

Bulletin de la Société Herpétologique de France

4^{ème} trimestre 2002

N°104



ISBN 0754-9962

Bull. Soc. Herp. Fr. (2002) 104

**BULLETIN DE LA SOCIETE HERPETOLOGIQUE
DE FRANCE**

4^{ème} trimestre 2002

N°104

SOMMAIRE

- **Les amphibiens dans la recherche scientifique contemporaine : fécondation et développement de *Pleurodeles waltl* (amphibien urodèle) à bord de la station spatiale Mir**
Christian DOURNON..... 5-15

- **Degré de rareté, évolution de la distribution et particularités de l'herpétofaune de la Région Nord - Pas-de-Calais**
José GODIN..... 16-35

- **Traits d'histoire de vie dans une population de Crapaud calamite, *Bufo calamita* (Anura: Bufonidae) en Brabant Wallon.**
Virginie STEVENS, Renate WESSELINGH
& Michel BAGUETTE..... 36-56

- **Réintroduction de la Cistude d'Europe en Savoie. Premier bilan (2000 / 2001)**
André MIQUET & Antoine CADI..... 57-65

- **Influence de facteurs environnementaux sur la reproduction de *Rana dalmatina* (Anura, Ranidae) : implications pour sa conservation.**
David Lesbarrères & Thierry Lodé..... 66-76

- **Résumés de Diplômes et Thèses..... 77-79**

**BULLETIN DE LA SOCIETE HERPETOLOGIQUE
DE FRANCE**

4^{ème} trimestre 2002

N°104

CONTENTS

- **The amphibians in the present scientific research : fertilization and development of *Pleurodeles waltl* (urodele amphibian) aboard the MIR space station.**
Christian Dournon..... 5-15

- **Rarity degree, evolution of distribution and particularities of herpetofauna from Region Nord – Pas-de-Calais.**
José Godin..... 16-35

- **Life-history traits in a Natterjack toad *Bufo calamita* (Anura: Bufonidae) population in Southern Belgium.**
Virginie STEVENS, Renate WESSELINGH
& Michel BAGUETTE..... 36-56

- **Reintroduction of the European Pond Turtle (*Emys orbicularis*) in Savoie (France). First results.**
André MIQUET & Antoine CADL..... 57-65

- **Environmental influence on the reproduction of *Rana dalmatina* (Anura, Ranidae): implications for conservation.**
David Lesbarrères & Thierry Lodé..... 66-76

- **Summaries of Diploma and PhD..... 77-79**

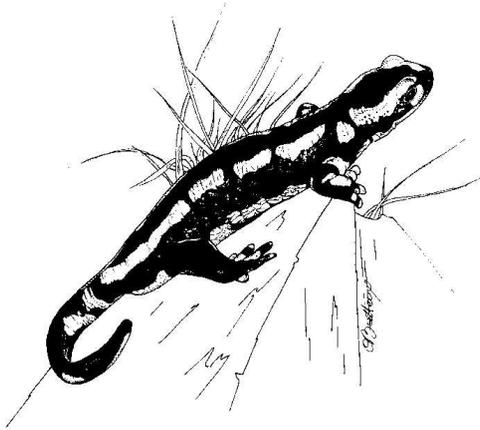


SOCIÉTÉ HERPETOLOGIQUE DE FRANCE



AVES

**Premier Colloque Franco-Belge
d'Herpétologie**



Virton (Lorraine belge), 6 – 8 juillet 2001

Organisé par Aves et la Société Herpétologique de France, avec le soutien du Fonds National de la Recherche Scientifique, de la Région Wallonne, de la Ville de Virton et l'aimable collaboration de la Province du Luxembourg. Dessins Education-Environnement.

**Les amphibiens dans la recherche scientifique
contemporaine : fécondation et développement de
Pleurodeles waltl (amphibien urodèle) à bord de la station
spatiale Mir**

par

Christian DOURNON

*Laboratoire de Biologie expérimentale-Immunologie,
EA 3442 « Génétique, Signalisation, Différenciation »
Université Henri Poincaré-Nancy 1, B.P. 239,
54506 Vandoeuvre-lès-Nancy cedex (France)
Christian.Dournon@scbiol.uhp-nancy.fr*

Résumé – Suite à une expérience faite à deux reprises à bord de la station Mir, il apparaît que si la fécondation a bien lieu en micropesanteur, le début du développement embryonnaire en revanche est affecté par des anomalies régulées ultérieurement. A l'atterrissage, les embryons éclos sont normaux. Par suite au sol, le développement larvaire, la métamorphose puis la reproduction se déroulent sans que des anomalies n'aient été détectées.

Mots-clés : micropesanteur, urodèle, fécondation, segmentation, neurulation, expérience FERTILE

Summary – The amphibians in the present scientific research : fertilization and development of *Pleurodeles waltl* (urodele amphibian) aboard the MIR space station. Performed two times aboard the space station Mir, the experiment called FERTILE demonstrated that a true fertilization occurred in microgravity. However, the beginning of the embryonic development was affected by abnormalities which disappeared before landing. Then on ground, from the hatching stages, the larval development, metamorphosis and reproduction occurred without detected abnormalities.

Key-words : microgravity, urodele, fertilization, segmentation, neurulation, FERTILE experiment

I. INTRODUCTION

Les amphibiens sont subdivisés en anoures, urodèles et gymnophiones. Les anoures sont repartis en environ 4381 espèces (Lecointre & Le

Guyader, 2001), dont certaines ont été utilisées pour des expériences qui se sont déroulées dans l'espace (Bautz & Dournon 1996) : *Rana pipiens* (Young & Tremor 1968), *Rana temporaria* (Vinnikov *et al* 1973), *Rana catesbiana* (Bracchi *et al* 1975), *Xenopus laevis* (Vinnikov *et al* 1980 ; Ubbels *et al* 1989 ; Souza *et al* 1995), *Hyla japonica* (Feuilloley *et al* 1993). Les urodèles sont classés en environ 429 espèces, mais seuls *Cynops pyrrhogaster* (tritons) et *Pleurodeles waltl* (pleurodèles) ont été utilisés pour des expériences spatiales.

Seules quelques espèces d'amphibiens peuvent être élevées et se reproduire en laboratoire. *Pleurodeles waltl* est l'une de ces espèces. Elle est originaire d'Espagne, du Portugal et du Maroc (Rudolf *et al* 1996). Elle a été introduite dans les élevages de laboratoire par Louis Gallien de l'Université de Paris vers 1950 : une table décrit son développement. Les stades sont établis en fonction de marqueurs morphologiques comme la croissance ou la régression progressive des branchies, le développement des membres antérieurs et postérieurs (Gallien & Durocher 1957). Les femelles génotypiques sont hétérogamétiques ZW (Gallien 1954), et les males génotypiques sont homogamétiques ZZ (Collenot 1973 ; Dournon & Houillon 1984).

Une expérience dénommée FERTILE a été réalisée à deux reprises à bord de la station spatiale Mir durant les missions franco-russes appelées "Cassiopée" (17 août - 2 septembre 1996) et "Pégase" (29 janvier - 19 février 1998).

Le but de cette expérience était d'étudier les effets de la micropesanteur sur la fécondation et le développement d'un vertébré dont le choix a été porté sur le pleurodèle. Notre objectif a été de répondre à 3 questions. La fécondation a-t-elle lieu normalement en micropesanteur? Le développement embryonnaire est-il possible en micropesanteur? Après retour sur Terre, les individus issus de la fécondation et d'un développement en micropesanteur ont-ils une différenciation puis une reproduction normales?

Ce travail a été présenté lors du Premier Colloque Herpétologique Franco-Belge qui s'est tenu à Virton en Belgique du 6 au 8 juillet 2001. Il a déjà fait l'objet de publications spécialisées auxquelles le lecteur voudra bien se reporter pour plus d'information.

II. MATERIELS ET METHODES

Les possibilités d'élevage et de reproduction, la connaissance du développement de *Pleurodeles waltl* ont été les raisons premières qui ont conduit à choisir cet amphibien pour des expériences spatiales. D'autres raisons y ont aussi contribué. Le nombre important d'œufs pondus en micropesanteur permet l'étude statistique des paramètres mesurés. Le fait que les embryons d'amphibiens soient visibles, observables, facilite les analyses de leur développement. Des particularités et capacités biologiques ont aussi justifié le choix du pleurodèle. Le poids, le volume, l'entretien ont des conséquences non seulement budgétaires mais aussi pratiques pour les missions spatiales. Or, le pleurodèle est un animal peu volumineux et relativement léger. Une femelle âgée de trois ans mesure environ 17 cm de long et pèse environ 50 g. L'adulte, s'il est auparavant bien nourri, peut jeûner plus de trois semaines ce qui permet de ne pas le nourrir durant un séjour spatial, de limiter les déjections et donc son entretien par l'équipage. En outre, après une reproduction normale avec un mâle, une femelle conserve des spermatozoïdes dans le cloaque durant plusieurs semaines. Si, quelques semaines après s'être reproduite normalement, la femelle reçoit une injection hormonale induisant l'ovulation et l'oviposition, elle pond des œufs fécondés en l'absence de mâle. Cette stratégie a été utilisée à bord de la station Mir, et donc seules des femelles préinséminées ont été embarquées.

Pour réaliser l'expérience FERTILE à bord de la station MIR, le Centre National d'Études Spatiales (CNES) en collaboration avec les biologistes a développé un instrument lui-même dénommé Fertile. Il était composé de trois unités. La première était un container dénommé CTA destiné à transporter à bord d'un vaisseau Soyouz six pleurodèles femelles vers la station Mir. Il était connecté à l'alimentation de bord du Soyouz et assurait une température de 18 ± 2 C et une ventilation active de 0,2 l/min. La seconde unité qui mesurait 400 x 412 x 677 mm et pesait 47 kg était un incubateur ventilé à 18 ± 1 C assurant plusieurs fonctions. – a) Il pouvait recevoir trois femelles dans trois boîtes ventilées pour qu'elles y pondent leurs oeufs. – b) Il permettait de loger 28 boîtes contenant les oeufs pondus sur deux tiroirs de stockage en micropesanteur. – c) Equipé d'une centrifugeuse, il permettait pour 10 boîtes à oeufs contrôles de reproduire l'accélération terrestre de 1G. – d) Il permettait de filmer à l'aide d'une micro-caméra le développement d'embryons placés dans une boîte à oeufs équipée d'un système d'éclairage. e) Il contenait un réservoir conçu pour

assurer pendant 8 mois le stockage de l'eau sans altération de ses caractéristiques physico-chimiques et bactériologiques. Cette eau était de l'eau du robinet prélevée dans les salles d'élevage du laboratoire puis filtrée (0,22 m), et utilisée à bord de la station Mir pour la maintenance des femelles et le développement des embryons. Cette unité avait été transférée à bord de la station MIR début 1996 par un vaisseau automatique Progress. Restée à bord, elle a été utilisée à trois reprises en 1996, 1998 et en 1999 pour de nouvelles expériences. La troisième unité était un container passif utilisé pour le retour sur Terre des femelles et des embryons vivants ou fixés obtenus durant une mission spatiale (Gualandris-Parisot *et al* 1998 ; Husson *et al* 2001)

Le développement des embryons a été étudié à partir de films vidéo, d'études morphologiques à la loupe binoculaire et en microscopie à balayage. Les études de la fécondation et du développement embryonnaire ont été conduites à partir d'embryons fixés au formaldéhyde ou à la glutaraldéhyde par le cosmonaute durant le vol. Des coupes histologiques d'embryons ont été réalisées et traitées pour des études immunocytochimiques. De plus, des embryons qui avaient été élevés jusqu'à l'atterrissage ont été congelés pour des analyses biochimiques, tandis que d'autres ont été conservés en vie pour étudier le développement ultérieur.

Lors de chaque mission, en laboratoire, au sol, des expériences synchrones ont été réalisées en utilisant aussi un instrument Fertile. La comparaison des échantillons restés sur Terre, et qui étaient donc en 1 G, avec ceux centrifugés à 1 G à bord de la station spatiale permet d'évaluer l'effet des facteurs autres que la micropesanteur et surtout l'effet des radiations solaires et cosmiques qui sont arrêtées sur Terre par l'atmosphère mais qui sont reçues et qui ont été mesurées à bord de la station Mir.

III. RESULTATS

Pour les deux missions, le nombre d'embryons obtenus et le pourcentage de développement sont présentés dans le tableau I.

A. Fécondation en micropesanteur

Des analyses génétiques et cytogénétiques ont prouvé qu'une vraie fécondation avait bien eu lieu en micropesanteur. La démonstration est

basée sur : - a) La présence de spermatozoïdes dans l'espace périvitellin et dans la membrane de fécondation des œufs en micropesanteur, mais aussi des œufs contrôlés obtenus au sol. - b) La présence d'un pronoyau femelle et de plusieurs pronoyaux mâles dans le cytoplasme des œufs en micropesanteur. Sur Terre, de 1 à 14 pronoyaux mâles peuvent être observés dans un œuf en cours de fécondation. - c) L'analyse de la distribution des gènes de la peptidase-1 chez les larves issues d'œufs fécondés en micropesanteur. La peptidase est une enzyme dimérique et polymorphique. Les gènes qui codent chaque monomère sont liés aux deux chromosomes sexuels Z et W. La transmission du gène paternel aux descendants prouve la fécondation et exclue tout phénomène parthénogénétique.

Tableau I : Nombre d'embryons pondus à bord de la station Mir ou au laboratoire et pourcentage d'embryons développés et fixés en vol ou au sol à différents stades de développement.

Table I: Number of embryos spawn inbord the Mir station, and % of developed embryos fixed aboard or in the laboratory at several stages of development.

Missions spatiales	Cassiopée	Pégase
Nombre d'échantillons obtenus en :	504	719
micropesanteur à bord de MIR	147	173
1G en centrifuge à bord de MIR	527	680
1G au sol		
% de développement en :		
micropesanteur à bord de MIR	21%	82%
1G en centrifuge à bord de MIR	13%	87%
1G au sol	23%	78%

Cependant, au tout début de la segmentation des œufs, quand le premier sillon se forme au pôle animal, le diamètre, la longueur et la densité des microvillosités situées à la surface des œufs à chaque extrémité du sillon naissant, décroissent quand les œufs sont en micropesanteur, mais augmentent quand ils sont en hypergravité (1,4 G ; 2 G ; 3 G). Ces structures peuvent être modifiées par les forces gravitationnelles (Aimar *et al* 2000).

B. Développement embryonnaire en micropesanteur

Durant la segmentation des embryons en micropesanteur, plusieurs anomalies ont été décelées. Elles correspondent à un déplacement anormal et une concentration du cytoplasme cortical pigmenté (34 %) dans une zone de l'hémisphère animal, à une diminution de l'adhésion des blastomères qui présentaient des espaces intercellulaires élargis (40 %), à un positionnement anormal des sillons de segmentation conduisant à des divisions cellulaires asymétriques (32 %).

Durant la neurulation, les bourrelets neuraux restent plus ouverts que chez les témoins et le tube neural se referme avec difficulté (81 %). Ensuite durant les stades du bourgeon caudal, de nombreux embryons ont de petites têtes (25 %). Le devenir de ces embryons fixés en vol n'est pas établi, cependant parmi les embryons récupérés en vie à la fin des missions spatiales, 99% d'entre eux étaient normaux (Gualandris-Parisot *et al* 2001, 2002).

C. Développement ultérieur au sol

Récupérées à l'atterrissage en cours d'éclosion, les jeunes larves n'avaient pas d'anomalie particulière et leur comportement natatoire était normal comme les contrôles élevés au sol. Maintenus à la température du laboratoire, ces animaux se sont métamorphosés puis sont devenus adultes. Leur vitesse de développement et leur morphologie étaient analogues à celles des animaux contrôles élevés au sol durant la même période de l'année. Une fois adultes, ils ont été accouplés avec des partenaires nés eux aussi en microgravité, puis centrifugés ou non à bord de la station Mir, ou avec des animaux contrôles nés et développés sur Terre. Pour toutes les descendance étudiées, le pourcentage de fécondation, le pourcentage de développement, le pourcentage d'anomalie étaient conformes à ceux des descendance contrôles (Dournon *et al* 2001).

IV. DISCUSSION-CONCLUSION

Il est nécessaire de souligner que l'expérience en vol et celle faite de façon synchrone au sol ont été réalisées avec le même type de matériel, et qu'il n'existe aucune différence statistiquement significative entre les échantillons obtenus en 1 G à bord de la station Mir et au sol. Or les

résultats obtenus en micropesanteur à bord de Mir sont significativement différents de ceux obtenus pour ces deux types de contrôles.

Bien que la segmentation soit asymétrique pour certains embryons de pleurodèle en micropesanteur, tous les embryons acquièrent une symétrie bilatérale normale. Par conséquent, comme chez *Cynops pyrrhogaster* (Wiederhold *et al* 1995, 1997), la rotation des œufs qui a lieu sur Terre pendant la fécondation n'est pas nécessaire chez les urodèles pour déterminer la position du plan de symétrie bilatérale des individus. Ce résultat concorde avec celui obtenu chez le poisson chez lequel la gravité n'est pas nécessaire pour l'orientation de l'axe dorso-ventral et le développement ultérieur (Wacker *et al* 1993; Ijiri 1995, 1997). Ce résultat est aussi en accord avec celui obtenu chez les anoues chez lesquels l'impact spermatique induit la symétrie bilatérale en micropesanteur (Black *et al* 1996 ; Souza *et al* 1995; Ubbels *et al* 1989, 1994) bien que les résultats de Pasteels (1941) et Ancel & Vintemberger (1948) suggèrent un effet de la pesanteur sur la symétrisation des anoues. Cependant un rôle simple de l'impact spermatique doit être éliminé pour le pleurodèle chez qui la fécondation est polyspermique.

Compte tenu des techniques utilisées et malgré les limites des analyses, ce travail démontre clairement que, chez cet amphibien, les embryons ovipositionnés en micropesanteur sont fécondés normalement et peuvent se développer. Les anomalies qui ont été détectées au cours du développement embryonnaire paraissent avoir un caractère temporaire. En effet, si elles ont été observées sur des embryons fixés en vol, et donc pour lesquels le développement a été stoppé, elles ne sont plus détectables sur les embryons vivants filmés jusqu'à l'éclosion à bord de Mir ainsi que sur les embryons obtenus vivants à l'atterrissage. Elles semblent être régulées durant le développement embryonnaire ultérieur à savoir pendant les stades du bourgeon caudal. Les anomalies observées concernent la membrane cellulaire et probablement le cytosquelette de surface comme le suggèrent les résultats de Schatz *et al* (1990), Claassen *et al* (1996) et Aimar *et al* (2000). Après retour sur Terre, ces animaux se développent, se métamorphosent et se reproduisent normalement.

Ces résultats s'ajoutent à ceux qui concernent l'anoure *Xenopus laevis* (Ubbels *et al* 1989, 1994 ; Ubbels 1997 ; Souza *et al* 1995) et le poisson japonais *Oryzias latipes* (Ijiri 1995, 1997).

Sur Terre, la dose moyenne annuelle de radiations solaires et cosmiques reçues est d'environ 150 mrad, et la dose 50 % létale admissible chez l'homme est de 450 rad. Durant les deux missions spatiales, la dose

reçue était 30 à 35 fois supérieure à celle reçue au sol durant la même période. La durée du développement à 18°C, de la ponte à l'éclosion, est comparable en vol et au sol. Durant le développement ultérieur jusqu'à l'état adulte et la reproduction, aucune anomalie ne distingue ces animaux des animaux standard. Par conséquent, il apparaît clairement que les radiations cosmiques n'ont pas perturbé le développement de ces animaux.

Le développement embryonnaire étudié en micropesanteur n'a pas dépassé le stade de l'éclosion. Bien qu'à ce stade, le développement fonctionnel de l'oreille interne, organe qui permet la perception du vecteur gravitaire (de haut en bas) ne soit pas achevé, les larves écloses obtenues à l'atterrissage nageaient comme les témoins. Cependant, si elles avaient été affectées par l'absence de pesanteur, d'éventuelles anomalies de l'oreille interne auraient peut-être eu le temps de réguler durant les heures qui ont suivi la desorbation et l'atterrissage. A présent, nous cherchons donc à vérifier si la fonctionnalité de l'oreille interne est affectée par l'absence de pesanteur, et par suite, à répondre à la question suivante : un vertébré dont le développement complet s'effectuera en micropesanteur pourra-t-il lors de sa venue sur Terre se tenir debout sur ses membres ? Ou bien, devra-t-il rester affalé par terre ou alité ? Dans ce cas, il faudrait construire de gigantesques centrifugeuses-satellites qui reconstitueraient la gravité terrestre, et permettraient un développement normal des vertébrés dans un environnement spatial.

Remerciements - Nous avons le plaisir de remercier les cosmonautes français, le Dr Claudie Haigneré et le Lieutenant Colonel Léopold Eyhartz pour leur travail efficace. Nos plus vifs remerciements s'adressent aussi à Didier Chaput, Ingénieur au CNES et à Michel Viso, vétérinaire et manager au CNES. Ce travail a été réalisé en collaboration entre trois laboratoires, le Centre de Biologie du Développement de l'Université Paul Sabatier/CNRS de Toulouse, le laboratoire de Biologie animale de l'Université Pierre et Marie Curie de Paris, le laboratoire de Biologie expérimentale-Immunologie de l'Université Henri Poincaré de Nancy. Il a été réalisé avec le support financier du Centre National d'Etudes Spatiales.

V. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aimar C., Bautz A., Durand D., Membre H., Chardard D., Gualandris-Parisot L., Husson D. & Dournon C. 2000 - Microgravity and hypergravity effects on fertilization of the salamander. *Biol. Reprod.*, 63 : 551-558.

