
Etude de l'attractivité des tas de foins issus de la fauche des réserves naturelles comme pondoir pour la couleuvre à collier (*Natrix helvetica* Lacépède 1789)

Auteur : Claes, Nils

Promoteur(s) : Graitson, Eric; Dufrêne, Marc

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

Année académique : 2023-2024

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/21595>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

Etude de l'attractivité des tas de foins issus de la fauche des réserves naturelles comme pondoir pour la couleuvre à collier
(Natrix helvetica Lacépède 1789)

Etudiant : Nils Claes

Promoteurs : Eric Graitson & Marc Dufrene

**TRAVAIL DE FIN D'ETUDES PRESENTE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE
MASTER BIOINGENIEUR EN GESTION DE FORETS ET DES ESPACES NATURELS**

Année Académique 2023 - 2024

© Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

Etude de l'attractivité des tas de foins issus de la fauche des réserves naturelles comme pondoir pour la couleuvre à collier
(Natrix helvetica Lacépède 1789)

Etudiant : Nils Claes

Promoteurs : Eric Graitson & Marc Dufrene

**TRAVAIL DE FIN D'ETUDES PRESENTE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE
MASTER BIOINGENIEUR EN GESTION DE FORETS ET DES ESPACES NATURELS**

Année Académique 2023 - 2024

Remerciements

Tout d'abord un énorme merci à William sans qui les données de ce TFE seraient encore plus lacunaires. Merci pour ta si précieuse aide, ton accompagnement lors des prospections et de la fouille des tas, pour nos échanges sur divers sujets et pour ta motivation et ton sens de l'observation.

Je remercie également chaleureusement Eric, merci pour ton encadrement et ton suivi irréprochable, pour tous les conseils que tu nous as donné sans lesquels ce travail ne serait pas ce qu'il est et pour le partage de tes connaissances sur les reptiles et sur la nature en général.

Un très grand merci également à Didier pour les journées passées avec nous pour la pose des plaques, sa collaboration dans la recharge des tas et son partage de savoir naturaliste.

Merci à Thomas Duchesne pour ses précieux conseils pour la partie statistique et pour les journées de terrains passées avec nous.

Merci à Mathieu Bufkens pour son partage d'expérience sur les pondoirs artificiels et l'utilisation des sites de pontes par la couleuvre.

Je tiens aussi à remercier Martin, Valentin, Fabien et Christian pour les journées de prospection qu'ils ont passé avec nous pendant la période de ponte, Olivier Lourdais pour le prêt des loggers thermiques, Marc Dufrene pour le temps qu'il m'a accordé et ses conseils, Gauthier Deschamps pour la cartographie des UG.

Merci aussi à Natagora pour tous les efforts faits pour réserver notre belle nature et pour m'avoir offert un si beau cadre de travail pendant ces derniers mois et permis d'observer toutes ces espèces.

Bien évidemment, merci Anaëlle pour ton soutien moral, ton aide et tes conseils. Merci également à ma maman pour avoir fait mon taxi de si nombreuses fois.

En revanche, je ne remercie pas BP, Shell et TotalEnergies et al. pour le réchauffement climatique, qui a provoqué la météo désastreuse de ce printemps et début d'été et rendu l'acquisition de données compliquée.

Résumé

Ce travail porte sur l'étude de tas de produit de fauche utilisés comme pondoir par couleuvre helvétique (*Natrix helvetica*) dans des prairies de fauche humide de huit réserves naturelles agréées gérées par Natagora en Ardenne. Pour être utilisés par les couleuvres helvétiques, les sites de pontes doivent contenir de la matière organique en décomposition afin de maintenir en permanence l'environnement d'incubation plus chaud que l'extérieur. Les caractéristiques des sites de pontes influencent grandement la survie des juvéniles issus des œufs et la dynamique des populations. En plus de l'étude des sites de pontes, un échantillonnage par capture marquage recapture a été réalisé afin de connaître l'effectif des populations.

Au total 55 sites de ponte potentiels ont été décompactés à la fourche pour y chercher la présence de reste de coquilles d'œufs de l'année précédente. Afin de déterminer quelle méthode est la plus judicieuse à utiliser pour la construction des pondoirs, et quelle est la fréquence de recharge idéale, des sondes thermiques ont été placées dans 28 pondoirs. Quatre de ces tas équipés de sondes ont été rechargés en foin lors de la fauche afin de déterminer si cela pouvait avoir une incidence létale sur les œufs en cours d'incubation. Un total de 335 plaques à reptiles ont également été déployées sur l'ensemble des réserves faciliter la détection des couleuvres. Entre cinq et quinze passages ont été réalisés sur chaque site afin d'assurer un maximum de captures.

Deux sites de pontes utilisés au cours de l'année 2023 ont été découverts et un utilisé au cours de cette année. Les analyses ont conclu que les sites les plus attractifs pour les couleuvres devaient être volumineux, composés majoritairement de foin, exposés au sud, sur une lisière forestière et rechargés en produit frais chaque année.

En plus de ces résultats, des couleuvres helvétiques ont été découvertes sur huit des onze sites couverts par cette étude, et cinq de ceux-ci comprenaient au moins dix captures et au minimum une recapture. Les estimations obtenues ne sont pour la majorité pas fiable en raison du trop faible taux de recapture.

Abstract

The aim of this work is to study the use of mowing product piles used as oviposition sites by the grass snake (*Natrix Helvetica*) on humid meadows in eight natural reserve managed by Natagora in the biogeographic region of Ardenne. In order to be used by grass snakes, those piles needs to contain decomposing organic matter to maintain an incubation environment significantly hotter than the outside. The characteristics of oviposition sites can sorely influence the fitness of the hatchlings and the dynamics of populations. In addition of this study, an capture mark recapture sampling was also done to know the population of the natural reserves.

A total of 55 potential oviposition sites have been searched using forks to check for eggshell remains from last year's breeding season. In order to define which method is the best to set up artificial oviposition sites using mowing product, and to establish what is the ideal frequency of recharge of fresh organic matter, thermal loggers have also been placed in 28 potential oviposition sites. Four of these ones have been recharged while the logger was in to check if the recharge could potentially have a lethal impact on the incubating eggs. A total of 335 artificial reptiles shelters have also been deployed on the natural reserve to facilitate the detection of snakes. Between 5 and 15 prospections have been done on each reserve to ensure sufficient capture rate for the CMR analysis.

Two oviposition sites used during the 2023 season have been discovered and X used during the current season. Analysis concluded that the most attractive oviposition sites are voluminous, on a forest edge exposed to the south, composed mainly of hay and refilled in fresh mowing product every year. In addition, grass snakes have been captured on eight out of eleven sites covered by the study, and at least 10 captures and one recapture was done on five of these. Most of the populations estimates are not trustable due to the very low recapture rate.

Liste des figures et tableaux

Figures

- Figure 1.** a) Morphologie d'une tête de couleuvre helvétique : museau arrondi, larges écailles frontales et pariétales, pupilles rondes et double collier à la base du cou, ici légèrement effacé par l'âge. B) Carènes des écailles dorsales 2
- Figure 2.** Thanatose lors d'une manipulation : stratégie de défense typique consistant à se faire passer pour mort. 4
- Figure 3.** (a) Exemple d'asymétrie dans les écailles ventrales et (b) répercussion sur l'anatomie squelettique (Lowenborg, 2012) 8
- Figure 4.** Exemple de motif utilisé pour l'identification individuelle 11
- Figure 5.** Illustration du fonctionnement du modèle de Cormack-Jolly-Seber en formulation POPAN..... 12
- Figure 6.** Localisation des communes de Gedinne (ouest) et Bièvre (est) en Wallonie..... 15
- Figure 7.** Localisation de l'ensemble des réserves naturelles agréées concernées par cette étude 15
- Figure 8.** a) Reste de coquille d'œufs datant l'été 2023 b) deux pontes datant de l'été 2024 c) Localisation des pontes dans le tas..... 17
- Figure 9.** Schémas illustrant les dimensions précisées pour le calcul des volumes a) Cylindre, b) Parallélépipède c) Ellipsoïde..... 21
- Figure 10.** Emplacements typiques de plaques à reptiles : lisière étagée exposée au sud. Ici des plaques bitumées noires de 70x100 cm..... 23
- Figure 11.** Exemple typique de l'intérêt de la mesure SVL. Ici l'individu R-F-6 dont la queue a été entièrement sectionnée, probablement par une attaque de prédateur. 25
- Figure 12.** Comparaison entre le cloaque d'un mâle (gauche) et d'une femelle (droite). La base de la queue est nettement renflée chez le mâle dû à la présence des hémipénis..... 26
- Figure 13.** Recharge manuelle du pondoir (gauche) à partir de foin frais mis en andain (droite photo du haut). Une couche suffisante est placée pour assurer un pic de chaleur significatif s'il a lieu. 28
- Figure 14.** Résultats obtenus de l'analyse de random forest de la réserve de Roda sous forme de graphique 31
- Figure 15.** Pyramide des tailles (SVL) par sexe et par réserve. De haut en bas : RNA de la vallée de la Hulle, de Vis Pré, et de Roda. 32
- Figure 16.** Evolution de l'estimation de la population ouverte fournie par l'estimateur de Cormack Jolly-Seber (POPAN). La RNA associée est notée en bas à droite de chaque graphique. Légende : F.A = Femelle adulte, M.A = Mâles adultes, F.S = Femelles subadultes et M 34
- Figure 17.** Sex-ratio chez les adultes et subadultes, par réserve. 35
- Figure 18.** Graphique représentant l'évolution de la température mesurée dans le tas de foin VP2, rechargé le 24 juillet (Ligne rouge)..... 37
- Figure 19.** Courbe de tendance entre l'exposition et la température moyenne mesurée au sein du tas au cours de la période d'échantillonnage..... **Erreur ! Signet non défini.**
- Figure 20.** Localisation de la ponte de l'été 2024 dans le tas R4 de la RNA de Roda..... 40
- Figure 21.** Réserves naturelles agréées de la commune de Bièvre... **Erreur ! Signet non défini.**
- Figure 22.** Réserves naturelles agréées de la commune de Gedinne **Erreur ! Signet non défini.**

Figure 23. Cartographie des unités de gestion la partie dite « Amont / Gedinne » de la RNA de la vallée de la Houille..... **Erreur ! Signet non défini.**

Figure 24. Cartographie des unités de gestion de la partie dite « aval/Vencimont » de la RNA de la vallée de la Houille. **Erreur ! Signet non défini.**

Figure 25. Cartographie de la RNA de l'étang de boiron. La prairie de fauche située au nord de la réserve n'a pas été étudiée étant donné l'absence de tas de produit de fauche. **Erreur ! Signet non défini.**

Figure 26. Cartographie des unités de gestion de la RNA de la vallée de la Hulle..... **Erreur ! Signet non défini.**

Figure 27. Cartographie de la réserve de Vis pré. Les plaques situées en dehors de la limite (nord-ouest de la réserve) sont sur une parcelle appartenant au DNF, qui a donné son autorisation. **Erreur ! Signet non défini.**

Figure 28. Cartographie de la réserve de graide. Les plaques situées en dehors des limites de la réserve sont en réalité en lisière de celle-ci..... **Erreur ! Signet non défini.**

Figure 29. Cartographie de la réserve du Ry de Bives. **Erreur ! Signet non défini.**

Figure 30. Cartographie de la réserve de Tibautienne. Au nord-ouest se trouve la partie dite des sources de Nablais **Erreur ! Signet non défini.**

Figure 31. Cartographie de la réserve de Roda. La plaque située a provient d'une erreur de position GPS, elle est en réalité au sud de celle-ci. **Erreur ! Signet non défini.**

Tableaux

Tableau 1. Résumé de l'occupation des différentes réserves naturelles (Légende : %prés = pourcentage de prés (prés de fauche et pâturages) ; %RI = pourcentage de zone en réserve intégrale, sans aucune gestion ; %foret = pourcentage de zone forestière, %autr. Pourcentage d'autres occupations (zones nouvellement achetées dont la gestion n'est pas encore confirmée, zone en cours de restauration et plans d'eau) ; S_{tot} = surface totale (ha) ; S_c = surface couverte par l'étude (ha) ; Pres. Hist. = Présence historique connue de *Natrix helvetica* ; N_{tas} = nombre de tas de produit de fauches potentiellement utilisables recensés ; N_p = nombre de plaques ; D_p = densités de plaques (/ha)..... 16

Tableau 2. Nombre d'œufs trouvés par site de ponte..... 30

Tableau 3. Nombre de captures totales (N_{tot}), de recaptures (N_r) et taux de recapture en pourcent (T_r). Ce tableau ne concerne que les individus adultes et subadultes..... 32

Tableau 4. Meilleur estimateur de la probabilité de détection par modèle, sélectionné selon la meilleure AIC. Les trois paramètres étant : temp (Température), sol (Ensoleillement), time (Période de prospection), sex (Sexe) et stage (Stade, Adulte ou subadulte). 33

Tableau 5. Résultats de l'estimation de la population classée par réserve, stade et sexe. Les colonnes LHIC et LBIC correspondent respectivement aux limites hautes et basses des intervalles de confiance autour de l'estimation. 33

Tableau 6. Compilation des données de température. A_{jmo} = Amplitude journalière moyenne, A_{jmin} = amplitude journalière minimum observée, A_{jmax} = Amplitude journalière maximale observée, T_{moy} = Température moyenne, T_{max} = température maximale enregistrée, T_{min} = T 36

Tableau 7. Coefficients de corrélation entre le volume (m^3), le pourcentage d'exposition au soleil, la température moyenne et l'amplitude thermique journalière moyenne sur la période du 13 juillet au 7 août, pour les tas de produit de fauche réalisés au tracteur 37

Liste des abréviations utilisées

CMR = Capture Marquage Recapture

DNF = Département Nature et Forêt

LCN = Loi sur la Conservation de la Nature en Belgique

RNA = Réserve naturelle agréée

RND = Réserve naturelle dirigée

RNI = Réserve naturelle intégrale

SGIB = Site de grand intérêt biologique

SVL = Snout-vent Length

UG = Unité de Gestion

ZPS = Zone de protection spéciale

CJS = Cormack-Jolly-Seber

Table des matières

1. Introduction	1
2. Synthèse bibliographique	1
2.1 La couleuvre helvétique	1
2.1.1 Description	1
2.1.2 Différenciation spécifique avec la couleuvre à collier	2
2.1.3 Alimentation.....	3
2.1.4 Prédateurs	3
2.1.5 Cycle de vie	4
2.1.6 Écologie thermale.....	5
2.1.7 Habitats.....	5
2.1.8 Principales menaces pesant actuellement sur l'espèce	6
2.1.9 Statut légal.....	7
2.1.10 Caractérisation des besoins de <i>Natrix helvetica</i> pour les sites de ponte.....	7
a. Contexte.....	7
b. Paramètres influençant la réussite de la ponte.....	7
2.1.11 Connaissances actuelles sur la mise en place de pondoirs artificiels à partir de produit de fauche	9
2.1.12 Présence du Castor européen (<i>Castor fiber</i>) et impact sur la couleuvre helvétique	9
2.2 La méthode Capture Marquage Recapture (CMR)	10
2.3 L'algorithme de Random Forest	12
3. Questions de recherche	13
4. Matériel et méthode	14
4.1 Contexte géographique	14
4.1.1 Général	14
4.2 Détermination de l'attractivité et de l'efficacité des tas utilisés pour la ponte	16
4.2.1 Matériel	16
4.2.2 Méthodologie générale	16
4.2.3 Paramètres utilisés pour évaluer l'attractivité des tas de foin.....	18
a. Exposition au soleil	18
b. Composition du tas.....	19
c. Date de dernier réapprovisionnement et fréquence de réapprovisionnement en matière organique fraîche.....	20
d. Occupation du sol dans un rayon de 20 mètre autour du site de ponte	20
e. Volume et forme du tas	20
4.2.4 Traitement statistique des données	22

