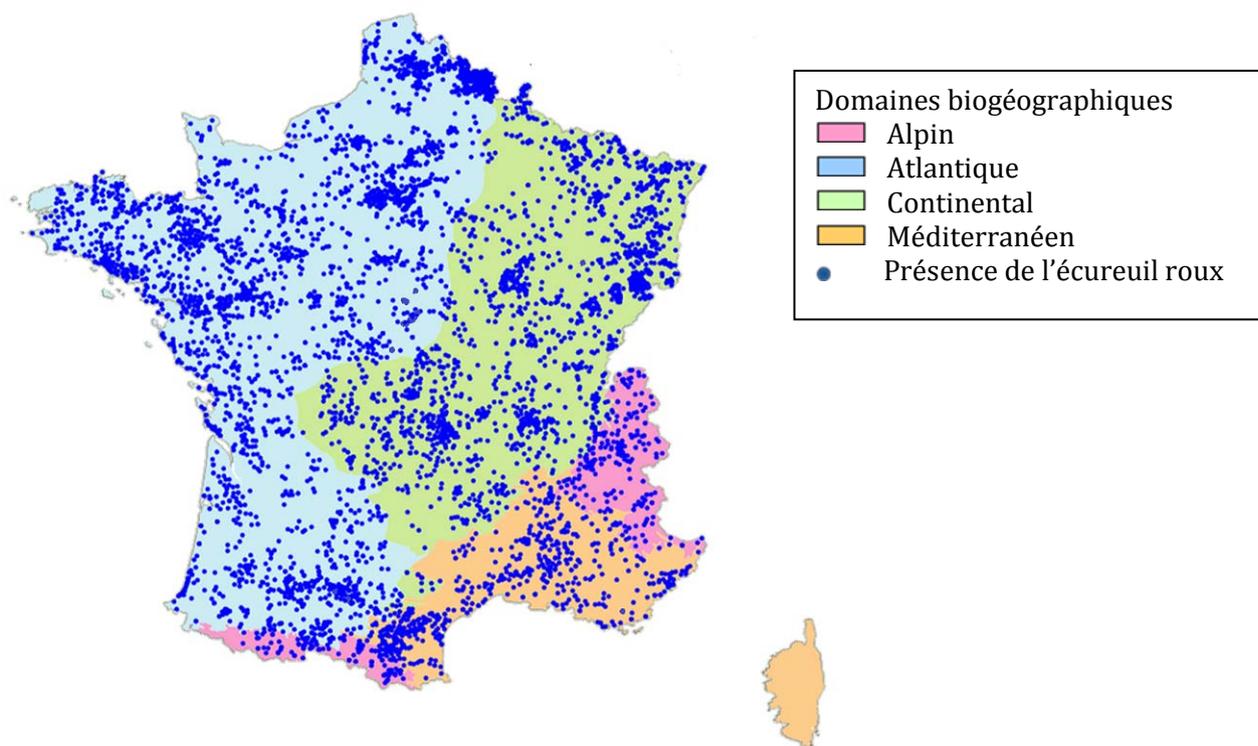


Figure 1 : Répartition de l'écureuil roux en France métropolitaine, à l'échelle communale, selon les domaines biogéographiques (période 2005-2011).

2. Variables déterminantes de l'habitat à l'échelle communale

A partir de la base de données « habitats » des communes de l'INPN, l'influence de certaines variables sur la distribution des observations d'écureuils roux a été testée : les surfaces au sein de chaque commune de terres agricoles, de zones urbanisées et de forêts et milieux semi-naturels. Pour chacune d'entre elles, afin d'analyser les affinités de cette espèce aux différents types d'occupation du sol, nous avons testé si la distribution observée des communes dans lesquelles l'écureuil a été répertorié était identique à celle attendue par un tirage aléatoire sur l'ensemble des communes du territoire (test de Kolmogorov-Smirnov). Les données de surfaces de recouvrement des différents habitats sont issues de la base de données CORINE Land Cover.

L'analyse des résultats montre un effet (Fig. 2) :

- de la présence de forêts et de milieux semi-naturels : plus leurs surfaces sont élevées, plus fréquentes sont les observations d'écureuils roux ;
- de la surface en terres agricoles : dans les communes où le pourcentage de terres agricoles est élevé, les écureuils roux sont proportionnellement peu observés ;
- des surfaces en zones urbanisées : plus les communes sont urbanisées, plus les fréquences de présence d'écureuils roux sont élevées.

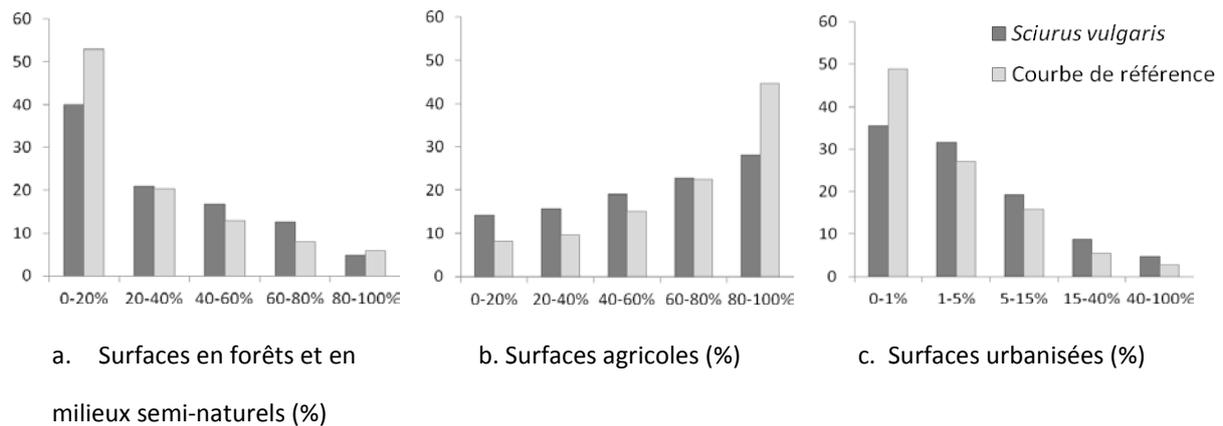


Figure 2 : Comparaison de la distribution des communes (en %) avec présence d'écureuils roux (histogramme sombre) par rapport à la distribution sur un tirage aléatoire des communes de France (histogramme clair), selon les facteurs testés : a. surface en forêts et en milieux semi naturels ; b. surfaces agricoles ; c. surfaces urbanisées (en %).

3. Caractérisation de l'habitat, du pelage et de l'abondance en écureuils roux

Une analyse plus précise de la caractérisation de l'habitat, de la répartition des pelages et de l'abondance en écureuils a pu être effectuée à partir des 1600 fiches descriptives.

3.1 Habitat

Les écureuils roux ont été observés en grande majorité en forêt (83 % des fiches) et secondairement dans les parcs et zones urbaines (17%, n=1543 fiches). Les renseignements portés sur les fiches permettent par ailleurs d'analyser : *i*) la répartition des observations d'écureuils par type de forêts (feuillus résineux, Tableau I) *ii*), à une échelle plus fine, les proportions des peuplements constitutifs des forêts dans lesquelles l'écureuil a été recensé (Fig. 3). Pour ce dernier point, 1286 fiches ont été renseignées, certaines d'entre elles faisant référence à plusieurs types de peuplements au sein d'une même unité forestière. Les proportions d'observations d'écureuils effectuées en forêts de feuillus (50%), de résineux (24%), ou en forêts mixtes (26%) (Tableau I), mises en relation avec les surfaces des

peuplements recensés par l'inventaire forestier national sur les années 2005, 2006 et 2007 (IFN 2008), montrent que les écureuils sont moins fréquents qu'attendus dans les peuplements de feuillus (50% contre 64%), et inversement sont deux fois plus fréquemment observés dans les peuplements mixtes (26% contre 13%). Pour les peuplements en résineux, les proportions issues de l'enquête sont proches de celles estimées au niveau national (24 et 23%).

Tableau I : Proportions de réponses à l'enquête par type de forêts (feuillus, résineux, mixtes), par rapport aux proportions de ces peuplements au niveau national (IFN 2008).

Essences	Proportions issues de l'enquête	Proportions nationales (IFN, 2008)
Feuillus	50%	64%
Résineux	24%	23%
Mixtes	26%	13%

Par ailleurs, il apparaît que des observations d'écureuils ont été recensées dans la quasi-totalité des peuplements forestiers, avec toutefois la prédominance de la hêtraie, la pineraie, la chênaie et la sapinière (Fig. 3). Afin de mettre en évidence une utilisation préférentielle de certains peuplements, nos résultats ont été mis en relation avec les proportions de ces types de forêts sur le territoire français métropolitain (Fig. 4).

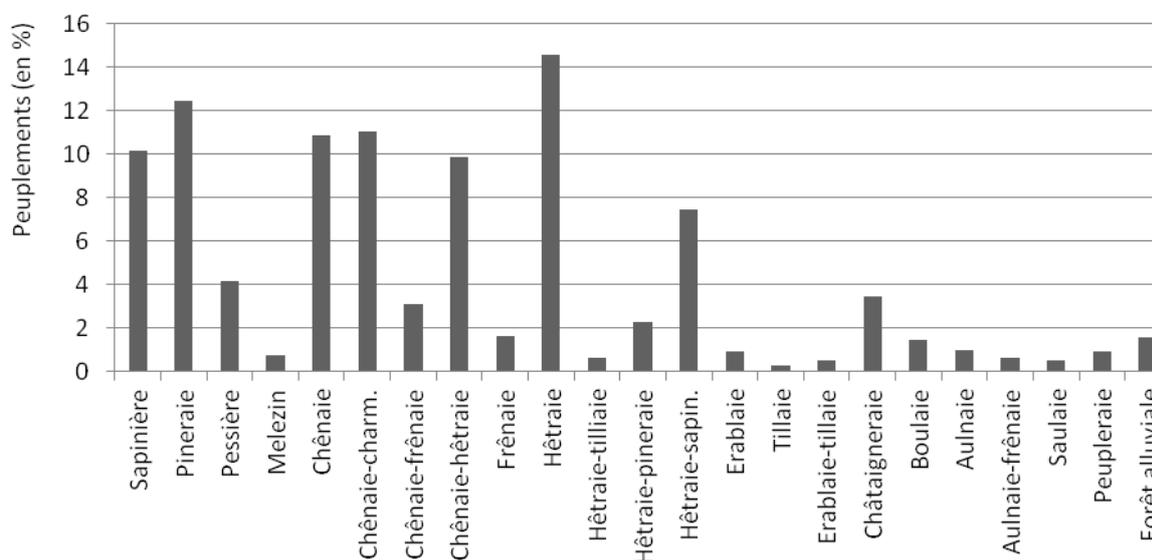


Figure 3 : Pourcentages des peuplements forestiers répertoriés dans les secteurs de présence de l'écureuil roux en France.

D'après l'enquête, les proportions de réponses obtenues par peuplement ne diffèrent pas significativement des proportions de ces mêmes peuplements calculées par l'IFN ($P=0.4$). On

note cependant que les pourcentages d'observations dans les hêtraies et les sapinières sont élevées par rapport aux proportions couvertes par ces peuplements selon l'IFN (Fig. 4).

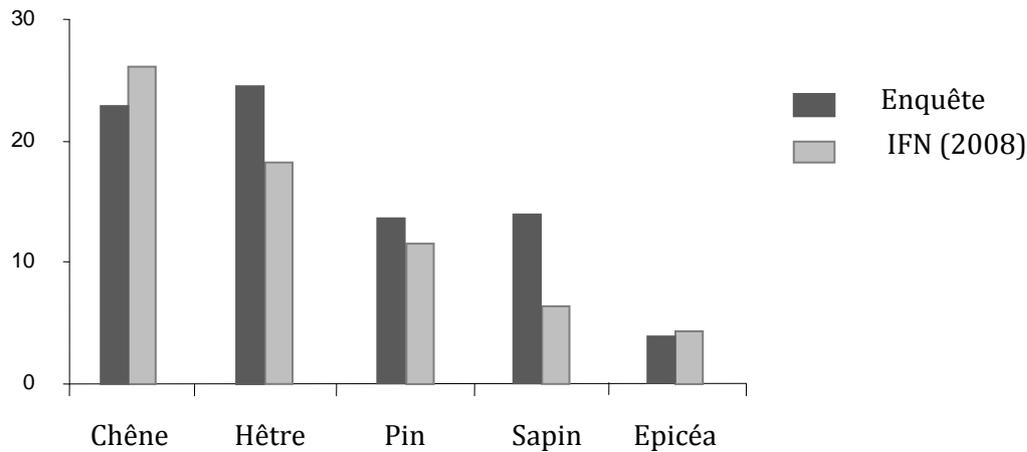


Figure 4 : Comparaison des proportions des principaux peuplements (en %) avec présence d'écureuils roux (histogramme sombre) par rapport aux proportions nationales calculées par l'IFN (2008) (histogramme clair).

3.2. Pelage et habitat

Chez l'écureuil roux, la couleur du pelage varie du roux au noir en passant par toutes les gammes. D'après l'enquête, les fréquences d'abondance de chacun des morphes dans les populations françaises (n= 1509 fiches ; 1810 observations, plusieurs morphes pouvant être observés sur une commune ; Fig. 5) montrent que le morphe roux est largement dominant (66%), suivi par le roux-noir (22%), et en moindre proportion, le roux-gris (6%) et le noir (6%).

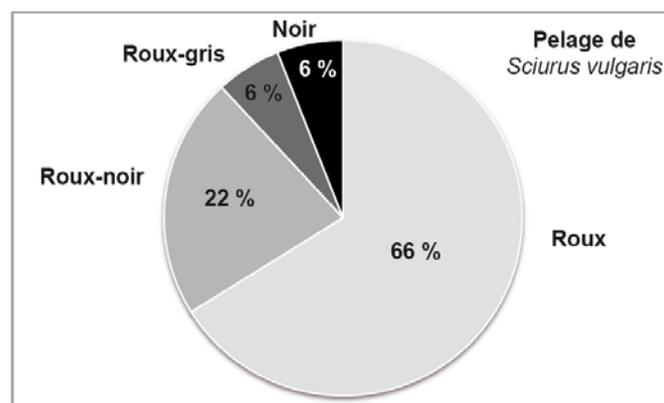


Figure 5 : Fréquences des morphes observés sur l'écureuil roux en France (n=1810 observations).

D'après ces observations (Fig. 6), les écureuils ayant un pelage noir sont présents plus fréquemment dans les forêts de résineux que dans les autres massifs boisés (GLM, $p < 0.001^{***}$). Par ailleurs, leur fréquence augmente significativement en fonction de l'altitude (GLM, $p < 0.001^{***}$).

Couleur du pelage (%)

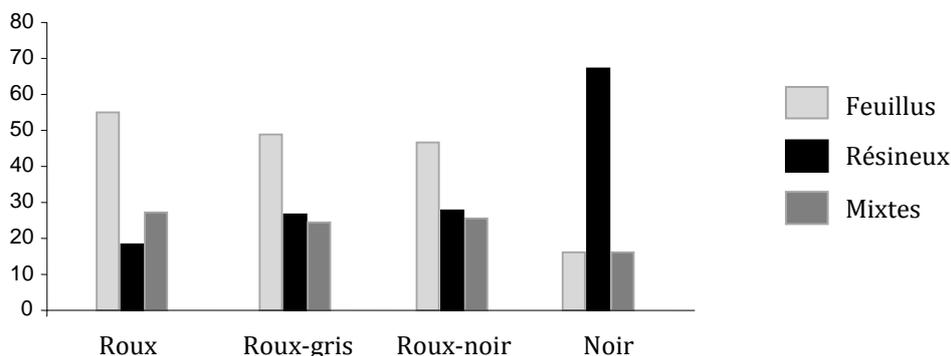


Figure 6 : Répartition des morphes du pelage de l'écureuil roux en fonction du type de peuplement forestier.

3.3 Abondance estimée

L'abondance de l'écureuil roux (évaluée dans l'enquête d'après les indices "abondant", "fréquent" ou "rare") a été renseignée sur 1256 fiches. Dans 7% des cas les observateurs estiment que l'espèce est abondante, fréquente dans 73% des relevés, et rare dans 20% des cas.

En fonction des habitats (forestiers, $n=1100$ vs urbains, $n=156$), les abondances estimées par les observateurs ne sont pas significativement différentes ($ddl=2$, $\chi^2_4=7.3$, $P=0.06$).

La fluctuation des densités, renseignée que très rarement, n'a pas pu être exploitée.

DISCUSSION

1. Participation à l'enquête

L'enquête a reçu un accueil très favorable de la part des participants, puisque les observations totalisent plus de 12% des communes du territoire français métropolitain. Le grand nombre de réponses est dû à l'implication des agents de l'ONF, et également de certaines associations, notamment les Groupes mammalogiques qui, grâce à leurs réseaux d'observateurs, ont assuré une large couverture du territoire.

L'écureuil roux présente l'avantage d'être très facilement identifiable, assurant une large accessibilité de l'enquête. En s'adressant à des professionnels comme à des particuliers, cette enquête a couvert un public varié. Outre ses objectifs initiaux, qui visaient à obtenir des informations sur la répartition et les habitats de l'écureuil roux en France, l'association du public à cette recherche a permis d'informer et de sensibiliser à la présence de cette espèce.

Ainsi des initiatives ont vu le jour, l'enquête ayant été relayée par plus de 70 communes, allant dans certains cas jusqu'à la mise en place de sites Internet permettant aux habitants de saisir leurs observations en ligne. Par ailleurs, de nombreuses lettres de personnes désireuses de contribuer à leur échelle à des actions de conservation nous ont été adressées (nourrissage, écuroducs...).

2. Répartition communale

Si les informations recueillies donnent une bonne image de la répartition de l'écureuil roux en France, l'abondance des localisations dans certains secteurs géographiques peut toutefois être mise en relation avec l'investissement des agents de l'ONF, dont la répartition n'est pas homogène sur le territoire, et avec la participation active de groupes naturalistes. Ces résultats sont de ce fait à interpréter avec précaution, car ils sont tributaires du nombre, de la distribution, et de l'implication des observateurs. En effet, dans certaines régions ou départements, le faible nombre d'observations relève plus d'un manque de réponses que de l'absence de l'espèce.

La représentativité de notre échantillon de communes est également à discuter car la probabilité d'obtenir une réponse dépend en partie du nombre d'habitants de la commune. La proportion de réponses en fonction du degré d'urbanisation de la commune illustre ce biais d'échantillonnage, avec une sous représentation des communes dont la surface urbanisée représente moins de 1%, et une surreprésentation des autres classes. Par ailleurs, il est probable que le nourrissage par le public des oiseaux, voire directement des écureuils, incite cette espèce à se rapprocher des habitations, facilitant ainsi leur observation dans les zones urbanisées.

La répartition des observations selon les surfaces en milieux naturels et forêts d'une part et en milieux agricoles d'autre part sont en accord avec les exigences écologiques de ce rongeur forestier (Lurz *et al.* 2005). En effet, les communes dont la surface en forêts et en milieux naturels représente moins de 20% de leur surface totale ont fait l'objet de moins d'observations d'écureuils. L'augmentation de ces surfaces a un effet positif sur l'observation d'écureuils jusqu'à un certain seuil (80% de la surface totale de la commune), ceci pouvant être mis en relation avec le résultat précédent concernant la surface urbanisée de la commune. A l'inverse, l'augmentation de la proportion de surface agricole a un effet négatif sur la fréquence des observations d'écureuils roux.

3. *Fiches descriptives*

La fiche descriptive, ciblant à l'origine les agents de l'ONF, a été également renseignée par un plus large public. Complexe et non adaptée à ces derniers observateurs, de nombreuses fiches nous ont été renvoyées incomplètes. En fonction des renseignements apportés, une partie seulement des observations a été retenue sur certaines d'entre elles.

3.1. *Habitat*

Les résultats de l'enquête indiquent la présence de l'écureuil roux dans une large gamme d'habitats forestiers, tant dans les domaines continental, océanique, méditerranéen et alpin, ainsi que dans des parcs urbains et dans les jardins. Ses habitats préférentiels paraissent constitués par les peuplements forestiers mixtes, feuillus-conifères, ou à dominance de conifères.

L'alimentation est un des facteurs essentiels de la dynamique des populations d'écureuils roux ; garante d'une bonne santé physique elle conditionne la reproduction et la survie de l'espèce (Wauters *et al.* 1995). Consommant des fruits d'arbres, des graines d'essences forestières, plus ponctuellement des fruits charnus, des insectes et des champignons (Moller 1983 ; Lurz *et al.* 2005), son habitat préférentiel sera constitué par des peuplements ayant une grande diversité en essences forestières. A ce titre les forêts mixtes assurent une disponibilité en ressources alimentaires plus régulière que les peuplements dominés par une essence (Lurz *et al.* 1995) ; notamment en raison d'un phénomène de forte variabilité interannuelle de production de graines chez de nombreuses espèces d'arbres (« masting ») (Kelly 1994) particulièrement chez les feuillus (Prucek *et al.* 1993). Les densités observées en forêts mixtes sont de ce fait souvent plus importantes que dans les autres types de peuplements (Gurnell 1983 ; Lurz *et al.* 1995, 1998 ; Wauter & Lens 1995).

Plusieurs études ont mis en évidence une préférence de l'écureuil roux pour les forêts abritant des conifères (Van Apeldoorn *et al.* 1994). Pour Gurnell (1987), les forêts de feuillus seraient occupées par l'écureuil roux en raison de l'absence d'espèces compétitrices de taille semblable. Ceci est conforté par les conséquences de l'introduction de l'écureuil gris (*Scirurus carolinensis*) en Grande-Bretagne, espèce associée aux peuplements de feuillus sur son aire d'origine (Kenward *et al.* 1998). Dans ces conditions, l'écureuil roux, soumis à la compétition avec un Sciuridé adapté à ce type de ressource alimentaire (Kenward *et al.* 1998b), régresse voire disparaît (Wauters *et al.* 2005). A l'inverse, l'écureuil roux parvient à

se maintenir dans le nord de l'Angleterre et en Ecosse, en relation avec la présence de plantations de conifères (Kenward 1998a).

3.2. Pelage et habitat

Les populations d'écureuils roux sont souvent polymorphes mais la proportion relative des différents morphes est variable en fonction des localités géographiques (Andera 1985 ; Lurz *et al.* 2005 ; Voipio 1970 ; Zawidzka 1958). Les populations françaises semblent fortement dominées par les morphes roux (66% des observations). Le morphe noir, est présent dans nos populations à une fréquence faible (6%). D'après Lurz *et al.* (2005), la proportion de ce type de pelage en Europe est croissante du nord-est au sud-ouest. Par ailleurs, il serait plus fréquent en zones montagneuses, où ils peuvent dans certains cas constituer le phénotype dominant (Wauters *et al.* 2004). Dans notre échantillonnage, il semble que les individus noirs soient associés aux peuplements de résineux et qu'ils soient également plus fréquents en altitude. Les peuplements de résineux étant localisés plus particulièrement dans les zones montagneuses, la part de ces deux facteurs est difficile à dissocier. Nos résultats viennent confirmer une étude menée dans les Alpes Italiennes dans laquelle ils mettaient en évidence des variations de la couleur du pelage des écureuils en fonction de la composition spécifique des habitats forestiers, la proportion de pelages noirs étant corrélée positivement à la proportion d'épicéas et de sapins (Wauters *et al.* 2004).

L'origine du « mélanisme » pourrait être la résultante d'une adaptation des animaux à leur environnement, notamment comme stratégie d'évitement des pressions de prédation. L'exemple le plus connu d'adaptation de la coloration au milieu de vie chez les mammifères est celui d'un petit rongeur *Chaetodipus intermedius* adaptant de la couleur de son pelage en fonction du substrat, leur assurant une meilleure protection contre les prédateurs (Nachman *et al.* 2003). Tel pourrait être le cas de *Sciurus vulgaris*, un pelage roux étant particulièrement discret en forêt de feuillus, notamment en période automnale et, un morphe noir, dans les peuplements de conifères (Wauters *et al.* 2004).

3.3. Abondance estimée

Les résultats de l'enquête laissent supposer qu'il n'y a pas d'effet du milieu (urbain/forêt) sur l'abondance de l'espèce. Cette question est difficile à traiter avec ce type de questionnaire, car la notion d'abondance est subjective. Elle dépend de la connaissance de l'espèce par les observateurs, de leur appréciation, de la durée et de la fréquence des observations. Cette notion est variable suivant l'espèce considérée ; pour l'écureuil roux, les

densités répertoriées dans la littérature excèdent rarement les 1,5 individus par hectare (Gurnell *et al.* 2004 ; Lurz *et al.* 1998, 2008), alors que l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*) peut présenter des densités allant de 4 à 8 individus par hectare (Bertolino 2008). Selon Gurnell (1987), la raison pour laquelle *Sciurus vulgaris* n'atteindrait que très rarement de fortes densités pourrait être mise en relation avec son passé évolutif : l'écureuil roux a évolué dans des forêts résineuses boréales où il aurait développé des formes d'organisation sociale basées sur un espacement important entre individus. Cette espèce est donc considérée comme abondante à une densité de 1,5 individus à l'hectare.

Par ailleurs, de fortes fluctuations inter annuelles de densité sont observées chez ce rongeur en relation avec les disponibilités alimentaires et les conditions climatiques (Wauters & Lens 1995). Ainsi, une faible densité à une période donnée n'est pas nécessairement le symptôme d'un mauvais état des populations ou d'un habitat défavorable. Caractériser l'état des populations nécessite un suivi sur le long terme dans des conditions standardisées, dans ses habitats les plus représentatifs.

Conclusion

L'écureuil roux, espèce protégée, est fréquent sur l'ensemble du territoire français, ses exigences écologiques lui permettant de s'installer dans une large gamme d'habitats forestiers. Malgré le manque d'informations sur l'état des populations et leurs densités, il semble que les forêts de plaine ne constituent pas son habitat préférentiel, les peuplements mixtes, feuillus-conifères, étant plus favorables à l'espèce. Un autre type d'habitat, directement en relation avec les activités humaines, paraît également important pour l'espèce : les jardins et certains parcs publics. L'abondance des ressources et les apports par le public semblent jouer un rôle positif dans la dynamique de la population du rongeur, contrebalancé par une augmentation de la prédation, en particulier par les chats et chiens domestiques (Bertolino *et al.* 2011), et par une forte mortalité des individus par collision sur le réseau routier (Shuttleworth *et al.* 2001).

Depuis mi mars 2012, une nouvelle enquête de répartition « ecureuils.mnhn.fr » assure la continuité des travaux entrepris en 2007. Ce site, destiné à préciser la répartition des sciuridés installés en France (écureuil roux, écureuil à ventre rouge et tamia de Sibérie), vise plus particulièrement à analyser l'une des causes à venir de la régression potentielle de l'écureuil roux en France, l'installation et le développement de Sciuridés exotiques en l'absence de mesure de prévention.

Remerciements

Nous remercions tous les participants à cette enquête, en particulier les agents de l'ONF, les associations naturalistes, ainsi que la Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères et divers autres associations qui ont relayé cette enquête. Merci également à Benoit Pisanu, Olivier Gargominy et Charlotte Recapet, pour leur aide dans la saisie et le traitement des données. Ces travaux ont bénéficié du soutien financier de l'Office National des Forêts et du Ministère en charge de l'écologie (MEDDTL).

Bibliographie

Andera, M. 1985. Geographical distribution of the colour phases of the red squirrel in Bohemia and Moravia (Mammalia: *Sciuridae*). *Vestnik Ceskoslovenske Spolecnosti Zoologicke* 49:1-5.

Anonyme 2008. La Forêt française en 2005-2006-2007. Rapport d'activité 2008 de l'inventaire forestier national. Pp 52-57.

Bentata, V. 1987. Etude préliminaire sur la biologie de la population des écureuils (*Sciurus vulgaris* Linné 1758) dans le massif forestier de Fontainebleau. Thèse de 3^e cycle : Zoologie :Paris VII. 156p.

Bertolino, S. 2008. Introduction of the American grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Europe: a case study in biological invasion. *Current science* 95:903-906.

Bertolino, S., & P.W.W. Lurz. 2011. *Callosciurus* squirrels: worldwide introductions, ecological impacts and recommendations to prevent the establishment of new invasive populations. *Mammal Review*. DOI: 10.1111/j.1365-2907.2011.00204.x.

Brugière, D. C. (Ed.). 1986. Atlas de répartition des mammifères dans l'Allier, l'Aveyron, le Cantal, la Haute-Loire, la Lozère et le Puy-de-Dôme. Centre Ornithologique Auvergne, Clermont-Ferrand.

Corbet, G. B., & J. E. Hill 1992. The mammals of the Indomalayan region: a systematic review. Natural history museum publications, Oxford University Press.

Dhuicque, V., C. Rideau, et al. 1998. Les mammifères sauvages du Perche et de la Vallée du Loir. Perche Nature, Mondoubleau.

Fayard, A. (Ed.) 1984. Atlas des mammifères sauvages de France. SFEPM. Paris.

Gurnell, J. 1983. Squirrel numbers and the abundance of tree seeds. *Mammal Review* 13:133-148.

Gurnell, J. 1987. The natural History of squirrels. Christopher Helm, London.

Gurnell, J., P.W.W. Lurz, M. D. F. Shirley, S. Cartmel, P. J. Garson, L. Magris, & J. Steele. 2004. Monitoring red squirrels *Sciurus vulgaris* and grey squirrels *Sciurus carolinensis* in Britain. *Mammal Review* 34:51-74.

- Hesse, J. *et al.* (Eds) 1976. Mammifères de Sologne. Institut international d’Ethnoscience. Paris.
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution* 9:465–470.
- Kenward, R. E., K. H. Hodder, R. J. Rose, C. A. Walls, T. Parish, J. L. Holm, P. A. Morris, S. S. Walls, & F. I. Doyle. 1998a. Comparative demography of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) and grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) in deciduous and conifer woodland. *Journal of Zoology*, London 244: 7-21.
- Kenward, R. E., & K. H. Hodder. 1998b. Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) released in conifer woodland: the effects of source habitat, predation and interactions with grey squirrels (*Sciurus carolinensis*). *Journal of Zoology*, London 244:23-32.
- Lurz, P. W. W., P. J. Garson, & S. P. Rushton. 1995. The ecology of squirrels in spruce dominated plantations: implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 79:79-90.
- Lurz, P. W. W., P. J. Garson, & J. F. Ogilvie. 1998. Conifer species mixtures, cone crops and red squirrel conservation. *Forestry* 71:67-71.
- Lurz, P., M. Shirley, & N. Geddes. 2008. Monitoring low density populations: a perspective on what level of population decline we can truly detect. *Animal Biodiversity and Conservation* 31:29-39.
- Lurz, P. W. W., J. Gurnell, & L. Magris. 2005. *Sciurus vulgaris*. *Mammalian species* 769:1-10.
- Mitchell-Jones, A. J. *et al.* 1999. The atlas of European mammals. Academic Press, London.
- Moller, H. 1983. Foods foraging behaviour of Red (*Sciurus vulgaris*) and Grey (*Sciurus carolinensis*) squirrels. *Mammal Review* 13:81-98.
- Nachman, M. W., H. E. Hoekstra, & S. L. D’Agostino. 2003. The genetic basis of adaptive melanism in pocket mice. *PNAS* 100:5268 –5273.
- Prucek, Z., W. Jedrzejewski, B. Jedrzejewska, & M. Prucek. 1993. Rodent population dynamics in primeval deciduous forest (Bialowieza National Park) in relation to weather, seed crop and predation. *Acta Theriologica* 38: 199-232.
- Saint Girons, M.-C. 1973. Les mammifères de France et du Benelux (faune marine exceptée). Doin, Paris.
- Schwaab, F., J.-P. Briot, *et al.* (Eds), 1993. Atlas des Mammifères sauvages de Lorraine. Groupe d’Etude des Mammifères de Lorraine. Nancy.
- Shar, S., D. Lkhagvasuren, S. Bertolino, H. Henttonen, , B. Kryštufek, & H. Meinig, 2011. *Sciurus vulgaris*. The IUCN red List of threatened species, <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/20025/0>.

