

Mémoire

Auteur : Monseur, Marie

Promoteur(s) : Magain, Nicolas

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité spécialisée en biologie de la conservation : biodiversité et gestion

Année académique : 2021-2022

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/15932>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès restreint sur le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Par conséquent, seule une utilisation à des fins strictement privées, d'enseignement ou de recherche scientifique est autorisée conformément aux exceptions légales définies aux articles XI. 189 et XI. 190. du Code de droit économique. Toute autre forme d'exploitation (utilisation commerciale, diffusion sur le réseau Internet, reproduction à des fins publicitaires, ...) sans l'autorisation préalable de l'auteur est strictement interdite et constitutive de contrefaçon.

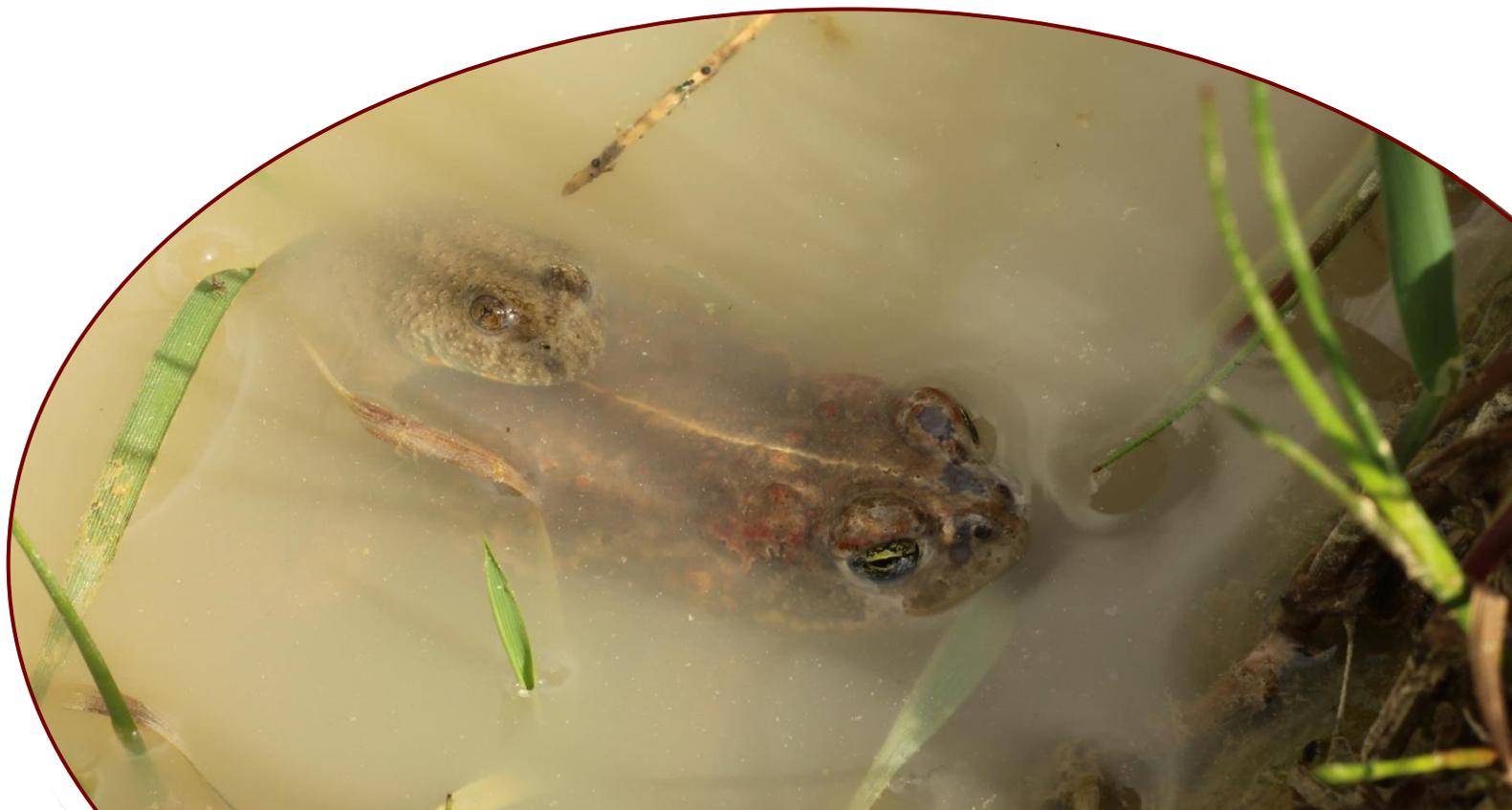
Réintroduction du sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) dans la réserve de la Rochette : bilan démographique, sélection des sites de reproduction et compétition éventuelle avec le crapaud calamite (*Epidalea calamita*).

Mémoire réalisé par **Marie Monseur** en vue de l'obtention du diplôme de Master en Biologie des Organismes et Écologie à finalité Biologie de la Conservation : Biodiversité et Gestion

Année académique 2021-2022

Promoteur : **Nicolas Magain** (Université de Liège)
Encadrant : **Thierry Kinet** (Natagora)

Faculté des Sciences (Département Biologie, Ecologie, Evolution)



Résumé

Réintroduction du sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) dans la réserve de la Rochette : bilan démographique, sélection des sites de reproduction et compétition éventuelle avec le crapaud calamite (*Epidalea calamita*).

Mémoire réalisé par Marie Monseur durant l'année académique 2021 - 2022, encadré par Thierry Kinet (Natagora) et Nicolas Magain (Biologie de l'Évolution et de la Conservation, Université de Liège).

Ce mémoire a été réalisé sur le site de la réserve naturelle de la Rochette à Trooz. Ce site, pollué aux métaux à la suite de l'activité industrielle florissante dans ce fond de vallée au XVIII^{ème} et XIX^{ème} siècle, présente une végétation rase ainsi que des ornières créées par le passage régulier de motos. La réserve présente donc les caractéristiques de l'habitat typique des deux espèces étudiées ; *Bombina variegata* et *Epidalea calamita*. La réintroduction du sonneur y a été planifiée et les démarches administratives lancées avant l'arrivée du crapaud calamite sur la même zone. Il s'agit d'ailleurs du seul site wallon où les deux espèces cohabitent.

Au vu de sa réintroduction récente, il était intéressant de suivre les individus métamorphosés de cette population par capture-photo-recapture permettant, par la reconnaissance des patrons ventraux, d'identifier chaque individu. Grâce à ce suivi, une estimation de la population pour l'année 2021 ainsi que pour l'année 2022 a pu être réalisée.

Par ce suivi régulier de la population de sonneurs, il a également été étudié une possible compétition entre ces deux espèces en partant de l'hypothèse qu'elle existe puisqu'elles partagent les mêmes sites de reproduction. Les objectifs de cette étude étaient doubles. Tout d'abord, en analysant les préférences de milieux pour les deux espèces, on cherchait à mettre en évidence la présence ou non d'une différenciation de niche écologique, possible signe d'une compétition. Ensuite, l'analyse de l'influence de la présence d'une espèce sur l'autre avait pour but de démontrer un possible évitement dû à la compétition.

Globalement, les résultats ont montré que les espèces occupent bel et bien les mêmes types de sites de reproduction. En effet, les pontes des deux espèces tendent à se retrouver dans des mares présentant des gammes de paramètres similaires, à savoir une température relativement élevée (entre 25 et 27°C) et de faibles dimensions (points d'eau à caractère temporaire). On n'a donc pas noté de différenciation de niche écologique pour les deux espèces, même si certains biais amènent à relativiser ces conclusions. Les résultats des modèles linéaires généralisés de même que l'analyse de co-occurrence ont confirmé, pour les deux espèces, que la présence de l'une n'avait pas d'impact sur la présence de l'autre. Là encore, ce sont les paramètres intrinsèques des mares qui influencent significativement la présence des espèces sur un point d'eau.

Cette étude a donc permis d'infirmer l'hypothèse émise au départ puisqu'il ne semble pas y avoir de compétition, en termes d'évitement, sur les sites de reproduction entre *Bombina variegata* et *Epidalea calamita* malgré leur partage du même milieu.

Ces résultats apportent une importante réponse en termes de conservation de la nature puisque tous les sites hébergeant une population de crapaud calamite pourront être sélectionnés pour de futures campagnes de réintroduction du sonneur.

Remerciements

La réalisation de ce mémoire aurait été impossible sans l'aide de nombreuses personnes que je tiens à remercier.

Avant tout, Mr Nicolas Magain. Je vous remercie pour votre encadrement bienveillant, le temps que vous avez toujours pu libérer pour nos entrevues mais également pour vos nombreuses relectures, souvent dans des délais peu confortables.

Ensuite, Thierry Kinet. Sans toi, ce mémoire n'aurait jamais vu le jour. Merci pour les nombreuses heures passées à répondre à mes questions, à enrichir mes connaissances au sujet des amphibiens. Merci pour tes corrections avisées, même les fameuses « mauvaises nouvelles du soir »...

Merci à Serge Tiquet pour son chaleureux accueil au sein du site de la Rochette et pour le partage de ses connaissances sur le terrain.

J'adresse un merci particulier à Sébastien Delaite qui a été l'élément déclencheur de ce mémoire.

Merci aux agents DNF du cantonnement de Liège qui m'ont accompagnée dans le cadre de mon stage et qui m'ont permis d'approfondir mes connaissances sur le crapaud calamite et les sites qu'il occupe dans le bassin liégeois.

De nombreuses personnes ont accepté de grimper avec moi en quête de petits crapauds, facilitant l'organisation de ces expéditions tout en y apportant une touche de bonne humeur. Je tiens donc à remercier de tout cœur : Tom Muller, Carine Habay, Paul Leleu, Ines Gherab, Valérie Ceulemans et bien sûr Juliette Daugeard. Un grand merci à Anaïs Evrard pour sa présence sur le terrain ainsi que son soutien tout au long de ce mémoire. Je remercie également pour leur soutien Léonie Duris et Morgane Ferrer. Merci à Héroïse Lion pour son partage et sa gentillesse au cours des journées de terrain en commun.

Je tiens également à remercier mon jury composé d'Eric Graitson, Monique Carnol et enfin Mathieu Denoël que je remercie plus particulièrement pour le temps consacré à une réunion ayant permis de mieux cerner les limites de ce mémoire.

Un immense merci à Margaux Collet tant pour son aide sur le terrain que pour son amitié, sa joie de vivre et les partages au quotidien.

Enfin, je voudrais remercier infiniment mes proches qui m'ont tant apporté. Merci à ma sœur et photographe tout terrain, Cécile. Merci à ma maman, la force tranquille qui m'a soutenue dans ces moments de stress et qui a relu et corrigé l'entièreté de ce mémoire. Enfin, Hugo. Merci pour tes nombreux conseils et coups de mains, pour ta présence réconfortante et ta patience. Merci aussi d'avoir accepté de passer tous tes dimanches à la Rochette et d'avoir adopté « mes » crapauds. Merci à vous trois pour votre amour...

Table des matières

Introduction.....	1
Contexte général	1
Crapaud calamite (<i>Epidalea calamita</i>)	4
Description et biologie	4
Répartition et habitat	5
Sonneur à ventre jaune (<i>Bombina variegata</i>)	8
Description et biologie	8
Répartition.....	9
Habitat	11
La Rochette.....	11
Compétition entre amphibiens	12
Objectifs	13
Matériel et méthode	15
Description de la zone d'étude.....	15
Récolte des données	16
Observations sur le terrain.....	18
Encodage des données.....	19
Variables mesurées	19
Population de <i>Bombina variegata</i>	20
Identification des sonneurs à ventre jaune.....	20
Estimation de la population de sonneurs sur le site	22
Occupation de l'espace par le sonneur à ventre jaune.....	23
Analyses statistiques	23
Evolution du site.....	23
Modélisation des paramètres environnementaux des mares propices aux espèces d'intérêt. ...	24
La présence d'une espèce influence-elle la présence de l'autre espèce sur les points d'eau ? ...	25
Résultats.....	27
Estimation de la population de <i>Bombina variegata</i> de la Rochette	27
Occupation de l'espace par <i>Bombina variegata</i>	29
Estimation de la population d' <i>Epidalea calamita</i>	30
Evolution du site et son occupation par les deux espèces d'intérêt.....	30
Modélisation des paramètres environnementaux des mares propices aux espèces d'intérêt.	32

La présence d'une espèce influence-elle la présence de l'autre espèce sur les points d'eau ?	35
Discussion	38
Estimation de la population d' <i>Epidalea calamita</i> de la Rochette	38
Estimation de la population de <i>Bombina variegata</i> de la Rochette	39
Evolution du site et son occupation par les deux espèces d'intérêt.....	42
La présence d'une espèce influence-t-elle la présence de l'autre espèce sur les points d'eau ?.....	44
Menaces à surveiller sur le site	48
Perspectives.....	49
Conclusion	50
Bibliographie.....	51
Annexes	58
Annexe I	58
Annexe II	59
Annexe III	60
Annexe IV	61
Annexe V	62
Annexe VI	63

Table des figures

Figure 1 : Pourcentage d'espèces d'amphibiens dans chaque catégorie de la Liste Rouge.	1
Figure 2 : Photos des caractéristiques du Crapaud calamite	4
Figure 3 : Répartition mondiale et européenne d' <i>Epidalea calamita</i>	6
Figure 4 : Répartition actuelle et passée d' <i>Epidalea calamita</i> en Wallonie.....	7
Figure 5 : Photos des caractéristiques du Sonneur à ventre jaune.....	8
Figure 6 : Répartition mondiale et européenne de <i>Bombina variegata</i>	9
Figure 7 : Répartition actuelle et passée de <i>Bombina variegata</i> en Wallonie	10
Figure 8 : Cartographie des mares de la Rochette.....	16
Figure 9 : Photos des pontes des deux espèces.....	16
Figure 10 : Ponte de <i>Bombina variegata</i> (gauche) et d' <i>Epidalea calamita</i> (droite).....	17
Figure 11 : Stades larvaires des deux espèces	18
Figure 12 : Trait distinctif entre mâle et femelle chez <i>B. variegata</i>	19
Figure 13 : Détermination du pourcentage de recouvrement de végétation.....	20
Figure 14 : Visualisation du traitement des photos avant analyse.....	21
Figure 15 : Identification de néonates par Wild-ID.....	27
Figure 16 : Evolution du nombre d'individus de <i>B. variegata</i>	28
Figure 17 : Evolution du nombre de mares au cours des prospections.	31
Figure 18 : Pourcentages de présence dans les différents types de mares.....	31
Figure 19 : Pourcentage de présence des deux espèces dans chaque type de mare.....	32
Figure 20 : Evolution temporelle du nombre de pontes observées.....	32
Figure 21 : Courbes de densité de la température (°C)	33
Figure 22 : Courbes de densité de la profondeur (cm)	34
Figure 23 : Courbes de densité de la longueur (cm).....	34
Figure 24 : Courbes de densité de la largeur (cm).....	35
Figure 25 : Evolution du nombre de pontes d' <i>Epidalea calamita</i>	38
Figure 26 : Mouvement d'un juvénile au cours des prospections	41
Figure 27 : Mouvement d'un adulte mâle au cours des prospections.....	42
Figure 28 : Représentation cartographique des mares selon leur occupation.....	43
Figure 29 : Courbes de densité pour la température (°C) selon les types de mares	46
Figure 30 : Courbes de densité pour la profondeur (cm) selon les types de mares	46
Figure 31 : Assèchement de la mare temporaire 34	47
Figure 32 : Assèchement de la mare temporaire 54	48
Figure 33 : Empreintes de raton laveur (<i>Procyon lotor</i>) sur le site de la Rochette.....	49
Figure 34 : Evolution de taches suspectes sur des individus de sonneur.....	49

Table des tableaux

Tableau 1 : Modèles linéaires généralisés testés	26
Tableau 2: Estimation de la population de <i>B. variegata</i> 2021 et 2022 (programme CAPTURE)	28
Tableau 3 : Probabilité moyenne de capture d'un individu de sonneur à ventre jaune.....	28
Tableau 4 : Proportions de déplacement des individus <i>B. variegata</i>	29
Tableau 5 : P-valeurs obtenues pour les tests de Wilcoxon	33
Tableau 6: Résultats significatifs des modèles GLM 1 à 6	36
Tableau 7: Résultats significatifs des modèles GLM 7 et 8	36
Tableau 8: Résultats significatifs des modèles GLM 9 et 10	37
Tableau 9: Résultats significatifs des modèles GLM 11 et 12.	37
Tableau 10 : Taux de survie des différents stades de <i>B. variegata</i>	40
Tableau 11: Probabilité de capture théorique de <i>B. variegata</i>	41
Tableau 12: Probabilité de capture obtenue de <i>B. variegata</i>	41
Tableau 13 : Récapitulatif des paramètres environnementaux	45

Introduction

Contexte général

Dans le contexte actuel, la biodiversité connaît, au niveau mondial, un fort déclin. En effet, selon l'Union internationale pour la conservation de la Nature, plus de 28% des espèces connues sont menacées d'extinction (IUCN, 2022). Cette perte de biodiversité connaît plusieurs causes possibles, toutes liées de près ou de loin à l'être humain. (Newbold et al., 2015). L'Homme modifie profondément les écosystèmes, engendrant une diminution de la biodiversité terrestre à l'échelle locale et globale (Newbold et al., 2015). Le groupe des amphibiens est un des groupes les plus touchés par ce déclin au niveau mondial car 41% des espèces de ce groupe se retrouvent parmi les 40 000 espèces considérées comme en danger à différents niveaux de menaces par l'IUCN (Bishop et al., 2012) (figure 1). On considère que 39.5% des espèces d'amphibiens sont menacées contre 24.5% chez les mammifères ou encore 12.3% chez les oiseaux (Bishop et al., 2012).

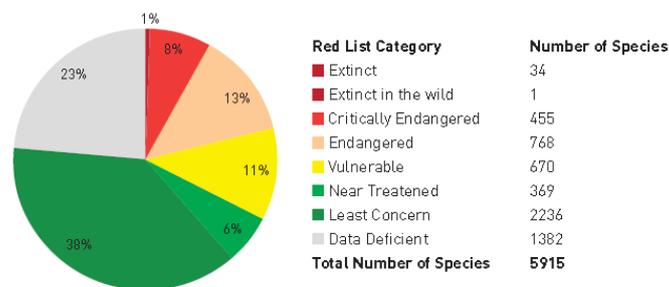


Figure 1 : Pourcentage d'espèces d'amphibiens, au niveau mondial, dans chaque catégorie de la Liste Rouge en 2008 (Bishop et al., 2012).

Les amphibiens sont fortement touchés car ils dépendent intimement de la qualité de l'eau douce mais aussi de celle des habitats terrestres (Bishop et al., 2012). Ces organismes sont particulièrement sensibles aux perturbations et aux pressions que les Hommes engendrent sur les écosystèmes occupés par ces espèces (Laudelout, 2018). On repère principalement six causes menant au déclin des espèces d'amphibiens : le changement de l'habitat, les espèces invasives et la surexploitation mais également les maladies infectieuses, les pesticides et autres toxines et enfin le changement climatique (Bishop et al., 2012). Même si toutes les espèces d'amphibiens ne répondent pas de la même manière à toutes les menaces citées, la perturbation de l'habitat semble, cependant, être le facteur le plus impactant pour les espèces de ce groupe (Bishop et al., 2012).

Au niveau européen, la même tendance est observée. On dénombre 85 espèces d'amphibiens en Europe (IUCN, 2009) : 23% d'entre elles sont classées comme espèces menacées sur la liste rouge européenne et 59% montrent un déclin. Il semblerait que la principale cause de ce déclin en Europe soit, tout comme au niveau mondial, la perte et le morcellement des habitats (Cayuela et al., 2015). Ces deux phénomènes sont généralement liés car la réduction des zones peut induire leur morcellement et leur fragmentation.

La chute de cette classe d'organismes n'est pas anodine car les amphibiens remplissent un rôle écologique important au sein des écosystèmes. Ils occupent, effectivement, une place

intermédiaire dans les chaînes trophiques. A la fois prédateurs et proies, la disparition de cette faune particulière risque de perturber totalement l'équilibre présent dans l'habitat. Les amphibiens permettent, en effet, la régulation des populations d'invertébrés aussi bien aquatiques que terrestres (Renson, 2017). Les amphibiens rendent également de nombreux services écosystémiques à l'être humain (Hocking & Babbitt, 2014). En effet, ils interviennent dans les quatre catégories de services : tout d'abord, ils remplissent le service d'approvisionnement/production car ils sont encore utilisés comme aliment (principalement dans les pays d'Asie du Sud-Est mais également dans nos régions avec les fameuses cuisses de grenouilles), et sont également utilisés comme modèles pour les études scientifiques ou encore comme base pour de nouveaux médicaments. Ensuite, ils interviennent dans le service de régulation en contrôlant certaines populations d'invertébrés non désirées par l'Homme. Ils remplissent également le service de soutien en menant certains actes pouvant apporter soutien structurel ou fonctionnel aux écosystèmes (e.g., creusement du sol, intervention dans le cycle des nutriments, décomposition ou encore via leur intervention directe sur la production primaire). Enfin, leur présence dans la mythologie ou l'art populaire leur confère un intérêt culturel non-négligeable (Hocking & Babbitt, 2014).

En Belgique, on dénombre 14 espèces d'amphibiens, toutes protégées (Jacob et al., 2007) ; 5 urodèles (Salamandre tachetée, Triton alpestre, Triton crêté, Triton palmé et Triton ponctué) et 9 anoures (Alyte accoucheur, Sonneur à ventre jaune, Pélobate brun, Crapaud commun, Crapaud calamite, Rainette verte, le groupe des « grenouilles vertes », le synklepton « Grenouille de Lessona - Grenouille verte » et enfin la Grenouille rousse). Sur le territoire wallon, on retrouve deux niveaux de protection pour ces espèces (*Loi sur la conservation de la nature* article 2bis, 1973) ; espèces partiellement protégées et espèces entièrement protégées. Globalement, pour les deux niveaux de protection, la détention, la mise à mort ou la perturbation des individus (à n'importe quel stade de leur cycle de vie) sont interdits (Laudelout, 2018). La protection intégrale comporte en plus, l'interdiction d'exposer ces espèces, d'altérer les sites de reproduction ou tout autre habitat occupé par ces espèces ainsi que de conserver ou vendre tout individu trouvé mort ou mal en point (Laudelout, 2018). Seules deux des 14 espèces trouvées en Belgique sont partiellement protégées, il s'agit du crapaud commun (*Bufo bufo*) et de la grenouille rousse (*Rana temporaria*). Ces statuts de protection des espèces d'amphibiens trouvent leurs bases légales dans deux textes de l'Union Européenne, la convention de Berne et la directive habitat (Laudelout, 2018).

Tout d'abord, la convention de Berne est une convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel en Europe, adoptée le 19 septembre 1979 à Berne (*Convention de Berne*, 1979). L'annexe II de cette convention reprend « les espèces de faune strictement protégées » dont de nombreuses espèces d'amphibiens, notamment le crapaud calamite (*Epidalea calamita*) et le sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*). La mention dans cette annexe implique la protection de ces espèces et leurs zones de présence (*Convention de Berne*, 1979).

Ensuite, la protection des espèces d'amphibiens est également renforcée par la directive 92/43/CEE du 22 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvage (Laudelout, 2018). Cette convention porte généralement

le nom de « Directive Habitat ». Cette directive reprend *Epidalea calamita* et *Bombina variegata* au niveau de son annexe IVa, classant ces deux espèces dans les « espèces animales et végétales d'intérêt communautaire¹ qui nécessitent une protection stricte » (*Directive 92/43/CEE*, 1992). Ces amphibiens, de même que leurs habitats, bénéficient dès lors d'une protection assez stricte sur le territoire wallon (Laudelout, 2016). Le sonneur à ventre jaune est en plus repris dans l'annexe II comme espèce « d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation » (*Directive 92/43/CEE*, 1992).

En plus du statut légal des espèces, il est intéressant d'évaluer l'état de leurs populations en se basant sur la classification proposée par l'IUCN. Cette classification permet de traduire plus simplement le risque d'extinction d'une espèce (IUCN, 2012).

Bombina variegata est considéré comme une espèce à préoccupation mineure au niveau européen selon le dernier rapport de l'IUCN datant de 2008 (IUCN, 2009). Mais les tendances montrent que cette espèce est en déclin (IUCN, 2009). En Wallonie, le sonneur est repris dans la liste rouge en suivant les critères de l'IUCN. Il est classé comme « en danger critique d'extinction » (Laudelout, 2018).