4.3 Estimation des effectifs des populations par Capture Marquage Recapture	22
4.3.1 Pose des plaques refuge.....	22
4.3.2 Echantillonnage.....	23
4.3.3 Identification et mesures.....	25
4.3.4 Analyse statistique des données de populations	26
4.4 Étude du profil thermique des pondoirs après la recharge en produit de fauche..	27
4.4.1 Contexte.....	27
4.4.2 Mise en place.....	28
4.4.3 Analyses statistiques.....	29
5. Résultats	30
5.1 Caractérisation des sites de ponté	30
5.1.1 Résultats des fouilles	30
5.1.2 Résultat de l'analyse statistique.....	31
5.2. Capture Marquage Recapture	32
5.2.1 Résultats de l'échantillonnage	32
5.2.2 Résultats de l'analyse statistique	33
a. Estimations	33
b. Évolution des prédictions	34
c. Sex-ratio	35
5.3. Résultats des sondes de température	35
5.3.1 Synthèse des résultats	36
5.3.2 Hypothèse du pic de chaleur après la recharge.....	37
5.3.3 Corrélation entre l'exposition, le volume, la température moyenne et l'amplitude journalière moyenne	37
6. Discussion.....	39
6.1. Caractérisation des sites de ponté	39
6.1.1 Théorie du pic de chaleur post-recharge.....	39
6.1.2 Apport de ce travail aux connaissances actuelles sur la mise en place de pondoirs à partir de produit de fauche	39
6.1.3. Biais affectant les résultats présentés	41
a. Pontes non retrouvées	41
b. Sous échantillonnage	41
c. Dé rangement des sites de pontes	42
6.2. Capture marquage recapture	42
6.2.1 Critique des résultats	42
b. RNA de Roda	42
c. RNA de la vallée de la Hulle	43

d. RNA de Vis Pré.....	43
e. RNA de Tibautienne (Sources de Nablais).....	43
6.2.2 Potentiels biais pouvant influencer les résultats du CMR	43
a. Biais liés à l'échantillonnage	43
b. Biais liés aux conditions météorologiques	44
6.4. Questions de réflexion	44
6.4.1 Migration saisonnière lors de la période de ponte	44
a. Cas de la RNA de Graide	45
b. Cas de la RNA de la vallée de la Hulle	45
6.5. Perspectives	46
7. Contribution personnelle de l'étudiant	47
8. Conclusion.....	48
9. Annexes	Erreur ! Signet non défini.
10. Bibliographie	49

1. Introduction

Partout dans le monde, les reptiles constituent un groupe en forte régression et la Belgique ne fait pas exception à cette règle : cinq de nos sept espèces sont considérées comme menacées d'extinction, et autant sont en régression (Graitson et al., 2023). Pourtant, malgré la peur souvent injustifiée que les ophidiens suscitent, ils rendent de nombreux services écosystémiques méconnus : régulation, bioturbation ou encore indicateurs de la qualité d'un écosystème (Beaupré & Douglas, 2011, Valencia –Aguilar, 2013).

Bien que l'effectif global des populations des couleuvres helvétiques de France et de Belgique augmentent, beaucoup de populations historiques déclinent voire disparaissent ces dernières années (Graitson, 2007, 2023). La disponibilité de sites de pontes de bonne qualité peut grandement impacter la dynamique des populations. Une bonne connaissance du sujet est par conséquent cruciale pour garantir une bonne conservation de cette espèce en milieu naturel.

L'objectif principal de ce travail consiste à améliorer les connaissances sur l'impact des pratiques de gestion de prairies de fauche humides ardennaises sur la reproduction de la couleuvre helvétique et *a fortiori* permettre l'amélioration de la mise en place de pondoirs sous forme de tas de produit de fauche dans les années à venir. De plus, les serpents sont souvent difficiles à détecter et peuvent rester inactifs durant de longues périodes, ce qui fait que les données démographiques les concernant sont souvent incomplètes, manquantes ou très incertaines. Ce travail permettra donc également de faire le point sur l'état des populations en place dans les réserves naturelles concernées.

2. Synthèse bibliographique

2.1 La couleuvre helvétique

2.1.1 Description

La couleuvre helvétique (*Natrix helvetica*) est un serpent de la famille des Natricidae. C'est, avec la vipère péliade (*Vipera berus*) et la coronelle lisse (*Coronella austriaca*), une des trois seules espèces de serpents constituant l'herpétofaune Belge (Graitson, 2023).

Il s'agit du plus grand des serpents de la faune Belge : les femelles peuvent mesurer jusqu'à 120 cm et les mâles 90 cm (Luiselli, 1997, Graitson, 2007, Tamagnini, 2018), bien que la taille moyenne soit plutôt aux alentours de 90 cm pour les femelles et 60 pour les mâles. Certains individus de taille exceptionnelle peuvent mesurer jusqu'à 1m80.

Son museau est court et arrondi et ses pupilles rondes et de couleur noire. Deux demi-cercles de couleur jaune pâle à blanc doublés de demi-cercles noirs sont situés à la base du crâne, formant un anneau, d'où l'ancien nom vernaculaire de l'espèce : « couleuvre à collier ». Le reste du corps est teinté de gris-olive, parfois brun et plus ou moins clair en fonction des individus. Des taches noires espacées de manière régulière parsèment les flancs. Les écailles ventrales carénées, c'est-à-dire qu'elles sont munies d'une petite arrête médiale longitudinale. La queue est proportionnellement longue par rapport au corps, ce qui permet à la couleuvre helvétique de bien nager.

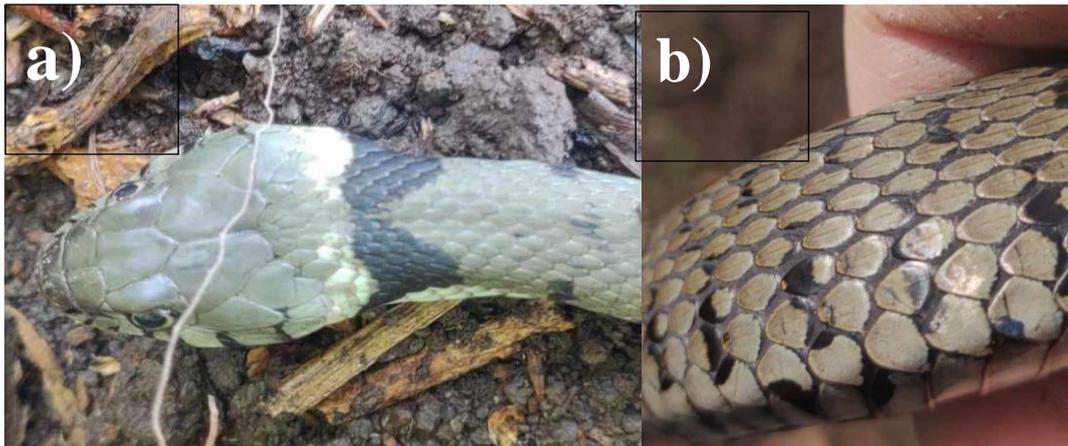


Figure 1. a) Morphologie d'une tête de couleuvre helvétique : museau arrondi, larges écailles frontales et pariétales, pupilles rondes et double collier à la base du cou, ici légèrement effacé par l'âge. B) Carènes des écailles dorsales

Certains individus sont de couleur sombre, voire totalement noire : il peut s'agir d'un serpent qui s'apprête à muer ou d'un individu mélanique, qui conserve sa couleur noire tout au long de sa vie.

La couleuvre helvétique est aglyphe, ce qui signifie que bien qu'elle possède des dents et soit capable de mordre, celles-ci ne sont pas spécialisées pour injecter du venin. Elle est donc totalement inoffensive pour l'être humain.

Le dimorphisme sexuel lié à la taille peut s'expliquer par plusieurs facteurs. D'abord, le fait que la femelle soit plus grosse et ait une tête plus large que le mâle lui permet de s'attaquer à de gros crapauds communs adultes (*Bufo bufo*), trop massifs pour être avalés par la plupart des mâles (Madsen, 1983, Tamagnini, 2018). Ensuite, plusieurs auteurs rapportent que la taille des femelles est corrélée à un meilleur succès reproductif : capacité à pondre plus d'œufs et meilleur rétablissement après la ponte, qui demande beaucoup d'énergie (Madsen, 1983, 1987, Luiselli, 1996, Tamagnini, 2018). Enfin, les femelles gravides¹ ont besoin de passer plus de temps au soleil, les exposant à de plus grands risques de blessure. Elles doivent donc, comparativement aux mâles, pouvoir mieux se défendre face à des attaques (Gregory, 2003).

2.1.2 Différenciation spécifique avec la couleuvre à collier

L'espèce *Natrix helvetica*, la couleuvre helvétique n'existe et n'est officiellement différenciée de *Natrix natrix*, la couleuvre à collier que depuis 2017. Avant cette date, la couleuvre helvétique était considérée comme une des quatorze sous-espèces de la couleuvre à collier et connue sous le nom *Natrix natrix helvetica* (Kindler, 2018).

L'aire de répartition de la couleuvre helvétique s'étend du sud de l'Italie, au nord de l'Angleterre et atteint 56°N. Six sous-espèces existent dont une en Sicile et en Corse, une en Sardaigne et trois en Italie continentale (Kindler, 2018). La sous espèce considérée par cette étude est *Natrix helvetica helvetica* (Lacepède, 1789), qui s'étend du sud de la France aux Pays bas et à l'Angleterre.

Il est important de souligner qu'une grande partie de la bibliographie référencée dans ce travail de recherche date d'avant la différenciation spécifique ou porte sur *Natrix natrix*.

¹ Se dit d'une femelle en gestation, lorsque les œufs sont en phase de formation avant d'être pondus.

L'écologie, la morphologie et le comportement des deux espèces sont sensiblement la même, et la différenciation spécifique se base essentiellement sur des marqueurs génétiques (Kindler et al., 2018a). Ainsi, les études menées sur la couleuvre à collier, *Natrix natrix*, peuvent être assimilées comme une source sûre d'information sur l'écologie de la *Natrix helvetica*.

2.1.3 Alimentation

Le principal de l'alimentation de la couleuvre helvétique se constitue d'anoures, rendant l'espèce inféodée aux milieux humides. L'espèce consomme pratiquement uniquement des anoures adultes dont la dernière métamorphose est achevée (Luiselli, 1997). Les proies les plus courantes sont le crapaud commun (*Bufo bufo*) et la grenouille rousse (*Rana temporaria*). La couleuvre consomme néanmoins tous les anoures qu'elle trouve, même des espèces toxiques comme le sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) (Laciak, 2023).

Cependant, en cas de difficulté à trouver des anoures, la couleuvre peut adopter un régime beaucoup plus généraliste : urodèles, micromammifères, poissons et même oiseaux (Gregory, 2004, Luiselli, 1997). Les micromammifères pourraient, dans certains cas, représenter jusqu'à 25 % du régime alimentaire de *Natrix helvetica* (Gregory, 2004). Un cas d'ophiophagie a même été rapporté en captivité, lorsqu'une couleuvre a dévoré une vipère aspic, mais il s'agit d'un cas exceptionnel (Naulleau, 1987).

La couleuvre helvétique chasse en attrapant ses proies dans sa gueule et en les immobilisant à l'aide de ses dents. Elle les avale ensuite entières et vivantes. Si elle est dérangée par un potentiel prédateur dans l'heure suivant sa prise de nourriture, elle est capable de régurgiter sa proie (Graitson, 2007).

2.1.4 Prédateurs

Les prédateurs de la couleuvre à collier sont multiples, bien que la prédation concerne surtout les couleuvreaux et juvéniles. Parmi ceux-ci, on compte de nombreuses espèces d'oiseaux comme la buse variable (*Buteo buteo*), le héron cendré (*Ardea cinerea*) le grand corbeau (*Corvus corax*) ou le hibou grand-duc (*Bubo bubo*), mais aussi des mammifères comme le renard (*Vulpes vulpes*), la fouine (*Martes foina*), la martre des pins (*Martes martes*) ou le chat domestique et forestier (*Felis catus* et *Felis sylvestris*). (Hagman, 2015)

En plus des précédents prédateurs cités précédemment, les couleuvreaux doivent faire face à d'autres prédateurs opportunistes qui profitent de leur petite taille pour les attaquer, notamment la coronelle lisse (*Coronella austriaca*), le merle noir (*Turdus merula*), l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) et le geai des chênes (*Garrulus glandarius*) (Madsen, 1987b) ou diverses grenouilles (*Rana sp.* et *Pelophylax sp.*) (Timmermans, 2024).

La littérature scientifique sur le sujet de prédation des œufs est assez confuse, la destruction de ceux-ci par d'autres animaux étant en général plutôt accidentelle. Rollinat (1934) évoque des cas possibles de prédation par les rats et les belettes. Meyer et al. (2012) souligne que les martres et belettes peuvent aussi être prédatrices, sans pour autant donner d'exemple précis. En revanche, Gaetan Guiller, herpétologue au CNRS et à l'Université de la Rochelle a attesté n'avoir jamais observé de prédation sur les œufs (Com. Pers.). Beauchamp (2022) rapporte même avoir trouvé des galeries de rongeurs dans des tas de compost sans que les œufs ne soient touchés. La période la plus sensible se situe en revanche juste après l'éclosion, lorsque les couleuvreaux, livrés à eux-mêmes, doivent se disperser dans la nature et constituent une

source de nourriture facile et abondante pour nombre de prédateurs (Madsen, 1987b, Hagman, 2015).

Les tactiques de défense de la couleuvre helvétique sont multiples. Parmi celles-ci, la plus basique est la fuite vers un talus dense ou un milieu aquatique lorsque la température corporelle de l'individu est suffisamment haute. Une autre technique consiste à se faire passer pour mort en s'immobilisant, en ouvrant sa gueule et en laissant tomber sa tête sur le côté et dépasser sa langue (Gregory, 2007) (*Figure x*). Enfin, en cas d'agression avec contact physique, la couleuvre peut projeter un fluide nauséabond et persistant pour faire fuir son prédateur et le dissuader de recommencer. Certains auteurs (Madsen et al., 1987b) suggèrent que le collier jaune à la base du crane pourrait remplir une fonction aposématique chez les juvéniles en rappelant la coloration de certains hyménoptères à pique douloureuse (Abeilles, guêpes et frelons).



Figure 2. Thanatose lors d'une manipulation : stratégie de défense typique consistant à se faire passer pour mort.