- Shuttleworth, C. M. 2001. Traffic related mortality in a red squirrel (*Sciurus vulgaris*) population receiving supplemental feeding. *Urban Ecosystems* 5:109-118.
- Sirugue, D. 1995. Les mammifères sauvages du Morvan. Parc naturel régional du Morvan.
- Van Apeldoorn, R. C., C. Celada, & W. Nieuwenhuizen. 1994. Distribution and dynamics of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in a landscape with fragmented habitat. *Landscape Ecology* 9:227-235.
- Voipio, P. 1970. Polymorphism and regional differentiation in the red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Annales Zoologica Fenici* 7: 210–215.
- Wauters, L. A., & L. Lens. 1995. Effects of food availability and density on red squirrel (*Sciurus Vulgaris*) reproduction. *Ecology Letters* 76:2460-2469.
- Wauters, L. A., J. Suhonen, & A. A. Dhondt. 1995. Fitness consequences of hoarding in the Eurasian red squirrel. *Proceedings of the Royal Society of London* 262:277-281.
- Wauters, L. A., G. Tosi, & J. Gurnell. 2005. A review of the competitive effects of alien gray squirrels on behaviour, activity and habitat use of red squirrels in mixed, deciduous woodland in Italy. *Hystrix Italian Journal of Mammalogy* 16:27-40.
- Wauters, L. A., M. Zaninetti, G. Tosi, and S. Bertolino. 2004. Is coat-colour polymorphism in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.) adaptive? *Mammalia* 68:37-48.
- Zawidzka, E. 1958. Geographical distribution of the dark phase of the squirrel (*Sciurus vulgaris fuscoater* Altum) in Poland. *Acta Theriologica* 2:159–174.



Enquête 2007

Répartition de l'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*) en France



Nom et adresse de l'informateur		Date :
Tél :		Email :

Au cours de ces deux dernières années, avez-vous noté la présence de l'Ecureuil roux dans les communes que vous fréquentez régulièrement ?

Oui Non

• **Si non**, renvoyer néanmoins cette fiche (par courrier ou par email) en notant les communes que vous connaissez bien et dans lesquelles vous n'avez pas observé d'écureuil roux au cours de ces dernières années. Indiquer ci-dessous ou sur un document séparés, cette ou ces commune(s) (en précisant le département), et les raisons qui semblent expliquer l'absence de ce rongeur forestier (par exemple : absence de bois, de bosquets ; petits massifs boisés isolés ...).

• **Si oui** (remplir une fiche par commune)

Commune : Département :

Superficie boisée (environ) : Altitude : montagne : mini :

maxi :

Forêt domaniale Forêt privée Parc urbain-périrubain Autre :

Type de forêt (en pourcentages) ?

• Forêt de feuillus • Forêt de résineux • Forêt mixte (feuillus-résineux)

• Essences dominantes :

Types de groupements dominants (à cocher en fonction de vos connaissances)

- | | | | |
|---|--|--|--|
| <input type="checkbox"/> Sapinière | <input type="checkbox"/> Chênaie-frênaie | <input type="checkbox"/> Châtaigneraie | <input type="checkbox"/> Forêt alluviale |
| <input type="checkbox"/> Pinède | <input type="checkbox"/> Hêtraie | <input type="checkbox"/> Tillaie | <input type="checkbox"/> Aulnaie |
| <input type="checkbox"/> Pîneraie | <input type="checkbox"/> Hêtraie-sapinière | <input type="checkbox"/> Erablaie | <input type="checkbox"/> Aulnaie-frênaie |
| <input type="checkbox"/> Chênaie | <input type="checkbox"/> Hêtraie à tilleul | <input type="checkbox"/> Erablaie -tillaie | <input type="checkbox"/> Saulaie |
| <input type="checkbox"/> Chênaie-charmaie | <input type="checkbox"/> Hêtraie-pîneraie | <input type="checkbox"/> Boulaie | <input type="checkbox"/> |
| <input type="checkbox"/> Chênaie-hêtraie | <input type="checkbox"/> Frênaie | <input type="checkbox"/> Peupleraie | <input type="checkbox"/> |

Fiche à renvoyer avant fin décembre 2007

soit par email : chapuis@mnhn.fr ou laurent.tillon@onf.fr (en précisant l'objet),

soit par courrier : L. Tillon, ONF, 6 av. de Saint Mandé, 75570 Paris Cedex 12 ou

J.L. Chapuis, MNHN, Dépt EGB, CP 53, 61 rue Buffon, 75005 Paris

- L'écureuil est-il abondant ? fréquent ? rare ?

- Quelle est la couleur dominante de son pelage ?

roux roux-gris roux-noir noir

(éventuellement, en quelles proportions pour la population)

- Son effectif fluctue-t-il selon les années ? Oui Non Ne sais pas

Si oui, en 2007, l'espèce est-elle abondante ? fréquente ? rare ?

- abondante, mais localisée ?
- abondante sur l'ensemble du massif ?
- rare et très localisée ?
- rare et répartie de façon homogène ?

Pouvez-vous préciser, au cours de ces cinq dernières années, celle à laquelle l'espèce était abondante dans la commune concernée ?

- Si l'effectif de la population est en nette régression, quels sont, selon vous, les principaux facteurs entraînant sa raréfaction (augmentation du réseau routier, fragmentation de l'habitat, maladie...)?

-
-

- Si au contraire l'effectif est en nette progression, en connaissez-vous les raisons ?

-

Observations diverses (par exemple : présence d'autres espèces d'écureuils : tamia de Sibérie, écureuil à ventre rouge, écureuil gris d'Amérique ; ou point qui vous paraît important, comme l'altitude maximale à laquelle vous avez vu un écureuil roux si vous êtes en zone de montage...).

Quelques critères de reconnaissance :

	Ecureuil roux	Ecureuil gris	Ecureuil à ventre rouge
Poids	203-385 g (Saint-Girons, 1973)	300-710 g (Koprowski, 1994)	340-460 g (Jouanin, 1992)
Pelage du dos, des flancs et du ventre	Dos et flancs roux , roux-gris, marron avec un peu de gris, à marron foncé selon les individus. Tête au pelage uniforme. Forme mélanique rare. Ventre blanc, du cou aux organes génitaux, avec extension sur le début seulement des pattes antérieures et postérieures.	Dos et flancs gris-agouti . Sur les flancs, bande agouti séparant les flancs du ventre ; poils de couleur agouti sur les pattes, autour des yeux. Forme mélanique assez fréquente. Ventre blanc, beige, du museau à l'anus, et sous les pattes antérieures et postérieures	Brun-olive uniforme. Ventre roux-acajou du cou aux organes génitaux, et sous les pattes antérieures et postérieures.
Queue :			
- Longueur	150-205 mm (Lurz et al., 2005).	150-250 mm (Koprowski, 1994).	163-193 mm (Jouanin, 1992).
- Couleur	Uniforme : roux, marron foncé à noir selon les individus	Gris-noir, parsemée de brun.	Brun-olive, gris à l'extrémité, légèrement annelée
Oreille	Pinceaux en automne et en hiver	Pas de pinceaux, poils courts	Pas de pinceaux, poils courts



Tamias de Sibérie
(*Tamias sibiricus*)



Ecureuil gris
(*Sciurus carolinensis*)



Ecureuil à ventre rouge
(*Callosciurus erythraeus*)

Article 2

**Genetic structure of the French red squirrel populations:
implication for conservation**

Anne Dozières - Jean-Louis Chapuis - Sophie Thibault - Emmanuelle Baudry

2012

PloS ONE

Genetic Structure of the French Red Squirrel Populations: Implication for Conservation

Anne Dozières^{1*}, Jean-Louis Chapuis¹, Sophie Thibault², Emmanuelle Baudry²

1 Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Ecologie et Gestion de La Biodiversité, UMR 7204 Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations, MNHN-CNRS-P6, Paris, France, **2** Université Paris-Sud, Laboratoire Ecologie, Systématique et Evolution, CNRS-UMR 8079, Orsay, France

Abstract

The decline of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in several European countries due to the introduction of the American grey squirrel (*S. carolinensis*) and the predicted arrival of the grey squirrel in France in the near future has led to the development of a preventative conservation project in this country. In this study, we conducted an extensive survey of mitochondrial DNA variation in French red squirrels using a fragment of the mitochondrial D-loop and we compared the results with previously published data from other European populations. Our main aims were: (1) to determine whether genetically differentiated populations, which could represent prioritized units for conservation purposes, were present in France and (2) to determine whether the French population, which is currently largely undisturbed, could provide information on the postglacial recolonization history of the species. We found that French D-loop haplotypes show almost no tendency to cluster by geographic origin, be it region or country, suggesting that French red squirrels have not been isolated from other populations during an evolutionarily significant period and that they do not constitute an Evolutionary Significant Unit. The French red squirrels showed strong signals of population expansion, the opposite to what is observed in most other European populations, making them of particular interest to study the postglacial expansion history of the species.

Citation: Dozières A, Chapuis J-L, Thibault S, Baudry E (2012) Genetic Structure of the French Red Squirrel Populations: Implication for Conservation. PLoS ONE 7(10): e47607. doi:10.1371/journal.pone.0047607

Editor: Dirk Steinke, Biodiversity Institute of Ontario - University of Guelph, Canada

Received: August 6, 2012; **Accepted:** September 13, 2012; **Published:** October 17, 2012

Copyright: © 2012 Dozières et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: This work was funded by the Office National des Forêts (ONF) and the French Ministère de l'Environnement. Several members of the ONF, in particular Franck Basset and Sébastien Laguet, helped to collect samples (see Acknowledgments). The French Ministère had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: dozieres@mnhn.fr

Introduction

The red squirrel *Sciurus vulgaris* is a well-known animal found in many types of coniferous, deciduous and mixed forests of Eurasia [1]. It is a very widespread species, with a range extending from the British Isles in the west throughout the Palaearctic to Hokkaido Island in the east [1,2]. The red squirrel is currently common throughout much of this range and is listed as “Least Concern” on the IUCN Red List [3]. However, it is of conservation concern in Britain, Ireland and, most recently, Italy, due to a combination of loss or fragmentation of its woodland habitat [4] and interspecific competition with the introduced North American *S. carolinensis* [5]. In these countries, the grey squirrel outcompetes the red squirrel for resources in woodlands, leading to a significant decline in native red squirrel populations, and its complete replacement over large areas in Britain [6,7,8,9].

Across its geographical range, *S. vulgaris* has been divided into numerous subspecies primarily based on coat color and morphological variation. The number of these subspecies varies according to the authors: more than 40 have been described by Corbet [10], but the number has been reduced to 17 by Sidorowicz [11]. However, these classifications based on phenotypic variation do not necessarily reflect phylogeography since the observed morphological differences may represent adaptations to local environmental conditions [1]. Recently, a major phylogeographical study by Grill *et al.* [12] has investigated the large scale genetic

variation of *S. vulgaris* in its European range by analyzing a sample of 236 individuals from 15 European countries with mitochondrial and microsatellite nuclear markers. While microsatellite genotypes formed three clusters corresponding to three of the subspecies recognized by Sidorowicz [11], mtDNA haplotypes showed an almost complete lack of phylogeographical structure across Europe: only the individuals from the region of Calabria in southern Italy formed a distinct phylogroup, whereas all other European individuals clustered together to form a second unstructured phylogroup. Furthermore, the pattern of mtDNA variability among this second group suggested that a rapid demographic expansion occurred. This genetic structure possibly reflects the evolutionary history of the species during the last glacial maximum. Red squirrels are extremely arboreal and their distribution is closely linked to the distribution of woodland habitat [1]. During Pleistocene glaciations events, deciduous forests were confined into refuges in the Mediterranean peninsula. Forest living species, like red squirrels, have therefore been confined to these regions before recolonizing Europe during the post-glacial reforestation [13]. These forced colonization movements had genetic consequences that affect the present genetic structure of the populations [14].

The red squirrel genetic diversity has also been studied at a finer geographic scale in small isolated populations in Belgium [15], and in Great Britain and north Italy, where *S. vulgaris* populations are threatened by the American grey squirrel [16,17,18,19,20]. In

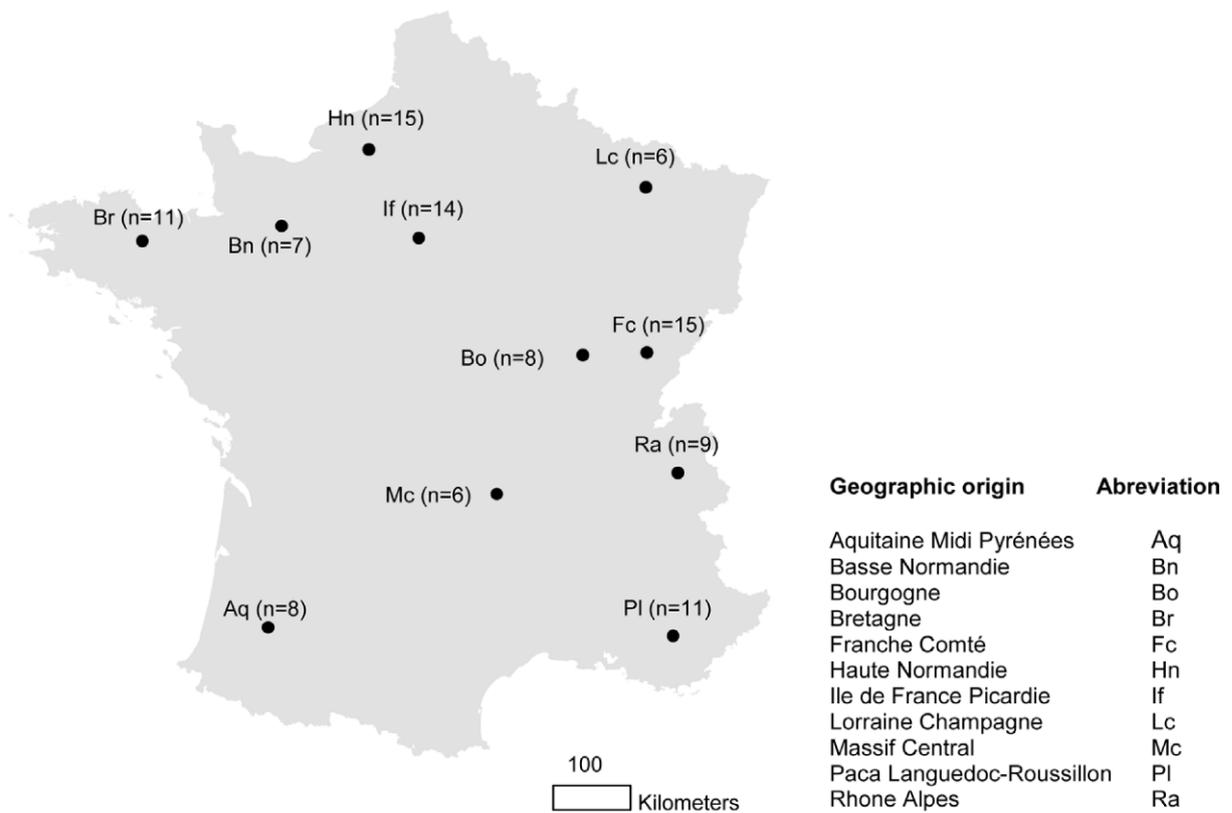


Figure 1. Sampling localities of *Sciurus vulgaris* in France. Locations of the centroide of our sampling sites are indicated in black points, *n* indicates the number of specimens analysed in each locality. doi:10.1371/journal.pone.0047607.g001

France, even if predictive models suggest that *S. Carolinensis* will arrive from Italy in the coming decades [21], it has not been observed yet in the country. In this context, the study of French red squirrel is of particular interest. First, a genetic structure study of populations will allow determining whether several Evolution-

arily Significant Units (ESUs) are present in France. One of the possible criterions for qualification as an ESU is that a population must show genetic differentiation from other populations at neutral markers, caused by past restriction of gene flow [22]. Identifying such genetically differentiated populations can then be

Table 1. Summary Statistics of molecular variation and neutrality tests in nine *S. vulgaris* European populations.

Country	Sample size	Haplotype diversity	Nucleotide diversity (%)	Tajima's D	Fu's F _s	Source
France	110	0.976	1.919	-1.614*	-80.41***	This study
Austria	13	0.949	1.974	-0.604	-3.03	Grill <i>et al.</i> (2009)
Italy except Calabria	67	0.926	1.849	-0.88	-14.32**	Grill <i>et al.</i> (2009)
Great Britain	124	0.764	2.032	0.564	0.18	Hale <i>et al.</i> (2004)
Iberia	43	0.764	1.316	0.077	1.99	Grill <i>et al.</i> (2009); Hale <i>et al.</i> (2004)
Netherland	10	0.733	1.570	1.065	2.29	Hale <i>et al.</i> (2004)
Calabria	11	0.182	0.507	-1.896	2.87	Grill <i>et al.</i> (2009)
Sweden	13	0.154	0.488	-2.024**	3.01	Hale <i>et al.</i> (2004)

*, significant at the 0.05 level;

**, significant at the 0.01 level.

***, significant at the 0.001 level.

In order to be able to compare values between populations, the 252 pb fragment analyzed by Grill, *et al.* [11] was used for all samples. It corresponds to the positions 1-252 of the fragment analyzed in previous studies [16,17,18,19,20] and to the positions 111-362 of the fragment analyzed in the present study.

doi:10.1371/journal.pone.0047607.t001

used to define conservation priorities. If the predicted arrival of the grey squirrel results in a decline of French red squirrel populations, prior knowledge of the populations genetic structure will help to set up efficient conservation measures. In their study of European red squirrels, Grill *et al.* [12] detected no genetic differentiation of French individuals but it might well be the consequence of small sample size ($n = 6$ animals from one locality in France).

Second, to our knowledge, there are as yet no fine scale genetic studies on red squirrel genetic diversity in regions where the populations have not been disturbed by interspecific competition, habitat loss or fragmentation. In France, the grey squirrel is currently not present and the total forest area has been increasing since the middle of the 19th century [23], reaching 29% of the territory in 2009 [24], which suggests that habitat loss is not a major threat for the red squirrel in this country. Furthermore, French red squirrel populations have not been modified by translocations of individuals from other geographic areas; existing populations are the result of natural colonization process. In contrast the majority of extant populations of British *S. vulgaris* are of recent continental Europe ancestry, probably the result of translocations of individuals from continental Europe [18]. Phylogeographical characteristics of the French population should therefore reflect ancient geographical and historical events and should be useful in investigating the hypothesis of a postglacial population expansion, that what proposed in previous studies [12,20].

In this study, we examined mitochondrial DNA variation among French red squirrels and compared it with those of other European red squirrels with two objectives: to establish whether ESUs are present in France, and to determine whether French red squirrels could be used to improve our understanding of the postglacial expansion history of the species.

Materials and Methods

Sample Collection

Tissue samples from dead red squirrels originating from 11 French regions (Figure 1) were collected. Most tissues samples were obtained from animals killed by road traffic, one of the major

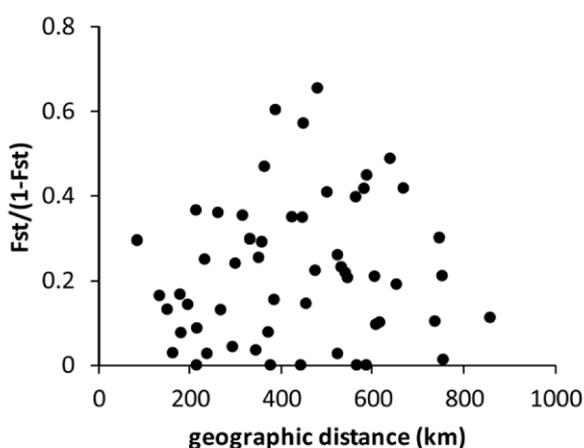


Figure 2. Mantel test of the relationships between genetic divergence and geographic distance among French haplotypes. For 110 French *Scirus vulgaris* D-loop haplotypes (516 bp fragment) from 11 regions, ($F_{ST}/(1-F_{ST})$) is plotted against the distance between the centroids of the sampling sites in kilometers (km). doi:10.1371/journal.pone.0047607.g002

mortality factors for red squirrels [25]. The specimens were mainly obtained from collaborators of the “Office National des Forêt” between 2009 and 2011. Squirrels were frozen immediately after collection in the field and then an ear biopsy was preserved in 90% ethanol until DNA extraction.

Ethics Statement

All conducted experiments complied with the current laws of France. In this study we obtained ministerial authorization to transport corpses of this protected species. This derogation was approved by the French “Comité National de Protection de la Nature” (CNP).

DNA Extraction, Amplification and Sequencing

DNA was extracted from 50 mg of tissue with a Macherey Nagel Nucleospin tissue kit, following the manufacturer’s protocol. Extracted DNA was resuspended in 100 µl elution buffer. Mitochondrial DNA variation was assayed by the amplification of a 516 bp fragment of the D-loop, matching nucleotide positions 15464–15979 of the published sequence of the complete mtDNA genome of *Scirus vulgaris* (GenBank Accession no. AJ238588). The fragment was amplified by PCR using the primers Lpro-SQL and SQR-SQR designed by Trizio *et al.* [26]. Each PCR reaction was run in a 20 µl volume containing 1 µl of DNA solution, 400 µM of each dNTP, 1.75 µM of Mg^{2+} , 1 µM of each primer and 1.25 units of Taq polymerase (Qiagen). Thermocycle conditions were 94°C for 30 s, 48°C for 30 s, and 72°C for 1 min, for a total of 35 cycles. Purified template DNA was sequenced on both strands with the PCR primers, using standard Sanger sequencing techniques. All sequences were proof read and aligned manually, generating a 516 bp alignment for 110 French red squirrels. Sequences were deposited into the GenBank database under accession numbers JX645360 to JX645469.

Analysis of Sequence Data

We used DNAsp5 to analyze sequence variations (haplotype number, estimation of nucleotide polymorphism), to calculate genetic differentiation using F_{ST} , and to perform neutrality tests. To assess past demographic history, we calculated two standard neutrality tests, Tajima’s D [27], which compares two estimators of polymorphism, and Fu’s F_S [28], which compares the observed number of haplotypes in a sample to the expected number under neutrality. In the absence of selection, population expansion is indicated by negative values of D and F_S . The significance of these two statistics tests was estimated by 10 000 coalescent simulations, using DNAsp5. The demographic history of French red squirrels was also inferred by a pairwise mismatch distribution analysis between individuals [29] computed under a population growth-decline model. Multimodal distributions are consistent with demographic stability, while population expansion generates an unimodal pattern [30].

We also used a coalescent approach to validate the patterns of demographic history revealed by the mismatch distributions [31]. We used the program FLUCTUATE from the Lamarc package [32] to test if the data fit a model of exponentially growing or stable populations, estimating the parameter $\theta = \mathcal{N}_e \mu$ (where \mathcal{N}_e is the effective population size and μ the mutation rate) and g (the exponential rate of population growth or decline relative to the neutral mutation rate) [32]. The appropriate transition: transversion ratio (estimated with MEGA5, see below) was used. Ten short MCMC simulations of 200 generations each and two long MCMC simulations of 20,000 generations each were used to explore the solution space. The probability that ‘ $g \geq 0$ ’, *i.e.* the population has undergone an expansion was determined by using

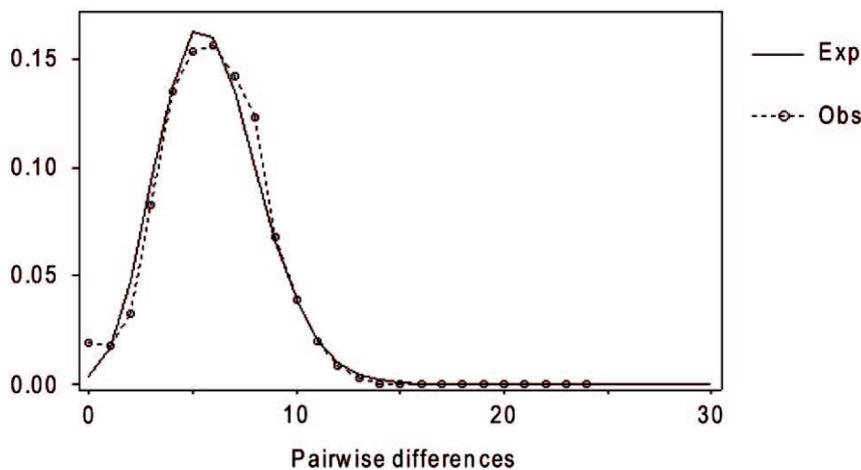


Figure 3. Mismatch distribution for the 110 French *Sciurus vulgaris* D-loop haplotypes (516 bp). The Mismatch distribution is the distribution of the number of pairwise differences among sequences. The expected distribution under a model of population expansion is given as a continuous line, and the observed distribution is given as a dashed line. doi:10.1371/journal.pone.0047607.g003

the likelihood surface produced by fluctuation. The analysis was repeated ten times and the mean and standard deviation of θ and g were calculated from the results of these ten runs.

We tested whether Slatkin's isolation-by-distance model [33] of increased genetic distance with increased geographic distance between populations is appropriate for our French red squirrels samples. The significance of the Pearson correlation coefficient between genetic differentiation and geographic distance was assessed with a Mantel test using Arlequin v. 3.11 [34].

We used the maximum likelihood method to assess the phylogenetic relationships among *S. vulgaris* haplotypes. Nucleotide sequences of red squirrels from several other European countries were downloaded from GenBank and added to our data set, generating a 252 bp D-loop alignment. To determine which model of nucleotide substitution is the most appropriate for this dataset, we used MEGA version 5 [35] to test hierarchically the effect of unequal base frequencies, different rates between transitions and transversions, different rates between all substitutions, rate variation over nucleotide sites, and presence of invariant sites. The model that best fitted the dataset was then used with MEGA 5 to reconstruct a phylogenetic tree, rooted with a sequence of the Japanese squirrel, *S. lis*, the closest relative of *S. vulgaris* [11], by maximum likelihood analysis with nearest neighbor interchange. The reliability of the tree obtained was examined using 1000 bootstrap replicates.

Finally, in order to compare genetic variability and neutrality test values for our French samples with those obtained for other European samples in previous studies, we calculated these estimators as described above but using only the 252 bp alignment. We did not include populations whose individuals were sampled from a unique location in order to be able to compare values, except for the Calabria population because of its particular interest.

Results

Sequences of a mtDNA D-loop fragment (516 bp) were successfully determined for 110 French red squirrels. This fragment encompasses the 252 bp and 395 D-loop fragments used in previous studies [12,18,20], and largely overlaps the

fragment analyzed by Barratt *et al.* [17]. They resulted in 71 different haplotypes. 57 sites were variable, among which 41 were parsimony informative and 16 singletons. Haplotype diversity in the total dataset was high (0.981 ± 0.006 for all individuals). Within population, haplotype diversity ranged from 0.752 in the Hn population to 1 in the Aq, Bo, Mc, Lc and RA population, with a mean value of 0.934. The nucleotide diversity was 0.0117 ± 0.0232 in the total dataset. Within populations, nucleotide diversity ranged from 0.0051 in the Br population to 0.0132 in the FC population, with a mean value of 0.0098.

Substantial genetic subdivision existed among the 11 populations ($F_{ST} = 0.167$; $P < 0.001$), and between the majority of pairs of populations (not shown). A mantel test performed with the Arlequin software was not significant ($P = 0.63$; Figure 2), indicating that genetic distance does not increase with geographic distance among French red squirrel populations.

Tajima's D and Fu's F_S neutrality tests had significantly negative values ($D = -1.583$; $P < 0.05$ and $F_S = -80.89$; $P < 0.0001$). The mismatch distribution of the D-loop sequences showed an unimodal distribution (Figure 3) which was almost indistinguishable from the one expected under a population growth-decline model [30].

FLUCTUATE was used to jointly estimate the parameters θ and g , it found a positive growth rate in the French squirrel population: the most likely estimates for the two parameters were $\theta = 0.696 \pm 0.045$ and $g = 402.1 \pm 14.8$. The probability that the squirrel population has not undergone expansion, *i.e.* $P(g \leq 0)$, was less than 0.01.

The model of nucleotide substitution that best fit the 252 bp alignment of 110 French squirrels and 32 European squirrels sequences was a Hasegawa-Kishino-Yano (HKY85) model [36] with rate heterogeneity among sites (gamma distribution shape parameter of 0.61) and invariant sites (0.58). This model was then used to reconstruct a phylogenetic tree by maximum likelihood analysis. The phylogeny (Figure 4) revealed that haplotypes showed almost no tendency to cluster by geographic origin, be it region or country. The individuals from Calabria in southern Italy seem to be the only lineage that differed significantly from the rest of the sample (bootstrap value of 83). All other haplotypes formed

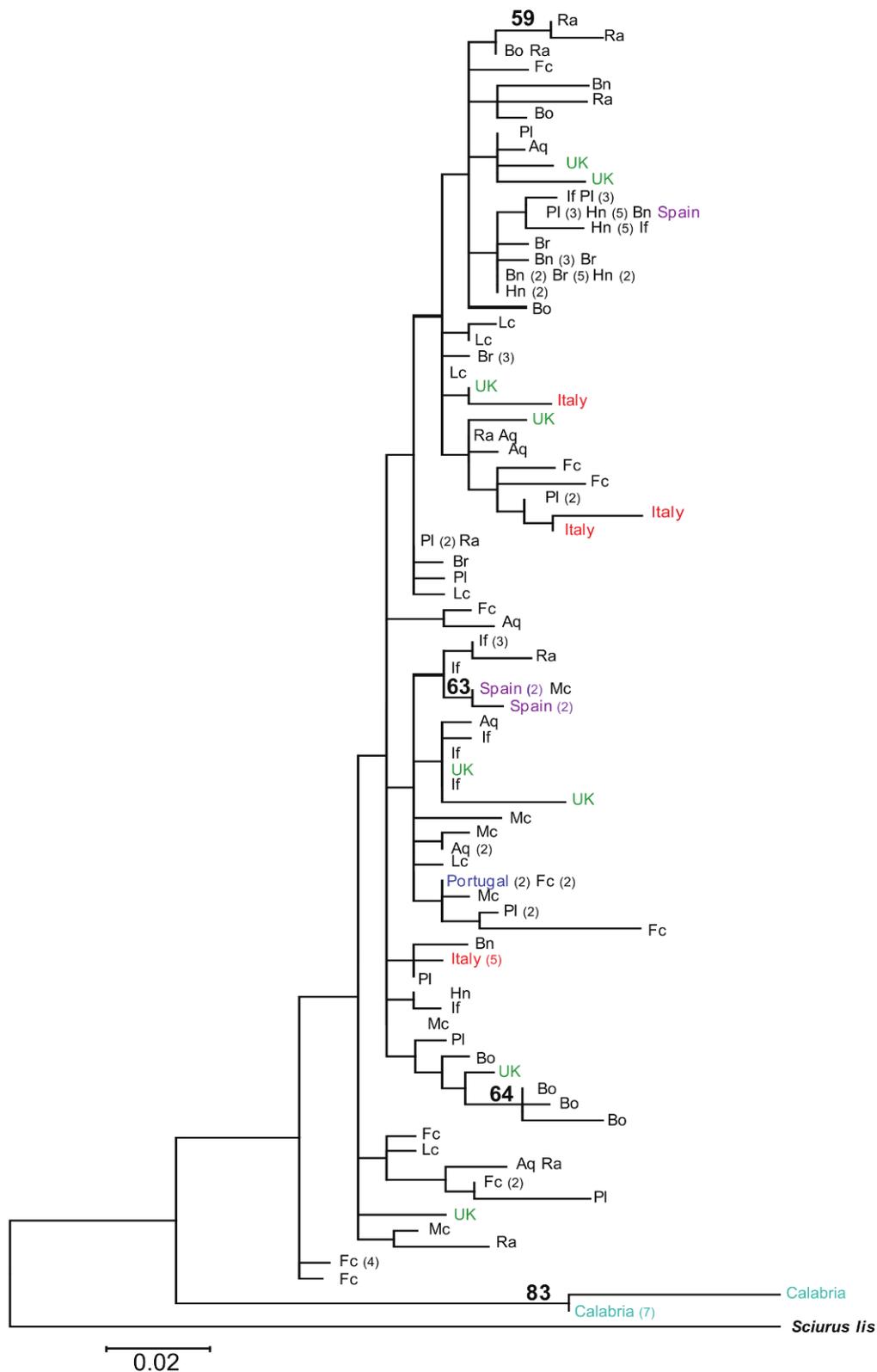


Figure 4. Maximum likelihood tree of French and European *Sciurus vulgaris* D-loop haplotypes (252 bp). Bootstrap values are shown as percentage of 1000 replicates at each node only if they are 50% or greater. The numbers of identical haplotypes per locality are indicated in brackets. Abbreviations indicate the geographical origin of French samples : Aq: Aquitaine Midi Pyrénées; Bn: Basse Normandie; Br: Bourgogne; Fc: Franche Comté; Hn : Haute Normandie; If : Ile-de-France; Lc : Lorraine Champagne; Mc : Massif Central; Pl : Paca Languedoc-Roussillon; Ra : Rhône Alpes. doi:10.1371/journal.pone.0047607.g004

a largely unresolved cluster (almost no bootstrap values above 50, Figure 4).