Epidalea calamita est considéré, tout comme le sonneur à ventre jaune, comme « préoccupation mineure » au niveau européen par l'IUCN en 2008 (date du dernier rapport publié sur cette espèce) mais tout de même notifiée en déclin (IUCN, 2009). Même si la situation du crapaud calamite ne semble pas préoccupante au niveau de l'Europe, en appliquant ces mêmes critères à l'échelle de la Wallonie, cette espèce est considérée comme « en danger » car, outre un déclin de ses populations, sa présence est localisée et son aire de répartition se fragmente de plus en plus (Jacob et al., 2007 ; Laudelout, 2018). Cet état préoccupant explique pourquoi cette espèce bénéficie actuellement de mesures compensatoires actives en Wallonie. Si elle est présente, les responsables d'éventuels projets sur ce site devront introduire une demande de dérogation ayant comme objectif d'évaluer les risques et impacts du projet sur les populations de crapaud calamite en place (Laudelout, 2018). Une telle dérogation impose, selon les cas, des mesures d'atténuation ou de compensation dans le but de permettre au minimum le maintien de la population en place mais aussi la création de nouveaux habitats favorables et comparables aux milieux présents initialement (Laudelout, 2018). Il existe de nombreuses mesures potentielles d'atténuation : la

¹ Les espèces d'intérêt communautaire sont définies par la directive 92/43/CEE telles que : « espèces d'intérêt communautaire : celles qui, sur le territoire visé à l'article 2, sont:

i) en danger, excepté celles dont l'aire de répartition naturelle s'étend de manière marginale sur ce territoire et qui ne sont ni en danger ni vulnérables dans l'aire du paléarctique occidental

ou

ii) vulnérables, c'est-à-dire dont le passage dans la catégorie des espèces en danger est jugé probable dans un avenir proche en cas de persistance des facteurs qui sont cause de la menace

ou

iii) rares, c'est-à-dire dont les populations sont de petite taille et qui, bien qu'elles ne soient pas actuellement en danger ou vulnérables, risquent de le devenir. Ces espèces sont localisées dans des aires géographiques restreintes ou éparpillées sur une plus vaste superficie

ou

iv) endémiques et requièrent une attention particulière en raison de la spécificité de leur habitat et/ ou des incidences potentielles de leur exploitation sur leur état de conservation »

mise en place d'un phasage au niveau des travaux, la création de mares autour du projet, le déplacement de pontes etc. Les mesures de compensation consistent principalement en la restauration et la préservation d'un habitat propice d'une superficie suffisante pour le calamite (Laudelout, 2018). Cette espèce peut d'ailleurs être considérée comme une espèce parapluie car elle occupe des sites particuliers, en général à caractère industriel, hébergeant de nombreuses autres espèces comme l'alyte accoucheur (*Alytes obstetricans*), le petit gravelot (*Charadrius dubius*) ou encore le criquet à ailes bleues (*Oedipoda caerulescens*). La protection de *Epidalea calamita* permet donc, par la même occasion, la protection de toute une faune particulière et typique de ces milieux (Laudelout, 2016).

Crapaud calamite (*Epidalea calamita*)

Description et biologie

Le crapaud calamite, appartenant autrefois au genre *Bufo*, se nomme actuellement *Epidalea calamita*, dans la famille des bufonidés (Speybroeck et al. 2020). C'est un crapaud assez robuste, dont la taille varie entre 6 et 10 cm (Jacob et al., 2007), pouvant facilement être confondu avec le crapaud commun (*Bufo bufo*). Cependant, le crapaud calamite présente trois critères spécifiques ; le premier est la présence d'une fine ligne médiane jaune parcourant son dos du museau à l'anus (figure 2, à gauche), à noter que certains en sont dépourvus ou présentent une ligne discontinue (Jacob et al., 2007). Le deuxième critère distinctif concerne le positionnement parallèle des glandes parotoïdes² (figure 2, à gauche) (Jacob et al., 2007). Enfin, il présente une pupille horizontale et un iris jaune-vert marbré de noir (figure 2, à droite) (Jacob et al., 2007).



Figure 2: A gauche, vue dorsale d'un juvénile *E. calamita* illustrant la ligne dorsale jaune allant du museau au cloaque ainsi que les glandes parotoïdes parallèles. A droite vue de la tête d'un individu adulte avec ses pupilles horizontales et ses iris jaunes marbrés de noir.

Ce petit crapaud trapu présente de courtes pattes postérieures lui permettant de marcher et de courir efficacement. Cette capacité à se déplacer rapidement couplée à son caractère pionnier, lui permet de réaliser des déplacements assez conséquents (quelques centaines de mètres jusqu'à un kilomètre entre deux zones de reproduction) (Jacob et al., 2007). Il semble même que les juvéniles soient capables de se déplacer sur plusieurs kilomètres en quelques semaines pour coloniser de nouveaux milieux (Sinsch, 1997). Les individus adultes ont tout de même tendance à rester fidèles à leur site de reproduction, isolant les populations les unes des autres (Laudelout, 2016).

² « Glandes sous-cutanées sécrétant une substance qui contient des alcaloïdes servant à dissuader les prédateurs » (Laudelout, 2016).

Ils se rencontrent principalement au crépuscule et la nuit, généralement d'avril à fin juin en fonction de la météo. Il s'agit d'individus principalement terrestres, qui pendant la journée et la période d'hibernation (d'octobre à mars) se cachent dans des terriers abandonnés ou sous des tas de pierres ou de bois. Au crépuscule, ils quittent leur cachette pour se nourrir, se reproduire ou encore se disperser. C'est d'ailleurs à ce moment-là que l'on est susceptible d'entendre le chant puissant émis par les mâles pour attirer les femelles (Morin & Leducq, 2010). Ils ne fréquentent les sites aquatiques que pour réaliser leur reproduction de fin mars/début avril à fin août avec une période plus propice entre mai et juin (Jacob et al., 2007). En effet, ils nécessitent des conditions météorologiques chaudes (au minimum 10°C) et humides pour débiter leur reproduction (Laudelout, 2016 ; Corolla, 2019).

Ce crapaud pond en général une fois par an et à une profondeur relativement faible, des rubans pouvant atteindre deux mètres de long et contenant 2 000 à 4 000 œufs (ce nombre élevé d'œufs permet de compenser la très faible probabilité de survie jusqu'à la métamorphose qui est de 0.3%) (Jacob et al., 2007). Cette espèce présente un temps de développement plus rapide que les autres espèces d'anoures de nos régions (les têtards éclosent au bout de 5 à 8 jours). Ceci est probablement une stratégie d'adaptation liée au caractère temporaire des sites de reproduction. En effet, environ cinq semaines après la ponte, les juvéniles sortent déjà de l'eau (cette durée peut varier car la vitesse de leur développement est contrôlée par la température de l'eau et est d'autant plus rapide que la température est élevée). Les têtards sont petits, de 6 à 30mm (Corolla, 2019), et noirs (Jacob et al., 2007). Les juvéniles, fraîchement sortis de leur stade larvaire, vont encore vivre dans ou proche du milieu aquatique pendant quelques jours voire quelques semaines avant d'acquérir un mode de vie entièrement terrestre et diurne durant leur premier été (Jacob et al., 2007).

E. calamita a une durée de vie moyenne qui ne dépasse pas dix ans en milieu naturel, avec un âge médian pour les femelles de cinq ans (Banks et al., 1993). En captivité, l'espèce peut même atteindre 24 voire 26 ans (Leskovar et al., 2006). La maturité sexuelle est, quant à elle, atteinte vers trois ans pour les mâles et quatre ans pour les femelles (Renson, 2017).

Répartition et habitat

Epidalea calamita est principalement observé en Europe (figure 3, carte de gauche) (GBIF, 2021) où sa répartition prend la forme d'une large bande partant du sud-ouest de l'Europe, passant par le centre pour se terminer à l'Est (figure 3, carte de droite). On le retrouve depuis le Portugal et l'Espagne jusqu'à l'Estonie en passant par la France, l'Allemagne ou encore au sud de la Suède. Il est également présent en Angleterre et en Irlande (IUCN, 2009).

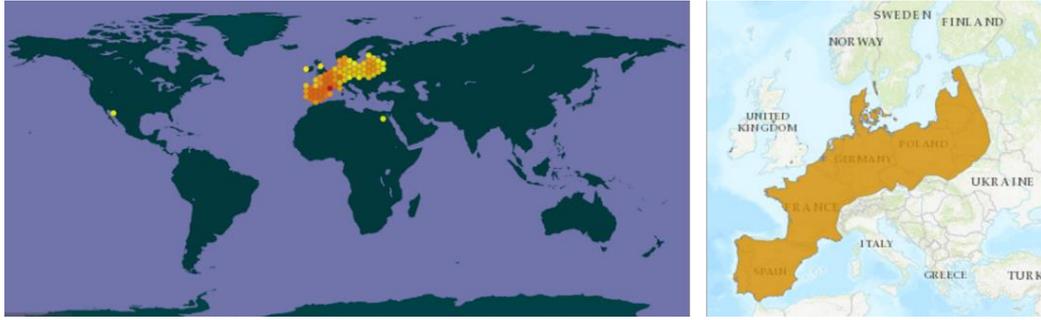


Figure 3 : Répartition d'*Epidalea calamita*, mondiale en 2021 à gauche (GBIF, 2021) et européenne en 2008 à droite (IUCN, 2009).

En Belgique, il s'agit d'une espèce indigène dont la trace a d'ailleurs été retrouvée dans toutes les couches géologiques de la caverne Marie-Jeanne à Namur, attestant de sa présence lors du Pléistocène supérieur (Blain et al., 2019).

E. calamita est presque absente en Flandre, à part certaines populations à la côte et dans la moitié ouest (Jacob et al., 2007). En Wallonie, il semble connaître à l'heure actuelle un déclin. Son aire de répartition s'est fortement fragmentée et la taille des différentes populations s'est également réduite. Les populations de notre territoire ne comptent, pour la plupart, pas plus de quelques dizaines d'individus (Jacob et al., 2007). Actuellement, elle est présente dans 5 noyaux principaux (figure 4, points bleu foncé et clair) : le camp militaire de Lagland (Arlon), la partie orientale de la Fagne, la partie occidentale de la Famenne, la région liégeoise et la Basse-Meuse (où la densité des sites occupés par l'espèce est la plus importante) et enfin, le noyau le plus étalé est situé dans le Hainaut (dans le bassin de la Haine, au centre de la province et dans le bassin de la Sambre) (Jacob et al., 2007). Cette répartition reflète les activités industrielles qui sont plus abondantes dans ces régions, offrant dès lors des habitats favorables à l'espèce (Jacob et al., 2007). Au moment de sa disparition en Ardenne en 1985, le développement industriel dans les autres régions a permis la création de zones propices à l'espèce (Jacob et al., 2007). Dans les années 1950, l'abandon des activités économiques sur certains sites a permis son épanouissement. La réhabilitation croissante de ces zones engendre, actuellement, le phénomène inverse puisqu'on est face à une réduction des zones d'habitats de cette espèce (Jacob et al., 2007). Lorsque l'on compare la répartition actuelle du crapaud calamite avec celle répertoriée par Parent avant 1975 (Jacob et al., 2007), on remarque que de nombreux sites où l'espèce était présente en sont maintenant dépourvus, notamment dans le pays de Herve (figure 4).

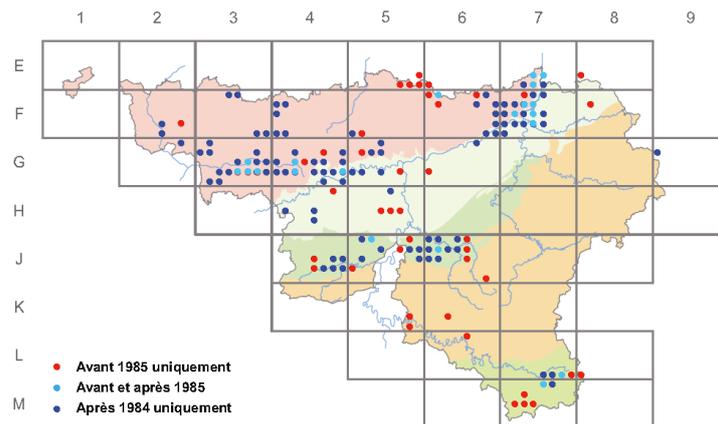


Figure 4 : Répartition de *Epidalea calamita* en Wallonie : en rouge les stations occupées seulement avant 1985, en bleu clair les stations occupées depuis 1985 et en bleu foncé celles répertoriées uniquement après 1985 (Jacob, 2007).

L'avenir de l'espèce est de plus en plus incertain et menacé puisque la majorité des sites de présence de l'espèce sont des stations artificiellement créées par les activités anthropiques et très peu sont protégés (Jacob et al., 2007). Les sites qu'elle occupe actuellement sont quasi exclusivement des sites industriels ou des sites en friche même si ce crapaud se rencontre également dans les dunes ou terrains sablonneux présentant une végétation basse et clairsemée. En effet, *E. calamita* est une espèce héliophile qui apprécie les milieux présentant un sol meuble leur permettant de creuser un terrier (Denton et al., 1997 ; Jacob et al., 2007). En Wallonie, cette espèce devait certainement occuper, à l'origine, des sites situés dans le lit majeur des plus gros cours d'eau car ces milieux mis sous eau temporairement offraient un milieu ouvert, avec des poches d'eau et des sols meubles (cela explique que l'on retrouve majoritairement cette espèce dans le bassin de la Meuse ou de la Sambre) (Jacob et al., 2007). La domestication des cours d'eau a engendré la perte des zones humides instables et donc la perte des sites propices au calamite (Morin & Leducq, 2010 ; Jacob et al., 2007).

Pour se reproduire, ce crapaud recherche principalement deux conditions : d'abord la présence de points d'eau temporaires et bien ensoleillés et ensuite un milieu ouvert (Jacob et al., 2007). La reproduction se produit, en effet, dans des petites mares ou petits points d'eau peu profonds (idéalement entre 10 et 25 cm), présentant des pentes douces, de faible surface (entre 50 et 3000 m² (Laudelout, 2018)) et souvent pauvres en végétation avec une température souvent élevée (autour de 20°C) (Denton et al., 1997 ; Laudelout, 2016). Mais ces caractéristiques peuvent ensuite s'avérer défavorables. En effet, ces mares superficielles seront plus vite sujettes à la dessiccation et entraîneront alors l'échec de la reproduction. A l'inverse, des masses d'eau trop profondes perdent leur caractère temporaire, leurs caractéristiques thermiques et augmentent donc le risque d'établissement d'autres espèces d'amphibiens amenant une certaine compétition ou une prédation (Stevens & Baguette, 2008). La nature du milieu entourant ces zones d'eau est extrêmement importante pour la survie des adultes. En effet, ce chasseur affectionne les milieux ouverts colonisés par une végétation herbacée éparses et rases voire des sols dénudés (Denton et al., 1997). Il apprécie également tous les tas de pierrailles ou de débris, qui lui servent alors d'abris de jour ou d'hivernation. Ces critères ne se rencontrent plus de manière naturelle chez nous puisque l'évolution de la végétation en Wallonie tend toujours vers un état boisé et donc une végétation plus dense (Laudelout, 2016 ; Jacob et al., 2007). De ce fait, le crapaud calamite se retrouve

essentiellement dans des habitats anthropisés et perturbés, par exemple, par le passage régulier de véhicules ou par l'exploitation du milieu comme des terrils et des carrières (Jacob, 2007).

Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*)

Description et biologie

Le sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*), est un anoure appartenant à la famille des Bombinatoridés (Cayuela, 2016). Les individus sont relativement petits par rapport au Crapaud calamite car femelles et mâles mesurent de 4 à 5 cm et pèsent moins de 10 grammes (Langlois & Cayuela, 2022). Son corps est relativement aplati avec une face dorsale verruqueuse brun/gris et un ventre jaune vif parsemé de taches noires. L'autre critère permettant aisément son identification est sa pupille qui, une fois rétractée, prend la forme d'un cœur (figure 5).



Figure 5 : *Bombina variegata*, vue de face (à gauche), vue ventrale (au centre) et vue dorsale (à droite).

Cette espèce présente des mœurs qui lui sont propres. En effet, l'adulte s'éloigne peu du point d'eau (Chemin, 2011). Il y passe sa journée, exposé au soleil (Renson, 2017). Assez actif la journée, il est également repérable le soir et la nuit car il produit un petit chant d'une seule note grave chantée à intervalles réguliers, ressemblant à un « hou...hou... » (Renson, 2017). Son hibernation se déroule à peu près d'octobre à avril, généralement non loin de la zone de reproduction. Les lieux choisis par l'espèce pour passer l'hiver sont encore mal connus car peu étudiés (MTES, 2020).

Il présente une stratégie de reproduction bien particulière. En effet, il disperse ses pontes dans le temps et dans l'espace (Renoux, 2011). Une ponte de sonneur comporte au total une centaine d'œufs, que l'adulte va éparpiller en petits groupes de 2 à 12 œufs ou des œufs isolés que l'on retrouve dans la végétation ou sur le fond des mares. La femelle peut fractionner jusqu'à huit fois sa ponte, lui permettant d'augmenter les chances de succès de la reproduction (Cayuela, 2016). La probabilité de survie est très faible entre le moment de la ponte et la maturité sexuelle (moins de 4%) et ceci semble lié principalement à l'assèchement des points d'eau (Chemin, 2011). Toutefois, un temps de développement assez court après la ponte diminue le temps de la phase critique (Barandun & Reyer, 1997a). Les têtards sortent en cinq à sept jours (Chemin, 2011) et se développent en 30 à 130 jours (Barandun & Reyer, 1997a ; Bufo, 2005 ; MTES, 2020).

B. variegata est l'espèce d'anoure qui présente la plus longue durée de vie en conditions naturelles. En moyenne, cette espèce a une longévité de 10 à 11 ans mais des individus de 23 ans ont été détectés en 2011 dans une population italienne (Langlois & Cayuela, 2022) et en

2021, un individu de 28 ans minimum a été capturé dans une population de la région de Bourgogne Franche-Comté (Langlois & Cayuela, 2022). Cette durée de vie fait partie d'une des stratégies évolutives mises en place par l'espèce. Elle peut ainsi pondre de nombreuses fois au cours de sa vie, ce qui compense le faible taux de succès reproducteur lié au choix des sites de ponte (Cayuela, 2016). Cette espèce atteint sa maturité sexuelle entre 2 et 4 ans (Barandun & Reyer 1997, Chemin 2011...) ; elle pourrait ne survenir qu'à partir de 3 ans pour les femelles d'après des expériences de mise en élevage aux Pays-Bas (Kinet, communication personnelle).

De nombreux traits évolutifs lui confèrent une bonne stratégie anti-prédateur. Tout d'abord, les nombreuses glandes granulaires dont l'espèce est munie secrètent une substance contenant des peptides, des protéines et des alcaloïdes toxiques (Cayuela, 2016). Cette toxicité est annoncée par les couleurs vives arborées par les individus, dissuadant les prédateurs ; on parle de patron aposématique. Un autre trait intéressant est la lordose lombaire, position qu'il adopte lorsqu'il se sent en danger ou attaqué, appelée aussi « le réflexe d'Unken » (Cayuela, 2016). Ce comportement permet à l'individu de montrer au prédateur son ventre coloré afin de l'avertir de sa toxicité.

Répartition

Le sonneur à ventre jaune est uniquement présent sur le continent européen (figure 6, carte de gauche) (GBIF, 2021). Sa répartition est assez étendue dans le centre, l'est et l'ouest de l'Europe (figure 6, carte de droite). On retrouve des populations depuis la France et l'Allemagne jusqu'en Roumanie, Bulgarie et en Grèce (IUCN, 2009). Le dernier compte-rendu sur la répartition du sonneur en Europe date de 2008 et à cette époque, il a été classé, à tort, comme espèce éteinte en Belgique (de Wavrin, 2013 ; IUCN, 2009 ; Laudelout, 2008).

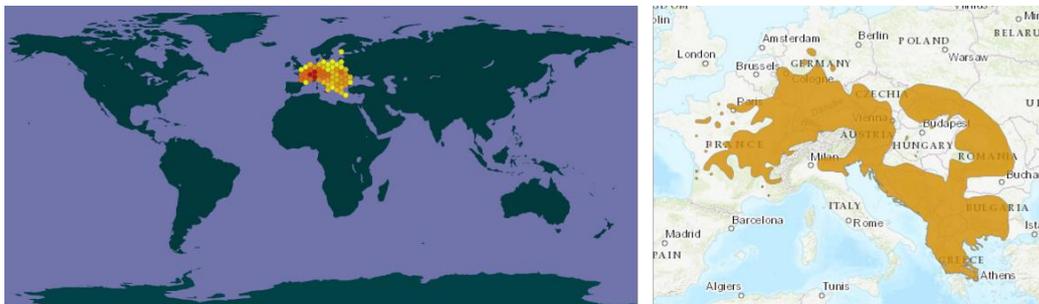


Figure 6 : Répartition de *Bombina variegata*, mondiale en 2021 à gauche (GBIF, 2021) et européenne en 2008 à droite (IUCN, 2009).

Le sonneur à ventre jaune est l'amphibien ayant subi le plus gros taux de disparition à l'échelle de la Wallonie (figure 7). Avant 1950, les populations de cette espèce se portaient bien. Elle était vraisemblablement assez commune à l'époque, notamment le long des vallées des cours d'eau à l'est du sillon Sambre et Meuse ainsi qu'en Ardenne (de Wavrin, 2013). Selon les observations du scientifique Georges Henri Parent, il semble avoir disparu de l'Ardenne et dans toute l'Europe occidentale autour de 1950 (Laudelout, 2008 ; de Wavrin, 2013). La modification des habitats ne semble pas expliquer ce déclin. Parent a dès lors formulé certaines hypothèses comme une succession d'étés humides et frais qui ont pu ralentir voire stopper la reproduction des sonneurs. D'autres scientifiques ont également évoqué une maladie mais rien n'a pu être prouvé (de Wavrin, 2013).

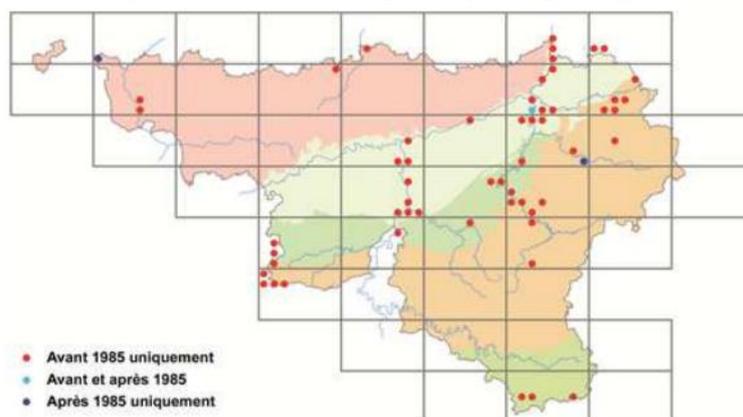


Figure 7 : Evolution de la répartition de *Bombina variegata* en Wallonie : en rouge, les stations occupées seulement avant 1985, en bleu clair, les stations occupées depuis 1985 et en bleu foncé, celles répertoriées uniquement après 1985 (Jacob, 2007).

En ce qui concerne la période post 1950, Parent semble confirmer, dans son premier atlas de 1979, la situation critique de *B. variegata* en Wallonie. Dans l'atlas de l'herpétofaune de Wallonie réalisé sur des données collectées entre 1997 et 2006, on remarque que le sonneur n'occupe plus que 0.2% des sites qu'il occupait jadis (Jacob, 2006 ; Jacob et al., 2007). En 1984, 56 sites hébergeaient l'espèce sur le territoire wallon et en 2003, on n'en dénombrait plus que 3 (Jacob et al., 2007). La disparition de toutes les populations de sonneurs semble coïncider avec la modification profonde de l'agriculture dans nos régions dans les années 50. Cette évolution va engendrer la perte des habitats anciennement favorables aux sonneurs. Dans le but d'augmenter les rendements agricoles, de nombreuses pratiques vont être adoptées telles que l'utilisation massive de pesticides, le drainage des prairies, le comblement des mares présentes sur les parcelles etc. Les milieux forestiers ne seront également pas épargnés : les chemins seront empierrés engendrant la perte des ornières forestières, milieux de prédilection de *B. variegata* (de Wavrin, 2013).

Lors de la réalisation de l'atlas herpétologique de 2007, l'espèce a failli être décrite comme disparue de Wallonie. En effet, aucune population n'était plus connue à ce moment à la suite de la destruction de la dernière connue au Sart Tilman fin des années 80 (de Wavrin, 2013). Mais en 2005, Bert Van Der Krieken a découvert 2 individus dans une ornière forestière de l'Entre-Sambre-et-Meuse (de Wavrin, 2013). Ce milieu était à cette époque assez pionnier et donc propice à l'espèce à la suite d'une coupe d'épicéas. Malheureusement, il semble s'être refermé au fil du temps et même si des actions en faveur du sonneur y ont été menées, l'espèce ne semble plus présente sur le site. C'est également en 2005 que Marcel Brialmont a fait part de l'action qu'il menait en secret depuis 20 ans. Il a, en effet, sauvé quelques individus de la population du Sart Tilman avant sa destruction. Il les a élevés dans une carrière près d'Esneux, ce qui a permis de sauvegarder l'espèce en Wallonie. C'est en effet depuis cette population que l'élevage du sonneur en vue de sa réintroduction a vu le jour. Un programme de réintroduction mené conjointement par Natagora et le DNF, est encore en cours actuellement, en collaboration avec Pairi Daiza et les Grottes de Han (Life in quarries, 2020). Grâce à ce programme de conservation, *B. variegata* est maintenant présent dans 4 stations en Wallonie : la carrière d'Evieux, le camp militaire de Marche-en-Famenne, la carrière de la Warche et La Rochette à Trooz.

Habitat

Le sonneur à ventre jaune affectionne les mares de petite taille à caractère temporaire, de superficie idéale de 1 à 50 m² et de profondeur de 20 cm (Laudelout, 2018). Souvent dépourvues de végétation, ces flaques connaissent un assec annuel et doivent être bien ensoleillées ou placées à la mi-ombre (Laudelout, 2018). Ces zones d'eau peuvent tout autant se situer en forêt claire, en lisière, en carrière ou même en prairie (Chemin, 2011 ; Renson, 2017).

Différents facteurs semblent influencer sur la présence de l'espèce dans les flaques, le principal étant la température (température optimale de 25°C) (Cayuela et al., 2015). En effet, un développement plus rapide, favorisé par une température élevée, permet de diminuer le risque que les œufs subissent la dessiccation du lieu de ponte, même si une haute température accélère l'évaporation de l'eau et donc cette dessiccation. D'autres facteurs entrent également en jeu comme le recouvrement de végétation et la profondeur des mares (Renoux, 2011). Ce choix d'habitat temporaire, offrant une faible pression de prédation et une faible compétition interspécifique pour le stade larvaire, pourrait s'avérer moins favorable si les périodes de sécheresse venaient à s'intensifier et à se succéder d'une année à l'autre à la suite du changement climatique (Chemin, 2011 ; Cayuela, 2016). L'existence d'un réseau de mares et de flaques s'avère être un point positif pour l'espèce. En effet, les individus utilisent les zones humides différemment selon leurs caractéristiques. Par exemple, les mares sans végétation et peu profondes seront privilégiées pour la reproduction alors que les zones plus grandes seront utilisées pour l'alimentation (Pichenot, 2008).