2.1.5 Cycle de vie

Les couleuvres helvétiques sortent d'hivernation entre la fin du mois de mars et le début du mois de mai en fonction de la latitude (Madsen, 1983, Graitson, 2007). En Wallonie, c'est en général en mars ou au début du mois d'avril que les couleuvres commenceront à émerger de leur torpeur. Les mâles sont les premiers à sortir, suivis par les femelles quelques jours plus tard (Graitson, 2007, Van der Elken, 2008, Arnold & Ovenden, 2010)

Sous le climat Belge, les accouplements se produisent en avril-mai et la ponte entre la mi-juin et la mi-juillet. L'éclosion a lieu entre 5 et 10 semaines plus tard, entre mi-août et mi-septembre. Le nombre d'œufs pondus est proportionnel à la taille, et donc à l'âge, des femelles (Luiselli, 1997, Madsen, 1983). La littérature ne s'accorde pas sur le nombre d'œufs pondus par femelle. Ainsi, les valeurs reprises par les différents auteurs sont situées entre 6 et 24 (Madsen, 1983), 6 à 39 (Lowenborg, 2010a), 10 et 50 (Graitson, 2007) et jusqu'à 62 (Brown, 1991) voire 105 (Arnold & Ovenden, 2010). Cependant, bien que certaines grosses femelles puissent exceptionnellement pondre un nombre important d'œufs, le nombre d'œufs par ponte était plutôt généralement situé entre 20 et 40. Lorsqu'elles trouvent un site optimal pour la ponte, les couleuvres sont en général fidèles à celui-ci d'année en année (Meyer, 2011). De

plus, les femelles adoptent un comportement grégaire et se regroupent dans le même site de ponte si celui-ci est optimal.

À l'éclosion, les jeunes couleuvreaux mesurent entre 14 et 21 cm pour un poids d'à peine vingt grammes. Le sex-ratio à la naissance est de 1:1 (Luiselli, 1997). Ils se développent rapidement jusqu'à l'âge de quatre ans où la croissance ralentit (Luiselli, 1997, Graitson, 2007). La couleuvre helvétique continue néanmoins de croître tout au long de sa vie (Madsen, 1983).

La maturité sexuelle est atteinte dès l'âge de trois ans chez les mâles contre 4 à 5 ans pour les femelles (Madsen, 1987a). Madsen et al. (1983) rapporte que la taille minimum pour l'accouplement est de 40 cm pour les mâles et de 60 cm pour les femelles. L'espérance de vie dans la nature atteint 28 ans, mais est en général inférieure à dix ans (Arnold & Ovenden, 2010)

L'hibernation débute en général dès la seconde moitié du mois d'octobre (Graitson, 2007). Dans les régions plus septentrionales d'Europe où l'été est court, la ponte est beaucoup plus précoce, et la couleuvre hiverne dès la mi-septembre. (Madsen, 1983, 1987a).

2.1.6 Écologie thermique

La couleuvre helvétique, comme tous les serpents, est ectotherme² et poïkilotherme³. Elle doit donc elle-même réguler sa température corporelle en fonction de son environnement. Il s'agit d'un aspect essentiel de son écologie étant donné que sa température corporelle est directement liée à ses capacités motrices, qui sont réduites si elle est trop basse ou trop haute (Gaywood, 1995, Isaac, 2003, 2004, Arnold et Ovenden, 2010). Un environnement thermique non adapté peut donc avoir des conséquences importantes : moins bon fitness face aux prédateurs, plus courte distance possible pour trouver un site de ponte ou un partenaire et capacités de chasse réduites.

Isaac (2003) rapporte que la température corporelle d'activité de la couleuvre helvétique se situe entre 15 et 34°C. En dehors de ces limites, les capacités motrices sont fortement réduites. La température idéale recherchée par *Natrix helvetica* semble être d'approximativement 30°C (Isaac, 2004).

2.1.7 Habitats

Les besoins variés de la couleuvre rendent sa niche écologique assez spécifique. En effet, comme dit précédemment, cette espèce est inféodée aux milieux humides en raison de son régime alimentaire, principalement constitué d'anoures. Elle a également besoin de fourrés ou de milieux herbacés denses, préférentiellement épineux, où elle peut se réfugier rapidement en cas d'attaque de prédateurs et de menace ou s'abriter du soleil lorsque la température extérieure est trop haute (Madsen, 1984). Enfin, elle a besoin de milieux où elle peut s'exposer au soleil lorsqu'elle a besoin de faire augmenter sa température.

La couleuvre helvétique fréquentera donc un panel d'habitats variés, pour peu qu'ils soient proches d'un point d'eau. Ainsi, en Belgique l'espèce se rencontre aux abords des rivières, mares et étangs, dans les prairies humides, les mégaphorbiaies, les ripisylves ou les forêts alluviales et marécageuses. Elle fréquente également des milieux plus secs et

² Se dit d'un animal dont la chaleur corporelle provient de l'environnement extérieur et non de son propre métabolisme

³ Se dit d'un animal dont la température corporelle est variable en fonction de la température de son environnement

thermophiles où elle vient chercher de la chaleur pour réguler sa température corporelle : abords de chemins de fer, carrières, pelouses sèches et divers affleurements rocheux (Graitson, 2007). Elle peut passer jusqu'à 80 % de son temps journalier dans ce type de milieux (Madsen, 1984). Enfin, la couleuvre s'accommode bien des milieux rudéraux, voire suburbains, pour peu qu'elle y retrouve les milieux nécessaires à ses différents besoins (Graitson, 2007, 2009, Beauchamp, 2022). L'hibernation se produit en général en milieu boisé : tas de bois abandonné, andain forestier, amas de fougères aigle mortes, ... etc.

Le domaine vital de l'espèce est très variable et dépend de la disponibilité en nourriture. En général, il oscille entre 4 et 33 ha, pour une moyenne de 8 (Pitoors, 2006) à 20 ha (Brown, 1991). Le recouvrement entre les domaines vitaux de plusieurs individus est important (Brown, 1991). L'espèce relativement mobile, et ses déplacements journaliers peuvent parfois dépasser 300 m, bien qu'ils soient en général inférieurs à 100m. (Brown, 1991, Madsen, 1984). Les individus erratiques à la recherche de territoire peuvent même parcourir jusqu'à 500 m par jour (Graitson, 2007).

2.1.8 Principales menaces pesant actuellement sur l'espèce

L'espèce est classée comme « Quasi menacée » (NT) à l'échelle de la région wallonne (Graitson, 2023) et semble montrer une dynamique d'expansion. Cette dynamique est surtout imputable aux mesures mises en place dans de nombreux sites (Pondoirs aménagés, renaturation des berges de certains cours d'eaux, ... etc). L'espèce n'est pas considérée comme menacée à l'échelle mondiale et les populations sont globalement stables (UICN, 2021).

Les principales menaces pesant sur l'espèce sont la fragmentation des milieux naturels et la destruction et la dégradation de ses habitats. L'espèce étant très peu mobile (cf point concerné) la fragmentation, même légère, a rapidement des effets importants sur les populations. La circulation routière est notamment une cause de mortalité importante chez la couleuvre, particulièrement chez les juvéniles erratiques qui, lors de la recherche d'un nouveau territoire, sont contraints de traverser des axes routiers (Ciesiołkiewicz, 2006).

La surpopulation de suidés est également néfaste à l'espèce par destruction des tas utilisés pour la ponte lors de la recherche de nourriture (Graison & Cavelier, com. Pers.).

Une autre menace provient de la destruction directe des individus et des sites de reproduction d'origine anthropique. En effet, bien que la couleuvre soit inoffensive pour les humains, l'image du serpent toxique et tueur d'hommes persiste dans l'imaginaire collectif (Burghardt, 2009). Beauchamp (2022) rapporte plusieurs témoignages directs d'habitants avouant avoir tué des couleuvres par peur et par méconnaissance du caractère non toxique de l'espèce. Les tas utilisés pour la ponte sont parfois détruits de manière accidentelle, soit par la personne à qui appartient le tas (foin ou fumier agricole, compost domestique ...), soit par des personnes pensant bien faire en enlevant ce qu'ils pensent être des déchets.

Enfin, bien que le déclin global des amphibiens partout dans le monde ne semble pas encore atteindre l'espèce, dont l'alimentation est basée sur deux espèces communes (la grenouille rousse et le crapaud commun), il s'agit d'une menace potentielle tout à fait envisageable. En effet, le récent déclin inexplicable des grenouilles rousses en Ardenne pourrait, s'il se poursuit dans la direction actuelle, constituer une menace pour la sécurité alimentaire de l'espèce. f

2.1.9 Statut légal

Natrix helvetica figure dans l'annexe 2b du décret du 6 décembre 2001 de la loi sur la conservation de la nature en Belgique (LCN), ce qui signifie que l'espèce est intégralement protégée sur le territoire Belge. Cela implique notamment qu'il est interdit de capturer, mettre à mort, perturber, commercialiser ou détenir quelque individu de l'espèce, et ce, quel que soit le stade de vie (œufs et individus trouvés morts compris). Ce statut de protection couvre également tous les lieux qui sont utilisés par l'espèce : site de ponte, d'hivernage et habitats.

La couleuvre helvétique est également protégée au niveau européen par l'annexe III de la convention de Berne. Ce statut de protection est seulement partiel et, bien qu'il empêche la destruction directe de l'espèce, permet toutefois sous certaines conditions de détériorer et détruire son habitat.

2.1.10 Caractérisation des besoins de *Natrix helvetica* pour les sites de ponte

a. Contexte

La couleuvre helvétique présente la particularité d'être le serpent ovipare le plus septentrional au monde, ce qui amène à certaines particularités de la part de l'espèce et la rend hautement dépendante des milieux anthropisés pour sa reproduction. En effet, *Natrix helvetica* a besoin de milieux chauds, humides et stables en température pour garantir l'éclosion de ses œufs (Lowenborg, 2012, Madsen, 1983). Ainsi, dans le nord de son aire de répartition (incluant la Belgique) », la couleuvre exploite la matière organique en décomposition qui produit de la chaleur et est plus chaud que l'environnement autour. Plus au sud, elle peut utiliser la chaleur produite par des structures minérales (pierriers, dalles en béton...) pour pondre, mais le taux d'œufs éclos est sensiblement inférieur aux éclosions dans les sites de pontes organiques (Hofer 2008). En l'absence de sites naturels, la couleuvre helvétique peut parfois aller pondre dans des structures anthropiques comme des conduits de chauffage (Pitoors, 2009) ou des combles pourvus d'isolation. L'espèce apprécie particulièrement les co-produits issus de l'agriculture, notamment des tas de foin, de fumier et de compost, pour la ponte. Malheureusement, la disparition de ces tas ou leur cloisonnement dans des hangars ou des murs dû à l'intensification des pratiques agricoles tend à compliquer l'accès à un site de ponte optimal pour les couleuvres. Cela est particulièrement vrai pour les populations situées à la limite nord de l'aire de répartition, dont la reproduction est rendue plus complexe par le froid et le court été (Lowenborg, 2011). Par ailleurs, ces populations n'ont pu se développer dans des régions si froides que grâce au développement de l'agriculture au début de l'holocène, il y a 7 000 ans (Van Wijngaarden-Baker et al., 2003, Lowenborg, 2010a). En effet, l'aire de répartition de la couleuvre était originellement beaucoup plus limitée.

b. Paramètres influençant la réussite de la ponte

La température idéale pour l'incubation des œufs est située entre 23 et 27 °C (Lowenborg, 2010a, b). En dehors de ces températures, les anomalies congénitales sont de plus en plus importantes chez les serpents. Plus la température est basse, et plus les œufs mettront longtemps à éclore (Lowenborg, 2011). À une température moyenne de 21°C, prendront en moyenne 70 jours à éclore contre 35 à 25°C (Lowenborg, 2011). Ainsi, en plus d'avoir moins de chance d'éclore, les œufs sont aussi exposés à un plus grand risque de destruction accidentelle lorsque la température est basse. En dessous de 20°C, le taux d'éclosion est pratiquement de 0%. Le taux d'humidité est également un facteur important dans la réussite de

la ponte. Lowenborg et al. (2010b) a en effet démontré que le taux d'éclosion chez la couleuvre à collier était directement proportionnel au taux d'humidité du substrat utilisé pour la ponte. Le seuil de température létal pour les œufs est atteint à partir de 40°C. Une exposition à de telles températures, même courte, aura pour conséquence la mort des œufs (Shine & Harlow, 1996 dans Hofer, 2008).

Lowenborg et al. (2011, 2012) rapportent également qu'une température trop faible lors de l'incubation ou de trop grandes fluctuations thermiques entraîne une plus grande proportion de juvéniles présentant une asymétrie dans les écailles ventrales. Cette malformation congénitale qui affecte l'agencement des côtes est courante chez l'espèce, mais impacte fortement et durablement le fitness des couleuvres. En effet, les juvéniles présentant une ou plusieurs écailles ventrales asymétriques sont plus petits à la naissance, ont un développement plus tardif, une vitesse de locomotion terrestre plus faible et de moins bonnes réactions défensives face aux prédateurs (Lowenborg, 2011). La température d'incubation a donc un impact bien au-delà de la réussite de la ponte et de l'éclosion des œufs puisqu'elle impacte également durablement la survie des individus.

L'espèce a une nette préférence pour les tas de fumier (Lowenborg, 2011), plus chauds et surtout moins sujets à de fortes variations thermiques intra-journalières que les tas de compost

Si la présence de fourrés denses directement à côté du site de ponte n'influence pas directement le choix du site de ponte par les femelles, elle aurait un impact non négligeable sur la survie des couleuvreaux à peine sortis des œufs, alors très sensibles aux prédateurs.

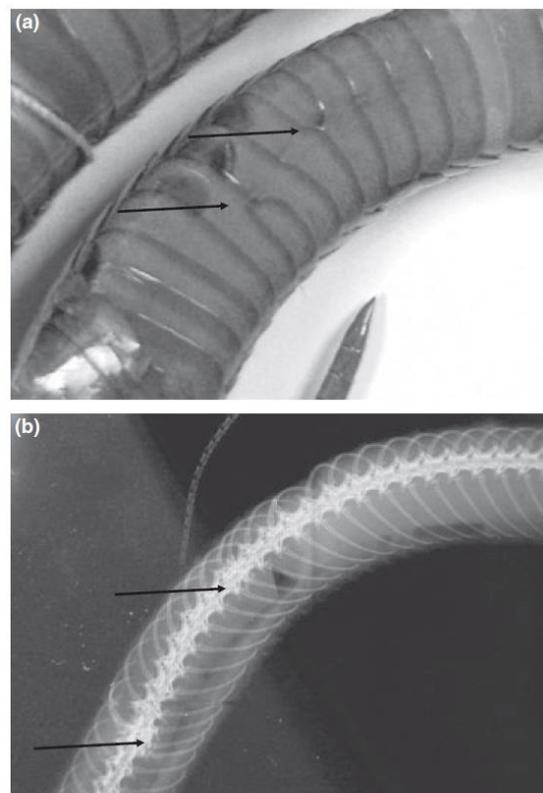


Figure 3. (a) Exemple d'asymétrie dans les écailles ventrales et (b) répercussion sur l'anatomie squelettique (Lowenborg, 2012)

2.1.11 Connaissances actuelles sur la mise en place de pondoirs artificiels à partir de produit de fauche

Dans le cas de tas artificiels aménagés spécialement pour la ponte, Meyer et al. (2011) recommandent que les tas fassent entre 2 et 5 m², avec un minimum de 1 m². Toutefois, les femelles peuvent utiliser des tas beaucoup plus gros, allant jusqu'à 60 m². Les tas devraient être soit remplacés bis annuellement, soit enrichi tous les ans pour garantir un apport constant en matière organique et donc une décomposition en continu. L'idéal est que le pondoir soit de forme irrégulière et variée afin de créer une multitude de gradients thermiques et hygrométrique à l'intérieur. Ceux-ci devraient être composés de matière organique (produit de fauche, compost, lisier, sciure ...), mais également de branchages de petite et moyenne taille entremêlés entre eux afin de faciliter l'accès aux serpents et d'oxygéner le pondoir pour favoriser la décomposition aérobie. Beauchamp (2022) recommande d'utiliser une alternance de couches de bois raméal fragmenté (broyat de bois) abrégé BRF.