Ancel P. & Vintemberger P. 1948 - Recherches sur la détermination de la symétrie bilatérale dans l'œuf des Amphibiens. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 31 : 1-182

- Bautz A. & Dournon C. 1996 - Les Amphibiens dans la conquête spatiale. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 77 : 23-34.
- Black S., Larkin K., Jacqmotte N., Wassersug R., Pronych S. & Souza K. 1996 - Regulative development of *Xenopus laevis* in microgravity. *Adv. Space Res.*, 17 : 209-217.
- Bracchi F., Gualierotti T., Morabito A. & Rocca E. 1975 - Multiday recordings from the primary neurons of the statoreceptors of the labyrinth of the bull frog. The effect of an extended period of "weightlessness" on the rate of firing at rest and in response to stimulation by brief periods of centrifugation (OFO-A orbiting experiment). *Acta Otolaryngo.l Suppl.*, 334 : 1-27.
- Claassen D.E. & Spooner B.S. 1996 - Liposome formation in microgravity. *Adv. Space Res.*, 17 : 151-160.
- Collenot A. 1973 - Obtention, par la méthode des greffes de gonades embryonnaires, d'une femelle à descendance unisexuée femelle, chez le Triton *Pleurodeles waltl* Michah. *Experientia*, 29 : 885-887.
- Dournon C. & Houillon C. 1984 - Genetic demonstration of functional sex inversion in *Pleurodeles waltlii* Michah. (urodele amphibian) under the effect of temperature. *Reprod. Nutr. Develop.*, 24: 361-378.
- Dournon C., Durand D., Tankosic C., Membre H., Gualandris-Parisot L. & Bautz A. 2001 - Effects of microgravity on the larval development, metamorphosis and reproduction of the urodele amphibian *Pleurodeles waltl*. *Develop. Growth Differ.*, 43 : 315-326.
- Feuilloy M., Yon L., Kawamura K., Kikuyama S., Gutkowska J. & Vaudry H. 1993 - Immunocytochemical localization of atrial natriuretic factor (ANF)-like peptides in the brain and heart of the treefrog *Hyla japonica* : effect of weightlessness on the distribution of immunoreactive neurons and cardiocytes. *J. Comp. Neurol.*, 330 : 32-47.
- Gallien L. 1954 - Inversion expérimentale du sexe sous l'action des hormones sexuelles chez le Triton *Pleurodeles waltlii* Michah. Analyse des conséquences génétiques. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 88 : 1-51.
- Gallien L. & Durocher M. 1957 - Table chronologique du développement chez *Pleurodeles waltlii* Michah. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 91 : 97-114.
- Gualandris-Parisot L., Bautz A., Chaput D., Husson D., Durand D. & Dournon C. 1998 - Mises au point technologiques en vue d'étudier le développement du Pleurodèle (Amphibien Urodèle) à bord de la station spatiale MIR. *Récents Progrès en Génie des Procédés*, 62 : 37-48.

Gualandris-Parisot L., Husson D., Bautz A., Durand D., Kan P., Aïmar C., Membre H., Duprat AM. & Dournon C. 2002 - Effects of space environment on the embryonic growth up to hatching of salamander eggs fertilized and developed during orbital flights". *Biol. Sci. Space*, 16 : 3-11.

Gualandris-Parisot L., Husson D., Foulquier F., Kan P., Davet J., Aïmar C., Dournon C. & Duprat AM. - 2002 - *Pleurodeles waltl*, Amphibian, Urodele, is a suitable biological model for embryological and physiological space experiments on vertebrate. *Adv. Space Res.*, 28 : 569-578.

Husson D., Chaput D., Bautz A., Davet D., Durand D., Dournon C., Duprat A.M. & Gualandris-Parisot L. 2001 - Design of specific hardware to obtain embryos and maintain adult urodele amphibians aboard a space station. *Adv. Space Res.*, 27 : 433-445.

Ijiri K. 1995 - The first vertebrate mating in space: A fish story. Ricut (Ed.), Tokyo, Japan, 57 p.

Ijiri K. 1997 - Explanation for a video version of the first vertebrate mating in space – a fish story. *Biol. Sci. Space*, 11 : 153-167.

Lecointre, G & Le Guyader H. – 2001 – Classification phylogénétique du vivant. Belin (Ed.), Paris, France.

Pasteels P.J. 1941 - Recherches sur les facteurs initiaux de la morphogenèse chez les Amphibiens anoures. V- Les effets de la pesanteur sur l'œuf de *Rana fusca* maintenu en position anormale avant la formation du croissant gris. *Arch. Biol.*, 52 : 321-339.

Rudolf E., Dorazi R, Chesnel A., Durand D., Bautz A. & Dournon C. 1996 - *Pleurodeles waltl* and *Pleurodeles poireti* : correlations between their Iberic or north-African origin and genes B or β of peptidase-1, a sex-linked enzyme. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 121 : 21-29.

Schatz, A., Reitstetter, R., Linke-Hommes, A. & Briegleb, W. 1990 - Gravity perception by non specialized structures. *ESA SP*, 307 : 313-314

Souza K.A., Black S.D. & Wassersug R.J. (1995) - Amphibian development in the virtual absence of gravity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92 : 1975-1978.

Ubbels G.A. 1997 - Establishment of polarities in the oocyte of *Xenopus laevis*: the provisional axial symmetry of the full-grown oocyte of *Xenopus laevis*. *Cell. Mol. Life Sci.*, 53 : 382-409.

Ubbels G.A., Berendsen W. & Narraway J. 1989 - Fertilization of frog eggs on a sounding rocket in space. *Adv. Space Res.*, 9 : 187-197.

- Ubbels G.A., Reijnen M., Meijerink J. & Narraway J. 1994 - *Xenopus laevis* embryos can establish their spatial bilateral symmetrical body pattern without gravity. *Adv. Space Res.*, 14 : 257-269.
- Vinnikov Ia.A., Gzenko O.G., Titova L.K., Govardovskii V.I. & Gribakin F.G. 1973 - Development of the vestibular apparatus (labyrinth) of the frog *Rana temporaria* in conditions of weightlessness. *Zh. Evol. Biokhim. Fiziol.*, 8 : 343-350.
- Vinnikov Ia.A., Lychakov D.V., Pal'mbakh L.R., Govardovskii V.I. & Adanina V.O. 1980 - Vestibular apparatus study of the toad, *Xenopus laevis*, and rats under prolonged weightlessness. *Zh. Evol. Biokhim. Fiziol.*, 16 : 574-579.
- Wacker S., Herrmann K. & Berking S. 1993 - The orientation of the dorsal/ventral axis of zebrafish is influenced by gravitation. *Roux's Archives*, 203 : 281-283.
- Wiederhold M.L., Yamashita M., Larsen K.A., Batten J.S., Koike H. & Asashima M. 1995 - Development of the otolith organs and semicircular canals in the Japanese red-bellied newt, *Cynops pyrrhogaster*. *Hear. Res.*, 84 : 41-51.
- Wiederhold M.L., Pedrozo H.A., Harrison J.L., Hejl R. & Gao W.Y. 1997 - Development of gravity-sensing organs in altered gravity conditions: opposite conclusions from an amphibian and a molluscan preparation. *J. Gravit. Physiol.*, 4 : 51-54.
- Young R.S. & Tremor J.W. 1968 - The effect of weightlessness on the dividing egg of *Rana pipiens*. *Bioscience*, 18 : 609-615.

Manuscrit accepté le 20 juin 2002

Degré de rareté, évolution de la distribution et particularités de l'herpétofaune de la Région Nord - Pas-de-Calais

par

José GODIN

*Université de Lille I, UFR de Biologie, Bâtiment SN2,
59655 VILLENEUVE D'ASCQ
jose.godin@univ-lille1.fr*

Résumé - Après avoir dressé la liste des espèces (légitimes, introduites ou probablement introduites et citées par erreur) de la Région Nord – Pas-de-Calais, une cartographie des observations a été réalisée. Elle a permis d'attribuer un indice de rareté régionale aux espèces en fonction de l'étendue de l'aire occupée, et d'estimer l'évolution de la distribution en comparant l'aire actuelle (aire occupée pendant la période 1995-2000) à l'aire potentielle. La comparaison de la fréquence des espèces dans le bassin houiller et le reste de la région a conduit à mettre en évidence l'importance des habitats secondaires résultant de l'exploitation minière pour la distribution et le maintien de certaines espèces.

Mots-clés : Herpétofaune, Nord de la France, bassin houiller, distribution géographique, cartographie, rareté.

Summary - Rarity degree, evolution of distribution and particularities of herpetofauna from Region Nord – Pas-de-Calais. After giving a review of species (natives, introduced or probably introduced and mentioned by mistake) from Region Nord – Pas-de-Calais, cartography of observations has been carried out. It permit to allocate a regional rarity rating to each species according to the surface area occupied and to reckon the evolution of distribution by the comparison of actual distribution area (surface occupied between 1995 to 2000) to the potential area. The comparison of species frequencies between coalfield and the rest of the region conduces to bring to the fore the importance of secondaries habitats being the result of mine development on distribution and preservation of some species.

Key-words: Herpetofauna, Northern France, coal field, geographical distribution, cartography, rarity.

I. INTRODUCTION

L'herpétofaune de la Région Nord - Pas-de-Calais fait l'objet d'un inventaire effectué dans le cadre de la réalisation de l'atlas national et d'un atlas régional. Les données quantitatives sur l'herpétofaune de la Région Nord - Pas-de-Calais sont rares, voire inexistantes et il est difficile d'apprécier objectivement l'évolution des effectifs des populations.

En revanche, on connaît de façon plus précise la distribution des espèces. La cartographie des observations devrait permettre de proposer un indice de rareté régionale en fonction de la taille de l'aire occupée ; d'estimer l'évolution de la distribution et par conséquent d'appréhender les tendances démographiques en comparant l'aire anciennement occupée à l'aire actuelle et l'aire actuelle à l'aire potentielle ; de mettre en évidence les particularités de l'herpétofaune d'une zone géographique caractéristique de la Région Nord - Pas-de-Calais : le bassin houiller.

II. METHODES

A. Élaboration de la liste des espèces de la Région Nord – Pas-de-Calais

La compilation des données bibliographiques (de Norguet 1871, Giard 1899, Lantz 1924, Kérautret 1987) et la base de données constituée à partir des observations réalisées par les naturalistes de terrain permettent d'élaborer la liste des Amphibiens et Reptiles de la Région Nord - Pas-de-Calais en distinguant les espèces légitimes, les espèces introduites ou probablement introduites et les espèces dont la détermination est probablement erronée. Provisoirement, une espèce a été considérée comme introduite ou probablement introduite quand elle a été découverte en dehors de son aire de distribution connue et quand on n'a aucune preuve de sa reproduction, en se référant à l'atlas européen de Gasc *et al.* (1997). La liste des espèces citées dans la Région mais dont la détermination est probablement erronée a été établie d'après Parent (1981).

B. Méthode de cartographie des observations

Les observations sont transcrites dans une grille de carrés qui repose sur le carroyage Lambert Zone I. La Région Nord - Pas-de-Calais est ainsi divisée en 163 carrés de 10x10 km de côté. Le bassin minier est figuré. Les

espèces sont localisées dans cette grille en distinguant deux périodes d'observation : les observations antérieures à 1995 et les observations réalisées entre 1995 et 2000.

Les résultats obtenus ont fait l'objet de cartographies successives qui ont eu pour conséquence d'affiner la distribution. Celle utilisée dans ce travail prend en compte les données recueillies entre 1995 et 2000 (Godin 2000a).

C. Méthode d'estimation du degré de rareté régionale : grille 10 x 10 km du carroyage Lambert zone I.

La méthodologie employée est celle mise au point par Boulet (1988), Boulet *et al.* (1990 et 1999) pour les plantes vasculaires. 9 classes ont été retenues et ne sont appliquées qu'aux espèces indigènes ; une espèce a été considérée comme indigène quand elle n'a pas été introduite volontairement par l'homme (Godin 2000b, tableau I) :

Tableau I : Méthode d'évaluation de la rareté régionale.

Table I: Method used to estimate regional rarity

$Rr_{(i)(z)} = 100 - 100 \frac{C(z)}{T_{(i)(z)}}$		Rr = rareté régionale C (z) = nombre total de mailles de la grille en réseau, (z) désignant la taille unitaire de la maille en km ² T (i)(z) = nombre de mailles de la grille régionale où le taxon est présent	
Classes de rareté régionale		Région Nord – Pas-de-Calais	
		Nombre total de carrés de 10 x 10 km dans la région [C ₍₁₀₀₎]	163
		Intervalle de valeur du coefficient de rareté régionale Rr	Nombre de carrés de 10 x 10 km où le taxon est présent
E	Exceptionnelle	Rr > 99,5	1
RR	Très rare	99,5 < Rr > 98,5	2-3
R	Rare	98,5 < Rr > 96,5	4-6
AR	Assez rare	96,5 < Rr > 92,5	7-13
PC	Peu commune	92,5 < Rr > 84,5	14-26
AC	Assez commune	84,5 < Rr > 68,5	27-52
C	Commune	68,5 < Rr > 36,5	53-105
CC	Très commune	36,5 > Rr	106-163

D. Méthode d'estimation de l'évolution de la distribution régionale

La comparaison de la taille de l'aire de distribution actuelle (1995-2000) à l'aire de distribution ancienne (avant 1995) et à l'aire potentielle

permet d'estimer l'évolution de la distribution dans la région à partir des 125 carrés visités avant 1995 et pendant la période 1995-2000.

L'aire de distribution régionale ancienne (AA_{nR}) correspond à l'ensemble des anciens carrés occupés dans la région, dans lesquels l'espèce n'a pas été contrôlée entre 1995 et 2000 (ACONCR).

L'aire de distribution régionale actuelle (AA_{cR}) correspond à l'ensemble des nouveaux carrés occupés dans la région entre 1995 et 2000 (NCOR) additionnés des carrés communs (CCR), c'est-à-dire des carrés occupés avant 1995 et entre 1995 et 2000.

L'aire de distribution régionale potentielle (APR) correspond à l'ensemble des carrés dans lesquels l'espèce a été observée (ACONCR+NCOR+CCR).

L'évolution de la distribution régionale (EDR) sera estimée par le calcul du taux de variation (accroissement ou diminution) de l'aire actuelle par rapport à l'aire ancienne $EDR_{(AAc/AA_n)} = -(100-(100 \times AAc/AA_n))$ et du taux de variation de l'aire actuelle par rapport à l'aire potentielle $EDR_{(AAc/AP)} = -(100-(100 \times AAc/AP))$.

Les taux de variation seront regroupés en classes (variation de 1 à 25%, 26 à 50%, 51 à 75%, 76 à 100% ou > 100%).

E. Méthode d'estimation de l'évolution de la distribution dans le bassin houiller et importance du bassin houiller pour l'herpétofaune régionale

La comparaison de la taille de l'aire de distribution actuelle (1995-2000) à l'aire de distribution ancienne (avant 1995) et à l'aire potentielle permet d'estimer l'évolution de la distribution dans le bassin houiller à partir des 22 carrés visités avant 1995 et pendant la période 1995-2000.

Le même principe que celui précédemment décrit est adopté pour déterminer l'aire ancienne (AA_{nH} = ACONCH), l'aire actuelle (AA_{cH} = NCOH+CCH) et l'aire potentielle (APH = ACONCH+NCOH+CCH), et pour estimer l'évolution de la distribution dans le bassin houiller (EDH = $-(100-(100 \times AAcH/APH))$).

La comparaison de la fréquence attendue (fréquence de l'espèce si sa distribution était homogène dans la région et le bassin houiller) à la fréquence observée actuelle et potentielle dans le bassin houiller permet d'estimer son importance vis à vis de la distribution des espèces.

La fréquence attendue (F_a) est égale au pourcentage de carrés correspondant au bassin minier par rapport au nombre total de carrés ($F_a = 22/125 \times 100 = 17,6$).

La fréquence observée actuelle dans le bassin houiller (FAAcOH) est égale au pourcentage de carrés effectivement occupés entre 1995 et 2000 dans le bassin houiller par rapport au nombre de carrés occupés par l'espèce dans la région durant la même période (FAAcOH = AAcH/AAcR x 100).

La fréquence observée potentielle dans le bassin houiller (FAPOH) est égale au pourcentage de carrés au moins une fois occupés par l'espèce dans le bassin houiller par rapport au nombre de carrés occupés au moins une fois par l'espèce dans la région (FAPOH = APH/APR x 100).

III. RESULTATS

A. Liste des Amphibiens et Reptiles de la Région Nord - Pas-de-Calais

L'herpétofaune de la Région Nord – Pas-de Calais (tableau II) compte 23 espèces légitimes parmi lesquelles 16 Amphibiens (5 Urodèles et 11 Anoures) et 7 reptiles (4 Sauriens et 3 Ophidiens). Six espèces ont été introduites ou probablement introduites : 2 Amphibiens (1 Urodèle et 1 Anoure), 4 Reptiles (2 Chéloniens, 1 Saurien et 1 Ophidien). Deux espèces ont sans doute été déterminées de façon erronée : 1 Amphibien Anoure et 1 Reptile Ophidien.

B. Méthode de cartographie des observations

La cartographie des observations de Grenouille rousse (*Rana temporaria*) est présentée à titre d'exemple (fig. 1).

C. Degré de rareté régionale des espèces de l'herpétofaune légitime du Nord - Pas-de-Calais

L'herpétofaune de la Région Nord - Pas-de-Calais comporte ou comportait les espèces listées ci-dessous :

Tableau II : Liste des Amphibiens et Reptiles de la Région Nord – Pas-de-Calais.

Table II: Amphibians and Reptiles of the Région Nord – Pas-de-Calais.

Espèces régionales légitimes			
Amphibiens (16)		Reptiles (7)	
Urodèles (5)	Anoures (11)	Sauriens (4)	Ophiidiens (3)
<i>Salamandra salamandra</i>	<i>Alytes obstetricans</i>	<i>Anguis fragilis</i>	<i>Coronella austriaca</i>
<i>Triturus alpestris</i>	<i>Bombina variegata</i>	<i>Lacerta agilis</i>	<i>Natrix natrix</i>
<i>Triturus cristatus</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Podarcis muralis</i>	<i>Vipera berus</i>
<i>Triturus helveticus</i>	<i>Pelodytes punctatus</i>	<i>Lacerta vivipara</i>	
<i>Triturus vulgaris</i>	<i>Bufo bufo</i>		
	<i>Bufo calamita</i>		
	<i>Hyla arborea</i>		
	<i>Rana arvalis</i>		
	<i>Rana temporaria</i>		
	<i>Rana kl. esculenta</i>		
	<i>Rana lessonae</i>		

Espèces introduites ou probablement introduites (6)		Espèces dont la détermination est probablement erronée	
Amphibiens (2)	Reptiles (4)	Amphibiens (1)	Reptiles
<i>Triturus marmoratus</i>	<i>Emys orbicularis</i>	<i>Bufo viridis</i>	<i>Vipera aspis</i>
<i>Rana ridibunda</i>	<i>Trachemys scripta</i>		
	<i>Lacerta bilineata</i>		
	<i>Natrix maura</i>		

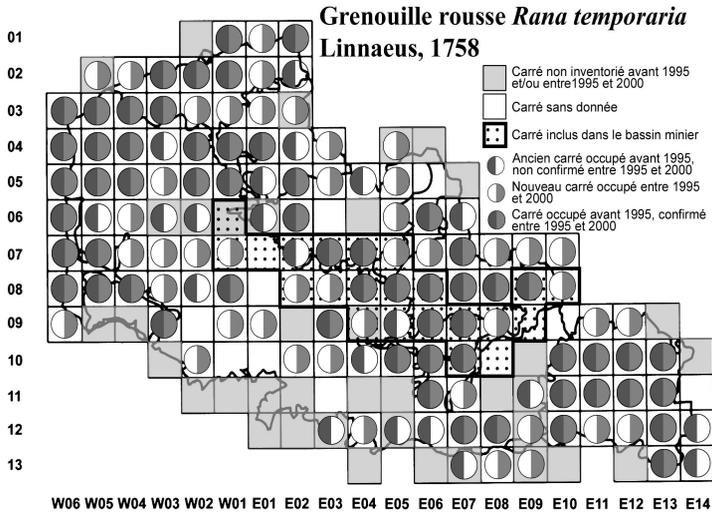


Figure 1 : Cartographie des observations de Grenouille rousse (*Rana temporaria*) en Région Nord – Pas-de-Calais. Chaque carré fait 10x10 km

Figure 1: Distribution map of *Rana temporaria* in Région Nord – Pas-de-Calais. Each square is 10x10 km.

Quatre espèces éteintes ou probablement éteintes : la Coronelle lisse (*Coronella austriaca*), le Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*), le Pélobate brun (*Pelobates fuscus*), et le Lézard des souches (*Lacerta agilis*). Une espèce exceptionnelle : la Grenouille des champs (*Rana arvalis*).

Aucune espèce très rare.

Une espèce rare : la Vipère péliade (*Vipera berus*).

Deux espèces assez rares : le Lézard des murailles (*Podarcis muralis*), et la Couleuvre à collier (*Natrix natrix*).

Deux espèces peu communes : le Pélodyte ponctué (*Pelodytes punctatus*), et la Rainette verte (*Hyla arborea*).

Huit espèces assez communes : le Triton crêté (*Triturus cristatus*), la Grenouille verte (*Rana kl. esculenta*), le Lézard vivipare (*Lacerta vivipara*), la Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*), le Crapaud calamite (*Bufo calamita*), l'Alyte accoucheur (*Alytes obstetricans*), l'Orvet fragile (*Anguis fragilis*), la Grenouille verte de Lessona (*Rana lessonae*).

Cinq espèces communes : la Grenouille rousse (*Rana temporaria*), le Crapaud commun (*Bufo bufo*), le Triton ponctué (*Triturus vulgaris*), le Triton alpestre (*Triturus alpestris*), et le Triton palmé (*Triturus helveticus*).

Aucune espèce très commune.

D. Estimation de l'évolution de la distribution régionale

1. Comparaison de l'aire de distribution régionale actuelle et ancienne

La taille de l'aire de distribution régionale actuelle et ancienne sont comparées dans la figure 2.

Le taux de variation de l'aire de distribution régionale par rapport à l'ancienne est exprimé dans le tableau III.

Neuf espèces ont une aire de distribution actuelle de taille supérieure à l'ancienne ; 1 espèce présente une aire de taille identique et 9 espèces occupent une aire de taille inférieure.

2. Comparaison de l'aire de distribution régionale actuelle et potentielle

La taille de l'aire de distribution régionale actuelle et potentielle sont comparées dans la figure 3. L'aire de distribution régionale actuelle de toutes les espèces (19) a une taille inférieure à l'aire potentielle (tableau IV).