The comparison of the genetic variability and neutrality test values obtained in different European populations by previous studies (252 bp fragment) showed that samples from Calabria and Sweden had low levels of variation compared to samples from other countries (Table 1). Tajima's D and Fu's F_s neutrality tests are significantly negative for the French population (Table 1), as was observed when analyzing the 516 bp fragment (see above).

Discussion

We found that French D-loop haplotypes do not show any tendency to cluster by geographic origin, similar to what was described for other countries or in Europe as a whole [12,17,18]. This has two possible explanations: (1) the French populations of red squirrel are not genetically differentiated because of high levels of gene flow, or (2) the lack of geographic structure is due to a recent origin from a common refuge, as suggested by Grill *et al.* [12]. Several lines of evidence suggest that the second explanation is very likely the correct one. First, French populations show a high level of genetic differentiation, suggesting that the level of gene flow between population is currently low. This is in agreement with the known relatively low mobility of the species [37,38]. Second, the mismatch distribution of the D-loop haplotypes is markedly unimodal, which is observed when the genealogy of the sample resembles a star phylogeny, which in turn is observed during demographic expansions [30]. Third, Tajima's D and Fu's F_s neutrality tests have significantly negative values. This indicates that the French D-loop haplotypes show an excess of singletons and an excess of haplotypes, features that are observed following a demographic expansion. Finally, the coalescent simulations performed with FLUCTUATE to estimate the demographic history of the French red squirrel also demonstrated that an expansion took place. Our analysis of French red squirrel therefore strongly supports the hypothesis by Grill *et al.* [12] of a demographic expansion from a glacial refugium.

We observed a high haplotype and nucleotide diversity among French populations, in agreement with the results of previous studies (e.g. [12,17,18]). Due to their short generation times and large effective population sizes, rodents usually show a high level of genetic diversity [39]. Moreover, in the case of the red squirrel, the high observed genetic variability is also probably related to the low mobility of the species [37,38], which leads to population subdivision and can increase global genetic diversity [40]. In order to be able to compare the values obtained for different populations by different studies, summary statistics of genetic variation and neutrality tests for several European populations of red squirrel were calculated using only the 252 bp D-loop fragment analyzed by Grill *et al.* [12] (Table 1). We found that only two populations showed low levels of variation. In Calabria, 11 individuals originating from one area showed only two haplotypes that were very divergent from all other European haplotypes described so far. Grill *et al.* [12] hypothesized that this low variability in haplotypes could be the result of a continuously low population size. In Sweden, a sample of 13 individuals originating from different places distributed over the entire country showed also only two different haplotypes [18]. This

low variation can likely be explained by serial founder effects [14] during post-glacial recolonisation of the Scandinavian peninsula [18], as was recently described for Scandinavian brown bears [41]. In contrast, all other populations showed a high level of genetic variability. Surprisingly, the populations of Italy and Iberia, areas that are potential glacial refuges [42], do not present higher genetic variability than the other European populations. This may suggest that the individuals that recolonized Europe after the last glacial maximum may have come from the Balkans or from Asia, though this needs to be confirmed by genetic studies of squirrels from these parts of the distribution. Alternatively, it is possible that Europe was recolonized by squirrels originated from Italy or Iberia and that later bottlenecks reduced the genetic diversity of their populations [12]. Interestingly, the neutrality test values (Table 1) indicate that the French population of red squirrels is the only one that shows a non ambiguous signal of population expansion, with significantly negative values of both Tajima's D and Fu's F_s tests, suggesting that it is of particular interest to understand the postglacial expansion history of the species.

Another objective of our study was to establish whether the French red squirrels were genetically distinct from other European populations. As described in previous genetic studies of red squirrels [12,17,18,20], we observed an almost complete absence of geographic partitioning of haplotypes. Haplotypes found in French red squirrels were completely interspersed with those from other countries, and no grouping by region of origin was observed within French haplotypes (Figure 4). This is consistent with traditional morphological classifications under which French red squirrels are classified as *S. v. fuscoater* subspecies, together with the majority of the mainland European populations [11]. This suggests that the French red squirrel population has not been isolated from other populations during an evolutionarily significant period, and that it is not an ESU [22]. However, we also found that almost all the French populations of our sampling were significantly differentiated from each other. It is therefore possible that different French populations have different local adaptations caused by local environmental conditions, which would be of conservation interest. For example, the darker coat coloration frequently observed in mountainous regions could be adaptive [43]. Moreover, while mitochondrial DNA is very useful for detecting ancient events [44], it is not ideal for detecting more recent events. In opposite, microsatellites, with their high mutation rates, are particularly suitable to study recent events [44]. This is probably the reason why divergent results are sometimes reported between mitochondrial and microsatellite markers: for example, the Iberian squirrels were differentiated as a separate group from other European squirrels with microsatellite data but not with mtDNA [12]. It would therefore be very interesting to analyze French squirrels with microsatellites data, in order to detect possible recent isolation processes in France [45].

Acknowledgments

Many thanks to all those who helped us in collecting squirrel samples, especially Franck Basset, Sébastien Laguet, Laurent Tillon, the « Réseau mammifères de l'Office National des Forêts » and the association « Chêne ». We are grateful to Aurore Sage for her help in laboratory work. We thank Jeanne Ropars for her useful comments on the manuscript.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: AD EB J-LC. Performed the experiments: ST AD EB. Analyzed the data: EB AD. Contributed reagents/materials/analysis tools: EB ST. Wrote the paper: AD EB.

References

- Lurz PWW, Gurnell J, Magris L (2005) *Sciurus vulgaris*. Mammalian Species 769: 1–10.
- Gurnell J (1987) The natural History of squirrels. London: Christopher Helm. 201 p.
- Shar S, Lkhagvasuren D, Bertolino S, Henttonen H, Kryštufek B, et al. (2008) *Sciurus vulgaris*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. Available: www.iucnredlist.org.
- Delin AE, Andrén H (1999) Effects of habitat fragmentation on Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a forest landscape. Landscape Ecology 14: 67–72.
- Bertolino S (2008) Introduction of the American grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Europe: a case study in biological invasion. Current Science 95: 903–906.
- Gurnell J, Pepper H (1993) A critical look at conserving the British red squirrel *Sciurus vulgaris*. Mammal Review 23: 125–136.
- Wauters LA, Gurnell J (1999) The mechanism of replacement of red squirrels by grey squirrels: a test of the interference competition hypothesis. Ethology 105: 1053–1071.
- Wauters LA, Currado I, Mazzoglio PJ, Gurnell J (1997) Replacement of red squirrels by introduced grey squirrels in Italy: evidence from a distribution survey. In: Gurnell J, Lurz PWW, editors. The Conservation of Red Squirrels, *Sciurus vulgaris* L PTES. London. 79–88.
- Martinoli A, Bertolino S, G.Preatoni D, Balduzzi A, Marsan A, et al. (2010) Headcount 2010: the multiplication of the grey squirrel introduced in Italy. Hystrix It J Mamm 21: 127–136.
- Corbet GB (1978) The mammals of the palaearctic region: A taxonomic review. British Museum (Natural History) and Cornell University Press, London and Ithaca.
- Sidorowicz J (1971) Problems of subspecific taxonomy of squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in the Palaearctic. Zoologischer Anzeiger 187: 123–142.
- Grill A, Amori G, Aloise G, Lisi I, Tosi G, et al. (2009) Molecular phylogeography of European *Sciurus vulgaris*: refuge within refugia? Molecular Ecology 18: 2687–2699.
- Hewitt GM (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. Biological Journal of the Linnean Society 58: 247–276.
- Hewitt G (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature 405: 907–913.
- Wauters LA, Hutchinson Y, Parkin DT, Dhondt AA (1994) The effects of habitat fragmentation on demography and on the loss of genetic variation in the red squirrel. Proceedings: Biological Sciences 255: 107–111.
- Ogden R, Shuttleworth C, McEwing R, Cesarini S (2004) Genetic management of the red squirrel, *Sciurus vulgaris*: a practical approach to regional conservation. Conservation Genetics 6: 511–525.
- Barratt EM, Gurnell J, Malarky G, Deaville R, Bruford MW (1999) Genetic structure of fragmented populations of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in the UK. Molecular Ecology 8: 55–63.
- Hale ML, Lurz PWW, Wolff K (2004) Patterns of genetic diversity in the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.): Footprints of biogeographic history and artificial introductions. Conservation Genetics 5: 167–179.
- Hale ML, Lurz PWW, Shirley MDF, Rushton S, Fuller RM, et al. (2001) Impact of landscape management on the genetic structure of red squirrel populations. Science 293: 2246–2248.
- Finnegan LA, Edwards CJ, Rochford JM (2008) Origin of, and conservation units in, the Irish red squirrel (*Sciurus vulgaris*) population. Conservation Genetics 9: 1099–1110.
- Lurz PWW, Rushton SP, Wauters LA, Bertolino S, Currado I, et al. (2001) Predicting grey squirrel expansion in North Italy: a spatially explicit modelling approach. Landscape Ecology 16: 407–420.
- Moritz C (1994) Defining 'Evolutionarily Significant Units' for conservation. Trends in Ecology & Evolution 9: 373–375.
- Mather AS, Fairbairn J, Needle CL (1999) The course and drivers of the forest transition: the case of France. Journal of Rural Studies 15: 65–90.
- IFN (2010) Inventaire Forestier National: La forêt française: Les résultats issus des campagnes d'inventaire 2005 à 2009. 91 p.
- Shuttleworth CM (2001) Traffic related mortality in a red squirrel (*Sciurus vulgaris*) population receiving supplemental feeding. Urban Ecosystems 5: 109–118.
- Trizio I, Crestanello B, Galbusera P, Wauters LA, Tosi G, et al. (2005) Geographical distance and physical barriers shape the genetic structure of Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in the Italian Alps. Molecular Ecology 14: 469–481.
- Tajima F (1989) Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. Genetics 123: 585–595.
- Fu YX (1997) Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. Genetics 147: 915–925.
- Rogers AR, Harpending H (1992) Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. Molecular Biology and Evolution 9: 552–569.
- Slatkin M, Hudson RR (1991) Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. Genetics 129: 555–562.
- Emerson BC, Paradis E, Thebaud C (2001) Revealing demographic histories of species using DNA sequence data. Trends in Ecology & Evolution 16: 707–716.
- Kuhner M, Yamamoto J, Felsenstein J (1998) Maximum-likelihood estimation of population growth rates based on the coalescent. Genetics 149: 429–434.
- Slatkin M (1993) Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. Evolutionary Ecology 7: 264–279.
- Excoffier L, Lischer HEL (2010) Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. Molecular Ecology Resources 10: 564–567.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, et al. (2011) MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. Molecular Biology and Evolution 28: 2731–2739.
- Hasegawa M, Kishino H, Yano T (1985) Dating of human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. Journal of Molecular Evolution 22: 160–174.
- Wauters LA, Verbeylen G, Preatoni D, Martinoli A, Matthyssen E (2010) Dispersal and habitat cuing of Eurasian red squirrels in fragmented habitats. Population Ecology 52: 527–536.
- Wauters LA, Preatoni D, Martinoli A, Verbeylen G, Matthyssen E (2011) No sex bias in natal dispersal of Eurasian red squirrels. Mammalian Biology 76: 369–372.
- Li WH, Ellsworth DL, Krushkal J, Chang BHJ, Hewett-Emmett D (1996) Rates of nucleotide substitution in primates and rodents and the generation time effect hypothesis. Molecular Phylogeny and Evolution 5: 182–187.
- Charlesworth B, Charlesworth D, Barton NH (2003) The effects of genetic and geographic structure on neutral variation. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34: 99–125.
- Bray SCE, Austin JJ, Metcalf JL, Østbye K, Østbye E, et al. (2012) Ancient DNA identifies post-glacial recolonisation, not recent bottlenecks, as the primary driver of contemporary mtDNA phylogeography and diversity in Scandinavian brown bears. Diversity and Distributions. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00923.x.
- Taberlet P, Fumagalli I, Wust-Saucy A-G, Cosson J-F (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. Molecular Ecology 7: 453–464.
- Wauters LA, Zaninetti M, Tosi G, Bertolino S (2004) Is coat-colour polymorphism in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.) adaptive? Mammalia 68: 37–48.
- Templeton AR, editor (2006) Population genetics and microevolutionary theory. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons. 720 p.
- Hancock JM (1999) Microsatellites and other simple sequences: genomic context and mutational mechanisms. In: Goldstein DB, Schlötterer C, editors. Microsatellites: Evolution and Applications. Oxford: Oxford University Press. 1–9.

Article 3

Demography and space use of the Eurasian red squirrel in an urban park

Anne Dozières - Christie Le Coeur - Carole Lapeyre - Benoît Pisanu - Jean-Louis Chapuis
(En préparation pour *Biodiversity and Conservation*)

Demography and space use of the Eurasian red squirrel in an urban park

Anne Dozières¹ - Christie Le Coeur¹ – Carole Lapeyre¹ - Benoît Pisanu¹ - Jean-Louis Chapuis¹

¹ Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Ecologie et gestion de la biodiversité, UMR 7204 Conservation des espèces, restauration et suivi des populations, MNHN-CNRS-P6, 61 rue Buffon, CP 53, 75231 Paris cedex 05, France

Corresponding author: Anne Dozières¹ Email: dozieres@mnhn.fr, telephone +0033140793269

Abstract (150-250 words) Urban areas are increasingly studied in ecological and conservation concepts since they represented an important part of the landscape. For several wildlife species, urban or suburban parks are considered as suitable habitats. Yet, urban habitat features can alter species behavior and life history traits. In this study, capture-mark-recapture was used to estimate the density and survival of a suburban population of Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*) located in the Parc de Sceaux, near Paris. We then examined how anthropogenic environmental changes, especially the effect of food supply by the public, influenced the spacing behavior of squirrels. We found a fairly high population density, ranging between 1.2 and 2.0 ind.ha⁻¹ associated with high annual adult survival rates of 0.81 ± 0.08 in females and 0.77 ± 0.09 in males. However, the low number of young caught, representing less than 10 % of individuals trapped, was probably as a result of a density-dependent reduction in the fecundity of females. Interestingly, home range size in both sexes was smaller than those observed in studies conducted in their other habitats. Contrary to expectations, there was no effect of sex on core area and home range size, and no intra-sexual territoriality among adult females. This suggests that the behavior of the species has been influenced by the urban features of this environment, where food was available almost ad libitum. Constantly high densities and survivals over time associated with a low recruitment highlight an ageing population into an isolated urban area. This situation put into perspective the role of refuge of urban green area for red squirrel.

Keywords (4 to 6) *Sciurus vulgaris*, Urban Park, Space use, Density, Survival

INTRODUCTION

Urbanization is recognized as one of the greatest changes induced by human societies, altering a large amount of terrestrial biotas on earth (Vitousek et al. 1997; McKinney 2002). Since 2007 more than half of the world's human populations turned out to live in cities (UNFPA 2011), and urban pressure is becoming one of the most important factors contributing to biodiversity loss (Czech et al. 2000; McDonald et al. 2008; McKinney 2008).

Although urban landscape is fragmented (Dickman 1987), woody parks, gardens, and urban or suburban forests can be regarded as remnant patches of 'semi-natural' habitat providing suitable refuges for flora and fauna, sometimes harboring a relatively high level of biodiversity (Alvey 2006; Cornelis and Hermy 2004). Therefore, these 'green areas' can actively manage to preserve and promote biological diversity (Savard et al. 2000).

Settlement of animal species in urban environments depends on their ability to survive and to reproduce in these modified habitats. Wildlife populations in urban landscapes often have different habitat preferences, demography and behaviors compared to natural populations (Ditchkoff et al. 2006; Shochat et al. 2006). Squirrels are one such species that can adapt to urbanized areas (Baker and Harris 2007; McCleery and Parker 2011; Parker and Nilon 2008). Indeed, woodlots and residential areas may act as suitable habitats for local squirrel populations, although these habitats are typically small and surrounded by strongly inhospitable forms of land-use (Alvey 2006).

The European red squirrel (*Sciurus vulgaris*) is an arboreal rodent living in forested habitats (Lurz et al. 2005), and can adapt to live in urban or periurban environments (Babinska-Werka and Zolw 2008; Verbeylen et al. 2003a). Currently common throughout much of this range (Shar et al. 2008), this squirrel is of conservation concern in Britain, Ireland and, most recently, Northern Italy, due to a combination of factors, including the loss and fragmentation of its woodland habitats (Delin and Andr en 1999) and competition with the introduced North American grey squirrel, *S. carolinensis* (Bertolino 2008). In France the red squirrel, protected since 1976, has only been poorly studied.

Population dynamics of most Holarctic tree squirrels is closely linked to fluctuations in the seeds production (Boutin et al. 2006; Wauters et al. 2001; Kenward et al. 1998), as the abundance and distribution of resources is critical to social organization (Dobson and Oli 2001; Wauters et al. 2008; Lurz et al. 2000). Additionally, space use is mostly influenced by food or shelter availabilities, as well as by population densities (Verbeylen et al. 2009) and sex (Romeo et al. 2010; Wauters and Dhondt 1992). The food availability, ensuring a good physical health, favors the reproduction and survival of *S. vulgaris* (Wauters and Dhondt

1995; Wauters and Lens 1995; Wauters et al. 2001). In urban areas, animals usually benefit from human leftovers, and are often fed by the public. This food supply may increase abundance, or allow animals to survive during periods of natural food scarcity, hence maintaining high densities, as shown for populations of urban *S. niger* and *S. carolinensis* (McCleery and Parker 2011; McCleery et al. 2008; Baker and Harris 2007; Parker and Nilon 2008).

The aim of this study was to describe the role of habitat structure and additional feeding on the habitat use and the demography of a red squirrel population living in an urban park. We asked if supplementary feeding affected population densities and survival over two years, along with the space use behavior across season in one year, and compared our results to what is known for this species in forested habitats. This study aim to determine the interest of this habitat type for red squirrel conservation.

MATERIAL & METHODS

Study site and monitoring method

Field work was carried out in the Parc de Sceaux (48°46' N, 2°18' E) located 6 km from Paris and covering 184 ha. The landscape in this area is a mixture of open French garden (87 ha), woods (68 ha) and water basins (9 ha). The study site, which covers approximately 30 ha (Fig. 1), is mainly composed by deciduous trees, chiefly constituted by *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur* and *Q. petraea*, shrub layer by *Sambucus nigra*, *Cornus sanguinea* and *Crataegus monogyna*, and herbaceous layer by *Hedera helix*, *Brachypodium sylvaticum* and *Rubus gr. fruticosus*.

The park is frequented by more than two million visitors per year, and many of them bring food to regularly feed small passerine birds (mainly tits, *Parus spp.*), introduced rose-ringed parakeets, *Psittacula krameri* (Clergeau et al. 2009). People also like to feed Siberian chipmunks *Tamias [Eutamias] sibiricus barberi* introduced in late 1990s (Chapuis et al. 2011) and native red squirrels. Man-made feeding activities especially occur in the southern part of the study site (Fig. 1). The food availability in this area may be considered as *ad libitum*, on other parts of the park, food intakes are more punctual.

We used a capture-recapture procedure to follow the density and the survival of the red squirrel, with five trapping sessions, one in March 2010, March 2011, June 2011, February 2011 and June 2012. A trapping session involved the use of 25-41 ground live traps during five consecutive days, with an average density of one trap per hectare (Fig. 1). Trap positions

were geo-localized with an accuracy of 5 m. Traps baited with walnuts were kept open three days before a trapping session. During the session, traps were opened early in the morning, checked 3 times per day for bait or captives, and closed at the end of the afternoon. Individuals were marked using numbered metal ear-tags (National Band Tag Co, Newport, KY, 41071) and a subcutaneous transponder chip (passive integrated tag biolog-id, Bernay, France, 27303). Animals were weighed, aged, sexed and released at the capture point. Individuals with a body mass of < 200 g were aged as juveniles (Wauters et al. 1993).

In March 2010 we fitted 10 squirrels with radiocollars (PD-2C transmitters, Holohil Systems Ltd., Carp, Ontario, Canada), that weighed 8 g each (lifespan 8-10 months). Five adult males and 5 adult females were radiotagged. In order to measure the effect of additional feeding on spacing behavior we made a distinction between animals captured in the southern part of the study area (near the main feeding area), here termed “Area 1”, and the others, here termed “Area 2” (Fig. 1). Fields studies were conducted from March to November 2010, one to five days per week. Radio collared individuals were monitored taking 3 to 5 fixes per day, between 6:00 am to 6:00 pm (UT). We sampled animal location at 2h interval (Steele and Koprowski 2001; Swihart and Slade 1985) to avoid temporal autocorrelation between fixes, which leads to an underestimation of home range size and movements (Hansteen et al. 1997). The location of radio-collared animals were obtained by triangulation methods from geo-referenced points spaced 50 to 100 meters apart, or by homing in to the radio signal (Wauters and Dhondt 1992; Romeo et al. 2010). We used a directional three-element Yogi antenna and a Sika receiver (150-152 MHz Biotrack Ltd., Wareham, Dorset, UK).

Spatial estimates of density

Density D was estimated using spatially explicit capture-recapture models (Borchers and Efford 2008; Efford 2004) through the ‘secr’ package (Borchers and Efford 2008; Efford 2012) implemented in R 2.15.1 (R Development Core Team 2012). Density was estimated by fitting a spatial model to the animal trapping data, given that the capture probability of an animal can be modeled as a function of the i) capture probability at its home range center g_0 , and ii) spatial scale over which that capture probability declines (Sigma, σ). Home range centers were assumed to follow a Poisson distribution and the detection function a half normal curve. As no trap saturation was observed throughout the study period, a maximum likelihood method (Borchers and Efford 2008; Efford et al. 2009) was used. The spacing for the integration mesh of the ML estimator was set to 36×36 m matching the contour of the trapping grid, and including a boundary strip of 200 m. The default values implemented in the package were otherwise used for all the computations. A non-habitat mask was applied to the

spatial grid, excluding areas of canals and ponds, and open grasslands. We tested several models using individual (bk) and global (b) learned response to first trapping event, sex effect, and a combination of both factors. Models were compared using change in second order Akaike's information criterion (AICc, Burnham and Anderson, 2002). Densities were estimated by hand from model averaging procedure.

Estimation of recapture and survival probabilities

Demographic parameters estimates were based on three years capture-recapture data. We used the robust design model of Pollock (1982) (Kendall et al. 1997), which combines the assumptions of an open population model (Cormack-Jolly-Seber, 1964) with that of a closed population model to provide powerful and less biased estimates of population size, movement parameters and survival. Robust design incorporates a number of widely spaced primary sampling periods across which the population is assumed to be demographically open, these periods allow estimation of survival (S) and temporary emigration parameters (γ' and γ''). Each primary period consists of secondary occasions across which no natality, mortality, immigration and emigration events can occur, permitting population size (N), capture (p) and recapture (c) probability estimation. Our study included five primary trapping sessions separated by at least 4 months (March 2010; March 2011; June 2011, February 2012 and June 2012). Each primary session consisted of five consecutive days as secondary occasions. The number of juveniles captured was too low (n=1) to ensure correct estimations. We only considered adult squirrels for the analysis.

These models assume demographic closure among secondary periods and no heterogeneity in capture probability. To test these assumptions we performed the closure test proposed by Stanley and Burnham (1999) through CloseTest program (Stanley and Richards 2005).

Program MARK (v. 6.0; (White and Burnham 1999) was used to construct models. A set of 23 models was developed to test hypotheses about squirrel population parameters. Effects of sex and time were evaluated on S, p, c, N, γ' and γ'' . Prior analysis revealed inaccurate estimation of N, therefore models tested all assumed an interaction between sex and time for N, the most biological sense hypothesis. The probability of movement between primary sessions can be either random ($\gamma'=\gamma''$) or Markovian ($\gamma'\neq\gamma''$), i.e the probability of moving between availability states between primary occasions i and i+1 is independent (random) or conditional (markovian) on the state of the individual at time i-1 (Kendall et al. 1997).

We assessed the fit of the general fully-parameterized model to the data with a goodness-of-fit test using RDSURVIV software (Kendall and Hines 1999). We based the selection of best

models on adjusted Akaike's Information Criterion (AICc). Parameters values and standard errors were estimated using the model-averaging procedure based on model AICc weight in program MARK.

Space use analysis

Actual home range estimation was conducted using the 'adehabitat' package (Calenge 2006) in R 2.15.1. The fixed kernel method (95% KDE) was used to estimate the home range size of squirrels (Worton 1989). The KDE method provides more reliable estimates of home range size, and gives additional information regarding the internal structure of the home range (Horne and Garton 2006). We evaluated the fixed kernel using the adjusted smoothing parameter (Wauters et al. 2007). Core areas were defined as the most intensively used part of the overall range. Core area size was estimated using the 85% Incremental Cluster Polygon (85%ICP; Wauters et al. 2007). Individuals may defend a portion of their home range; we characterized the degree of overlap between animal's core areas in order to highlight potential territoriality behaviors (DiPierro et al. 2008). For each individual, we observed the percentage of its core area overlapped by individuals of same and opposite sexes.

We investigated the effect of sex, site (areas 1 and 2) and season (spring and summer) on the home range and core area sizes using Linear Mixed Models (LMM; Pinheiro and Bates 2000), with squirrel's identity added as random factor to account for bias in repeated measures on the same individual (i.e., pseudoreplication; Crawley 2007). Model selection was performed by calculating a best subset of models based on adjusted Akaike Information Criterion (Symonds and Moussalli 2011). The relative importance of variables was determined from best models using an averaging procedure calculating adjusted standard errors and corresponding 95% confidence intervals (Burnham and Anderson. 2004). Selected models were checked for variance homogeneity and normality in residuals distribution (Zuur et al. 2010). All analyses were made on rank encoded dependent variables, using the package 'nlme' (Pinheiro et al. 2011) to run LMMs and the package 'MuMIn' (Bartoń 2009) for model selection, in R 2.15.1.

RESULTS

The five sessions yielded 288 capture events of 70 unique individuals, 34 females and 36 males. Twenty-five different squirrels were captured in March 2010, 26 in March and 26 in June 2011, 34 in February and 40 in June 2012. Only adults were caught except one young captured in June 2011.

Spatial estimates of density

Sex had no influence on density estimation (Table 1). Based on results from the different models with $\Delta\text{AICc} < 2.0$, averaged density estimates varied little between sessions, tending to increase from $1.2 \pm 0.3 \text{ ind. ha}^{-1}$ in March 2010 to $2.0 \pm 0.3 \text{ ind. ha}^{-1}$ in June 2012 (Table 2).

Estimation of recapture and survival probabilities

Results from the CloseTest program supported the assumption of population closure. Goodness-of-fit analysis performed with RDSURVIV suggested that the most general model has a reasonable fit to the data. The estimation of variance inflation factors was relatively high $\hat{c} = 3.465$, this factor has been fixed in the model selection.

Two best models were considered as competing models ($\Delta\text{AICc} < 2.0$ and $\text{AICc weights} = 0.58$ and 0.25 for the first and the second best models, respectively; Table 3). The two models included constant and random temporary emigration ($\gamma' = \gamma'' = 0.07 \pm 0.11$) and constant capture probability over time equal to recapture probability (0.34 ± 0.04). The best ranked model assumed a constant annual survival probability, while the second model ($\Delta\text{AICc} = 1.67$) suggested a variation of survival according to sex. The model-averaged estimates of females and males adult survivals were respectively 0.81 ± 0.08 and 0.77 ± 0.09 .

Space use

Between 160 and 193 point-fixes were taken per individuals. There was a strong individual effect in home range size variation, with annual home range size (95% KDE) ranging from 2.2 to 6.1 hectares (Table 4). Home range and core area size did not differ between the two sexes (Table 5). Individuals living close to the feeding area (Area n°1, Table 4) had a slightly smaller core area size in comparison with those farther away, indicated by a highly positive parameter estimate different from 0 for the Site 2 (Table 5). We found no seasonality effect on home range size.

Percentage in intrasexual overlap of core areas was found similar for both sexes (within females: $49 \pm 17 \%$; within males: $38 \pm 21 \%$). Intersexual was larger than intrasexual overlap (females by males: $61 \pm 19 \%$; males by females: $55 \pm 23 \%$), and females were not overlapped more strongly by males than males by females.

DISCUSSION

Green urban areas, parks or gardens are all habitats in which red squirrels are found to be frequent or locally abundant in France. Despite the relatively short timeframe of this study and our small sample sizes, we were still able to show that anthropogenic food supplement

can have some important consequences in explaining variation of density, survival, and space use of this species.

Densities

Total densities were high and relatively stable among trapping years and seasons, ranging between 1.2 and 2.0 ind.ha⁻¹. The densities observed in this study were 2 to 5 times higher than those reported for European red squirrels in temperate mixed woodlands in northern Italy (Wauters et al. 2001) and even 4 to 7 times higher than reported in England (Kenward et al. 1998). An exception to this can be found in coniferous habitats in Belgium (Wauters et al. 2004), where density estimates correspond to those reported in Sceaux. In fragmented habitats, densities are also much lower, except in the areas with supplementary feeding (Verbeylen et al. 2003b). Food availability is known to affect red squirrel densities (Kenward et al. 1998; Wauters et al. 2004). The relative stability of high densities observed on our study site may have resulted from a steady food supply. On the five capture sessions, we caught almost exclusively adults, except for one juvenile in June 2011. Red squirrels usually breed twice per year, once in spring (February-April) and once in summer (May-August) (Lurz et al. 2005). As our trapping sessions of June took place during the period of peak emergence, we are confident that we would have captured young had they been born. The low numbers of young observed in Sceaux may explain the stability of the population size. The density of females and the availability in food resources are the two main parameters known to affect the reproduction rate of European squirrels, with density dependence having a stronger negative effect compared to food availability (Wauters and Lens 1995). This phenomenon has also been observed with the American red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) (Klenner and Krebs 1991). The low recruitment of juveniles can be explained by a density-dependent reduction in the magnitude of females entering into breeding condition, therefore reducing reproductive output (Wauters and Dhondt 1995; Wauters et al. 2004).

Survival

Our analysis revealed a high adult survival rate over time for both sexes in Sceaux. The positive effect of food availability, and densities, on gender-specific survival has been well exemplified in wild population of European red squirrels (Wauters et al. 2004; Gurnell 1983). Variation in crop seed production was found to affect adult male survival with one year delay in both mixed coniferous or deciduous woodlands in Belgium (Wauters et al. 2004). The relative stability and high level of food resources availability hence could explain the high survival of adult males in Sceaux. In the study by Wauters et al. (2004), adult female survival was found depressed when high female's density occurred during the cold season (i.e.

autumn-winter). Our result in Sceaux does not fully match the pattern observed in woodland in Belgium under the same level of population density, as we rather expected difference in adult survival according to sex. Such a lack in density-dependence on adult female survival should be confirmed by a greatest number season sampled in the population of Sceaux.

In periurban habitats, squirrel mortality is mainly caused by car shocks due to road traffic (Forman and Alexander 1998). In a previous study in England, Shuttleworth (2001) demonstrated that road casualties accounted for 88% of adult red squirrel mortality recorded in periurban areas (see also LaRose et al. 2010). Our study site is included in a park with a large area (i.e., 184 ha) without car traffic, thereby preserving squirrels from such a risk. Furthermore, Shuttleworth (2001) suggested that the probability of road traffic death occurring is inversely correlated to food abundance. Therefore, in the Parc de Sceaux, supplemental feeding may be indirectly reducing the number of road casualties by increasing residency of our monitored squirrel far from peripheral roads of the park.