Les tas doivent être mis en place au maximum pour le début du mois de mai, afin de laisser le temps aux couleuvres de prospecter, et de laisser la décomposition commencer pour que la température soit haute (Van Der Elken, 2008). En ce qui concerne le placement, l'idéal est une lisière forestière exposée au sud (Van Der Elken, 2008, Meyer 2006), où le tas est en partie pleinement exposé et en partie ombragé, ce qui crée un gradient thermique et surtout évite qu'il ne se dessèche.

Hofer (2008) démontre également que les pondoirs peuvent être des dalles de béton sous lesquelles est creusé une petite cavité où la couleuvre peut pondre. Cependant, l'expérience a révélé que cette technique était moins efficace que les tas de matière organique en raison de la plus grande élasticité thermique du béton qui a tendance à surchauffer lors des journées chaudes et ainsi à dépasser le seuil légal de température.

Ces recommandations seront par la suite comparées avec les résultats obtenus.

2.1.12 Présence du Castor européen (*Castor fiber*) et impact sur la couleuvre helvétique

Le castor européen a été réintroduit dans le parc naturel des Hautes Fagnes-Eifel en 1991. En l'absence de prédateurs naturels, il a depuis colonisé le reste de la Belgique et aurait atteint le massif de la Croix-Scaille à la fin des années 90. L'espèce est désormais présente dans toutes les réserves concernées. Désormais Cette espèce ingénieuse⁴ a totalement remodelé les cours d'eaux de la région en construisant des barrages, modifiant localement la profondeur et la turbidité des rivières et inondant de façon permanente ou temporaire de vastes surfaces de plaines qui se transforment en marécage. Beaucoup de zones des réserves qui étaient encore fauchées il y a quelques années sont désormais laissées en libre évolution car inondées par les barrages de castor.

Par plusieurs mécanismes, il est attesté que le castor a un effet positif sur la densité de nombreuses espèces, dont la couleuvre helvétique.

D'abord, le Castor crée des milieux ouverts au bord des cours d'eaux, propices à la couleuvre en zone forestière (Janiszewski, 2014). Cet effet est accentué dans les réserves concernées, car

⁴ Espèce capable de modifier et de remodeler significativement son environnement et d'en influencer les paramètres physiques et chimiques.

de nombreuses parcelles de la région sont toujours privées et composées d'épicéas en monoculture. En effet, le décret interdisant la plantation de résineux à moins de douze mètres du bord d'un cours d'eau date seulement du 2 mai 2019, ce qui signifie que toute plantation antérieure à cette date peut être conservée (Environnement.wallonie.be). Les forêts monospécifiques de résineux constituent un habitat impropre à la couleuvre helvétique : ensoleillement très réduit, peu ou pas d'abris et de tas pour pondre et aucune couverture herbacée ou buissonnante (cf. Habitats). En détruisant ces plantations, le castor augmente donc la surface d'habitats potentiels pour la couleuvre helvétique dans la région, en plus d'améliorer la qualité de l'eau et des sols.

De plus, les retenues d'eau profondes créées en amont des barrages construits par les castors fournissent un habitat et un lieu de reproduction propice à de nombreuses espèces d'amphibiens, dont la grenouille rousse. La présence du castor dans une vallée a tendance à augmenter la densité d'amphibiens, et donc à fournir un nombre plus important de proies aux couleuvres environnantes (Bashinskiy, 2008, Dalbeck, 2014, Janiszewski, 2014.)

Enfin, les huttes de castor abandonnées constituent de bons abris pour les couleuvres qui peuvent se réfugier dedans pour se protéger et réguler leur température lorsqu'elles ont fini de chasser (Janiszewski, 2014).

2.2 La méthode Capture Marquage Recapture (CMR)

La méthode Capture Marquage Recapture (CMR) est une méthode d'échantillonnage et d'estimation des populations dont le principe repose sur le passage répété et la capture d'individus. Les étapes indispensables à une étude CMR sont :

- La capture, qui peut être soit physique (piégeage, immobilisation, capture manuelle, ...etc), photographique (piège photo) ou génétique (piège à ADN, ADN environnemental, fèces, ... etc).
- Le marquage, qui peut être physique (mutilation, marquage au fer, bagage, ...etc) ou virtuel (caractère distinctif, trait dont l'arrangement est unique, ...etc). À noter toutefois que les techniques de marquage intrusives et douloureuses suscitent de plus en plus de débats éthiques et qu'elles sont souvent délaissées au profit de techniques plus respectueuses du bien-être animal.
- La recapture, qui consiste en la capture d'un individu qui a précédemment été marqué.

Dans le cas de cette étude, les couleuvres sont marquées et identifiées individuellement à l'aide de photos des écailles ventrales antérieures dont l'arrangement des motifs est unique et ne change que très peu avec l'âge. Cette technique de marquage présente de nombreux avantages par rapport à l'ancienne technique qui consistait à couper une partie d'une écaille ventrale : non intrusive, identification individuelle aisée, moins onéreuse et surtout beaucoup plus facile à mettre en place (Jones, 2020). En effet, la technique de *ventral scale-clipping* nécessite de capturer et d'anesthésier le serpent et donc d'avoir recours à des produits pharmaceutique et un soigneur animalier qualifié (Madsen, 1983). De plus, cela permet de disposer d'une carte d'identité pour chaque individu, ce qui, lors du suivi pluriannuel, permet de déterminer différents paramètres tels que le taux de croissance, de survie, ou de fertilité d'une population.



Figure 4. Exemple de motif utilisé pour l'identification individuelle

Les couleuvres helvétiques sont relativement mobiles par rapport à d'autres espèces de serpents (Cf. 2.1.7 Habitats) et la mortalité est importante chez les juvéniles (Cf. 2.1.4 Prédateurs). La littérature recommande ainsi généralement de traiter les populations comme ouvertes (Sewell, 2015, Storniolo, 2018, Palmheden, 2022). Les hypothèses à considérer pour un protocole CMR de populations ouvertes sont les suivantes :

- Le marquage des individus n'influence ni leur taux de survie, ni leurs taux de recapture.
- Tous les individus ont la même probabilité d'être capturés.
- La dispersion des individus marqués se fait de manière homogène dans la population.
- Chaque individu a la même probabilité de survie entre la capture et la recapture

La première hypothèse peut être validée étant donné que la technique de marquage n'est pas intrusive et n'influence donc aucunement l'animal si l'on exclut le léger stress occasionné par la manipulation.

En revanche, la seconde hypothèse ne peut être considérée comme vraie : la probabilité de détection à vue corrélée à la taille (obs. Pers.) et, au moment de la ponte, les femelles gravides qui stationnent alors sur leur futur site de ponte ont beaucoup plus de chances d'être capturées, même par météo relativement défavorable. De même, la dernière hypothèse ne peut être considérée comme vraie étant donné que les juvéniles sont beaucoup plus sujets à la prédation que les adultes et présentent un taux de décès nettement supérieur (C.f. 2.1.4 Prédateurs) .

Pour pallier à ce problème, les populations ont dues être scindées en plusieurs sous-populations. Les juvéniles ont ainsi été séparés des adultes et subadultes, et les mâles des femelles. Le modèle de Cormack-Jolly-Seber en formulation POPAN est recommandé par la littérature. Il s'agit d'un modèle permettant d'estimer les tailles de populations ouvertes sur base de quatre paramètres : ϕ (Phi, taux de survie entre chaque occasion de capture), p (probabilité de détection), $pent$ (taux d'immigration) et N (taille de la méta-population, soit la taille de la population totale qui pourrait potentiellement interagir avec la population que l'on étudie).

La population estimée se base sur le fondement théorique suivant (Schwarz, 2020) :

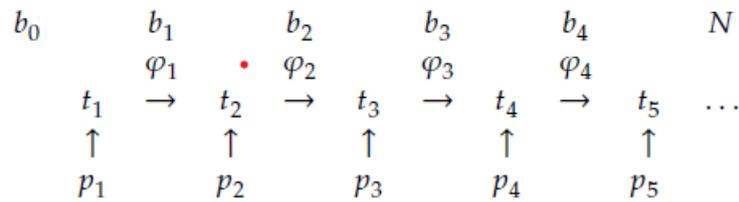


Figure 5. Illustration du fonctionnement du modèle de Cormack-Jolly-Seber en formulation POPAN

b représente la probabilité qu'un animal issu de la métapopulation (N) immigre dans la population, p la probabilité de détection, ϕ la probabilité de survie et t la population à chaque occasion de capture.

2.3 L'algorithme de Random Forest

L'algorithme de Random Forest, développé par Breiman (2001) permet de hiérarchiser l'importance de plusieurs facteurs en générant une série d'arbres de décision générés aléatoirement. Chaque arbre décisionnel est basé sur un sous-échantillon des données à analyser. À chaque division d'un arbre (nœud), un sous-ensemble aléatoire de facteurs est sélectionné, parmi lequel le facteur le plus pertinent pour la division est choisi.

Tous les arbres de décision sont indépendants entre eux et sont ensuite analysés de manière groupée afin de déterminer quels facteurs ressortent le plus souvent dans les processus de décision. En analysant la contribution de chaque facteur à travers tous les arbres, l'algorithme hiérarchise l'importance de ceux-ci. En effet, les facteurs qui apparaissent le plus souvent dans les arbres et ceux qui conduisent à des divisions importantes (en termes d'amélioration de la précision) sont considérés comme plus significatifs.

Cet algorithme se base sur le fait que combiner un grand nombre de modèles prédictifs différents et indépendants entre eux améliore la précision et la robustesse du modèle global.

3. Questions de recherche

La présente étude est divisée en trois questions de recherche nécessitant chacune du matériel, un protocole et des analyses spécifiques. Celles-ci sont les suivantes :

- 1) Quels paramètres influencent le choix du site de ponte par *Natrix helvetica* sur des prairies de fauche humide ? Les sites de ponte en question étant des tas de produit de fauche, parfois complété par des branchages entrelacés de taille diverse.
- 2) Quels sont les effectifs et la structure de la population dans chaque réserve naturelle agréées ?
- 3) Est-ce que la recharge des tas en produit de fauche a une influence significative sur le profil thermique au sein des sites de pontes ? Si oui, est-ce que cette influence, comparée aux données trouvées dans la littérature scientifique, pourrait être néfaste à la réussite de la ponte de *Natrix helvetica* ?

4. Matériel et méthode

4.1 Contexte géographique

4.1.1 Général

La présente étude se déroule dans neuf réserves naturelles agréées (RNA) différentes, réparties sur les communes de Gedinne et Bièvre dans le sud de la province de Namur en Belgique. Une réserve naturelle agréée est définie comme « *Une réserve naturelle gérée par une personne physique ou morale autre que la Région wallonne et qui est reconnue à ce titre* » (Biodiversité.Wallonie). Le gestionnaire est l'ASBL Natagora. Toutes les réserves concernées sont des réserves naturelles dirigées (RND) et non intégrales (RNI), ce qui signifie que des actions sont mises en place pour maintenir un certain état de conservation, bien que certaines parties des réserves soient depuis quelques années laissées volontairement sans gestion.

La fauche se fait de trois manières différentes qui influencent la disponibilité en sites de ponte appropriés pour les couleuvres. Une grande partie est entretenue par Didier Cavelier, l'agent de terrain Natagora chargé de la gestion de l'ensemble des sites, qui fauche durant les mois de juillet et août à l'aide d'un tracteur et qui rabat généralement le produit de fauche en gros monticule, ce qui forme des tas composés majoritairement de foin. Les zones trop humides pour être accessibles en tracteur sont entretenues par des équipes de bénévoles à l'aide de débroussailleuses et de sécateurs, ce qui permet de fournir des tas plus complexes composés de branchages entrelacés et de produit de fauche en tout genre. Enfin, certaines unités de gestion (UG) sont fauchées par des agriculteurs partenaires, qui exportent le produit de fauche et ne créent donc pas de pendoirs pour les couleuvres.

Au total, cette étude couvre 47 unités de gestion pour une superficie totale de 45.64 ha sur les 237 ha que représentent l'ensemble des réserves naturelles des deux communes. Toutes ces unités de gestion partagent plusieurs points communs : il s'agit d'un maillage hétérogène de prairies de fauche humides et de végétation arbustive basse, comprenant un cortège d'écosystèmes associés, notamment des mégaphorbiaies, nardaies, cariçaies, prairies à bistorte, bas marais acides, sassaies marécageuses, sarothamnaies ou boulaies tourbeuses. Ce maillage de végétation arbustive, de ronciers, de fougères aigles (*Pteridium aquilinum*) et d'anciens andains met à disposition une série de lisières étagées et d'habitats favorables à la présence de reptiles. Toutes les UG concernées sont également proches de points d'eaux stagnants et courants et riches en amphibiens en tous genre, comprenant des crapauds communs (*Bufo bufo*), grenouilles rousses (*Rana temporaria*) et vertes (*Peolophylax spp.*), ainsi que des quatre espèces de tritons de l'herpétofaune Belge. Outre la couleuvre helvétique les seuls autres reptiles de notre faune représentés sur les sites étudiés sont le lézard vivipare (*Zootecta vivipara*) et l'orvet fragile (*Anguis fragilis*).

Toutes les réserves sont situées dans la région biogéographique de la basse et moyenne Ardenne et au cœur du Parc naturel régional de l'Ardenne méridionale. Le climat Ardennais est de type océanique tempéré et est relativement froid pour la Belgique. Sur les communes concernées, les températures moyennes des mois d'avril, mai et juin sont de 8.2, 11.9 et 14.9 °C et il n'est pas rare que le mois de mai connaisse encore des gelées (Institut Royal Météorologique, 2020).