La Rochette

Cette étude est réalisée sur l'unique site wallon où cohabitent le sonneur à ventre jaune et le crapaud calamite. Il s'agit du site de grand intérêt biologique (SGIB) de La Rochette à Trooz, aussi appelé la réserve de Soëster. Ce site est également classé Natura2000 depuis 2015. Il se situe sur le versant de la rive droite de la Vesdre dans le Condroz et présente un écosystème particulier constitué de pelouses calaminaires, composées de pensées calaminaires (*Viola calaminaria*) ainsi que d'agrostis commun (*Agrostis capillaris*), conséquence de la pollution atmosphérique de poussières métalliques. Dans la vallée, les usines ont produit du zinc depuis le milieu du 19^{ème} siècle jusque dans les années 70. La zone industrielle de Prayon exploite depuis longtemps un gisement de plomb et zinc. Les premières preuves d'exploitation datent, en effet, de 1503 (Dejonghe et al., 1993 ; Graitson, 2014). La pollution atmosphérique engendrée par ces activités industrielles a fortement transformé le couvert végétal boisé initialement présent sur les versants de la vallée. Ces sols pollués aux métaux lourds permettent le maintien d'un milieu ouvert favorable au crapaud calamite. De plus, de nombreuses ornières (propices tant au sonneur qu'au crapaud calamite) sont créées et maintenues par le passage régulier de motos, même si celui-ci est théoriquement interdit sur le site (observations personnelles).

La population de *B. variegata* est actuellement présente sur le site de la Rochette grâce à sa réintroduction via le projet Life BNIP (Belgian Nature Integrated Project). Cette réintroduction a concerné des têtards au stade 4 pattes, déposés sur le site lors de trois années consécutives. Ces têtards ont été élevés par Pairi Daïza. Au total, 650 têtards ont été relâchés ;

320 en 2018, 18 en 2019 et 310 en 2020. Pour *E. calamita*, la première observation sur le site date de 2014 (juvéniles et têtards). L'origine des premiers individus n'est pas précisément connue mais l'hypothèse serait le site de Wérister à Fléron, qui abrite la population de crapauds calamites la plus proche de la Rochette puisqu'à peine 3 km séparent les deux sites à vol d'oiseau (Kinet, communication personnelle). Le premier adulte est retrouvé en 2015 et la première ponte en 2017. Cette population est donc en pleine installation sur le site.

La co-présence des deux espèces à la Rochette n'était pas prévue au départ. En effet, lors du démarrage de la procédure de réintroduction du sonneur sur le site, le crapaud calamite n'y avait pas encore été observé. Ce n'est qu'une fois l'autorisation obtenue et les procédures lancées que le calamite est arrivé sur le site (Kinet, communication personnelle).

Compétition entre amphibiens

La compétition entre deux espèces d'amphibiens est un phénomène assez fréquent dans les écosystèmes. C'est d'ailleurs une des principales causes de mortalité au stade larvaire avec la prédation et la dessiccation (Barandun & Reyer, 1997a). La compétition peut s'accroître lors de l'assèchement d'un milieu temporaire car les surfaces d'eau disponibles diminuent, augmentant alors la densité en individus et en espèces présentes (Barandun & Reyer, 1997a). Cependant, ces milieux temporaires sont moins attractifs et comportent donc souvent moins d'organismes (prédateurs ou compétiteurs) (Cayuela, 2016).

La compétition influence, en fait, différents paramètres tels que le taux de survie, le taux de croissance ainsi que la taille atteinte lors de la métamorphose (Bardsley & Beebee, 1998). Ces facteurs jouent un rôle important dans le succès de la reproduction. En effet, un taux de croissance plus élevé permet d'augmenter la survie au stade larvaire en raccourcissant la phase de forte vulnérabilité des têtards (face à la prédation, aux maladies et à la dessiccation) (Cayuela, 2016). De plus, une plus grande masse corporelle à la métamorphose permet d'améliorer la survie lors du premier hiver ainsi que la dispersion des juvéniles (Cayuela, 2016). Or, la présence d'une compétition diminue le taux de survie des têtards mais également leur taux de croissance, et ce, quel que soit le type de mare (durable ou temporaire) (Barandun & Reyer, 1997a).

La compétition entre les têtards de plusieurs espèces d'amphibiens se manifeste principalement au niveau des ressources alimentaires et uniquement lorsque ces dernières sont limitées dans le milieu (Kuzmin, 1995). En effet, les niches trophiques de plusieurs espèces d'amphibiens, dans un même milieu, peuvent se recouvrir sans pour autant entraîner une compétition (Kuzmin, 1995).

En règle générale, le sonneur arrive en dernier sur les zones de ponte (Barandun & Reyer, 1997a). Il est donc intéressant d'observer si le choix d'une zone par le sonneur est influencé par la présence de têtards d'une autre espèce (sous-entendant un évitement de compétiteurs) (Barandun & Reyer, 1997a). Cela ne semble pas être le cas selon des observations avec le crapaud calamite et la rainette verte (*Hyla arborea*) réalisées en 1997 (Barandun & Reyer, 1997a). Selon cette étude, c'est plutôt la durée de mise sous eau des mares, influencée par les conditions climatiques, qui dicte le choix du site de ponte chez le sonneur (Barandun &

Reyer, 1997a). La dessiccation surpasse donc la présence de compétiteurs ou de prédateurs (Barandun & Reyer, 1997a). Cependant, une étude de 2016 montre un résultat tout autre en mettant en avant que les mâles de cette espèce (premiers à arriver sur les lieux de reproduction) choisissent leur zone de frai là où on ne retrouve pas de têtards d'autres espèces (Cayuela, 2016). Ce comportement permet de ne pas avoir une forte densité au stade larvaire et donc d'éviter les conséquences négatives sur la survie des individus (Cayuela, 2016). Quant au crapaud calamite, une compétition a déjà été mise en évidence entre le stade larvaire de cette espèce et du crapaud commun. Une des explications de cette compétition est que les têtards des deux espèces ont un régime alimentaire similaire qu'ils recherchent dans le fond des plans d'eau (Bardsley & Beebee, 1998).

La compétition peut également mener à un changement de niche écologique. Lorsque deux espèces entrent en compétition pour une même niche, la ressource alors limitée pourra agir comme une pression qui sélectionnera des modifications visant son partage. C'est la différenciation de niche écologique qui permet donc d'éviter que les espèces souffrent de la compétition (Bili, 2014). Pour les deux espèces d'intérêt, cette différenciation de niche s'observerait uniquement au niveau des sites de pontes puisque les adultes ne vivent pas au même moment de la journée ni dans les mêmes lieux.

Objectifs

Le choix du site de reproduction optimal, tant pour *Bombina variegata* que pour *Epidalea calamita*, représente un compromis entre le risque de dessiccation et les conditions permettant un développement rapide (à savoir température élevée, productivité élevée et faible densité en compétiteurs/prédateurs) (Barandun & Reyer, 1997a). Ces deux espèces semblent occuper en tous points le même type d'habitat pour leur reproduction : des mares à caractère temporaire, bien exposées et dépourvues de végétation, de prédateurs et de compétiteurs. Bien que généralement, le sonneur débute sa saison de reproduction un peu plus tard que le crapaud calamite, cette saison culmine en même temps pour les deux espèces, à savoir de mai à juin/juillet. Ainsi, elles occupent le même habitat en même temps.

Il existe des études antérieures au sujet d'une éventuelle compétition avec les autres espèces d'amphibiens. Comme énoncé précédemment, une compétition a bien été mise en évidence pour le calamite avec *Bufo bufo*. Pour le sonneur, en revanche, deux études se contredisent (Barandun & Reyer, 1997a ; Cayuela, 2016), ne permettant pas encore d'affirmer avec certitude l'existence d'une compétition avec d'autres espèces d'amphibiens.

C'est donc dans ce contexte que s'inscrit ce mémoire dont l'objectif principal est de mettre en évidence la présence éventuelle d'une compétition interspécifique entre le sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) et le crapaud calamite (*Epidalea calamita*) sur le site de La Rochette à Trooz. L'hypothèse émise ici est qu'il devrait exister une compétition entre ces deux espèces puisqu'elles occupent le même habitat pour leur reproduction.

Pour vérifier cette hypothèse, un suivi poussé de la population de sonneurs a été réalisé. Les individus métamorphosés ont été suivis par capture-photo-recapture permettant, par

comparaison des patrons ventraux, l'identification de chaque individu. Grâce à ce suivi, une estimation de la population pour l'année 2021 ainsi que pour l'année 2022 a pu être réalisée.

En particulier, les questions de recherche sont les suivantes :

-Sur le site de la Rochette, le sonneur à ventre jaune et le crapaud calamite occupent-ils le même type de points d'eau ? Une différence dans leurs choix pourrait montrer que les deux espèces ont des niches écologiques distinctes, mais pourrait aussi être le signe d'une différenciation de niche écologique due à la compétition.

-Est-ce que la présence de l'une des deux espèces a un impact positif ou négatif sur la probabilité de rencontrer l'autre espèce dans le même point d'eau ? En cas d'impact négatif, cela pourrait aussi suggérer un évitement dû à la compétition.

Les résultats de ce mémoire pourront être utiles pour les campagnes de réintroduction du sonneur à ventre jaune afin de savoir si cette introduction peut être réalisée sur une zone déjà occupée par le crapaud calamite.

Matériel et méthode

Pour prouver cette hypothèse, la reproduction des deux espèces sera étudiée en se basant sur le nombre de pontes, l'évolution des têtards et le nombre de juvéniles. La population de *Bombina variegata* sera également étudiée via capture-marquage-recapture des adultes et juvéniles. L'absence de pontes, de têtards et d'adultes dans les points d'eau aura autant d'importance que les données de présence, et ces deux types de données seront mis en lien et répertoriés tout au long de l'étude. La zone d'étude a été prospectée trois jours lors de l'été 2021 ainsi que deux fois par semaine à partir du 18 avril 2022 jusqu'à la fin du mois de juin 2022.

Les paramètres environnementaux de la totalité des mares présentes sur le site lors de chacun des relevés effectués (température, taille, pourcentage de recouvrement de végétation) ont également été relevés afin de tenir compte de leur impact dans l'analyse.

Les données de deux recensements du sonneur et du calamite réalisés durant l'été 2021 (Héloïse Lion, stagiaire Natagora) ont également pu être prises en compte, de même que les données courantes des deux espèces depuis leur arrivée sur le site ; les paramètres environnementaux n'ont toutefois pas été enregistrés lors de ces relevés.

Description de la zone d'étude

Toutes les représentations cartographiques du site ainsi que des observations ont été réalisées via le logiciel Qgis version 3.18.0-Zürich (QGIS Development Team, 2020). Le fond de carte est une vue Google satellite enregistrée, grâce à l'extension Tile+, avec une résolution 0.02x0.02 en Lambert72.

Au niveau des réalisations cartographiques, il s'agit principalement de la présentation du site en différenciant les trois types de mares (temporaires, permanentes et synthétiques) mais également le suivi des mouvements de certains individus de sonneurs. Toutes les coordonnées GPS utilisées sont sous le format Lambert72.

Les zones d'eau présentes sur le site de La Rochette se situent à deux étages différents (figure 8). Elles sont séparées d'environ 400 mètres (distance séparant la limite basse et la limite haute) par un relief important (à peu près 90 mètres de dénivelé positif entre le point le plus bas et le point le plus haut) (WalOnMap).

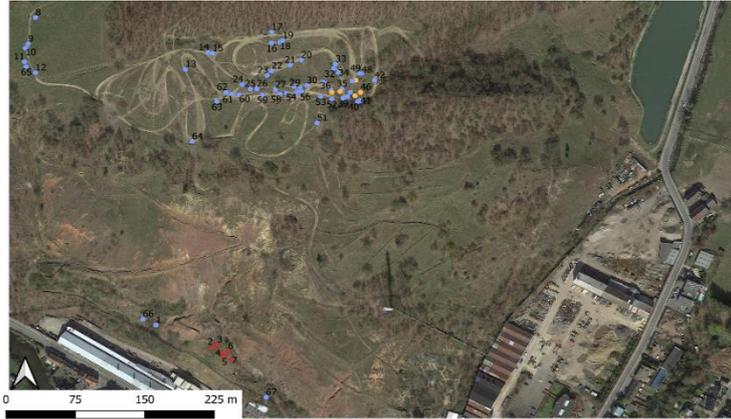


Figure 8 : Cartographie des 67 mares présentes sur le site de la Rochette au niveau des deux étages. La distinction des types est réalisée grâce au code couleur. Les mares temporaires (T) en bleu, les synthétiques (S) en rouge et les permanentes (P) en jaune.

Les zones d'eau présentes sur le site possédant des caractéristiques variables, il a été décidé de les classer en trois catégories (figure 9) :

Mares synthétiques (S) : ce sont des mares en plastique qui ont été installées dans le cadre de la réintroduction de *Bombina variegata* à la Rochette qui a débuté en 2018. Ces mares sont au nombre de 6 et sont toutes situées sur l'étage le plus bas du site.

Mares permanentes (P) : Quelques mares de taille moyenne qui ont été creusées au niveau de l'étage du haut. Ces mares sont globalement permanentes grâce à leur masse d'eau relativement importante.

Mares temporaires (T) : Le reste des zones d'accumulation d'eau que l'on peut rencontrer sur le site et qui ont été créées par le passage régulier de véhicules motorisés, principalement des motos.



Figure 9 : Photos des trois types de mares présentes sur le site de La Rochette. A gauche, les synthétiques ; au centre, les mares permanentes et à droite, les mares temporaires.

Pour permettre un suivi plus facile de l'évolution et de l'occupation de chaque mare, un numéro unique assigné à une donnée GPS leur a été attribué. Au total, 67 mares différentes ont été recensées sur le site, à noter que leur nombre variait à chaque prospection en fonction de la pluviosité (figure 8).

Récolte des données

Tant pour le crapaud calamite que pour le sonneur à ventre jaune, la recherche consiste à repérer les signes de reproduction. En effet, dans le cas du crapaud calamite, il est plus aisé de procéder de la sorte car une ponte correspond à une femelle.

Ainsi, le recensement consiste, tout d'abord, en la recherche et le comptage des pontes dans la végétation et les flaques en elles-mêmes. Les pontes des deux espèces sont assez différentes (figure 10). Le calamite présente une ponte de 2000 à 4000 œufs, formant un ruban d'abord constitué de deux cordons eux-mêmes composés de deux rangées finissant pas s'étirer en une seule rangée (Miaud & Muratet, 2007). Les œufs sont noirs et uniformes présentant un diamètre de 1 à 1,7 millimètres. Le sonneur quant à lui, présente une ponte plus éparse constituée de 2 à 12 œufs disposés en amas. Les œufs de cette espèce présentent une face brun/gris assez claire et une face blanchâtre sur le dessous de l'œuf, et présentent un diamètre de 1,5 à 2 millimètres (Miaud & Muratet, 2007). Au total, une femelle pond une centaine d'œufs mais qui sont répartis tant au niveau temporel que spatial (Jacob et al., 2007).



Figure 10: Ponte de *Bombina variegata* (gauche) et d'*Epidalea calamita* (droite).

Il est donc plus complexe de déduire le nombre de femelles à partir du nombre de pontes à l'instar du calamite. C'est pour cette raison que lors des prospections, les stades juvéniles, subadultes et adultes du sonneur seront également comptabilisés, d'autant plus que l'espèce est présente sur les zones d'eau en journée. La recherche et l'estimation des stades larvaires pour les deux espèces ont également été pris en compte. Les têtards des deux espèces sont facilement distinguables (figure 11). Les têtards de *Epidalea calamita* sont relativement petits et noirs avec l'apparition d'une tache claire sous la gorge (seul élément permettant la distinction avec les têtards de *Bufo bufo*) au stade 4³ du développement larvaire (Miaud & Muratet, 2007). Ceux de *Bombina variegata* sont quant à eux, plus grands (ils ont une longueur maximale proche de 45mm) et d'une couleur plus claire. Ils ont également un aspect plus globulaire dû à la faible longueur de leur queue, celle-ci finissant par une pointe arrondie (Jacob et al., 2007). Lorsqu'on observe leur queue à la loupe, on y voit des croisillons.

³ Le stade 4 du développement larvaire chez un anoure correspond au stade ayant les membres postérieurs bien développés munis de cinq doigts (Miaud & Muratet, 2007).

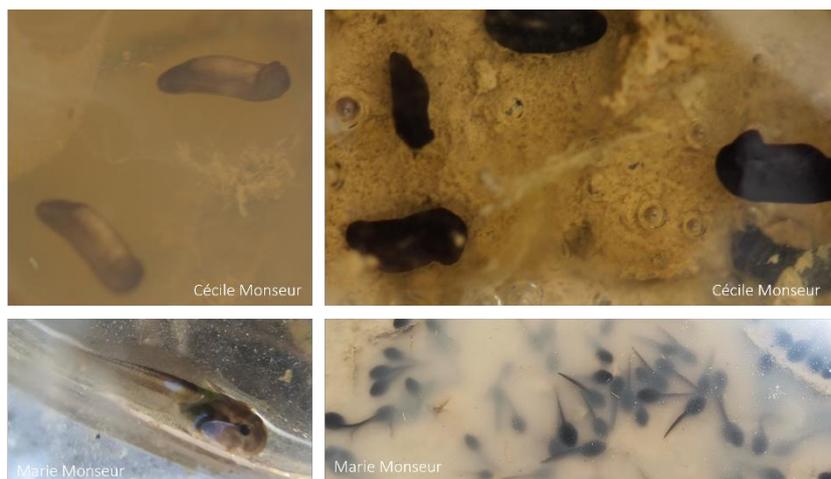


Figure 11: Stades larvaires de *Bombina variegata* (les deux photos de gauche) et d'*Epidaeia calamita* (les deux photos de droite). Les photos du rang supérieur montrent des têtards en plein développement, pas encore éclos et les photos du bas montrent les stades larvaires en phase mobile.

Observations sur le terrain

Les relevés de terrain ont été menés lors de deux périodes sur le site de la Rochette ; une première lors de l'été 2021 et la seconde lors du printemps et du début de l'été 2022. Au total, 24 sorties ont été effectuées. Trois au cours de l'été 2021 entre le 31 juillet et le 30 août. Les 21 autres jours de relevés ont été menés entre le 18 avril (date du début de la reproduction du Crapaud calamite en région liégeoise) et le 1^{er} juillet 2022. L'une de ces 21 sorties a été réalisée en nocturne afin de prendre connaissance de l'activité de la population de calamites sur le site.

La prospection a presque systématiquement été réalisée après 12h, moment de la journée plus propice à la détection du sonneur. Les jours de fortes pluies ou d'orages ont été évités. En moyenne, les prospections ont été menées à raison de deux fois par semaine. Lors de chacune des visites, un chemin identique a été parcouru afin de n'oublier aucune mare et d'être le plus systématique possible.

La recherche du crapaud calamite s'est donc principalement résumée à la recherche des pontes (l'estimation du nombre de femelles présentes sur le site se réalise sur base du nombre de pontes nouvellement comptabilisées) et têtards pour la période 2022 et également des juvéniles en 2021. En 2022, certaines pierres ont toutefois été prospectées expliquant l'observation d'adultes en journée. Pour le sonneur à ventre jaune, les mêmes stades ont été recherchés tant en 2021 qu'en 2022. Les adultes et subadultes ont été pêchés et photographiés. Les adultes ont été directement sexés sur le terrain par l'observation des callosités nuptiales que présentent uniquement les mâles au niveau des avant-bras et des doigts I et II (figure 12).



Figure 12: Photographies illustrant le trait distinctif entre mâle et femelle chez *B. variegata*. La photo de gauche montre le bras d'un individu mâle présentant des callosités nuptiales noires. Sur la photo de droite, l'absence de callosité est nettement visible sur le bras de cet individu femelle.

Les individus sont mis dans une boîte de CD afin de bien les immobiliser, une latte est placée à côté des individus permettant par la suite de les mesurer. Les individus ont été comptabilisés une seule fois par prospection car les sonneurs ont tous été pêchés avant d'être photographiés et tous relâchés une fois la totalité des photographies réalisées.

Toutes les photos prises lors des sorties que ce soit des individus ou des mares l'ont été avec un smartphone.

Encodage des données

Les données concernant les espèces ont été encodées en utilisant l'application **ObsMapp** (Version 7.38.7). Cette application permet l'encodage de nombreux critères tels que l'espèce, le stade, le sexe, les coordonnées GPS ainsi que le comportement des individus. Toutes ces informations ont par la suite été téléchargées sur le site **Observations.be** après importation de celles-ci sur la banque de données en ligne.

Variables mesurées

Lors des relevés de terrain, certains paramètres environnementaux ont été mesurés. Cela a permis, lors des analyses, la prise en compte des caractéristiques environnementales des mares pouvant influencer la présence ou l'absence des deux espèces d'intérêt. Ainsi, le choix de mares par les individus d'une espèce a pu être expliqué tant par les caractéristiques intrinsèques de la mare que par la présence ou l'absence de l'autre espèce.

Les paramètres mesurés sont les suivants :

1. La température des mares a été mesurée, avec une précision d'un dixième de degré Celsius, à l'aide d'un thermomètre de cuisine électronique (HEALTHY&TASTY HT3100). Ce paramètre semble, selon la littérature, être le critère expliquant le choix des zones de frai pour le sonneur, d'où l'importance de le prendre en compte dans cette étude (Barandun & Reyer, 1997a). Il faut cependant noter que la température n'a été relevée qu'à partir de la sortie du 24 avril 2022. La température a systématiquement été prise entre 1 et 2 cm de la surface de l'eau.
2. La profondeur de la mare (en cm) a été mesurée à l'aide d'un mètre métallique rigide en veillant à prendre la plus grande profondeur possible.
3. La longueur ainsi que la largeur de chaque mare ont également été mesurées (en cm) à l'aide d'un mètre à couture. De la même manière que pour la profondeur, c'est la mesure la plus grande de la zone d'eau qui a été prise en compte pour ce paramètre.

- Une photo de chaque zone sous eau a systématiquement été prise afin d'en déduire, par la suite, le pourcentage de recouvrement de la végétation. Ce recouvrement a été estimé manuellement en se fiant à la figure 13 pour chacune des mares lors de chaque prospection.

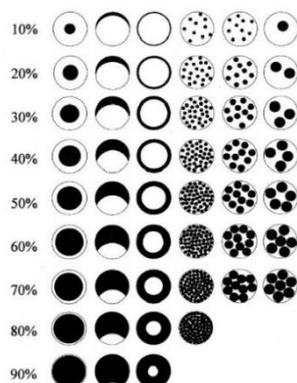


Figure 13: Figure illustrant la manière de procéder pour la détermination du pourcentage de recouvrement de végétation d'un point d'eau (Oldham et al., 2000).

- La présence et absence des deux espèces d'intérêt a systématiquement été encodée dans l'application ObsMapp, permettant ainsi de joindre une coordonnée GPS à chacune des zones d'eau lors de chacune des sorties.

Population de *Bombina variegata*

Identification des sonneurs à ventre jaune

La population de sonneur à ventre jaune présente sur le site de la Rochette peut être suivie de près par capture-marquage-recapture en utilisant les photos du ventre des individus. Ce type de suivi porte le nom de PMR soit « photographic mark-recapture » (Bolger et al., 2012). En effet, chaque sonneur présente un patron bien spécifique au niveau des taches de la face ventrale permettant de reconnaître les individus et de les différencier les uns des autres. Ce patron reste également inchangé au cours de la vie de cet amphibien. En individualisant chaque individu, on sera capable par la suite, d'estimer la taille de la population actuelle de la Rochette.

Au total, 461 photos ont été prise au cours des 25 sorties. Chacune a d'abord été préparée à l'aide d'un logiciel de traitement de photos afin de redresser l'individu, de couper le fond de la photo et également d'accentuer les contrastes au niveau du pattern jaune et noir (figure 14). Ce traitement préalable des photos permettra par la suite de simplifier et d'augmenter la précision de la reconnaissance des individus.



Figure 14: Visualisation du traitement des photos avant analyse. A gauche, la photo originale (mal orientée, luminosité de faible qualité) et à droite, la photo traitée prête à être utilisée dans Wild-ID.

Chaque individu a ensuite été mesuré à l'aide du logiciel ImageJ. On prend la mesure en millimètre du bout du museau à la fin du cloaque (mesure SVL, *snout-vent length*). L'échelle de chacune des photos est prise via une latte posée à côté du sonneur lors de la prise de la photo. Cette mesure SVL permet, par la suite, d'attribuer à chaque individu un stade. En effet, une classification existe sur base de la taille permettant ainsi une standardisation dans le traitement des données. Il existe de ce fait quatre classes (Cayuela, 2011) :

Néonate (N) : individu né dans l'année. Il s'agit des individus présentant une taille inférieure à 20mm et présentant un patron ventral pas encore bien défini.

Juvénile (J) : individu ayant passé un hiver et présentant une taille comprise entre 20 et 29mm.

Subadulte (S) : individu ayant passé deux hivers et mesurant entre 30 et 35 mm.

Adulte (A) : individu sexuellement mature, mesurant plus de 35mm.