Predatory pressure in urban areas is especially dependent on the density of domestic cats *Felis silvestris* (Ditchkoff et al. 2006) which contribute to an important predation level on various small vertebrate species, including grey squirrels *S. carolinensis* in winter (Woods et al. 2003; Baker et al. 2005). Additionally, parasitism is one other factor that may affect survival of squirrels, especially young individuals (Duff et al. 2010; LaRose et al. 2010; Simpson et al. 2010). Post-mortem examination on three individuals found dead in the Parc de Sceaux indicate the presence of only three macroparasite species: the flea *Ceratophyllus sciurorum*, the louse *Neohaematopinus sciuri*, and a single intestinal nematode *Trypanoxyuris sciuri*. The role of enemy pressure on red squirrel's dynamics in Sceaux deserves further attention.

Space use

Space use by European red squirrels usually depends on several factors such as habitat quality, season, sexual activity, and population density. An inverse relationship between food abundance and home range size is commonly observed (Andren and Delin 1994; Lurz et al. 2000; Wauters et al. 2001; Wauters et al. 2004; Romeo et al. 2010). On the Park de Sceaux, annual home range size ranged from 2.2 to 6.1 ha. Hence, both sexes had much smaller home ranges than observed in other suitable habitats, for example, mountain forests in Italy (Romeo et al. 2010; Wauters et al. 2007), conifer plantation in England (Wauters et al. 2000), conifer dominated forests in Sweden (Andren and Delin 1994). Despite this, they were comparable to those observed in both coniferous and deciduous Belgian forests (Wauters and Dhondt 1992). However quantitative comparisons among home range studies must be cautioned because the methods employed to calculate estimators of space use were different (Wauters et al. 2007).

Unexpectedly, we found no difference in home range size between sexes. Most tree squirrel species have a promiscuous mating system, with males and females using different spacing behavior strategies. For example, males increase their home range to overlap the maximum number of females (Lurz et al. 2005; Romeo et al. 2010), while female home ranges are mostly determined by spatial and temporal variation in food availability and habitat quality (Lurz et al. 2000; Verbeylen et al. 2009). The relatively small size of male's home range in Sceaux could be explained by the high densities allowing access to several females on a limited area. Concerning females, the large amount of food provided at all seasons by the public is probably the reason why females have such small ranges. The role of the food availability is illustrated in that the home ranges of animals living near the feeding area are even smaller (Table 4). Another possible explanation is the geographical structure of the park; areas of wood are separated by water basins, paths or strips of lawn (Fig. 1). Since the home ranges of male red squirrels are positively related to patch size (Verbeylen et al. 2009) they may have reduced their ranges to adapt to the landscape structure.

Furthermore, we expected to observe intra-sexual territoriality among adult females, similar to that seen in other European red squirrel studies. We expected females' intrasexual overlap to be particularly low during the reproductive season, when females defend the area around the nest against other females (Wauters et al. 2001; Wauters et al. 2005; DiPierro et al. 2008; Wauters and Dhondt 1992; Romeo et al. 2010). Despite this, we found a high rate of overlap between core areas from all individuals of this population, including the females. DiPierro et al. (2008) has shown that home ranges of females are more strongly affected by food supply, as they will reduce their exclusive territory when food availability increases. Likewise, red squirrel females need access to an exclusive core area during pregnancy and lactation due to an increase in their energy demands (Wauters and Lens 1995; Verbeylen et al. 2009). Therefore the low fecundity rate in this park is likely to have caused a decrease in intrasexual territoriality behavior among females. The causes for such behavioral shift remain to be investigated.

Conclusion

Some features of the urban environment in the Parc de Sceaux appear to influence the demography and spacing behavior of red squirrels. The high densities and survivals observed, suggest that supplementary feeding had a positive impact on the dynamics of this small and isolated population. Urban parks hence would appear at first glance to be of particular interest for the conservation of the Eurasian red squirrel, a species particularly sensitive to fragmentation (Koprowski 2005). However, high density probably reduced recruitment in the

population (Shuttleworth 1996; Lurz et al. 2005), and was accompanied by modified patterns of space use behavior according to sex which has not been previously recorded. Constantly high densities and survivals over time associated with a low recruitment highlight an ageing population. However, this phenomenon applied to isolated populations put into perspective the role of refuge of urban green area for red squirrel.

Acknowledgements This study was funded by the French Ministère de l'Écologie (MEDDE), and the Office National des Forêts (ONF). We are grateful to Olivier Bouviala (Conseil Général des Hauts-de-Seine) for having provided field facilities. We thank Laurent Tillon (ONF) for his help in initiating the research program on the red squirrel in France, and Damiano Preatoni for its kind assistance on the space use analysis. We are very grateful to Emma Williams for her useful comments, which greatly helped to improve the manuscript.

Table 1 Model selection for density estimation by SECR.

Model	Capture	K	AICc	Δ_{AICc}	w_i
D(session)	Hn(g0~bk, $\sigma \sim 1$)	3	2541.05	0.00	0.2446
D(session)	Hn(g0~1, $\sigma \sim 1$)	2	2541.16	0.11	0.2313
D(session)	Hn(g0~1, $\sigma \sim bk$)	3	2541.18	0.14	0.2287
D(session)	Hn(g0~bk, $\sigma \sim bk$)	4	2543.16	2.11	0.0852
D(session)	Hn(g0~1, $\sigma \sim b$)	3	2543.23	2.19	0.0820
D(session)	Hn(g0~b, $\sigma \sim 1$)	3	2543.24	2.19	0.0817
D(session)	Hn(g0~b, $\sigma \sim b$)	4	2544.37	3.32	0.0465
D(session*sex)	Hn(g0~bk, $\sigma \sim 1$)	3	2686.85	145.81	<0.0001

Table 2 Averaged density estimations from models with $\Delta_{AICc} < 2.0$

Session	Density	SE	Lower	Upper
March 2010	1.21	0.25	0.81	1.80
March 2011	1.26	0.25	0.85	1.86
June 2011	1.31	0.26	0.89	1.91
February 2012	1.64	0.29	1.17	2.32
June 2012	1.98	0.32	1.45	2.72

Table 3 Top 7 Robust Design models and the general starting model from model selection using program Mark, among a set of 23 models tested. Models were ranked using AIC adjusted for sample size and overdispersion (QAICc). ($\hat{c}=3.465$).

Model	K	QAIC _c	Δ QAIC _c	QAIC _c weight	QDeviance
{p(.)=c(.),N(t*s), γ' (.)= γ'' (.),S(.)}	13	202.89	0	0.582	199.75
{p(.)=c(.),N(t*s), γ' (.)= γ'' (.),S(sex)}	14	204.56	1.67	0.252	199.21
{p(.)=c(.),N(t*s), γ' (.)= γ'' (.),S(year)}	15	206.12	3.23	0.116	198.54
{p(.)=c(.),N(t*s), γ' (.)= γ'' (.),S(sess)}	16	208.13	5.24	0.042	198.31
{p(.)=c(.),N(t*s), γ' (.)= γ'' (.),S(year*sex)}	18	212.16	9.28	0.006	197.81
{p(.)=c(.),N(t*s), γ' (.)= γ'' (.),S(sess*sex)}	20	215.22	12.34	0.001	196.26
{p(.)=c(.),N(t*s), γ' (.), γ'' (.),S(sess*sex)}	21	217.41	14.52	0	196.12
General fully-parameterized starting model :					
{p((t, sess)*sex),c((t, sess)*sex), γ' (sess*sex), γ'' (sess*sex), S(sess*sex)}	118	536.98	334.09	0	158.01

S : apparent survival rate, p : capture rate, c : recapture rate, γ'' and γ' : temporary emigration probabilities, N: population size; sess : time effect between primary sessions, t : time effect between secondary occasions : s : sex effect, • : constant model

Table 4 Home range size and core area size calculated for 10 red squirrels radiotracked from March to November 2010 in the Parc de Sceaux. For each individual the total number of fixes “n” was reported. M: males; F: females. “Area 1”: near the main feeding area; “Area 2”: northern part of the study site.

Area	Sex	Home range (ha)	Core area (ha)
		95% Kernel (hadj)	85% ICP
Area n°1	F5 (n=193)	2.19	0.83
	F6 (n=186)	2.12	0.91
	M2 (n=170)	1.90	0.89
	M9 (n=177)	4.84	0.66
	M10 (n=189)	2.06	0.98
Area n°2	F3 (n=188)	3.80	1.10
	F4 (n=185)	6.05	2.60
	F7 (n=184)	5.03	1.47
	M1 (n=178)	4.32	1.81
	M8 (n=160)	4.38	1.58

Table 5 Model averaging exploring variables explaining variations in home range (Kernel 95) and core area (ICP 85) size. Parameter estimates β , standard error SE, and lower (L) and upper (U) bound of the 95% CI.

Variables	β	SE	L CI	U CI
KERNEL 95				
Intercept	-0.2	5.3	-11.6	11.2
Season summer	-9.2	4.2	-18.8	0.4
Area 2	7.2	3.4	-0.4	14.6
Sex males	2.3	6.8	-13.1	18.4
Sex males*Area 2	-4.6	5.0	-16.8	7.6
ICP 85				
Intercept	1.4	4.2	-7.9	10.7
Season summer	-4.2	3.7	-12.6	4.1
Area 2	7.0	2.5	1.3	12.8
Season*Area 2	2.4	3.6	-5.8	10.6
Sex Male	-2.0	2.4	-7.6	3.6

Figures

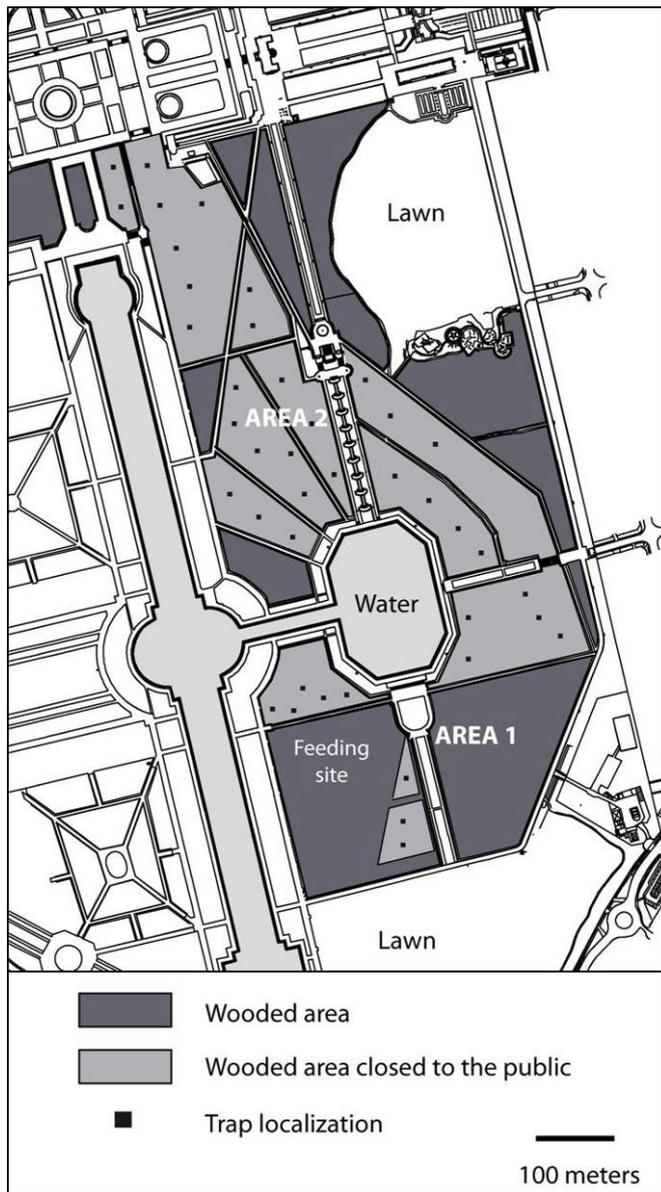


Fig. 1 Description of the study site and distribution of traps.

References

- Alvey AA (2006) Promoting and preserving biodiversity in the urban forest. *Urban Forestry & Urban Greening* 5:195-201
- Andren H, Delin A (1994) Habitat selection in the Eurasian red squirrel, *Sciurus vulgaris*, in relation to forest fragmentation. *Oikos* 70 (1):43-48
- Babinska-Werka J, Zolw M (2008) Urban populations of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Warsaw. *Annales Zoologici Fennici* 45 (4):270-276
- Baker PJ, Bentley AJ, Ansell RJ, Harris S (2005) Impact of predation by domestic cats *Felis catus* in an urban area. *Mammal Review* 35 (3):302-312
- Baker PJ, Harris S (2007) Urban mammals: what does the future hold? An analysis of the factors affecting patterns of use of residential gardens in Great Britain. *Mammal Review* 37 (4):297-315
- Bartoń K (2009) MuMIn: multi-model inference (R package version 0.12.2) <<http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/>>.
- Bertolino S (2008) Introduction of the American grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Europe: a case study in biological invasion. *Current Science* 95 (7):903-906
- Borchers DL, Efford MG (2008) Spatially explicit maximum likelihood methods for capture–recapture studies. *Biometrics* 64:377-385
- Boutin S, Wauters LA, McAdam AG, Humphries MM, Tosi G, Dhondt AA (2006) Anticipatory reproduction and population growth in seed predators. *Science* 314:1928-1930
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and multimodel inference: a practical information - theoretic approach*, 2nd ed. Springer, New York.
- Burnham KP, Anderson DR (2004) Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33:261-304
- Calenge C (2006) The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197:516-519
- Chapuis J-L, Obolenskaya E, Pisanu B, Lisovsky A (2011) Datasheet on *Tamias sibiricus*. CABInternational, *Invasive Species Compendium*, Wallingford, UK. <http://www.cabi.org/isc>.
- Clergeau P, Vergnes A, Delanoue R (2009) La perruche à collier *Psittacula krameri* introduite en île-de-France: distribution et régime alimentaire. *Alauda (Revue internationale d'Ornithologie)* 77 (2):121-132

- Cornelis J, Hermy M (2004) Biodiversity relationships in urban and suburban parks in Flanders. *Landscape and Urban Planning* 69:385-401
- Crawley MJ (2007) *The R Book*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Czech B, Krausman PR, Devers PK (2000) Economic associations among causes of species endangerment in the United States. *Bioscience* 50:593-601
- Delin AE, Andrén H (1999) Effects of habitat fragmentation on Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a forest landscape. *Landscape Ecology* 14:67–72
- Dickman CR (1987) Habitat fragmentation and vertebrate species richness in an urban environment. *Journal of Applied Ecology* 24 (2):337-351
- DiPierro E, Molinari A, Tosi G, Wauters LA (2008) Exclusive core areas and intrasexual territoriality in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) revealed by incremental cluster polygon analysis. *Ecological Research* 23:529-542
- Ditchkoff SS, Saalfeld ST, Gibson CJ (2006) Animal behavior in urban ecosystems: Modifications due to human-induced stress. *Urban Ecosystems* 9:5–12
- Dobson FS, Oli MK (2001) The demographic basis of population regulation in Columbian ground squirrels. *The American Naturalist* 158 (3):236-247
- Duff JP, Haley P, Wood R, Higgins RJ (2010) Causes of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) mortality in England. *The Veterinary Record* 167: 461
- Efford MG (2004) Density estimation in live-trapping studies. *Oikos* 106:598-610
- Efford MG (2012) secr: Spatially explicit capture-recapture models. R package version 2.3.2. <http://CRAN.R-project.org/package=secur>.
- Efford MG, Borchers DL, Byrom. AE (eds) (2009) Density estimation by spatially explicit capture-recapture: likelihood based methods.
- Forman RTT, Alexander LE (1998) Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 29:207-231
- Gurnell J (1983) Squirrel numbers and the abundance of tree seeds. *Mammal Review* 13:133-148
- Hansteen TL, Andreassen HP, Ims RA (1997) Effects of spatiotemporal scale on autocorrelation and home range estimators. *Journal of Wildlife Management* 61 (2):280-290
- Horne JS, Garton EO (2006) Selecting the best home range model: an information theoretic approach. *Ecology* 87:1146-1152
- Kendall WL, Hines JE (1999) Program RDSURVIV: an estimation tool for capture-recapture data collected under Pollock's robust design. *Bird Study* 46:32-38

- Kendall WL, Nichols JD, Hines JE (1997) Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock's robust design. *Ecology* 78:563-578
- Kenward RE, Hodder KH, Rose RJ, Walls CA, Parish T, Holm JL, Morris PA, Walls SS, Doyle FI (1998) Comparative demography of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) and grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) in deciduous and conifer woodland. *Zoological Society of London* 244:7-21
- Klenner W, Krebs CJ (1991) Red squirrel population dynamics I. The effect of supplemental food on demography. *Journal of Animal Ecology* 60 (3):961-978
- Koprowski JL (2005) The response of tree squirrels to fragmentation: a review and synthesis. *Animal Conservation* 8:369-376
- LaRose JP, Meredith AL, Everest DJ, Fiegna C, McInnes CJ, Shaw DJ, Milne EM (2010) Epidemiological and postmortem findings in 262 red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in Scotland, 2005 to 2009. *The Veterinary Record* 167:297-302
- Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118
- Lurz PWW, Garson PJ, Wauters LA (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, London* 251:167-178
- Lurz PWW, Gurnell J, Magris L (2005) *Sciurus vulgaris*. *Mammalian Species* 769:1-10
- McCleery RA, Lopez RR, Silvy NJ, Gallant DL (2008) Fox squirrel survival in urban and rural environments. *Journal of Wildlife Management* 72 (1):133-137
- McCleery RA, Parker ID (2011) Influence of the urban environment on fox squirrel range overlap. *Journal of Zoology*
- McDonald RI, Kareiva P, Forman RTT (2008) The implications of current and future urbanization for global protected areas and biodiversity conservation. *Biological Conservation* 141 (6):1695-1703
- McKinney ML (2002) Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience* 52 (10):883-890
- McKinney ML (2008) Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosystems* 11:161-176
- Parker T, Nilon C (2008) Gray squirrel density, habitat suitability, and behavior in urban parks. *Urban Ecosystems* 11 (3):243-255
- Pinheiro J, Bates D (2000) *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer, New York

- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D (2011) Package 'nlme'. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/nlme/nlme.pdf>.
- Pollock KH (1982) A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management* 46:757-760
- Romeo C, Wauters LA, Preatoni D, Tosi G, Martinoli A (2010) Living on the edge: space use of Eurasian red squirrels in marginal high-elevation habitat. *Acta Oecologica* 36:604-610
- Savard J-PL, Clergeau P, Mennechez G (2000) Biodiversity concepts and urban ecosystems. *Landscape and Urban Planning* 48:131-142
- Shar S, Lkhagvasuren D, Bertolino S, Henttonen H, Kryštufek B, Meinig H (2008) *Sciurus vulgaris*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species.
- Shochat E, Warren PS, Faeth SH, McIntyre NE, Hope D (2006) From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology *TRENDS in Ecology and Evolution* 21:186-191 doi:doi:10.1016/j.tree.2005.11.019
- Shuttleworth CM (1996) The effects of supplemental feeding on the red squirrel (*Sciurus vulgaris*). University of London, United Kingdom, Ph.D. dissertation, London
- Shuttleworth CM (2001) Traffic related mortality in a red squirrel (*Sciurus vulgaris*) population receiving supplemental feeding. *Urban Ecosystems* 5:109-118
- Stanley TR, Burnham KP (1999) A closure test for time-specific capture-recapture data. *Environmental and Ecological Statistics* 6:197-209
- Stanley TR, Richards JD (2005) Software review: a program for testing capture-recapture data for closure. *Wildlife Society Bulletin* 33:782-785
- Steele MA, Koprowski JL (2001) North America tree squirrels. Smithsonian Institution Press, Washington and London
- Swihart RK, Slade NA (1985) Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology* 66 (4):1176-1184
- Symonds MRE, Moussalli A (2011) A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:13-21
- UNFPA (2011) State of the world population 2011. People and possibilities in a world of 7 billion <http://foweb.unfpa.org/SWP2011/reports/EN-SWOP2011-FINAL.pdf>.
- Verbeylen G, Bruyn LD, Adriaensen F, Matthysen E (2003a) Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology* 18 (8):791-805

- Verbeylen G, Bruyn LD, Matthysen E (2003b) Patch occupancy, population density and dynamics in a fragmented red squirrel *Sciurus vulgaris* population. *Ecography* 26:118–128
- Verbeylen G, Wauters LA, Bruyn LD, Matthysen E (2009) Woodland fragmentation affects space use of Eurasian red squirrels. *Acta Oecologica* 35:94-103
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo J (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499
- Wauters L, Bijmens L, Dhondt AA (1993) Body mass at weaning and juvenile recruitment in the red squirrel. *Journal of Animal Ecology* 62 (2):280-286
- Wauters LA, Bertolino S, Adamo M, Dongen SV, Tosi G (2005) Food shortage disrupts social organization: the case of red squirrels in conifer forests. *Evolutionary Ecology* 19:375-404
- Wauters LA, Dhondt AA (1992) Spacing behaviour of red squirrels, *Sciurus vulgaris*: variation between habitats and the sexes. *Animal Behaviour* 43 (2):297-311
- Wauters LA, Dhondt AA (1995) Lifetime reproductive success and its correlates in female Eurasian red squirrels. *Oikos* 72 (3): 402-410
- Wauters LA, Githiru M, Bertolino S, Molinari A, Tosi G, Lens L (2008) Demography of alpine red squirrel populations in relation to fluctuations in seed crop size. *Ecography* 31:104-114
- Wauters LA, Gurnell J, Preatoni D, Tosi G (2001) Effects of spatial variation in food availability on spacing behaviour and demography of Eurasian red squirrels. *Ecography* 24 (5):525-538
- Wauters LA, Lens L (1995) Effects of food availability and density on red squirrel (*Sciurus Vulgaris*) reproduction. *Ecology Letters* 76 (8):2460-2469
- Wauters LA, Lurz PWW, Gurnell J (2000) Interspecific effects of grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) on the space use and population demography of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in conifer plantations. *Ecological Research* 15 (3):271-284
- Wauters LA, Matthysen E, Adriasen F, Tosi G (2004) Within-sex density dependence and population dynamics of red squirrels *Sciurus vulgaris*. *Journal of Animal Ecology* 73:11–25
- Wauters LA, Preatoni DG, Molinari A, Tosi G (2007) Radio-tracking squirrels: performance of home range density and linkage estimators with small range and sample size. *Ecological Modelling* 202:333–344

- White GC, Burnham KP (1999) Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120-138
- Woods M, McDonald RA, Harris S (2003) Predation of wildlife by domestic cats *Felis catus* in Great Britain. *Mammal Review* 33 (2):174–188
- Worton BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70:164-168

Article 4

**Range expansion of the Pallas's squirrel introduced in
southern of France: habitat suitability and space use**

Anne Dozières - Benoît Pisanu – Stefaniya Kamenova – Fiona Bastelica – Olivier Gerriet

Jean-Louis Chapuis

(Soumis à *Biological Invasions*)

Range expansion of the Pallas's squirrel introduced in southern of France: habitat suitability and space use

Anne Dozières¹, Benoît Pisanu¹, Stefaniya Kamenova¹, Fiona Bastelica¹, Olivier Gerriet²
Jean-Louis Chapuis¹

¹ Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Ecologie et gestion de la biodiversité, UMR 7204 Conservation des espèces, restauration et suivi des populations, MNHN-CNRS-P6, 61 rue Buffon, CP 53, 75231 Paris cedex 05, France

² Muséum d'Histoire Naturelle de Nice, 60 boulevard Risso - 06300 Nice

Corresponding author: A. Dozières; Email: dozieres@mnhn.fr; Tel: +33 1 40 79 32 69

Abstract

The study of space use and population density in different habitats is an important step in the identification of key factors in the expansion process of an invasive species, and it therefore provides important elements for management operations. The Pallas's squirrel (*Callosciurus erythraeus*) was introduced in the Cap d'Antibes (south-eastern France) 40 years ago, where it is now established. In this paper we redefined its distribution based on a standardized visual survey at a regional scale. Relative densities were inferred from line count surveys in four habitats presenting different levels of urbanization. Additionally, 14 squirrels were radiotracked seasonally over one year to record space use in a suburban forest. Our results confirm that the Pallas's squirrel has expanded its range exponentially over the past two decades, although at low speed. We also found that relative densities of *C. erythraeus* depended on habitat characteristics, with squirrels in our study preferring suburban woody areas and residential sites for nesting. Space use by the squirrels in a suitable woody habitat was influenced by sex and season, with unexpectedly high home range overlap between adult females. Collectively, these results indicate that the spread of Pallas's squirrels will most likely continue across urban barriers, and provide critical information to set up a management program to limit their invasion.

Keywords, Invaders' distribution, Range expansion, Habitat suitability, Space use, *Callosciurus erythraeus*

INTRODUCTION

Biological invasions are one of the leading causes of biodiversity loss (Vitousek et al. 1997; Mack et al. 2000). Understanding the invasion process of a species makes it possible to anticipate its future impacts and possibly adapt population management methods (Hulme 2006). The invasion process can be divided into three steps: introduction, establishment of a viable population, and proliferation or spread (Richardson et al. 2000). In the first phase, a species often remains undetected due to low abundance over a limited area. The presence of an introduced species is usually only detected when it has already established (Mack et al. 2000); side effects of species introduction are generally diffuse and delayed, making them more difficult to identify prior to proliferation (Strayer et al. 2006). The time-lag between introduction and detection of impact is therefore often too long to permit any effective action to be taken against the introduced species (Crooks 2005). It is therefore useful to apply our knowledge of previous introduction events to predict how a newly established species might spread and impact its new range in the event of rapid proliferation. Anticipation of potential impacts depends on i) the type of ecosystem in which introduction occurred, ii) the presence/absence of competing native species, and iii) the level of environmental degradation (Valery et al. 2008). It is thus crucial to gather knowledge about a newly introduced species' distribution in its new environment, including temporal and spatial trends at a regional scale. Particularly, the landscape structure surrounding the introduction area can greatly influence the expansion process of a species (With 2002); the identification of suitable habitats is a prerequisite in anticipating which paths the spread of an established species might take.

Among mammals, tree squirrels are known to be particularly successful invaders. A recent review of over 200 introduction cases involving 20 squirrel species showed that, for the *Sciurus* and *Callosciurus* genera, in half of the cases the introduction of a single breeding pair of squirrels led to the establishment of a new population (Bertolino 2009). In several of the countries where squirrels were introduced, they constitute a serious issue for biodiversity, causing a decline of native squirrel species (Gurnell et al. 2004b), as well as have a certain economic impact via crops and forestry (Long 2003), and potential effects on human health (Vourc'h et al. 2007; Marsot et al. 2011).

The Pallas's squirrel (*Callosciurus erythraeus*), an arboreal species native to Southeast Asia (Corbet and Hill 1992; Duckworth et al. 2008), has been introduced in seven countries across the world, mainly via human activity as an ornamental species, or escape from captivity

(Aprile and Chicco 1999; Hori et al. 2006). A total of 29 introductions were recorded by Bertolino and Lurz (2011), and 20 of these have resulted in the establishment of populations in Japan (Miyamoto et al. 2004; Oshida et al. 2007), Hong Kong (Ho 1994), Argentina (Aprile and Chicco 1999), France (Jouanin 1986), Belgium (Stuyck et al. 2009), Netherlands (Dijkstra et al. 2009) and Italy (Bertolino and Lurz 2011). In most of these countries it is considered an invasive species. The main impact of Pallas's squirrels is bark stripping of trees (Tamura and Ohara 2005; Bertolino and Lurz 2011), but economic side-effects also include damages to fruits plantations, crops, telephone wires and irrigation systems as have been recorded in Japan (Hori et al. 2006), Argentina (Guichon and Doncaster 2008) and France (Jouanin 1986; Chapuis et al. 2011a). To date, no study had shown its impact on the native arboreal Sciurid species in Western Europe, the red squirrel (*Sciurus vulgaris*). However, a detrimental effect is suspected in the Antibes region (Chapuis et al. 2011a) and in Japan on the native *Sciurus lis* (Tamura 2012).

There is, worldwide, a significant market for sciurids as pets (Bertolino 2009). In France this trade concerns primarily smaller species such as the Siberian chipmunk *Tamias sibiricus* (Chapuis et al. 2011b) and the Pallas's squirrel has never been found commercialized in pet stores; it is therefore likely that the population established in France came from a small number of individuals brought directly from Asia by a traveler.

In Japan and Argentina, studies already described the exponential growth of the populations accompanying a proliferative spread of Pallas's squirrels (Tamura 2004; Guichon and Doncaster 2008). In France, its distribution remains unclear, or based on occasional and non standardized observations (Gerriet 2009). In this paper, we first investigate *C. erythraeus*' current distribution on the Cap d'Antibes peninsula (department of Alpes-Maritimes). In order to determine its habitat preference and the role of suitable habitats in the species' expansion, we followed their relative abundance using line transects and nest counts in several areas. In a periurban mixed wood stand, we investigated how this species uses space using radiotracking methods.

The aims of this paper are to: (i) precisely define the range of this species in the department of Alpes-Maritimes; (ii) determine habitat suitability; (iii) study patterns of space use by females and males in a suburban wood. Such information is necessary to anticipate future expansion beyond the species' current range.

MATERIALS and METHODS

The study was conducted at the Cap d'Antibes, southern France (43°33'N–7°7'E), where the Pallas's squirrel was introduced in the late 1960's according to J-C. Gourreau (pers. comm.).

Distribution

In spring 2010, the distribution of Pallas's squirrels was inferred from a standardized method. A 500 x 500m grid was mapped onto the study area involving 226 cells that were individually surveyed by visual and aural observations. Squirrel presence indices were also noted (nests, food remains). Every cell was checked at least thrice during one hour until squirrel observation has been made. Squirrels observations were geolocalized, and mapped in ARCGIS 9.3 (ESRI Redlands, CA, USA). Results available from previous studies on species range area (Jouanin 1992; Gerriet 2009) were used to calculate the spread velocity over the last forty years.

Line transect count

Four habitat types were potentially used by the Pallas's squirrel in this geographical area (Table 1): urbanized (large buildings with no or small gardens), periurban residential areas (dominated by houses with gardens), suburban wood (managed woody areas: Bois de la Garoupe), and suburban woodlands (Bois des Encourdoules). To estimate habitat occupancy by Pallas's squirrel we used two indirect monitoring methods: line transects surveys, and drey counts (Gurnell et al. 2004a). Transects of approx. 1.1 to 3.5 km, noted L, were randomly assigned and mapped at each site (Buckland et al. 1993) (Table 1; Figure 1). Squirrels were then counted along each transect on five consecutive days in winter (February), spring (May), and autumn (November) in 2010. Two such counting sessions were made in summer (July 2010). Nest counts were conducted only in November 2010, taking advantage of a better visibility after leaf loss. A single observer travelled the lines at a slow and constant speed, recording the distance of each squirrel perpendicularly to the survey line, using a laser rangefinder. Transects were performed in the morning and the afternoon, and avoiding warmest hours of the day, as well as rainy weather due to lower detection rate. The perpendicular distance of each drey to the line was recorded, as well as the tree species in which it was found. The same transects were used for every the observation session, explaining the lack of replication for each given habitat. We estimated a band width (W) equal to twice the maximal distance at which a squirrel was located from the transect line,

which was then multiplied by the length of transects to get an effective sampling area, ESA expressed in ha. The highest distances recorded (representing 5% of samples) were not taken into account to calculate the band width, to avoid an overestimation of the ESA (Buckland et al. 1993). The relative squirrel density was obtained by dividing the number of squirrels seen by transect within the band width by its ESA.

Radiotracking

The site of Bois des Encourdoules (24 ha) was chosen for its relatively homogeneous tree cover. This site is embedded in an urbanized area (Figure 1). The dominant tree species is holm oak (*Quercus ilex*), followed by downy oak (*Q. pubescens*) and Aleppo pine (*Pinus halepensis*); the shrub layer is dominated by bay laurel (*Laurus nobilis*) and mastic (*Pistacia lentiscus*). Fourteen adult Pallas's squirrels, seven males and seven females (weighing > 300g), were fitted with radiocollars (Biotrack Ltd., Wareham, Dorset, UK) weighting 10g (3.3% of body mass of an 300g squirrel): 9 in March and 5 in June 2009. Analyses were performed on data collected 3 days after collaring to eliminate any capture effect (Witey et al. 2001).