Six de ces huit réserves (RNA de la vallée de la Houille, de la vallée de la Hulle, de Boiron, du Ry de Bives, de Vis Pré, et de Tibautienne) se situent dans le massif de la Croix-Scaille, un plateau dont le point culminant se trouve à 500 m d'altitude. Plusieurs espèces submontagnardes y sont donc observables, comme la platanthère verte (*Planthantera chloranta*), le nacré de la bistorte (*Boloria eunomia*) ou la renouée bistorte (*Polygonatum bistorta*)

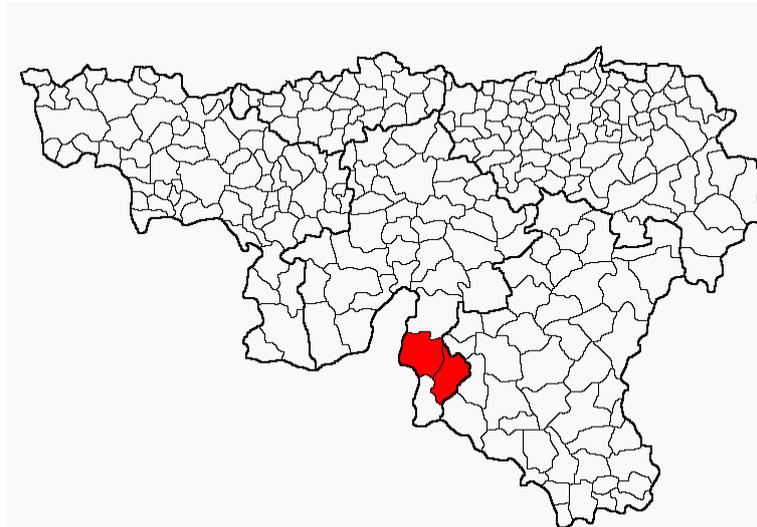


Figure 6. Localisation des communes de Gedinne (ouest) et Bièvre (est) en Wallonie

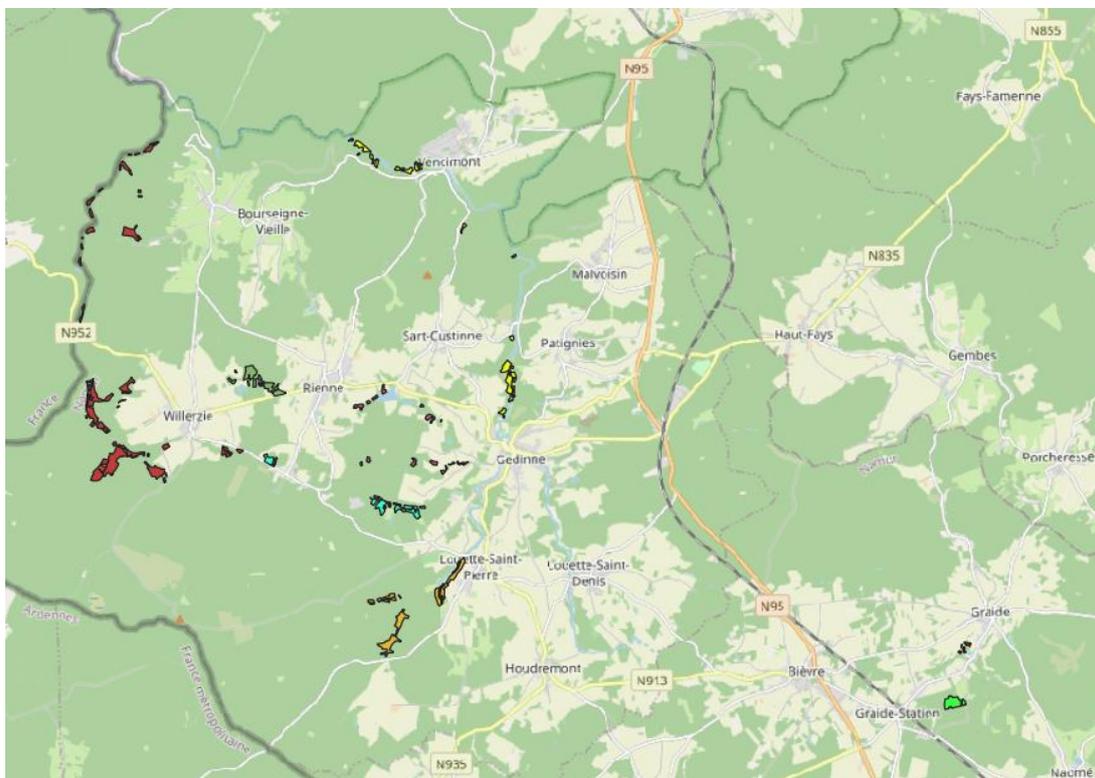


Figure 7. Localisation de l'ensemble des réserves naturelles agréées concernées par cette étude

Tableau 1. Résumé de l'occupation des différentes réserves naturelles (Légende : %prés = pourcentage de prés (prés de fauche et pâturages) ; %RI = pourcentage de zone en réserve intégrale, sans aucune gestion ; %foret = pourcentage de zone forestière, %autr. Pourcentage d'autres occupations (zones nouvellement achetées dont la gestion n'est pas encore confirmée, zone en cours de restauration et plans d'eau) ; S_{tot} = surface totale (ha) ; S_c = surface couverte par l'étude (ha) ; Pres. Hist. = Présence historique connue de *Natrix helvetica* ; N_{tas} = nombre de tas de produit de fauches potentiellement utilisables recensés ; N_p = nombre de plaques ; D_p = densités de plaques (/ha)

Réserve	%prés	%RI	%foret	%autr.	S _{tot}	S _c	Pres. Hist.	N _{tas}	N _p	D _p
RNA de la vallée de la Houille	28.7	5.2	47.0	19.1	36.08	8.98	Non	8	36	4
RNA de Boiron	9.34	6.33	38.8	41.6	23.11	1.01	Non	2	9	9
RNA de Vis Pré	42.8	1.28	45.1	10.8	17.32	6.57	Oui	19	77	11.7
RNA de Tibautienne	12.6	0	87.3	0	15.31	3.7	Non	4	38	10.3
RNA du Ry de Bives	21	0.79	76.3	1.24	30.28	2.11	Non	5	17	8.6
RNA de la vallée de la Hulle	16.3	10.4	66.8	6.47	70.94	13.84	Oui	5	73	5.3
RNA de Roda	40.5	12.4	22.9	24.2	13.3	6.92	Oui	15	66	9.5
RNA de Graide	67.6	12.8	14.8	4.76	3.52	2.51	Oui	5	19	7.6

Le descriptif, la cartographie et l'histoire de chaque réserve naturelle est traité en détail dans l'Annexe 1.

4.2 Détermination de l'attractivité et de l'efficacité des tas utilisés pour la ponte

4.2.1 Matériel

Comme évoqué précédemment, les tas concernés par cette étude sont des amoncellements de produit de fauche et de coupe de ligneux issus de l'entretien des prairies de fauche des réserves naturelles. Au total, l'ensemble des sites concernés par cette étude comprend 62 tas potentiellement utilisables comme site de ponte par les couleuvres helvétiques. La composition de ceux-ci est variable en fonction du site et est généralement fait d'un enchevêtrement de branches et produit ligneux de petite taille auquel est ajouté une grande partie de foin. La part de foin peut varier de 100 % à 10 % dans certains cas (Moyenne : 65 %, Médiane, 75%). Leur forme et taille sont variées et le volume varie de 0.3 m³ à 18.9 m³ (Moyenne : 5.2 m³, Médiane : 3.2 m³).

4.2.2 Méthodologie générale

Afin de déterminer l'attractivité des tas de produit de fauche, ceux-ci ont été fouillés dans le but d'y trouver les œufs de couleuvres. Deux périodes de prospection ont eu lieu : la première au cours des mois d'avril et mai, pour trouver les restes d'œufs de l'année précédente, et au début du mois d'août, pour trouver les pontes de l'année en cours.

Lors de la première prospection, l'ensemble des 55 tas (7 n'ont pas été pris en compte car la présence de couleuvre helvétique n'a pu être attestée sur les sites correspondants) ont entièrement été décompactés manuellement à l'aide de fourches avant d'être soigneusement remis en place couches par couches pour éviter d'en perturber la structure interne. Pour la seconde prospection, seuls les tas où des femelles gravides avaient été aperçues à proximité ont été fouillés. La couche superficielle était grattée à la main jusqu'à une profondeur de vingt centimètres ou jusqu'à trouver les pontes et était ensuite remise en place délicatement pour ne pas risquer d'abimer les œufs en incubation. La présence (1) ou l'absence (0) d'œufs a été notée pour chaque tas afin de le classer comme attractif pour la ponte ou non.



Figure 8. a) Reste de coquille d'œufs datant l'été 2023 b) deux pontes datant de l'été 2024 c) Localisation des pontes dans le tas

Les œufs ont ensuite été comptés et, s'il est possible d'individualiser les pontes, celles-ci ont également été dénombrées. Dans le cas échéant, une estimation a été faite en divisant le nombre d'œufs obtenus par 20, avec un intervalle de confiance dont la borne inférieure est le nombre d'œufs/25 et la borne supérieure le nombre d'œufs/15.

Enfin, toute potentielle trace de prédation est évaluée et notée : œufs ouverts avec trace de dents, œufs rongés, tas détruit avec reste de coquille d'œufs brisées, ... etc. Il est aisé de différencier des œufs éclos d'œufs prédatés en raison de la présence de coupures nettes dans la coquille des œufs éclos naturellement.

4.2.3 Paramètres utilisés pour évaluer l'attractivité des tas de foin

a. Exposition au soleil

L'exposition solaire semble être un paramètre très important dans l'attractivité des tas de matière organique utilisés pour la ponte. En effet, comme évoqué précédemment, le temps d'incubation, la réussite de la ponte et le fitness des couleuvreaux dépendent très significativement de la température d'incubation (Madsen, 1983, Hofer, 2008, Lowenborg, 2010a, 2010b, 2011, 2012, Beauchamp, 2022). L'exposition au soleil est donc une des variables qui peut potentiellement avoir le plus d'impact sur l'attractivité pour la ponte.

Afin d'avoir une estimation la plus précise possible, cette variable est quantifiée à l'aide du pourcentage de ciel visible au sud du tas. Pour cela, une photo panoramique est prise à 1,5 m du sol, depuis le milieu du tas et entre l'ouest et l'est. L'horizon se trouve au milieu de la photo qui est recadrée si nécessaire. Ensuite, le pourcentage de ciel visible est calculé à l'aide du logiciel open source GIMP (Version 2.10.38) en réalisant pour chaque photo les étapes suivantes :

- Générer un rectangle de couleur noire dans la moitié inférieure de la photo, couvrant l'entièreté du sol jusqu'au niveau de l'horizon afin de masquer les points qui auraient potentiellement la même couleur que le ciel
- Ajuster manuel des courbes de couleur en réduisant les canaux verts et rouge au maximum et en ajustant le canal bleu pour obtenir un ciel uniforme de couleur bleu foncé et des arbres de couleur noire.
- Si nécessaire, mettre en couleur manuellement des zones de ciel qui n'auraient pas une couleur uniforme.
- Sélectionner par couleur le ciel et mise en blanc afin d'obtenir un résultat dichromatique où le ciel est blanc et le reste noir.
- Générer un histogramme reprenant le pourcentage par couleur.

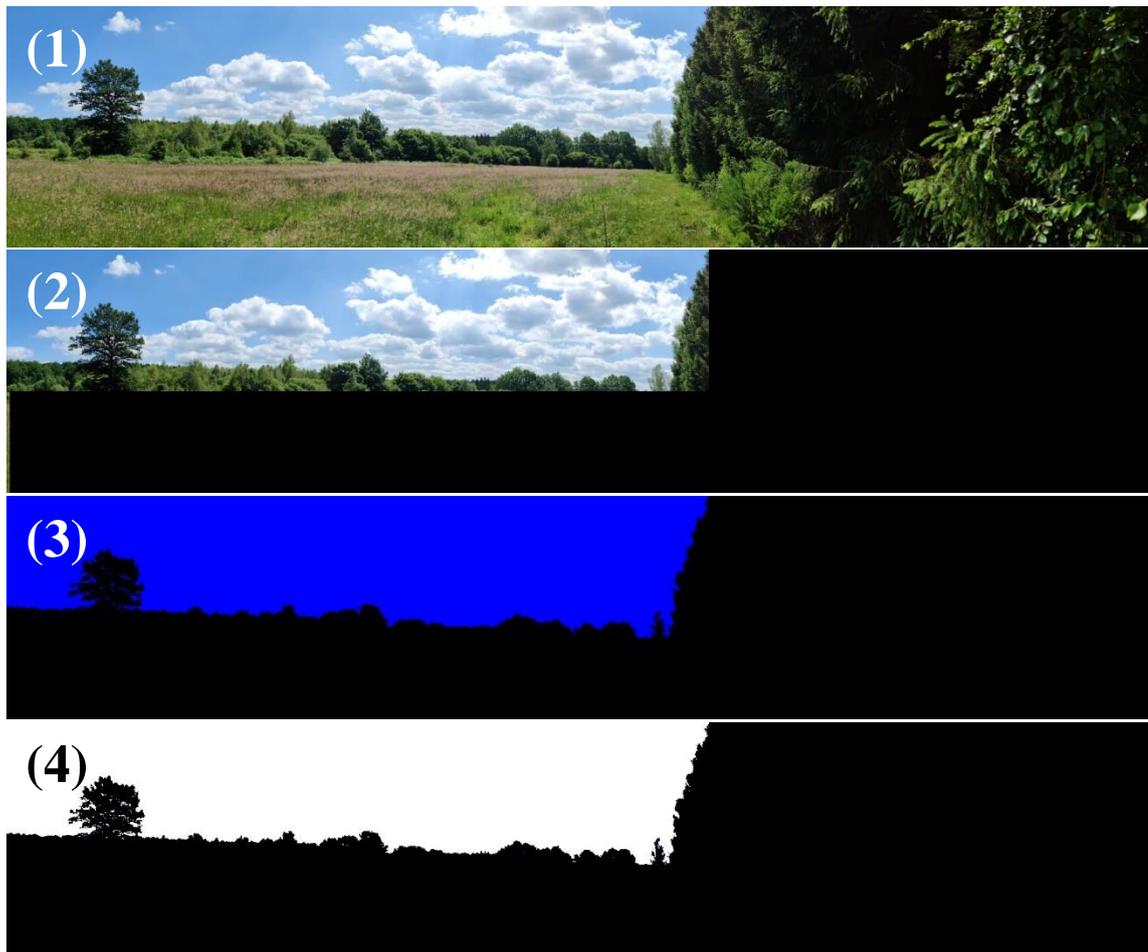


Figure 9. Illustration des étapes nécessaires à l'obtention d'un pourcentage d'exposition sur le logiciel GIMP ici sur le tas VP2 dont le pourcentage d'exposition est de 66%. De haut en bas : (1) Image originale ; (2) Création du rectangle pour masquer le sol ; (3) Résultat après la modification des courbes de couleur ; (4) Résultat final après le rééchantillonnage des couleurs.

Étant donné que l'horizon se trouve précisément au milieu des photos, le pourcentage maximum de ciel blanc est de 50%, dans le cas où le tas est pleinement exposé au sud et l'exposition est de 100%.

b. Composition du tas

Deux méthodes sont utilisées pour la fabrication des tas : manuellement ou à l'aide d'un tracteur. Les tas réalisés manuellement sont plus complexes et sont composés d'un enchevêtrement de branches et de produit de fauche, tandis que ceux réalisés à l'aide d'un tracteur sont uniquement composés de produit de fauche entassé.