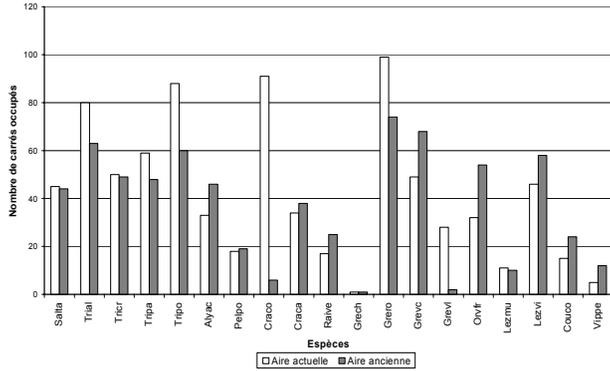


Figure 2 : Comparaison de la taille des aires de distribution régionale actuelle (AAcR=NCOR+CCR) et ancienne (AAAnR = ACONCR+CCR). Salta : *Salamandra salamandra*, Triat : *Triturus alpestris*, Tricr : *T. cristatus*, Tripa : *T. helveticus*, Tripo : *T. vulgaris*, Alyac : *Alytes obstetricans*, Pelpo : *Pelodytes punctatus*, Craco : *Bufo bufo*, Craca : *Bufo calamita*, Raive : *Hyla arborea*, Grech : *Rana arvalis*, Greto : *Rana temporaria*, Grevc : *Rana kl. esculenta*, Grevl : *Rana lessonae*, Oyvf : *Anguis fragilis*, Lezmu : *Podarcis muralis*, Lezvi : *Lacerta vivipara*, Couco : *Natrix natrix*, Vippe : *Vipera berus*

Figure 2: Comparison of current (AAcR=NCOR+CCR) and past (AAAnR = ACONCR+CCR) size of regional distribution

Tableau III : Estimation de l'évolution de la distribution régionale : taux de variation de l'aire actuelle par rapport à l'aire ancienne (EDR (AAc/AAAn) = -(100-(AAcR/AAAn x 100)).

Table III: Regional distribution change expressed as the variation of current versus past distribution

Aire de distribution régionale actuelle de taille supérieure à l'aire ancienne (9)				
1 à 25 % (5)	26 à 50 % (3)	51 à 75 % (0)	76 à 100 % (0)	> 100 %
<i>Triturus cristatus</i>	<i>Triturus alpestris</i>			<i>Rana lessonae</i>
<i>Salamandra salamandra</i>	<i>Rana temporaria</i>			
<i>Podarcis muralis</i>	<i>Triturus vulgaris</i>			
<i>Bufo bufo</i>				
<i>Triturus helveticus</i>				
Aire de distribution régionale actuelle de taille égale à l'aire ancienne (1) : <i>Rana arvalis</i>				
Aire distribution régionale de taille inférieure à l'aire ancienne (9)				
1 à 25 % (3)	26 à 50 % (5)	51 à 75 % (1)	76 à 100 % (0)	Disparition (4)
<i>Pelodytes punctatus</i>	<i>Rana kl. esculenta</i>	<i>Vipera berus</i>		<i>Bombina variegata</i>
<i>Bufo calamita</i>	<i>Alytes obstetricans</i>			<i>Pelobates fuscus</i>
<i>Lacerta vivipara</i>	<i>Hyla arborea</i>			<i>Lacerta agilis</i>
	<i>Natrix natrix</i>			<i>Coronella austriaca</i>
	<i>Anguis fragilis</i>			

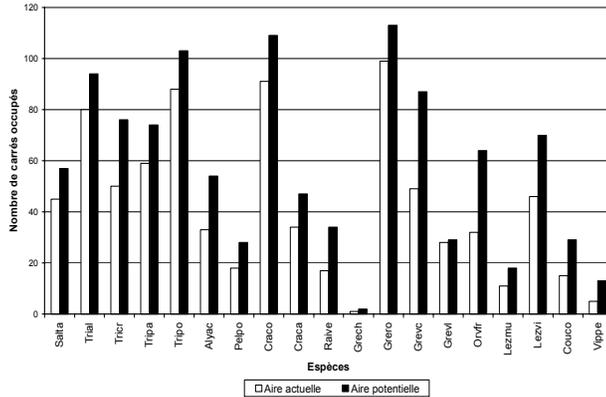


Figure 3 : Comparaison de la taille de l'aire de distribution régionale actuelle (AAcR=NCOR+CCR) et potentielle (AAAnR = ACONCR+CCR+NCOR). Même abréviations que pour la figure 2.

Figure 3: Comparison of current (AAcR=NCOR+CCR) and potential (AAAnR = ACONCR+CCR+NCOR) size of regional distribution.

Tableau IV : Estimation de l'évolution de la distribution régionale : taux de variation de la taille de l'aire de distribution actuelle par rapport à l'aire potentielle (EDR (AAc/AP) = -(100-(AAc/AP x 100))

Table IV: Regional distribution change expressed as the variation of current versus potential distribution

Aire de distribution régionale actuelle de taille égale à l'aire potentielle (0)				
Aire de distribution régionale de taille inférieure à l'aire potentielle (19)				
0 à 25 % (7)	26 à 50 % (11)	51 à 75 % (1)	76 à 99 % (0)	Disparition (4)
<i>Rana lessonae</i>	<i>Bufo calamita</i>	<i>Vipera berus</i>		<i>Bombina variegata</i>
<i>Rana temporaria</i>	<i>Triturus cristatus</i>			<i>Pelobates fuscus</i>
<i>Triturus vulgaris</i>	<i>Lacerta vivipara</i>			<i>Lacerta agilis</i>
<i>Triturus alpestris</i>	<i>Pelodytes punctatus</i>			<i>Coronella austriaca</i>
<i>Bufo bufo</i>	<i>Alytes obstetricans</i>			
<i>Triturus helveticus</i>	<i>Podarcis muralis</i>			
<i>Salamandra salamandra</i>	<i>Rana kl. esculenta</i>			
	<i>Natrix natrix</i>			
	<i>Anguis fragilis</i>			
	<i>Hyla arborea</i>			
	<i>Rana arvalis</i>			

3. Comparaison de l'aire de distribution actuelle et ancienne dans le bassin houiller

La taille de l'aire de distribution actuelle et ancienne dans le bassin houiller sont comparées dans la figure 4.

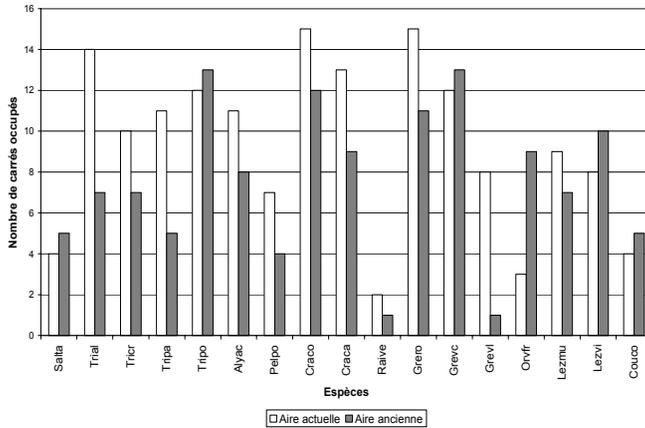


Figure 4 : Comparaison de la taille de l'aire de distribution actuelle (AAcH=NCOH+CCH) et ancienne (AAAnH = ACONCH+CCH) dans le bassin houiller. Même abbréviations que pour la figure 2.

Figure 4 : Comparison of current (AAcH=NCOH+CCH) and past (AAAnH = ACONCH+CCH) size of distribution in the coal basin

Le taux de variation de la taille de l'aire de distribution actuelle par rapport à l'ancienne dans le bassin houiller est exprimé dans le tableau V.

11 espèces ont une aire de distribution actuelle de taille supérieure à l'aire ancienne dans le bassin houiller.

Aucune ne présente une aire actuelle et ancienne de taille égale.

6 espèces occupent une aire de distribution actuelle de taille inférieure à l'aire ancienne.

Tableau V : Évolution de la distribution dans le bassin houiller : taux de variation de la taille de l'aire de distribution actuelle par rapport à l'aire ancienne (EDH(AAc/AAAn) = -(100-(AAcH/AAAnH x 100)).

Table V : Change of species distribution in the coal basin : variation of current vs past distribution.

Aire de distribution actuelle dans le bassin houiller de taille supérieure à l'ancienne (11)				
1 à 25 % (1)	26 à 50 % (5)	51 à 75 % (1)	76 à 100 % (3)	> 100 % (1)
<i>Bufo bufo</i>	<i>Podarcis muralis</i>	<i>Pelodytes punctatus</i>	<i>Triturus alpestris</i>	<i>Rana lessonae</i>
	<i>Rana temporaria</i>		<i>Hyla arborea</i>	
	<i>Alytes obstetricans</i>		<i>Triturus helveticus</i>	
	<i>Triturus cristatus</i>			
	<i>Bufo calamita</i>			
Aire de distribution actuelle dans le bassin houiller de taille égale à l'ancienne (0)				
Aire de distribution actuelle dans le bassin houiller de taille inférieure à l'ancienne (6)				
1 à 25 % (5)	26 à 50 % (0)	51 à 75 % (1)	76 à 100 % (0)	Disparition (0)
<i>Triturus vulgaris</i>		<i>Anguis fragilis</i>		
<i>Rana kl. esculenta</i>				
<i>Salamandra salamandra</i>				
<i>Natrix natrix</i>				
<i>Lacerta vivipara</i>				

4. Comparaison de l'aire de distribution actuelle et potentielle dans le bassin houiller

La taille de l'aire de distribution actuelle et potentielle dans le bassin houiller sont comparées dans la figure 5.

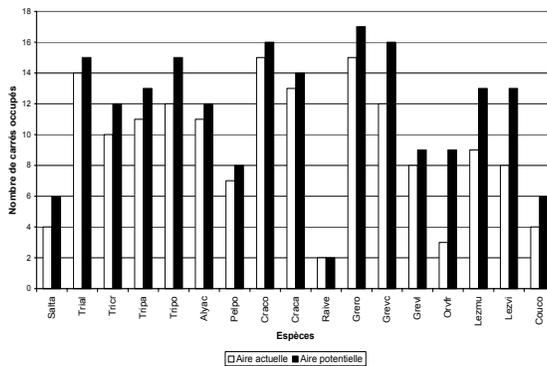


Figure 5 : comparaison de la taille de l'aire de distribution actuelle (AAcH=NCOH+CCH) et potentielle (AAAnH = ACONCH+CCH+NCOH) dans le bassin houiller. Même abréviations que pour la figure 2.

Figure 5: Comparison of current (AAcH=NCOH+CCH) and potential (AAAnH = ACONCH+CCH+NCOH) size of distribution in the coal basin.

L'aire de distribution actuelle dans le bassin houiller de toutes les espèces (17) a une taille inférieure à l'aire potentielle.

Tableau VI : Évolution de la distribution dans le bassin houiller : taux de variation de la taille de l'aire de distribution actuelle par rapport à l'aire potentielle (EDH (AAc/AP) = $-(100-(AAcH/APH \times 100))$).

Table VI: Change of species distribution in the coal basin : variation of current vs potential distribution.

Aire de distribution actuelle dans le bassin houiller de taille égale à l'aire potentielle (0)				
Aire de distribution actuelle dans le bassin houiller de taille inférieure à l'aire potentielle (17)				
1 à 25 % (12)	26 à 50 % (4)	51 à 75 % (1)	76 à 99 % (0)	Disparition (0)
<i>Hyla arborea</i>	<i>Podarcis muralis</i>	<i>Anguis fragilis</i>		
<i>Bufo bufo</i>	<i>Natrix natrix</i>			
<i>Triturus alpestris</i>	<i>Salamandra salamandra</i>			
<i>Bufo calamita</i>	<i>Lacerta vivipara</i>			
<i>Alytes obstetricans</i>				
<i>Rana lessonae</i>				
<i>Rana temporaria</i>				
<i>Pelodytes punctatus</i>				
<i>Triturus helveticus</i>				
<i>Triturus cristatus</i>				
<i>Triturus vulgaris</i>				
<i>Rana kl. esculenta</i>				

5. Comparaison de la fréquence actuelle observée dans le bassin houiller à la fréquence potentielle

La fréquence actuelle observée et la fréquence potentielle sont comparées dans la figure 6.

La comparaison de la fréquence actuelle observée dans le bassin houiller à la fréquence attendue est présentée dans le tableau VII.

Neuf espèces montrent une fréquence actuelle observée dans le bassin houiller supérieure à la fréquence attendue, aucune espèce n'a une fréquence actuelle observée dans le bassin houiller égale à la fréquence attendue et 8 espèces présentent une fréquence actuelle observée dans le bassin houiller inférieure à la fréquence attendue.

6. Comparaison de la fréquence potentielle observée dans le bassin houiller à la fréquence attendue

La comparaison de la fréquence potentielle observée dans le bassin houiller à la fréquence attendue est présentée dans le tableau VIII. Huit espèces montrent une fréquence potentielle observée dans le bassin houiller supérieure à la fréquence attendue, aucune espèce n'a une fréquence

potentielle observée dans le bassin houiller égale à la fréquence attendue et 9 espèces présentent une fréquence potentielle observée dans le bassin houiller inférieure à la fréquence attendue.

Tableau VII : Comparaison de la fréquence actuelle observée dans le bassin houiller à la fréquence attendue.

Table VII: Comparison of observed vs expected frequency in the coal basin.

Fréquence actuelle observée de l'espèce dans le bassin houiller supérieure à la fréquence attendue (9)				
1 à 25 % (2)	26 à 50 % (1)	51 à 75 % (2)	76 à 100 % (1)	> 100 % (3)
<i>Triturus helveticus</i>	<i>Rana kl. esculenta</i>	<i>Natrix natrix</i>	<i>Alytes obstetricans</i>	<i>Bufo calamita</i>
<i>Triturus cristatus</i>		<i>Rana lessonae</i>		<i>Pelodytes punctatus</i>
				<i>Podarcis muralis</i>
Fréquence actuelle de l'espèce dans le bassin houiller égale à la fréquence attendue (0)				
Fréquence actuelle observée de l'espèce dans le bassin houiller inférieure à la fréquence attendue (8)				
1 à 25 % (5)	26 à 50 % (3)	51 à 75 % (0)	76 à 100 % (0)	Disparition (0)
<i>Triturus alpestris</i>	<i>Hyla arborea</i>			
<i>Lacerta vivipara</i>	<i>Salamandra salamandra</i>			
<i>Bufo bufo</i>	<i>Anguis fragilis</i>			
<i>Rana temporaria</i>				
<i>Triturus vulgaris</i>				

Tableau VIII : Comparaison de la fréquence potentielle observée dans le bassin houiller à la fréquence attendue.

Table VIII: Comparison of potential vs expected frequency in the coal basin.

Fréquence potentielle observée de l'espèce dans le bassin houiller supérieure à la fréquence attendue (8)				
1 à 25 % (3)	26 à 50 % (1)	51 à 75 % (2)	76 à 100 % (1)	> 100 % (1)
<i>Rana kl. esculenta</i>	<i>Alytes obstetricans</i>	<i>Pelodytes punctatus</i>	<i>Rana lessonae</i>	<i>Podarcis muralis</i>
<i>Lacerta vivipara</i>		<i>Bufo calamita</i>		
<i>Natrix natrix</i>				
Fréquence potentielle observée de l'espèce dans le bassin houiller égale à la fréquence attendue (0)				
Fréquence potentielle observée de l'espèce dans le bassin houiller inférieure à la fréquence attendue (9)				
1 à 25 % (7)	26 à 50 % (1)	51 à 75 % (1)	76 à 100 % (0)	Disparition (0)
<i>Triturus helveticus</i>	<i>Salamandra salamandra</i>	<i>Hyla arborea</i>		
<i>Triturus alpestris</i>				
<i>Triturus cristatus</i>				
<i>Rana temporaria</i>				
<i>Bufo bufo</i>				
<i>Triturus vulgaris</i>				
<i>Anguis fragilis</i>				

IV. DISCUSSION – CONCLUSION

A. Herpétofaune de la Région Nord – Pas-de-Calais

L'herpétofaune de la Région Nord - Pas-de-Calais comporte actuellement 19 espèces légitimes : 14 Amphibiens et 5 Reptiles. 4 espèces soit 17 % de l'herpétofaune ont probablement disparu : 2 Amphibiens (Sonneur à ventre jaune, Pélobate brun) ; 2 Reptiles (Lézard des souches, Coronelle lisse).

Six espèces ont une grande valeur patrimoniale en regard de leur degré de rareté et figurent sur la liste rouge régionale provisoire (Godin, 2000b).

Deux sont peu communes (Pélodyte ponctué, Rainette verte) ; 2 assez rares (Lézard des murailles, Couleuvre à collier) ; 1 rare (Vipère péliade) ; 1 exceptionnelle (Grenouille des champs).

B. Évolution régionale de l'aire de distribution

Toutes les espèces sont en régression puisque l'aire de distribution actuelle est toujours inférieure à l'aire potentielle.

Huit espèces : la Salamandre tachetée, le Triton alpestre, le Triton crêté, le Triton palmé, le Triton ponctué, le Crapaud commun, la Grenouille rousse, la Grenouille de Lessona, espèces à habitat peu spécialisé ou peu modifié, communes à assez communes, ont une aire actuelle plus grande que l'aire ancienne. Cette augmentation est probablement un artefact qui résulte d'une différence de pression d'observation entre les deux périodes d'étude (1400 données pour la période antérieure à 1995 et 6000 données pour la période 1995-2000).

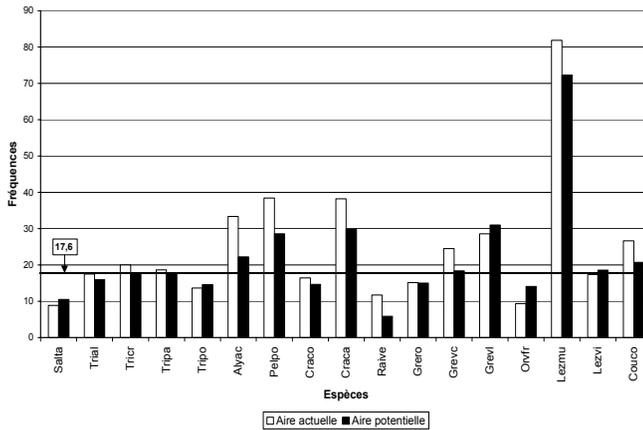
Neuf espèces : l'Alyte accoucheur, le Pélodyte ponctué, le Crapaud calamite, la Rainette verte, la Grenouille verte comestible, l'Orvet fragile, le Lézard vivipare, la Couleuvre à collier, la Vipère péliade, espèces à habitat plus spécialisé, assez communes à rares, ont une aire de distribution plus petite que l'aire ancienne. Compte tenu de la différence de pression d'observation entre les deux périodes, cette régression est probablement très importante.

Un autre artefact concerne plus particulièrement le complexe des « grenouilles vertes ». Il est quasiment certain que l'accroissement de l'aire de distribution de la Grenouille de Lessona et la réduction de celle de la Grenouille verte comestible résident probablement plus dans le fait que les naturalistes de terrain qui méconnaissaient la Grenouille de Lessona ont

fait des efforts pour la déterminer, que dans un accroissement ou une réduction avérés.

Figure 6 : Comparaison de la fréquence actuelle observée (FAAcOH = AAcH/AACR x 100) et de la fréquence potentielle (FAPOH = APH/APR x 100) dans le bassin houiller. Même abréviations que pour la figure 2.

Figure 6: Comparison of current (FAAcOH = AAcH/AACR x 100) vs potential (FAPOH = APH/APR x 100) frequency in the coal basin.



C. Importance du bassin houiller

Les habitats résultant de l'activité houillère n'ont pas d'intérêt pour 2 espèces : la Grenouille des champs et la Vipère péliade qui ne les occupent pas et un intérêt très limité pour 3 espèces : la Salamandre tachetée, le Triton ponctué et l'Orvet fragile dont la fréquence attendue est inférieure à la fréquence observée et dont l'aire de distribution actuelle est en recul dans le bassin houiller.

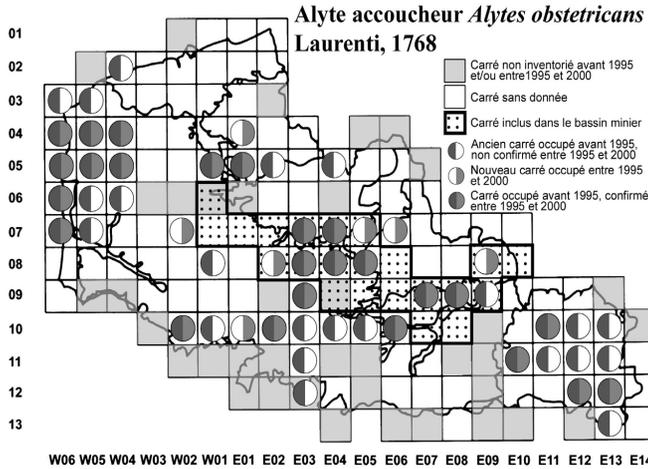


Figure 7 : Carte de distribution de l'Alyte accoucheur (*Alytes obstetricans*). Chaque carré fait 10x10 km.

Figure 7: Distribution map of *Alytes obstetricans* in Région Nord – Pas-de-Calais. Each square is 10x10 km.

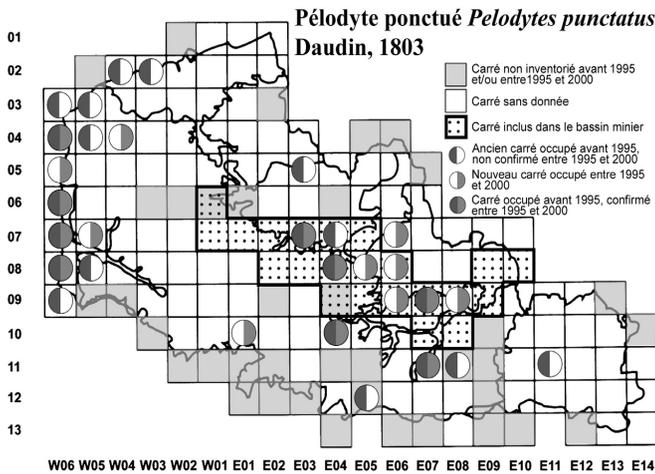


Figure 8 : Carte de distribution du Pélodyte ponctué (*Pelodytes punctatus*). Chaque carré fait 10x10 km

Figure 8: Distribution map of *Pelodytes punctatus* in Région Nord – Pas-de-Calais. Each square is 10x10 km.