Radiocollared individuals were monitored from March to November 2009, taking three to five fixes per day, between 8:00 AM and 6:00 PM (local time). We sampled animal location with a minimum of 1h30 between each fix (Steele and Koprowski 2001; Swihart and Slade 1985) to avoid temporal autocorrelation, which leads to an underestimation of home range size and movement (Hansteen et al. 1997). We used a directional three-element Yagi antenna and a Sika receiver (150-152 MHz Biotrack Ltd., Wareham, Dorset, UK). Radio locations were obtained using standard triangulation technique from geo-referenced points spaced 50 to 100m apart, or by homing in to the radio signal (Wauters and Dhondt 1992; Romeo et al. 2010).

Actual home range estimation was conducted using the 'adehabitat' package (Calenge 2006) in R 2.15 software (R development Core Team 2012, <http://www.r-project.org/>). We used two different estimators to approximate squirrel home range size: the minimum convex polygon (100% MCP) is a widely used index which allowed us to compare our results with other studies, and the fixed kernel method (Worton 1989) which produces more reliable home range estimates. The smoothing parameter is a critical component in kernel density estimation (Borger et al. 2006) because it strongly affects kernel home range size estimators. Horne and Garton (2006a, 2006b) recommended comparing the shape of home range obtained with

different h-values against the shape expected from theoretical spatial distribution. We tested if our data supported the assumption of unimodal, bimodal or multimodal distribution using the software Animal Space Use 1.3 (Horne and Garton 2009). Annual and seasonal home range sizes (spring, summer and autumn) were calculated using the 95% Kernel Density Estimation method (KDE95), with the hadj smoothing parameter (Wauters et al. 2007) that best matched the multicore shapes of home ranges. Core area sizes were estimated using the 85% Incremental Cluster Polygon (85% ICP) recommended for multicore shaped home ranges (Wauters et al. 2007). We characterized the degree of overlap between individuals' core areas using both intrasexual and intersexual overlap percentage.

Data analysis

Pseudoreplication bias in parameter estimates due to repeated measures on the same habitat were accounted for using linear mixed models (Pinheiro and Bates 2000); the random effects were (i) habitat types in the variation of density according to season, and (ii) squirrels' identity in the case of the variation space use parameters according to sex and season (KDE95, ICP 85, intra and intersexual overlap).

For both density estimates and space use parameters, model selection was performed by calculating the subset of best models based on differences in Akaike's information criterion and corrected for small sample size (less than 2.0 units) (Symonds and Moussalli 2011). The relative importance of each variable was determined from the selected models using an averaging procedure that calculates adjusted standard errors and their corresponding 95% confidence intervals (Burnham and Anderson. 2004). Selected models were checked for variance homogeneity and normality in residuals distribution (Zuur et al. 2010). All analyses were made on rank encoded dependent variables, using the package 'nlme' (Pinheiro et al. 2011) to run LMMs, and the package 'MuMIn' (Bartoń 2009) for model selection, in R 2.15. (R Development Core Team 2012).

RESULTS

Distribution

Direct observation revealed squirrel presence in 60 out of 226 cells, while other presence indices (nest, food remains) indicated squirrel activity in additional 12 cells. This gives an area of 1800 ha (Figure 2). We can therefore submit that since its introduction, the Pallas's squirrel's distribution area has expanded at an average speed of $0.5 \text{ km}^2 \cdot \text{year}^{-1}$. The increase of the range area was curvilinear (Figure 3). Separating into two periods, the area occupied by the species increased by approximately $0.3 \text{ km}^2 \cdot \text{year}^{-1}$ between 1970 and 1990 reaching 530 ha, and by $\approx 0.7 \text{ km}^2 \cdot \text{year}^{-1}$ between 1990 and 2010.

Density

Over the course of the study period, no squirrel was counted on the 102.5 km of transects in the densely urbanized habitat (Table 1). In the residential area, the number of squirrels counted per transect ranged between 0 and 6, for an average density of $0.10 \pm 0.02 \text{ ind. ha}^{-1}$ [range: 0.0 – 0.3]. In the wooded area of the Bois de la Garoupe, up to 28 individuals were seen on a single transect, for a mean density of $1.7 \pm 0.4 \text{ ind. ha}^{-1}$ [0.0 – 6.3]. In the Bois des Encourdoules, observations ranged between 0 and 14, with a mean density of $1.4 \pm 0.2 \text{ ind. ha}^{-1}$ [range: 0.0 – 3.3]. Model averaging suggests that densities were higher in spring than during other seasons, as indicated by a positive parameter estimate and the exclusion of 0 in its 95% CI (Table 2). An average of 10 ± 2 [0 – 28] squirrels were counted per transect in spring, for a total spring density of $2.1 \pm 0.6 \text{ ind. ha}^{-1}$; while the same metrics showed much lower values in summer and autumn: 0.6 ± 0.1 and $1.2 \pm 0.3 \text{ ind. ha}^{-1}$ respectively (Table 1). In the residential habitat, densities were lower than in the two wooded areas (Bois des Encourdoules and Bois de la Garoupe) although these two did not differ from each other (Table 2).

In November 2010, the number of nests.km⁻¹ was 1.4 times higher in the suburban woody area of the Bois de la Garoupe (20 nests.km⁻¹) than in the residential area (14 nests.km⁻¹), and 3.1 times higher than in the Bois des Encourdoules (6 nests.km⁻¹). In the fully urbanized area, a single nest was observed on an Aleppo pine. All 43 nests recorded in the residential area hung in stone pines (*Pinus pinea*). In the wooded area of La Garoupe, 22 nests were counted, 16 on *P. halepensis* and 6 on *Quercus ilex*. A total of seven nests were seen on the forested site in Encourdoules, six on Aleppo pines and one on a holm oak.

Home range and core area

A total of 20 different squirrels were captured over two trapping sessions in March and June 2009; among these, seven adults of each sex were radiocollared. Number of fixes obtained per individual ranged from 86 to 253. The mean annual value of home range size (KDE 95%) was 3.2 ± 0.5 ha for females and 8.1 ± 1.3 ha for males (Table 3). Males had a KDE95% home range significantly larger than females, indicated by a high positive parameter estimate (Table 4). The remaining parameter estimates included 0 in their 95% CI for Kernel 95. Conversely, there was no effect of sex on the ICP 85, but on average Pallas's squirrel had larger core area during summer (Table 4). Percentage of core area overlap ranged between 0% and 100%. There were no effects of sex on either intrasexual or intersexual overlap. In summer, the degree of overlap was more important at both levels than in spring and autumn (Table 4).

DISCUSSION

The present study provides a refined distribution of the Pallas's squirrel in its introduced range in southern France, inferred from an earlier survey made between 2007 and 2008 (Gerriet 2009). Our results confirm the expansion of the Pallas's squirrel since 1990. According to relative densities at our study sites, *C. erythraeus* showed a marked preference for woody areas. Space use by squirrels in a suitable woody habitat was influenced mostly by sex; these data also permitted a comparison with data collected on this species both in its native range and in other part of its introduced range worldwide.

Colonization

The Cap d'Antibes is located on a peninsula, a geographical reality which has constrained the Pallas's squirrel's expansion into a single direction, presenting an ideal situation in which to observe the colonization process. In 2010 the range of Pallas's squirrels was at least 18 km², with this figure being most likely an underestimation due to lower detectability at range edges leading to lower precision of estimates (Crooks 2005). However this animal is quite noisy and bold and thus relatively easy to spot (Jouanin 1986; Tamura and Yong 1993). Therefore, we feel confident that the three surveys performed on 226 grid cells gave a reasonable estimation of the distribution of *C. erythraeus* in the department of Alpes-Maritimes.

The precise year of first introduction of the Pallas's squirrel at the Cap d'Antibes is not known, but previous publications (Jouanin 1986), and recent interviews with residents (J.-C. Gourreau pers. comm.), suggest the late 1960's. Since the initial introduction, the range has expanded exponentially, presenting a first phase of low speed expansion during the first two decades, thereafter accelerating by a factor of approximately 2.5 over the 1990's and 2000's. This spread appears to follow the same pattern observed in other countries (Bertolino 2009) and is consistent with the exponential range expansion expected of an introduced species based on the current leading theory (Crooks and Soulé 1999) (Figure 3). Such dynamics have also been observed for the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Italy (Bertolino and Genovesi 2003). Conversely, Pallas's squirrel maximum spread velocity in Antibes was approximately 0.7 km².year⁻¹, which is particularly low compared to those measured for this species in Japan (5.8 km².year⁻¹) (Bertolino and Lurz 2011) and in Argentina (21.9 km².year⁻¹) (Guichon and Doncaster 2008). In an urban context, the spatial expansion of invasive species depends primarily on the availability and the level of degradation of suitable habitats, as well as on the presence of potential barriers to the expansion process (With 2002). The landscape forming the current range of Pallas's squirrels near Antibes is urbanized, with a fragmented structure likely to reduce connectivity between preferred woody habitat patches. For example, the presence of a highway marking the northern limit of the current species range indicates that large-scale urban barriers most likely impose important limitations to the dispersion of this species (Figure 2). Collectively, these characteristics of the landscape may explain the lower colonization speed of Pallas's squirrels in Antibes compared to Japan or Argentina.

Habitat/Density

Wooded area appear to be the most favorable environment for Pallas's squirrel, based on observed relative densities and number of nests detected in these habitats (Garoupe, Encourdoules). More particularly, in Japan, tree species diversity was found to be an important factor explaining habitat selection by Pallas's squirrel, probably by providing better food supply and nesting sites (Bertolino and Lurz 2011). Although showing lower relative densities, the residential area surveyed in Antibes revealed a higher number of nests than wooded areas. Because no native red squirrel having ever been observed in the surveyed area, we are quite confident that these nests belong to *C. erythraeus*, thus suggesting that residential areas may be more favourable to settlement than previously thought. On the other hand, fully

urbanized areas lacking either private or public vegetated gardens seem most unfavorable to Pallas's squirrels.

The largest number of squirrels was observed in the woody area of La Garoupe. This site is at the edge between a forest and an urban park. Squirrels living near urban areas may benefit from anthropogenic subsidizes, including left overs (Bertolino and Lurz 2011), which could attract and allow squirrels to survive periods of natural food scarcity. This phenomenon may play a role in squirrel establishment, spread and adaptation across relatively urbanized landscape, as shown for European red squirrels in fragmented landscapes (Verbeylen et al. 2003). Another study in Argentina show that *C. erythraeus* presence is welcomed by locals and some even catch animals to sell or keep as pets, thus contributing to its range expansion (Benitez et al. 2010). On the Cap d'Antibes, squirrels were also appreciated by residents during their establishment (C. Jouanin, pers. comm.), but with increasing density and damage in ornamental gardens and orchards, this squirrel has become considered as a pest by some people, and is sometimes unsafely controlled by trapping, poisoning and shooting (Chapuis et al. 2011a).

Average relative densities obtained in Antibes ranged between 2 and 4 ind.ha⁻¹ (up to 6 ind.ha⁻¹). Similar densities were observed in Japan with approximately 6 ind.ha⁻¹, and between 1 and 18 ind.ha⁻¹ in Argentina (Benitez et al. 2010). In its native Taiwan range, densities of 5 to 7 ind.ha⁻¹ have been reported (Tamura et al. 1989). Overall, densities in France seem lower than in the other countries. Comparisons between these studies are, however, rendered difficult by the lack of standardized methodologies.

In the residential area, density estimates were relatively low while the number of nests was particularly high. This particular habitat most likely constitutes a high quality nesting site due to the availability of large gardens. The discrepancy between these two indices may be inherent to methodological biases. On one hand, animals may have been missed during count surveys due to the presence of tall walls surrounding the gardens. On the other hand, this area is dominated by the umbrella pine *Pinus pinea*, which makes observation of nests easier than in other tree species.

Space use

To our knowledge few studies have focused on space use in Pallas's squirrels. Populations were followed in native forest in Taiwan (Tamura et al. 1989; Yo et al. 1992), and on

Japanese forests where squirrel have been introduced (Tamura et al. 1987, 1989). All these studies used different sampling methodologies: radiotracking (Tamura et al. 1987), visual surveys (Tamura et al. 1989) and capture recapture (Yo and Howard 1992). Home ranges based on 100%MCP were, approximately 4-6 times larger in our study than those reported in Japan or Taiwan for females, and 2-5 times larger for males.

Although the MCP is useful for study comparison, this method is very sensitive to sample size (Powell 2000), and must be used with caution. Space use can be determined by several factors, such as (but not restricted to) habitat quality, food availability, seasons, and predation risk (Tamura et al. 1989). Several studies suggest that increased predation pressure is associated with a decrease in home range size (Morris et al. 2011; Desy et al. 1990; Tamura et al. 1989). No natural predators have been observed on Antibes, such as the diurnal raptors or tree snakes present on its native range (Tamura 2012). In the Cap d'Antibes and surroundings, the main predators are domestic cats and dogs. A low predation pressure by these pet predators may explain the large home ranges observed in our study site compared to Asiatic countries.

An inverse relationship is commonly observed between food abundance and home range size in *C. erythraeus* (Tamura et al. 1989): habitats with low food availability are thought to drive individuals to explore larger areas to gather enough food. Thus, differences between habitat characteristics, investigated in our study sites and those of Tamura et al. (1989), may explain such discrepancies. Indeed 27 and 43 species of trees per 0.1 hectare were found respectively in Japanese and Taiwanese study sites (Tamura et al. 1989), in contrast to Encourdoules where less than ten species per hectare can be found.

Our Fixed Kernel analyses showed that males Pallas's squirrels had a mean annual home range size about 2.5 times larger than females. Our results are in accordance with the fact that most Sciurids have a promiscuous mating system, with males increasing their home range to overlap with a maximum of females (Lurz et al. 2005; Romeo et al. 2010; Tamura et al. 1989). As a consequence, overlap among sex is often larger than within sex. Moreover, considering overlap within sex, it is more important in males than in females (Wauters et al. 2001, 2005; DiPierro et al. 2008; Romeo et al. 2010). Furthermore, we expected to observe intrasexual territoriality among adult females (Tamura et al. 1987, 1989; Wauters and Dhondt 1992; DiPierro et al. 2008), especially during reproductive season because females are known to defend the area around their nest against other females (Tamura et al. 1989). Contrary to

our expectation, intrasexual overlap was not lower between females than between males. Moreover, adult females did not have exclusive home ranges, which contradicts the results obtained by a radiotracking study on the introduced *C. erythraeus* population in Japan (Tamura et al. 1987), and on a native population in Taiwan from point censuses (Tamura et al. 1989). Again, differences in habitat characteristics between study sites in Japan or Taiwan and in Antibes may explain the observed discrepancies. Seasonal differences in both intra and intersex overlap found in our study is difficult to interpret in relation to the small number of animals followed in autumn.

Conclusions

The present study confirms that *C. erythraeus* is able to establish in various habitat types including suburban forest, urban woods, and residential areas. We also confirm that the Pallas's squirrel is now firmly established in the urbanized landscape of the Antibes region, reaching locally high densities in homogeneous woody habitats within a slowly expanding range. Specifically to our study, the absence of territoriality indicates the ability for squirrels to share space among a large number of individuals of both sexes, thus contributing to high densities (Marmet et al. 2009). As a consequence, establishment does not seem to require large areas, and numerous suitable habitat patches may be available at the landscape level, thereby having a significant role on future expansion prospects of the species. The present study provides sound information on key parameters involved in the expansion process of Pallas's squirrel in the Antibes region, permitting the development of useful tools for an eventual control program of this species.

Acknowledgments

The French Ministry of Ecology (M.E.D.D.E.) funded this study. We are grateful to Catherine Ducatillon and Richard Belanger (INRA) for their help with the field logistics. Many thank to Noëlie Maurel (MNHN) and Françoise Cardou for their useful comments. F. Cardou kindly improved the English language of this manuscript.

Tables

Table 1. Averaged densities from line transect counts of Pallas's squirrels according to habitat and season in Alpes-Maritimes in 2010.

Habitats	Localization (43°N, 7°E)	L (km)	W (m)	ESA (ha)	Density							
					n	Winter	n	Spring	n	Summer	n	Autumn
Urban	35°03'N, 06°54'E	4.1	-	-	5	-	5	-	10	-	5	-
Residential	33°36'N, 08°00'E	3.0	60	18.0	5	<0.1	5	0.2±0.1	9	<0.1	5	~ 0.1
Garoupe	33°56'N, 07°54'E	1.1	40	4.4	5	1.7±1.0	5	3.6±1.3	10	0.8±0.2	5	1.7±0.6
Encourdoules	35°18'N, 03°44'E	1.1	40	4.4	5	1.1±0.3	5	2.3±0.4	10	1.0±0.2	5	1.6±0.6

* Note: L= transect length (km); W= estimated band width; ESA= effective sampling area; n= number of line transects. All densities values are mean ± SE.

Table 2. Averaged parameters from AICc-based selected linear mixed models exploring the variation of relative densities of Pallas's squirrel according to site and season at the Cap d'Antibes in 2010. Non zero parameter in bold. Parameter estimates \square standard error SE, 95% confidence interval (CI).

Variable	\square	SE	Lower CI	Upper CI
Intercept	48.58	4.02	40.70	56.46
Habitat-Garoupe	-4.25	3.67	-11.42	2.93
Habitat-Residential	-38.96	3.73	-46.26	-31.65
Season-Spring	16.99	4.81	6.78	25.62
Season-Summer	-0.74	4.19	-8.94	7.47
Season-Autumn	7.24	4.61	-1.79	16.26

Table 3. Home range size, core area size and core area overlap of Pallas's squirrel in the Bois des Encourdoules.

Season	Sex	Home range (ha)		Core area (ha)	Overlap (%)	
		95% Kernel	100% MCP	85% ICP	Intrasex	Intersex
Spring	F (n=4)	2.1±0.4	2.2±1.2	0.6±0.1	35±19	71±21
	M (n=5)	5.4±1.1	6.5±1.1	1.9±0.4	71±22	45±13
Summer	F (n=5)	4.0±0.4	4.3±0.8	1.4±0.3	63±15	83±17
	M (n=5)	7.7±1.6	8.3±1.2	2.1±0.4	74±14	67±7
Autumn	F (n=3)	3.1±0.4	2.4±0.2	0.9±0.1	37±14	34±15
	M (n=3)	9.3±3.2	5.8±1.4	1.3±0.4	39±17	27±12
Annual	F (n=7)	3.2±0.5	4.7±0.7	1.3±0.3	-	-
	M (n=6)	8.1±1.3	10.0±1.1	2.9±0.5	-	-

*Note: MCP: minimum convex polygon; ICP: incremental cluster polygon. Values are mean ± SE.

Table 4. Averaged parameters from AICc based selected linear mixed models exploring the variation of home range size, and core area size and overlap, according to season and sex of Pallas's squirrel in the Bois des Encourdoules in 2010.

Variables	\square	SE	Lower CI	Upper CI
Kernel 95				
Intercept	6.69	2.40	1.42	11.95
Season-spring	-1.73	2.69	-7.81	4.35
Season-summer	3.27	2.44	-2.14	8.68
Sex-male	10.88	3.05	4.25	17.50
Season-sp*sex-m	-1.44	4.67	-12.21	9.32
Season-sum*sex-m	-4.59	3.92	-13.62	4.44
ICP 85				
Intercept	3.83	3.22	-3.11	10.77
Season-spring	3.33	4.53	-6.39	13.06
Season-summer	8.89	2.99	2.12	15.65
Sex-male	6.45	3.95	-2.10	15.02
Season-sp*sex-m	7.44	5.72	-5.74	20.63
Season-sum*sex-m	0.80	5.03	-10.79	12.38
Overlap intrasex				
Intercept	7.04	3.66	-0.90	14.98
Season-spring	1.85	5.22	-9.61	13.32
Season-summer	8.33	3.93	-0.63	17.29
Sex-male	-0.05	5.07	-10.95	10.84
Season-sp*sex-m	11.27	6.60	-3.96	26.50
Season-sum*sex-m	2.94	5.86	-10.56	16.44
Overlap intersex				
Intercept	9.33	2.46	2.60	14.65
Season-spring	6.19	2.60	0.05	13.21
Season-summer	10.89	2.10	5.87	16.72
Sex-male	-6.37	2.61	-12.75	1.61

Figures

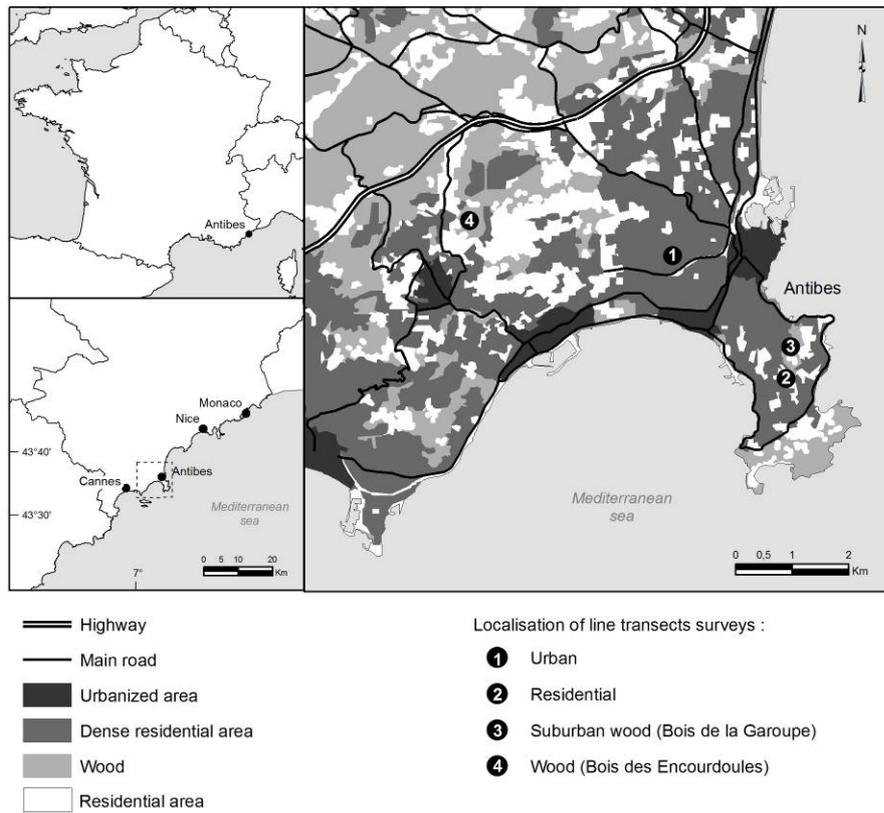


Figure 1. Location of study sites in the Antibes region (Alpes-Maritimes).

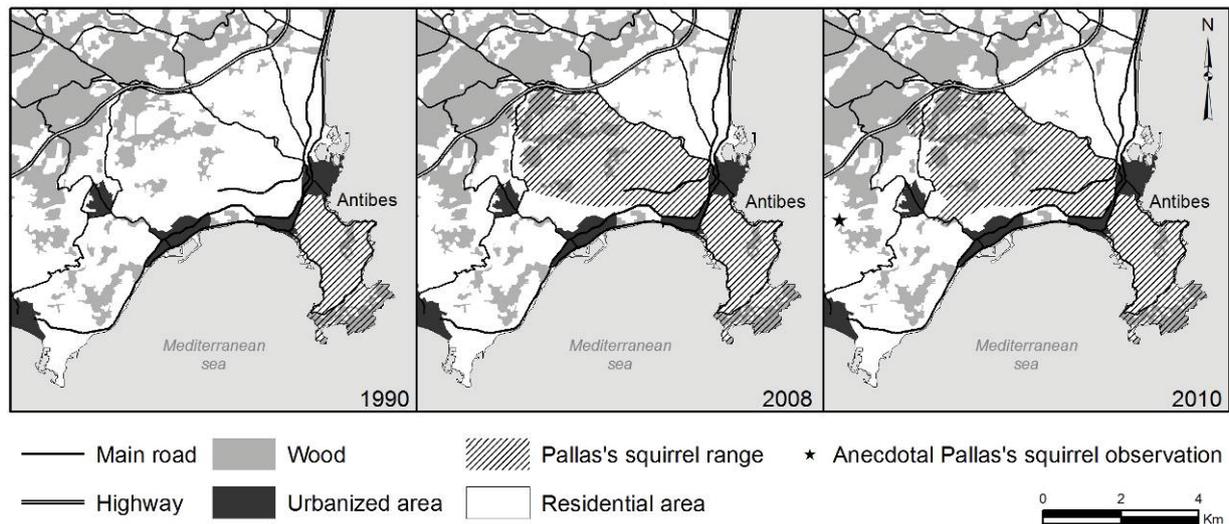


Figure 2. Pallas's squirrel distribution in 1990, assessed by visual observations (Jouanin 1992), in 2008 by visual observations and hair tube data (Gerriet 2009) and in 2010, present study.

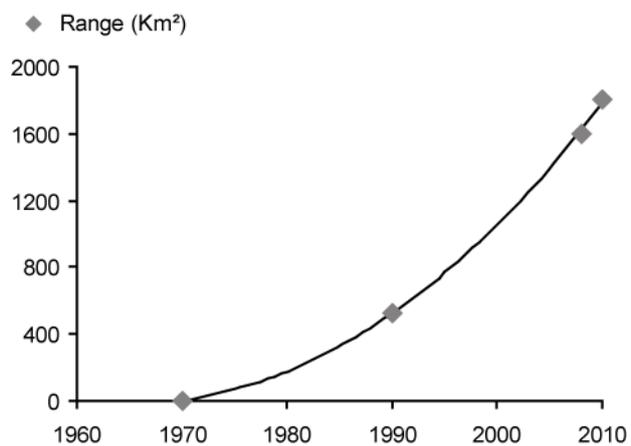


Figure 3. Population expansion of the Pallas's squirrel between 1970 and 2010.

References

- Aprile G, Chicco D (1999) Nueva especie exotica de mamifero en la Argentina : la ardilla de vientre rojo. *J Neotrop Mammal* 6:7–14
- Bartoń K (2009) MuMIn: multi-model inference (R package version 0.12.2) <<http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/>>
- Benitez VV, Gozzi AC, Borgnia M, Almada Chávez S, Messetta ML, Clos Clos G, Guichón ML (2010) La ardilla de vientre rojo en Argentina: investigación y educación, puntos clave para el manejo de una especie invasora. In: Anonymous (ed) *Invasiones Biológicas: Avances 2009*, 255–260 GEIB Grupo Especialista en Invasiones Biológicas, Serie Técnica N 4, Imprenta El Ejido, León, España
- Bertolino S (2009) Animal trade and non-indigenous species introduction: the world-wide spread of squirrels. *Divers Distrib* 15:701–708
- Bertolino S, Genovesi P (2003) Spread and attempted eradication of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Italy, and consequences for the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Eurasia. *Biol Conserv* 109:351–358
- Bertolino S, Lurz PWW (2011) *Callosciurus* squirrels: worldwide introductions, ecological impacts and recommendations to prevent the establishment of new invasive populations. *Mammal Rev.* doi:doi: 10.1111/j.1365-2907.2011.00204.x
- Borger L, Franconi N, De Michele G, Gantz A, Meschi F, Manica A, Lovari S, Coulson T (2006) Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *J Anim Ecol* 75:1393–1405
- Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL (1993) *Distance sampling: estimating abundance of biological populations*. Chapman & Hall, London
- Burnham KP, Anderson. DR (2004) Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33:261–304
- Calenge C (2006) The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol Model* 197:516–519
- Chapuis J-L, Dozières A, Pisanu B, Berlin S, Pauvert S (2011a) Plan national de lutte relatif à l'écureuil à ventre rouge (*Callosciurus erythraeus*) dans les Alpes-Maritimes. Rapport MNHN, MNH-Nice, Ministère de l'écologie (MEDDE), 31 p (<http://ecureuils.mnhn.fr>)

- Chapuis J-L, Obolenskaya E, Pisanu B, Lissovsky A (2011b) Datasheet on *Tamias sibiricius*. CABInternational, Invasive Species Compendium, Wallingford, UK. <http://www.cabi.org/isc>.
- Corbet GB, Hill JE (1992) The mammals of the Indomalayan region: a systematic review. Natural history museum publications, Oxford University Press
- Crooks JA (2005) Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience* 12:316–329
- Crooks JA, Soulé ME (1999) Lag times in population explosions of invasive species: causes and implications. In: Sandlund OT, Schei PJ, Viken A (eds). Invasive species and biodiversity management. Based on a selection of papers presented at the Norway/UN Conference on Alien Species, Trondheim, Norway, pp. 103–125. Population and Community Biology Series, Vol. 24, Dordrecht, the Netherlands, Kluwer Academic Publishers
- Desy EA, Batzli GO, Liu J (1990) Effects of food and predation on behaviour of prairie voles: a field experiment. *Oikos* 58:159–168
- Dijkstra V, Overman W, Verbeylen G (2009) Inventarisatie Pallas' eekhoorn bij Weert. Zoogdiervereniging rapport 2009.21. Zoogdiervereniging, Arnhem, The Netherlands
- DiPierro E, Molinari A, Tosi G, Wauters LA (2008) Exclusive core areas and intrasexual territoriality in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) revealed by incremental cluster polygon analysis. *Ecol Res* 23:529–542
- Duckworth JW, Timmins RJ, Molur S (2008) *Callosciurus erythraeus*. In: IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. doi:www.iucnredlist.org
- Gerriet O (2009) Répartition de l'écureuil à ventre rouge *Callosciurus erythraeus* (Pallas, 1779) (Rodentia, Sciuridae) dans les Alpes-maritimes (France). *Biocosme Mésogéen* 26:139–148
- Guichòn ML, Doncaster CP (2008) Invasion dynamics of an introduced squirrel in Argentina. *Ecography* 31:211–220
- Gurnell J, Lurz PWW, Shirley MDF, Cartmel S, Garson PJ, Magris L, Steele J (2004a) Monitoring red squirrels *Sciurus vulgaris* and grey squirrels *Sciurus carolinensis* in Britain. *Mammal Rev* 34:51–74
- Gurnell J, Wauters LA, Lurz PWW, Tosi G (2004b) Alien species and interspecific competition: effects of introduced eastern grey squirrels on red squirrel population dynamics. *J Anim Ecol* 73:26–35

- Hansteen TL, Andreassen HP, Ims RA (1997) Effects of spatiotemporal scale on autocorrelation and home range estimators. *J Wildl Manage* 61:280–290
- Ho CY (1994) The ecology of exotic squirrels (Sciuridae) in Hong Kong, with special reference to *Callosciurus erythraeus thai* (Kloss). HM.Phil. Thesis, University of Hong Kong
- Hori M, Yamada M, Tsunoda N (2006) Line census and gnawing damage of introduced Formosan squirrels (*Callosciurus erythraeus taiwanensis*) in urban forests of Kamakura, Kanagawa, Japan. In: Koike F, Clout MN, Kawamichi M, De Poorter M, Iwatsuki K (eds). Assessment and control of biological invasion risks. Shoukadoh Book Sellers, Kyoto, Japan and IUCN, Gland, Switzerland, pp 204–209
- Horne JS, Garton EO (2006a) Likelihood cross-validation versus least squares cross-validation for choosing the smoothing parameter in kernel home-range analysis. *J Wildl Manage* 70:641–648
- Horne JS, Garton EO (2006b) Selecting the best home range model: an information theoretic approach. *Ecology* 87:1146–1152
- Horne JS, Garton EO (2009) Animal Space Use 1.3 <http://www.cnr.uidaho.edu/population_ecology/animal_space_use>
- Hulme PE (2006) Beyond control: wider implications for the management of biological invasions. *J Appl Ecol* 43:835–847
- 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
- Jouanin C (1992) L'écureuil à ventre rouge d'Antibes. In: Sénotier J-L (ed) Introductions et réintroductions de mammifères sauvages, XIVème colloque de la S.F.E.P.M. Orléans 20-21 oct. 1990 Nature-Centre, pp 277–284
- Long JL (ed) (2003) Introduced mammals of the world. CAB International. CSIRO Publishing, Colling wood, Australia
- Lurz PWW, Gurnell J, Magris L (2005) *Sciurus vulgaris*. *Mammalian Species* 769:1–10
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz F (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol Appl* 10:689–710
- Marmet J, Pisanu B, Chapuis J-L (2009) Home range, range overlap, and site fidelity of introduced Siberian chipmunks in a suburban French forest. *Eur J Wildl Res* 55:497–504