La composition est un facteur important pour l'attractivité des tas étant donné que cela a une influence sur le taux d'humidité, la température et les fluctuations thermique au sein des tas (Hofer, 2008, Lowenborg, 2010a, 2012). De plus, certains auteurs (Van der Elken, 2008 ; Meyer, 2012) soulignent l'importance de branchages dans les tas de foin, qui facilitent l'accès et la circulation pour les serpents au sein du tas et garantissent la présence de cavités.

Ainsi, cette variable a été quantifiée par estimation des pourcentages des quatre types de matériaux retrouvés dans le tas : herbacé (produit de fauche et roseaux), petits ligneux (genêts à balai, rejets de saules, ... etc), ligneux de taille moyenne (plus de 3 cm de diamètre) et ligneux de grande taille (plus de 10cm de diamètre). Le pourcentage total de chaque classe additionné est donc de 100%.

c. Date de dernier réapprovisionnement et fréquence de réapprovisionnement en matière organique fraîche

Afin de maintenir une décomposition de matière organique, productrice de chaleur, les tas doivent être régulièrement réapprovisionnés en matière organique fraîche (Hofer, 2008, Meyer, 2012). Il s'agit donc non seulement d'une variable cruciale pour la reproduction des couleuvres, mais aussi essentielle pour la gestion des réserves naturelles. Il s'agit des seules variables qui n'ont pas été mesurée sur le terrain, mais dont les informations ont été communiquées par Mr. Didier Cavelier, employé de Natagora qui s'occupe de la fauche sur les différentes réserves naturelles.

d. Occupation du sol dans un rayon de 20 mètre autour du site de ponte

L'occupation du sol influence la mobilité des couleuvres, qui vont éviter de faire de trop grands déplacements en restant exposées aux prédateurs. L'éloignement d'un site de ponte par rapport à une zone refuge peut donc impacter sa prospection par les femelles gravides. De plus, comme expliqué dans le point 2.5 Prédation, les couleuvreaux sont très vulnérables lors de leur sortie des œufs. La présence d'une zone refuge dans le voisinage immédiat du pondoir, bénéfique à la survie des juvéniles, pourrait influencer le choix des femelles.

L'occupation du sol est calculée grâce à la couche Land Cover 2022 créée dans le cadre du projet européen LifeWatch. Cette couche a une résolution de 2x2m qui permet de détecter avec précision la présence de petits éléments (bosquets, arbres isolés, ... etc) de relief. Les principaux éléments repris par la couche sont : eau de surface, matériau naturel comprenant moins de 10% de végétation, zone ouverte gérée de manière intensive, zones herbacées à rotation annuelle (champs), pelouses et prairie d'intérêt biologique, zone inondée d'intérêt biologique, résineux de plus de trois mètres de hauteur, résineux de moins de trois mètres de hauteur, feuillus de plus de trois mètres de hauteur, feuillus de moins de trois mètres de hauteur, végétation éparse, végétation récemment perturbée (ex : coupe à blanc), couverture artificielle imperméable et bâti.

. Pour calculer les données de cette variable, un tampon de 20 mètre est généré autour de chaque tas à l'aide du logiciel QGIS (version 3.26.3). Ensuite, les histogrammes de zones sont calculés pour chaque tampon. Le résultat final est un tableau reprenant, par tas le nombre de pixel de chaque catégorie dans un rayon de 20 mètre dont il faut calculer les pourcentages en divisant ceux-ci par le nombre total de pixels.

e. Volume et forme du tas

Le volume du tas est également une variable importante pour l'attractivité des tas, étant donné qu'il a directement une influence sur la température et surtout la plasticité thermique au sein du tas (Beauchamp, 2022). Van Der Elken (2008) souligne l'importance de la forme du tas dans la retenue de l'eau de pluie, et donc l'humidité du site de ponte.

Le volume est exprimé en m³ et estimé sur base de la forme du tas et des dimensions, mesurées à l'aide d'un mètre pliable de deux mètres de long :

- Si la forme du tas peut être assimilée à un cube ou un parallélépipède, la hauteur, longueur et largeur sont mesurées et le volume est calculé selon la formule $V = h * l * L$
- Si la forme du tas peut être assimilée à une ellipsoïde, le volume est calculé selon la formule $V = 4/3 * \pi * a * b * c$
- Si la forme du tas peut être assimilée à un cylindre, le diamètre et la hauteur sont mesurés et le volume est calculé selon la formule $V = \pi * d^2 / 2 * h$

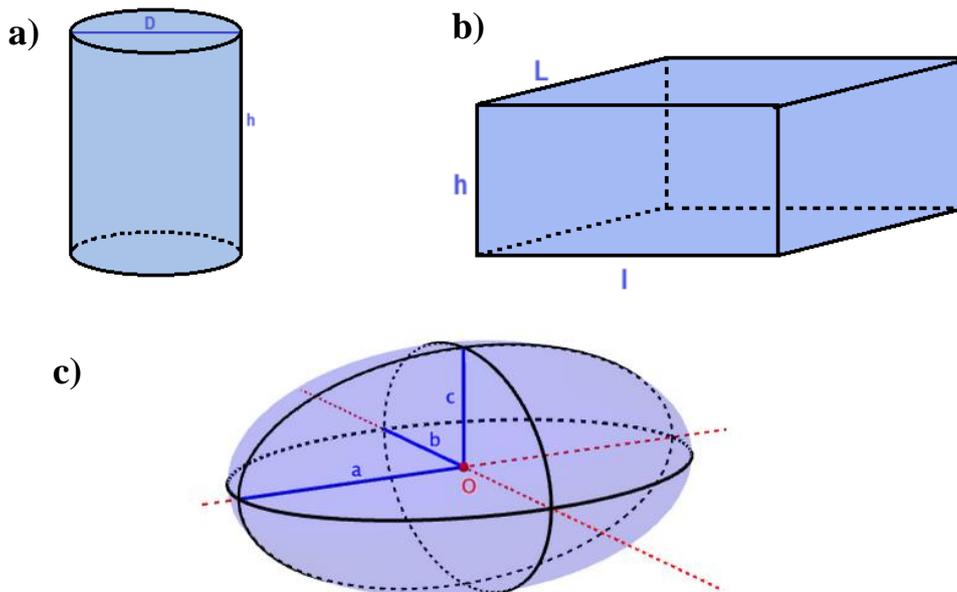


Figure 10. Schémas illustrant les dimensions précisées pour le calcul des volumes a) Cylindre, b) Parallélépipède c) Ellipsoïde

Il convient toutefois de préciser que le volume est un indice imprécis étant donné qu'il varie fortement au cours du temps en raison du tassement de la matière organique. De plus, il est impossible de déterminer avec précision le volume utile du tas, soit la partie qui est bel et bien utilisable pour la ponte des couleuvres, particulièrement sur les gros tas dont une grande partie de la matière organique est humifiée et ne produit plus de chaleur. Enfin, la plupart des tas ont été rechargés au cours de l'été 2023 ou de cet hiver, soit après la ponte des couleuvres. Il a été difficile de déterminer leur volume avant la recharge en matière organique étant donné qu'il est ardu de différencier avec certitude quelle partie est récente et quelle partie était présente avant la ponte de l'année dernière.

En considérant ces paramètres, il a été décidé de regrouper les volumes en trois classes, afin de limiter les biais (Classe 1 : entre 1 et 5 m³ ; Classe 2 : entre 6 et 12 m³ ; Classe 3 : plus de 12 m³).

4.2.4 Traitement statistique des données

Étant donné l'isolement des réserves les unes par rapport aux autres, l'ensemble de la population statistique des tas a été séparée en plusieurs sous-populations suivantes : pondoirs de la RNA de Graide, Roda, Vis pré et Vallée de la Hulle. Étant donné qu'aucune ponte n'a été trouvée dans les autres réserves et qu'aucun indice n'a permis d'émettre l'hypothèse que des couleuvres s'y reproduisent, les tas de produits de fauche de ces réserves ont été exclus du jeu de données. Sur les 55 pondoirs potentiels fouillés et caractérisés, seuls 45 ont pu être conservés pour être analysés (Vis pré : 20, Vallée de la Hulle : 5 ; Graide : 5 ; Roda : 15). Compte tenu du petit nombre d'observations et de la faible diversité des tas, les données des réserves de Graide et de la Vallée de la Hulle n'ont pas été analysées non plus (deux tas de la vallée de la Hulle sont par ailleurs situés sous le volume limite recommandé par la littérature et un autre est à peine au-dessus).

Compte tenu du peu de données, il a tout d'abord été nécessaire de regrouper les facteurs pour en réduire le nombre de modalités. Ainsi, l'exposition a été regroupée en trois classes : [1 : 34%[, [34 : 67%[et [67 : 100 %]. La composition a été séparée en deux catégories : tas faits à la main (quasi-totalité de produit herbacé) et tas faits au tracteur (proportion variable de produit ligneux). L'occupation du sol a également été réduite à deux catégories : tas en lisière forestière ou non. Enfin, la fréquence de réapprovisionnement a été regroupée par année, ce qui signifie que les pondoirs rechargés en hiver 2023 – 2024 sont groupés avec les pondoirs rechargés au cours de l'été 2023.

L'autocorrélation spatiale des données est très forte, puisque les couleuvres se regroupent dans le site de ponte le plus optimal à leur disposition. Pour faciliter les analyses, il a été choisi de considérer qu'un seul site de ponte pouvait être potentiellement utilisé par réserve. Peu de tests statistiques sont pertinents dans ce cas de figure, d'autant que la variable à expliquer est binomiale (présence/absence d'œufs). Il a donc été choisi d'utiliser un algorithme de random forest proposé par Breiman (2001) et fourni par la librairie randomForest (Version 4.7-1.1) de Rstudio. L'avantage est que ce modèle ne fournit pas de résultats précis, mais met en évidence des tendances quant à l'importance des facteurs. Compte tenu de la faible robustesse du jeu de données récoltées, un test plus précis n'aurait de toute façon pas donné de résultats. Cette méthode permettra donc d'évaluer quels facteurs sont les plus susceptibles d'influencer le choix des femelles, et d'établir une hiérarchie de ces facteurs.

4.3 Estimation des effectifs des populations par Capture Marquage Recapture

4.3.1 Pose des plaques refuge

Afin d'optimiser le nombre de captures et de faciliter le repérage des couleuvres, le recours à des plaques refuge est indispensable (Foster, 1995a ; Graitson, 2009a ; Caron, 2010). Une plaque refuge ou plaque à reptile consiste en une plaque rectangulaire opaque, qui peut être de différents matériaux (acier, caoutchouc, balatum, onduline, ...etc). L'objectif est de capter les rayonnements solaires afin que les reptiles aillent se réfugier sous les plaques pour profiter de la chaleur et de l'abri fournis par celles-ci.

Au total, 335 plaques ont été placées, dont une grande majorité de plaques ondulées bitumées noires (*Figure 11*). En plus de cela, plusieurs tôles ondulées en acier galvanisé et plaques de tapis de carrière en caoutchouc étaient déjà présentes sur certains sites. La plupart

des plaques ont des dimensions de 70x100 cm, mais d'autres plaques plus petites de 70x50 cm ont été employées dans les endroits les plus difficiles d'accès.

Lors du placement des plaques refuge, plusieurs paramètres ont été pris en compte selon les recommandations de Graitson (2009a) :

- Les placer a une exposition au soleil favorable, l'idéal étant plein sud pour que les plaques captent un maximum de rayonnement solaire. Toutefois, une attention a été portée afin de les placer partiellement à l'ombre afin de créer un gradient thermique favorable à la présence de couleuvres.
- Les placer sur un tapis d'herbacées ou sur de la végétation haute plutôt que sur du sol nu ou une végétation rase afin d'éviter à la plaque de chauffer trop intensément, ce qui aurait pour effet de repousser les reptiles.
- Prendre soin de les placer à proximité d'une zone favorable à la présence couleuvres et potentiellement utilisable comme zone refuge. L'idéal est une lisière forestière étagée, exposée au sud, avec une végétation dense d'herbacées ou de ronces. Des plaques ont également été placées directement à côté des tas potentiellement utilisables pour la ponte, ainsi qu'à proximité des mares où chassent les couleuvres.



Figure 11. Emplacements typiques de plaques à reptiles : lisière étagée exposée au sud. Ici des plaques bitumées noires de 70x100 cm

Les plaques refuge ont été placées au cours des journées du 2 et 3 avril 2024. Le fait de les placer avant la sortie d'hibernation des couleuvres permet d'augmenter la probabilité de rencontrer des reptiles sous les plaques (Graitson, 2004).

4.3.2 Echantillonnage

Chaque site a été prospecté entre six et quinze fois, en essayant de passer le plus régulièrement possible. Les prospections ont été stoppées sur sites où aucune couleuvre n'a été détectée après six passages. De même, les sites comportant moins de cinq captures après le 1^{er} juillet ont également été délaissés afin de concentrer les efforts sur les sites abondants.

Bien que Graitson (2004) affirme que les relevés fréquents (hebdomadaires voire quotidiens), ne perturbent pas les reptiles qui reviennent rapidement sous leurs abris, il a été décidé d'espacer chaque prospection de minimum une semaine afin de ne pas induire de biais dans le taux de recapture. Une seule exception a été faite à cette régle lors de la période de ponte

entre le 25 juin et le 6 juillet. En effet, comme les femelles gravides stationnent sur leur futur site de ponte à cette période, il a été décidé de réaliser un effort de prospection le plus soutenu possible afin de s'assurer de maximiser les captures, faciles et importantes pour les effectifs de populations. Étant donné que les femelles se dispersent après la ponte dans tous les cas, le biais induit sur le taux de recapture pour la suite de l'étude est minime.

La recherche de couleuvre se fait de deux manières : par relevé des plaques refuge posées dans les sites et par prospection visuelle des biotopes favorables, soient les lisières forestières étagées, massifs de ronce, de bruyère ou de callune et les zones enrichies. Afin de ne pas influencer le taux de recapture, la prospection visuelle s'est faite de manière aléatoire au sein de ces zones. La prospection visuelle est indispensable étant donné qu'elle permet d'augmenter significativement le nombre de reptiles détectés (Caron et al., 2010) et d'élargir les fenêtres météo favorables étant donné que les couleuvres sont parfois visibles facilement à vue lorsqu'elles ne fréquentent pas le dessous des plaques.

Chaque individu capturé est sexé, mesuré, son stade de développement (juvénile, subadulte, adulte) est évalué et les coordonnées GPS de la capture sont notées. Un individu est considéré comme adulte à partir de 40 cm de longueur totale chez les mâles et 60 cm chez les femelles et comme subadulte à partir de 30 cm chez les mâles et 40 chez les femelles (Madsen, 1983, Mertens, 1995). En plus de ces données, les variables climatiques sont prises au début de chaque transect : température ambiante couverture nuageuse et précipitations. La couverture nuageuse a été estimée visuellement et classée en quatre catégories : 0 – 25%, 26-50%, 51-75%, 76-100%.