La reconnaissance des individus se fait via le logiciel Wild-ID 1.0.0 (Bolger et al., 2012). Ce programme présente l'avantage de ne pas se baser sur l'échelle de la photo, les différences de lumière ni le point de vue ou encore une quelconque rotation (Matthé et al., 2017). Les photos prises sur le terrain étant difficilement parfaites, c'est un avantage non négligeable. Wild-ID se base en réalité sur le détecteur de caractéristiques SIFT signifiant « scale-invariant feature transform » (Lowe, 2004) ce qui lui permet de détecter les éléments distincts dans une image donnée (Bolger et al., 2012). SIFT transforme les données des images en coordonnées invariables en regard des caractéristiques locales détectées (Lowe, 2004). Ce détecteur donne comme résultat un nombre important de caractéristiques stables permettant un appariement correct. Pour une bonne détection de ressemblance entre deux photos, au minimum trois caractéristiques doivent s'apparier adéquatement (Lowe, 2004). Wild-ID compare toutes les images deux par deux et calcule la similarité des patrons en regardant et comparant les descripteurs de caractères de chacune des photos. Sur base du score de similarité (le score est compris entre 0 et 1, sachant qu'un score de 1 équivaut à une totale certitude de « match ») ainsi obtenu, le programme va donner comme résultat les 20 photos lui paraissant les plus semblables à l'image qu'il est en train d'analyser. C'est à la personne réalisant l'analyse que revient le choix de valider le « match » ou non. Si la première image proposée par le programme correspond, le « match » est alors validé. Dans le cas contraire, les 20 propositions sont passées en revue jusqu'à trouver une correspondance. Si aucune image ne

correspond, la non-correspondance est encodée, créant ainsi un nouvel individu. Dans le cadre de cette étude, les 461 photos obtenues au cours de la période de prospection allant de fin juillet 2021 à début juillet 2022 ont d'abord été chargées dans Wild-ID. Ce nombre de photos contient des sonneurs au stade de néonate, leurs photos ne sont habituellement pas incorporées aux analyses de suivis PMR. Une fois l'analyse finalisée, le programme renvoie un fichier au format txt donnant la liste des opérations de « match » et « mismatch » détectées (Annexe I). A partir de ce fichier, une base de référence pour la population de la Rochette est créée. Cette base n'avait pas encore été réalisée pour cette population. Cette banque de référence consiste à donner un code à chacun des individus (1AA, 1AB, 1AC, etc.). Pour chaque individu, une photo unique sera conservée. En parallèle à cette codification et à ce choix de photo, le numéro de mare dans laquelle a été trouvé l'individu ainsi que sa taille, son stade et son sexe (déterminé sur le terrain) est lié au code. Ainsi, le suivi géographique et temporel de l'individu sera permis et même simplifié. Une fois réalisée la finalisation du dossier ne contenant plus qu'une seule photo par individu, celui-ci est relancé dans le programme afin de détecter d'éventuels doublons. Après cette étape, les photos du suivi de 2020 et 2021 (photos récoltées par d'autres personnes) seront ajoutées au dossier de référence qui est alors à nouveau inséré dans Wild-ID. En procédant ensuite de la même manière, la base de référence obtenue au final contiendra tous les individus détectés entre 2020 et 2022.

Estimation de la population de sonneurs sur le site

Comme expliqué précédemment l'estimation de population pour *Bombina variegata* est réalisée différemment que dans le cas d'*Epidalea calamita* puisqu'une même femelle peut pondre plusieurs fois et à divers endroits. De ce fait, l'estimation de la population de la Rochette a été réalisée en utilisant le programme CAPTURE dans MARK (White et al., 1982 ; White & Burnham, 2009) qui se base sur l'hypothèse d'une population fermée (permettant la simplification de l'analyse). Une population est fermée lorsque celle-ci n'est sujette à aucune modification d'effectifs au cours de la période d'étude (Kendall, 1999). Par modification, on sous-entend l'augmentation d'effectifs, soit par naissance soit par immigration ou la baisse du nombre d'individus par mortalité ou par migration (Kendall, 1999). Afin de réaliser cette estimation, un fichier Excel est créé, reprenant la liste des individus détectés lors des prospections et identifiés grâce à Wild-ID et, en colonne, chaque date de prospection. Le format inséré dans le programme est une série de 0 (lorsque l'individu n'a pas été détecté lors de la sortie) et de 1 (lorsque celui-ci a été attrapé). Deux estimations ont été réalisées : la première sur les données de 2021 et l'autre sur celles de 2022. Les données de 2021 sont une fusion des données récoltées par Héloïse Lion, stagiaire chez Natagora, lors de deux prospections en juin et juillet 2021 et des données issues des trois prospections menées dans le cadre de cette étude en 2021. Le programme va estimer la taille de la population via différents modèles et le résultat proposé sera celui que CAPTURE juge le meilleur parmi ces modèles. Le résultat de chaque modèle est associé à un score, le meilleur étant celui ayant obtenu le critère le plus élevé. Suite au manque d'informations concernant les dates de captures et non-captures de chaque individu, cette estimation n'a pas inclus les individus identifiés en 2020.

C'est uniquement sur base des données récoltées dans le cadre de cette étude que l'on a calculé la probabilité de capture au cours d'une prospection pour chaque individu (Annexe II), la probabilité moyenne d'attraper les sonneurs à ventre jaune au sein du site ainsi que la probabilité moyenne en fonction du stade de développement du sonneur.

Occupation de l'espace par le sonneur à ventre jaune

Grâce à l'identification de tous les individus présents à la Rochette, des informations concernant les mouvements de cette espèce ont pu être dégagées.

D'abord, puisque chaque individu a été rapporté à un numéro de mare lors de chaque sortie, il est possible de détecter si les individus de cette espèce ont beaucoup bougé au cours de la saison de prospection et même entre 2021 et 2022. L'analyse des mouvements a été réalisée en réalisant les proportions de déplacement des individus. Le rapport entre le nombre de déplacement effectués et le nombre de fois où cet individu a été observé a permis de classer les individus dans diverses catégories de déplacements.

Ensuite, un graphique en barre retraçant l'évolution au cours du temps du nombre d'individus dans chaque stade de développement a été tracé.

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ainsi que les représentations graphiques ont été réalisées dans Rstudio (version 1.2.5042) (R core Team, 2013 ; Rstudio Team, 2020). Afin que les données soient correctement lues et traitées par ce logiciel, certaines modifications au niveau du jeu de données ont été nécessaires. Le fichier obtenu grâce à Observations.be peut présenter plusieurs lignes pour une même mare dans le cas où les deux espèces y ont été détectées ou dans le cas où plusieurs stades d'une même espèce s'y trouvaient. Les colonnes reprennent de nombreuses informations comme la date, l'heure, les coordonnées GPS, la précision de cette localisation mais également l'espèce, le stade, le nombre etc. La manipulation de ce tableau a consisté dans un premier temps à la suppression de certaines colonnes, jugées inutiles pour les analyses comme la précision maximale de la localisation car la position a toujours été prise sur le terrain une fois la précision de 4 mètres atteinte. A ces colonnes conservées, ont également été par la suite ajoutées d'autres informations obtenues sur le terrain. En effet, la température, longueur, largeur ainsi que la profondeur des mares ont été encodées permettant également le calcul de la surface de chaque mare et du volume directement via Excel. Une colonne contenant le numéro de chaque mare correspondant à la géolocalisation a enfin été ajoutée au fichier ainsi que la catégorie de chaque zone d'eau. Afin de simplifier le jeu de données et de limiter les erreurs engendrées lors des analyses statistiques, certaines informations ont été codifiées comme les stades.

Evolution du site

Les points d'eau fréquentés par les deux espèces étant majoritairement temporaires, il est intéressant de se pencher sur l'évolution du site de la Rochette au cours de la période des relevés. Pour ce faire, le nombre de mares présentes lors de chaque sortie a été mis en rapport à la pluviométrie et la température moyenne au cours de cette période. Les données météorologiques ont été fournies, sur demande, par l'IRM pour la station la plus proche de

Trooz (un peu moins de 7km à vol d'oiseau (WalOnMap)), Louveigné. Ces données reprennent les précipitations journalières en mm ainsi que les températures journalières minimales, maximales et moyennes sur une période d'un an (du 1^{er} juillet 2021 au 1^{er} juillet 2022).

En se basant sur les données de présence et d'absence des deux espèces au sein des points d'eau, divers graphiques ont été réalisés avec Rstudio dans le but de comprendre comment ces espèces occupent le site. Cela permet d'en dégager une idée de l'occupation de chaque espèce pour les différents types de mares. Le terme de co-présence des espèces concerne donc les mares qui, lors d'une même prospection, étaient occupées par les deux espèces en même temps.

Le nombre de pontes a également été analysé et mis en lien avec les conditions météorologiques afin de mettre en évidence l'éventuelle précocité d'une espèce par rapport à l'autre mais également la présence ou non d'un lien entre la météo (principalement la pluviosité mais également la température de l'aire et donc indirectement celle de l'eau) et le nombre de pontes.

Modélisation des paramètres environnementaux des mares propices aux espèces d'intérêt.

Des courbes de densité montrant la probabilité de trouver des individus métamorphosés de sonneur (première courbe), des pontes/têtards (deuxième courbe) et des individus calamites (troisième courbe) pour chaque valeur d'un paramètre environnemental mesuré ont été réalisées. Ces courbes ont été obtenues en prenant en compte le nombre d'individus ou de pontes comptabilisés sur les mares. Les mares présentant une plus grande abondance des espèces ont donc plus de poids dans le calcul des courbes que les points d'eau n'abritant qu'un seul individu. Cela se base sur le postulat qu'une mare occupée par un plus grand nombre doit probablement mieux convenir à l'espèce. De ce fait, ces courbes retracent les gammes préférentielles des espèces pour les quatre paramètres pris en compte (à savoir ; la température, la profondeur des points d'eaux ainsi que leur longueur et largeur).

Il est à noter que ces courbes auraient pu être obtenues en se basant uniquement sur les données de présence ou absence des deux espèces sur les mares. Cette analyse aurait quant à elle uniquement reflété les gammes, pour chacune des variables, dans lesquelles les espèces sont rencontrées.

Le but de cette analyse étant la mise en évidence de la niche écologique des deux espèces, il était plus logique de se baser sur les données d'abondance. Quatre graphiques ont donc été établis en se basant sur les données d'abondance des deux espèces, chaque graphique correspondant à un paramètre environnemental (longueur, largeur et profondeur en cm et température en °C). Pour réaliser ces graphiques, les mares non occupées ont été supprimées du jeu de données. Les têtards ont été écartés car l'information était redondante par rapport aux pontes d'autant plus que leur nombre forcément très élevé aurait systématiquement biaisé l'analyse.

Dans le but de vérifier si les données suivaient une distribution normale, un test de Shapiro-Wilk a été réalisé. La p-value associée au test permet d'approuver la distribution normale (si la différence entre les deux distributions testées n'est pas significative) ou à contrario de rejeter cette hypothèse. Au vu de ce test, il est apparu judicieux d'utiliser non pas un test de Student (qui nécessite une normalité des données) mais un test non-paramétrique de Wilcoxon afin de comparer les médianes. Ainsi, pour chacun des graphiques et chacun des groupes analysés, la médiane du paramètre a été tracée.

La présence d'une espèce influence-elle la présence de l'autre espèce sur les points d'eau ?

Afin de trouver des pistes de réponse à cette question, un modèle linéaire généralisé (Generalized Linear Models, GLM) a été utilisé, en particulier une régression logistique (modèle binomial) puisque cette analyse est uniquement basée sur des variables dépendantes de type présence/absence des espèces. Un seuil de significativité a été délimité à 0.05 pour les variables explicatives. Ce test mettra en évidence si la présence d'une espèce est expliquée significativement par la présence/absence de l'autre ou par un ou plusieurs paramètres environnementaux.

Afin de réaliser cette analyse statistique, le jeu de données initial a dû être remodelé pour ne plus présenter qu'une ligne par mare. Cette ligne synthétise les données pour ne plus en retenir que la notion de présence ou non des deux espèces au cours d'un même relevé. Pour cela, deux colonnes ont été ajoutées, une pour le sonneur et l'autre pour le crapaud calamite, lesquelles sont remplies de « 1 » en cas de présence de l'espèce ou de 0 en cas d'absence. De nombreuses informations comme le nombre, le sexe ou le stade ont été perdues lors de cette manipulation.

On a effectué plusieurs tests prenant en compte les différentes variables mesurées sur le terrain à savoir : la largeur, la longueur, la profondeur (cm), la température (°C), le pourcentage de recouvrement de végétation et le type de mare (variable discrète à trois valeurs : T, S et P, voir plus haut). Le volume (cm³) et la surface (cm²), calculés sur Excel à partir des mesures des mares, ont également été testés respectivement dans les modèles 2-5 et dans les modèles 3-6. Lors des tests incluant ces deux dernières variables, les mesures ayant servi à leur calcul n'ont pas été insérées aux modèles car déjà incluses dans ces données. La régression logistique a été appliquée en se basant sur l'entièreté du jeu de données. A noter que chaque test a d'abord été mené avec *Bombina variegata* en tant que variable réponse et *Epidalea calamita* comme variable explicative puis inversement, en maintenant la même formule (tableau 1, modèles 1 à 6).

Après réflexion, deux autres types de modélisations ont vu le jour.

Tout d'abord, au vu des résultats obtenus pour la variable réponse « *Bombina variegata* » (ce point est décrit dans la partie résultats), les modèles précédents ont été relancés sans la variable explicative « Type », donc sans prendre en compte le type de mares (tableau 1, modèles 7 et 8).

Ensuite, en travaillant sur le jeu de données complet, la variable *B. variegata* comprend tous les stades, tant les pontes que les adultes ou juvéniles. En revanche, les données encodées pour *E. calamita* se réfèrent toujours au stade larvaire ou aux pontes (donc aux preuves de reproduction uniquement). Sur base de ce fait, des GLM ont été réalisées sur base de deux sous-fichiers créés dans ce but, un fichier ne contenant plus que les présences de stades métamorphosés de sonneurs (par stades métamorphosés, on entend les néonates, les juvéniles, les subadultes et les adultes) et l'autre ne référant plus que les pontes et têtards de sonneurs. Les modèles 7 et 8 ont été relancés en distinguant ces stades (tableau 1, modèles 9 à 12).

Tableau 1 : Tableau reprenant les différents modèles linéaires généralisés testés. La première colonne renseigne le numéro du modèle, la deuxième reprend, en gras, la variable réponse et les variables explicatives. La troisième colonne renvoie aux jeux de données sur lesquels chaque modèle a été réalisé. *Bombina* faisant référence à *B. variegata* et *calamita* à *E. calamita*. *Larg* correspondant à largeur, *long* à longueur, *prof* à profondeur et *temp* à la température. *Type* faisant référence au type de mares et *enfin veg* signifiant pourcentage de recouvrement de la végétation.

Modèle 1	bombina ~ calamita + larg + long + prof + temp + type + veg, family = binomial(logit)	Données complètes
Modèle 2	bombina ~ calamita + volume + temp + type + veg, family = binomial(logit)	
Modèle 3	bombina ~ calamita + surface + temp + type + prof + veg, family = binomial(logit)	
Modèle 4	calamita ~ bombina + larg + long + prof + temp + type + veg, family = binomial(logit)	
Modèle 5	calamita ~ bombina + volume + temp + type + veg, family = binomial(logit)	
Modèle 6	calamita ~ bombina + surface + temp + type + prof + veg, family = binomial(logit)	
Modèle 7	bombina ~ calamita + larg + long + prof + temp + veg, family = binomial(logit)	
Modèle 8	calamita ~ bombina + larg + long + prof + temp + veg, family = binomial(logit)	
Modèle 9	bombina ~ calamita + larg + long + prof + temp + veg, family = binomial(logit)	Données pontes/têtards (Sonneur)
Modèle 10	bombina ~ calamita + larg + long + prof + temp + veg, family = binomial(logit)	Données stades métamorphosés (Sonneur)
Modèle 11	calamita ~ bombina + larg + long + prof + temp + veg, family = binomial(logit)	Données pontes/têtards (Sonneur)
Modèle 12	calamita ~ bombina + larg + long + prof + temp + veg, family = binomial(logit)	Données stades métamorphosés (Sonneur)

Afin d'amener une réponse complémentaire à la question de l'influence de la présence d'une espèce sur l'autre et donc d'une éventuelle compétition entre elles, une analyse de co-occurrence a été réalisée avec le package R « cooccur » via le modèle de Veech (2013) (Griffith et al., 2016). Cette analyse a été menée sur les présences/absences de *B. variegata* et d'*E. calamita* sur l'ensemble des données, soit 616 mares. Ce test met en évidence si la présence d'une espèce a un effet positif, négatif ou aléatoire sur la présence de l'autre espèce d'intérêt.

Résultats

Estimation de la population de *Bombina variegata* de la Rochette

L'analyse des photos de sonneurs dans le programme Wild-ID a donné des résultats probants. En effet, dans le cas d'un individu n'étant pas encore identifié dans le logiciel, ce dernier a proposé des résultats totalement aberrants. Inversement, dans le cas d'une photo d'un individu déjà connu, le logiciel a proposé la bonne correspondance à la première place dans 301 cas sur 304. Les trois autres fois, le logiciel a proposé le bon individu à la 2^{ème}, 6^{ème} et enfin 13^{ème} place. Un point à souligner est la capacité du logiciel à traiter des photos, pour peu que le travail préalable de standardisation des images soit réalisé, quelle que soit leur qualité initiale (parfois très mauvaise). Il parvient malgré cela à faire le lien avec des individus déjà encodés. Un autre point à noter est la performance de Wild-ID en ce qui concerne les néonates. Chez ces individus, les patterns ventraux ne sont pas encore nettement dessinés ; on évite donc généralement de les insérer dans ces analyses. Cependant, ici, ces individus ont été inclus et cela a mis en évidence la capacité du programme à retrouver ces néonates aux stades ultérieurs les années qui suivantes (figure 15). L'identification de ces néonates est intéressante car elle permettra de confirmer l'âge des individus à l'avenir, ainsi qu'identifier leur mare de naissance.

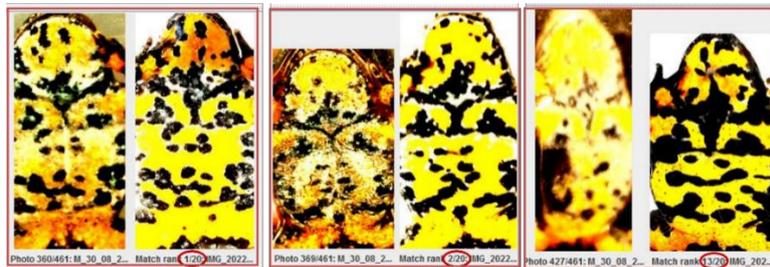


Figure 15: Trois exemples pour lesquels Wild-ID a reconnu un néonate de 2021 (photos de gauche pour chaque individu) avec le stade juvénile observé à nouveau en 2022 (photos de droite pour chaque individu). Pour le premier individu, le match a été proposé en 1^{ère} position, pour le 2^{ème} en seconde position et pour le dernier en 13^{ème} position.

Pour la période de prospection du 31 juillet 2021 au 1^{er} juillet 2022, un total de 86 individus ont été identifiés. Ce nombre comprend 48 juvéniles, 13 subadultes et 25 adultes (17 mâles, 7 femelles et un non sexé⁴). Lorsqu'on inclut à ces données les photos de 2020 et 2021 (prospections réalisées avant celles menées dans le cadre de cette étude), le nombre d'individus monte à 103 : 60 juvéniles, 14 subadultes et 29 adultes (20 mâles, 8 femelles et toujours un non sexé). Pour l'estimation de population, le nombre d'individus a été déterminé pour 2021 ainsi que pour 2022. En 2021, un total de 54 individus a été observé et 61 pour 2022.

Le programme CAPTURE a fourni deux estimations différentes pour les deux années. Pour l'estimation de 2021, en utilisant le modèle Mt (modèle prenant en compte uniquement la variation de la probabilité de capture au cours du temps) et en partant du nombre d'individus

⁴ Cet individu n'a pas pu être sexé car il provient de la base de photos de 2020-2021 et n'a pas été observé au cours de la période de prospection de juillet 2021 et 2022. Les informations liées au sexe n'étaient pas disponibles et il était impossible d'affirmer le sexe avec certitude sur base de la photo uniquement.

observés au cours de cette période qui est de 54, le résultat obtenu est une estimation de 69 individus au sein de la population (tableau 2). Pour l'estimation de 2022, c'est le modèle Mtb qui a été sélectionné par CAPTURE (modèle prenant en compte la variation de la probabilité de capture au cours du temps ainsi qu'un comportement face à la capture propre à chaque individu). L'estimation obtenue pour 2022, en se basant sur les 61 individus observés au cours de ces prospections, est de 63 individus au sein de la population (tableau 2).

Tableau 2: Résultats obtenus pour l'estimation de la population de *B. variegata* obtenue grâce au programme CAPTURE en se basant sur les individus observés lors des prospections de 2021 et de 2022.

Année	Prospections	Individus observés	Modèle	Estimation	Ecart type	Intervalle de confiance (95%)
2021	5	54	M(t)	69	6,34	[61;87]
2022	21	61	M(tb)	63	2,21	[62;72]

Grâce aux informations recueillies pour chaque individu, la probabilité de capture moyenne par session de prospection a pu être calculée. Cette probabilité est de 0,19 si on prend tous les stades de développement confondus mais elle varie si on se focalise sur chacun des stades (tableau 3). Une des femelles adultes identifiées présente la probabilité de capture la plus élevée à savoir 0,5 tandis que plusieurs individus présentent la probabilité minimum de 0,04 puisqu'ils n'ont été observés qu'une seule fois lors de l'ensemble des prospections.

Tableau 3 : Probabilité moyenne de capture d'un individu de sonneur à ventre jaune au cours d'une prospection en fonction de son stade.

Juvenile	Subadulte	Adulte	Moyenne
0,17	0,13	0,25	0,19

La mesure de la taille de chaque sonneur observé permet de confirmer le stade de développement dans lequel chaque individu se situe. Il est donc possible, sur base de ces données, d'obtenir une vue globale de la répartition temporelle de l'observation de chaque stade ainsi que leur proportion (figure 16).

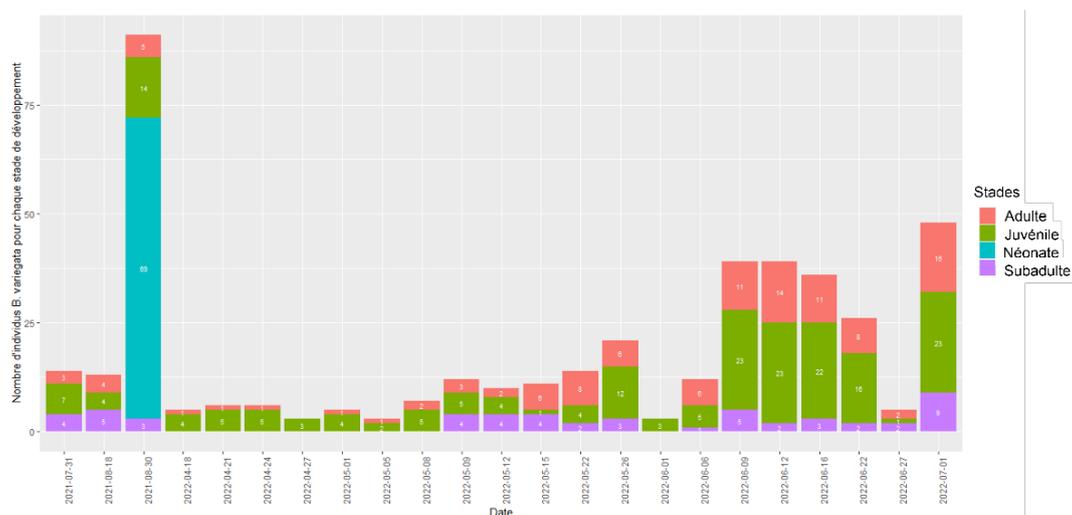


Figure 16: Evolution du nombre d'individus de *B. variegata* au cours des prospections et en fonction du stade.

Occupation de l'espace par *Bombina variegata*

Le suivi du sonneur à l'individu près permet d'avoir un regard sur les mouvements entre les mares au cours des différentes sorties.

Pour analyser les mouvements des sonneurs et ainsi avoir une idée du nombre de leurs déplacements effectués d'une prospection à l'autre, la formule utilisée est le nombre de déplacements additionné de 1 que l'on divise par le nombre de fois où l'individu a été observé. Cela permet de toujours obtenir un rapport de 1 lorsque l'individu s'est déplacé entre chaque observation. Plus ce rapport est grand, plus l'individu s'est déplacé (tableau 4).

Sur les 86 sonneurs identifiés, 10 n'ont pas changé de mare au cours des prospections, soit 11,63%. On remarque que la plus grande proportion de déplacements correspond à 0,5, sous-entendant que les individus se sont déplacés au minimum une fois sur deux observations (tableau 4). A noter que 16 individus n'ont été attrapés qu'une seule fois ; il est donc impossible d'estimer un quelconque déplacement les concernant, ils n'apparaissent donc pas dans le tableau.

Tableau 4 : Catégories de proportions de déplacements des individus de B. variegata, (formule utilisée : le nombre de déplacements +1 / le nombre de fois où l'individu a été observé. Le rapport de 1 signifie que les individus se sont déplacés entre chaque observation, un rapport de 0,5 qu'ils se sont déplacés la moitié du temps et un rapport de 0 signifie qu'aucun déplacement n'a été observé). La ligne du haut renseigne ce rapport de déplacements et la ligne du bas le nombre d'individus ayant réalisé cette proportion de déplacements.

1	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0
16	4	9	8	12	7	3	3	10

En comparant les individus entre 2021 et 2022, on remarque que 26 sonneurs ont été observés durant chacune des deux années de prospection. 13 n'ont été vus qu'au cours des prospections de 2021. Il est également intéressant de noter que six individus ont effectué un seul et unique déplacement. Pour chacun de ces six sonneurs, le déplacement a été observé entre 2021 et 2022. Parmi eux, deux ont changé de zone lors de cet unique déplacement ; ils sont en effet passés de l'étage du haut à l'étage du bas entre les deux saisons de prospection. Quatre de ces 6 individus étaient des néonates en 2021 et donc des juvéniles en 2022, un était juvénile en 2021 et donc subadulte en 2022 et le dernier était adulte lors des deux années de prospection.

En analysant plus attentivement les mouvements effectués par les sonneurs, on n'a pu prouver un déplacement que pour 60 des 86 individus observés. 53 de ces individus ont réalisé des déplacements faibles dans un rayon de 30 mètres qui consistaient à passer d'une mare à la mare voisine.