- Marsot M, Sigaud M, Chapuis J-L, Ferquel E, Cornet M, Vourc'h G (2011) Introduced Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus barberi*) harbour more diverse *Borrelia burgdorferi sensu lato* genospecies than native bank voles (*Myodes glareolus*). *Appl Environ Microb* 77:5716–5721
- Miyamoto A, Tamura N, Sugimura K, Yamada F (2004) Predicting habitat distribution of the alien Formosan squirrel using logistic regression model. *Global Environmental Research* 8:13–21
- Morris G, Conner LM, Oli MK (2011) Effects of mammalian predator exclusion and supplemental feeding on space use by hispid cotton rats. *J Mammal* 92:583–589
- Oshida T, Torii H, Lin L-K, Lee J-K, Chen Y-J, Endo H, Sasaki M (2007) A preliminary study on origin of *Callosciurus* squirrels introduced into Japan. *Mamm Study* 32:75–82
- Pinheiro J, Bates D (2000) *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer, New York
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D (2011) Package 'nlme'. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/nlme/nlme.pdf>
- Powell RA (2000) Animal home ranges and territories and home range estimators. In: Boitani L, Fuller TK (eds) *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. Columbia University Press, New York, pp 65–110
- Richardson DM, Pysek P, Rejmanek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers Distrib* 6:93–107
- Romeo C, Wauters LA, Preatoni D, Tosi G, Martinoli A (2010) Living on the edge: space use of Eurasian red squirrels in marginal high-elevation habitat. *Acta Oecol* 36:604–610
- Steele MA, Koprowski JL (2001) *North America tree squirrels*. Smithsonian Institution Press, Washington and London
- Strayer DL, Eviner VT, Jeschke JM, Pace ML (2006) Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends Ecol Evol* 21:645–651
- Stuyck J, Baert K, Breyne P, Adriaens T (2009) Invasion history and control of *Callosciurus erythraeus* in Dadizele, Belgium. In: Segers H, Branquart E (eds) *Science Facing Aliens. Proceedings of a Scientific Meeting on Invasive Alien Species*, Brussel, May 11th 2009, Belgium, pp 42
- Swihart RK, Slade NA (1985) Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology* 66:1176–1184

- Symonds MRE, Moussalli A (2011) A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behav Ecol Sociobiol* 65:13–21
- Tamura N (2004) Effects of habitat mosaic on home range size of the Japanese squirrel, *Sciurus lis*. *Mamm Study* 29:9–14
- Tamura N (2012) Datasheet on *Callosciurus erythraeus*. CABI, Wallingford, UK. <http://www.cabi.org/isc>
- Tamura N, Ohara S (2005) Chemical components of hardwood barks stripped by the alien squirrel *Callosciurus erythraeus* in Japan. *J Forest Res* 10:429–433
- Tamura N, Yong H-S (1993) Vocalizations in response to predators in three species of Malaysian *Callosciurus* (Sciuridae). *J Mammal* 74:703–714
- Tamura N, Hayashi F, Miyashita K (1989) Spacing and kinship in the Formosan squirrel living in different habitats. *Oecologia* 79:344–352
- Tamura N, Nakane M, Satou S, Hayashi F (1987) Home range size of the Formosan squirrel, *Callosciurus erythraeus taiwanensis*, estimated by radio tracking. *J Mamm Soc Jap* 12:69–72
- Valery L, Fritz H, Lefeuvre JC, Simberloff D (2008) In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biol Invasions* 10:1345–1351
- Verbeylen G, Bruyn LD, Matthysen E (2003) Patch occupancy, population density and dynamics in a fragmented red squirrel *Sciurus vulgaris* population. *Ecography* 26:118–128
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo J (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494–499
- Vourc'h G, Marmet J, Chassagne M, Bord S, Chapuis J-L (2007) *Borrelia burgdorferi sensu lato* in Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus*) introduced in suburban forests in France. *Vector-borne zoonot dis* 7:637–642
- Wauters LA, Dhondt AA (1992) Spacing behaviour of red squirrels, *Sciurus vulgaris*: variation between habitats and the sexes. *Anim Behav* 43:297–311
- Wauters LA, Gurnell J, Preatoni D, Tosi G (2001) Effects of spatial variation in food availability on spacing behaviour and demography of Eurasian red squirrels. *Ecography* 24:525–538
- Wauters LA, Preatoni DG, Molinari A, Tosi G (2007) Radio-tracking squirrels: performance of home range density and linkage estimators with small range and sample size. *Ecol Model* 202:333–344

- Wauters LA, Tosi G, Gurnell J (2005) A review of the competitive effects of alien gray squirrels on behaviour, activity and habitat use of red squirrels in mixed, deciduous woodland in Italy. *Hystrix* 16:27–40
- Witey JC, Bloxton TD, Marzluff JM (2001) Effects of tagging and location error in wildlife radiotelemetry studies. In: Millspaugh JJ, Marzluff JM (eds) *Radiotracking and Animal Populations*. Academic Press, San Diego, pp 45–75
- With KA (2002) The landscape ecology of invasive spread. *Conserv Biol* 16:1192–1203
- Worton BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70:164–168
- Yo SP, Lin YS, Howard WE (1992) Home range dynamics of red-bellied tree squirrels (*Callosciurus erythraeus*) in Chitou. *Bull Inst Zool Acad Sinica* 31:199–211
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol Evol* 1:3–14

Article 5

**Macroparasites of Pallas's squirrel (*Callosciurus erythraeus*)
introduced into Europe**

Anne Dozières - Benoît Pisanu - Carole Lapeyre - Jan Stuyck - Jean-Louis Chapuis

2010

Veterinary Parasitology



Contents lists available at ScienceDirect

Veterinary Parasitology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/vetpar

Short communication

Macroparasites of Pallas's squirrels (*Callosciurus erythraeus*) introduced into EuropeA. Dozières^a, B. Pisanu^a, O. Gerriet^b, C. Lapeyre^a, J. Stuyck^c, J.-L. Chapuis^{a,*}^a Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Ecologie et gestion de la biodiversité, UMR 7204 CERSP MNHN-CNRS-P6, 61 rue Buffon, CP 53, 75231 Paris Cedex 05, France^b Muséum d'Histoire naturelle, 60 boulevard Risso, 06300 Nice, France^c Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Kliniekstraat 25, 1070 Brussel, Belgium

ARTICLE INFO

Article history:

Received 19 January 2010

Received in revised form 2 April 2010

Accepted 16 April 2010

Keywords:

Pallas's squirrel

Callosciurus erythraeus

Introduced pet

Parasitic arthropods

Helminths

ABSTRACT

Introduced pets released *in natura* can lead to sanitary risks for native fauna and humans. We analysed the macroparasite fauna of a total of 49 Pallas's squirrels, *Callosciurus erythraeus*, from two populations introduced into urbanised areas in Europe ($n = 16$ ♀ and 13 ♂ from Antibes, France, 43°33'N–7°7'E; $n = 11$ ♀ and 9 ♂ in from Dadizele, Belgium, 50°52'N–3°5'E). Of the 185 identified ectoparasites from Antibes, 183 were sucking lice *Enderleinellus kumadai*, with male squirrels 10 times more intensely infested than females. The flea *Nosopsyllus fasciatus* was found on two hosts. No hard ticks were recovered. Of the 131 arthropods specimens from Dadizele, 45 belonged to *E. kumadai*, with male squirrels three times more intensely infested than females. Eighty-six arthropods belonged to another sucking louse, *Hoplopleura erismata*, with males infested twice as intensely as females. No fleas or hard ticks were found. We only found 12 immature *Hymenolepis* sp. cestodes in the small intestine of three squirrels from Antibes and two immature *Mastophorus* sp. female nematodes in the stomach of a squirrel from Dadizele. We found no other helminths in the body cavity, heart, lung, liver, kidney or bladder. The macroparasite fauna of these two squirrel populations is consistent with what is expected from an introduced host, i.e., a few species dominated by specialist taxa imported with founders. The scarcity of other rodent species in the urbanised areas where Pallas's squirrels were sampled may explain the low variety of newly acquired macroparasites. The discrepancy in sucking lice infestations between males and females could be due to differences in either behaviour or physiology in this non-sexually dimorphic host. Based on the macroparasites found in this study, we expect minimal sanitary risks for both native fauna and humans in urbanised habitats such as those in our study.

© 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Imported pets carry parasites from their native area (Ide et al., 2000; Yokoyama et al., 2003; Pisanu et al., 2007; Beaucournu et al., 2008; Hasegawa et al., 2008). If released, introduced hosts can transfer parasites to native

host species (Asakawa, 2005; Smith and Carpenter, 2006; Bordes et al., 2007). There is also an increase in sanitary risks to humans because these pets may be more susceptible to becoming infected by pathogens through the acquisition of local vector-borne arthropods (Irwin, 2002; Beugnet and Marié, 2009). This risk has been identified for introduced squirrels (Craine et al., 1995; Shinozaki et al., 2004; Vourc'h et al., 2007; Pisanu et al., 2010). Additionally, these alien hosts can acquire new parasites originating from native hosts (Torchin and Mitchell, 2004;

* Corresponding author. Tel.: +33 1 40 79 32 63.
E-mail address: chapuis@mnhn.fr (J.-L. Chapuis).

Asakawa, 2005; Pisanu et al., 2008, 2009). These newly acquired parasite species are often characterized by the ability of developing in a wide array of hosts, or when introduced hosts are phylogenetically close to native cohabiting host species (Asakawa, 2005; Tompkins and Poulin, 2006; Pisanu et al., 2009).

The Pallas's squirrel, *Callosciurus erythraeus*, is native to South-eastern Asia (Duckworth et al., 2008). It was introduced in the late 1960s (J.-M. Gourreau, personal communication) or before 1974 according to Jouanin (1986, 1992; see also Gerriet, 2009) to Cap d'Antibes (Alpes-Maritimes, France). It was introduced in the early 2000s to Dadizele (Belgium; Stuyck, 2009). These populations are two of the three known ones that have been established in Western Europe; there is also a small population in the Netherlands (Dijkstra et al., 2009). The origin of these populations and the number of founders are unknown. However, the Belgian and French populations probably originated from a single introduction event.

We studied the macroparasite species of the French and Belgian populations of Pallas's squirrel to evaluate the sanitary hazards to native fauna and humans from imported or newly acquired taxa (Shinozaki et al., 2004; Vourc'h et al., 2007; Pisanu et al., 2010). We expect the parasitic population, including Arthropods and Helminths, to be made up by two groups of parasites: (1) specialist taxa imported with founder hosts, and (2) local generalist parasites.

2. Materials and methods

We studied 49 Pallas's squirrels: 20 individuals collected in an urban park in Dadizele (Flanders, Belgium, 50°51'N–3°5'E) during an eradication attempt in February until April 2008 (Stuyck, 2009); 29 squirrels from Alpes-Maritimes (France); 27 from the park of the Villa Thuret (Antibes, 43°34'N–7°7'E) between February and June 2009; and two from the Bois des Encourdoules (Vallauris, 6 km Northwest, 43°35'N, 7°3'E), one in March and one in June 2009. Belgian specimens were live-trapped, euthanised and entire carcasses were kept frozen at –20 °C. French specimens were live-trapped, euthanised and eviscerated in the field. The gut, from oesophagus to rectum, was stored in 70% ethanol and carcasses were then immediately frozen at –20 °C in individual plastic bags for later examination of ectoparasites. Bodies were weighed (with viscera) to the nearest gram, and we measured head-body, tail and hind foot lengths (Berry, 1970) to the nearest millimetre.

We examined the entire body for the presence of ectoparasites using a stereo-microscope. We also examined the abdominal cavity, heart, lungs, liver, kidneys and bladder for internal helminths. Lumen and walls from oesophagus to rectum were examined for intestinal helminths. Specimen identifications refer to the following: the cestode family Hymenolepididae Ariola, 1899 to Czaplinski and Vaucher (1994); the nematode sub-family Mastophorinae Quentin, 1971 to Quentin (1971a, 1971b); the sucking lice family Enderleinellidae (Ewing, 1929) and the family Hoplopleuridae (Ewing, 1929) to Kim and Ludwig (1978); and, at the species level, to Kaneko (1954) and to Johnson (1959).

Because of unequal sample sizes, we compared differences in macroparasite prevalence between sexes using the Fisher exact test and we determined mean intensities using Mood's median test with Quantitative Parasitology 3.0 software (Rózsa et al., 2000; Reiczigel and Rózsa, 2005). We compared male and female host biometrics with Mann–Whitney's median test (Siegel and Castellan, 1988) in R 2.8.1 (R Development Core Team, 2008).

3. Results

We found two species of sucking lice in the Dadizele population of Pallas's squirrels (Table 1): 86 specimens (48 ♀, 32 ♂ and 6 nymphs) of *Hoplopleura erismata* (Johnson, 1959) on 14 hosts, and 45 specimens (18 ♀, 11 ♂ and 16 nymphs) of *Enderleinellus kumadai* (Kaneko, 1954) on 10 hosts. More male squirrels were infested by *H. erismata* ($P_{\text{Fisher}} = 0.01$) than females, without differences in lice burden between sexes ($P_{\text{Mood}} = 0.30$). Also, males harboured more *E. kumadai* ($P_{\text{Mood}} = 0.05$) than females, without differences in prevalence ($P_{\text{Fisher}} = 0.37$). Additionally, we found two immature females of a *Mastophorus* sp. nematode in the stomach lumen of one squirrel.

One species dominated the macroparasite fauna of the 29 Pallas's squirrel that we examined from the Antibes population (Table 1): 183 specimens of *E. kumadai* (113 ♀, 62 ♂ and 8 nymphs) were found on 16 hosts. More male squirrels were infected ($P_{\text{Fisher}} < 0.01$), with a larger number of sucking lice ($P_{\text{Mood}} = 0.03$), than females. We found a *Nosopsyllus fasciatus* (Bosc d'Antic, 1800) flea on two squirrels. We also found twelve incomplete and immature specimens of a *Hymenolepis* cestode (Weinland, 1858) in the small intestine of three squirrels from Villa Thuret.

We found no other macroparasites in the digestive tract, heart, lung, liver, kidneys, bladder, or body cavity of these 49 hosts.

Male and female Palla's squirrels from Dadizele and Cap d'Antibes had the same morphometry; Villa Thuret females were heavier than males ($P_{\text{Mann-Whitney}} = 0.01$; Table 1).

4. Discussion

Pallas's squirrels introduced into Japan carried at least 6 macroparasite species (Kaneko, 1954; Shinozaki et al., 2004; Asakawa, 2005; Sato et al., 2007): a hard tick, *Haemaphysalis flava*; two sucking lice, *E. kumadai* and *Neohaematopinus callosciuri*; a flea, *Ceratophyllus (Monopsyllus) anisus*; and three nematodes, *Brevistriata callosciuri*, *Strongyloides callosciureus* and *Gongylonema neoplasticum*. According to Shinozaki et al. (2004), only *H. flava* was native to Japan. In fact, there were no reports of *C. (M.) anisus* or of *N. callosciuri* in Japan before the Pallas's squirrel parasite fauna studies (Shinozaki et al., 2004; Asakawa, 2005; but see Beaucournu and Launay, 1990). *E. kumadai* was first described in 1954 by K. Kaneko from Pallas's squirrels originating from Taiwan and introduced into Japan on Izu-oshuzima Island in 1935. According to Sato et al. (2007), *S. callosciureus* would have been introduced with the founders. The stomach nematode *G. neoplasticum*, a parasite associated with Murinae, must have been acquired accidentally by the squirrel through the consumption of

Table 1

Morphology (mean \pm SE) and macroparasite infestation characteristics for female and male Pallas's squirrels, *Callosciurus erythraeus*, in Belgium and France. Prevalence: P; mean intensity: ml; 95% confidence interval in brackets; the count range in parentheses.

Localities		Dadizele		Antibes	
Countries		Belgium		France	
Sex		Females	Males	Females	Males
Number of squirrels		11	9	16	13
Hosts					
Body mass (g)		312 \pm 10 (251–369)	309 \pm 6 (280–331)	366 \pm 8 (310–430)	322 \pm 15 (205–385)
Head-body (mm)		204 \pm 4 (191–228)	208 \pm 4 (198–230)	219 \pm 2 (202–234)	215 \pm 4 (182–237)
Tail (mm)		152 \pm 3 (143–166)	148 \pm 5 (124–167)	180 \pm 2 (163–194)	174 \pm 2 (156–187)
Hind foot (mm)		48 \pm 1 (46–52)	48 \pm 1 (47–50)	46 \pm 1 (42–50)	45 \pm 1 (41–50)
Arthropods					
Sucking lice					
<i>Enderleinellus kumadai</i>	P	31 [13–56]	67 [32–90]	31 [13–56]	85 [57–97]
	ml	(1; 1; 1; 1)	6 [1–16]	2 [1–3]	10 [4–24]
<i>Hoplopleura erismata</i>	P	46 [20–74]	100 [68–100]	0	0
	ml	3 [1–4]	8 [4–13]	–	–
Flea					
<i>Nosopsyllus fasciatus</i>	P	0	0	13 [2–37]	0
	ml	–	–	(1; 1)	–
Helminths					
Cestode					
<i>Hymenolepis</i> sp.	P	0	0	13 [2–37]	8 [<1–34]
	ml	–	–	(2; 4)	(6)
Nematode					
<i>Mastophorus</i> sp.	P	0	11 [1–44]	0	0
	ml	–	(2)	–	–

intermediary host insects (Anderson, 1992). Therefore, at least five species of macroparasites have been imported with Pallas's squirrels introduced into Japan since 1935. Four out of these five species are only found on Sciurids, and three of them (*N. callosciuri*, *B. callosciuri* and *E. kumadai*) are specialists of the Callosciurini tribe. The small number of macroparasite species found in France and Belgium may be related to fewer introduction events in these two countries and a low number of founders compared to Japan (see Oshida et al., 2007).

To our knowledge, the macroparasite fauna of Pallas's squirrels on their native area has not been documented (Shinozaki et al., 2004; but see Durden and Musser, 1994a, 1994b). The endoparasite fauna for other *Callosciurus* squirrels consists of few species, which was attributed to tree-canopy use behaviour (Dunn et al., 1968). This behaviour, as well as the scarcity of other rodent species cohabiting in the areas studied in Belgium and France, may explain the very low number of accidental parasitism observed on introduced Pallas's squirrel. For example, the macroparasites identified from another Sciurid introduced into France, the Siberian chipmunk, *Tamias (Eutamias) sibiricus barberi* Johnson et Jones, 1955 (see Obolenskaya et al., 2009), represent 19 taxa observed in four populations (Vourc'h et al., 2007; Pisanu et al., 2007, 2008, 2009; Beaucournu et al., 2008), three of which were imported, three newly hosted (a flea, a hard tick, and a nematode) and 13 acquired accidentally. Chipmunks are ground-dwelling squirrels that live in burrows and spend less time in the tree-canopy (Chapuis, 2005); this behaviour may increase the probability of acquiring infective stages of parasites

available in the environment, even in urbanised localities.

Pallas's squirrels in Belgium were observed to have only one accidental acquisition. We could not identify the two immature female nematodes to species level; however, in Europe, only one species of the genus *Mastophorus* is known to infect a great number of rodent hosts primarily belonging to the superfamily Muroidea: *M. muris* (Gmelin, 1790). This species has an indirect life-cycle, and infective stages must first develop in an intermediate terrestrial insect host (Anderson, 1992). In France, only two accidental acquisitions were detected. *N. fasciatus*, also known as the rat's flea, has a very large host spectrum, but primary hosts are in the genus *Rattus* (Beaucournu and Launay, 1990). Collectively, these results indicate that Pallas's squirrels may accidentally acquire a few parasites from co-inhabiting with native Muroid rodents, probably rats (*Rattus* spp.). This finding agrees with Shinozaki et al. (2004), who found the flea, *C. (M.) anisus*, a common rat flea in East Asia (Beaucournu and Launay, 1990).

We found sex-biased sucking lice infestations. This result agrees with other studies that show higher ectoparasite infestations are observed on male rodents (Randolph, 1975; Poulin, 1996; Perkins et al., 2003) including sucking lice on squirrels (Durdin, 1980). We did not find sexually dimorphic body size in Pallas's squirrels (see also: Cassini and Guichón, 2009). Therefore, any differences in ectoparasite infestations between sexes, as already documented in non-sexually dimorphic mammals (Moore and Wilson, 2002; Wilson et al., 2002), may have been caused by differences in genetics (Coltman et al., 2001), physiol-

ogy (Perez-Orella and Schulte-Hostedde, 2005), immunity (Hughes and Randolph, 2001), or behaviour-related exploration and space use (Boyer et al., 2010).

As expected, the macroparasite species richness we found in the populations of Pallas's squirrels established in Europe was very low and consisted mainly of specialists imported from Asia (Durden and Musser, 1994a, 1994b). This result is consistent with the pattern of low diversity of macroparasites in introduced hosts (Torchin et al., 2003), as it is for introduced squirrels (López-Darias et al., 2008). The lack of accidental or newly acquired parasites is likely due to the low number of mammalian species present in urbanised areas. We conclude that the risks of infestation by ectoparasites shared by Pallas's squirrels and native species, almost exclusively red squirrels and humans, are minimal in urban parks in France and Belgium. Additionally, in Belgium, the population of Pallas's squirrels has probably been eradicated due to an early eradication measure in 2008 (Stuyck, 2009). Such management actions prevent increased sanitary risks that may arise if introduced populations were allowed to spread to areas where there is increased parasite exposure (see Beugnet and Marié, 2009).

Acknowledgments

We wish to thank the *Office National des Forêts* and the French Minister of Ecology (M.E.E.D.D.M.) for our funding. We would also like to thank C. Ducatillon (*Institut National de la Recherche Agronomique, Villa Thuret, Antibes*) for field facilities, Pr. L.A. Durden for kindly checking our identification of *H. erismata*, and Pr. J.-C. Beaucournu for flea identification.

References

- Anderson, R.C., 1992. Nematodes Parasites of Vertebrates, their Development and Transmission. CAB International, Wallingford, UK, 578 pp.
- Asakawa, M., 2005. Perspectives of host–parasite relationships between rodents and nematodes in Japan. *Mamm. Study* 30, S95–S99.
- Beaucournu, J.-C., Launay, H., 1990. Les puces de France et du bassin méditerranéen occidental. *Faune de France* 76. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris, France, 548 pp.
- Beaucournu, J.-C., Pisanu, B., Chapuis, J.-L., 2008. *Enderleinellus tamiasis* Fahrenholz, 1916 (Anoplura: Enderleinellidae), espèce importée, implantée et nouvelle pour la faune de France. *Parasite* 15, 175–178.
- Berry, R.J., 1970. The natural history of the house mouse. *Field Stud.* 3, 219–262.
- Beugnet, F., Marié, J.-L., 2009. Emerging arthropod-borne diseases of companion animals in Europe. *Vet. Parasitol.* 163, 298–305.
- Bordes, F., Langed, J., Feliu, C., Morand, S., 2007. Helminth communities of an introduced hare (*Lepus granatensis*) and a native hare (*Lepus europaeus*) in Southern France. *J. Wildlife Dis.* 43, 747–751.
- Boyer, N., Réale, D., Marmet, J., Pisanu, B., Chapuis, J.-L., 2010. Personality, space use, and tick load in an introduced population of Siberian chipmunk, *Tamias sibiricus*. *J. Anim. Ecol.* 79, 538–547.
- Cassini, G.H., Guichón, M.L., 2009. Variaciones morfológicas y diagnosis de la ardilla de vientre rojo, *Callosciurus erythraeus* (Pallas, 1779), en Argentina. *Mastozool. Neotrop.* 16, 39–48.
- Chapuis, J.-L., 2005. Répartition en France d'un animal de compagnie naturalisé, le Tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*). *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 60, 239–253.
- Coltman, D.W., Pilkington, J., Bruuk, L.E.B., Wilson, K., Pemberton, J.M., 2001. Positive genetic correlation between parasite resistance and body size in a free-living ungulate population. *Evolution* 55, 2116–2125.
- Craine, N.G., Randolph, S.E., Nuttall, P.A., 1995. Seasonal variation in the role of grey squirrels as hosts of *Ixodes ricinus*, the tick vector of the Lyme disease spirochaete, in a British woodland. *Folia Parasitol.* 42, 73–80.
- Czaplinski, B., Vaucher, C., 1994. Family Hymenolepididae Ariola, 1899. In: Khalil, L.F., Jones, A., Bray, R.A. (Eds.), *Keys to the Cestodes Parasites of Vertebrates*. CAB International, Wallington, UK, pp. 595–663.
- Dijkstra, V., Overman, W., Verbeylen, G., 2009. Inventarisatie Pallas' eekhoorn bij Weert. Zoogdierveniging rapport 2009.21, Zoogdierveniging, Arnhem, Nederland (in Dutch, with English abstract).
- Duckworth, J.W., Timmins, R.J., Molur, S., 2008. *Callosciurus erythraeus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1. www.iucnredlist.org.
- Dunn, F.L., Lim, B.L., Yap, L.F., 1968. Endoparasite patterns in mammals of the Malayan rain forest. *Ecology* 49, 1179–1184.
- Durden, L.A., 1980. Seasonal abundance of fleas (Siphonaptera) and sucking lice (Anoplura) on gray squirrels, *Sciurus carolinensis*, in central Tennessee, USA. *J. Med. Entomol.* 17, 483–484.
- Durden, L.A., Musser, G.G., 1994a. The sucking lice (Insecta, Anoplura) of the world: a taxonomic checklist with records of mammalian hosts and geographical distribution. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 218, 1–90.
- Durden, L.A., Musser, G.G., 1994b. The mammalian hosts of the sucking lice (Anoplura) of the world: a host–parasite List. *Bull. Soc. Vector Ecol.* 19, 130–168.
- Gerriet, O., 2009. Répartition de l'écureuil à ventre rouge *Callosciurus erythraeus* (Pallas, 1779) (*Rodentia, Sciuridae*) dans les Alpes-Maritimes (France). *Biocosme Méditerranéen (Nice)* 26, 139–148.
- Hasegawa, H., Sato, H., Iwakiri, E., Ikeda, Y., Une, Y., 2008. Helminths collected from imported pet Murids, with special reference to concomitant infection in the golden hamsters with three pinworm species of the genus *Syphacia* (Nematoda: Oxyuridae). *J. Parasitol.* 94, 752–754.
- Hughes, V.L., Randolph, S.E., 2001. Testosterone depresses innate and acquired resistance to ticks in natural rodent hosts: a force for aggregated distribution of parasites. *J. Parasitol.* 87, 49–54.
- Ide, Y., Inaba, T., Asakawa, M., 2000. Prevalence of the parasitic helminths in pet animals belonging to orders Marsupialia and Edentata. *Jpn. J. Zool. Wildlife Med.* 5, 157–162 (in Japanese, with English abstract).
- Irwin, P.J., 2002. Companion animal parasitology: a clinical perspective. *Int. J. Parasitol.* 32, 581–593.
- Johnson, P.T., 1959. The rodent-infesting Anoplura (Sucking lice) of Thailand, with remarks on some related species. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 110, 569–598.
- 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.
- Jouanin, C., 1992. L'écureuil à ventre rouge d'Antibes. In: Sétoutier J.-L. (Ed.) *Introductions et réintroductions de mammifères sauvages, XIVème colloque de la S.F.E.P.M., Orléans, 20–21 octobre 1990*, Nature Centre, Orléans, France, pp. 277–284.
- Kaneko, K., 1954. Description of a new species of *Enderleinellus* collected from the South Formosa squirrel naturalized into Japan. *Bull. Tokyo Med. Dent. Univ.* 1, 49–52.
- Kim, K.C., Ludwig, H.W., 1978. The Family classification of the Anoplura. *Syst. Entomol.* 3, 249–284.
- López-Darias, M., Ribas, A., Feliú, C., 2008. Helminth parasites in native and invasive mammal populations: comparative study on the Barbary ground squirrel *Atlantoxerus getulus* L. (*Rodentia, Sciuridae*) in Morocco and the Canary Islands. *Acta Parasitol.* 53, 296–301.
- Moore, S.L., Wilson, K., 2002. Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science* 297, 2015–2018.
- Obolenskaya, E.V., Lee, M.-Y., Dokuchaev, N.E., Oshida, T., Lee, M.-S., Lee, H., Lisovsky, A.A., 2009. Diversity of palearctic chipmunks (*Tamias, Sciuridae*). *Mammalia* 73, 281–298.
- Oshida, T., Torii, H., Lin, L.-K., Lee, J.-K., Chen, Y.-J., Endo, H., Sasaki, M., 2007. A preliminary study of *Callosciurus* squirrels introduced into Japan. *Mamm. Study* 32, 75–82.
- Perez-Orella, C., Schulte-Hostedde, A.I., 2005. Effect of sex and body size on ectoparasite loads in the northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*). *Can. J. Zool.* 83, 1381–1385.
- Perkins, S.E., Cattadori, I.M., Tagliapietra, V., Rizzoli, A.P., Hudson, P.J., 2003. Empirical evidence for key hosts in persistence of a tick-borne disease. *Int. J. Parasitol.* 33, 909–917.
- Pisanu, B., Jérusalem, C., Huchery, C., Marmet, J., Chapuis, J.-L., 2007. Helminth fauna of the Siberian chipmunk, *Tamias sibiricus* Laxmann (*Rodentia, Sciuridae*) introduced in suburban French forests. *Parasitol. Res.* 100, 1375–1379.

- Pisanu, B., Lebaillieux, L., Chapuis, J.-L., 2009. Why do Siberian chipmunks *Tamias sibiricus* (Sciuridae) introduced in French forests acquired so few intestinal nematode species from native sympatric Murids? Parasitol. Res. 104, 709–714.
- Pisanu, B., Marmet, J., Beaucournu, J.-C., Chapuis, J.-L., 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.
- Pisanu, B., Marsot, M., Marmet, J., Chapuis, J.-L., Réale, D., Vourc'h, G., 2010. Introduced Siberian chipmunks are more heavily infested by ixodid ticks than are native bank voles in a suburban forest in France. Int. J. Parasitol., doi:10.1016/j.ijpara.2010.03.012.
- Poulin, R., 1996. Sexual inequalities in helminth infections: a cost of being a male? Am. Nat. 147, 287–295.
- Quentin, J.-C., 1971a. Morphogenèse larvaire du Spiruride *Mastophorus muris* (Gmelin, 1790). Ann. Parasitol. Hum. Comp. 45, 839–855.
- Quentin, J.-C., 1971b. Sur les modalités d'évolution chez quelques lignées d'helminthes de rongeurs Muroidea. Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Ent. méd. Parasitol. 9, 103–176.
- Reiczigel, J., Rózsa, L., 2005. Quantitative Parasitology 3.0. Budapest (<http://bio.univet.hu/qp/qp.htm>).
- R Development Core Team, 2008. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org>.
- Randolph, S.E., 1975. Patterns of distribution of the tick *Ixodes trianguliceps* Birula on its hosts. J. Anim. Ecol. 44, 451–474.
- Rózsa, L., Reiczigel, J., Majoros, G., 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. J. Parasitol. 86, 228–232.
- Sato, H., Torii, H., Une, Y., Ooi, H.-K., 2007. A new Rhabditoid nematode species in Asian Sciurids, distinct from *Strongyloides robustus* in north American Sciurids. J. Parasitol. 93, 1476–1486.
- Shinozaki, Y., Shiibashi, T., Yoshizawa, K., Murata, K., Kimura, J., Maruyama, S., Hayama, Y., Yoshida, H., Nogami, S., 2004. Ectoparasites of the Palas squirrel. *Callosciurus erythraeus*, introduced to Japan. Med. Vet. Entomol. 18, 61–63.
- Siegel, S., Castellan Jr., N.J., 1988. Non-Parametric Statistics for the Behavioral Sciences. MacGraw Hill Inc., Singapore, 399 pp.
- Smith, K.F., Carpenter, S.M., 2006. Potential spread of introduced black rat (*Rattus rattus*) parasites to endemic deer mice (*Peromyscus maniculatus*) on the California Channel Islands. Divers. Distrib. 12, 742–748.
- Stuyck, J., 2009. Pallas's squirrel *Callosciurus erythraeus* introduced in Belgium. In: 7th European Vertebrate Pest Management Conference, National veterinary school of Lyon, Marcy l'Etoile, France, 8–12 September 2009 (English summary).
- Tompkins, D.M., Poulin, R., 2006. Parasites and biological invasions. In: Allen, R.B., Lee, W.G. (Eds.), Biological Invasions in New Zealand. Ecological Studies, vol. 186. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 67–84.
- Torchin, M.E., Lafferty, K.D., Dobson, A.P., McKenzie, V.J., Kuris, A.M., 2003. Introduced species and their missing parasites. Nature 421, 628–630.
- Torchin, M.E., Mitchell, C.E., 2004. Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. Front. Ecol. Environ. 2, 183–190.
- Vourc'h, G., Marmet, J., Chassagne, M., Bord, S., Chapuis, J.-L., 2007. *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Siberian Chipmunks (*Tamias sibiricus*) introduced in suburban forests. Vector-Borne Zoonotic Dis. 7, 637–642.
- Wilson, K., Bjørnstad, O.N., Dobson, A.P., Merler, S., Pogliayen, G., Randolph, S.E., Read, A.F., Skorpning, A., 2002. Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. In: Hudson, P.J., Rizzoli, A., Grenfell, B.T., Heesterbeek, H., Dobson, A.P. (Eds.), The Ecology of Wildlife Diseases. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 6–44.
- Yokoyama, Y., Inaba, T., Asakawa, M., 2003. Preliminary report on prevalence of the parasitic helminths obtained from pet primates transported into Japan. Jpn. J. Zool. Wildlife Med. 8, 83–93 (in Japanese, with English abstract).