En plus des couleuvres helvétiques, les autres espèces de reptiles ont été : Orvets fragiles, lézards vivipares. Ces données n'ont pas été utilisées pour ce travail, mais ont servi à fournir des données au projet « Transects standardisés de monitoring de reptiles » en cours de développement par le pôle Rainnes de Natagora.

Les relevés ont été faits aux moments où les reptiles sont les plus susceptibles de fréquenter les plaques et de s'exposer, ce qui dépend des conditions météorologiques. En effet, lorsque la température est trop haute et le soleil trop puissant, les couleuvres évitent les plaques refuge qui risqueraient de leur faire atteindre une température corporelle trop importante, néfaste à leur métabolisme (Cf. Ecologie Thermale). En revanche, lorsque la température ambiante et le soleil ne leur permet pas d'atteindre une température idéale, les couleuvres préféreront les plaques refuge, plus chaudes que leur environnement. Les moments préconisés pour la prospection sont donc (Graitson, 2004, Foster, 1996) :

- Lors des journées chaudes et sèches (plus de 20°C) à faible nébulosité (<50% de couverture nuageuse) : uniquement avant 10 h du matin et après 18 heures, le milieu de journée étant trop chaud pour que les couleuvres ne s'exposent ou ne se réfugient sous les plaques surchauffées par le soleil.
- Lors des journées chaudes (plus de 20°C) à couvert nuageux partiel (>50%) avec éventuellement de petites averses : en journée et fin d'après-midi, lorsque le soleil est couvert ce qui permet aux couleuvres de s'exposer à vue sans risquer de surchauffer.
- Lors des journées à température modérée (entre 10 et 20°C) ensoleillées : en milieu de journée et fin d'après-midi car cela correspond aux moments où les couleuvres vont s'exposer ou se réfugier sous les plaques qui auront accumulées de la chaleur sans être trop chaudes.

- Lors des journées à température modérée (entre 10 et 20°C) et à couvert nuageux partiel avec éventuellement de légères averses : en milieu de journée et après midi uniquement, quand l'ensoleillement est suffisant pour permettre aux couleuvres de s'exposer à vue. Les plaques ne pouvant accumuler que peu de chaleur dans ces conditions, la prospection matinale et de fin d'après-midi a été évitée.

En revanche, la prospection a été abandonnée lors des jours trop pluvieux à couvert nuageux continu tout au long de la journée. En effet, sans le moindre rayon de soleil, les plaques ne chauffent pas et les reptiles évitent de s'exposer inutilement à vue. De plus, les jours où un fort vent du nord ou de l'est souffle en continu tout au long de la journée (≥ 4 Beaufort), ce qui a pour effet de dessécher l'air ambiant et d'impacter très significativement la détection (Graitson, comm. Pers.), aucune prospection n'a été réalisée.

4.3.3 Identification et mesures

La simplicité d'identification et le nombre relativement faible d'individus par population (53 individus différents ont été capturés dans la plus grosse population) a permis de comparer les photos manuellement sans avoir recours à un programme de reconnaissance automatisée comme MARK.

Pour chaque individu, deux mesures sont prises : la mesure totale entre le museau et l'extrémité de la queue et une seconde mesure, entre l'extrémité du museau et la partie la plus postérieure du cloaque. Cette technique, nommée Snout-Vent length (SVL) ou mesure museau-cloaque est utilisée car certains individus peuvent perdre des portions importantes de queue suite à des attaques de prédateurs (Gregory, 2003). La méthode SVL permet donc une mesure normalisée et moins biaisée que la mesure de la longueur totale.



Le sexe des couleuvres est déterminé par analyse visuelle de la base de la queue, immédiatement après le cloaque. La transition est nette chez les femelles, tandis que la base de la queue est épaissie chez les mâles en raison de la présence des deux hémipénis invaginés (Van Der Elken, 2008).

Figure 12. Exemple typique de l'intérêt de la mesure SVL. Ici l'individu R-F-6 dont la queue a été entièrement sectionnée, probablement par une attaque de prédateur.

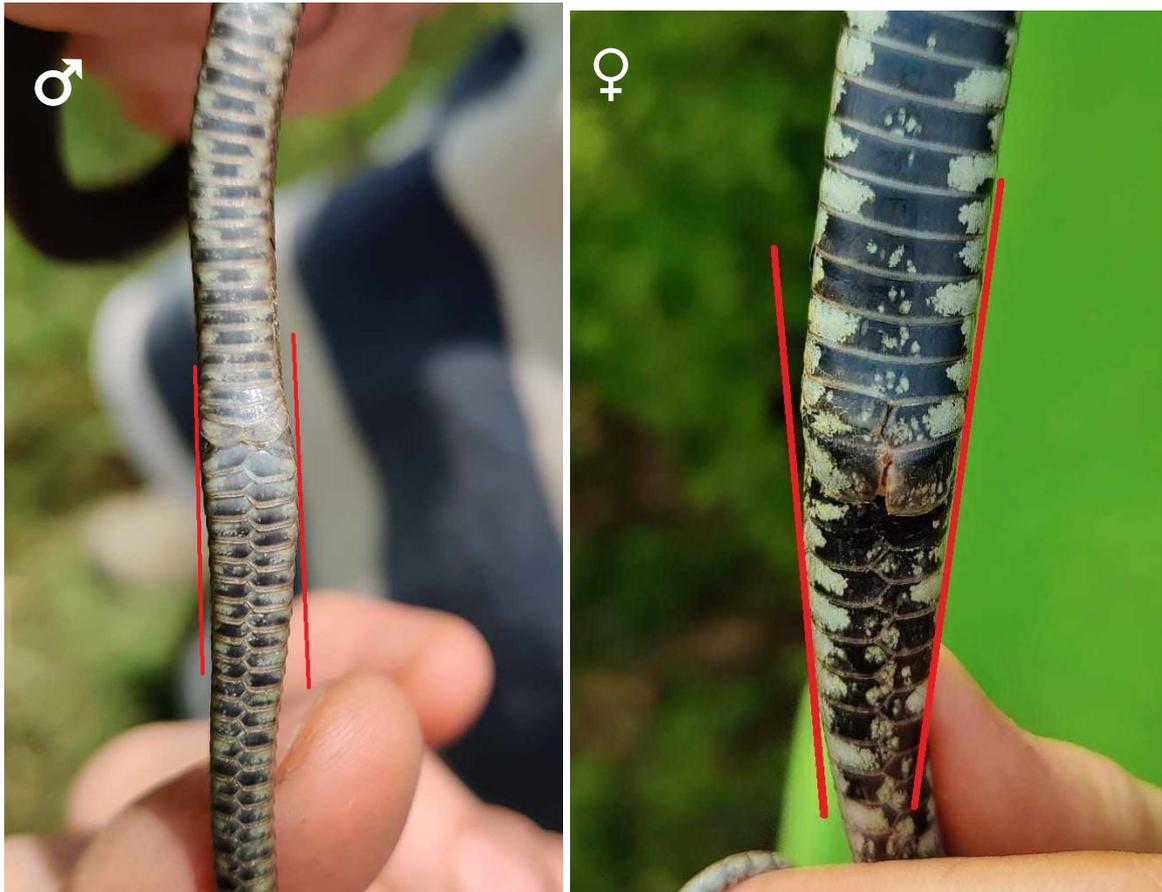


Figure 13. Comparaison entre le cloaque d'un mâle (gauche) et d'une femelle (droite). La base de la queue est nettement renflée chez le mâle dû à la présence des hémipénis.

4.3.4 Analyse statistique des données de populations

L'estimation des effectifs a été réalisée dans le programme RStudio (Version 4.1.2) à l'aide des bibliothèques RMark (Version 1.4.4) et marked (Version 1.2.8). Il s'agit de bibliothèques spécifiquement conçues pour l'analyse de données de Capture Marquage Recapture sur R.

Au total cinq populations différentes ont été considérées : RNA de Graide, de Roda, de la Hulle, du Vis pré et de Tibautienne aux sources de Nablais. Les données des autres réserves étaient soit anecdotiques (RNA de Ry de Bives, Boiron, et Vallée de la Houille à Vencimont) ou nulles, aucune prospection n'ayant été positive (RNA de Tibautienne secteur principal, Vallée de la Houille à Gedinne et de la Houillette).

Bien le modèle de Comrack-Jolly-Seber (CJS) soit le plus utilisé dans la littérature pour estimer les effectifs de populations de couleuvre, un modèle de population fermée a également été testé et les valeurs comparées à celles obtenues par le modèle de CJS. En effet, le manque de données ainsi que la courte période d'échantillonnage permet de penser que la population pourrait ne pas se comporter comme une population fermée. Le modèle choisi pour la comparaison est le modèle de populations fermées proposé par défaut par la bibliothèque RMark (modèle Closed).

Plusieurs paramètres ont été ajoutés afin de renforcer les modèles statistiques. Premièrement, deux co-variables liées à la météo ont été ajoutées pour permettre au modèle d'ajuster la probabilité de détection (p) en fonction des conditions : la température de l'air ($^{\circ}\text{C}$),

et l'estimation de la couverture nuageuse (4 classes de 0 à 100 %). Lorsque plusieurs données météo étaient enregistrées pour une prospection sur un même site, une moyenne pondérée en fonction de la durée des transects associés était réalisée. Afin d'agrandir le nombre d'observations et de fournir un éventail plus large de conditions, les jours où les prospections se sont révélées infructueuses ont été ajoutées. En plus de ces deux variables, la période de l'année (en jours, le jour 0 étant celui de la première prospection enregistrée) a également été ajoutée comme co-variables. Étant donné les courts intervalles temporels qui séparaient les captures, les taux de survie entre les captures (ϕ) et, dans le cas du modèle de CJS, les taux d'immigration (pent) ont été considérés comme indépendants de ces co-variables. Pour le modèle de CJS, la taille de la super population (N_{super}) a également été considérée comme indépendante des variables météo sur l'ensemble de la durée de l'étude, compte tenu de la courte durée de celle-ci, mais a été considérée comme différente en fonction des stades et des sexes. Deux types de relations entre toutes les covariables ont également été envisagées : indépendantes entre elles ou non. Toutes les combinaisons possibles de modèles (291 au total) ont été testées et la meilleure a été sélectionnée en fonction de son AIC.

Étant donné que les probabilités de captures ne sont pas identiques pour tous les stades de vie et pour tous les sexes, il a également été nécessaire de modéliser la probabilité de détection en fonction du sexe et du stade. En effet, les hypothèses de la méthode CMR supposent que tous les individus ont la même chance d'être capturés (C.f. 2.2 La méthode Capture Marquage Recapture (CMR)). Cependant, les juvéniles, de par leur petite taille, ont nettement moins de chance d'être repérés lors de la prospection à vue que les adultes et subadultes. De plus, étant donné que les femelles s'exposent sur leur site de ponte durant le mois de juin et le début du mois de juillet, leur capture est plus aisée que chez les males. En raison de leur grand nombre, de la difficulté de détection et de la forte variabilité des populations due aux migrations et à la prédation, les juvéniles ont été exclus de tout testage. En ce qui concerne les adultes et subadultes, la probabilité de détection a été considérée comme constante ou comme variable, et l'estimation qui possédait l'intervalle de confiance le plus restreint a été conservée, en dépit du modèle qui présentait la meilleure AIC (La différence entre les deux était de toute façon très minime).

4.4 Étude du profil thermique des pondoires après la recharge en produit de fauche

4.4.1 Contexte

Pour rappel, comme énoncé au point 2.1.10 Caractérisation des besoins de *Natrix helvetica* pour les sites de ponte, littérature (Lowenborg, 2010a, 2010b, 2011, 2012 ; Madsen, 1983, Hofer, 2005, 2008 ; Isaac, 2003) rapporte que, pour être optimal, un site de ponte de ponte doit présenter les caractéristiques suivantes :

- Une température idéalement comprise entre 23 et 27 °C, qui ne dépasse en aucun cas 40° et ne descend pas en dessous de 19°C pour des périodes prolongées
- Une amplitude thermique journalière la plus faible possible
- Une humidité relative haute dans le tas, l'assèchement pouvant être mortel aux œufs

Afin de mieux connaître les sites de ponte ceux-ci ont été équipés de sondes de température IButton ThermoChron DSL1925L-25. L'amplitude thermique prise en charge par les sondes est de -40 à 85°C et la précision de 0.5°C.

4.4.2 Mise en place

Dans un premier temps, comme soutenu par Van Der Elken (2008), la recharge en produit de fauche pourrait conduire à un pic de chaleur rapide qui pourrait, s'il survient pendant l'incubation, tuer les œufs par surchauffe. La période de fauche des différentes réserves commence à partir du 15 juillet, ce qui signifie que sur certains sites la recharge des pondoires coïncide avec la présence d'œufs dans les tas. Etant donné que les femelles se reproduisent toutes dans le même site (c.f. Cycle de vie), si un pic de chaleur a bien lieu, la recharge en produit de fauche pourrait mettre en péril les pontes d'une année entière à l'échelle de la réserve, ce qui peut représenter plus de cinq cents œufs. Il est donc crucial de s'assurer si la recharge en produit de fauche peut effectivement induire des températures mortelles. En collaboration avec Mr Didier Cavelier, l'agent de terrain de Natagora chargé de la fauche, quatre tas de produit de fauche équipés d'une sonde de température ont été rechargés afin de déceler un potentiel pic de chaleur (détails : Annexe 4).

Afin de ne pas endommager les sondes, le produit de fauche a été accumulé au tracteur par le gestionnaire à côté du tas et placé manuellement au sommet de celui-ci à la fourche. Par mesure de précaution, les tas dont la présence d'œufs était probable n'ont pas été rechargés directement cette année.



Figure 14. Recharge manuelle du pondoire (gauche) à partir de foin frais mis en andain (droite photo du haut). Une couche suffisante est placée pour assurer un pic de chaleur significatif s'il a lieu.

Cependant, l'absence de recharge peut également s'avérer néfaste étant donné que sans décomposition de matière organique, le pondoire ne produira plus assez de chaleur, essentielle au bon déroulement de l'incubation des œufs. Il a donc été jugé utile d'analyser la température de tas de produit de fauche rechargés au cours de l'été 2023 et au cours de l'été 2022 afin d'en comparer les profils thermiques et de déterminer si une recharge bisannuelle des pondoires est possible, ou si, à contrario, l'absence de recharge annuelle diminue la qualité des sites de ponte.

En addition, des sondes de température ont également été placées dans des pondoirs réalisés à manuellement, soit un mélange de foin et de branchages de diverses tailles et dans des pondoirs réalisés au tracteur, ce qui correspond à un amas de foin sans ou pratiquement sans produit ligneux. Afin de standardiser au mieux les observations, une attention a été portée à ne prendre que des tas de grande taille et d'exposition favorable. Toutefois, quelques exceptions ont dû être faites au vu de la nécessité d'équiper une proportion importante de pondoirs (29 sondes de températures ont été placées pour 63 tas de produit de fauche disponibles).

Les tas étant généralement volumineux et les pontes localisées au sein de ceux-ci, il aurait été trop coûteux en matériel de couvrir l'ensemble du volume du tas. Il a par conséquent été décidé de placer la sonde à l'endroit où les couleuvres seraient le plus susceptibles de pondre : au milieu de la partie exposée au sud, à approximativement vingt centimètres de profondeur. Cela a été déterminé de manière empirique sur base d'observations personnelles, du rapport de Beauchamp (2022) ainsi que de l'expérience d'Eric Graitson et de Mathieu Bufkens (Natagora).