Ils ont un intérêt limité pour 8 espèces : le Triton alpestre, le Triton crêté, le Triton palmé, le Crapaud commun, la Rainette verte et la Grenouille rousse dont la fréquence attendue est inférieure à la fréquence observée mais dont l'aire de distribution actuelle est en extension dans le bassin houiller ; le Lézard vivipare et la Couleuvre à collier dont la fréquence observée est supérieure à la fréquence attendue mais dont l'aire de distribution actuelle est en recul dans le bassin houiller.

Ils ont un très grand intérêt pour 4 espèces : l'Alyte accoucheur, le Pélodyte ponctué, le Crapaud calamite et le Lézard des murailles dont la fréquence observée est supérieure à la fréquence attendue et dont l'aire de distribution actuelle est en extension dans le bassin houiller. Les cartes de distribution de ces quatre espèces illustrent cette conclusion.

Cet intérêt résulte de plusieurs facteurs qui se sont conjugués : la mise en place d'habitats secondaires avec des conditions très favorables à la reproduction, la connexion entre les habitats potentiels, la faible contamination par les pesticides.

Le terril est constitué d'un mélange hétérogène de grès et de schistes carbonifères. Les grès se dégradent très lentement et restent sous forme de blocs contrairement aux schistes qui se délitent et donnent naissance à un matériau meuble, constitué de plaquettes et de particules ténues, susceptibles de se transformer en argile. Le substrat est ainsi formé de gros éléments disposés à la surface du terril, plus ou moins ennoyés dans des éléments plus fins et de nombreuses retraites sont fournies aux espèces qui ont coutume de se réfugier sous les pierres (Alyte accoucheur, Pélodyte ponctué, Lézard des murailles) et/ou dans le substrat (Crapaud calamite).

Les matériaux carbonifères de couleur noire et la structure en feuillet des schistes contribuent à ce que la température soit plus élevée d'environ 5°C en moyenne sur le terril que sur les sols « naturels » voisins. Cet effet est accentué sur les pentes exposées au sud fréquentées préférentiellement par les espèces thermophiles comme le lézard des murailles dont le succès reproducteur est probablement amélioré dans ce type d'habitat. Les dépressions du terril ou les ornières tassées par le passage des engins sont tapissées de fines particules de schistes argileux qui imperméabilisent le substrat et contribuent à l'existence de mares temporaires dans laquelle la température de l'eau est très favorable à un développement rapide des têtards. Les mares des terrils, dépourvues de végétation sont les habitats de reproduction recherchés par le Crapaud calamite.

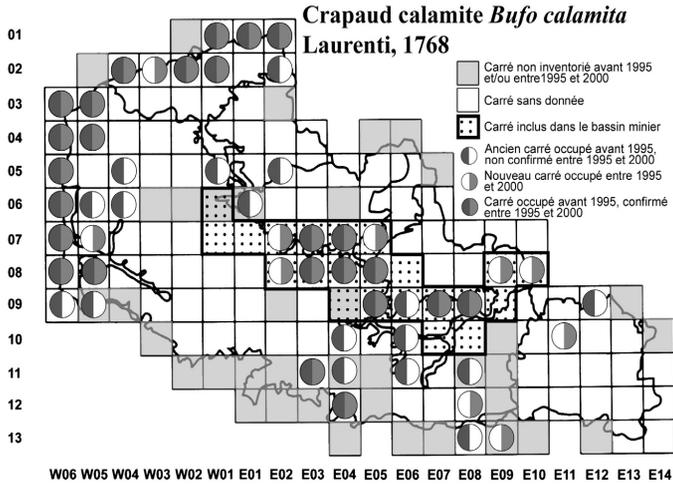


Figure 9 : Carte de distribution du Crapaud calamite (*Bufo calamita*). Chaque carré fait 10x10 km

Figure 9: Distribution map of *Bufo calamita* in Région Nord – Pas-de-Calais. Each square is 10x10 km.

L'Alyte accoucheur et le Pélodyte ponctué fréquentent celles qui sont le plus longtemps en eau et qui hébergent par conséquent quelques végétaux aquatiques ou subaquatiques. Les terrils ont été édifiés à proximité des zones d'extraction de la houille sur un sous-sol sapé lors de l'exploitation et les pressions très importantes exercées par ces énormes volumes de déblais entreposés sur de petites surfaces ont provoqué des affaissements de terrain. Il est très fréquent que la nappe phréatique superficielle affleure et baigne le pied du terril, constituant autant de mares favorables aux amphibiens et à l'Alyte en particulier.

Dans le bassin houiller, les charbonnages sont reliés entre eux et parfois à d'autres industries (carrières, scieries, usines sidérurgiques) par un ensemble de voies de chemin de fer édifiées sur des remblais de matériaux houillers appelés « cavaliers ». Ceux-ci sont peu colonisés par l'herpétofaune mais jouent le rôle de « corridors biologiques » (François 1999 ; Graitson et al. 2000) permettant la colonisation d'habitats secondaires, d'origine purement anthropiques (carrières, terrils et friches minières) et dispersés dans un paysage fragmenté. Le passage d'un terril à

l'autre, quand ils sont proches, est probablement possible sans « vecteur » particulier, simplement en empruntant le « cavalier ». En revanche, la colonisation à plus longue distance peut être favorisée par le transport fortuit d'individus avec les matériaux véhiculés sur le réseau ferroviaire (remblais, bois, etc.).

Enfin, il est bien connu que les terrils, friches minières et autres « cavaliers » ne sont pas soumis à la même contamination par les pesticides que celle que subissent les terres agricoles voisines. Leur riche entomofaune en est le témoignage et il est fortement probable que l'absence de nuisances favorise le maintien et l'extension des populations d'Amphibiens et de Reptiles dans le bassin houiller.

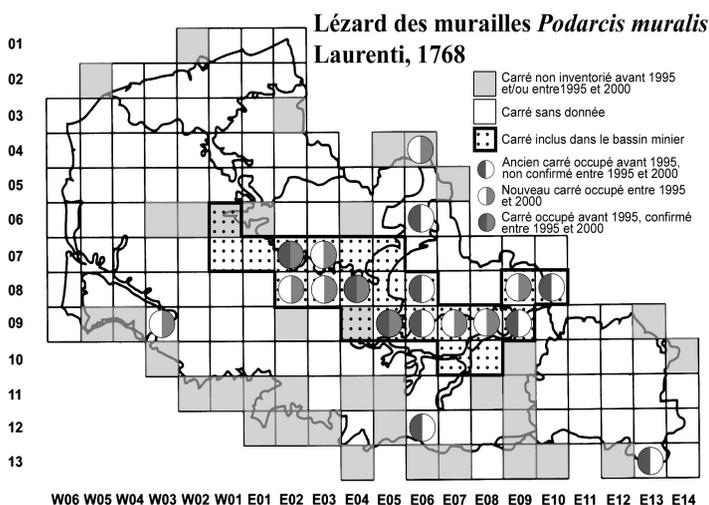


Figure 10 : Carte de distribution du Lézard des murailles (*Podarcis muralis*).
Chaque carré fait 10x10 km

Figure 10: Distribution map of *Podarcis muralis* in Région Nord – Pas-de-Calais.
Each square is 10x10 km.

Remerciements - Je remercie Francis Godin qui a réalisé l'ensemble des illustrations.

V. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Boullet V. 1988 - Etude préliminaire à la gestion expérimentale du Mont Dubert. Région Nord - Pas-de-Calais, CRP/CBNBL, 71 p.

Boullet V., [coll.] Duquef M. & Gavory L. 1990 - Inventaire ZNIEFF Picardie. Synthèse générale. Région Picardie, Conservatoire des Sites Naturels, 153 p.

Boullet V., [coll.] Desse A. & Hendoux F. 1999 - Inventaire de la flore vasculaire du Nord - Pas-de-Calais (Ptéridophytes et Spermatophytes) : raretés, protections, menaces et statuts. *Bull. Soc. Botanique du Nord de la France*, 52 (1) : 67 p.

François R., 1999 – Le Lézard des murailles *Podarcis muralis* dans l'Oise et la Somme. *L'Avocette*, 13(1-2) : 18-28.

Gasc J.-P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailovic J., Dolmen D., Grossenbacher K., Haffner P., Lescure J., Martens H., Martinez-Rica J.-P., Maurin, H., Oliviera M. E., Sofianidou T. S., Veith M., & Zuiderwijk A., (eds.) 1997 - Atlas of Reptiles and Amphibians in Europe. *SEH & MNHN* (IEGB/SPN), Paris, 496 p.

Giard A. 1899 - Boulogne et le Boulonnais ? VI Coup d'œil sur la Faune du Boulonnais. Giard, Boulogne-sur-mer : 466-469.

Godin J. 2000a - Bilan des connaissances sur la répartition des amphibiens et reptiles dans la Région Nord - Pas-de-Calais : période 1995-1999. GON - DIREN - Région Nord - Pas-de-Calais, 49 p.

Godin J. 2000b Liste rouge provisoire des Amphibiens et Reptiles de la région Nord - Pas-de-Calais. *Dans* : Préparation du livre rouge des espèces de vertébrés terrestres menacées. Kerautret L. (Ed.). pp. 3-5. GON – DIREN - Région Nord - Pas-de-Calais, 11 p.

Graitson E., Hussin J. & Parent G.-H. 2000 – Le rôle des voies ferrées dans la mise en place des reptiles en Belgique et dans quelques territoires adjacents (Nord et Nord-Est de la France, Grand Duché de Luxembourg). *Les Naturalistes belges*, 81(4) : 376-395.

Kerautret L. 1987 - Bilan de l'enquête sur la répartition des Amphibiens et Reptiles dans le Nord et le Pas-de-Calais. *Le Héron*, 20(1) : 9-16.

Lantz L.A. 1924 - Quelques données récentes sur l'herpétofaune du Nord-Est et de l'Est de la France. *Revue d'histoire Naturelle Appliquée*, 5(3) : 76-86.

Norguet (de) A. 1871 - Zoologie du Nord de la France. *Bulletin scientifique, historique et littéraire du département du Nord et des pays voisins*, III(1) : 18-22.

Parent G.H. 1981 - Matériaux pour une herpétofaune de l'Europe occidentale. Contribution à la révision chorologique de l'herpétofaune de France et du Bénélux. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 50(3) : 86-111.

Manuscrit accepté le 20 juin 2002

Traits d'histoire de vie dans une population de Crapaud calamite, *Bufo calamita* (Anura: Bufonidae) en Brabant Wallon.

par

Virginie STEVENS, Renate WESSELINGH et Michel BAGUETTE

*Centre de Recherches sur la Biodiversité,
Unité d'Ecologie et de Biogéographie, UCL,
Croix du Sud 4 - 1348 Louvain-la-Neuve (Belgique)
stevens@ecol.ucl.ac.be*

Résumé - Nous présentons ici les résultats d'une étude de deux ans dans une population de crapauds calamite présentant une densité d'adultes très élevée. Nous nous intéressons dans les deux chœurs de cette population d'une part aux effets de la densité sur les paramètres démographiques, en particulier la croissance des adultes, leur fécondité et leur survie et d'autre part au déterminisme du succès reproducteur des mâles. Les effets de la densité sont (1) une mauvaise condition corporelle moyenne des adultes, (2) un taux de survie particulièrement bas, et (3) une fécondité des femelles plus faible que dans les populations moins denses. En outre, nous montrons que le succès reproducteur des mâles est (1) déterminé dans un des chœurs par le temps de résidence qui est inversement lié à la condition corporelle individuelle et (2) indépendant du comportement de chant dans les deux chœurs.

Mots-clés : densité-dépendance, hétérogénéité d'habitat, succès reproducteur, allocation d'énergie, ostéochronologie.

Summary - Life-history traits in a Natterjack toad *Bufo calamita* (Anura: Bufonidae) population in Southern Belgium. In this paper, we explore patterns and processes of density dependence in a high-density population of adult Natterjack toads. During two consecutive breeding seasons we investigated in two choruses (1) how high density affects individual growth rate and body condition, and the consequences of a slower growth for reproduction and survival, and (2) variation among individuals in male reproductive success. The effects of high density we found were (1) a reduced mean body condition of the toads, (2) a low survival rate and (3) a very low fecundity compared with lower density populations. Moreover, we show that male reproductive success was (1) dependent on chorus attendance (in one chorus), which in turn was inversely related to body condition and (2) independent of calling activity in the two choruses.

Key words: density dependence, habitat heterogeneity, reproductive success, resource allocation, skeletochronology, Natterjack.

INTRODUCTION

La théorie d'allocation de l'énergie (Williams 1966) suppose que les organismes budgétisent l'énergie disponible entre leur croissance (ou leur maintien), leur survie et leur reproduction. Selon cette théorie, la vie d'un organisme est en fait une série de compromis, optimisée par la sélection naturelle. Comme aucune ressource n'est illimitée, chaque augmentation d'allocation à l'un de ces trois volets devra être compensée par une économie ailleurs. La régulation démographique des populations par densité-dépendance respecte ces lois de la théorie d'allocation optimale: dans une population dont la densité est forte, les ressources énergétiques disponibles en moyenne pour chacun sont faibles. Quel que soit le choix réalisé par les individus pour faire face à ce déficit, ils devront diminuer la quantité d'énergie allouée à au moins l'une des trois catégories précitées, le résultat net de ces choix sera une diminution du taux d'accroissement populationnel (par exemple par une diminution de la survie ou de l'effort reproducteur), et donc à terme un retour à une densité plus faible pour la population.

La densité-dépendance peut s'exprimer de diverses manières, dont certaines ont été expérimentalement démontrées (voir e.g. Both 1988 ; Massot *et al* 1992 ; Scott 1994 ; Tanaka *et al* 1999 ; Ebert *et al* 2000), mais l'observation de ce phénomène en conditions naturelles est bien plus rare (voir Sinclair 1989 pour une revue). Chez les amphibiens, certains mécanismes liés à la densité-dépendance sont connus pour le stade larvaire (voir entre autres : Tejedo & Reques 1992 ; Goater 1994 ; Newman 1994 ; Scott 1994 ; Tejedo & Reques 1994 ; Reques & Tejedo 1995 ; Sinsch 1997 ; Reques & Tejedo 1998 ; Walls 1998 ; Morey & Reznick 2001), mais ne sont que soupçonnés chez les adultes de certaines espèces, parmi lesquelles le Crapaud calamite, *Bufo calamita* (Denton & Beebe 1993) et le Crapaud commun *B. bufo* (Reading & Clarke 1995).

Dans cette étude, nous tenterons de montrer de quelle manière la forte densité dans une population de Crapaud calamite en Région Wallonne (Belgique) affecte les paramètres démographiques de l'espèce tels la croissance des individus, la survie ou la fécondité. Nous montrerons aussi comment la densité agit sur les comportements et le succès reproducteur des mâles.

MATERIEL ET METHODES

A. L'espèce

Le crapaud calamite est un amphibien européen longévif (espérance de vie moyenne de 7-8 ans, Beebee 1983), adapté à la vie dans les milieux instables. Il mène sa vie terrestre dans des lieux pratiquement dépourvus de végétation, préférablement sablonneux, et se reproduit dans des mares temporaires, bien qu'il utilise aussi parfois les berges en pente douce de pièces d'eau permanentes. En Région Wallonne, comme en Angleterre ou en Allemagne, le calamite présente une saison de reproduction prolongée (Beebee 1979) : les mâles s'assemblent en chœurs (certains mâles chantent pour attirer les femelles) pendant 6 à 10 semaines. Les femelles visitent ces chœurs une seule fois dans la saison pour déposer un chapelet de plusieurs milliers d'œufs.

B. Le site d'étude

L'étude a été menée d'avril à juin en 1999 et en 2000 dans l'ancienne sablière de Mellery (Brabant Wallon, Belgique). Le site est composé de deux mares propices à la reproduction des calamites et séparées de 250 mètres. Les parties les moins profondes d'une lagune permanente constituent le site de reproduction principal. Pendant les deux saisons de reproduction, des recherches actives d'adultes (selon la méthode utilisée par Denton & Beebee 1993b) autour de ce site montrèrent que les crapauds y utilisent une surface totale (terrestre et aquatique) estimée à 2 ha. Le second site de reproduction est un bassin d'orage dont le niveau d'eau est très variable. Avec la même méthode qu'à la lagune, nous obtenons une estimation de la surface d'habitat occupé pendant la saison de reproduction de 1 ha. Autour de ces deux sites et entre ceux-ci, la surface est occupée par des champs d'agriculture intensive, une étendue de trèfle sur une couverture géotextile recouvrant les déchets entreposés dans la fosse d'exploitation de la carrière, une parcelle de forêt et une ancienne carrière de sable dont la colonisation végétale est déjà avancée. Bien que des mouvements d'individus entre les deux sites aient été enregistré en dehors de la période de reproduction, aucun adulte ne fut jamais capturé en dehors de son site de première capture au cours d'une saison de reproduction, c'est pourquoi nous considérons la lagune et le bassin d'orage comme des unités de reproduction distinctes bien que composant une seule population. Les deux sites de Mellery sont les seuls endroits où des chants de calamites

ont été entendus en 1999 et 2000 dans un rayon de 10 km, la population est donc considérée comme isolée.

C. Paramètres populationnels

Aucune estimation formelle de l'effectif de mâles ne put être réalisée au bassin d'orage en 1999 en raison d'une période de sécheresse de plusieurs semaines. Nous excluons donc cette unité de reproduction des analyses. Trois unités seront prises en compte, à savoir la lagune en 1999 (L1999), la lagune en 2000 (L2000) et le bassin d'orage en 2000 (BO2000).

L'effectif mâle des unités de reproduction est dérivé de la taille et de la composition des chœurs étudiées par Capture-Marquage-Recapture (CMR), une méthode basée sur les captures multiples d'individus marqués. Lors de prospections nocturnes fréquentes aux mares de reproduction (tous les 4-6 jours), les adultes furent localisés, capturés, sexés et marqués de manière individuelle, par *toe-clipping* (amputation de phalange) en 1999 et par la pose de transpondeurs passifs intégrés en 2000 (PIT, modèle TX1400, FishEagle Co., Lechlade, Gloucestershire, GL7 3QQ, Angleterre ; Sinsch 1992). Les cicatrices furent traitées par une poudre antiseptique et cicatrisante (Sulfamed, Medgenix), aucune complication conséquente au marquage ne fut décelée, même après plusieurs mois. Comme la taille et la composition des chœurs varie au cours du temps, l'effectif mâle dépasse le nombre maximum de chanteurs entendus. Comme les entrées et sorties de mâles dans les chœurs s'étalent tout au long de la saison de reproduction, les données du CMR furent analysées par la méthode de Jolly-Seber (J-S) appliquée aux populations ouvertes (Seber 1982 ; Hines 1988) car le chœur, qui est ici l'unité d'échantillonnage, constitue un système ouvert. Comme tous les mâles participent habituellement aux activités de reproduction (Sinsch & Seidel 1995), une manipulation simple des résultats de la méthode J-S permet de calculer les effectifs mâles dans les unités de reproduction. L'estimation de N_i , la taille initiale du chœur est donnée par le rapport r_1/p où r_1 est le nombre de crapauds capturés lors de la première session et p la probabilité moyenne de capture, calculé par la méthode J-S. La méthode donne aussi une estimation de l'influx à chaque session, B_i . La somme des B_i et de N_i est l'estimation de la taille de l'effectif mâle de chaque unité de reproduction. Le nombre de mâles dans un chœur lors de chaque session de CMR fut calculé grâce au programme Jolly® (Hines 1988).

La fécondité des femelles fut étudiée par dénombrement des œuf de pontes jeunes. Les deux sites furent visités tous les 3-4 jours à la recherche

de pontes, facilement repérables puisque déposées dans les parties les moins profondes de la pièce d'eau et isolées les unes des autres. Les pontes choisies furent sorties de l'eau et placées dans un récipient à fond blanc rempli d'eau de la mare. Elles furent photographiées de manière que les œufs puissent être dénombrés à partir des clichés et furent ensuite replacées dans la mare.

La méthode de CMR ne peut s'appliquer aux femelles car elles ne viennent à la mare qu'à l'occasion de la ponte, ce qui rend nulle la probabilité d'une recapture ultérieure. Dans plusieurs populations de l'espèce, environ 65% de femelles viennent pondre chaque année (Tejedo 1992c ; Denton & Beebee 1993a ; Stephan *et al* 2001) et les secondes pontes sont très rares (Tejedo 1992c ; Denton & Beebee 1993a ; Sinsch & Seidel 1995 ; Denton & Beebee 1996), l'effectif femelle des unités de reproduction est ici calculé à partir du recensement des pontes, corrigé par l'indice de participation à la reproduction (soit 1/0.65).

D. Paramètres individuels

En 1999 nous avons utilisé 6 paramètres individuels pour les mâles : l'âge, la longueur museau-anus, la masse corporelle, une estimation de la condition corporelle que nous appelons corpulence, et deux estimateurs de l'activité de reproduction (la date d'arrivée et le temps de résidence dans ce chœur). L'AGE de 34 mâles marqués en 1999 fut déterminé par ostéochronologie. Les phalanges amputées furent nettoyées, fixées et colorées au crésyl violet selon les méthodes utilisées par Friedl & Clump (1997), Sinsch (1997) et Tejedo *et al* (1997). Dans le sud de la Belgique, comme en Angleterre ou en Allemagne, la croissance du calamite est ralentie durant l'hiver. L'observation au microscope optique de coupes transversales dans les os longs révèle donc des cernes plus ou moins denses correspondant respectivement à la croissance hivernale ou estivale. Lors de chaque session de CMR, les individus capturés furent pesés avec une précision de 0,5 g (POIDS) et mesurés avec une précision de 0,1 mm (TAILLE). La CORPULENCE, qui permet ici d'appréhender la condition corporelle des mâles, correspond au résidu individuel par rapport à la régression linéaire du POIDS sur la TAILLE calculée pour chaque unité de reproduction mâle (c'est à dire chaque chœur). Un "gros" crapaud présente une CORPULENCE positive tandis qu'un crapaud "maigre" présente une CORPULENCE négative. L'utilisation de ce résidu permet d'établir une estimation de la condition corporelle des mâles en dépit de la relation allométrique qui existe entre le poids et la taille d'un individu. Lors du

calcul de la CORPULENCE, nous avons utilisé la relation linéaire entre le POIDS et le TAILLE pour sa simplicité : ce modèle atteint un AIC (Critère d'Information d'Akaike) très bas, tout en permettant la comparaison avec d'autres études publiées. L'activité de reproduction fut estimée au travers de (1) la date d'arrivée (DAR) dans le cœur, et (2) du temps de résidence (RES) des mâles dans celui-ci, exprimé en pourcentage de la durée de la saison de reproduction.