Article 6

Projecting introduced Pallas's squirrel expansion in Southern France

Anne Dozières – Romain Lorrillière – Alexandre Robert – Jean-Louis Chapuis

(En préparation)

Projecting introduced Pallas's squirrel (*Callosciurus erythraeus*) expansion in Southern France

Anne Dozières¹ – Romain Lorrillière¹ – Alexandre Robert¹ – Jean-Louis Chapuis¹

¹ *Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Ecologie et gestion de la biodiversité, UMR 7204 Conservation des espèces, restauration et suivi des populations, MNHN-CNRS-UPMC, 61 rue Buffon, CP 53, 75231 Paris cedex 05, France*

Abstract

The dynamics of invasive species in degraded contexts, such as urban areas, are difficult to understand and forecast, as population growth and spatial expansion critically depend on the availability of suitable habitat, the level of degradation of this habitat, and the presence of barriers limiting species expansion, which may have contrasting effects on the demographic components driving intrinsic population growth and dispersal. The aim of our study is to combine a mechanistic (demographic) and spatially explicit approach to compare different scenarios of spatial expansion of a recently introduced species, Pallas's squirrel, *Callosciurus erythraeus*, a native species from Southeastern Asia that has become invasive in most countries where it has been introduced. Few individuals have been released at Antibes peninsula (Southern France) in the late 1960's and since then the population has grown, its range reaching about 1800 ha in 2010. We developed a spatially explicit population based model, which mimics spatial expansion at the landscape level. Reliability of our model was evaluated against existing data on the colonization history of Pallas' squirrels; the best model was used to project future trends under various management scenarios. Our results indicate that (1) Colonization is strongly delayed by the presence of barriers at the current limit of the species' range; which explains much of the expansion process; (2) despite these barriers, the spread of the species is now irreversible ; (3) nonetheless, our projections revealed strong variation in the efficiencies of the various management options and uncovered that optimal control option critically depends on the objective of the control (i.e., limiting species range or population abundance).

Keywords Spatially Explicit Population Model (SEPM) – population expansion – exotic species – *Callosciurus erythraeus* – management scenario

INTRODUCTION

The introduction of non-native species into areas outside their native range is of growing concern worldwide, mainly as a result of the augmentation of human trade and transport (Westphal *et al.* 2008; Hulme 2009). Recent works indicate that a substantial proportion of exotic introduced species are likely to become invasive (Williamson & Fitter 1996) and it is commonly accepted that invasive species represent a major threat for the native ecosystems (Mack *et al.* 2000; Clavero & Garcia-Berthou 2005). Therefore, the understanding of the colonization process of these species and the available ways to limit it is a priority topic for conservation biology and wildlife management (Shine *et al.* 2010). Various abiotic and biotic environmental factors of the introduction area contribute to the success or failure of establishment, growth and spread of non-native species, including climatic suitability, habitat and food availability, presence of competitors and/or predators (MacDougall & Turkington 2005; Didham *et al.* 2007). Recent works have shown that introduced species are more likely to establish into disturbed habitats modified by human activities (Hulme 2007), including urban environments (Hulme 2009). It is established that less perturbed biota with an important species richness offer better resistance to invaders (Elton 1958; Jeschke & Strayer 2005) due to a higher probability of presence of predators and competitors. Thus, habitat degradation may act primarily through an increase of the growth rate of invasive populations, relative to native populations. Besides its potential positive impact on the growth rates of invasive populations, habitat degradation is generally associated with changes in landscape structure, including habitat fragmentation, which are likely to reduce connectivity among patches of suitable habitats, with negative consequences on the colonization process, especially for habitat specialist species (Fahrig 2003). The dynamics of invasive species in degraded context are thus difficult to understand and forecast, as both population growth (in abundance) and spatial expansion critically depend on the availability of suitable habitat, the level of degradation of this habitat, and the presence of barriers limiting species expansion (With 2002), with these environmental properties having potentially contrasting effects on the demographic components driving intrinsic population growth (survival and fecundity) rates, regulation (competition) and spatial expansion (dispersal).

Several methods have been used to forecast the spread of invasive species. Approaches are generally based on either habitat niche-based methods (Peterson 2003) (that neglect temporal aspects of the colonization process related to limited population growth, limited dispersal and effects of barriers) or population-based approaches (Courchamp & Caut 2005) (that generally

neglect the spatial heterogeneity of habitat). And some of them allow considering mechanistically all demographic components and their interaction with landscape characteristics. Here, we use a spatially explicit population dynamic model (hereafter SEPM) to project the dynamics of an introduced species (Dunning *et al.* 1995). SEPMs combine landscape variables and life history traits (fecundity, survival, dispersal rates and patterns) to model spatial expansion of a population within a heterogeneous landscape. The primary benefit of the SEPM approach is that it allows to consider both realistic and specific intrinsic population dynamics and the movement of organisms between patches of suitable habitats (taking into account corridors and physical barriers), which allows reliable projections of future distribution on the short term (from a few years to a few 10s of years) and compare the effectiveness of various management scenarios (Dunning *et al.* 1995).

Tree squirrels are considered as successful invaders. Most species are able to establish even with a very small initial number of founders (Wood *et al.* 2007). Recent work suggests for instance that the probability that a population establishes from one single pair of individuals is higher than 50% for species of the genus *Sciurus* or *Callosciurus* (Bertolino 2009). Authors have estimated that more than 80% of the introduced populations of this genus successfully establish (Bertolino 2009), which is substantially higher than the values of 50–60% reported for other vertebrates (Jeschke & Strayer 2005). In several countries where squirrels were introduced, they raise biodiversity concerns, in particular due to competition with native species, (Gurnell *et al.* 2004), as well as major economic concerns, due to their impact on crops and forestry (Long 2003).

The Pallas's squirrel (*Callosciurus erythraeus*) is an arboreal species originating from Southeast Asia (Corbet & Hill 1992) that has been introduced to several countries across the world, mainly as ornamental species. A total of 28 introductions are recorded, among which 20 have resulted in the establishment of a population (Bertolino & Lurz 2011). In all countries where the species has established, it is considered as invasive (Tamura 2012). The species is found in various habitat types as woodlands, fragmented rural areas and suburban areas (Guichon & Doncaster 2008; Bridgman *et al.* 2012). In France a single Pallas's squirrel population has been introduced at Antibes Peninsula (Southern France) in the late 1960s probably for ornamental purposes (Jouanin 1986, J-C. Gourreau pers. comm.). The population has become established and its range reached about 1600 ha in 2008 (Gerriet 2009). The geographical situation of the French Pallas's squirrel population is singular, as founders were introduced into the tip of the peninsula, allowing colonization in only one direction. Currently

the extension of the spatial range is stopped by the presence of a highway in the north of its range (Dozières *et al.* unpublished data).

French authorities plan to implement a management action to stop the invasion of the species to the rest of the country, and protect the native red squirrel (*Sciurus vulgaris*) from potential competition with Pallas's squirrel. The best way to limit alien species spread and impact is to prevent new unwanted introductions, and eradicate newly introduced species (Wittenberg & Cock 2001). However, for established populations that cannot be eradicated due to large population size and spatial range, the control of existing populations is an alternative solution to limit damage (Simberloff 2009). The goals of population controls can be (i) to limit abundance of the species, to minimize its impacts on native ecosystems, or (ii) to maintain the species range within limited area and prevent spatial expansion (Bertolino & Genovesi 2005).

Because control operations are expensive (Pimentel *et al.* 2000) and of limited efficiency (Mack *et al.* 2000), their feasibility should be examined a priori based on quantitative projection methods that provide (1) estimates on species dynamics at reasonably short time scales (compatible with management considerations); (2) a better understanding of the ecological processes involved in species spread (thus, based on mechanistic approach), so that models can reliably project the effects of various managements scenarios (e.g., management actions implemented on various ecological components).

Spatially explicit population dynamic models have been previously used to project future trends, extinction risk and spatial spread of introduced populations of squirrels (Lurz *et al.* 2001; Tattoni *et al.* 2005; Tattoni *et al.* 2006; Guichon & Doncaster 2008). Here we use a SEPM with the aims to: i) understand the factors driving the range expansion of the introduced Pallas's squirrel population in Southern France and project its dynamics at short and middle time horizons; ii) assess and compare the efficiencies of alternative management scenarios aiming at controlling the spatial spread and growth of the population.

MATERIALS AND METHODS

1. Study site

The introduction of Pallas's squirrel in France took place in the late 1960's in the Antibes peninsula. Its distribution, based on a 2008 survey covers about 1600 ha (between 43°32' and 43°34' N, and 7°06' to 7°08' E, see Gerriet 2009). The range of the species encompasses

several habitat types: residential areas, urban parks, Mediterranean woodlands and forests (Dozières *et al. unpublished data*).

2. Landscape digitalization

We used a digital landcover map (CRIGE PACA database, *unpublished data*) of the study area (25km×25km). Habitats were initially classified in 47 landcover types that were grouped into six classes of habitat: woodland, residential, urban park, maquis, densely urbanized area and water. Woodlands included all forest habitat types; residential areas were defined as areas with a relatively low degree of urbanization consisting of houses with private garden; and maquis were natural areas with poorly developed vegetation. A habitat map with a 100m×100m resolution was produced with ARCGIS 9.3 (ESRI Redlands, CA, USA); a single habitat type corresponding to the most common type was assigned to each pixel.

Definition of suitable patches

Landscape elements that permit the reproduction and the establishment of viable populations were considered as suitable habitats. Contiguous cells of similar suitable habitat were grouped together, and defined as habitat patches if their area was higher or equal to three hectares. Previous analysis on home range and core area sizes of *Callosciurus erythraeus* were used to define the minimum patch size based on animal home range sizes (Dozières *et al. unpublished data*). These patches of favorable habitats were initially defined as landscape polygons belonging to the following classes: woodland, suburban, urban park and maquis. Highly urbanized and water areas were classified as unsuitable habitats for establishment. This method resulted in the creation of very large patches of suitable habitats, which were not consistent with our mechanistic simulation of the dynamics of the species, as suitable habitat polygons were orders of magnitude larger than the home range size of the species, which is the scale at which intrinsic population dynamics and dispersal were modeled (see below). We therefore divided habitat in patches of 25ha maximum each, by applying a 500×500m grid on our study area.

Carrying capacities

Based on estimates of observed densities in the four classes of suitable habitats (see Table 1 and references therein) and on the size of each patch i , an estimate of local carrying capacity for the species (noted K_i) was assigned to each patch (corresponding to the theoretical maximum density D_{max}). As pointed out earlier (Dozières *et al. unpublished data*), it is difficult to estimate densities in residential areas, due to the presence of habitations and

private gardens. Dozières *et al.* estimated a density of 0,2 id/ha, which is probably underestimated. Different values of density have therefore been tested for residential patches (see below), ranging from 0,2 id/ha, to 3,6 id/ha (density in the most suitable habitat). Similarly, no estimate was available for the maquis habitat type. We then assigned to this habitat a maximum density value intermediate between residential areas and forests (Table 1).

Permeability

An index of permeability was associated to each habitat type, based on density estimates in the different habitats. We assigned to each cell a permeability value proportional to the density. An arbitrarily value of 0.01 was assigned to non suitable habitats (roads, surfaces heavily urbanized).

3. General modeling approach

In order to simulate the spatial dynamics of the introduced Pallas's squirrel population and compare the efficiencies of different control management methods, we considered three steps: (a) first we implemented the two-dimensional landscape including suitable and unsuitable areas, as described above; (b) Second, we estimated the level of connectivity between patches using a cellular automaton; (c) Finally, we projected the spread of the population using a SEPM based on the landscape configuration and connectivities obtained from (a) and (b). Details of the (b) and (c) protocols are provided below. The model was constructed with in a yearly time step noted t .

3.1. Assessment of connectivities between patches of suitable habitat

In most animals, the landscape structure influences dispersal behavior at various scales, which are determined by the perceptual range of the species (Lima & Zollner 1996, Zollner 2000). In *Callosciurus erythraeus*, the perceptual range does not exceed 100 m (Bridgman *et al.* 2012). We therefore modeled individual movement at the scale of the single cell (100m×100m).

We used a two-dimensional cellular automaton to estimate the connectivity between each pair of habitat patches. The automaton was implemented in free-ware environment R 2.14.1 (R development Core Team 2012). The connectivity model was based on a transition matrix T_{ij} , which provided the probability that an individual emigrating from patch i arrive to patch j (T_{ij} was a square matrix of dimension equal to the number of habitat patches, *i.e.*, 3040). The matrix was implemented iteratively as described below:

For each suitable patch i (starting point), dispersal was modeled as a step-by-step diffusion process:

1) At step s_0 , the probability for an individual emigrating from patch i to go to the different cells immediately surrounding patch i was distributed according to the permeability values of these cells. To prevent the return of the individual to the starting patch, cells a zero permeability value was assigned to the cells of the starting patch.

2) This process was repeated in steps $s_1, s_2 \dots$ etc. to model the movement of the individuals from cell to cell. At each step s :

- we calculated the presence probability of individual in each cell c as the product of the probability of presence in the cells c_n immediately surrounding c at step $s-1$, with the probability of transition from c_n to c distributed according to permeability values.

- we summed the probability of presence in all cells of each patch of suitable habitat. We thus obtained a probability of arrival in each patch j at time step s (noted As_{ij}).

- All values of the probability of presence in the cells of habitat patches were reinitialized (*i.e.*, set to zero), in order to simulate the fact that once arrived to a patch, the dispersal process of individuals stops. Thus, the sum of presence probabilities in all cells, that was equal to 1 at step, s_0 , decreased as the number of steps increased (which corresponds to the fact that, as the distance travelled by a disperser increases, the probability of having found a destination patch increases).

3) This process was repeated until the sum of the presence probabilities in all cells becomes lower than 0.005, in the limit of $s=500$ corresponding to the maximum dispersal distance of 5 km (Guichon & Doncaster 2008). The T_{ij} was then computed by summing all As_{ij} for all the steps s of the simulation.

The complete transition matrix was obtained by repeating this procedure for all departure patches i .

3.2. Spatial population dynamics

Population dynamics within each habitat patch

We considered a two-sex, age-structured population dynamic model. We used a post-breeding extended Leslie matrix with three age classes (Fig. 1): juveniles (newborn individuals, hereafter noted *Juv*), yearling (*Year*, one year old), and adults (*Ad*, more than one-year old). We used a combination of published data on the species to estimates life history parameters. Mean annual survival rates S were obtained from Guichon *et al.* (2008), based on estimation

reported by Tamura (Tamura 2003) (Table 1). The annual fecundity parameter F was calculated for each age class as the number of litters per year multiplied by litter size. We considered an average litter size of two, and we assumed that females had two litters per year except juvenile females who had only one (Tamura *et al.* 1988, 1989, 2003; Guichon *et al.* 2008). Reproduction occurred according to a promiscuous mating system (Tamura *et al.* 1989) with infinite harem size (i.e., in a given patch, all females could reproduce provided that there was at least one male in the patch, see Legendre *et al.* 1999). We considered some stochasticity in the realization of demographic events (demographic stochasticity) by assuming that (i) in all age classes, the number of surviving individuals in each year step was binomially distributed; (ii) in each year, the number of offspring produced by each reproductive female was Poisson distributed; (iii) the sex of each newborn individual was randomly determined according to a 1:1 sex-ratio.

Dispersal

Dispersal of squirrels was modeled as a density dependant process occurring once a year. We assumed that when a patch i reached its carrying capacity $K_{(i)}$, supernumerary juveniles left the patch as a result of intra-specific competition (natal dispersal is the main dispersal component in Pallas's squirrels, see Tamura *et al.* 1989). The dispersal process was modeled by calculating the number of individuals emigrating from patch i at time t . The number of males and females among these emigrants was binomially distributed according to their respective proportions in the patch prior to emigration. Then, dispersing individuals were distributed in target patches j according to the transition matrix T_{ij} . If there was no suitable habitat patch available within 5 km, dispersers were assumed to die (Guichon & Doncaster 2008). If a disperser arrives to a patch j already at its carrying capacity a new dispersal event (starting from patch j) may be simulated. However, only a limited number of such consecutive dispersal events were allowed. The maximum number of dispersal events was calibrated through the comparison between model projection and actual distribution (see below).

3.3. Initialisation

We started with a population size of 10 adult individuals at the tip of Antibes peninsula, the proportion of each sex was random and binomially distributed to simulate a small number of founders (Jouanin 1986; Dozières *et al. unpublished data*).

3.4. Model calibration

In order to calibrate our projection model, we considered several scenarios with respect to the values of the most uncertain model parameters: (i) the introduction date; (ii) the maximum dispersal events (see section 3.2); (iii) the maximum density in residential areas (see section 2).

We first modeled the spread of the species for an introduction date between 1965 and 1970 in order to compare projected and observed distributions in 2008 (corresponding respectively to years $t=38$ to $t=43$ in the simulations).

We then adjusted the model by varying maximum dispersal events between 1 and 10. Finally, the maximum density in the residential habitat was tested for $D_{max}=0,2$, $D_{max}=0,4$, $D_{max}=0,8$ and $D_{max}=3,6$.

In all cases, the fit between model projections and the observed distribution area (Gerriet 2009) was assessed using the ratio of the intersection on the union of simulated and observed distributions (value bounded between 0 and 1), this value was define as the *overlap index*. We ran each predictive model 100 times to obtain a mean ratio with associated standard error.

For each value of D_{max} in residential areas we fitted a polynomial function according to dispersal event values, in order to find the best fit of the data between observed and projected distribution.

The model that provided the best projections was used to simulate the spread of the species in the next five decades, and to compare the effects of several management scenarios.

4. Management scenarios

The projected effects of various management control scenarios on both the total abundance of squirrels (N) and the area occupied by the species (A) were examined over a 50 year time horizon. Management scenarios were based on the following four parameters, related to either qualitative strategies or to the intensity of management effort:

- *Duration of the management (duration)*: we simulated management actions in one, five or ten consecutive years, in the form of yearly actions.
- *Surface impacted (area)*: we simulated management actions at three different spatial efforts: 200ha, 400ha and 600ha.
- *Control strategy (target)*: the relative efficiencies of three management strategies were compared: (i) strategies aiming at increasing the mortality of all individuals (**N**); (ii) strategies aiming at increasing the mortality of juveniles only (**N_{juv}**); (iii) strategies aiming at reducing

the carrying capacity of patches (**K**). In the first two control strategies, a fixed proportion of individuals were removed in each year in some target patches. In the third strategy we considered that a patch in which carrying capacity was reduced cannot recover its initial carrying capacity the year following the end of the management. We considered an arbitrary resilience time of four years for patches to recover their initial carrying capacities.

- *Areas of implementation (zone)*: we defined four alternative spatial strategies of management implementation: (i) implementation in patches located at the limit of the current species distribution (**edge**); (ii) implementation in patches with the highest densities (**fav D**); (iii) implementation in patches with the largest population abundances (**fav N**); (iv) random implementation within the species range (**random**).

Overall, we compared 108 scenarios based on combinations of these management parameters. For each scenario, 100 stochastic population trajectories were run and averaged.

5. Scenario comparisons

We compared the effect of each scenario relative to the model without management (hereafter, null model) on the total abundance (N), and the area occupied by the species (A). In order to quantify the effect of each scenario on N and A , we used multiple linear regression analysis between the set of simulations and the null model. The signs of slopes (corresponding to the various management parameters, duration, area, target and zone) and their magnitudes provided information on the effect and effectiveness of the management actions. These regressions were carried out annually starting from the end of the management action.

We tested how each management parameter explain these slopes obtained immediately after the end of the management, five years after and ten years after, using linear models.

RESULTS

1. Model calibration

Based on polynomial regression analysis, we found that the best fit between predicted and simulated spatial distributions was obtained for a maximal density of 0,8 individuals/ha in residential areas, and a number of dispersal events of 4.9 (about 5). The scenario with the best combination of these two parameters closely matched the observed spread of Pallas's squirrel, with an overlap index of 86% between the two distributions (Fig. 2).

We set the time $t=0$ as corresponding to the year 1968 (i.e., date of the introduction event(s) *per se*), which provided the best fit between observed and projected distributions (Fig. 3). This set of model parameters was considered in all subsequent analysis.

2. Pallas's squirrel spread

In the absence of control management our results indicated that, although the dynamics of Pallas's squirrels range expansion are slowed down by the highway located at the Northern limit of its current range, the species range will expand and cross this physical barrier with a 60% probability within the next 10 next years (Fig. 4). Average model projection of the current size of the Pallas's squirrel population in Alpes-Maritimes in 2012 was 2962 [IC95=1811-4340] individuals. In 2060, the colonized area may reach 9243 ha [3702-15360] with a population size of 17290 individuals [5929–30698]. Simulation also revealed an abrupt rise in the level of variation among population trajectories for both the total abundance (N) and the colonized area (A), from the year 2033 (Fig. 5. a.); which corresponds to the onset of the crossing of the highway by the species in some trajectories (Fig. 4).

3. Management scenarios

Although no management scenario led to a decrease of N or A , results uncovered important differences in the efficiencies of management strategies in limiting the Pallas's squirrel growth and spatial expansion. As stated earlier, the influence of management variables in the effectiveness of limiting N or A was examined through linear regressions. The aim of these analyses was not to test the significance of regressions or to find the best statistical models (as generally observed in simulation studies, almost all model input variables had significant effects due to the large number of data and low sampling variance of results), but rather to assess the relative proportions of variance (R^2) explained by the different variables (Table 2).

The area of implementation had a small effect on population size (N), even 10 years after the end of management action; however it had almost no effect on the surface occupied by the species (A). Surprisingly, the duration of the management action had no effect on N or A .

The target parameter (i.e., increase of the mortality of all individuals; of juvenile mortality only, or reduction the carrying capacities) was the parameter explaining the most observed variations for N and A , and its effects persisted over time after cessation of management operations. The strategies aiming at increasing the mortality of all individuals were the most effective for N and A (Fig. 6). Decreasing the carrying capacities of patches resulted in the decrease of squirrel abundance but increased the speed of range expansion, as compared with an absence of management.

The zone of implementation had only a temporary effect on N . Implementation of management in patches with the highest densities was the most effective method to reduce

abundance, but the action was followed by immediate recovery. On the contrary, implementation in patches located at the limit of the range was the best way to limit the spread (Fig. 6.).

The interactions between management parameters explained a large proportion of the variance in projected N and A (Table 2), suggesting that strategies regarding the location, duration and demographic component concerned by management actions cannot be considered independently.

The most effective scenario (area=600 ha, duration=10 years, target= N , zone=edge) led to limit the abundance increase and the occupancy surface comparing to the model without management (Fig. 5.).

DISCUSSION

Method

One of the most important issues in the use of projected models is the extent to which model outputs can be calibrated from sources independent of those used for their creation. Here, we used data on the historical distribution, published by Gerriet in (2009), that are independent from both habitat and demographic data used to model species spread.

Nonetheless, the match of simulated and observed distributions from the introduction time to 2008 was very good, which ensures realistic order of magnitude for the projected invasion dynamics of the species (Fig 3).

Our input parameters were estimated from different sources, including estimations performed on the study population (Dozières *et al. unpublished data*) and information on the ecology of the squirrel based on previous studies in the native and non native ranges of the species (Lin & Yo 1981; Tamura *et al.* 1988; Guichon & Doncaster 2008). We recognize some limitation of our model, mainly due to the lack of information on life history traits on our study site. We applied the same survival and reproductive rates in all habitats, although these parameters are likely to vary with habitat quality. Life history parameters may also vary in relation to annual changes in tree seed crops (Bertolino *et al.* 2008). One possibility to improve the reliability of model projections should be to obtain specific life history parameters estimates in each habitat type.

Minimum patch habitat size was obtained from estimates of annual females' home range in a wood (Dozières *et al. unpublished data*). In this study site the species shows an almost

complete absence of territoriality, which indicates the ability for squirrels to share space among a large number of individuals of both sexes. However, these estimates were made on a forest; and habitat use may be different in other habitat types. For example, on its native range and in Japan, Pallas's squirrel has smaller home range size (Tamura *et al.* 1987; Tamura *et al.* 1989; Yo *et al.* 1992).

Finally, another strong assumption of our modeling was that the landscape does not evolve over a period of 100 years. However, the main objective of our study was to provide management recommendation based on the qualitative comparison of control actions, which remain informative despite the limitations raised above.

Pallas's squirrel spread

Like other stochastic models (Beissinger & McCullough 2002), SEPMs provide projections that are based on combinations of deterministic and stochastic components. The first phase of rapid spread of species (occurring within a relatively favorable environment) is mostly linked to landscape configuration and intrinsic growth, which vary little among trajectories (small variance among trajectories). The expansion process enters a second phase once it is limited by a barrier (i.e., the highway located at the Northern part of the study area), and the uncertainty in projection results strongly increases (high variance among trajectories) because further expansion of the population depends on a probabilistic process (crossing of the barrier and successful establishment of a population on the other side). This highlights both the importance of landscape elements in the species expansion process and the difficulty to forecast these dynamics. With the objective of limiting the species spread, such existing barriers should be taken into account. The urbanized environment of the region had paradoxical effects. On one hand it had facilitated the establishment of the population, this species being adapted to urbanized and fragmented environments (Duckworth *et al.* 2008; Dijkstra *et al.* 2009; Benitez *et al.* 2010), but on the other hand the presence of roads and especially motorway also played a barrier function.

Although our simulations indicate that the observed colonization dynamics are consistent with the demography of the species; an acceleration of the range expansion through translocation of individuals is not to exclude. In Argentina the presence of the species was welcomed by habitants and some people caught animals to sell them or keep them as pets. The species range has thus been significantly extended by translocations, leading to the establishment of four new populations (Benitez *et al.* 2010). Translocations of grey squirrel have also led to expansion of the range of the species in England (Bertolino *et al.* 2008).

Management scenarios

Bertolino (2003) preconizes eradicating newly introduced alien species potentially invasive to prevent future impact on biodiversity. In the case of the Pallas's squirrel population introduced to the Antibes peninsula region, the species range is already important, and the presence of urbanized areas makes this kind of measures almost impractical. An alternative to eradication is the control, even if this solution cannot definitively resolve the problem (Bertolino & Genovesi 2003). Population control can limit the species impact by reducing abundance and limits population expansion (Guichon & Doncaster 2008). Public support can be critical for the success of such programs (Bremner & Park 2007). In urbanized areas, squirrels species are often well accepted by public, especially in urban parks where they are sometimes fed by citizens (Bertolino *et al.* 2004; Bertolino & Lurz 2011). Acceptance of control programs is critical to its success (Bremner & Park 2007), as illustrated by the interruption of a control program of grey squirrel in Italy under the impulse of animal rights groups, which led to an expansion of the population during the interruption period (Bertolino & Genovesi 2003). Given the difficulty of establishing such control programs, particularly its acceptance by the public when a species attracts sympathy, the urgency of intervention will be defined by the expansion capacity of the species, its use of habitat and its life history traits (Rushton *et al.* 1997; Guichon & Doncaster 2008).

In all of the investigated scenarios, we observed a resumption of growth after the cessation of interventions. Some strategies were however more effective. It is the choice of the target (i.e., increase of the mortality of all individuals; of juvenile mortality only, or reduction the carrying capacities) that explains the most important part of the management efficiency, the strategy aiming at controlling all individuals being the most efficient. Reducing carrying capacity leads to an unexpected acceleration of the spread. This is explained by the fact that dispersal is positively density dependent, thus lower carrying capacities, which are more rapidly saturated; tend to enhance the colonization process. In practice, reducing habitat carrying capacity can be applied by decreasing food availability and nesting sites or by limiting access to trees, but such measures may also impact non-target species, including red squirrels, which prevents using them.

The action zone is also important according to our simulations. We found in particular that the optimal choice of the management area depends on the management goal (limit spatial expansion or reduce abundance), which illustrates well how various management parameters may interact with each other. Controlling at the limit of species distribution is the most

effective way to limit expansion; while implementation in patches with the highest densities can limit more efficiently the species abundance.

Acknowledgements

The French Ministry of Ecology (M.E.D.D.E.) funded this study. We are grateful to Claire Ajouc from the CRIGE PACA for giving us the SIG landcover map.

Tables

Table 1. Demographic and habitat parameters used in the model.

Parameter		Value	References	
Demography	Survival rates	Juveniles (S_j)	0.8	Guichon <i>et al.</i> 2008
		Yearlings (S_y)	0.6	
		Adults (S_a)	0.3	
	Litter size	Juveniles	2	Guichon <i>et al.</i> 2008
		Yearlings	2	
		Adults	2	
	Number of litters per year	Juveniles	1	Tamura <i>et al.</i> 1988
		Yearlings	2	
Adults		2		
Sex ratio		0.5	Guichon <i>et al.</i> 2008	
Habitat	Carrying capacity	Woodland	3.6 id. ha ⁻¹	Dozières <i>et al.</i> Unpublished data
		Residential	0.8 id. ha ⁻¹ [0.2-3.6]	
		Urban	0 id. ha ⁻¹	
		Water	0 id. ha ⁻¹	
		Urban park	3.6 id. ha ⁻¹	
		Maquis	1 id. ha ⁻¹	
	Habitat permeability	Woodland	3.6	Dozières <i>et al.</i> Unpublished data
		Residential	0.8 [0.2-3.6]	
		Urban	0.01	
		Water area	0	
		Urban park	3.6	
	Maquis	1		
	Minimum patch size		3 ha	Dozières <i>et al.</i> Unpublished data
	Maximum dispersal distance		5 km	Guichon <i>et al.</i> 2008 Lin & Yo 1981

Table 2.

Magnitude of the effects (R^2) of management variables on population abundance (N) and area occupied by the species (A) at different times after the end of the management (t). Variables with significant effects are in bold. (the first four models are univariate models)

Model	t=0 year		t=5 years		t=10 years	
	N R^2	A R^2	N R^2	A R^2	N R^2	A R^2
Area A	0.11	0.03	0.13	0.04	0.11	0.04
Duration D	0.03	0.05	0.005	0.01	0.007	0.003
Target T	0.47	0.31	0.37	0.34	0.49	0.27
Zone Z	0.24	0.06	0.02	0.08	0.001	0.08
Effort A×D	0.14	0.09	0.12	0.05	0.11	0.03
Method T×Z	0.55	0.42	0.55	0.53	0.61	0.51
All variables (additive effects) A+D+T+Z	0.70	0.44	0.55	0.46	0.64	0.40
All variables + 1 st order interactions	0.90	0.84	0.84	0.81	0.86	0.74

Figures

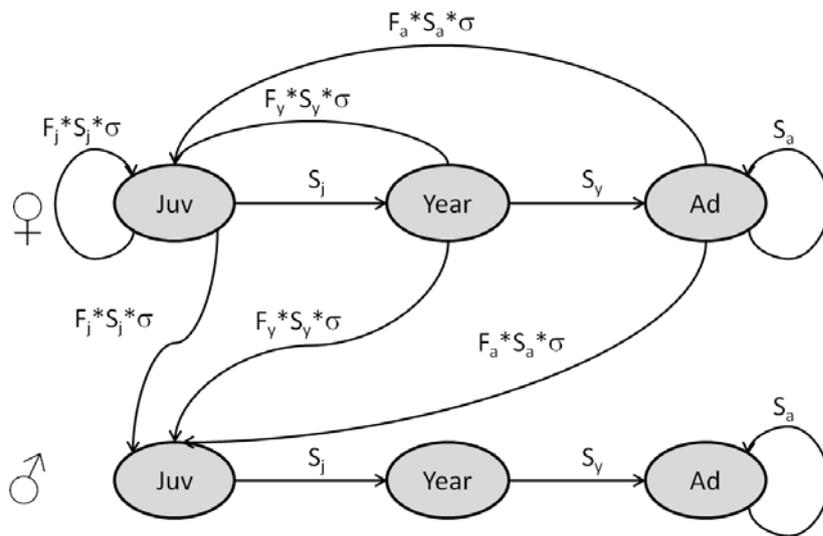


Fig. 1. Life cycle diagram of *Callosciurus erythraeus*. Three age classes are modeled: juveniles (Juv), yearlings (Year) and adults (Ad). F=fecundity, S=survival, σ =sex ratio. See table 1 for parameter values.