Seuls 7 individus ont effectué des déplacements plus importants :

Quatre individus (dont trois mâles) ont parcouru une distance maximale moyenne de 110 mètres. Ils sont notamment passés de la mare 23 à 40, ces deux mares étant espacées de 120 mètres.

Un juvénile a quant à lui effectué un trajet plus important en passant de la mare 12 à la mare 58 soit une distance d'environ 270 mètres.

Deux juvéniles sont passés de l'étage du haut vers l'étage du bas entre 2021 et 2022, parcourant chacun une distance d'environ 320-330 mètres.

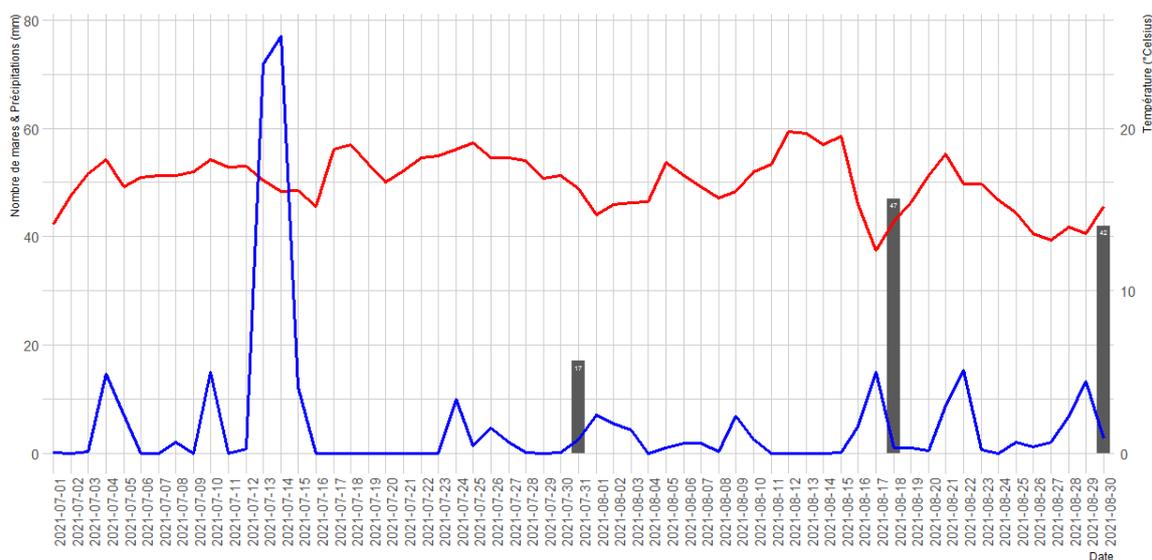
Ces trajets représentent les distances minimales parcourues par ces individus entre deux captures et ne prennent pas en compte tous les déplacements journaliers des sonneurs. Avec plus de temps, il aurait été intéressant de mesurer chaque mouvement observé pour chaque individu afin d'obtenir une idée moyenne de la distance parcourue au fil des observations. Les mouvements observés sur le site entrent donc totalement dans les capacités normales de l'espèce, qui peuvent atteindre plusieurs centaines de mètres en un jour et plusieurs kilomètres à l'échelle d'une saison (Chemin, 2011).

Estimation de la population d'*Epidalea calamita*

Le nombre total de pontes de crapaud calamite s'élève à 58 pour l'année 2022. La période de ponte s'est étalée sur les mois d'avril (la première ponte datant du 18 avril), mai et juin avec une plus grande proportion en juin (39 pontes contre 4 en avril et 15 durant le mois de mai). Ce nombre suppose donc la présence sur le site d'au minimum 58 femelles *E. calamita*.

Evolution du site et son occupation par les deux espèces d'intérêt

La mise en parallèle du nombre de mares recensées lors de chaque prospection avec les données météorologiques (figure 17), met en évidence la corrélation positive entre le nombre de mares et la pluviosité. Lorsque le site est saturé, c'est-à-dire qu'il contient son nombre maximal de points d'eau, on en dénombre 66 (flèche orange). A l'inverse, au plus sec, le site présente 8 points d'eau (flèche verte), à savoir les 6 mares synthétiques accompagnées majoritairement des mares permanentes même si celles-ci ont fini par s'assécher entre le 22 mai et le 6 juin 2022.



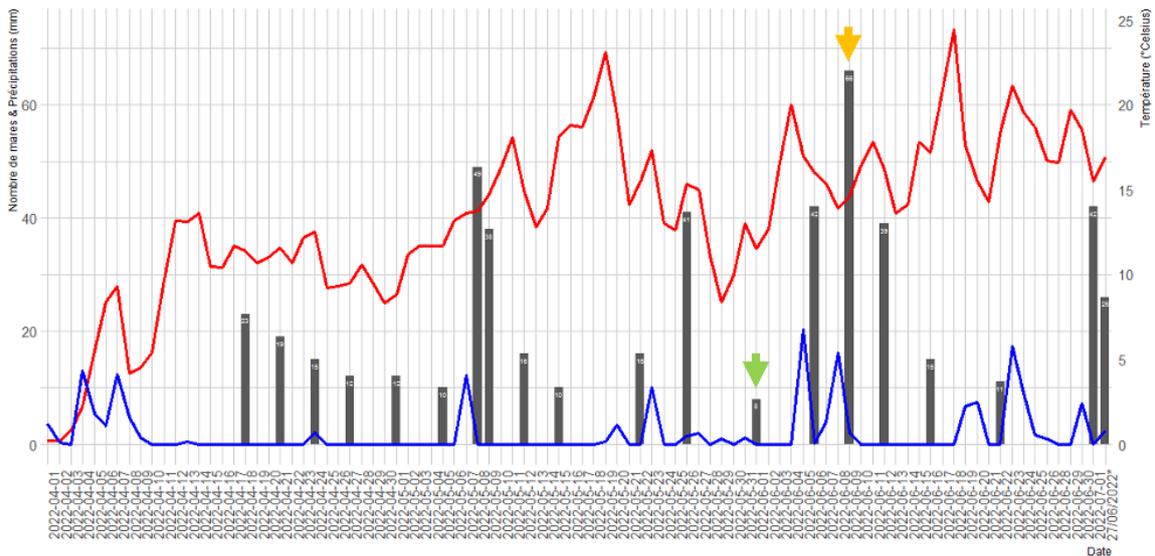


Figure 17: Evolution du nombre de mares au cours des prospections ainsi que l'évolution des précipitations journalières en mm (en bleu) et des températures moyennes journalières en °C (en rouge). Le graphique du haut reprend les données de la période de prospection de 2021 et celui du bas les données pour 2022.

Au cours des 24 sorties de terrain, 616 mares ont été prospectées. Parmi elles, 383 données ne comptabilisaient la présence d'aucune des deux espèces étudiées (soit 62,17%), 157 ne comptaient que du sonneur à ventre jaune (25,49%), 48 uniquement du crapaud calamite (7,79%) et enfin, 28 données renseignaient la co-présence des deux espèces (4,55%). Parmi ces 28 données, seules 15 concernaient le stade de ponte tant pour le crapaud calamite que pour le sonneur. Le détail des observations est illustré en annexe par un graphique en barre (Annexe III).

Les mares de différents types n'ont pas été occupées de la même manière par les espèces. Le sonneur à ventre jaune semble privilégier les mares temporaires puis les mares synthétiques au détriment des permanentes (figure 18). Le crapaud calamite montre la même affinité pour les mares temporaires que le sonneur mais semble quant à lui privilégier les mares permanentes aux synthétiques (figure 18).

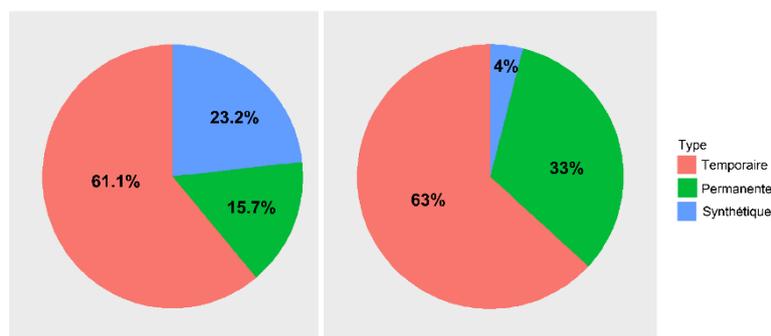


Figure 18 : Pourcentages de présence dans les différents types de mares pour B. variegata (à gauche) et E. calamita (à droite).

Les proportions dans lesquelles les espèces sont présentes sur chaque type de mare montrent que les mares synthétiques sont principalement dépourvues d'individus tant sonneurs que calamites, même si les sonneurs semblent les préférer comparativement au calamite (figure 19). En ce qui concerne les mares temporaires, là aussi elles sont principalement inoccupées

puisque les sonneurs ne sont présents que dans moins de 25 % d'entre elles et le crapaud calamite dans à peine 10 % (figure 19). Enfin, les mares permanentes sont quant à elles majoritairement occupées par l'une des deux espèces puisqu'on y retrouve de manière équivalente, les deux espèces (figure 19).

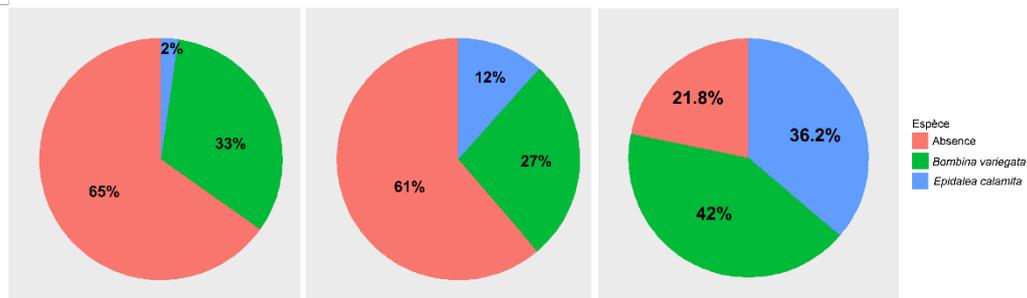


Figure 19 : Pourcentage de présence de chacune des deux espèces dans chaque type de mare ; les mares synthétiques à gauche, les temporaires au centre et les permanentes à droite.

Le dernier objectif concernant l'occupation du site par les espèces est d'évaluer, en se concentrant uniquement sur les pontes, si une espèce est plus précoce que l'autre, en visualisant l'évolution temporelle du nombre de pontes comptabilisées lors de chaque prospection (les détails en Annexe IV). Le crapaud calamite semble débiter sa période de ponte plus tôt que le sonneur à ventre jaune. En effet, la première ponte de calamite date du 18 avril 2022 alors que la première ponte observée pour le sonneur date du 9 mai. On remarque également que les pontes suivent systématiquement un jour pluvieux (figure 20).

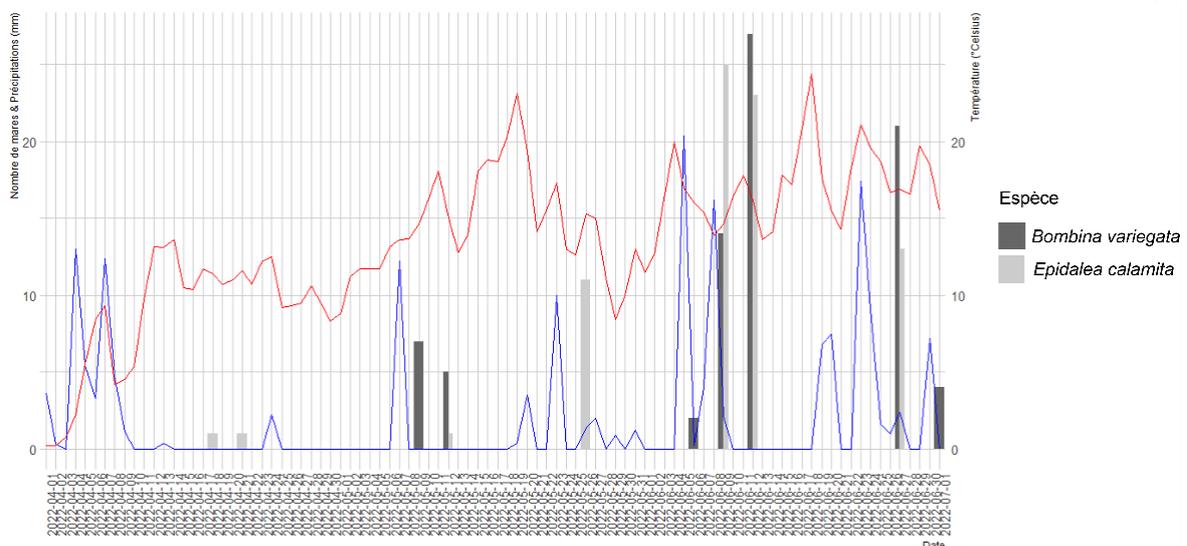


Figure 20: Evolution temporelle du nombre de pontes observées pour chaque espèce lors de chaque prospection ainsi que l'évolution des précipitations journalières en mm (bleu) et des températures moyennes journalières (rouge).

Modélisation des paramètres environnementaux des mares propices aux espèces d'intérêt.

Les tests de normalité sur l'ensemble des paramètres environnementaux et pour chaque groupe (crapauds calamite, sonneurs pontes/têtards et sonneurs métamorphosés) affirment qu'aucun ne suit une distribution normale (détails des p-valeurs obtenues grâce au test de

Shapiro en Annexe V). De ce fait, les comparaisons entre ces différents groupes se feront à l'aide d'un test de Wilcoxon.

Lorsque l'on représente la distribution de la température pour le crapaud calamite ainsi que pour les 2 catégories de stades du sonneur (à savoir pontes/têtards et stades métamorphosés), on remarque une différence significative (tableau 5) entre les médianes du groupe de sonneurs métamorphosés et du groupe de pontes/têtards (figure 21).

Tableau 5 : P-valeurs obtenues pour les tests de Wilcoxon pour les quatre paramètres pour les comparaisons de chaque groupe.

	Température	Profondeur	Longueur	Largeur
Calamite vs Sonneur stade ponte	0,47	0,11	0,01*	5,29e-05*
Calamite vs Sonneur stade métamorphosé	0,002*	0,002*	8,98e-06*	0,002 *
Sonneur stade ponte vs Sonneur stade métamorphosé	3,05e-05*	0,08	0,13	0,22

Cela sous-entend que les stades métamorphosés ne restent pas là où ils pondent ou que les pontes ne sont pas déposées dans des eaux encore froides alors qu'on y observe déjà des stades métamorphosés. En évaluant maintenant la différence entre la médiane obtenue pour le crapaud calamite et celle obtenue pour les pontes de sonneurs, on remarque que la différence n'est pas significative (tableau 5). Ce résultat démontre que les reproductions des deux espèces tendent à se réaliser au sein des mares présentant une même gamme de température (autour des 26°C) (figure 21).

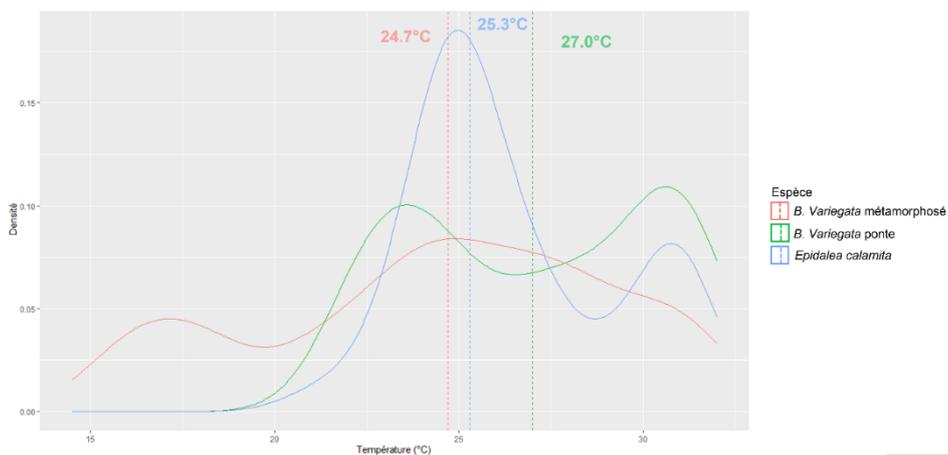


Figure 21: Courbes de densité de la température (°C) pour les trois groupes ainsi que les médianes associées.

En tenant compte de la distribution de la profondeur, on conclut que les trois groupes présentent des médianes ne différant pas significativement (figure 22). Cela tend donc à montrer que les trois groupes se retrouvent dans des mares présentant des profondeurs similaires (tableau 5).

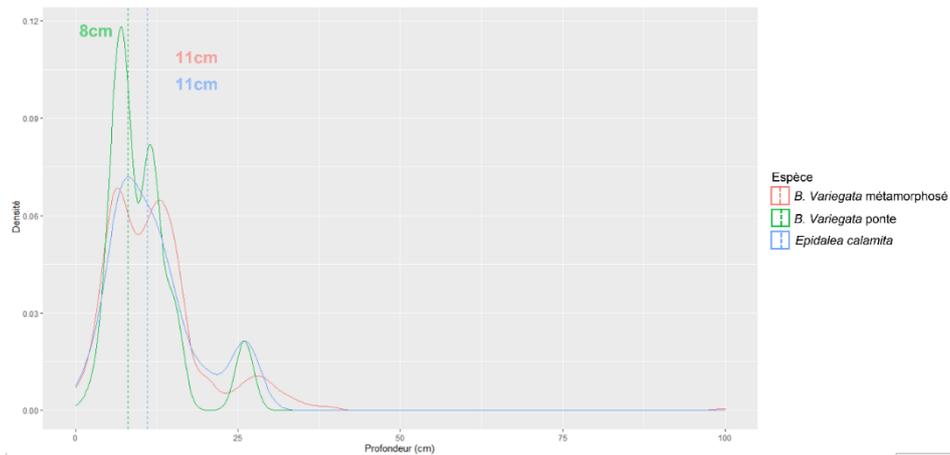


Figure 22: Courbes de densité de la profondeur (cm) pour les trois groupes ainsi que les médianes associées.

Pour la longueur, les deux catégories de stades de sonneurs présentent une médiane identique à savoir 300 cm (figure 23). Le test de Wilcoxon met en évidence l'absence de différence significative entre les deux groupes de sonneurs. A contrario, le crapaud calamite présente une médiane de 550 cm, significativement différente des deux groupes de sonneurs (tableau 5).

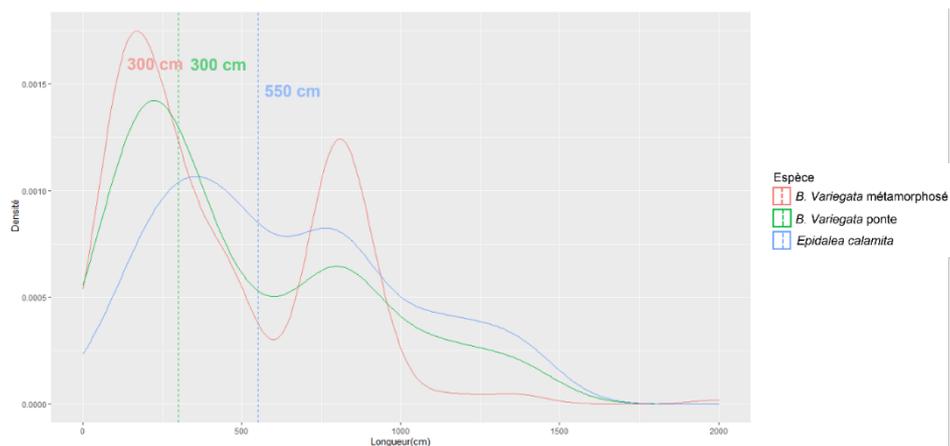


Figure 23 : Courbes de densité de la longueur (cm) pour les trois groupes ainsi que les médianes associées

Enfin, le dernier paramètre analysé est la largeur des plans d'eau. Pour ce paramètre, les deux groupes de sonneurs montrent des médianes proches (figure 24). Le test de Wilcoxon confirme parfaitement l'interprétation graphique à savoir que les médianes entre le stade de ponte et le stade métamorphosé ne présentent pas une différence significative (tableau 5). En revanche, le calamite présente une largeur médiane significativement plus grande que celle des deux stades de sonneurs (figure 24).

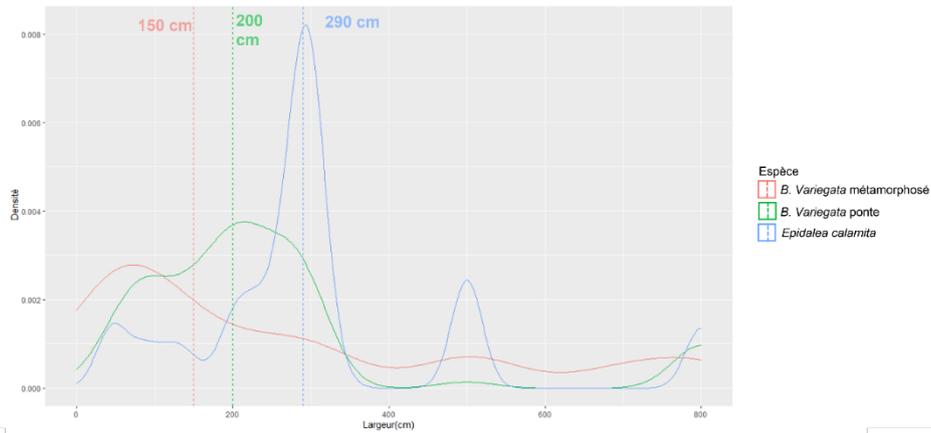


Figure 24: Courbes de densité de la largeur (cm) pour les trois groupes ainsi que les médianes associées.

La présence d'une espèce influence-elle la présence de l'autre espèce sur les points d'eau ?

Les résultats détaillés de tous les modèles GLM testés se trouvent en Annexe VI. Dans cette partie, seuls les paramètres significatifs seront présentés.

Trois premiers modèles GLM ont été testés en prenant en compte l'ensemble des variables, en ce compris le type de mare et avec comme variable réponse, d'abord *B. variegata* et ensuite *E. calamita*. Les résultats statistiques montrent une forte influence significative et positive du type de mare synthétique sur la présence du sonneur à ventre jaune dans chacun des modèles ainsi qu'une légère influence positive significative du type permanent dans le cas du crapaud calamite lorsque l'on teste l'influence du volume (modèle 5) et de la surface (modèle 6) (tableau 6). Cela signifierait que les sonneurs ont plus tendance à être observés sur les mares synthétiques et le crapaud calamite au niveau des mares permanentes. La température semble influencer positivement et significativement la présence de *B. variegata* (sauf pour le modèle 3). En plus du type S et de la température, la longueur est significative dans le modèle 1, le volume dans le modèle 2 et la surface dans le modèle 3. Ces paramètres semblent donc favorables à l'espèce. En ce qui concerne la présence d'*E. calamita*, l'influence de la température est fortement significative. Autrement dit, plus un point d'eau aura une température élevée, plus il sera favorable à la reproduction de cette espèce. La végétation semble elle aussi influencer positivement la présence de l'espèce de manière très significative dans les modèles 5 et 6.

Tableau 6: Résultats significatifs des modèles GLM 1 à 6. Bombina faisant référence à B. variegata et calamita à E. calamita. Larg correspondant à largeur, long à longueur, prof à profondeur et temp à la température. Type faisant référence au type de mares et enfin veg signifiant pourcentage de recouvrement de la végétation.

	Estimate	Std. error	z value	P-value
Modèle 1 : bombina ~ calamita + larg + long + prof + temp + type + veg, family = binomial(logit)				
long	1.692e-03	7.690e-04	2.200	0.027823 *
temp	5.700e-02	2.848e-02	2.001	0.045356 *
typeS	1.514e+00	4.283e-01	3.535	0.000407 ***
Modèle 2 : bombina ~ calamita + volume + temp + type + veg, family = binomial(logit)				
volume	3.588e-07	1.166e-07	3.076	0.0021**
temp	6.784e-02	2.884e-02	2.352	0.0187*
typeS	1.161e+00	2.839e-01	4.091	4.30e-05***
Modèle 3 : bombina ~ calamita + surface + temp + type + prof + veg, family = binomial(logit)				
surface	3.538e-06	1.398e-06	2.531	0.011366 *
typeS	1.250e+00	3.634e-01	3.439	0.000584 ***
Modèle 4 : calamita ~ bombina + larg + long + prof + temp + type + veg, family = binomial(logit)				
temp	2.508e-01	4.891e-02	5.127	2.95e-07 ***
Modèle 5 : calamita ~ bombina + volume + temp + type + veg, family = binomial(logit)				
volume	3.272e-07	1.289e-07	2.539	0.0111 *
temp	2.703e-01	4.886e-02	5.533	3.14 e-08 ***
typeP	1.275e+00	5.806e-01	2.197	0.0280 *
veg	1.442e-02	6.201e-03	2.325	0.0201 *
Modèle 6 : calamita ~ bombina + surface + temp + type + prof + veg, family = binomial(logit)				
temp	2.490e-01	4.745e-02	5.248	1.54e-07 ***
typeP	1.409e+00	6.530e-01	2.158	0.0309 *
veg	1.517e-02	6.248e-03	2.428	0.0152 *

Les modèles 7 et 8 testent les mêmes variables que, respectivement, les modèles 1 et 4 à l'exception du type de mares qui a été retiré des analyses. Le modèle 7 ne comporte aucune variable réellement significative pour l'explication de la présence du sonneur sur un point d'eau. Cependant, la profondeur est apparue comme marginalement significative, de manière positive. Cela laisse penser qu'avec ce jeu de donnée, la profondeur n'est pas significative mais qu'avec l'apport de données supplémentaires elle pourrait le devenir. Le modèle 8, quant à lui, présente les mêmes conclusions générales que le modèle 4. En effet, la température est toujours fortement significative et la largeur ainsi que le pourcentage de recouvrement de végétation sont devenus significatifs (tableau 7), tous les trois de manière positive.