En 2000, cinq de ces paramètres furent utilisés (TAILLE, POIDS, CORPULENCE, DAR et RES) et un troisième estimateur de l'activité reproductive fut ajouté : l'effort de chant (ECH). Pendant l'opération de CMR, le comportement (chanteur ou silencieux) de mâles fut noté avant capture. L'effort de chant (ECH) correspond à la proportion (exprimée en %) de captures au cours desquelles un individu était en posture de chant. Ce paramètre n'a été calculé que pour les individus capturés trois fois ou plus pour limiter le biais possible chez les individus capturés moins souvent. Au cours de cette seconde saison de reproduction, nous avons également identifié chaque nuit (en plus de l'opération CMR) les couples en amplexus de manière à connaître le succès reproducteur (SREPRO) des mâles, estimé ici par le nombre d'amplesus réalisés au cours de la saison.

E. Analyses statistiques

La TAILLE et le POIDS furent mesurés à chaque capture d'un individu. Pour les analyses ultérieures, nous avons conservé le POIDS de la première capture et la plus grande TAILLE mesurée. Les crapauds peuvent en effet se recroqueviller lors de la mesure, et la plus longue mesure reflète donc mieux la taille réelle. Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel SAS® (SAS institute, 1990). Proc univariate (SAS®) a permis de tester la distribution des paramètres. Tous les paramètres morphologiques (TAILLE, POIDS et CORPULENCE) et la fécondité sont distribués selon une normale, et ne nécessitent donc pas de transformation en vue des analyses.

Les attributs morphologiques des mâles (TAILLE et POIDS) et la fécondité des femelles ont été confrontés à l'unité de reproduction comme variable explicative dans un modèle linéaire généralisé (GLM) du fait de la non-uniformité de taille des jeux de données (SAS® : proc glm). Nous avons comparé les moyennes de TAILLE, de POIDS et de fécondité entre les unités de reproduction après une correction de Bonferroni pour les comparaisons multiples. Pour comparer la variance de CORPULENCE nous avons utilisé une statistique de F. Comme la moyenne du paramètre est fixée à zéro dans les trois unités (du fait de l'origine du paramètre), nous

avons comparé la variance de CORPULENCE en utilisant le rapport $F_{(N_1-1, N_2-1)} = \text{var}(\text{groupe 1})/\text{var}(\text{groupe 2})$, qui remplace le test de Bartlett. Comme les attributs comportementaux des mâles (DAR, RES et ECH) et le SREPRO ne suivent pas une distribution normale dans les trois groupes, nous avons comparé ces paramètres entre les groupes deux à deux par un test de Kruskal-Wallis sur une statistique de rang linéaire basée sur les scores de Wilcoxon (SAS® : proc npar1way). Nous utilisons le τ de Kendall lorsque nous testons une corrélation entre variables ordonnées comme la TAILLE, le POIDS, la CORPULENCE, l'AGE, l'ECH, la DAR, et le RES. Une régression pas à pas fut utilisée pour modéliser (1) l'influence des attributs morphologiques et/ou des comportements sur la DAR ou le RES et (2) les effets de la TAILLE, du POIDS, de la CORPULENCE ou de comportements (ECH, DAR, RES) sur le succès reproducteur.

RESULTATS

A. Démographie

La saison de reproduction s'étend en 1999 sur 60 nuits et en 2000 sur 48 nuits. L'opération de CMR nous renseigne que la taille des chœurs fluctue au cours de chaque saison, atteignant un effectif maximal autour de la mi-saison. Les effectifs adultes et la densité des unités de reproduction sont donnés dans le tableau I.

La fécondité moyenne des femelles est de 1699 œufs pour L1999 (SE = 212, N = 9), de 2275 œufs pour L2000 (SE = 145, N = 13) et de 1672 œufs pour BO2000 (SE = 354, N = 8). Aucune différence significative de fécondité n'est notée entre les trois groupes après une correction de Bonferroni. En 1999, 18 femelles pondirent à la lagune entre la 1^{ère} et la 48^{ième} nuit, et aucune ne rejoignit le site pendant les douze dernières nuits que durèrent les chants. En 2000, 30 femelles vinrent pondre à la lagune entre la 6^{ème} et la 33^{ème} nuit, alors que l'activité des mâles dura 48 nuits cette année. Au bassin d'orage, 21 femelles participèrent à la reproduction entre la 3^{ème} et la 45^{ème} nuit. Dans aucun cas nous n'avons décelé de corrélation entre la taille des pontes et la date à laquelle elles furent déposées (L1999 : τ de Kendall = 0.33, P = 0.24, N = 9; L2000 : τ de Kendall = -0.03, P = 0.89, N = 13 ; BO2000: τ de Kendall = -0.23, P = 0.44, N = 8).

Tableau I : Effectif mâle dans les trois unités de reproduction, tel qu'estimé par CMR, par la taille maximale du chœur ou par le nombre de chanteurs, effectif femelle estimé à partir du recensement des pontes et densité d'adultes (les méthodes d'estimation sont expliquées dans le texte). (1) estimé par CMR, IC non disponibles, (2) en adultes par ha

Table I: Number of males and females in each reproductive unit (estimates were based on CMR in males, size of chorus, number of spawn. See details in text).

Unité de reproduction	Effectif de mâle (1)	Taille maximale du chœur (date)	Nombre maximal de chanteurs (date)	Effectif femelle (nb de pontes)	Densité estimée (2)
L1999	56	43 (12/05/1999)	n.d.	28 (18)	42
L2000	70	60 (13/05/2000)	21 (13/05/2000)	46 (30)	58
BO2000	28	22 (22/05/2000)	12 (5/06/2000)	32 (21)	60

En 2000, nous avons capturé 17 des 62 mâles marqués en 1999 à la lagune ou au bassin d'orage. La probabilité de survie inter-annuelle des mâles de la population est donc d'au moins 0,27.

Tableau II : Comparaison par GLM du POIDS et de la TAILLE des mâles entre les différentes unités de reproduction.

Table II: Male weight and size comparisons (GLM) between reproductive units.

Variables	Unité de reproduction	effectif	Moyenne	Erreur Standard	ddl (modèle-erreur)	GLM F	P>F
POIDS (g)	L1999	53	18.4	0.7	2-143	4.44	0.01
	L2000	65	16.2	0.4			
	BO2000	28	16.2	0.8			
TAILLE (mm)	L1999	53	58.5	0.8	2-134	0.11	0.89
	L2000	56	58.9	0.6			
	BO2000	28	58.6	1.0			

B. Croissance et morphométrie

La TAILLE des mâles est comparable dans les trois groupes, par contre le POIDS des mâles n'est pas égal entre les trois chœurs (Tableau II). La correction de Bonferroni permet de mettre en évidence que les mâles présents à la lagune en 1999 sont significativement plus lourds que ceux présents dans ce site l'année suivante. La variance de CORPULENCE n'est

pas non plus significativement différente entre ces groupes (L1999-L2000: $F_{(52-55)} = 1.38$, $P > 0.05$, L1999-BO2000 : $F_{(52-27)} = 1.38$, $P > 0.05$; L2000-BO2000 : $F_{(55-55)} = 0.88$, $P > 0.05$).

Les 34 mâles âgés en 1999 étaient âgés de 2 à 4 ans (2 ans : 11 mâles, 3 ans : 14 mâles, 4 ans : 9 mâles). Pour les mâles de la lagune, il n'y a pas de relation significative entre l'AGE et le POIDS (τ de Kendall = 0.123, $N = 28$, $P = 0.42$), la TAILLE (τ de Kendall = 0.036, $N = 28$, $P = 0.81$) ou la CORPULENCE (τ de Kendall = 0.214, $N = 28$, $P = 0.16$).

C. Activités reproductives des mâles

La date d'arrivée (DAR) des mâles dans chacun des sites est très variable d'un individu à l'autre : nous avons capturé des mâles non marqués lors de chaque session de CMR, malgré une piègeabilité élevée (toujours supérieure à 0.75). La date d'arrivée d'un mâle dépend de ses attributs morphologiques, comme résumé dans le tableau III : en 1999 comme en 2000 ce sont les individus les plus grands qui rejoignent les chœurs le plus tôt, en 2000, la date d'arrivée est également plus précoce pour les individus les plus légers (à la lagune) ou les plus corpulents (au bassin d'orage).

Tableau III : Relation entre la morphologie (TAILLE, POIDS et CORPULENCE) et l'entrée (DAR) des mâles dans le chœur pour les différentes unités de reproduction: résumé de la régression avec sélection pas à pas.

Table III: Relationship between male morphology (Weight, Mass and Corpulence) in choruses of several reproductive units: summary of step by step regression.

Unité de reproduction	Variables retenues (unité)	Estimation du paramètre	Erreur standard	F pour le modèle retenu	ddl _(modèle-erreur)	P>F
L1999	Ordonnée à l'origine	70.63	19.65	6.98	1 - 51	0.01
	TAILLE (mm)	-0.88	0.33			
L2000	Ordonnée à l'origine	104.12	21.42	9.91	2 - 53	<0.001
	POIDS (g)	1.11	0.62			
BO2000	Ordonnée à l'origine	103.37	26.49	7.02	2 - 25	<0.01
	TAILLE (mm)	-1.54	0.45			
	CORPULENCE (g)	2.06	1.33			

La composition des chœurs est également variable au cours des saisons. En moyenne, un mâle reste pendant 22 nuits (erreur standard (es) = 2.5,

amplitude = 1-55 nuits) à la lagune en 1999, pendant 15 nuits (es = 1.6, ampl. = 1-45 nuits) à la lagune en 2000 et pendant 25 nuits (es = 3.0, ampl. = 1-43 nuits) au bassin d'orage en 2000. Comme le montre l'amplitude du nombre de nuits passées dans le chœur, les temps de résidence individuels (RES) sont très variables. Il existe une différence significative, après correction de Bonferroni, entre le RES moyen de L2000 et BO2000 (GLM $F_{(2-143)} = 4.67$; $P = 0.01$). Au sein même des unités de reproduction, la variabilité du RES est expliquée par les caractéristiques morphologiques (TAILLE et CORPULENCE) et comportementales (DAR) des mâles. Le tableau IV résume la manière dont ces traits individuels sont liés au temps de résidence : la DAR a un effet négatif sur le RES dans les trois unités de reproduction, ce qui signifie que les mâles arrivés tôt restent aussi longtemps dans le chœur, la CORPULENCE a un effet négatif sur le RES (les individus plus maigres restent plus longtemps) les deux années à la lagune, tandis que la TAILLE exerce un effet positif sur le RES dans un des chœurs. Les mâles pour lesquels nous disposons de trois observations au moins chantèrent en moyenne pendant 59% (es = 7, ampl.= 0 - 100%) des observations à la lagune, et pendant 45% (es = 6, ampl.= 0 - 100%) au bassin d'orage.

Tableau IV : Relation entre les attributs morphologiques (TAILLE, POIDS, CORPULENCE) ou comportementaux (DAR) et le temps de résidence (RES) dans les chœurs pour les mâles: résumé de la régression avec sélection pas à pas.

Table IV: Relationship between males morphology (Size, Weight, Corpulence) or behaviour (date of arrival in choruses) and stay duration in choruses: summary of step by step regression.

Unité de reproduction	Variables retenues (unité)	Estimation du paramètre	Erreur Standard	F pour le modèle retenu	ddl _(modèle-erreur)	P>F
L1999	Ordonnée à l'origine	-11.08	39.43	9.89	3 - 49	<0.001
	TAILLE (mm)	1.07	0.63			
	CORPULENCE (g)	-4.98	1.67			
	DAR (jours)	-0.78	0.25			
L2000	Ordonnée à l'origine	57.95	5.62	21.20	2 - 53	<0.001
	CORPULENCE (g)	-5.51	1.60			
	DAR (jours)	-1.42	0.30			
BO2000	Ordonnée à l'origine	78.59	2.68	233.41	1 - 26	<0.001
	DAR (jours)	-2.02	0.13			

Ces moyennes ne sont pas significativement différentes entre les deux groupes (Tableau V). L'effort de chant des mâles de la lagune est positivement lié à certains de leurs attributs morphologiques (TAILLE et POIDS), tandis que pour les mâles du bassin d'orage, il est corrélé de manière positive au temps de résidence (RES) (Tableau V). L'effort de chant est également différent selon l'histoire passée des mâles: ceux qui sont présents pour la deuxième année consécutive font un effort significativement plus important (69% contre 48%) (Tableau V), ce qui est vraisemblablement lié à la taille supérieure de ces individus.

D. Succès reproducteur des mâles

Le nombre de femelles participant à la reproduction est dans tous les cas inférieur au nombre de mâles présents dans les chœurs (cf. tableau I), nous avons donc tenté de dégager les caractéristiques (morphologiques et/ou comportementales) des mâles qui permettaient l'accès à la reproduction. Lors de la saison 2000, nous avons identifié en amplexus 24 des 98 mâles. Parmi ceux-ci, 8 furent observés en amplexus à deux reprises et 1 au moins trois fois. Une régression avec sélection pas à pas (résumée dans le tableau VI) permet de détecter un effet significatif de la DAR à la lagune et du RES au bassin d'orage : les premiers mâles présents à la lagune et les plus assidus au bassin d'orage réalisèrent un ou plusieurs amplexus.

Tableau V : Effets des attributs morphologiques (TAILLE, POIDS, CORPULENCE), des comportements (DAR, RES en 2000), de l'unité de reproduction (L2000 ou BO2000) et de l'expérience passée des mâles (présence, DAR et RES en 1999) sur l'effort de chant (ECH) en 2000. **: significatif au seuil $\alpha = 0.01$; *: significatif au seuil $\alpha = 0.05$.

TableV: Effects of morphology (Size, Weight, Corpulence), behaviour (date of arrival and stay duration in choruses) and past experience on male calling effort (**: significant at $\alpha=0.01$; *: significant at $\alpha=0.05$).

Variable testée	Statistique utilisée	Groupe	τ de Kendall	Approx. de χ^2	P	effectif
TAILLE	Corrélation de	L2000	0.43		<0.01**	23
	Kendall	BO2000	0.22		0.20	19
POIDS	Corrélation de	L2000	0.47		<0.01**	24
	Kendall	BO2000	0.20		0.26	19
CORPULENCE	Corrélation de	L2000	0.09		0.57	23
	Kendall	BO2000	-0.05		0.78	19

DAR en 2000	Corrélation de Kendall	L2000	-0.15		0.37	24
		BO2000	-0.38		0.06	19
RES en 2000	Corrélation de Kendall	L2000	0.01		0.95	24
		BO2000	0.39		0.04*	19
Unité de reproduction	Test de Kruskal-Wallis	Mâles 2000		1.52	0.21	L2000=24 BO2000=1 9
DAR en 1999	Corrélation de Kendall	Mâles 2000	-0.07		0.79	11
RES en 1999	Corrélation de Kendall	Mâles 2000	0.27		0.28	11
Présence en 1999	Test de Kruskal-Wallis	Mâles 2000		4.55	0.03*	Présent=11 Absent=32

DISCUSSION

A. Effets de la densité

Le résultat le plus étonnant de notre étude est la très forte densité d'adultes. En Allemagne, Sinsch & Seidel (1995) font état de densités de l'ordre de 0.5 à 1 adulte par hectare ; en Angleterre, Denton & Beebee (1993b) enregistrent des densités de 0.3 à 45 adultes par hectare d'habitat, les deux densités les plus fortes (45 et 27 individus/ha) étant relevées dans des populations connaissant une histoire particulière : l'une est le résultat d'une translocation récente, la seconde occupe un habitat secondaire. En général, dans les populations natives, les densités de calamites adultes s'échelonnent entre 0.5 et 6.5 individus à l'hectare (Beebee 1979 ; Beebee 1985 ; Beebee *et al.* 1996). La densité des unités de reproduction de Mellery, supérieure à 40 individus par hectare apparaît dès lors particulièrement élevée.

La mauvaise condition corporelle des adultes (voir Tableau II et fig. 1) pourrait être une des conséquences de cette forte densité. Denton & Beebee (1993b) montrent en effet chez le calamite que la condition corporelle des adultes, exprimée par le simple rapport POIDS/TAILLE d'une classe de TAILLE choisie (à savoir la classe 55-60 mm), diminue d'une manière très constante avec l'augmentation de densité, à tel point que ce rapport peut servir d'estimateur de la densité des populations. Nous avons comparé la condition moyenne des adultes à Mellery (calculée de la même manière) à celle des sept populations étudiées par ces auteurs (fig. 1). Les crapauds de

Mellery sont ceux qui vivent les conditions de densité les plus défavorables, et aussi ceux qui montrent la moins bonne condition corporelle moyenne. La même réaction à la densité, à savoir un faible rapport POIDS/TAILLE a été détecté dans des populations de Crapaud commun (*Bufo bufo*) (Reading & Clarke 1995). Denton et Beebee (1993b) observent dans des populations anglaises que la relation taille-âge est moins bonne dans les populations plus denses, l'absence d'une telle relation dans la population de Mellery pourrait dès lors être attribuée à une effet de la densité.

Tableau VI : Relation entre le succès reproducteur (SREPRO) des mâles et leurs attributs morphologiques (TAILLE, POIDS, CORPULENCE) et comportementaux (DAR, RES, ECH): résumé de la sélection pas à pas dans les analyses par régression. Six variables individuelles (TAILLE, POIDS, CORPULENCE, DAR, RES et ECH) furent proposées comme variables explicatives de cette régression avec le SREPRO pour variable dépendante.

Table VI: Relationship between male reproductive success (SREPRO) and their morphology (Size, Weight, Corpulence) and behaviour (date of arrival and stay duration in choruses): summary of step by step regression.

Unité de reproduction	Variables retenues (unité)	Estimation du paramètre	Erreur Standard	F pour le modèle retenu	ddl _(modèle-erreur)	P>F
L2000	Ordonnée à l'origine	0.83	0.30	2.94	1-21	0.10
	DAR (jours)	-0.03	0.019			
BO2000	Ordonnée à l'origine	-0.56	0.78	3.19	1-17	0.09
	RES (%)	0.02	0.01			

Le taux inter-annuel de recapture des mâles et la structure d'âge de la population reflètent un très faible taux de survie adulte. Le calamite est connu pour sa longévité: sa survie annuelle à l'âge adulte varie habituellement entre 0.5 et 0.8 (Sinsch & Seidel 1995; Griffiths 1997; Stephan *et al* 2001), ce qui porte son espérance de vie moyenne aux alentours de 7-8 ans (Beebee 1983). Le taux de survie observé à Mellery est donc très faible pour l'espèce. L'isolement de la population permet d'exclure la dispersion comme explication de ce faible taux de recapture. Bien que nous ne puissions affirmer que tous les mâles non recapturés en 2000 soient morts entre les deux années, la mauvaise condition corporelle des individus recensés étaye cette hypothèse (Forsman 1993; Civantos *et al.* 1999; Gotceitas *et al.* 1999; Morey & Reznick 2001). Nous ne pouvons toutefois pas exclure dans cette population marquée par une très

forte densité la possibilité d'une non-participation de certains mâles à la reproduction, bien que ce comportement ne soit pas habituel chez cette espèce dont les mâles sont habituellement assidus aux activités de reproduction (Sinsch & Seidel 1995).

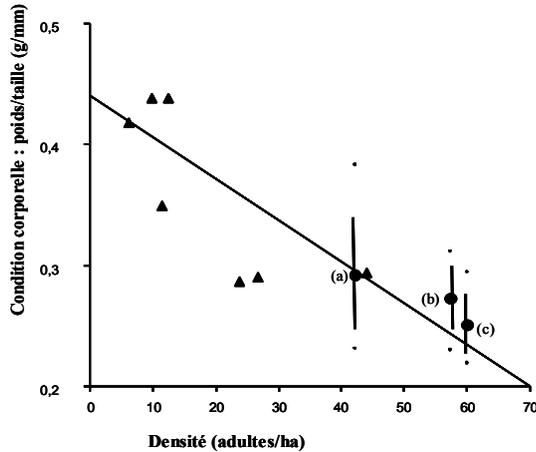


Figure 1 : Relation entre la densité des populations et la condition corporelle moyenne des individus qui les composent (estimée par le rapport POIDS/TAILLE pour la classe de TAILLE 55-60mm). La relation est tracée à partir des données de 7 populations anglaises (▲) étudiées par Denton & Beebee (1993b), les valeurs moyennes (●), la déviation standard (|) et l'amplitude de condition corporelle (±) pour les mâles des trois unités de reproduction de Mellery sont ajoutés sur le graphique *a posteriori*. (a) : L1999; (b) : L2000; (c) : BO2000.

Figure 1: Relationship between toad density in each population and body condition of individuals. (▲) Data from 7 populations in England (Denton & Beebee 1993b), (●) mean value, (|) st. deviation, and (±) range of male body condition in the three reproductive units of Mellery (a) : L1999; (b) : L2000; (c) : BO2000.

La fécondité des femelles de Crapaud calamite à Mellery est très faible : moins de 2000 œufs par femelle comparé à des valeurs reportées toujours largement supérieures à 3000 œufs (3000 à 7000 œufs par ponte en Allemagne, 2700 à 7200 en Angleterre, 3200 à 4000 en Suède, 3000 à 7000 en Espagne et 3600 en Suisse : Hemmer & Kadel 1971 ; Beebee 1979 ; Banks & Beebee 1986 ; Banks & Beebee 1988 ; Tejedo 1992b ; Tejedo 1992c). Suite à leur étude de populations de densités variables,

Denton & Beebee (1993b) suggèrent que les populations pourraient être soumises à une régulation par densité-dépendance dont un des facteurs clés serait la diminution de fécondité des femelles suite à une croissance ralentie dans les populations à forte densité.