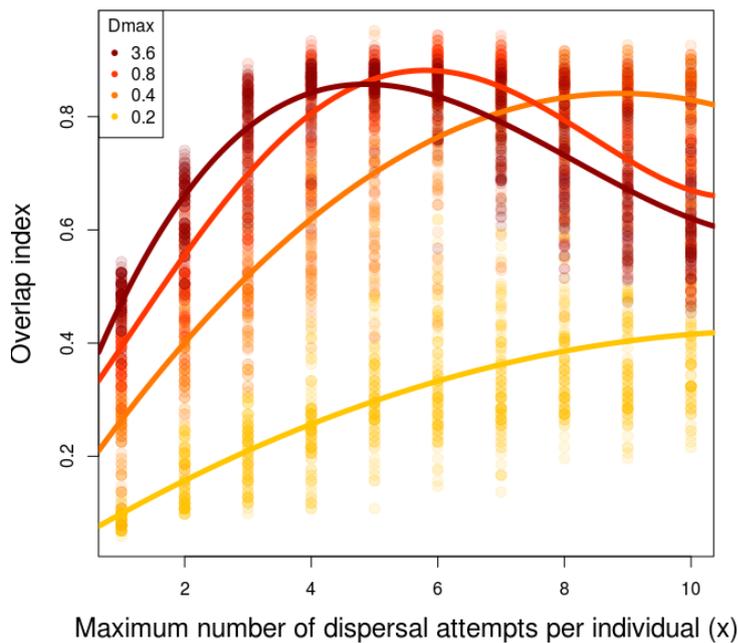


Fig. 2. Fit the *Overlap Index* (OI, between model projection and the observed distribution) for two parameters: the maximum number of dispersal attempts per individual (x) and the maximum density of squirrels in residential areas (D_{max}). To find the best parameter values, polynomial functions were fitted according to four values of D_{max} . (Polynomial equations: $OI_{D_{max}=3.6}=0.2+0.31 x-0.05 x^2$; $OI_{D_{max}=0.8}=0.25+0.13 x +0.03 x^2-0.01 x^3$; $OI_{D_{max}=0.4}=0.11+0.17 x-0.01 x^2$; $OI_{D_{max}=0.2}=0.03+0.07 x$).

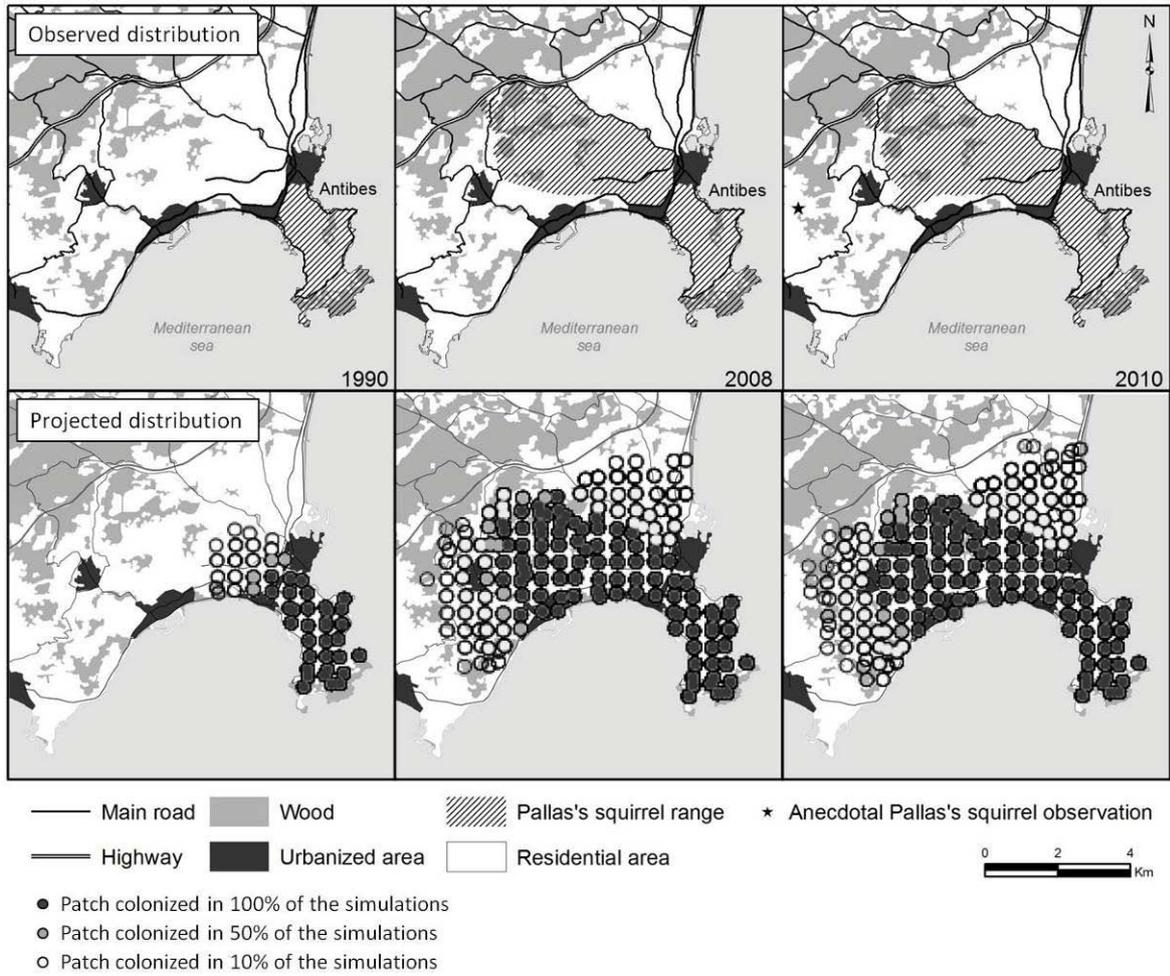


Fig. 3. Comparison between projected spatial occupancy (best model) and observed distribution in 1990, 2008 and 2010.

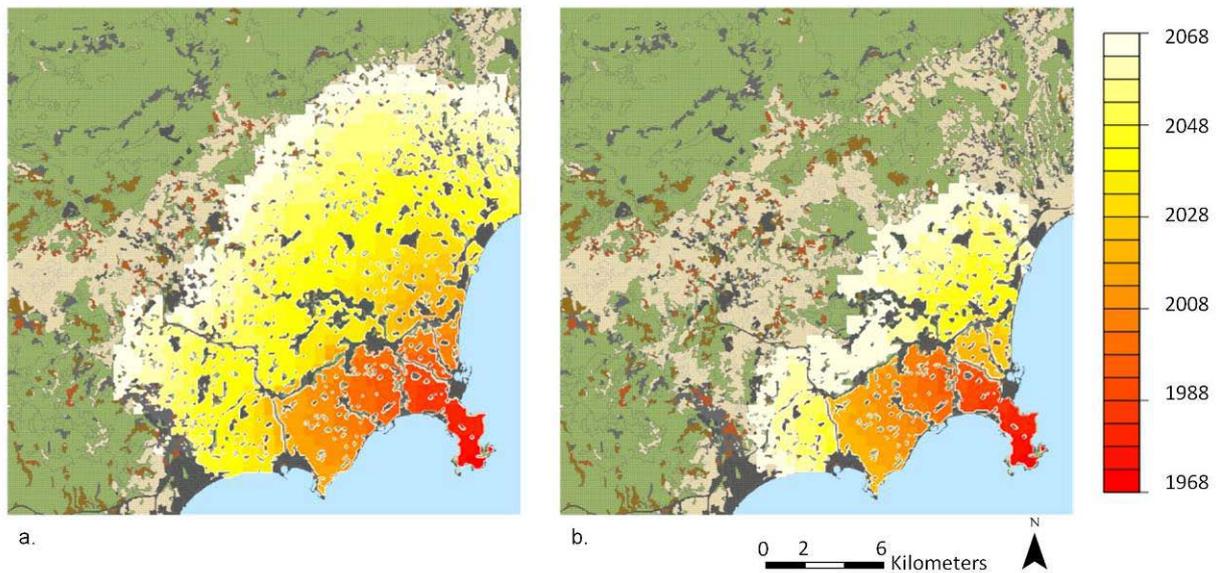


Fig. 4. Projection of spatial distribution (best model) in the absence of control from 1968 to 2068. (a) color intensity corresponds to the mean number of years to arrive to the patch after the introduction; (b) color intensity corresponds to the mean number of years to reach the patch carrying capacity after the introduction.

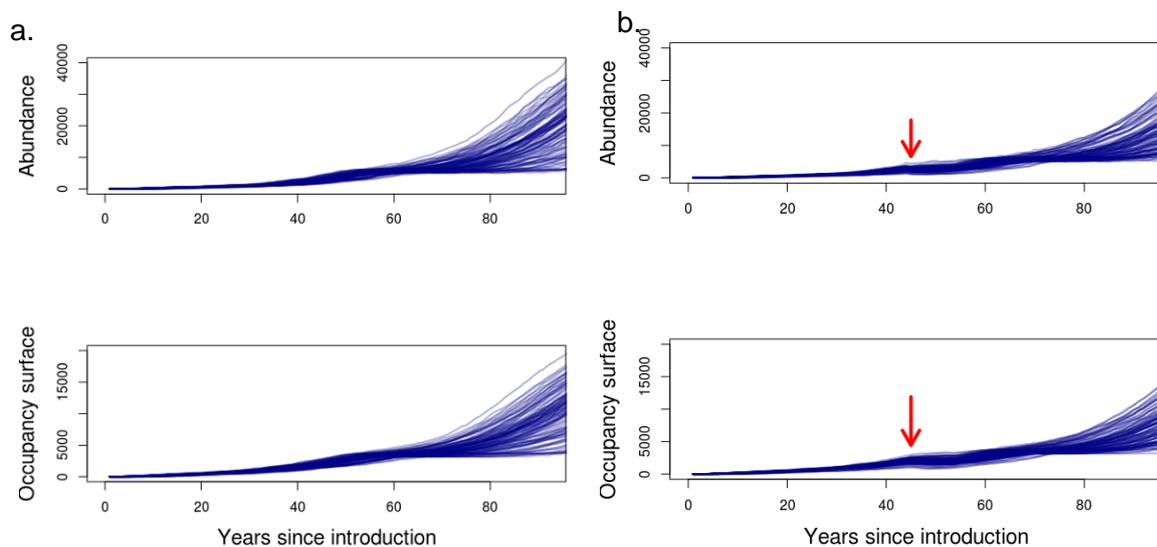
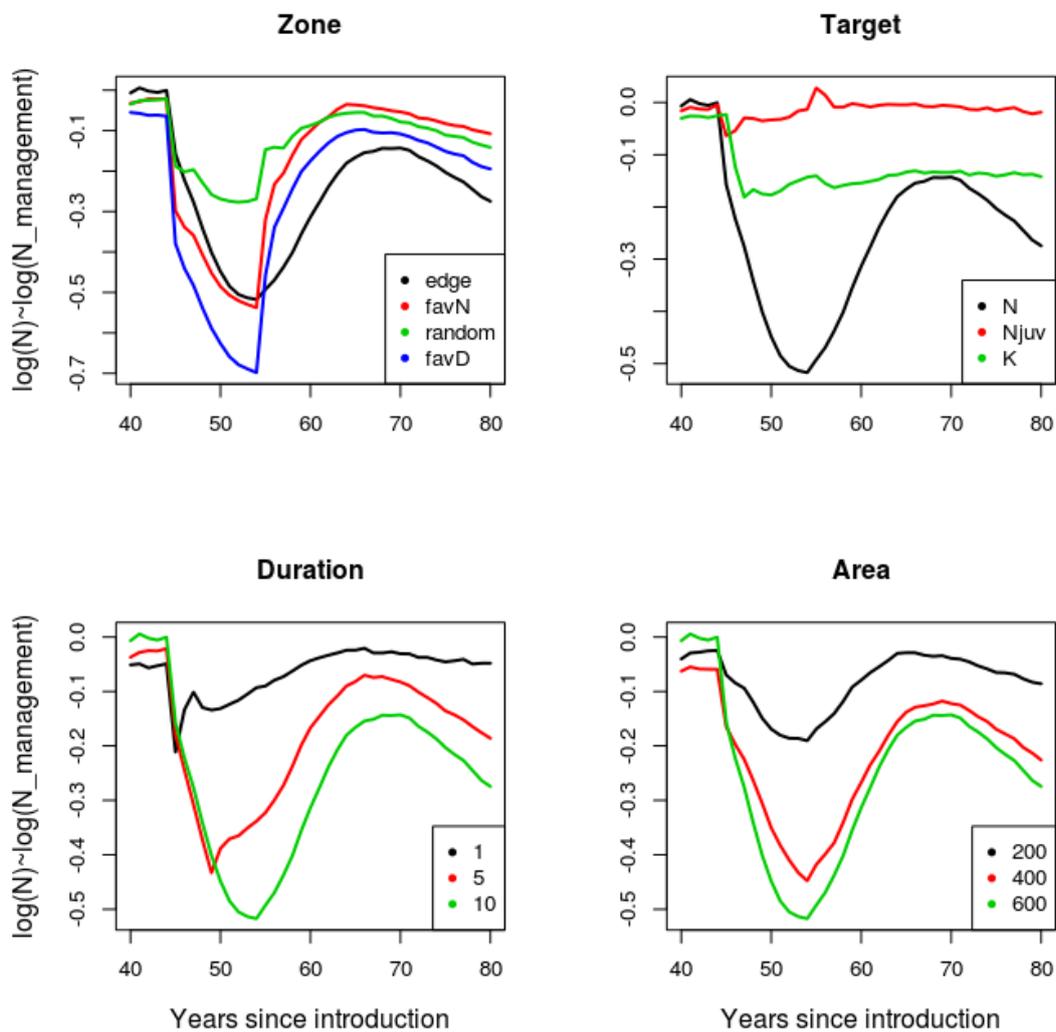


Fig. 5. Population size (N) and area of distribution (A) of the population since the introduction (100 independent trajectories are shown). (a) model simulation without management; (b) model simulation with the most effective management scenario (area=600ha, duration=10 years, target= N , zone=edge). The arrow indicates the start of the management action.

a.



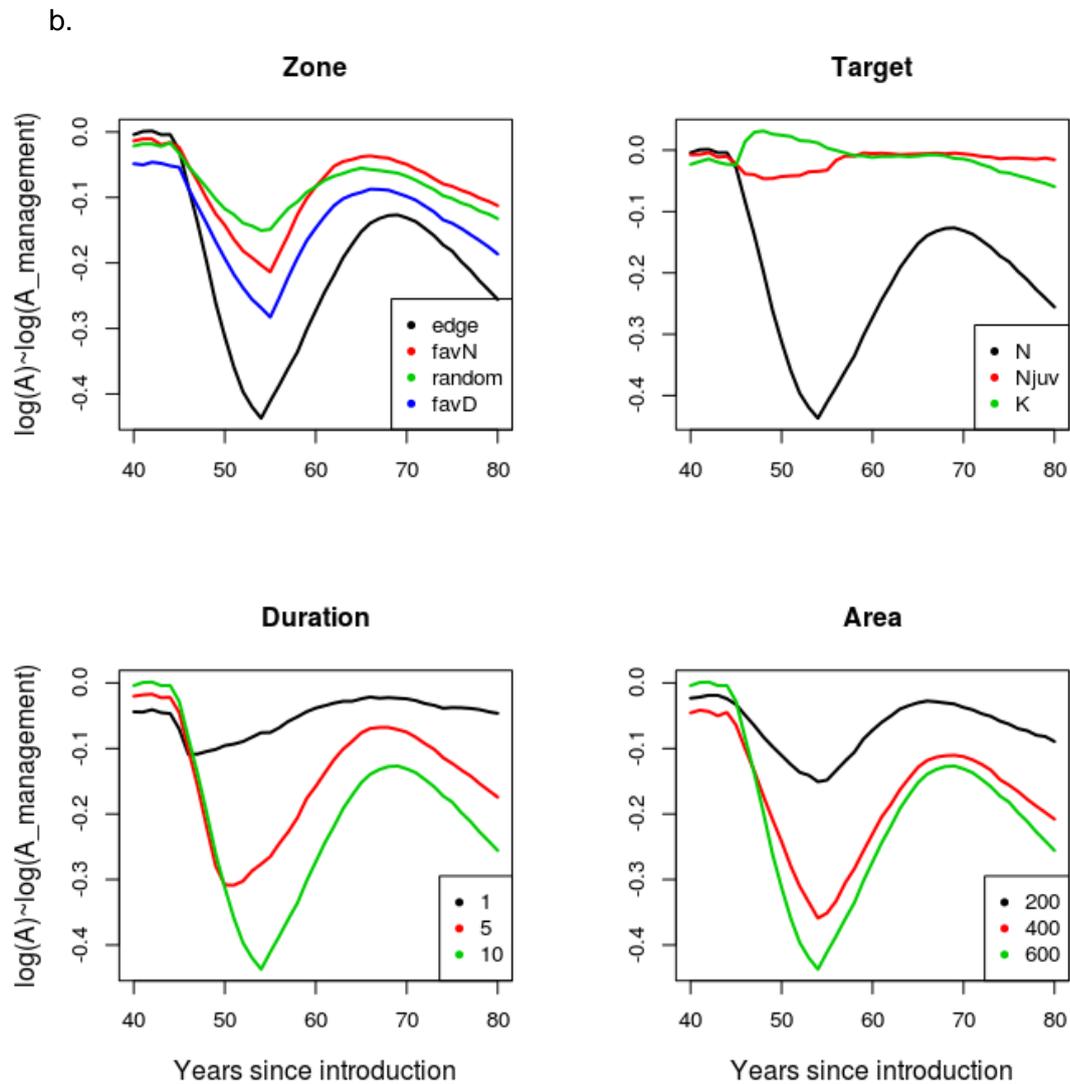


Fig. 6. Effect of several management scenarios on the population size (a) and spatial distribution (b). In each panel, the effect of one management parameter (zone, target, duration, area) is highlighted by fixing the three remaining parameters (by default: zone=edge, target=N, duration=10 years, area=600 ha).

References

- Beissinger SR, McCullough DR (eds) (2002) Population viability analysis. The University of Chicago Press, Chicago.
- Benitez VV, Gozzi AC, Borgnia M, Almada Chávez S, Messetta ML, Clos Clos G, Guichón ML (eds) (2010) La ardilla de vientre rojo en Argentina: investigación y educación, puntos clave para el manejo de una especie invasora. In: Anonymous (ed.) Invasiones Biológicas: Avances 2009, 255–260. GEIB Grupo Especialista en Invasiones Biológicas, Serie Técnica N. 4, Imprenta El Ejido, León, España.
- Bertolino S (2009) Animal trade and non-indigenous species introduction: the world-wide spread of squirrels. *Diversity and Distributions* 15:701-708
- Bertolino S, Genovesi P (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, Genovesi P (2005) The application of the European strategy on invasive strategy on invasive alien species: an example with introduced squirrels. *Hystrix It J Mamm* 16:59-69
- Bertolino S, Lurz PW, Sanderson R, Rushton SR (2008) Predicting the spread of the American grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Europe: a call for a co-ordinated European approach. *Biological Conservation* 141:2564-2575
- Bertolino S, Lurz PWW (2011) *Callosciurus* squirrels: worldwide introductions, ecological impacts and recommendations to prevent the establishment of new invasive populations. *Mammal Review*. doi:doi: 10.1111/j.1365-2907.2011.00204.x
- Bertolino S, Mazzoglio PJ, Vaiana M, Currado I (2004) Activity budget and foraging behavior of introduced *Callosciurus finlaysonii* (rodentia, sciurudae) in Italy. *Journal of Mammalogy* 85:58-63
- Bremner A, Park K (2007) Public attitudes to the management of invasive non-native species in Scotland. *Biological Conservation* 139:306-314
- Bridgman LJ, Benitez VV, Grill MG, Mufato N, Acosta D, Guichon ML (2012) Short perceptual range and yet successful invasion of a fragmented landscape: the case of the red-bellied tree squirrel (*Callosciurus erythraeus*) in Argentina. *Landscape Ecology* 27:633-640
- Clavero M, Garcia-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Ecology and Evolution* 20:3
- Corbet GB, Hill JE (1992) The mammals of the Indomalayan region: a systematic review. Natural history museum publications, Oxford University Press

- Courchamp F, Caut S (2005) Use of biological invasions and their control to study the dynamics of interacting populations. In: Cadotte MW, McMahon SM, Fukami T (eds) *Conceptual ecology and invasions biology*. Springer, Great Britain, pp 253-279
- Didham RK, Tylianakis JM, Gemmill NJ, Rand TA, Ewers RM (2007) Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Ecology and Evolution* 22:489-496
- Dijkstra V, Overman W, Verbeylen G (2009) Inventarisatie Pallas' eekhoorn bij Weert. Zoogdierverseniging rapport 2009.21. Zoogdierverseniging, Arnhem, The Netherlands.
- Dozières A, Pisanu B, Kamenova S, Bastelica F, Gerriet O, Chapuis J-L (unpublished data) Range expansion of the Pallas's squirrel introduced in southern of France: habitat suitability and space use.
- Duckworth JW, Timmins RJ, Molur S (2008) *Callosciurus erythraeus*. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. . doi:www.iucnredlist.org
- Dunning JB, Stewart DJ, Danielson BJ, Noon BR, Root TL, Lamberson RH, Stevens EE (1995) Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications* 5:3-11
- Elton CS (ed) (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London, UK.
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487-515
- Gerriet O (2009) Répartition de l'écureuil à ventre rouge *Callosciurus erythraeus* (Pallas, 1779) (*Rodentia, Sciuridae*) dans les Alpes-maritimes (France). *Biocosme Mésogéen* 26:139-148
- Guichon ML, Doncaster CP (2008) Invasion dynamics of an introduced squirrel in Argentina. *Ecography* 31: 211-220
- Gurnell J, Wauters LA, Lurz PWW, Tosi G (2004) Alien species and interspecific competition: effects of introduced eastern grey squirrels on red squirrel population dynamics. *Journal of Animal Ecology* 73:26-35
- Hulme PE (2007) Biological invasions in Europe: drivers, pressures, states, impacts and responses. In: Hester R HR (ed) *Biodiversity Under Threat. Issues in Environmental Science and Technology*, vol 25. Royal Society of Chemistry, Cambridge pp 56-80
- Hulme PE (2009) Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* 46:10-18
- Jeschke JM, Strayer DL (2005) Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *PNAS* 20 :7198-7202
- Jouanin C (1986) Une espèce inattendue pour la faune française : un écureuil asiatique acclimaté sur le Cap d'Antibes. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 41:107-109

- Legendre S, Clobert J, Møller AP, Sorci G (1999) Demographic stochasticity and social mating system in the process of extinction of small populations : The case of Passerines introduced to New Zealand. *American Naturalist* 153:449-453
- Lin YS, Yo SP (1981) Population dynamics of the Red-Bellied Tree Squirrel (*Callosciurus erythraeus*). *Bulletin Institute of Zoology, Academia Sinica* 20:31-41
- Long JL (ed) (2003) *Introduced mammals of the world*. CAB International. CSIRO Publishing, Colling wood, Australia.
- Lurz PWW, Rushton SP, Wauters LA, Bertolino S, Currado I, P.Mazzoglio, Shirley MDF (2001) Predicting grey squirrel expansion in North Italy: a spatially explicit modelling approach. *Landscape Ecology* 16:407-420
- MacDougall AS, Turkington R (2005) Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* 86:42-55
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz F (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10:689-710
- Peterson AT (2003) Predicting the geography of species invasion via ecological niche modelling. *The Quarterly Review of Biology* 78:419-433
- Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the united states. *BioScience* 50:53-65
- Rushton SP, Lurz PWW, Fuller R, Garson PJ (1997) Modelling the distribution of the red and grey squirrel at the landscape scale: a combined GIS and population dynamics approach. *Journal of Applied Ecology* 34:1137-1154
- Shine C, Kettunen M, Genovesi P, Essl F, Gollasch S, Rabitsch W, Scalera R, Starfinger U, Brink Pt (2010) Assessment to support continued development of the EU Strategy to combat invasive alien species. Final Report for the European Commission. Institute for European Environmental Policy (IEEP), Brussels, Belgium
- Simberloff D (2009) We can eliminate invasions or live with them. Successful management projects. *Biological Invasions* 11:149-157. doi:10.1007/s10530-008-9317-z
- Tamura N Population dynamics and expansion of the Formosan squirrel introduced to Japan. In: 3rd International squirrel Colloquium and 7th European Squirrel Workshop, Ford Castle, 2003.
- Tamura N (2012) Datasheet on *Callosciurus erythraeus*. CABI, Wallingford, UK. <http://www.cabi.org/isc>.
- Tamura N, Hayashi F, Miyashita K (1988) Dominance hierarchy and mating behavior of the formosan squirrel, *Callosciurus erythraeus taiwanensis*. *Journal of Mammalogy* 69:320-331

- Tamura N, Hayashi F, Miyashita K (1989) Spacing and kinship in the Formosan squirrel living in different habitats. *Oecologia* 79:344-352
- Tamura N, Nakane M, Satou S, Hayashi F (1987) Home range size of the Formosan squirrel, *Callosciurus erythraeus taiwanensis*, estimated by radio tracking. *Journal of the Mammalogical Society Japan* 12:69-72
- Tattoni C, Preatoni DG, Lurz PWW, Rushton SP, Tosi G, Bertolino S, Martinoli A, Wauters LA (2006) Modelling the expansion of a grey squirrel population: implications for squirrel control. *Biological Invasions* 8:1605–1619
- Tattoni C, Preatoni DG, Lurz PWW, Rushton SP, Tosi G, Bertolino S, Wauters LA (2005) Using GRASS and spatial explicit population dynamics modelling as a conservation tool to manage grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Northern Italy. *International Journal of Geoinformatics* 1:71-77
- Westphal M, Browne M, MacKinnon K, Noble I (2008) The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. *Biological Invasions* 10:391-398
- Williamson M, Fitter A (1996) The varying success of invaders. *Ecology*, 77:1661-1666
- With KA (2002) The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology* 16:1192-1203
- Wittenberg R, Cock MJW (eds) (2001) *Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices*. CAB International. Wallingford, Oxon, UK.
- Wood DJA, Koprowski JL, Lurz PWW (2007) Tree squirrel introduction: a theoretical approach with population viability analysis. *Journal of Mammalogy* 88:1271-1279
- Yo SP, Lin YS, Howard WE (1992) Home range dynamics of red-bellied tree squirrels (*Callosciurus erythraeus*) in Chitou. *Bulletin Institute of Zoology, Academia Sinica* 31:199–211

Conservation de l'écureuil roux en France : De l'état des populations aux enjeux liés à l'introduction de l'écureuil à ventre rouge

Dans un contexte d'érosion progressive de la biodiversité, l'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*), déjà fragilisé par la fragmentation des massifs forestiers, est menacé à moyen terme par une autre perturbation d'origine anthropique : l'introduction d'écureuils exotiques. Afin de contribuer à la conservation de ce rongeur, nous avons étudié sa répartition en France, ses caractéristiques génétiques et ses habitats préférentiels, de même que les traits démographiques d'une population présente en zone urbaine. Au regard de sa sensibilité aux Sciuridés introduits, les relations entre l'écureuil roux et l'écureuil à ventre rouge (*Callosciurus erythraeus*) ont été abordées, ainsi que l'expansion de cette espèce introduite.

L'écureuil roux, présent sur l'ensemble du territoire métropolitain à l'exception de la Corse, occupe une large gamme d'habitats forestiers, avec une préférence pour les peuplements mixtes, feuillus-conifères. Malgré les variations phénotypiques observées, du roux au noir, les populations sont homogènes sur le plan génétique à travers la France. En zone urbaine, dans un parc de la région parisienne où les écureuils sont nourris par le public, nous avons mis en évidence des patrons originaux de dynamique de la population et de l'utilisation de l'espace, dans des conditions de fortes densités. En termes de conservation, ce type d'habitat pourrait constituer des zones refuges dans une matrice d'habitats inhospitaliers pour cette espèce forestière.

Les conséquences potentielles de l'introduction de l'écureuil à ventre rouge, Sciuridé originaire d'Asie introduit dans les Alpes-Maritimes à la fin des années 1960, ont été abordées. Nous avons mis en évidence l'absence de macroparasites introduits avec leur hôte et susceptibles d'être transmis à l'écureuil roux. La combinaison de connaissances spatiales, comportementales et démographiques de l'écureuil à ventre rouge, acquises sur l'aire d'introduction, complétées par certains traits d'histoire de vie issus de la littérature, a permis de construire un modèle de dynamique des populations spatialement explicite. Cet outil permet à la fois de projeter l'expansion de l'espèce dans un futur proche, et d'inférer les conséquences de divers scénarios de gestion, en présence ou en absence de contrôle de l'espèce. Nos résultats soulignent l'importance de l'utilisation de tels outils dans l'aide à l'élaboration de stratégies de gestion d'espèces invasives.

Nos travaux n'ont pas mis en évidence de menaces majeures pour l'écureuil roux en France. Toutefois, son statut d'espèce emblématique des habitats forestiers justifie de surveiller les dynamiques des populations de sciuridés introduits.

Mots-clés: *Callosciurus erythraeus*, conservation, écologie des populations, écureuil, expansion, génétique, habitat, invasions biologiques, *Sciurus vulgaris*, scénarios de gestion, relations interspécifiques

Conservation of the Red squirrel: from population status to the implications of Pallas's squirrel introduction

In the current context of ongoing biodiversity loss, the red squirrel (*Sciurus vulgaris*), already weakened by the fragmentation of forest habitats, has to face another anthropogenic disturbance, *i.e.* the introduction of exotic squirrel species. To help conserve this rodent, we studied its distribution in France, along with its genetic characteristics and habitat preferences, as well as demographic features of a population in an urban area. Given its susceptibility to non-native Sciurid species, the relationship between the red squirrel and the red-bellied squirrel (*Callosciurus erythraeus*) was investigated, as well as the spread of the latter species.

The red squirrel is distributed throughout the continental territory of France. It occupies a wide range of forest habitats with a preference toward mixed woodlands. Despite phenotypic variation in fur color, ranging from red to black, populations were found genetically homogeneous across the French territory. In an urban park located in the suburbs of Paris where squirrels are given food by the public, we highlighted original patterns of population dynamics and space use, in a context of high squirrel densities. From a conservation perspective, such urban habitats could serve as refuges for the red squirrel, when embedded in an unsuitable matrix for this forest species.

The potential consequences of the introduction in the late 60s of the red-bellied squirrel, a Sciurid originating from Asia, were then discussed. We highlighted the lack of macroparasites co-introduced with their host that could have been transmitted to the native red squirrel. Gaining knowledge i) on spatial, behavioral and demographic characteristics of the red-bellied squirrel in the area of introduction, and ii) on some life history traits taken from the literature, allowed to build a spatially explicit model of population dynamics. This tool allowed to foresee the expansion of the species in the near future, as well as to infer the consequences of various management scenarios, specifically when applying or not a control of the population. Our findings underlined the importance of using such tools in helping to develop strategies for managing invasive species.

Our research did not highlight any major threats to red squirrel populations in France. However, further monitoring of introduced sciurid populations remains crucial for the conservation of this emblematic species of woodlands.

Keywords: *Callosciurus erythraeus*, conservation, population ecology, squirrel, genetics, habitat, biological invasions, *Sciurus vulgaris*, range expansion, management scenario, interspecific relations