Tableau 7: Résultats significatifs des modèles GLM 7 et 8 Bombina faisant référence à B. variegata et calamita à E. calamita. Larg correspondant à largeur, long à longueur, prof à profondeur et temp à la température. Veg signifiant pourcentage de recouvrement de la végétation.

	Estimate	Std. error	z value	P-value
Modèle 7 : bombina ~ calamita + larg + long + prof + temp + veg, family = binomial(logit)				
prof	0.0138085	0.0077089	1.791	0.073253 .
Modèle 8 : calamita ~ bombina + larg + long + prof + temp + veg, family = binomial(logit)				
larg	0.0046733	0.0015354	3.044	0.00234 **
temp	0.2599008	0.0484980	5.359	8.37e-08 ***
veg	0.0135573	0.0066253	2.046	0.04073 *

Les modèles 9 et 10 sont similaires au modèle 7 à la différence que la distinction entre têtards/pontes et stades métamorphosés chez les sonneurs a été prise en considération. Le modèle 9 qui se concentre sur les preuves de reproduction montre que le paramètre principal

influençant positivement et de manière significative la présence de pontes de sonneurs dans un point d'eau est sa longueur et ensuite sa température. Le modèle 10 concernant uniquement la présence des stades métamorphosés du sonneur ne démontre qu'une influence tout juste significative de la profondeur (tableau 8).

Tableau 8: Résultats significatifs des modèles GLM 9 et 10. Bombina faisant référence à B. variegata et calamita à E. calamita. Larg correspondant à largeur, long à longueur, prof à profondeur et temp à la température. Veg signifiant pourcentage de recouvrement de la végétation.

	Estimate	Std. error	z value	P-value
Modèle 9 : bombina ~ calamita + larg + long + prof + temp + veg, family = binomial(logit)				
long	0.002697	0.001006	2.682	0.00732 **
temp	0.115311	0.055167	2.090	0.03660 *
Modèle 10 : bombina ~ calamita + larg + long + prof + temp + veg, family = binomial(logit)				
prof	0.0153215	0.0078664	1.948	0.05145 .

Les modèles 11 et 12 correspondent au modèle 8 en tenant compte respectivement des pontes et têtards de sonneurs (pour le 11) et des stades métamorphosés (pour le 12). Ils démontrent les influences des variables sur la présence du crapaud calamite en distinguant les stades de sonneurs. Le modèle 11 démontre que la reproduction du calamite sur les points d'eau est majoritairement influencée par la température, ensuite par la largeur et enfin la végétation. Le modèle 12 souligne également la forte influence significative et positive de la température suivie de la largeur et de la végétation (toujours positivement) (tableau 9).

Tableau 9: Résultats significatifs des modèles GLM 11 et 12. Bombina faisant référence à B. variegata et calamita à E. calamita. Larg correspondant à largeur, long à longueur, prof à profondeur et temp à la température. Veg signifiant pourcentage de recouvrement de la végétation.

	Estimate	Std. error	z value	P-value
Modèle 11 : calamita ~ bombina + larg + long + prof + temp + veg, family = binomial(logit)				
larg	0.0050223	0.0015835	3.172	0.00152 **
temp	0.2455180	0.0482899	5.084	3.69e-07 ***
veg	0.0138005	0.0066770	2.067	0.03875 *
Modèle 12 : calamita ~ bombina + larg + long + prof + temp + veg, family = binomial(logit)				
larg	0.0046725	0.0015356	3.043	0.00234 **
temp	0.2597274	0.0482752	5.380	7.44e-08 ***
veg	0.0135640	0.0066230	2.048	0.04056 *

Le test de co-occurrence réalisé avec les données de présence et d'absence des deux espèces d'intérêt a déterminé que la co-présence des deux espèces semble être aléatoire.

Discussion

Estimation de la population d'*Epidalea calamita* de la Rochette

Le nombre de pontes observées à la Rochette entre la mi-avril et le 1^{er} juillet certifie la présence d'au moins 58 femelles sur le site. Ce nombre représente cependant une simple estimation qui tend à sous-estimer la population d'individus reproducteurs en place car seules 62% des femelles se reproduisent chaque année (Reyne et al., 2020). En plus de cela, il est difficile d'être certain de n'avoir manqué aucune ponte lors des prospections (ce point sera abordé plus en détails à la fin de la section « La présence d'une espèce influence-t-elle la présence de l'autre espèce sur les points d'eau ? »). L'estimation du sexe ratio n'est pas claire dans la littérature. Un sexe ratio de 1:1 est habituellement donné (Beebee et al., 1996) pour les populations de crapauds calamite ; cependant, une étude récente a démontré, sur une population d'Irlande, un rapport de 1 femelle pour 5 mâles (Reyne et al., 2020). Le nombre total d'individus reproducteurs au sein de la population de la Rochette est donc difficile à estimer de manière précise. L'idéal aurait été de réaliser un suivi nocturne par capture-marquage-recapture des individus adultes de cette espèce, mais cela dépassait les objectifs de cette étude. Il est à noter que certaines femelles peuvent, en de rares exceptions, produire une deuxième ponte plus tard au cours de la saison (Denton & Beebee, 1996). Cela démontre une nouvelle fois l'importance de considérer le nombre de 58 femelles comme une simple estimation minimale, même si le fait d'avoir arrêté la prospection début juillet limite la probabilité d'avoir une double ponte.

Ce nombre montre également que la population de crapaud calamite est en train de s'installer sur le site de la Rochette puisqu'il est bien plus élevé que les observations des années précédentes (figure 25). Cela est bien entendu à relativiser car l'effort de prospection en 2022 était beaucoup plus important que lors des années précédentes, à savoir 20 sorties. Le nombre de pontes donné pour 2017 correspond au résultat d'une seule date de prospection, celui de 2019 provient de 7 dates. Celui de 2020 se base sur les données de 4 journées et enfin, celui de 2021 sur 4.

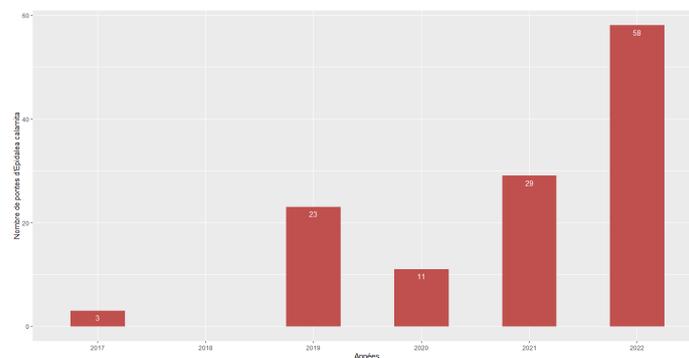


Figure 25: Evolution du nombre de pontes d'*Epidalea calamita* observées sur le site de la Rochette via l'application ObsMapp.

Estimation de la population de *Bombina variegata* de la Rochette

Comme expliqué dans la partie résultats, le nombre de 103 individus distincts observés entre 2020 et 2022, laisse penser que la population a bien évolué à partir de la réintroduction de 650 têtards, surtout lorsque l'on confronte ce nombre au taux de survie entre le stade de ponte et le stade de maturité sexuelle qui est estimé à environ 4% (Chemin, 2011) et au taux de survie à la métamorphose des têtards qui avoisine les 10% (Cayuela, 2011).

Le nombre de femelles est bien en dessous du nombre de mâles identifiés lors de ces trois années de données. En effet, seules huit femelles ont été confirmées et identifiées contre vingt mâles, portant le sexe ratio observé à 2,5. Cela signifie que pour une femelle, la population compterait 2,5 mâles. Ce ratio ne correspond pas à celui de 1,11, toujours à l'avantage des mâles, donné par Chemin (2011). Cette sous-présence des femelles au cours des trois saisons de reproduction est peut-être due à une émigration temporaire des femelles (Cayuela, 2011). En effet, elles ne pondent pas tous les ans ; 12% ne se reproduiraient pas au cours d'une saison (Chemin, 2011). Ces femelles, ne participant pas à la reproduction, ne seraient peut-être dès lors pas présentes sur les mares et resteraient toute la saison en phase terrestre. Par ailleurs, cette population est en cours d'installation et ne comporte que des individus assez jeunes (maximum 4 ans puisque les premiers individus y ont été introduits en 2018 ; 47,7 % des têtards introduits dans le site l'ont été en 2020). Il n'est dès lors pas anormal qu'elle ne présente pas (encore) un sex-ratio équilibré, d'autant plus que les femelles atteignent la maturité sexuelle plus tard que les mâles.

L'estimation de population par le programme CAPTURE semble, elle, indiquer une baisse des effectifs entre 2021 et 2022. Cela semble contre-intuitif puisque la population de la Rochette est une population en pleine installation. Les derniers individus relâchés en 2020 étaient au stade juvénile en 2021 et subadulte en 2022 et ont donc été moins capturés. Les individus relâchés en 2018 et 2019 sont quant à eux arrivés au stade adulte dont la probabilité de capture augmente. On pourrait donc s'attendre, pour 2022, à une estimation supérieure à celle obtenue en 2021. Or, CAPTURE a estimé 69 individus pour 2021 contre 63 en 2022, laissant donc sous-entendre l'inverse. Ces résultats sont à interpréter de façon nuancée. Tout d'abord, l'écart entre 69 et 63 individus estimés est assez faible que pour être compris dans la marge d'erreur au vu des écarts types. De plus, l'intensification du suivi en 2022 a permis d'obtenir une estimation nettement plus précise avec un intervalle plus réduit et un écart type plus faible que ce qui a été obtenu pour 2021 (tableau 3). De fait, le nombre d'individus observés en 2022 étant de 61, l'estimation de 63 individus est assez proche du nombre observé. Cela semble montrer que le protocole de terrain qui consiste à prospecter le site deux fois par semaine est suffisant et efficace pour avoir une très bonne vision de la population présente sur le site de la Rochette surtout au vu de l'intervalle de confiance réduit. Cependant, le nombre total d'individus identifiés via Wild-ID est de 103 individus (dont 86 pour la période de cette étude), ce qui surpasse déjà le nombre estimé par CAPTURE et ce, pour les deux années estimées. Dès lors, on peut penser que l'estimation ne correspond pas à la réalité de la population de la Rochette. En effet, parmi les 17 individus présents dans les données 2020/2021 et non observés en 2021/2022, 12 sont des juvéniles.

Le même raisonnement s'applique pour la comparaison des deux estimations. Sur les 54 individus observés en 2021, 29 n'ont pas été observés en 2022 et sur ces 29 individus, 14 sont des juvéniles (il s'agit d'ailleurs de la totalité des juvéniles comptabilisés en 2021).

Sur base de ce constat, on peut supposer que la différence entre ce nombre de 103 individus et les estimations de Capture pour 2021 et 2022 s'explique probablement en grande partie par des juvéniles qui n'auraient pas survécu à l'hiver et d'autres qui n'auraient pu être capturés. L'hypothèse est identique pour la diminution du nombre estimé d'individus entre les deux années. Le taux de survie des sonneurs est âge-dépendant (Cayuela, 2011), celui des juvéniles étant inférieur à celui des subadultes et des adultes (tableau 10).

Tableau 10 : Taux de survie des différents stades de développement de *B. variegata* (Cayuela, 2011).

Juvénile -> Subadulte	Subadulte -> Adulte	Adulte -> Adulte
0,51	0,70	0,85

Ce taux de survie varie également selon les conditions climatiques (Cayuela et al., 2016b). Si chez les juvéniles, la sécheresse au printemps ne semble pas l'impacter, c'est surtout la température au printemps qui semble l'influencer : le taux pour une température faible est réduit par rapport au taux observé pour une température supérieure (Cayuela et al., 2016b). , Pour une température proche de 12°C, le taux de survie n'est plus que d'environ 0,4, donc légèrement plus faible que le taux moyen théorique de 0,51 alors que, pour une température printanière de 17°C, ce taux grimpe à environ 0,80 (Cayuela et al., 2016b). Or, sur base des données météorologiques journalières obtenues auprès de l'IRM, la température moyenne à Louveigné (station la plus proche de la Rochette) est de 12,4°C pour le printemps (mesures entre le 20 mars 2022 et le 21 juin 2022). Quant à la non-capture des juvéniles la saison suivante, elle peut s'expliquer par différents facteurs. Tout d'abord, il n'est pas rare que ces individus n'ayant pas encore atteint la maturité sexuelle, présentent une émigration temporaire à l'instar des femelles ne participant pas à la reproduction (Cayuela, 2011). Dès lors, certains juvéniles d'une année ne seront pas observés l'année suivante car ils resteront en phase terrestre. En tenant compte de l'existence de l'émigration temporaire tant chez les femelles non-reproductrices que chez les juvéniles/subadultes, il semble donc impératif d'utiliser des données d'observations récoltées sur une période beaucoup plus longue. De cette façon, la distinction sera possible entre un juvénile n'ayant pas survécu à son second hiver et un juvénile ayant passé une saison en phase terrestre et ainsi obtenir une estimation plus fiable.

Un deuxième biais pouvant également expliquer la non-recapture des juvéniles de 2021 en 2022 est que la probabilité de capture en elle-même évolue, elle aussi, avec le stade de développement des sonneurs à ventre jaune et leur sexe. En se basant sur les probabilités de capture déterminée par Hugo Cayuela (Cayuela, 2011 ; Cayuela et al., 2018) (tableau 11), on remarque que les individus présentant la plus grande probabilité de capture sont les adultes mâles, individus reproducteurs (donc moins sujets à une émigration temporaire).

Tableau 11: Probabilité de capture théorique pour chaque stade de *B. variegata* (Cayuela, 2011 ; Cayuela et al., 2018). La borne inférieure correspond à la probabilité de capture des individus du stade qui ont été le moins attrapés, la supérieure à ceux ayant été le plus capturés.

Juvenile	Subadulte	Adulte mâle	Adulte femelle
[0,33 ; 0,76]	[0,32 ; 0,69]	[0,41 ; 0,8]	[0,32 ; 0,74]

Lorsque l'on compare ces taux avec ceux obtenus lors du suivi de la population de la Rochette durant l'été 2021 et le printemps/été 2022 (tableau 12), on remarque également que l'ensemble des taux de la Rochette sont bien plus faibles que la limite inférieure des intervalles théoriques, sous-entendant que les individus de la population du site de la Rochette sont moins facilement capturables. D'ailleurs, parmi les individus références pour la période de prospection 2021/2022, les 16 individus attrapés une seule fois sont pour la plupart des stades immatures (14 juvéniles et subadultes) et seulement un adulte mâle et une femelle.

Tableau 12: Probabilité de capture obtenue à la Rochette lors des prospections de fin juillet-août 2021 et de 2022 pour chaque stade de *B. variegata*.

Juvenile	Subadulte	Adulte	Moyenne
0,17	0,13	0,25	0,19

Une hypothèse pour expliquer cette observation est l'extrême contraste de conditions météorologiques entre les deux saisons : une extrême pluviosité pour 2021 et à contrario une forte sécheresse lors de la saison 2022. Cette période a présenté peu de jours pluvieux, donnant un site pauvre en points d'eau la majorité du temps. En effet, le nombre quotidien moyen de mares observées sur le site au cours de cette période est de 25,5 mares sachant que le site en contient 66 à son maximum. Le site a même connu un minimum de 8 mares. Au regard de ces chiffres, on peut conclure que l'absence répétée de certains points d'eau engendre l'absence, et donc la non-capture, de certains individus y étant fidèles. Les probabilités de captures sont donc sous estimées par rapport à une année où les mares seraient restées sous eau plus longtemps. Pour appuyer cette hypothèse, il est intéressant d'analyser le déplacement d'un juvénile (figure 26) qui change de mare à chaque fois que s'assèche celle dans laquelle il se trouvait jusque-là.



Figure 26 : Mouvement d'un juvénile au cours des prospections sur le site de la Rochette. Le tableau de gauche renseigne les dates d'assèchement des mares qu'il occupe. Le triangle indique la mare dans laquelle l'individu a été observé en 2021 et le rond là où il a été vu la première fois en 2022. Au total, le juvénile a été observé 9 fois au cours de la saison 2022 et a effectué 4 mouvements pour une distance totale à vol d'oiseau d'environ 66 mètres. Pour donner une échelle, la distance à vol d'oiseau entre la mare 42 et la mare 39 est de 40 mètres.

Il ne semble pas revenir ensuite à l'ancienne mare ou seulement lorsque sa nouvelle mare vient également à s'assécher. Un autre individu, mâle adulte (figure 27), change, lui aussi, de mare lors de l'assèchement de celle qu'il occupait.



Figure 27 : Mouvement d'un adulte mâle au cours des prospections sur le site de la Rochette. Le tableau de gauche renseigne les dates d'assèchement des mares qu'il occupe. Le rond indique la mare dans laquelle l'individu a été vu la première fois en 2022. Au total, cet adulte a été observé 6 fois au cours de la saison 2022 et a effectué 4 mouvements pour une distance totale à vol d'oiseau d'environ 45 mètres. Pour donner une échelle, la distance à vol d'oiseau entre la mare 40 et la mare 47 est de 36 mètres.

Ces deux exemples démontrent que les sonneurs réagissent à la sécheresse en quittant leur point d'eau. Lorsque l'on se penche maintenant sur les individus observés une seule fois au cours de la saison de prospection, on peut se demander si l'absence de recapture pour ces individus ne serait pas due à l'assèchement de leur mare sans que ceux-ci ne migrent par la suite. Prenons comme exemple un juvénile qui a été observé dans la mare 48 le premier jour où cette ornière a été sous eau (soit le 26.05.2022). Ce point d'eau était à sec lors de la prospection suivante, et ce juvénile n'a plus jamais été recapturé. De la même manière, un mâle a été observé le 18.04.2022 dans la mare 34 qui s'est ensuite rapidement asséchée dans les jours suivants.

Un dernier biais possible est lié à la prospection en elle-même ; en effet, certains individus ont été observés sans qu'il soit possible de les attraper. Les trois types de mares présentent des aspects qui leur sont propres et qui rendent la capture parfois complexe. Les mares synthétiques sont assez profondes et contiennent de grosses pierres qui facilitent la cachette des individus. Les mares permanentes et certaines mares temporaires présentent de la végétation parfois en grande quantité offrant alors des zones de repli parfaites pour les sonneurs. Enfin, les mares naturelles sont souvent boueuses, rendant le mimétisme des sonneurs très efficace. Il est intéressant de noter la présence d'un caractère propre à chaque individu. En effet, un des individus occupant les mares synthétiques s'enfuyait à chaque tentative d'approche humaine, même furtive.

Evolution du site et son occupation par les deux espèces d'intérêt

En cartographiant tous les points d'eau sur site (figure 28), on remarque que de nombreuses mares (28,36%) n'ont jamais été occupées lors de la période de prospection. Les espèces occupent seulement 37.31% des mares dans le cas du sonneur et seulement 8,95% pour le calamite. Les deux espèces ont été retrouvées sur les mêmes mares dans une proportion de 25,37%.

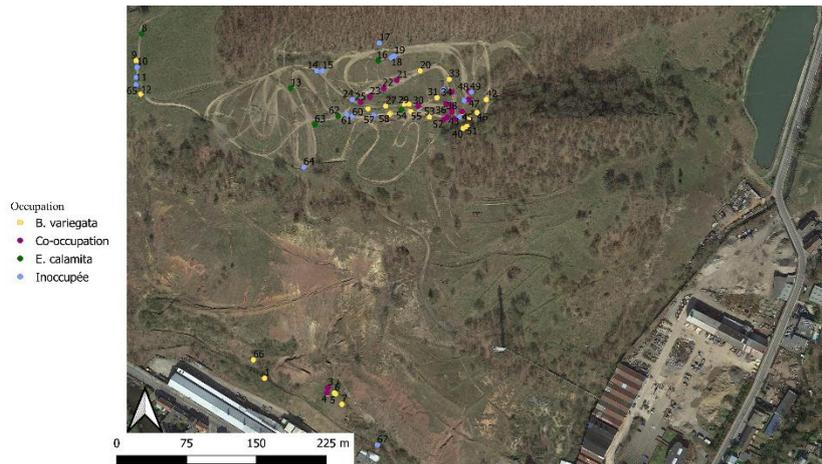


Figure 28: Représentation cartographique du site de la Rochette reprenant l'ensemble des mares. La légende fait référence à l'occupation de chaque mare sur l'entièreté de la saison de prospection. Les mares en bleu sont les mares qui n'ont jamais été occupées par aucune des deux espèces. Les mares en jaune et en vert sont les mares qui ont seulement accueilli respectivement, des individus de l'espèce *B. variegata* et d'*Epidalea calamita*. Enfin, les mares en mauve sont celles qui ont, au cours de la saison, hébergé à la fois *B. variegata* et d'*Epidalea calamita*.

Lorsqu'on analyse les préférences du type de mare pour les deux espèces, il semble que le sonneur privilégie fortement les synthétiques et le crapaud calamite les permanentes mais ces conclusions sont biaisées à différents niveaux. Tout d'abord, la sécheresse biaise les analyses en faveur des mares synthétiques et un peu en faveur des permanentes. En effet, la sécheresse a principalement touché les mares temporaires qui se sont souvent retrouvées totalement à sec pendant que le niveau d'eau des mares synthétiques ne variait presque pas. Cela se remarque lorsque l'on calcule un indice de sécheresse prenant en compte le nombre de mares observées selon les proportions (sur les 67 mares du site, 6 sont synthétiques, 5 permanentes et 56 temporaires). Les mares synthétiques ont un indice de 1 signifiant qu'elles ont à 100% résisté à la sécheresse. Les mares permanentes ont séché à 37% et les mares temporaires, quant à elles, présentent un indice de 32% signifiant que seuls les 32% des mares étaient sous eau sur l'ensemble de la période de prospection. Ensuite, les probabilités de captures entre les différents types de mares étaient également différentes ; c'est d'ailleurs un individu occupant les mares synthétiques qui présente le taux de capture le plus élevé (l'individu 1AG avec une probabilité de capture de 0,5). Les mares synthétiques étaient donc présentes sur la totalité des prospections et les individus qui les occupaient ont été plus souvent observés. Ceci gonfle encore l'affinité du sonneur pour les mares synthétiques. Les observations sur le terrain ne laissaient pas supposer une attirance plus élevée pour les mares synthétiques puisqu'au total seuls cinq individus les occupaient. Il faut cependant être vigilant quant à la comparaison des types de mares en termes d'occupation des espèces car les mares synthétiques se situent à distance des autres types de mares. Il est donc difficile d'affirmer que le seul facteur déterminant soit le type de mare et non des paramètres environnementaux légèrement différents entre les deux étages ou la distance (même si l'analyse des mouvements des individus tend à supposer que la distance n'est pas une barrière pour leurs déplacements).

Il est intéressant de noter que comme cela est déjà bien décrit dans la littérature portant sur les deux espèces, les pontes suivent presque systématiquement un jour de pluie (ACEMAV coll., 2003 ; Nöllert, A. & Nöllert, C., 2003 ; Cayuela, 2016). Sur les sites de compensation créés pour le crapaud calamite en région liégeoise, la même tendance est remarquée. En effet,

même si les mares de compensation ne se sont presque pas asséchées, des pontes n'y ont été observées qu'après une pluie (Monseur, observation personnelle). Cela fait partie de leur stratégie permettant d'augmenter les chances de succès de leur reproduction (Cayuela, 2016). Au niveau de la reproduction, le crapaud calamite semble plus précoce que le sonneur. La première ponte de calamite a été observée le 18 avril et celle du sonneur le 9 mai. Bien que conditionnée par les précipitations, la température atmosphérique semble également déterminante pour l'arrivée des adultes sur les lieux de frai. Le crapaud calamite a besoin de journées présentant une température moyenne minimale de 10°C (Banks & Beebee, 1986), ce qui est visualisable sur la figure 20. On remarque que les pontes de calamite ont été déposées lors d'une période où les températures moyennes dépassaient la barre des 10°C.

La présence d'une espèce influence-t-elle la présence de l'autre espèce sur les points d'eau ?

Les analyses des modèles linéaires généralisés ont globalement montré que les mares synthétiques (type S) apparaissaient comme significatives dans l'explication de la présence du sonneur sur les plans d'eau, semblant favoriser la présence de cette espèce. Comme discuté plus haut, ce résultat est biaisé à divers niveaux et a donc été retiré des analyses ultérieures.

La présence du Sonneur à ventre jaune semble être liée à la profondeur des zones d'eau lorsque l'on considère tous les stades sans distinction. Toutefois, lorsque l'on sépare les pontes et têtards des stades métamorphosés, on remarque des différences : les stades métamorphosés montrent la même conclusion alors que la présence de reproduction de cette espèce est influencée en premier lieu par la longueur de la mare et ensuite par la température de l'eau.

La présence du calamite semble, elle, principalement influencée par la température, la largeur des mares et ensuite par le pourcentage de végétation.

Globalement, la présence des deux espèces semble donc plutôt dictée par les caractéristiques environnementales des mares que par la présence ou l'absence de l'autre espèce. C'est pour cette raison que les graphiques reprenant la distribution de chaque paramètre environnemental ont été réalisés. L'objectif était donc de déterminer si les deux espèces présentent les mêmes préférences écologiques, ce qui expliquerait pourquoi elles partagent les mêmes points d'eau. Les graphiques illustrés dans la partie résultats montrent que les courbes des différents groupes se chevauchent et présentent globalement des allures similaires, laissant penser que les deux espèces occupent les mêmes gammes de valeurs pour les paramètres environnementaux (tableau 13). Ces résultats ont démontré que les deux espèces pondent dans des mares présentant les mêmes caractéristiques de température et de profondeur (au vu des médianes similaires). En ce qui concerne la longueur et la largeur, les pontes de sonneurs diffèrent de celles du calamite. Les pontes de sonneurs semblent se situer dans des mares présentant une largeur et une longueur significativement plus petites que celles du calamite. Lorsqu'on étudie les stades métamorphosés du sonneur, on relève des différences notables avec le crapaud calamite pour tous les paramètres hormis la profondeur (ce facteur étant semblable pour les trois groupes). Les pontes de sonneurs semblent également être déposées dans des mares significativement plus chaudes que les mares accueillant les stades

métamorphosés. En revanche, les dimensions des mares pour les deux groupes de sonneurs ne sont pas significativement différentes.