La fécondité observée à Mellery pourrait être le résultat d'une diminution d'allocation reproductive de la part des femelles en réponse à la densité élevée. D'autre part, la fécondité d'une femelle calamite est directement liée à sa taille et à son poids, paramètres qui dépendent de son âge d'une manière généralement quasi-linéaire (Tejedo 1992c). La fécondité observée à Mellery pourrait donc aussi avoir pour seule origine la jeunesse des femelles. Pour faire le tri entre ces deux explications (taille due à la jeunesse des femelles vs. diminution d'allocation à la reproduction en réponse aux conditions de densité locale), nous avons eu recours à quatre formules tirées de la littérature liant la taille et la fécondité des femelles. Si en appliquant ces formules aux tailles extrêmes observées dans la population de Mellery nous sommes en mesure de prédire les fécondités observées, alors nous pourrions dire que c'est la taille des femelles (liée à leur jeunesse) qui explique leur faible fécondité. Dans le cas contraire, nous devrions rejeter cette hypothèse. La fécondité prédite pour des femelles mesurant de 48 à 71 mm (tailles extrêmes des crapauds adultes à Mellery en 1999) est reprise dans le tableau 7, où l'on notera que seule la formule d'origine Espagnole est en mesure de prédire des fécondités approximativement comparables à celles que nous enregistrons à Mellery (allant de 920 à 2729 œufs par ponte en 1999). Ce résultat est étonnant au vu des différences notoires qui existent entre les Crapauds calamites d'Espagne et ceux du reste du continent (Suisse, Belgique, Angleterre, Allemagne): les calamites d'Espagne présentent une reproduction explosive, forment des populations plus denses, sont comparativement plus grands et moins féconds (à taille égale) que les calamites des régions plus septentrionales (Tejedo 1988, 1992c). Une fécondité aussi faible que celle que nous rapportons ici n'est en fait jamais réalisée dans les populations indigènes d'Espagne (Tejedo 1992b). La faible fécondité observée dans notre étude n'est donc pas expliquée la seule petite taille des femelles, et nous ne pouvons rejeter la possibilité d'une diminution d'allocation reproductive en réponse à la densité élevée.

Tableau VII : Fécondité attendue pour les femelles d'une TAILLE comprise entre 48 et 71 mm, selon quatre formules liant la fécondité à la TAILLE. (1) Banks & Beebee 1986 ; (2) Hemmer & Kadel 1971 ; (3) Tejedo 1992c.

Table VII: Predicted fecundity in female between 48-70 mm according to four estimates of fecundity-size relation. (1) Banks & Beebee 1986 ; (2) Hemmer & Kadel 1971 ; (3) Tejedo 1992c.

Formule	Fécondité attendue (TAILLE=48mm- TAILLE=71mm)	Site – Pays
$F = 99.2 * TAILLE - 3204$	1558 – 3839	Cumbria – Angleterre (1)
$F = 114.6 * TAILLE - 2110$	3391 – 6027	Hampshire – Angleterre (1)
$F = 158 * TAILLE - 4552$	3032 – 6666	Allemagne (2)
$F = 0.031 * TAILLE^{2.724}$	1177 – 3421	Sierra Morena – Espagne (3)

B. Comportements liés à la reproduction et succès reproducteur des mâles

Une des questions brûlantes de la biologie évolutive concerne la manière dont les traits morphologiques et comportementaux affectent le succès reproducteur des individus. Dans la population que nous étudions, certains individus n'ont pas accès à la reproduction alors que d'autres engendrent des milliers de descendants potentiels. La question que nous nous posons est la suivante : qui sont ces reproducteurs et comment parviennent-ils à obtenir les faveurs d'une ou plusieurs femelles ? Chez le calamite, comme chez d'autres anoures, le succès reproducteur d'un mâle dépend du temps passé dans le chœur (Halliday & Verrel 1986 ; Denton & Beebee 1993a ; Sinsch & Seidel 1995). Le comportement de chant est également un facteur décisif du succès reproducteur, puisque chez le calamite, les chanteurs obtiennent en moyenne deux fois plus de femelles que les mâles silencieux (ou satellites) (Arak 1988 ; Tejedo 1992a). La présence dans le chœur et le chant sont deux comportement consommateurs d'énergie (Taigen & Pough 1985 ; Tejedo 1992a ; Murphy 1994), nous pourrions donc nous attendre à ce qu'ils soient principalement réalisés par les individus en meilleure forme.

Le succès reproducteur des mâles est en fait lié à des attributs comportementaux différents dans les deux sites de Mellery : les reproducteurs de la lagune sont ceux qui y viennent tôt, tandis qu'au bassin d'orage c'est le temps de résidence qui est positivement lié au succès reproducteur. Cela s'explique très simplement en tenant compte de la

participation des femelles à la reproduction: alors que la fenêtre de présence des femelles correspond presque parfaitement à celle des mâles au bassin d'orage, il n'en est pas de même à la lagune, où aucune femelle ne vint pendant les 12 dernières nuits en 1999, ni pendant les 15 dernières nuits en 2000. La saison de reproduction efficace est donc beaucoup plus courte à la lagune, ce qui est probablement le résultat des effets combinés de la permanence de l'eau et de la plus grande disponibilité (spatio-temporelle) des lieux de pontes dans ce site: les femelles de calamite déposent en général leurs œufs dans une partie de l'habitat libre de compétiteurs conspécifiques (Beebee 1983), ce qui au bassin d'orage peut être impossible pour certaines femelles sans attendre une période de sécheresse, alors qu'à la lagune la taille et la structure de l'habitat aquatique permettent une saison de ponte plus courte.

Notre étude montre que le succès reproducteur est indépendant du comportement de chant. Ici encore, il pourrait s'agir d'un des effets de la densité. Dans les chœurs assez denses, le manque de place force certains individus à adopter la tactique du satellite : ils parasitent un mâle chanteur en attendant dans son voisinage de pouvoir lui dérober la femelle attirée par les chants, et ainsi augmenter leur succès reproducteur, tout en diminuant celui du chanteur parasité (Arak 1988). La tactique du satellite est très largement utilisée à Mellery : les mâles pour lesquels nous disposons de l'information chantent en moyenne pendant 45-59% des observations, et parmi eux certains ne chantent jamais. Il se peut que le manque de disponibilité des postes de chant soit tel à Mellery qu'il amène le taux de parasitisme comportemental jusqu'au point où le succès reproducteur des satellites et des chanteurs s'équilibre.

Il est étonnant de constater que les mâles présentant une mauvaise condition corporelle (une CORPULENCE négative) font un effort reproducteur plus important que leur congénères en meilleure forme (en terme de temps de résidence). Comme cela se passe chez d'autres espèces à croissance indéterminée, la survie hivernale du calamite dépend sans doute de sa condition générale et des réserves dans les tissus adipeux (Forsman 1993 ; Civantos *et al.* 1999 ; Gotceitas *et al.* 1999 ; Morey & Reznick 2001). Nous suggérons, en accord avec les théories de Williams (1966) que les mâles présentant une mauvaise condition corporelle ont une faible probabilité de survivre (le taux de survie minimal n'est que de 0.27) et de se reproduire dans le futur, et choisissent donc d'allouer une part plus importante de leur énergie dans la reproduction.

C. Conclusion

Selon nos observations et celles de Denton & Beebee (1993b), la croissance, la fécondité et la mortalité semblent influencées par la densité dans les populations de Crapaud calamite. Cependant les effets de cette densité-dépendance sur la régulation effective de la taille des populations ne sont pas connus, et pourraient être inexistantes. En effet, le succès reproducteur (en termes de jeunes atteignant l'âge adulte) de l'espèce est fortement influencé par des événements indépendants de la densité comme par exemple la sécheresse ou la prédation (Kadel 1975 ; Banks & Beebee 1988 ; Tejedo 1992c).

Remerciements - Nous tenons à adresser nos remerciements à Christian Vansteenwegen qui donna naissance à ce projet, à Nicolas Titeux pour son travail de terrain, à Michel Pirnay, Violaine Fichet, et les membres du Kot Jeunes et Nature pour leur assistance technique, à Claude Remacle et Marie-Thérèse Ahn pour leurs conseils avisés en histologie, à Christiane Percsy, Jacques Stein et Philippe Lebrun pour avoir encouragé ce travail, à Eric Le Boulengé, Trevor Beebee et Ulrich Sinsch pour leurs commentaires constructifs sur une première version de cet article. La région Wallonne finance le projet et a autorisé la manipulation des crapauds, la SPAQUE nous donna l'accès au site de Mellery.

RÉFÉRENCES

- Arak A. 1988 - Callers and satellites in the Natterjack Toad : evolutionary stable decision rules. *Animal Behaviour*, 36: 416-432.
- Banks B. & Beebee T.J.C. 1986 - A comparison of the fecundities of two species of toad *Bufo bufo* and *Bufo calamita* from different habitat types in Britain. *Journal of Zoology*, 208: 325-338.
- Banks B. & Beebee T.J.C. 1988 - Reproductive success of Natterjack toads *Bufo calamita* in two contrasting habitats. *Journal of Animal Ecology*, 57: 475-492.
- Beebee T.J.C. 1979 - A review of scientific information pertaining to the Natterjack toad *Bufo calamita* throughout its geographical range. *Biological Conservation*, 16: 107-134.
- Beebee T.J.C. 1983 - *The Natterjack Toad*. Oxford University Press, Oxford.
- Beebee T.J.C. 1985 - Geographical variations in breeding activity patterns of the Natterjack toad *Bufo calamita* in Britain. *Journal of Zoology*, 205: 1-8.
- 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.

- Both C. 1988 - Experimental evidence for density-dependence of reproduction in Great Tits. *Journal of Animal Ecology*, 67: 667-674.
- Civantos E., Salvador A. & Veiga J.P. 1999 - Body size and microhabitat affect winter survival of hatchling *Psammodromus algirus* lizards. *Copeia*, 4: 1112-1117.
- Denton J.S. & Beebee T.J.C. 1993a - Reproductive strategies in a female-biased population of Natterjack toads, *Bufo calamita*. *Animal Behaviour*, 46: 1169-1175.
- Denton J.S. & Beebee T.J.C. 1993b - Density-related features of Natterjack toads (*Bufo calamita*) populations in Britain. *Journal of Zoology*, 229: 105-119
- Denton J.S. & Beebee T.J.C. 1996 - Double clutching by Natterjack toads *Bufo calamita* at a site in southern England. *Amphibia – Reptilia*, 17 : 159-167.
- Ebert D., Zschokke-Rohinger C.D. & Carius H.J. 2000 - Dose effects and density-dependent regulation of two microparasites of *Daphnia magna*. *Oecologia*, 122: 200-209
- Forsman A. 1993 - Survival in relation to body-size and growth-rate in the adder, *Vipera berus*. *Journal of Animal Ecology*, 62: 647-655.
- Friedl T.W.P. & Klump G.M. 1997 - Some aspects of population biology of the European treefrog, *Hyla arborea*. *Herpetologica*, 53: 321-330.
- Goater C.P. 1994 - Growth and survival of postmetamorphic toads: interaction among larval history, density and parasitism. *Ecology*, 75 : 2264-2274.
- Gotceitas V., Methven D.A., Fraser S. & Brown J.A. 1999 - Effects of body size and food ration on over-winter survival and growth of age-0 Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Environmental Biology of Fishes*, 54: 413-420.
- Griffiths R.A. 1997 - Temporary ponds as amphibian habitats. *Aquatic conservation – Marine and Freshwater Ecosystems*, 7: 119-126.
- Halliday T.R. & Verrel P.A. 1986 - Sexual selection and body size in amphibians. *Herpetological Journal*, 1: 86-92.
- Hemmer H. & Kadel K. 1975 - Untersuchungen zur Laichgröße nebst Bemerkungen zur Populationsdynamik der Kreuzkröte (*Bufo calamita* LAUR.) und der Wechselkröte (*Bufo viridis* LAUR.). *Salmandra*, 9: 7-12.
- Hines J.E. 1988 - Program « Jolly » : user instruction (draft). US Fish and Wildlife Service, Parturent Wildlife Center, Laurel, Maryland.
- Kadel F. 1975 - Field studies on the survival rate of Natterjack larvae (*Bufo calamita* LAUR.). *Revue Suisse de Zoologie*, 82: 237-244.

- Massot M., Clobert J., Lecomte J. & Barbault R. 1992 - Density dependence in the common lizard – Demographic consequences of a density manipulation. *Ecology*, 75: 1742-1756.
- Morey S. & Reznick D. 2001 - Effects of larval density on postmetamorphic spadefoot toads (*Spea hammondi*). *Ecology*, 82: 510-522.
- Murphy C.G. 1994 - Determinants of chorus tenure in barking treefrogs (*Hyla gratiosa*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34: 285-294.
- Newman R.A. 1994 - Effects of changing density and food level on metamorphosis of a desert amphibian, *Scaphiopus couchii*. *Ecology*, 75 : 1085-1096.
- Reading C.J. & Clarke R.T. 1995 - The effects of density, rainfall and environmental temperature on body condition and fecundity in the Common toad, *Bufo bufo*. *Oecologia*, 121: 310-315.
- Reques R. & Tejedo M. 1995 - Negative correlation between length of larval period and metamorphic size in natural populations of natterjack toads (*Bufo calamita*). *Journal of Herpetology*, 29: 311-314.
- Reques R. & Tejedo M. 1998 - Reaction norms for metamorphic traits in natterjack toads to larval density and pond duration. *Journal of Evolutionary Biology*, 10: 829-851.
- Sas institute 1990 - *SAS/STAT* ® *User's guide*. Version 6, 4th ed. Sas Institute, Cary, NC.
- Scott DE 1994 - The effect of larval density on adult demographic traits in *Ambystoma opacum*. *Ecology*, 75: 1383-1396.
- Seber G.A.F. 1982 - *The estimation of population abundance*. Macmillan Publisher, New York, NY.
- Sinclair A.R.E. 1989 - *Population regulation of animals*. Ecological concepts (ed. J.M. Cherrett), Blackwell, Oxford, pp 197-241.
- Sinsh U. 1992 - Zwei neue Markierungs methoden zur individuellen Identifikation von Amphibien in langfristigen Freilanduntersuchungen: Erste Erfahrungen bei Kreuzkröten. *Salamandra*, 28: 116-128.
- Sinsh U. 1997 - Postmetamorphic dispersal and recruitment of first breeders in a *Bufo calamita* metapopulation. *Oecologia*, 112: 42-47.
- Sinsh U. & Seidel D. 1995 - Dynamics of local and temporal breeding assemblages in a *Bufo calamita* metapopulation. *Australian Journal of Ecology*, 20: 351-361.

Stear M.J., Strain S. & Bishop S.C. 1999 Mechanisms underlying resistance to nematode infection. *International Journal for Parasitology*, 29: 51-56.

Stephan T., Ulbrich K., Grosse W.R. & Meyer F. 2001 - Modelling the extinction risk of isolated populations of natterjack toad, *Bufo calamita*. *Web Ecology*, 2: 47-56.

Taigen T.L. & Pough F.H. 1985 - Metabolic correlates of amphibian behaviour. *American Zoologist*, 25: 987-997.

Tanaka T., Watanabe T., Higuchi H., Miyamoto K., Yusa Y., Kiyonaga T., Kiyota H., Suzuki Y. & Wada T. 1999 - Density dependent growth and reproduction of the apple snail *Pomacea canaliculata*: a density manipulation experiment in a paddy field. *Research on Population Ecology*, 41: 253-262.

Tejedo M. 1988 - Fighting for females in the toad *Bufo calamita* is affected by the operational sex-ratio. *Animal Behaviour*, 36: 1765-1769.

Tejedo M. 1992a - Large male mating advantage in Natterjack toad, *Bufo calamita*. Sexual selection or energetic constraints? *Animal Behaviour*, 44: 557-569.

Tejedo M. 1992b - Variation in viability during development and hatching success in embryos of the toad *Bufo calamita*. *Herpetological Journal*, 2: 142-144.

Tejedo M. 1992c - Effects of body size and timing of reproduction on reproductive success in female natterjack toads (*Bufo calamita*). *Journal of Zoology*, 228: 545-555.

Tejedo M. & Reques R. 1992 - Effects of egg size and density on metamorphic traits in tadpoles of the natterjack toad (*Bufo calamita*). *Journal of Herpetology*, 26 : 146-152.

Tejedo M. & Reques R. 1994 - Plasticity in metamorphic traits of natterjack tadpoles. The interactive effects of density and pond duration. *Oikos*, 71 : 295-304.

Tejedo M., Reques R. & Esteban M. 1997 - Actual and osteochronological estimated age of Natterjack toads (*Bufo calamita*). *Herpetological Journal*, 7 : 81-82.

Walls S.C. 1998 - Density dependence in larval salamander: the effects of interference and food limitation. *Copeia*, 1998 (4): 926-935.

Williams G.C. 1966 - Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist*, 100: 687-690.

Manuscrit accepté le 2 octobre 2002

Réintroduction de la Cistude d'Europe en Savoie Premier bilan (2000 / 2001)

par

André MIQUET¹ et Antoine CADI²

¹ Conservatoire du Patrimoine Naturel de la Savoie, BP 51,
73372 Le Bourget du Lac (France) cpns@wanadoo.fr

² Conservatoire Régional du Patrimoine Naturel Rhône-Alpes, 2 rue des Vallières,
69390 Vourles (France) cadi@pop.univ-lyon1.fr

Résumé - En 2000 et 2001 ont été relâchées 14 et 13 cistudes (*Emys orbicularis orbicularis*) adultes dans l'espace protégé du sud du lac du Bourget (Savoie, France). Le milieu d'accueil consiste en deux étangs (12 ha) à roselières (couverture 50 %), connectés au lac du Bourget (roselières littorales, nupharaies, herbiers aquatiques). Des « dunes terrestres » ont été aménagées au coeur du site afin de recevoir les pontes. Les premiers mois du radiopistage des individus ont permis de dégager plusieurs résultats : Exploration du milieu d'accueil sans mouvement de dispersion, cantonnement relatif de la plupart des individus, excursions de 1 à 5 km dans le lac, durant quelques jours à plusieurs semaines chez 4 individus, tentative de ponte observée chez deux femelles sur les dunes, hivernage de tous les individus suivis (y compris la plupart des "émigrants") dans l'étang de réintroduction. Ces résultats sont encourageants du point de vue de l'opération de réintroduction. Toutefois la perte de contact de 5 individus (arrêt d'émission prématuré, ramassage, écrasement ou dispersion) ne permet pas de conclure quant au maintien du stock. Les implications de ces observations ainsi que les expérimentations complémentaires souhaitables sont brièvement discutées, dans l'optique de recommandations techniques transposables à d'autres projets similaires.

Mots-clefs : Réintroduction, *Emys orbicularis*, Lac du Bourget, Rhône-Alpes (France)

Summary – Reintroduction of the European Pond Turtle (*Emys orbicularis*) in Savoie (France). First results. In 2000 and 2001, 14 vs 13 wild adults of Pond turtles (*Emys orbicularis orbicularis*) have been released in a protected area at the southern end of the lake Bourget (Savoie, France). The habitat includes two ponds (12 ha) with reedbeds à roselières (overlay 50 %), connected to the Lake Bourget (littoral reedbeds, nuphar and hydrophytes stands). Three "upland dunes" were designed within the site to allow laying. The first months of radio-tracking resulted in several encouraging results: Site exploration with no dispersal, fair xxcantonnement of most animals, excursions into the lake (ranging 1-5 km , several days –weeks) in 4 animals, laying attempts observed in two females in the dunes, wintering of all monitored animals (including most

"emigrants") within the reintroduction pond. However, loss of contact in 5 individuals (transmitter failure, capture, car-crushing or dispersal) does not allow any conclusion as to stock survival. Implications of these observations and complementary experimentations are briefly discussed, aiming at transposable technical recommendations for similar projects.

Key-words: Reintroduction, *Emys orbicularis*, lake Bourget, Rhône-Alpes (France)

I. HISTORIQUE DE LA REINTRODUCTION ET PROCEDURES

Le projet de réintroduction de la cistude au sud du lac du Bourget a été initié en 1995 par le Conservatoire du patrimoine naturel de la Savoie, gestionnaire du site. La restauration de milieux aquatiques peu profonds et la mise en place de milieux propices à cette espèce disparue rendait en effet légitime la réflexion sur ce projet ; s'agissant d'une espèce protégée, l'agrément du Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement était nécessaire, soumis aux critères d'évaluation suivants (Lecomte *et al.* 1990) : Démonstration de l'indigénat et de l'extinction de l'espèce, diagnostic des causes d'extinction et démonstration de leur disparition ou neutralisation durable, mise en place d'un habitat offrant la qualité et la tranquillité nécessaires sur le long terme et un espace suffisant pour un noyau de population significatif, approvisionnement suffisant en quantité et présentant les caractéristiques génétiques adéquates et sans léser une population sauvage, et connexion du site de lâcher à d'autres milieux colonisables spontanément par la population fondatrice.

Sur la base d'un dossier technique (Miquet 1994), le Conseil National de Protection de la Nature a approuvé le projet sous réserve de précision sur l'aspect génétique. Des analyses génétiques réalisées en collaboration avec l'Université d'Heidelberg sur l'ADN mitochondrial ont révélé l'homogénéité des tortues originaires de Savoie, d'Isère ou de Brenne (Joger, *comm. pers.*). Il s'agit de la sous-espèce *E. orbicularis orbicularis* (Lenk *et al.* 1999). Les individus susceptibles d'être relâchés peuvent donc potentiellement venir de ces trois zones. Un prélèvement en Brenne a finalement été envisagé. Le projet donne lieu à des suivis et à une charte de réintroduction de la cistude, d'où un partenariat avec l'Université de Lyon 1 (équipe du Pr Pierre Joly, thèse d'A. Cadi).

Le programme a ainsi été accepté et financé sur 2000 et 2002 par un financement de l'Union Européenne (« Life Nature Lac du Bourget »).

II. LE SITE ET SA GESTION

A. Habitats :

Le point de lâcher est l'étang des Aigrettes, 8 ha d'eaux dont 5 ha en roselières (à characées et potamots avec bas fonds à myriophylles) et 3 ha en roselières (très fort linéaire de lisières), et d'une profondeur moyenne de 0,5 mètres. Cet étang est relié à une roselière aquatique clairière de 5 ha par un fossé d'eau permanente de 150 m de long, qui longe des "dunes de pontes". Ces dernières ont été créées avec les déblais sablo-limoneux issus du façonnement de l'étang en 1995 ; leur versant sud a été maximalisé et leur végétation entretenue en prairie basse. L'étang est extrêmement riche en grenouilles vertes. La tanche, le rotengle, le gardon, la carpe et le brochet sont les espèces piscicoles dominantes.

B. Connexion au lac :

L'étang est directement attenant au littoral lacustre (2 km de roselières avec des dizaines d'hectares d'herbiers à characées et potamots et d'importantes plaques de nénuphars). Sur les 40 km de berges du lac environ, 11 sont en état de roselières et considérées comme connectées librement entre elles pour une cistude.