Tableau 13 : Récapitulatif des médianes obtenues pour les quatre paramètres environnementaux pour chaque groupe en prenant les données d'abondance.

	Données d'abondance		
	Calamite	Stade métamorphosé	Stade pontes + têtards
Température (°C)	25,30	24,70	27,00
Longueur (cm)	550	300	300
Largeur (cm)	290	150	200
Profondeur (cm)	11	11	8

Ces conclusions sont à remettre dans un contexte de terrain particulier. La sécheresse ayant fortement réduit le nombre de mares disponibles, il est plausible que les individus se soient regroupés dans des mares qui ne leur sont pas idéales par manque de choix. La sécheresse a également réduit fortement le nombre d'observations de pontes. Ces courbes, pour être réellement représentatives, devraient être réalisées sur plusieurs années afin de prendre également en compte les variabilités climatiques. En effet, lorsque l'on analyse l'allure des distributions de températures et de profondeurs pour les différents types de mares (figures 29 et 30), on remarque que cela correspond aux allures dessinées pour les espèces. Cela sous-entend que les espèces occupent globalement le milieu disponible. En regardant dans quelle zone de ces figures se situent les médianes reprises dans le tableau, on peut estimer le type de mare optimal pour chaque groupe. Au niveau de la température, les pontes de sonneurs et de calamites collent avec le pic des mares temporaires. La température idéale des individus métamorphosés de sonneurs se rapproche plus de la distribution des mares synthétiques et permanentes. Pour la profondeur, les trois groupes se rapprochent des mares temporaires. Le calamite et les stades métamorphosés de sonneurs se retrouvent également au niveau de la courbe des mares permanentes.

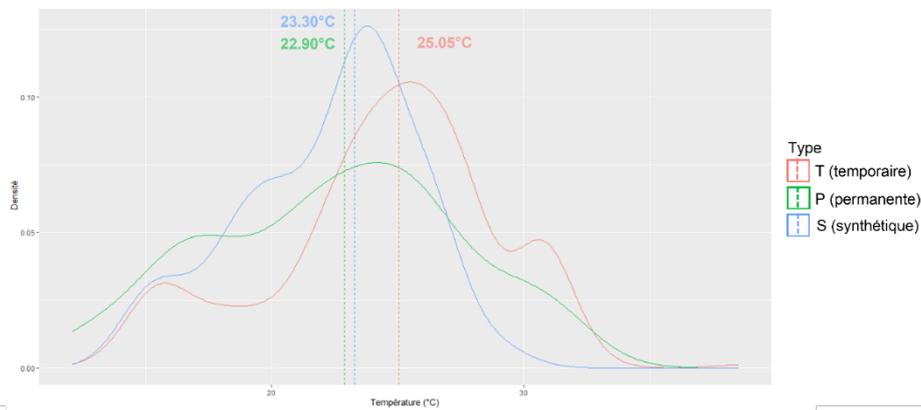


Figure 29 : Courbes de densité ainsi que les médianes pour la température (en degrés Celsius) sur le site de la Rochette pour les trois types de mares. En rose, les mares temporaires, en vert les permanentes et en bleu les synthétiques.

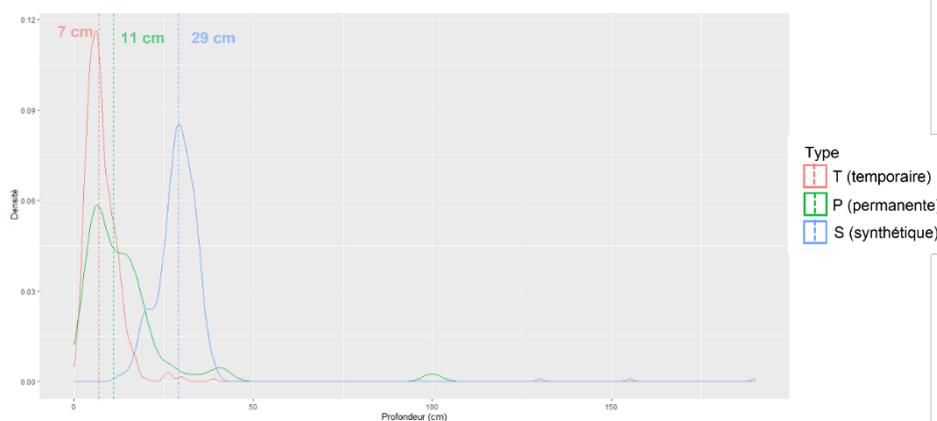


Figure 30 : Courbes de densité ainsi que les médianes pour la profondeur (en centimètres) sur le site de la Rochette pour les trois types de mares. En rose, les mares temporaires, en vert les permanentes et en bleu les synthétiques.

Ces conclusions corroborent les données de la littérature. Tout d'abord, les deux espèces choisissent comme lieu de ponte des points d'eau peu profonds (pour éviter les prédateurs/compétiteurs) et présentant une eau relativement chaude (permettant un développement larvaire plus rapide). Ces observations coïncident également avec les connaissances au sujet de *B. variegata*. Les mâles resteraient plutôt au niveau des mares de reproduction tandis que les femelles et les stades immatures ont plutôt tendance à occuper les mares correspondant moins aux critères de reproduction, donc des mares souvent plus profondes, avec plus de végétation et plus fraîches (Cayuela et al., 2016a). Avec les données récoltées et les analyses menées lors de cette étude, il aurait été intéressant de séparer les stades métamorphosés ainsi que les sexes du sonneur à ventre jaune afin de comparer les résultats avec ces affirmations.

Les résultats obtenus pour les gammes de profondeur pour chaque type de mare (figure 30) peuvent poser question. En effet, les mares permanentes ont une distribution beaucoup plus étalée que celle des mares temporaires. Cela s'explique par la sécheresse qui a engendré une réponse différente pour chaque type de mares. D'abord, les mares synthétiques ont connu très peu de variations expliquant une allure plus étroite du pic. Ensuite, les mares temporaires suivent elles aussi une distribution plus étroite à cause de leur réponse à la pluviosité assez radicale. En effet, on avait un niveau d'eau qui variait très fortement : soit elles étaient remplies à leur maximum, soit elles étaient totalement à sec (figure 31). Les mares

permanentes ont quant à elles, baissé lentement de niveau jusqu'à s'assécher totalement à certaines dates puis à se remplir lentement ensuite. La mare permanente 45 a par exemple totalement séché à quatre reprises avec des niveaux relativement faibles entre ces dates (le 22 et 26 mai, le 1^{er} et le 22 juin).



Figure 31 : Assèchement de la mare temporaire 34 entre le 8 mai 2022 (gauche) et le 12 mai 2022 (droite). Dernière pluie datant du 7 mai 2022.

Les résultats montrent globalement qu'il ne semble pas y avoir de compétition entre *Bombina variegata* et *Epidalea calamita* puisque pour la totalité des GLM, la présence de l'autre espèce n'était pas une variable explicative significative. Cette conclusion est également renforcée par le test de co-occurrence qui soulignait le caractère aléatoire de la co-présence des deux espèces. Il faut cependant être conscient que cela concerne uniquement les lieux de pontes des deux espèces ; on parle donc ici de compétition au niveau de l'occupation du site de reproduction. L'absence d'évitement semble se confirmer pour les deux espèces. Les observations de terrain au niveau des mares ayant accueilli des pontes des deux espèces ont montré avec certitude que le sonneur avait pondu en premier sur une des mares et le calamite en second. Mais également que trois mares ont d'abord accueilli le calamite avant que le sonneur n'y ponde. Cela tend à démontrer qu'aucune des deux espèces n'évite l'autre.

De nombreux biais dus à la réalité du terrain poussent à considérer ces résultats avec prudence. Tout d'abord, la détection des pontes n'est pas un processus exhaustif. En effet, au niveau des mares naturelles, la boue rend cette détection difficile. Même si le fond a, lors de chaque sortie, été palpé afin de réduire le risque de passer à côté d'une éventuelle ponte, la détection restait difficile. La détection au sein des mares permanentes était compliquée par la présence importante de végétation. La sécheresse s'est avérée positive dans le cas de l'observation des pontes au niveau des mares temporaires. L'intervalle entre deux prospections étant assez réduit, quelques pontes ont ainsi été découvertes une fois la mare à sec (figure 32).



Figure 32 : Assèchement de la mare temporaire 54 entre le 9 mai 2022 (gauche) et le 12 mai 2022 (droite). Dernière pluie datant du 7 mai 2022. La ponte d'*E. calamita* n'a pas été détectée lors de la prospection du 9 mai mais bien lors de la prospection du 12 mai grâce à l'assèchement partiel de la mare permettant la détection.

Les pontes du sonneur sont encore plus discrètes puisqu'il s'agit de petits ballotins de quelques œufs. C'est la raison pour laquelle la prise en compte, lors du suivi, des individus métamorphosés était essentielle pour cette espèce afin d'obtenir assez de données pour le partage du milieu et ceci d'autant plus que les mâles semblent privilégier les mares de pontes (Cayuela et al., 2016a). On peut donc, sur base de leur présence, extrapoler la donnée « ponte ». La difficulté de détection des pontes explique également pourquoi le stade têtard a été inclus aux pontes lors des analyses. En effet, si une ponte a été oubliée, elle sera quelques jours plus tard, au stade larvaire, plus aisée à observer.

Le déplacement des pontes par des amoureux de la nature est également un phénomène à prendre en considération dans les biais. Au vu de la sécheresse, il n'est pas improbable de penser que certaines personnes aient déplacé des pontes ou des têtards dans des mares plus résistantes afin d'augmenter les chances de réussite de la reproduction.

Comme déjà décrit précédemment, la sécheresse a probablement impacté les résultats obtenus de deux manières. La première en limitant le nombre de mares disponibles à la reproduction, forçant donc peut-être les deux espèces à se reproduire sur les mêmes lieux. Et la deuxième, en limitant le nombre de données de reproduction obtenues puisque les pontes suivent un jour pluvieux.

Le passage de motos dans la zone juste avant la prospection peut également perturber les observations, soit en troublant les eaux soit en effrayant les sonneurs.

Menaces à surveiller sur le site

Les deux populations semblent actuellement bien se porter sur le site de la Rochette. Il y a cependant quelques menaces à surveiller pour que cela perdure.

Concernant le crapaud calamite, il s'est avéré qu'il était soumis à la prédation du raton laveur (*Procyon lotor*). En effet, le 8 mai, jour suivant le jour pluvieux du 7 mai, trois cadavres de calamites ont été retrouvés en bordure de mare. Même scène le 9 mai avec cinq cadavres. Les empreintes du raton et sa technique de dépiautage ont confirmé sa responsabilité (figure 33). Le raton laveur a donc tué un minimum de huit adultes calamites en l'espace de deux nuits. La population de ratons en place n'est pas connue et il est probable que d'autres individus calamites en aient fait les frais sans que des traces n'aient été détectées.



Figure 33 : Empreintes de raton laveur (*Procyon lotor*) sur le site de la Rochette sur l'étage du haut le 8 mai 2022.

L'autre menace concerne cette fois-ci *B. variegata*. Des tâches suspectes ont en effet été découvertes sur quelques individus au cours du suivi CMR. Ce suivi précis permet d'observer l'évolution de telles tâches (figure 34). L'hypothèse émise par l'expert en maladies infectieuses chez les amphibiens, Frank Pasmans, serait une infection à *Chlamydia* (Pasmans, communication personnelle). Il a, en effet, écarté le champignon *Batrachochytrium dendrobatidis*. Ces observations seront à surveiller, dans le futur, sur le terrain.

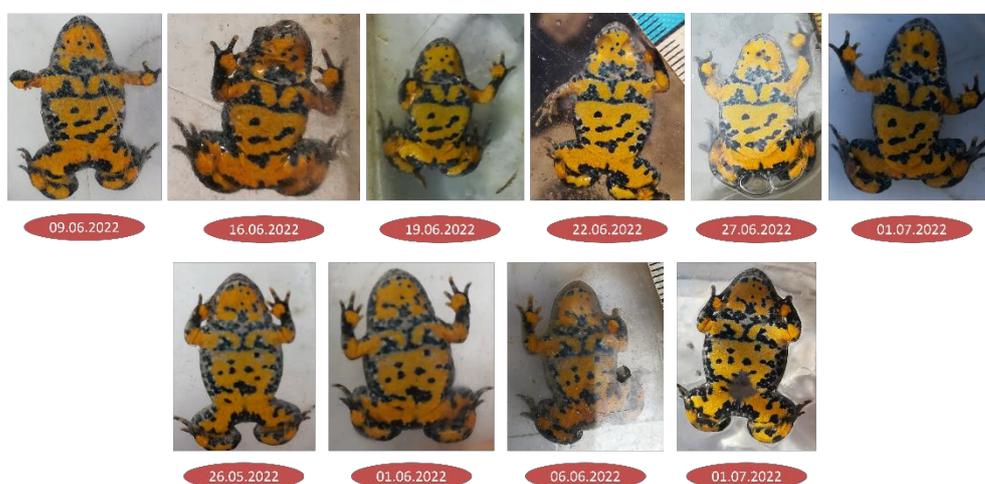


Figure 34 : Détails des photos prises lors des différentes prospections pour deux individus. On remarque que les tâches suspectes sont apparues au cours du suivi.

Perspectives

Cette étude apporte des prémices de réponses quant à l'existence d'une compétition entre *Bombina variegata* et *Epidalea calamita*. Même s'il ne semble pas exister de compétition, il faudrait réaliser le même suivi étalé sur plusieurs saisons de reproduction afin de prendre en compte tant les variations de dynamique des deux espèces que les variations climatiques.

Il serait également nécessaire d'analyser les autres facettes d'une compétition interspécifique. Ici, seul l'évitement a été pris en compte alors qu'une compétition se marque également au niveau du taux de survie et de croissance des têtards qui tendent à être réduits dans ce cas. Il en va de même pour la taille à la métamorphose qui s'en voit diminuée (Barandun, J., & Reyer, 1997a ; Bardsley & Beebee, 1998). Cette diminution de taille à ce moment charnière tend également à réduire, par la suite, le taux de survie des juvéniles (Cayuela, 2016).

Il serait donc intéressant d'analyser dans son ensemble, la compétition pour les lieux de reproduction en comparant par exemple, la taille à la métamorphose pour les mares abritant les deux espèces avec celle des mares contenant une seule des deux espèces.

Conclusion

Le suivi des populations de *Bombina variegata* et *Epidalea calamita* sur le site de la Rochette semble montrer que les deux espèces continuent à bien y évoluer et s'y développer.

Globalement, les résultats montrent que les espèces occupent bel et bien les mêmes types de sites de reproduction. En effet, les pontes des deux espèces tendent à se retrouver dans des mares aux gammes de paramètres similaires. Les variables prises en compte pour caractériser ces points d'eau sont la température, la profondeur, la longueur ainsi que la largeur. Les pontes de ces deux anoues se retrouvent dans des eaux présentant une température médiane entre 25 et 27°C et une profondeur médiane de 8 à 11 cm. En ce qui concerne la largeur et la longueur des mares, la prise en considération du nombre de pontes obtenues sur un même point d'eau souligne une légère différence entre les deux espèces. Le crapaud calamite semble se reproduire dans des mares ayant des gammes de longueur et largeur plus importantes que le sonneur (autour de 550 sur 290 cm pour le calamite et autour de 300 sur 200 cm pour le sonneur).

On ne note donc pas de différenciation de niche écologique pour la sélection des sites de reproduction des deux espèces. Cependant, certains biais ont pu influencer les conclusions obtenues pour les paramètres intrinsèques des mares de reproduction. La sécheresse, notamment, a fortement limité l'offre en points d'eau disponibles pour la reproduction des espèces, lesquelles ont pu adapter leurs préférences. Ceci amène à relativiser ces conclusions.

Les résultats des modèles linéaires généralisés et du test de co-occurrence ont confirmé, pour les deux espèces, que la présence de l'une n'avait pas d'impact sur la présence de l'autre. Là encore, ce sont les paramètres intrinsèques des mares qui influencent significativement la présence des espèces sur un point d'eau. Ce que semblent corroborer les observations de terrain.

Cette étude a donc permis d'infirmer l'hypothèse émise au départ puisqu'il ne semble pas y avoir de compétition, en termes d'évitement, sur les sites de reproduction entre *Bombina variegata* et *Epidalea calamita* malgré leur partage du même milieu.

Ces résultats apportent une importante réponse en termes de conservation de la nature. En effet, les réintroductions de Sonneur à ventre jaune sont toujours en cours actuellement. Cette campagne de conservation nécessite donc des espaces naturels propices aux prochains lâchers d'individus de cette espèce. La confirmation par cette étude d'une absence d'évitement entre les deux espèces permet d'apporter une solution à cette exigence. Les sites hébergeant une population de crapaud calamite semblent donc être à prendre en compte pour de futures campagnes de réintroduction du sonneur.

Bibliographie

- ACEMAV coll., Duguet, R. & Melki, F. (2003). *Les amphibiens de France, Belgique et Luxembourg*. Biotope, Mèze. 480 pp.
- Banks, B. & Beebee, T.J.C. (1986). *Climatic Effects on Calling and Spawning of the Natterjack Toad *Bufo calamita*: Discriminant Analyses and Applications for Conservation Monitoring*. *Biological Conservation*: vol. 36 :4, 339-350.
- Banks, B., Beebee, T.J.C., & Denton J.S. (1993). *Long-term management of natterjack toad (*Bufo calamita*) population in southern Britain*. *Amphibia-Reptilia* 14: 155-168.
- Barandun, J., & Reyer, H.-U. (1997). *Reproductive ecology of *Bombina variegata*: Characterisation of Spawning Ponds*. *Amphibia-Reptilia* 18: 143-154.
- Barandun, J., & Reyer, H.-U. (1997a). *Reproductive ecology of *Bombina variegata*: Development of eggs and larvae*. *Journal of Herpetology* 31(1): 107-110.
- Barandun, J., & Reyer, H.-U. (1998). *Reproductive ecology of *Bombina variegata*: Habitat use*. *Copeia* 1998: 497-500.
- Bardsley, L., & Beebee, T. J. C. (1998). *Interspecific Competition between *Bufo* Larvae under Conditions of Community Transition*. *Ecology* 79(5): 1751-1759.
- Beebee, T.J.C, Denton, J.S. & Buckley, J. (1996) *Factors affecting population densities of adult natterjack toads *Bufo calamita* in Britain*. *Journal of Applied Ecology*: 33, 263-268.
- Bili, M. (2014). *Éléments de différenciation de la niche écologique chez deux coléoptères parasitoïdes en compétition : comportement et communautés bactériennes*.
- Bishop, P.J., Angulo, A., Lewis, J. P., Moore, R.D., Rabb, G. B., & Garcia Moreno, J. (2012). *The Amphibian Extinction Crisis - what will it take to put the action into the Amphibian Conservation Action Plan?* *Surv. Perspect. Integr. Environ. Soc.* 5(2), 97-111.
- Blain, H.-A., Martínez Monzón, A., López-García, J. M., Lozano-Fernández, I., & Foli, A. (2019). *Amphibians and squamate reptiles from the late Pleistocene of the "Caverne Marie-Jeanne" (Hastière-Lavaux, Namur, Belgium): Systematics, paleobiogeography, and paleoclimatic and paleoenvironmental reconstructions*. *Comptes Rendus Palevol* 18(7): 849-875.
- Bolger, D. T., Morrison, T. A., Vance, B., Lee, D., & Farid, H. (2012). *A computer-assisted system for photographic mark-recapture analysis*. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 813–822.

BUFO (2005). *Diagnostic écologique pour le document d'objectif Rhin Ried Bruch de l'Andlau – Tome 2 : les Amphibiens.*

Cayuela, H. (2011). *Stratégie évolutive d'un amphibien primitif dans un environnement instable, le Sonneur à ventre jaune (Bombina variegata, L.).*

Cayuela, H. (2016). *Réponses à un environnement spatio-temporellement variable : sexe, dispersion et tactiques d'histoire de vie chez le sonneur à ventre jaune (Bombina variegata, L.).* Ecologie, Environnement. Lyon, Université de Lyon: 242.

Cayuela, H., Arsovski, D., Thirion, J.M., Bonnaire, E., Pichenot, J., Boitaud, S., Miaud, C., Joly, P. & Besnard, A. (2016b). *Demographic responses to weather fluctuations are context dependent in a long-lived amphibian*, *Global Change Biology*, 22, 2676–2687.

Cayuela, H., Besnard, A., Quay, L., Helder, R., Léna, J.P., Joly, P. & Pichenot, J. (2018). *Demographic response to patch destruction in a spatially structured amphibian population* *Journal of Applied Ecology* 2018: 1–12.

Cayuela, H., Lambrey, J., Vacher, J.-P., & Miaud, C. (2015). *Highlighting the effects of land-use change on a threatened amphibian in a human-dominated landscape.* *Population Ecology*, 57(2), pp. 433–443.

Cayuela, H., Lengagne, T., Kaufmann, B., Joly, P., & Léna, J. (2016). *Larval competition risk shapes male-male competition and mating behavior in an anuran.* *Behavioral Ecology* 27(6).

Cayuela, H., Pradel, R., Joly, P. & Besnard, A. (2016a). *Analysing movement behaviour and dynamic space-use strategies among habitats using multi-event capture-recapture modelling.* *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 1124–1132.

Chemin, S. (2011). *Plan national d'actions en faveur du Sonneur à ventre jaune (Bombina variegata) 2011-2015.* ECOTER.

Corolla, J.-P., Fey, L., & Kupfer, M. (2019). *Epidalea calamita* (Laurenti, 1768). DORIS, <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/3341>, accédé le 13 avril 2022.

de Wavrin, H. (2013). *Le sonneur à ventre jaune, plus d'un siècle d'histoire.* *Echo des Rainettes* 11: 6-9.

Dejonghe, L., Ladeuze, F., & Jans, D. (1993). *Atlas des gisements plombo-zincifères du synclinorium de verviers (Est de la Belgique).*

Denoël, M. (2004). *Distribution and characteristics of aquatic habitats of newts and Yellow-bellied Toads in the district of Ioannina (Epirus, Greece).* *Herpetozoa* 17(1/2): 49-64.

Denton, J.S. & Beebee, T.J.C. (1996). *Double-clutching by natterjack toads Bufo calamita at a site in southern England.* *Amphibia – Reptila* 17: 159-167.

- Denton, J.S., Hitchings, S.P., Beebee, T.J.C., & Gent, A. (1997). *A recovery program for the natterjack toad Bufo calamita in Britain*. Conservation Biology 11(6): 1329-1338.
- Dufrêne, M. & Delescaille, L.M. (2005). *La typologie WalEUNIS des biotopes wallons - version 1.0*. La biodiversité en Wallonie, <http://biodiversite.wallonie.be/fr/la-typologie-waleunis-version-1-0.html?IDD=962&IDC=811>, accédé le 25 avril 2022.
- GBIF Secretariat (2021). *Bufo calamita* (Laurenti, 1768). GBIF Backbone Taxonomy Checklist dataset, <https://www.gbif.org/species/5216775>, accédé le 13 avril 2022.
- GBIF Secretariat (2021). *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758), GBIF Backbone Taxonomy Checklist dataset, <https://www.gbif.org/species/2423435> , accédé le 13 avril 2022.
- Graitson, E. (2014). *1357- Fonds de Forêt- La Rochette*. La biodiversité en Wallonie, <http://biodiversite.wallonie.be/fr/1357-fonds-de-foret-la-rochette.html?IDD=251659239&IDC=1881>, accédé le 21 avril 2022.
- Griffith, D. M., Veech, J. A., & Marsh, C. J. (2016). *Cooccur: probabilistic species co-occurrence analysis in R*. Journal of Statistical Software, 69, 1-17.
- Hayes, T.B., Khoury, V., Narayan, A., Nazir, M., Park, A., Brown, T., Adame, L., Chan, E., Buchholz, D., Stueve, T., & Gallipeau, S. (2010b). *Atrazine induces complete feminization and chemical castration in male African clawed frogs (Xenopus laevis)*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2010 Mar 9; 107 (10): 4612-4617.
- Heusser, H. (2001). *Eggs of Bufo calamita are toxic to Rana dalmatina tadpoles*. Amphibia-Reptilia 22: 363-365.
- Hocking, D.-J., & Babbitt, K.-J. (2014). *Amphibian Contributions to Ecosystem Services*. Herpetological Conservation and Biology 9(1):1-17.
- IUCN (2009). *Bombina variegata*, The IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/species/54451/11148290>, accédé le 23 mars 2022.
- IUCN (2009). *Epidalea calamita*, The IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/species/54598/86640094>, accédé le 23 mars 2022.
- IUCN (2009). *Les amphibiens et les reptiles d'Europe en péril*. <https://www.iucn.org/fr/content/les-amphibiens-et-les-reptiles-deurope-en-peril-uicn>, accédé le 23 mars 2022.
- UICN. (2012). *Catégories et Critères de la Liste rouge de l'UICN : Version 3.1*. Deuxième édition. Gland, Suisse et Cambridge, Royaume-Uni : UICN. vi + 32pp.
- IUCN (2022). *The IUCN Red List of Threatened Species*. <https://www.iucnredlist.org>, accédé le 3 mars 2022.

Jacob, J. (2006). *L'érosion de la biodiversité : les amphibiens et les reptiles*. Etat de l'Environnement wallon, 12.

Jacob, J.-P., Percsy, C., de Wavrin, H., Graitson, E., Kinet, T., Denoël, M., Paquay, M., Percsy, N., & Remacle, A. (2007). *Amphibiens et Reptiles de Wallonie*. Aves – Raîgne et Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois (MRW - DGRNE), Série « Faune - Flore - Habitats » n° 2, Namur. 384 pp.

Kendall, W.L. (1999). *Robustness of closed capture–recapture methods to violations of the closure assumption*. Ecology, 80(8) : 2517–2525.

Kuzmin, S.L. (1995). *The problem of food competition in amphibians*. Herpetological Journal, 5(3), pp. 252–256.

Laudelout, A. (2008). *De nouvelles mares pour le Sonneur à ventre jaune*. Echo des Rainettes 5: 8.

Laudelout, A. (2016). *Action pour le calamite en Wallonie*. SPW, 5100 Jambes.

Laudelout, A. (2018). *Note de référence pour la prise en compte des amphibiens dans l'évaluation des incidences sur l'environnement*. SPW, 5100 Jambes.

Leblanc, G. (2011). *Observation précoce d'un Sonneur à ventre jaune se nourrissant dans une ponte de Grenouille rousse*. Circulaire C.R.A. 33: 44.

Leskovar, C., Oromi, N., Sanuy, D., & Sinsch, U. (2006). *Demographic life history traits of reproductive natterjack toads (Bufo calamita) vary between northern and southern latitudes*. Amphibia-Reptilia 27: 365-375.

Life in quarries (2020). *Enfin un futur pour les Sonneurs à ventre jaune – Épisode 1*. <http://www.lifeinquarries.eu/2020/07/03/enfin-un-futur-pour-les-sonneurs-a-ventre-jaune/#post/0>, accédé le 13 avril 2022.

Lowe, D. G. (2004). *Distinctive image features from scale invariant keypoints*. Int'l Journal of Computer Vision, 60, 91–11020042.

Matthé, M., Sannolo, M., Winiarski, K., Spitzen-van der Sluijs, A., Goedbloed, D., Steinfartz, S. & Stachow, U. (2017). *Comparison of photo-matching algorithms commonly used for photographic capture-recapture studies*. Ecology and Evolution 7: 5831-5872.

Miaud, C. & Muratet, J. (2007). *Identifier les œufs et les larves des amphibiens de France*. Institut national de la recherche agronomique 147, rue de l'Université – 75338 Paris Cedex 07.

Morin, C. & Leducq, I. (2010). *Plan d'actions pour l'étude et la conservation du Crapaud calamite Bufo calamita en Franche-Comté*. LPO FC & DIREN-FC : 24 p. + annexes.

MTES (2020). *PNA Sonneur à ventre jaune - Guide pour la prise en compte du Sonneur à ventre jaune en contexte forestier*. Office National des Forêts et DREAL Grand-Est, décembre 2020 : 42 pages.

Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M.J., et al. (2015). *Global effects of land use on local terrestrial biodiversity*. *Nature*, 520 (7545). pp. 45-50.

Nöllert, A. & Nöllert, C. (2003) : *Guide des amphibiens d'Europe. Biologie, Identification, Répartition*. Delachaux & Niestlé, Paris, 383 pp.

Oldham, R.S., Keeble, J., Swan, M.J.S. & Jeffcote, M. (2000). *Evaluating the suitability of habitat for the Great Crested Newt (Triturus cristatus)*. *Herpetological Journal* 10(4), 143-155.

Pichenot, J. (2008). *Contribution à la Biologie de la Conservation du Sonneur à ventre jaune (Bombina variegata L.). Ecologie spatiale et approche multi-échelles de la sélection de l'habitat en limite septentrionale de son aire de reproduction*. Université de Reims Champagne-Ardenne: 191.

QGIS Development Team (2020). *QGIS Geographic Information System*. Open-source Geospatial Foundation. <https://qgis.org/fr/site/>, accédé le 24 août 2022.

Renoux, C. (2011). *Contribution à la biologie de la conservation du sonneur à ventre jaune (Bombina variegata) en Alsace: caractérisation écologique de son habitat et condition corporelle*. Strasbourg, Université de Strasbourg: 47.

Renson, S. (2017). *Les amphibiens et reptiles*. Cercle des Naturalistes de Belgique asbl, 5670 Viersse-sur-Viroin.

Reyne, M., Helyar, S., Aubry, A., Emmerson, M., Marnell, F. & Reid, N. (2020). *Combining spawn egg counts, individual photo-ID and genetic fingerprinting to estimate the population size and sex ratio of an endangered amphibian*. *Integrative Zoology*; 0: 1–15.

RStudio Team (2020). *RStudio: Integrated Development for R*. RStudio, PBC, Boston, MA. <http://www.rstudio.com/>, accédé le 24 août 2022.

R Core Team (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. 201.

RStudio Team (2020). *RStudio: Integrated Development for R*. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.

Sas, I., Covaciu-Marcov S.-D., Cupşa, D., Cicort-Lucaciu, A.-S., & Popa, L. (2005). *Food analysis in adults (males/females) and juveniles of Bombina variegata*. Analele Stiintifice ale Universitatii "A.I.I. Cuza" Iasi, s. Biologie animala LI: 169-177.

Sinsch, U. (1997). *Postmetamorphic dispersal and recruitment of first breeders in a Bufo calamita metapopulation*. Oecologia, 112, 42-47.

Speybroeck, J., Beukema, W., Dufresnes, C., Fritz, U., Jablonski, D., Lymberakis, P., Martínez-Solano, I., Razzetti, E., Vamberger, M., Vences, M., Vörös, J. & Crochet, P.A. (2020). *Species list of the European herpetofauna - 2020 update by the Taxonomic Committee of the Societas Europaea Herpetologica*. Amphibia-Reptilia 41(2):139-18

Stevens, V., & Baguette, M. (2008). Importance of habitat quality and landscape connectivity for the persistence of Endangered Natterjack Toads. Conservation Biology 22 (5): 1194-1204.

Struijk, R. P. J. H., Bosman, W., & Janse, J. (2014). *Cannibalism in Bombina variegata Linnaeus, 1758 in Wahlwiller, Limburg Province, the Netherlands*. Herpetology Notes 7: 307-308.

Temple, H.J., & Cox, N.A. (2009). *European Red List of Amphibians*. viii + 32pp + 4pp cover.

Texte de loi de l'Union européenne (1979). *Convention de Berne*, 19 septembre 1979

Texte de loi du conseil des communautés européennes (1992). *Directive 92/43/CEE*, 22 mai 1992

Texte de loi de la législation wallonne (1973). *Loi sur la conservation de la nature*, 2 juillet 1973.

Veech (2013). *A probabilistic model for analysing species co-occurrence*. Global Ecology and Biogeography.

White, G.C., Anderson, D.R., Burnham, K.P. & Otis D.L. (1982). *Capture-Recapture and Removal Methods for Sampling Closed Populations*.

White, G.C. & Burnham, K.P. (1999). *Program MARK: survival estimation from populations of marked animals*. Bird Study, 46:sup1, S120-S139

Wibail, L., Goffart, Ph., Smits, Q., Delescaille, L.-M., Couvreur, J.-M., Keulen, Chr., Delmarche, C., Gathoye, J.-L., Manet, B., & Derochette, L. (2014). *Évaluation de l'état de conservation des habitats et espèces Natura 2000 en Wallonie. Résultats du Rapportage Article 17 au titre de la Directive 92/43/CEE pour la période 2007-2012*. DGOARNE, Département de l'Étude du Milieu Naturel et Agricole-Direction de la Nature et de l'Eau, Gembloux, 277 p.

Annexes

Annexe I

Fichier texte rendu par le programme Wild-ID. Ce fichier renseigne un numéro par ligne et donc par numéro de photo. La 3^{ème} colonne contient le numéro de la ligne de l'individu qui correspond à l'individu auquel on s'intéresse. Lorsqu'aucun « match » n'a été trouvé, le programme renseigne « NONE » et crée ainsi un nouvel individu. La 5^{ème} colonne donne la position à laquelle l'image de « match » a été obtenue sur les 20 photos qu'il renvoie et, en 6^{ème} colonne avec quel score.

#Serial	Relpath	Match-serial	Match-relpath	Choice-rank	Score
0	IMG_20220418_160939.jpg	-1	NONE	0	NaN
1	IMG_20220418_165428.jpg	-1	NONE	0	NaN
2	IMG_20220418_165515.jpg	-1	NONE	0	NaN
3	IMG_20220418_165548.jpg	-1	NONE	0	NaN
4	IMG_20220418_170147.jpg	-1	NONE	0	NaN
5	IMG_20220421_131253.jpg	-1	NONE	0	NaN
6	IMG_20220421_131735.jpg	-1	NONE	0	NaN
7	IMG_20220421_142511.jpg	-1	NONE	0	NaN
8	IMG_20220421_142554.jpg	3	IMG_20220418_165548.jpg	1	0,100005
9	IMG_20220421_142624.jpg	2	IMG_20220418_165515.jpg	1	0,181376
10	IMG_20220421_143249.jpg	4	IMG_20220418_170147.jpg	1	0,186842
11	IMG_20220424_153156.jpg	5	IMG_20220421_131253.jpg	1	0,102944
12	IMG_20220424_153617.jpg	6	IMG_20220421_131735.jpg	1	0,411526
13	IMG_20220424_165034.jpg	10	IMG_20220421_143249.jpg	1	0,287973
14	IMG_20220424_165120.jpg	3	IMG_20220418_165548.jpg	1	0,031819
15	IMG_20220424_165210.jpg	2	IMG_20220418_165515.jpg	1	0,381680
16	IMG_20220424_165248.jpg	1	IMG_20220418_165428.jpg	1	0,032000
17	IMG_20220427_151147.jpg	11	IMG_20220424_153156.jpg	1	0,094366
18	IMG_20220427_164102.jpg	13	IMG_20220424_165034.jpg	1	0,862070
19	IMG_20220427_164200.jpg	16	IMG_20220424_165248.jpg	1	0,216452
20	IMG_20220501_152112.jpg	11	IMG_20220424_153156.jpg	1	0,200804
21	IMG_20220501_153705.jpg	6	IMG_20220421_131735.jpg	1	0,386103
22	IMG_20220501_163329.jpg	19	IMG_20220427_164200.jpg	1	0,124062
23	IMG_20220501_163442.jpg	13	IMG_20220424_165034.jpg	1	0,273226
24	IMG_20220501_163608.jpg	15	IMG_20220424_165210.jpg	1	0,206103
25	IMG_20220505_155624.jpg	-1	NONE	0	NaN
26	IMG_20220505_160139.jpg	20	IMG_20220501_152112.jpg	1	0,374535
27	IMG_20220505_160721.jpg	6	IMG_20220421_131735.jpg	1	0,480770
28	IMG_20220508_101450.jpg	25	IMG_20220505_155624.jpg	1	0,431038
29	IMG_20220508_120645.jpg	-1	NONE	0	NaN
30	IMG_20220508_120901.jpg	-1	NONE	0	NaN
31	IMG_20220508_122019.jpg	14	IMG_20220424_165120.jpg	1	0,377361
32	IMG_20220508_122045.jpg	-1	NONE	0	NaN
33	IMG_20220508_122754_1.jpg	-1	NONE	0	NaN

Annexe II

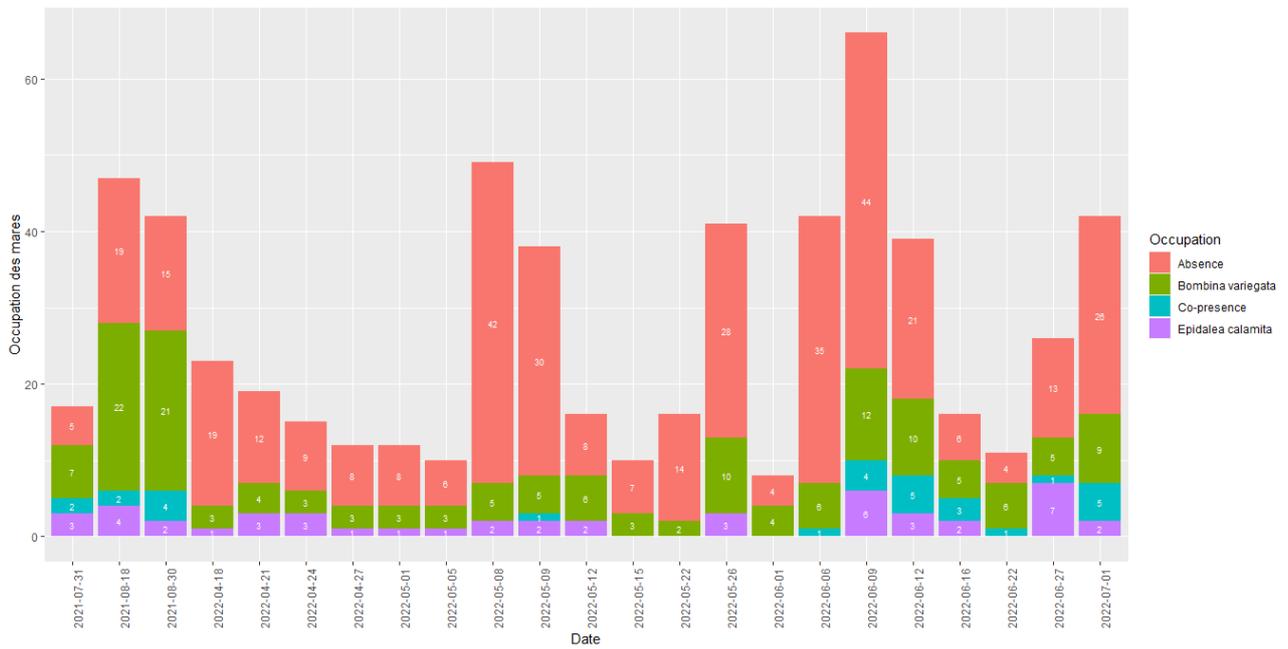
Probabilité de capture de chaque individu pour l'année 2021 (5 prospections) et 2022 (21 prospections).

2021	
Individus	Probabilité de capture
1AA	0,4
1AD	0,2
1AE	0,2
1AG	0,8
1AI	0,4
1AK	0,4
1AN	0,4
1AP	0,4
1AU	0,2
1AV	0,6
1AW	0,4
1AY	0,4
1AZ	0,2
1BA	0,2
1BB	0,4
1BD	0,6
1BG	0,2
1BH	0,2
1BJ	0,2
1BQ	0,8
1BT	0,4
1BU	0,2
1CC	0,4
1CI	0,2
1CJ	0,2
1CL	0,2
1CN	0,2
1CS	0,2
1CT	0,2
1CX	0,2
1CY	0,8
1CZ	0,4
1DA	0,6
1DB	0,6
1DC	0,2
1DD	0,2
1DE	0,2
1DF	0,4
1DG	0,4
1DH	0,2
1DI	0,4
1DM	0,2
1DO	0,2
1DP	0,2
1DQ	0,2
1DR	0,2
1DS	0,2
1DT	0,4
1DU	0,2
1DV	0,2
1DW	0,2
1DX	0,2
1DY	0,2
1DZ	0,2

2022	
Individus	Probabilité de capture
1AA	0,05
1AB	0,24
1AC	0,24
1AD	0,29
1AE	0,43
1AF	0,24
1AG	0,48
1AI	0,29
1AJ	0,29
1AK	0,48
1AL	0,05
1AM	0,19
1AN	0,29
1AO	0,19
1AP	0,29
1AQ	0,24
1AR	0,38
1AS	0,19
1AT	0,29
1AU	0,29
1AV	0,33
1AW	0,38
1AX	0,24
1AY	0,29
1AZ	0,33
1BA	0,14
1BB	0,24
1BC	0,38
1BD	0,29
1BE	0,24
1BF	0,38
1BG	0,19
1BH	0,29
1BI	0,10
1BJ	0,19
1BK	0,05
1BL	0,05
1BM	0,14
1BN	0,10
1BO	0,05
1BP	0,33
1BQ	0,19
1BR	0,43
1BS	0,33
1BT	0,19
1BU	0,19
1BV	0,19
1BW	0,10
1BX	0,33
1BY	0,29
1BZ	0,10
1CA	0,24
1CB	0,14
1CC	0,29
1CD	0,19
1CE	0,19
1CF	0,29
1CG	0,19
1CH	0,10
1CI	0,29
1CJ	0,19

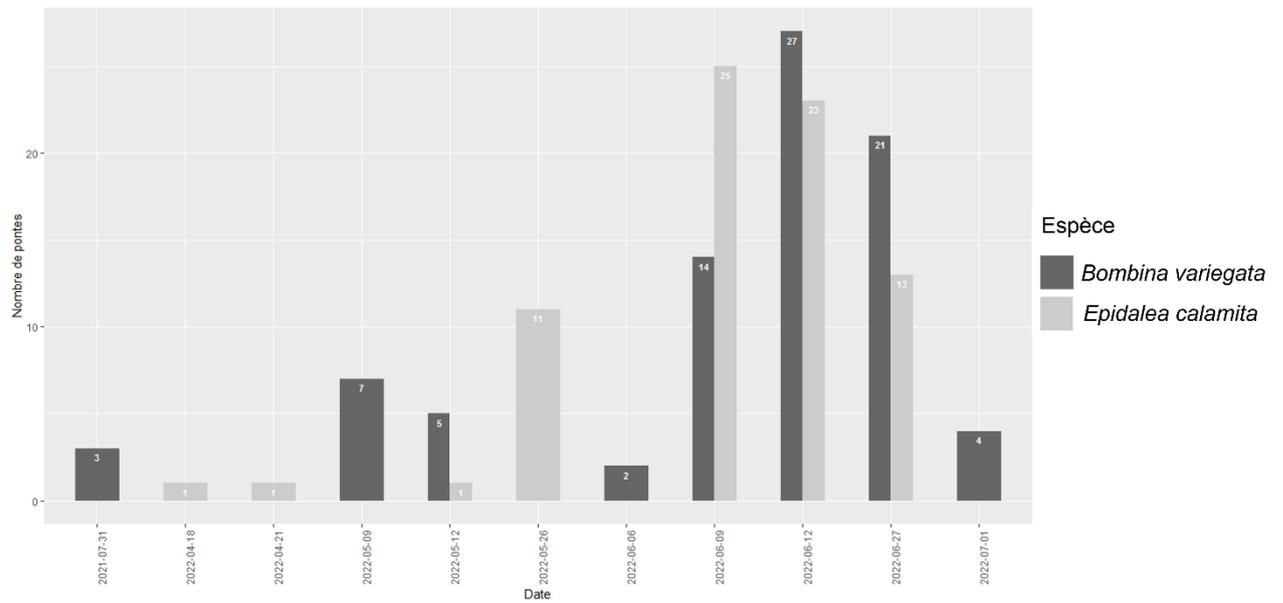
Annexe III

Occupation des mares par les espèces au cours des prospections.



Annexe IV

Evolution temporelle du nombre de pontes observées lors de chaque prospection pour les deux espèces.



Annexe V

P-valeurs obtenues pour les tests de Shapiro sur chaque paramètre et chaque groupe.

	Données d'abondance			
	Calamite	Stade métamorphosé	Stade pontes + têtards	Données complètes
Température	1.21e-05	8.263e-09	5.327e-06	2.504e-11
Longueur	1.197e-05	1.434e-15	0.000548	< 2.2e-16
Largeur	1.045e-05	< 2.2e-16	6.342e-05	< 2.2e-16
Profondeur	2.476e-09	< 2.2e-16	4.462e-10	< 2.2e-16

Annexe VI

Totalité des résultats obtenus pour les 12 modèles GLM.

Modèle 1	Estimate	Std. error	z value	P-value
(Intercept)	-3.357e+00	7.594e-01	-4.420	9.87e-06 ***
calamita1	2.374e-01	3.722e-01	0.638	0.523538
larg	1.534e-05	1.467e-03	0.010	0.991658
long	1.692e-03	7.690e-04	2.200	0.027823 *
prof	-7.467e-03	1.483e-02	-0.504	0.614521
temp	5.700e-02	2.848e-02	2.001	0.045356 *
typeP	6.520e-01	5.641e-01	1.156	0.247796
typeS	1.514e+00	4.283e-01	3.535	0.000407 ***
veg	1.533e-03	5.382e-03	0.285	0.775700

Modèle 2	Estimate	Std. error	z value	P-value
(Intercept)	-3.329e+00	7.412e-01	-4.492	7.07e-06***
calamita1	1.444e-01	3.806e-01	0.379	0.7045
volume	3.588e-07	1.166e-07	3.076	0.0021**
temp	6.784e-02	2.884e-02	2.352	0.0187*
typeP	2.328e-01	5.030e-01	0.463	0.6435
typeS	1.161e+00	2.839e-01	4.091	4.30e-05***
veg	2.319e-03	5.183e-03	0.447	0.6546

Modèle 3	Estimate	Std. error	z value	P-value
(Intercept)	-2.919e+00	7.320e-01	-3.987	6.7e-05 ***
calamita1	2.531e-01	3.696e-01	0.685	0.493532
surface	3.538e-06	1.398e-06	2.531	0.011366 *
prof	-4.369e-03	1.174e-02	-0.372	0.709880
temp	5.227e-02	2.847e-02	1.836	0.066357 .
typeP	1.736e-01	5.398e-01	0.322	0.747796
typeS	1.250e+00	3.634e-01	3.439	0.000584 ***
veg	1.872e-03	5.236e-03	0.357	0.720768

Modèle 4	Estimate	Std. error	z value	P-value
(Intercept)	-9.389e+00	1.395e+00	-6.732	1.68e-11 ***
bombina1	2.024e-02	4.058e-01	0.050	0.9602
larg	3.287e-03	1.863e-03	1.765	0.0775 .
long	6.770e-04	1.020e-03	0.664	0.5068
prof	3.661e-04	1.069e-02	0.034	0.9727
temp	2.508e-01	4.891e-02	5.127	2.95e-07 ***
typeP	8.021e-01	7.043e-01	1.139	0.2548
typeS	-1.623e+01	1.018e+03	-0.016	0.9873
veg	1.103e-02	6.652e-03	1.658	0.0973 .

Modèle 5	Estimate	Std. error	z value	P-value
(Intercept)	-9.484e+00	1.352e+00	-7.014	2.32e-12 ***
bombinal	-1.352e-01	4.175e-01	-0.324	0.7460
volume	3.272e-07	1.289e-07	2.539	0.0111 *
temp	2.703e-01	4.886e-02	5.533	3.14 e-08 ***
typeP	1.275e+00	5.806e-01	2.197	0.0280 *
typeS	-1.636e+01	1.010e+03	-0.016	0.9871
veg	1.442e-02	6.201e-03	2.325	0.0201 *

Modèle 6	Estimate	Std. error	z value	P-value
(Intercept)	-8.923e+00	1.311e+00	-6.805	1.01e-11 ***
bombinal	9.633e-02	3.920e-01	0.246	0.8059
surface	1.942e-06	1.660e-06	1.170	0.2420
prof	3.940e-04	1.012e-02	0.039	0.9689
temp	2.490e-01	4.745e-02	5.248	1.54e-07 ***
typeP	1.409e+00	6.530e-01	2.158	0.0309 *
typeS	-1.645e+01	1.018e+03	-0.016	0.9871
veg	1.517e-02	6.248e-03	2.428	0.0152 *

Modèle 7	Estimate	Std. error	z value	P-value
(Intercept)	-2.3611709	0.6714702	-3.516	0.000437 ***
calamital	0.2443992	0.3587843	0.681	0.495753
larg	0.0012494	0.0011482	1.088	0.276527
long	0.0007151	0.0007147	1.001	0.317014
prof	0.0138085	0.0077089	1.791	0.073253 .
temp	0.0288404	0.0260677	1.106	0.268570
veg	-0.0003926	0.0049482	-0.079	0.936760

Modèle 8	Estimate	Std. error	z value	P-value
(Intercept)	-9.9178552	1.4122616	-7.023	2.18e-12 ***
bombinal	-0.0164947	0.4007200	-0.041	0.96717
larg	0.0046733	0.0015354	3.044	0.00234 **
long	0.0008985	0.0009963	0.902	0.36713
prof	-0.0077663	0.0163993	-0.474	0.63580
temp	0.2599008	0.0484980	5.359	8.37e-08 ***
veg	0.0135573	0.0066253	2.046	0.04073 *

Modèle 9	Estimate	Std. error	z value	P-value
(Intercept)	-6.356768	1.536877	-4.136	3.53e-05 ***
calamital	1.030013	0.561936	1.833	0.06681 .
larg	-0.001534	0.001925	-0.797	0.42546
long	0.002697	0.001006	2.682	0.00732 **
prof	-0.013208	0.027402	-0.482	0.62980
temp	0.115311	0.055167	2.090	0.03660 *
veg	-0.003027	0.009668	-0.313	0.75421

Modèle 10	Estimate	Std. error	z value	P-value
(Intercept)	-2.1973011	0.6771223	-3.245	0.00117 **
calamita1	0.2474466	0.3636795	0.680	0.49625
larg	0.0011774	0.0011561	1.018	0.30847
long	0.0006871	0.0007229	0.951	0.34185
prof	0.0153215	0.0078664	1.948	0.05145 .
temp	0.0183513	0.0263657	0.696	0.48641
veg	0.0005661	0.0049758	0.114	0.90942

Modèle 11	Estimate	Std. error	z value	P-value
(Intercept)	-9.5576799	1.4027780	-6.813	9.53e-12 ***
bombina1	1.0022573	0.5535873	1.810	0.07022 .
larg	0.0050223	0.0015835	3.172	0.00152 **
long	0.0004383	0.0010171	0.431	0.66650
prof	-0.0084906	0.0171538	-0.495	0.62062
temp	0.2455180	0.0482899	5.084	3.69e-07 ***
veg	0.0138005	0.0066770	2.067	0.03875 *

Modèle 12	Estimate	Std. error	z value	P-value
(Intercept)	-9.9136268	1.4077140	-7.042	1.89e-12 ***
bombina1	-0.0088622	0.4058033	-0.022	0.98258
larg	0.0046725	0.0015356	3.043	0.00234 **
long	0.0008938	0.0009929	0.900	0.36805
prof	-0.0078000	0.0164316	-0.475	0.63501
temp	0.2597274	0.0482752	5.380	7.44e-08 ***
veg	0.0135640	0.0066230	2.048	0.04056 *