C. Usages, gestion :

Le site est interdit à la navigation et à la pêche (y compris 40 ha de lac) et en réserve de chasse (y compris plus de 1 000 ha de lac) ; le public n'y est admis qu'en deux observatoires aménagés avec accès camouflé. Le site fait l'objet de suivis ornithologiques et de démostriction ; celle-ci, ainsi que le contrôle de la végétation (maintien des surfaces d'eau libre) et l'enlèvement des grands brochets, exige la vidange annuelle de l'étang. Plusieurs hectares de prairies humides attenantes sont gérés par rotation (pâturage d'automne, repos, fauche), la dune de pontes par fauchage intensif (2 à 3 par an).

Les Tortues à tempes rouges sont capturées par nasse (6 individus en 2000 et 2001, la plupart dépassant 2 kg ; on estime qu'environ autant restent à capturer). Dans le cadre du programme régional de conservation de la cistude (Cadi 2002), la ferme aux Crocodiles de Pierrelatte abrite un centre de récupération de ces tortues.

D. restauration du littoral lacustre :

La restauration de roselières lacustres et de milieux aquatiques peu profonds en 2001 a fortement accru la qualité du site pour la cistude. Six ha de littoral protégés de la houle par îlots et fascines végétales, création de trois grandes mares totalisant 3 ha proches du littoral.

III - LACHER ET SUIVI SCIENTIFIQUE

Trente individus sont capturés en Brenne par J. Servan entre 1999 et 2001 (10 individus par an), et mis en enclos d'acclimatation en périphérie du site de lâcher (Cadi & Miquet 2000 ; Cadi *et al.* 2001). Ce site héberge par ailleurs, depuis 1996, 15 individus immatures issus d'un éleveur local (Nord-Isère) et suivis au plan zootechnique et éthologique (Cadi 1997 ; Discazeaux 1998 ; Duffour 1999). Ils y passent ainsi 8 mois en semi-liberté (aucune relation avec l'homme, proies naturelles), à l'abri des risques de prédation et d'erratismes. Recapturés par nasse et équipés d'émetteurs radio (fixés sur les écailles marginales), ils sont lâchés au printemps de l'année suivante. Ainsi 14 individus (10 originaires de Brenne, 3 issus de récupérations et un subadulte issu d'un élevage certifié) ont été lâchés en 2000 et 13 individus (10 originaires de Brenne et 3 issus de récupérations). Les 10 derniers individus capturés en Brenne doivent être relâchés au printemps 2002.

Ils font tous l'objet de suivis radio-téléométriques quotidiens, par triangulation à partir de points fixes dominants du site ; chaque pointage est intégré dans une base de données Access elle-même liée à un Système d'Information Géographique (Map Info 6.5). Ce suivi a trois objets : (1) une veille sécuritaire, face à l'inconnue relative aux réactions de divagation et dispersion synonymes de risque (pêche, route, capture, perte de contact des autres membres du groupe ...), (2) la détermination des domaines vitaux saisonniers, lieux de ponte et d'hibernation individuels, permettant par la suite d'évaluer l'utilisation et la qualité du milieu et les éventuelles adaptations à apporter quant à sa gestion ; et (3) l'étude fine éco-éthologique, sur la base d'une importante base de données et d'une cartographie fine de l'habitat.

IV - BILAN DE LA PREMIERE TRANCHE DE REINTRODUCTION

A - Établissement d'une "population fondatrice":

La quasi-totalité du groupe a passé toute l'année sur le site de réintroduction ; quelques femelles sont toutefois parties explorer le lac, dont une à 1,5 et une à 5 km du point de lâcher, cette dernière distance ayant été parcourue en 24 heures pour aboutir dans le port d'Aix-les-Bains où cet individu a passé tout l'été avant que le contact radio cesse (panne ou prélèvement de l'animal). Hormis cet individu, les autres "émigrants" sont tous revenus hiberner à l'intérieur du site de lâcher (Cadi *et al.* 2001 ; Lebboroni & Chelazzi 2000).

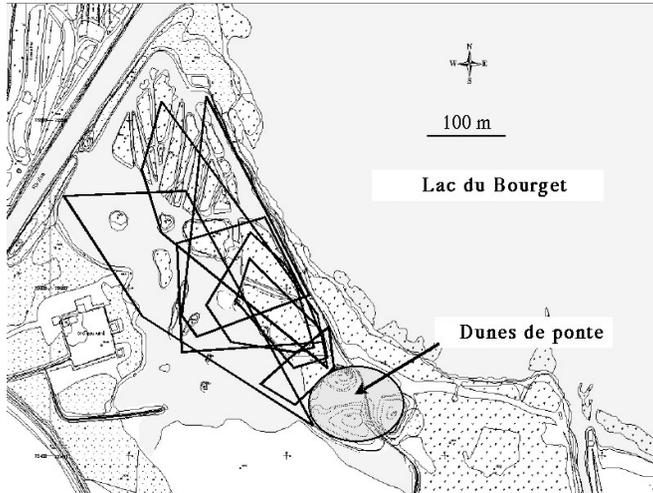
Ceci démontre à la fois l'entière connexion de l'étang au lac, la capacité d'exploration du littoral et peut être une certaine fidélisation au point de lâcher. Que cette fidélisation soit due à des facteurs écologiques (végétation, faible profondeur d'eau) ou éthologiques (comportement de groupe, recherche de partenaires sexuels), elle est un signe encourageant quant à la faisabilité de constituer une population fondatrice à partir d'individus adultes sauvages transposés en milieu inconnu.

Le suivi individuel de la condition des tortues (une capture annuelle avec relâcher immédiat) n'a pas montré de problème sanitaire particulier. Un individu (seul individu issu d'élevage du lot) a été retrouvé mort en Juillet 2001. Le contact a été perdu pour 6 individus en 2000, probablement à cause de l'arrêt prématuré des émetteurs (deux d'entre eux ont été retrouvés en 2001 sain et sauf, portant un émetteur arrêté). La perte de 5 individus est à déplorer en 2001 (soit 9 au total). Cet été, la mise en place de campagnes de capture doit permettre de récupérer une partie de ces animaux afin de leur retirer leur émetteur pour les mâles et de les équiper d'un nouvel appareil pour les femelles dont nous souhaitons suivre la ponte.

B - Utilisation du milieu :

Chaque individu utilise un espace bien défini centré sur les massifs de roselières (Lebboroni & Chelazzi, 1991). L'exemple de 6 domaines vitaux individuels est donné sur la figure 1. On note un recouvrement très important entre les domaines vitaux (60% en moyenne). Les parties de l'étang incluant chenaux profonds et îlots de roselière sont préférées. La sélection d'habitats particuliers, en cours d'étude, pourrait être liée à certains paramètres dont le poids relatif n'est pas encore cerné

Figure 1 : Domaines vitaux de 6 cistudes d'Europe suivies par radiopistage.
Figure 1: Home range of 6 radiotracked European pond turtles.



(température supérieure des eaux, meilleure insolation, disponibilités des ressources alimentaires, profondeur supérieure, comportement de groupe...).

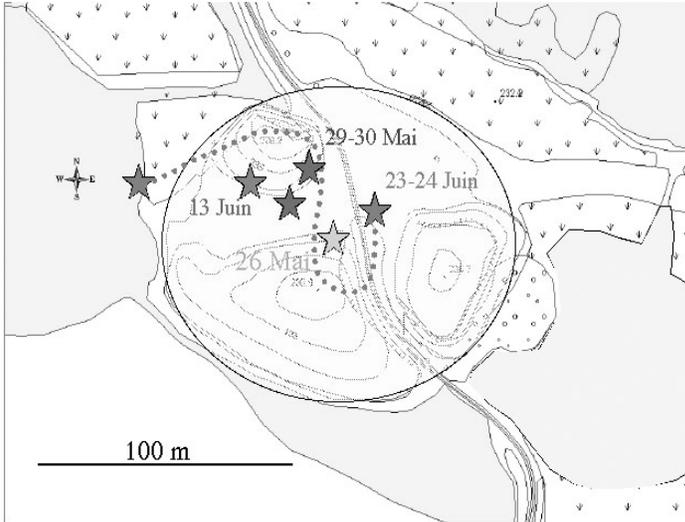
La mise en assec de l'étang (entre mi-août et mi-septembre) pour l'entretien des massifs de roselière, a donné lieu à un repli des animaux dans les quelques chenaux non vidangeables, mais aussi à plusieurs "excursions temporaires" dans les eaux du Lac du Bourget (environ 35 % des individus pour les deux années de suivi) comme observé par Servan (1989) et Naulleau (1991). Malgré ces déplacements, près de 90 % des individus ont hiberné à l'intérieur de l'étang des Aigrettes.

C - Reproduction :

Quatre femelles ont été observées en recherche de site de ponte en 2000 et trois en 2001. Seulement deux d'entre elles ont été observées entrain de creuser (fig. 2).

Figure 2 : Déplacements et site de ponte de 4 femelles cistude d'Europe en 2001 sur les dunes artificielles du site des Aigrettes. Les dates et les étoiles indiquent les moments et les localisations de chaque ponte.

Figure 2: Movements and spawning place of 4 European pond turtle(in 2001) on the artificial dunes of "les Aigrettes" pond. Dates and stars show when and where eggs were deposited.



Malheureusement, une des deux pontes a été prédatée dans l'heure, ne nous laissant pas le temps de poser une grille. L'autre s'est avérée vide : la cistude avait creusé le nid, l'avait rebouché, mais n'avait pas déposé ses œufs. Si le fait d'observer dès la première saison des femelles à la recherche de sites de ponte est encourageant, le succès de la reproduction à l'émergence n'a pas encore été évalué.

V. PERSPECTIVES

Le programme tel qu'approuvé par le CNPN et financé par l'Union Européenne s'achève en 2002, avec le lâcher du troisième lot de 10 géniteurs et une dernière saison de radiopistage intensif. À l'issue de ce programme, plusieurs axes de travail seront précisés :

1. Evaluation et perspective de poursuite du programme de réintroduction au lac du Bourget (succès de reproduction, renforcement du stock local, réflexion sur d'autres sites autour du lac).

2. Elaboration d'une charte de réintroduction de la cistude, fixant le cadres déontologique, scientifique et technique de la faisabilité de tels projets.

3. Proposition de mise en route d'une filière durable d'approvisionnement en cistudes par éclosion de pontes sauvages en collaboration avec l'Institut Jacques Monod, Pr. C. Pieau (pour partie relâchée sur le site de ponte et pour partie dédiée à des projets approuvés après grossissement en semi-liberté).

Ce travail de longue haleine, dont le succès ne se mesurera que dans quelques années, est un symbole fort pour la protection de la nature, tant cet animal à l'écologie complexe implique une grande attention sur les espaces où il vit. Outre son intérêt scientifique (mise en place des outils techniques, administratifs et zootechniques permettant le portage d'opérations de réintroduction de la cistude d'Europe par d'autres structures), il participe à l'ancrage des nombreuses procédures en cours d'application : le réseau Natura 2000 (Life Nature « Lac du Bourget »), le futur contrat de bassin versant du Lac du Bourget et la démarche de développement durable « Grand Lac ».

Remerciements - Les auteurs tiennent à remercier P. Joly (Université Claude Bernard Lyon 1), J. Servan (Museum National d'Histoire Naturelle), C. Pieau (Institut Jacques Monod), R. Quesada (association Lo Parvi), M. Cheylan (EPHE Montpellier) pour leur soutien et leurs conseils avisés. Nous remercions également A. Cohas, N. Van Lierde, D. Carel, A. Lormant et C. Ruban pour leur participation au monitoring des cistudes, et T. Culoma (Art Dental Design) pour la fixation des émetteurs.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Cadi A. 1997 - Réintroduction de la cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) : suivi de l'introduction d'un groupe d'individus en semi-liberté. Rapport CPNS, 38 p.

Cadi A. 2002 – Présentation des actions de protection de la cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) en Rhône-Alpes. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 103 : sous presse.

Cadi A. & Miquet A. 2000 - Plan de réintroduction de la Cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) au Lac du Bourget. Projet Life 99 NAT/F/006321, 31 p.

- Cadi A., Cohas A. & Miquet A. 2001 - Réintroduction de la cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) au Lac du Bourget : phase de suivi du premier lâcher expérimental. Projet Life 99 NAT/F/006321, 100 p.
- Discazeaux P. 1998 - Suivi éthologique d'un groupe de cistudes (*Emys orbicularis*) en semi-liberté, en vue de leur réintroduction au lac du Bourget. Rapport de Licence de biologie, Université de Rennes. Conservatoire du patrimoine naturel de la Savoie, 32 p.
- Dufour S. 1999 - Suivi de la réintroduction de la Cistude d'Europe, *Emys orbicularis*, dans le lac du Bourget. Conservatoire du patrimoine naturel de la Savoie ; Rapport de Maîtrise de Biologie, Lyon, 12 p.
- Lebboroni M. & Chelazzi G. 1991 - Activity patterns of *Emys orbicularis* L. (*Chelonia Emydidae*) in central Italy. *Ethol. Ecol. Evol.*, 3 : 257-268.
- Lebboroni M. & Chelazzi G. 2000 - Waterward orientation and homing after experimental displacement in the European Pond Turtles, *Emys orbicularis*. *Ethol., Ecol. & Evol.* 12 :83-88.
- Lecomte J., Bigan M. & Barre V. 1990 - Réintroductions et renforcements de populations en France. Compte-rendu du colloque de St Jean du Gard, 6-8 déc. 1988. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, suppl. 5 : 339-341.
- Lenk P., Fritz U., Joger U. & Wink M. 1999 - Mitochondrial phylogeography of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus 1758). *Mol. Ecol.* 8 : 1911-1922.
- Miquet A. 1994 - Projet de réintroduction de la cistude d'Europe *Emys orbicularis* au lac du Bourget (Savoie). 38 p.
- Naulleau G. 1991 - Adaptations écologiques d'une population de cistudes (*Emys orbicularis* L.) (Reptilia, Chelonii) aux grandes variations de niveau d'eau et à l'assèchement naturel du milieu aquatique fréquenté. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 58 : 11-19.
- Servan J. 1989 - Usage particulier et traditionnel des étangs: impact de la mise en assec d'un an sur une population de cistudes. Rapport SRETIE, 13 p.

Manuscrit accepté le 20 juin 2002

**Influence de facteurs environnementaux sur la
reproduction de *Rana dalmatina* (Anura, Ranidae) :
implications pour sa conservation.**

par

David Lesbarrères & Thierry Lodé

*Laboratoire d'Écologie Animale, Université d'Angers,
2, bd Lavoisier - 49045 ANGERS, France
david.lesbarreres@sciences.univ-angers.fr*

Résumé - Dans l'Ouest de la France (Maine et Loire), la Grenouille agile (*Rana dalmatina*) fréquente deux types de milieux, bocager et forestier. Une étude comparative nous a permis de mettre en évidence les facteurs environnementaux qui influencent quantitativement sa reproduction dans ces deux habitats. Ainsi, la masse des pontes est quasiment 2 fois supérieure dans les mares de forêt que dans les mares de bocage. Il en est de même pour le nombre moyen d'œufs par ponte (1,3 fois supérieur en forêt) et pour la masse moyenne d'un œuf (1,7 fois supérieure en forêt). Ainsi, différentes stratégies de reproduction ont été mises en place suivant le type d'habitat. Le milieu bocager semble le plus favorable à l'installation de grandes populations de *Rana dalmatina* mais les populations forestières, plus restreintes, présentent des pontes dont les caractéristiques sont adaptées aux conditions environnementales de ce milieu (végétation, prédation ...). Cette étude sur les stratégies de reproduction de la Grenouille agile nous a permis d'envisager des mesures conservatoires adaptées dans le cadre d'un projet autoroutier.

Mots-clés : Reproduction, *Rana dalmatina*, pontes, prairie, forêt, facteurs environnementaux

Summary - Environmental influence on the reproduction of *Rana dalmatina* (Anura, Ranidae): implications for conservation. In the West of France (Maine & Loire), Agile frog (*Rana dalmatina*) attends two types of habitats, meadows and forest. A comparative study was conducted to highlight the environmental factors which quantitatively influence its reproduction in these two habitats. The mass of the clutches is almost 2 times higher in the ponds of forest than in the ponds of meadows. Same results were obtained for the average number of eggs per laying (1,3 times higher in forest) and for the average mass of one egg (1,7 times higher in forest). Thus, various strategies of reproduction were observed according to the type of habitat. Woodlands seem most favorable to the installation of large populations of *Rana dalmatina* but the forest populations, more restricted, present clutches whose characteristics are adapted to the environmental conditions of this habitat (vegetation, predation ...). This study on reproduction

strategies of Agile frog enabled us to consider the adapted conservation measures within the framework of a motorway project.

Key-words: Reproduction, *Rana dalmatina*, clutches, meadow, forest, environmental factors

I. INTRODUCTION

Certaines variations de l'environnement peuvent entraîner des perturbations au niveau de la reproduction. Les Amphibiens sont particulièrement sensibles aux modifications de leur habitat et sont de bons modèles biologiques dans l'étude des relations entre l'habitat et la reproduction (Joly *et al.* 2001). Ainsi, dans les lacs oligotrophes du Laurentien (Canada), la structure de la ripisylve de l'habitat est déterminante pour la reproduction de *Rana catesbeiana*, *Rana septentrionalis* et *Rana clamitans melanota* (Courtois *et al.* 1995). Chez les Grenouilles brunes, les études sur *Rana temporaria* (Stribosch 1979; Beebe 1985; Loman 1988; Marnell 1998; Stumpel & van der Voet 1998; Miaud *et al.* 1999) révèlent l'importance de facteurs environnementaux tels que la végétation, l'ensoleillement et le type de substrat. De même, chez *Rana sylvatica*, la dimension de la mare est un facteur qui influence significativement la reproduction en augmentant la surface disponible (Bellis 1962). Il a également été montré que le pH était un élément déterminant dans le choix du lieu de reproduction et que suivant les espèces, la tolérance était plus ou moins élevée (Andrén *et al.* 1989). Enfin, l'ensoleillement est également un facteur qui agit à la fois dans le déclenchement et la régulation de la reproduction. En effet, la stimulation du chant et le développement des têtards peuvent être dépendants de l'ensoleillement de la mare (Percsy 1994).

La Grenouille agile, *Rana dalmatina*, vit aussi bien en forêt qu'en prairie et ne gagne la mare que pour la reproduction. La période de reproduction s'étale dans l'ouest de la France de la mi-janvier à la fin mars, ce qui en fait un Amphibien très précoce dans cette région. Les mâles sont particulièrement territoriaux et chantent sur une surface d'environ 1 m² (Geisselmann *et al.* 1971), ce qui fait de ce comportement un facteur important pour cette espèce lors de la reproduction. Le choix de l'habitat, notamment en fonction des différents facteurs proposés, pourrait être à l'origine de la répartition des populations de *Rana dalmatina*.

Dans deux habitats distincts, bocage et forêt, nous nous sommes donc intéressés à quatre paramètres physiques pour évaluer leur influence sur certaines caractéristiques de la reproduction de *Rana dalmatina*. Ces paramètres sont la taille de la mare, sa pente, son pH et son ensoleillement relatif. Leur influence a été étudiée sur des éléments quantitatifs de la reproduction tels que le nombre de pontes par mare, la masse moyenne d'une ponte, le nombre moyen d'œufs par ponte et enfin le poids moyen d'un œuf. Ces caractéristiques de la reproduction ont été choisies afin de déterminer des stratégies de reproduction différentes chez cette espèce. Enfin, cette étude de mares typiques pour la reproduction de la Grenouille agile a également été conduite pour mieux connaître et favoriser la réalisation de mares de substitution dans le cadre de mesures compensatoires. Cela permet ainsi d'envisager une conservation de l'espèce qui soit applicable aux différents habitats qu'elle occupe.

II. MATERIELS & METHODES

A. Paramètres environnementaux

Deux milieux ont été comparés : la prairie et la forêt, environnements où l'on trouve des populations de *Rana dalmatina*. Les mares 1 à 4 sont issues de prairies aux abords de Saint Clément-de-la-place (N 47°30' / W 0°45', Maine & Loire) alors que les mares 5 à 8 sont situées dans la forêt de Longuenée (N 47°35' / W 0°45', Maine & Loire).

Les paramètres environnementaux sont la surface aquatique, mesurée à la même période pour toutes les mares pour limiter le biais lié aux précipitations, la pente des berges, mesurée en prenant la profondeur à la verticale des pontes grâce à une corde lestée ainsi que leur distance par rapport au rivage, le pH (pH-mètre HANNA - woonsocket RI 02895 ; résolution : 0,1 pH ; précision : $\pm 0,1$ pH) mesuré à chaque fois qu'une ponte était échantillonnée, soit entre 2 et 25 fois par mare et enfin, l'ensoleillement estimé en calculant la surface relative de la mare (pourcentage) qui était ensoleillée toute la journée. Les différences ont été testées avec le test U de Mann-Whitney.

B. Reproduction

Pour chaque mare, le nombre de pontes, la masse de celles-ci, le nombre d'œufs par ponte et le poids moyen d'un œuf ont été mesurés. Chaque ponte observée a été égouttée et pesée avec une balance

électronique (précision = 1 g). Un échantillon a été alors rapporté au laboratoire pour déterminer sa masse avec une balance de précision (Sartorius 2254 ; précision = 0,01 g). En comptant le nombre d'œufs de l'échantillon, il était possible de déterminer le nombre total d'œufs de la ponte ainsi que la masse moyenne d'un seul œuf.

Durant la période du 24 janvier au 15 mars 2000, où les températures sont restées comparables, 92 pontes ont été échantillonnées, à chaque fois le soir même ou le lendemain de leur dépôt, afin de limiter le biais sur la masse des pontes, lié à la conductivité de l'eau à travers la gangue des œufs. Les différences ont été testées avec le test *t* de Welch pour l'ensemble des données ou le test U de Mann-Whitney dans le cas de données moyennées.

III. RESULTATS

A. Caractéristiques de l'environnement

En milieu bocager, les 4 mares étaient situées dans un champ non-pâturé à proximité de fossés et de haies. Les pentes douces représentaient au moins 1/3 du périmètre des mares et la mare 3 présentait une pente douce sur la totalité de son périmètre. Les superficies des mares étudiées étaient variables, de 82 m² (mare 1) à 880 m² (mare 4). Le pH de l'eau était légèrement basique avec une moyenne de 7,6 et l'ensoleillement était très élevé pour les mares 2, 3 et 4 (> 90 %). La majorité du couvert végétal est constituée de plantes basses herbacées. Joncs, iris et phragmites étaient également très présents.

En milieu forestier, les mares étaient également toutes à proximité ou en contact d'un fossé. Suivant les parcelles où les mares étaient localisées, on a retrouvé soit une végétation à dominante de Pins maritimes ou à dominante de Chênes pédonculés. La plupart des mares étaient issues de

l'exploitation par creusement, elles présentaient donc des pentes fortes. Les mares étudiées étaient également de taille variable. Le pH quant à lui était légèrement acide (moyenne de 6,5). L'ensoleillement était plutôt faible (<60%) sur l'ensemble des sites compte tenu du couvert végétal. La végétation au contact de l'eau était principalement constituée de ronces et de branchages.

Ainsi, les principales caractéristiques physiques des milieux de reproduction de la Grenouille agile sont significativement différentes, que

ce soit pour la surface moyenne de la mare, sa pente, son pH ou encore son ensoleillement (tableau I).

B. Caractéristiques de la reproduction

Suivant le milieu étudié, les paramètres de la reproduction présentent des différences (tableau II). Tout d'abord, la masse des pontes est presque 2 fois plus élevée en milieu forestier qu'en bocage avec des masses respectives de 404,7 g et de 217,8 g ($t_{\text{Welch}} = 3,78$; ddl = 19, $p = 0,001$). De même, le nombre d'œufs par ponte en forêt est supérieur au nombre d'œufs par ponte en milieu bocager. En effet, en bocage la moyenne atteint 541,4 œufs par ponte contre 687 œufs par ponte en forêt ($t_{\text{Welch}} = 2,55$; ddl = 24, $p = 0,017$). La masse moyenne d'un œuf était également supérieure en forêt où elle atteint une valeur de 675,8 mg contre 403,2 mg en milieu bocager ($t_{\text{Welch}} = 8,81$; ddl = 28, $p < 0,0001$).

Tableau I : Caractéristiques physiques des mares de prairie (n = 4) et de forêt (n = 4) où se reproduit la Grenouille agile.

Table I: Physical characteristics of grassland (n = 4) and forest (n = 4) ponds where spawns of *R. dalmatina* were observed.

		Surface (m ²)	Pente moyenne (%)	pH	Ensoleillement (%)
Mares de prairie	Moyenne	504,5	24,5	7,6	91,25
	Ecart type	383,2	24,3	0,3	14,4
Mares de forêt	Moyenne	58	86	6,5	37,5
	Ecart type	60,1	12,2	0,6	26,3
Différence		P = 0,05	P = 0,029	P = 0,029	P = 0,029

Il existe une relation entre les données quantitatives de la reproduction et certains paramètres physiques du milieu. Le nombre de pontes était d'autant plus grand que la surface de la mare était étendue ($r_{\text{Pearson}} = 0,75$; $p = 0,031$; 56,7 % de la variance expliquée ; fig. 1) et le nombre de pontes était plus important en prairie qu'en forêt ($U_{\text{Mann-Whitney}} = 6$; ddl = 3, $p = 0,029$).

Tableau II : Caractéristiques de la reproduction de *Rana dalmatina* en fonction du milieu (n = 73 pontes en prairie et n = 19 pontes en forêt).

Table II: Spawning characteristics of *R. dalmatina* in grassland (n = 73 spawns) and forest (n = 19 spawns) ponds.

		Nombre de pontes	Masse des pontes (g)	Nombre d'œufs / ponte	Masse d'un œuf (mg)
Mares de prairie	Moyenne	44,8	217,8	541,4	403,2
	Ecart type	37,4	89,2	183,8	120,4
Mares de forêt	Moyenne	6	404,7	687	675,8
	Ecart type	4,8	205	223,5	116,6
Différence		P = 0,029	P = 0,001	P = 0,017	P < 0,0001

Mais, la densité de pontes dans chaque mare n'est pas sensiblement différente en prairie et en forêt ($U_{\text{Mann-Whitney}} = 6$; ddl = 3, $p = 0,686$) mettant donc bien en évidence un effet de la taille du site. A l'opposé, l'ensoleillement est fortement corrélé avec la masse des pontes ($r_{\text{Pearson}} = -0,847$; $p = 0,008$; 71,82 % de la variance expliquée; fig. 2) et avec le nombre d'œufs ($r_{\text{Pearson}} = -0,78$; $p = 0,021$; 61,5 % de la variance expliquée). Enfin, si la palette globale du pH s'étend de 6 à 8, les mares forestières sont significativement plus acides que les mares de prairie ($U_{\text{Mann-Whitney}} = 0$; ddl = 3, $p = 0,029$).

IV. DISCUSSION

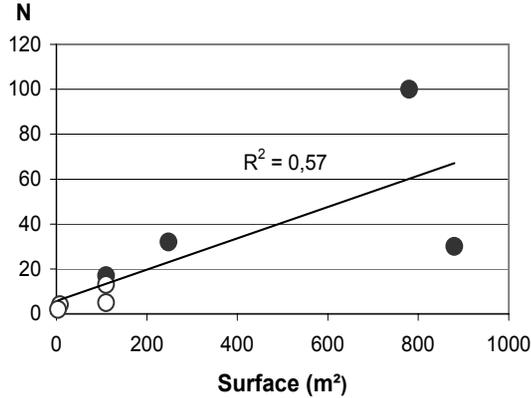
Les résultats ont montré que la reproduction de *Rana dalmatina* différait entre le milieu forestier et le milieu bocager. Ainsi, un effet taille du site a été observé (Holomuzki 1997), à savoir un nombre de pontes plus important sur une mare plus grande.

Les différences observées entre les deux milieux tiennent principalement dans l'acidité et la pente de la mare. Les pontes de *Rana dalmatina* semblent être affectées par ces différences. Si le pH est un facteur qui joue un rôle dans la sélection de l'habitat (Harris *et al.* 1998), la palette de pH tolérée par *Rana dalmatina*, ici de 6 à 8 semble plus grande que chez d'autres Amphibiens. En effet, chez *Hyla cinerea*, un pH acide (4,5) influence la croissance et la métamorphose des têtards, inhibant leur développement (Jung & Jagoe 1995). Mais, le pH ne peut être pris seul et

doit être analysé conjointement à la présence d'éléments chimiques, notamment pour ce qui est du choix du site et du développement des têtards (Strijbosch 1979; Marnell 1998). Le pH peut également être indirectement lié à la prédation exercée sur les pontes.

Figure 1 : Nombre de pontes des mares de prairie (●) et de forêt (○) en fonction de la surface (n = 8).

Figure 1: Number of ponds in grassland (●) and forest (○) as a function of their surface (n = 8)



Dans les mares étudiées se trouvent de fortes populations de Tritons palmés (*Triturus helveticus*), vivant particulièrement en milieu acide (Henrikson 1990) et de nombreux individus ont été observés au sein même des pontes de Grenouille agile. Or, cette espèce exerce une prédation sur les œufs, embryons et têtards d'Amphibiens (Henrikson 1990 ; Marnell 1998) et il est possible, même si cela reste à prouver, que cette prédation puisse influencer le nombre de pontes. La différence significative observée entre le nombre d'œufs par ponte dans les deux milieux pourrait alors correspondre également à une adaptation à la forte pression de prédation qu'exerce le Triton palmé (Anholt & Welt 1995).

D'autres hypothèses peuvent être avancées sur la sélection de l'habitat par *Rana dalmatina*. Ainsi, une pente douce favorise l'implantation des joncs et herbacées et sur une pente abrupte, l'absence de ces végétaux est

compensée par la présence de branchages et de ronces sur la berge. Les œufs sont plus légers en milieu bocager, là où les pentes permettent le développement d'une végétation plutôt herbacée. Ceci est probablement dû au fait que cette végétation constitue un point d'accrochage des pontes relativement fragiles. Les pontes de milieu forestier sont accrochées principalement sur des supports rigides, tels que ronces et branchages, ce qui expliquerait que leur poids puisse être plus élevé. De même, un fort ensoleillement semble favoriser la présence de *Rana dalmatina* puisque les observations ont révélé une forte variation des effectifs, le milieu bocager plus ouvert présentant des populations plus importantes. L'ensoleillement peut en effet accélérer le développement des embryons par réchauffement de l'eau (Percsy 1994) et stimuler le chant en augmentant le réchauffement du site (Schneider *et al.* 1988). En revanche, les œufs sont plus gros dans les mares forestières. Cela peut être dû à un ensoleillement plus faible, nécessitant un investissement maternel plus fort pour palier à cette carence. L'habitat pourrait donc avoir une influence sur ce trait relatif à l'investissement maternel, comme cela a été noté chez *Rana temporaria* (Loman 1999). De plus, chez la Grenouille rousse, il semble que les grosses femelles soient plus inféodées aux milieux boisés (Joly 1991), ce qui pourrait également être une explication à la taille plus conséquente des œufs forestiers. Mais cette hypothèse reste encore à vérifier car si le lien entre la taille de la femelle et la taille de la ponte est envisageable, la taille des œufs n'a pas encore été démontrée comme corrélée à la taille de la femelle.

Implications pour la conservation : Un ensoleillement modérément élevé et une pente faible entraînant l'implantation d'une végétation herbacée sont les paramètres favorisant l'installation d'une population reproductrice. C'est pourquoi, dans le cadre d'un projet de conservation, huit mares de substitution ont été réalisées selon ces critères et sont suivies pour valider les hypothèses (Lesbarrères & Lodé 2000). Elles donnent jusqu'à présent des résultats intéressants (Lesbarrères 2001). Très affectée la première année, la reproduction de *Rana dalmatina* s'est améliorée quantitativement avec plus de pontes dans chaque mare et plus de mares abritant une population reproductrice. De telles études sont nécessaires pour adapter les réalités de la conservation aux exigences des espèces (Meffe & Carroll 1997).

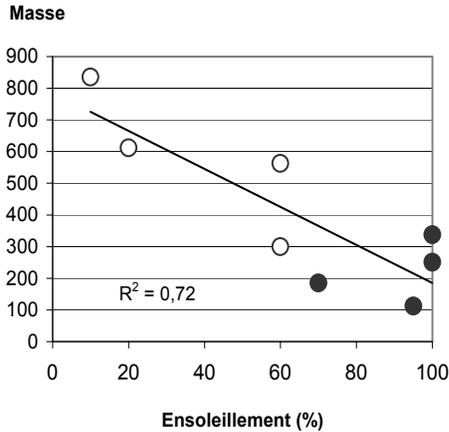


Figure 2 : Masse (g) des pontes des mares de prairie () et de forêt (o) en fonction de l'ensoleillement (n = 8).

Figure 2: Mass (g) of spawns in grassland () and forest (o) as a function of relative amount of sunshine (n = 8).

Mais beaucoup de travaux restent à mener quant à la reproduction des Amphibiens afin de proposer des mesures de conservation qui puissent prendre en compte à la fois les facteurs spécifiques et environnementaux.

Remerciements - Nous tenons à remercier plus particulièrement Stéphanie Mareau & Romain Criou qui ont participé à cette étude.

V. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Andrén C., Mårdén M. & Nilson G. 1989 - Tolerance to low pH in a population of moor frogs, *Rana arvalis*, from an acid and a neutral environment: a possible case of rapid evolutionary response to acidification. *Oikos*, 56 : 215-233.

Anholt B.R. & Welt E.E. 1995 - Interaction between food availability and predation mortality mediated by adaptative behavior. *Ecology*, 76(7) : 2230-2234.

- Beebee J.C. 1985 - Discriminant analysis of Amphibian habitat determinants in South-East England. *Amphibia-Reptilia*, 6 : 35-43.
- Bellis E.D. 1962 - The influence of humidity on wood frog activity. *The American midland Naturalist*, 68(1) : 139-148.
- Courtois D., Leclair R.J., Lacasse S. & Magnan P. 1995 - Habitats préférentiels d'amphibiens ranidés dans les lacs oligotrophes du Bouclier laurentien, Québec. *Canadian Journal of Zoology*, 73 : 1744-1753.
- Geisselmann B., Flindt R. & Hemmer H. 1971 - Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten *Rana temporaria* L. und *Rana dalmatina* Bonaparte. *Zoologisches Jahrbucher Systematik*, 98 : 521-568.
- Harris M.L., Bishop C.A., Struger J., Van Den Heuvel M.R., Van Der Kraak G.J., Dixon D.G., Ripley B. & Bogart J.P. 1998 - The functional integrity of northern leopard frog (*Rana pipiens*) and green frog (*Rana clamitans*) populations in orchard wetlands. I. Genetics, physiology, and biochemistry of breeding adults and young-of-the-year. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 17(7) : 1338-1350.
- Henrikson B.I. 1990 - Predation on amphibian eggs and tadpoles by common predators in acidified lakes. *Holarctic Ecology*, 13 : 201-206.
- Holomuzki J.R. 1997 - Habitat-specific life-histories and foraging by stream-dwelling american toads. *Herpetologica*, 53(4) : 445-453.
- Joly P. 1991 - Variation in size and fecundity between neighbouring populations in the common frog, *Rana temporaria*. *Alytes*, 9 : 79-88.
- Joly P., Miaud C., Lehmann A. & Grolet O. 2001 - Matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation Biology*, 15(1) : 239-248.
- Jung E.R. & Jagoe C.H. 1995 - Effects of low pH and aluminum on body size, swimming performance, and susceptibility to predation of green tree frog (*Hyla cinerea*) tadpoles. *Canadian Journal of Zoology*, 73 : 2171-2183.
- Lesbarrères D. 2001 - Structuration, flux génétiques et biologie de la reproduction des populations de Grenouilles agiles, *Rana dalmatina*, dans l'Ouest de la France : applications à la conservation. Thèse de Doctorat, Laboratoire d'Écologie Animale, Université d'Angers.
- Lesbarrères D. & Lodé T. 2000 - La conservation des amphibiens: exemple d'aménagements autoroutiers. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France*, 22(1) : 37-48.
- Loman J. 1988 - Breeding by *Rana temporaria*; the importance of pond size isolation. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, 64 : 113-115.

- Loman J. 1999 - Early metamorphosis in common frog *Rana temporaria* at risk of drying: an experimental demonstration. *Amphibia-Reptilia*, 20 : 421-430.
- Marnell F. 1998 - Discriminant analysis of the terrestrial and aquatic habitat determinants of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) and the common frog (*Rana temporaria*) in Ireland. *Journal of Zoology of London*, 244 : 1-6.
- Meffe G. & Carroll C.R. 1997 - Principles of Conservation Ecology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Miaud C., Guyétant R. & Elmberg J. 1999 - Variations in life-history traits in the common frog *Rana temporaria* (Amphibia: Anura): a literature review and new data from the French Alps. *Journal of Zoology of London*, 249 : 61-73.
- Percsy C. 1994 - A propos des migrations de batraciens. *Les cahiers des Réserves Naturelles. RNOB*, 7 : 109-114.
- Schneider H., Sofianidou T.S. & Kyriakopoulou-Sklavounou P. 1988 - Calling behavior and calls of *Rana dalmatina* (Anura, Ranidae) in Greece. *Zoologisches Jahrbucher Physiologie*, 92 : 231-243.
- Strijbosch H. 1979 - Habitat selection of amphibians during their aquatic phase. *Oikos*, 33 : 363-372.
- Stumpel A.H.P. & van der Voet H. 1998 - Characterizing the suitability of new ponds for amphibians. *Amphibia-Reptilia*, 19 : 125-142.

Manuscrit accepté le 24 juin 2002

Diplômes et thèses soutenues

Christophe EGGERT, 2000 – Le déclin du pelobate brun (*Pelobates fuscus*, amphibien anoure) : Apport de la phylogéographie et de la dynamique de population à sa compréhension. Implications pour sa conservation.

Le Pelobate brun, *Pelobates fuscus* est une espèce européenne d'amphibien dont le déclin récent est aujourd'hui avéré. Dans la partie ouest de son aire de répartition un recul important de l'espèce est observé depuis un siècle et dans la partie nord-ouest le déclin actuel des populations est bien documenté. Une analyse de la diversité génétique réalisée par séquençage d'une portion de 702 nucléotides du cytochrome *b* (ADN mitochondrial) nous a permis de différencier 21 haplotypes, répartis en 3 groupes arbitraires. Deux groupes sont trouvés uniquement dans les anciennes zones refuges des Balkans et en Autriche. Un troisième groupe est très peu polymorphe (1 seul nucléotide polymorphe) et fortement structuré géographiquement : il est trouvé uniquement dans la zone nord et ouest de l'aire d'échantillonnage, c'est à dire dans la zone à fort déclin des populations. Une expansion rapide de l'espèce vers le nord à partir des zones refuges au cours de la période froide du Dryas est supposée. En effet, à cette période correspond une forte régression de la couverture forestière en Europe centrale à l'avantage de la steppe-toundra. Un sol sableux (loess) y est également très présent. Une préférence des individus pour ce type de milieu est montrée dans cette étude à l'aide d'un suivi radiotéléométrique des animaux et à l'aide de pigments fluorescents qui permettent un suivi des déplacements "pas à pas". La colonisation de mares nouvellement créées est observé dans une population de l'Est de la France. L'âge individuel est estimé à l'aide de la méthode squelettochronologique (lignes d'arrêts de croissance –LAC- osseuses hivernales visibles). A partir des LAC observées sur des sections de phalanges, une estimation par rétro-calcul de la taille après métamorphose est possible. Il s'avère que les structures d'âge des individus colonisant les nouvelles mares ne diffèrent pas de celles des "sédentaires". Par contre des différences de tailles entre "colons" et "sédentaires" sont observées : il semble qu'une petite taille à la métamorphose ou chez les jeunes adultes diminue la phylopatricité au site de naissance. Ces résultats sont discutés en rapport avec les fortes variations de tailles à la métamorphose observées en relation avec les densités de têtards et en rapport avec les variations temporelles et spatiales de fitness dans un environnement instable. Puis une réflexion est menée sur le sex-ratio dans les populations. Une modélisation mathématique du sex-ratio en fonction de la différence intersexuelle d'âge de première reproduction et les taux de survie adulte permet d'expliquer les biais de sex-ratio généralement observés dans les sites de reproductions chez les amphibiens. Une synthèse bibliographique sur le déterminisme du sexe chez les amphibiens nous a permis de souligner le peu de connaissance actuelle sur le sujet. Une détermination environnementale du sexe est possible dans ce groupe. Elle peut être liée aux températures d'élevage comme à d'autres paramètres physico-chimiques du milieu. Bien que considérée plutôt comme un phénomène de laboratoire, nous pensons que la réversion sexuelle en milieu naturel est probablement plus fréquente que supposée jusqu'à présent. Nous présentons une structure d'âge de population de Pelobates bruns où un tel phénomène peut être suspecté. Diplôme de Doctorat de l'Université de Savoie, UMR CNRS 5553 Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude, 73 376 Le Bourget du Lac, sous la direction du Pr. R. Guyétant.

Résumé communiqué par l'auteur

Jean-Christophe de MASSARY, 2002 - Effets de la fragmentation de l'habitat sur les peuplements et les populations de Lézards terrestres en forêt tropicale : l'exemple du barrage de Petit Saut en Guyane française.

A environ 7100 km de Paris, la Guyane française, département français d'outre-mer situé dans l'Est amazonien, offre un vaste territoire (91000 km²), couvert à 91 % d'une forêt tropicale luxuriante, dont il faut souligner le bon état général. En effet, elle reste faiblement peuplée (1,6 habitants/km²) et peu aménagée. De ce fait, plus qu'ailleurs, l'installation de nouvelles grosses infrastructures passe par la destruction d'habitats encore vierges. Ainsi, la récente construction du barrage de Petit Saut, sur le cours du fleuve Sinnamary, a-t-elle entraîné l'inondation de 365 km² de forêt tropicale de basse altitude. Se faisant, la forêt s'est trouvée fragmentée en une multitude d'îles et îlots de tailles et de formes variables. Consciente du préjudice subi par la nature, l'entreprise EDF a financé, dans le cadre d'une convention passée avec le Muséum National d'Histoire Naturelle (GP 7531), un programme de recherches destiné au suivi des Vertébrés en milieu fragmenté, sur la zone d'inondation du barrage. Ainsi, peu après la fin de la mise en eau du lac du barrage (juin 1995), une étude, entre autres, a été menée sur une période de trois ans, afin de mesurer les effets de la fragmentation de l'habitat sur les peuplements et les populations de Lézards terrestres. Ces derniers ont été échantillonnés grâce à des quadrats de pièges à pot. L'abondance relative, la richesse spécifique, la diversité spécifique, les proportions d'individus par sexe et par classe d'âge (juvéniles, subadultes et adultes) ont été mesurées sur deux sites de terre ferme, deux îles (38 et 40 ha) et quatre îlots (< 1 ha).

Des différences inter-sites (analyses transversales) et intra-sites (analyses longitudinales) ont été mises en évidence : certains résultats relèvent de phénomènes indépendants de la fragmentation de l'habitat (biais méthodologiques, évolutions stochastique des sites, variations saisonnières, effet El Niño, effet site), tandis que d'autres, au contraire, sont interprétables au regard d'effets et de phénomènes connus relevant de la fragmentation de l'habitat et de la biogéographie insulaire (effets de lisière, effet aléatoire d'isolement / relâchement faunique, compensation de densité).

L'étude de quatre facteurs environnementaux (physionomie des sites, microclimats, prédateurs et ressources alimentaires) et la connaissance de l'histoire naturelle des espèces de Lézards présentes en Guyane, a permis d'apporter des explications quant à l'ensemble des résultats obtenus. Les profils écologiques des espèces les plus sensibles à la fragmentation de l'habitat ont été comparés avec ceux des espèces les moins sensibles, afin d'en tirer des enseignements utiles à la conservation des Lézards en Guyane, ou à une plus large échelle, en Amazonie.

Enfin, l'accent est mis sur la nécessité d'une bonne connaissance de la systématique, de la biogéographie et de l'éco-éthologie des espèces, afin d'assurer leur conservation à long terme, dans un paysage appelé à être de plus en plus fragmenté, suite à l'implantation de l'homme et à ses activités.

Diplôme de Doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens) 25, rue Cuvier, 75005 Paris, France, Directeur M. Ivan Ineich.

Résumé communiqué par l'auteur