Les sondes ont été placées au cours de la journée du 13 juillet et retirées au cours de la journée du 7 août, afin de couvrir la période la plus longue possible. Il était initialement prévu d'attendre la ponte des femelles, censée se produire entre fin juin et début juillet, pour placer les sondes. Cela aurait permis de les placer au plus près possible des œufs et d'en obtenir des données thermiques de référence en milieu naturel (l'ensemble des données citées dans la littérature scientifique de ce travail proviennent d'expériences en laboratoire). Cependant, les conditions climatiques exceptionnelles de cette année ont entraîné un retard si important dans la saison de reproduction qu'il n'a pas été possible d'attendre la ponte pour placer celles-ci tout en couvrant également la période de fauche.

4.4.3 Analyses statistiques

Les sondes ont été paramétrées pour enregistrer la température une fois par heure durant toute la durée de cette période. Les données enregistrées entre le 13 juillet 19:00h et le 7 août à 9:00 h ont été extraites. Les calculs suivants ont été réalisés pour comparer au mieux les profils thermiques en fonction des besoins des couleuvres :

- L'amplitude thermique journalière moyenne, soit la moyenne des amplitudes thermiques calculées pour chaque jour
- L'amplitude thermique minimale et maximale journalière
- La température maximale et minimale absolue atteinte
- La température moyenne

Une régression linéaire a ensuite été réalisée entre la température moyenne calculée, le pourcentage d'exposition et le volume afin d'établir une corrélation entre ces variables.

5. Résultats

5.1 Caractérisation des sites de ponte

5.1.1 Résultats des fouilles

Au total, les fouilles réalisées tout au long du mois d'avril et au début du mois d'août n'ont permis de mettre en évidence que 3 sites de pontes parmi les 63 tas caractérisés. La première fouille des pondoirs qui a eu lieu au cours du mois d'avril a été pauvre en résultats. Seuls deux sites de ponte ont pu être découverts : l'un dans la réserve naturelle agréée de la Vallée de la Hulle, et l'autre dans celle de Graide. Un grand nombre d'œufs a été trouvé dans le site de la vallée de la Hulle (816) suggère une population importante, d'au moins 41 femelles adultes reproductrices.

La seconde fouille des tas de produit de fauche s'annonçait mieux étant donné que des femelles gravides avaient été repérées en train de stationner sur trois sites de ponte.

En revanche tas G3, utilisé comme site de ponte dans la réserve naturelle de Graide au cours de la saison 2023, et sur lequel un grand nombre de femelles gravides ont été capturées, ne contenait pas d'œufs cette année. Le même phénomène s'observe pour les tas VP16 et VP20 de la réserve de Vis Pré, près desquels un total de 9 femelles gravides différentes ont été capturés aux environs de la période de ponte, et où aucun œuf n'a été trouvé lors d'une fouille réalisée le 11 août.

Tableau 2. Nombre d'œufs trouvés par site de ponte

Année de ponte	Réserve	Tas concerné	Nombre d'œufs	Nombre de pontes
2023	Vallée de la Hulle	HU1	816	41 [54 – 33]
2023	Graide	G3	83	4
2024	Roda	R4	56	4

5.1.2 Résultat de l'analyse statistique

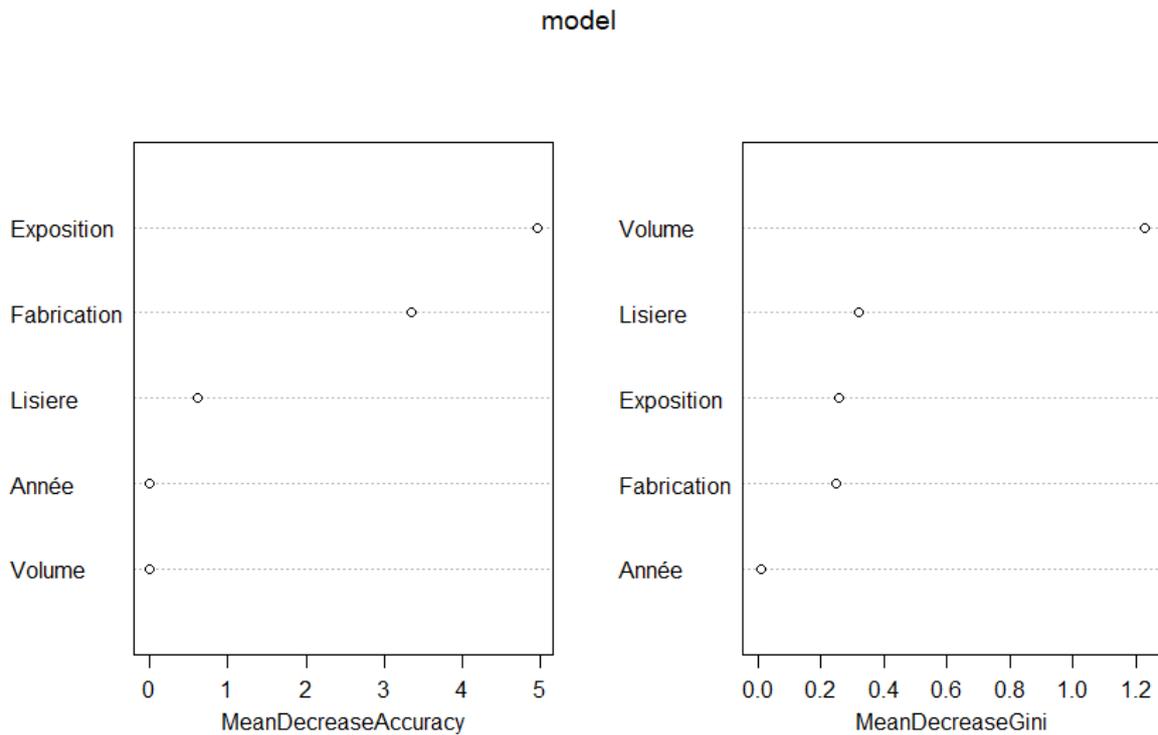


Figure 15. Résultats obtenus de l'analyse de random forest de la réserve de Roda sous forme de graphique

Le graphique de droite représente l'importance des facteurs pour la précision du modèle de random forest. Plus le score obtenu est élevé et plus la valeur de la variable associée a une influence sur la qualité du site de ponte. Le graphique de gauche représente quant à lui la diminution moyenne du coefficient de Gini, qui mesure l'importance des facteurs dans la séparation des nœuds. Plus une variable présente un coefficient élevé sur ce graphique et plus son influence sera grande dans le processus de sélection du site de ponte. Autrement dit, elle prime sur les autres facteurs dans la sélection (Breinman, 2001).

Les résultats obtenus sont difficilement interprétables, probablement par ce que l'échantillon de 15 tas n'était pas suffisamment représentatif de tous les cas possibles. Premièrement, on peut constater que l'année de rechargement n'a apparemment pas d'influence sur la sélection du site. Toutefois, tous les tas de la réserve de Roda ont été rechargés au cours des deux dernières années, ce qui explique ce résultat. Le fait que le volume présente un coefficient de précision de 0, mais un coefficient de Gini élevé est contradictoire, et dénote d'une redondance de ce paramètre qui empêche d'établir des corrélations (Brennan, 2001). Une explication probable est que beaucoup de tas de cette réserve sont très gros et variés.

En revanche, l'exposition, la fabrication et la présence d'une lisière sont mis en avant comme des caractères importants pour la sélection. L'exposition, et la méthode de fabrication, en particulier semblent ressortir comme étant les caractéristiques les plus importantes. Cependant, l'interaction entre ces facteurs est difficile à déterminer, encore une fois à cause de la petite taille de l'échantillon, et surtout car ceux-ci se basent sur un seul site de ponte comme référence. En résumé, les résultats obtenus ne sont pas fiables compte tenu de l'échantillon non représentatif et le peu de caractères mis en avant étaient déjà connus de manière empirique.

5.2. Capture Marquage Recapture

5.2.1 Résultats de l'échantillonnage

Tableau 3. Nombre de captures totales (N_{tot}), de recaptures (N_r) et taux de recapture en pourcent (T_r).
Ce tableau ne concerne que les individus adultes et subadultes

Réserve	Femelles			Mâles			Total		
	N_{tot}	N_r	T_r	N_{tot}	N_r	T_r	N_{tot}	N_r	T_r
Vis pré	24	4	16.6	25	5	20	49	9	18.4
Vallée de la hulle	8	1	12.5	20	2	10	28	3	10.7
Graide	16	7	43.8	2	0	0	18	7	38.9
Roda	12	1	8.33	13	1	7.69	25	2	8
Tibautienne aux sources de Nablais	3	2	66.6	3	0	0	6	2	33.33

Les taux de recaptures sont très différents en fonction des sexes, particulièrement à Graide où beaucoup de femelles gravides ont été capturées sur leur site de ponte, d'où la nécessité de traiter les données en séparant les sexes.

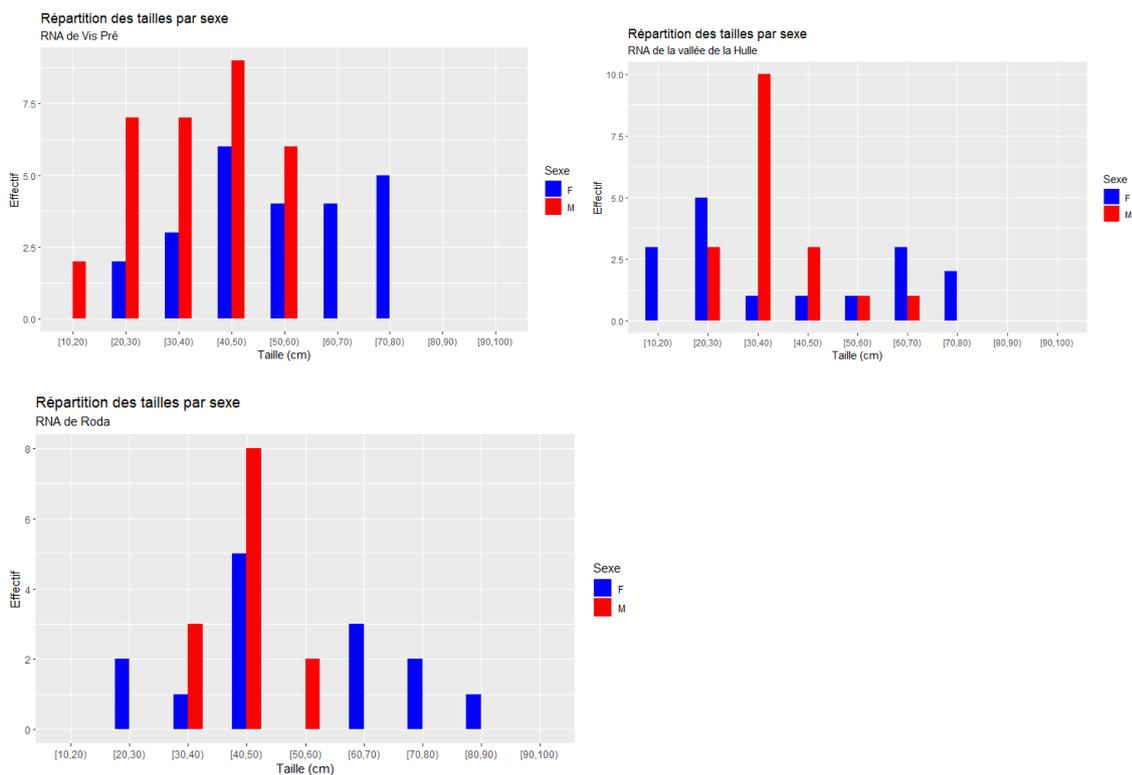


Figure 16. Pyramides des tailles (SVL) par sexe et par réserve..

Seules les trois réserves où le plus de captures ont été répertoriées (>20) ont été illustrées. Les réserves de Graide et de Tibautienne aux sources de Nablais ne comprennent pas assez de données de captures pour fournir une pyramide des stades fiable.

5.2.2 Résultats de l'analyse statistique

a. Estimations

Tableau 4. Meilleur estimateur de la probabilité de détection par modèle, sélectionné selon la meilleure AIC. Les trois paramètres étant : temp (Température), sol (Ensoleillement), time (Période de prospection), sex (Sexe) et stage (Stade, Adulte ou subadulte).

Réserve	Meilleur estimateur (CJS)	Meilleur estimateur (Closed)
Vis Pré	P(time.sex.stage)	P(time.sex.stage)
Graide	P(temp.sol.sex.stage)	P(temp.sol.time.sex.stage)
Roda	P(time)	P(time)
Tibautienne (Sources de Nablais)	P(sol)	P(sol.time.sex.stage)
Vallée de la Hulle	P(time.sex.stage)	P(time.sex.stage)

Tableau 5. Résultats de l'estimation de la population classée par réserve, stade et sexe. Les colonnes LHIC et LBIC correspondent respectivement aux limites hautes et basses des intervalles de confiance autour de l'estimation

Reserve	Sex	Stade	Closed			CJS (POPAN)		
			Pop. Est.	LBIC	LHIC	Pop. Est.	LBIC	LHIC
Roda	F	A	7	7	7	38.53	-9.52	86.57
		S	5	5	5	36.53	-11.52	84.57
	M	A	10	10	10	41.53	-6.52	89.57
		S	3	3	3	34.53	-13.52	82.57
Vis Pré	F	A	17	17	17	10.8	-5.15	26.75
		S	7	7	7	4.83	-0.1	9.76
	M	A	15	15	15	8.24	-2.06	18.55
		S	10	10	10	5.7	-2.65	14.05
Vallée de la Hulle	F	A	7	7	7	16.3	-22.91	55.51
		S	1	1	1	14.35	-21.41	50.11
	M	A	9	9	9	16.95	-23.44	57.34
		S	8	8	8	16.63	-23.17	56.42
Graide	F	A	7	7	7	8.01	4.92	11.1
		S	2	2	2	3.01	-0.08	6.1
	M	A	1	1	1	2.01	-1.08	5.1
		S	1	1	1	2.01	-1.08	5.1
Tibautienne (Nablais)	F	A	2	2	2	0.66	0.28	1.10
		S	1	1	1	0.33	0.14	0.52
	M	A	3	3	3	0.99	0.43	1.55
		S	/	/	/	/	/	/

Les chiffres compilés dans ces tableaux sont les estimations brutes produites par le logiciel R, arrondis au centième. Bien qu'un effectif total de population ne puisse pas comprendre de virgule, les modèles ne donnent des valeurs entières. Il convient, lorsque l'estimation est plausible, d'arrondir à l'unité pour avoir une idée de l'effectif réel. Aucun mâle subadulte n'a été capturé aux sources de Nablais, d'où les « / ». Les valeurs négatives ne sont pas

b. Évolution des prédictions

Le modèle de Cormack Jolly-Seber fournit une estimation des effectifs pour chaque occasion de capture (chaque prospection). Cette estimation évolue et devient normalement de plus en plus précise à mesure du nombre de prospections.

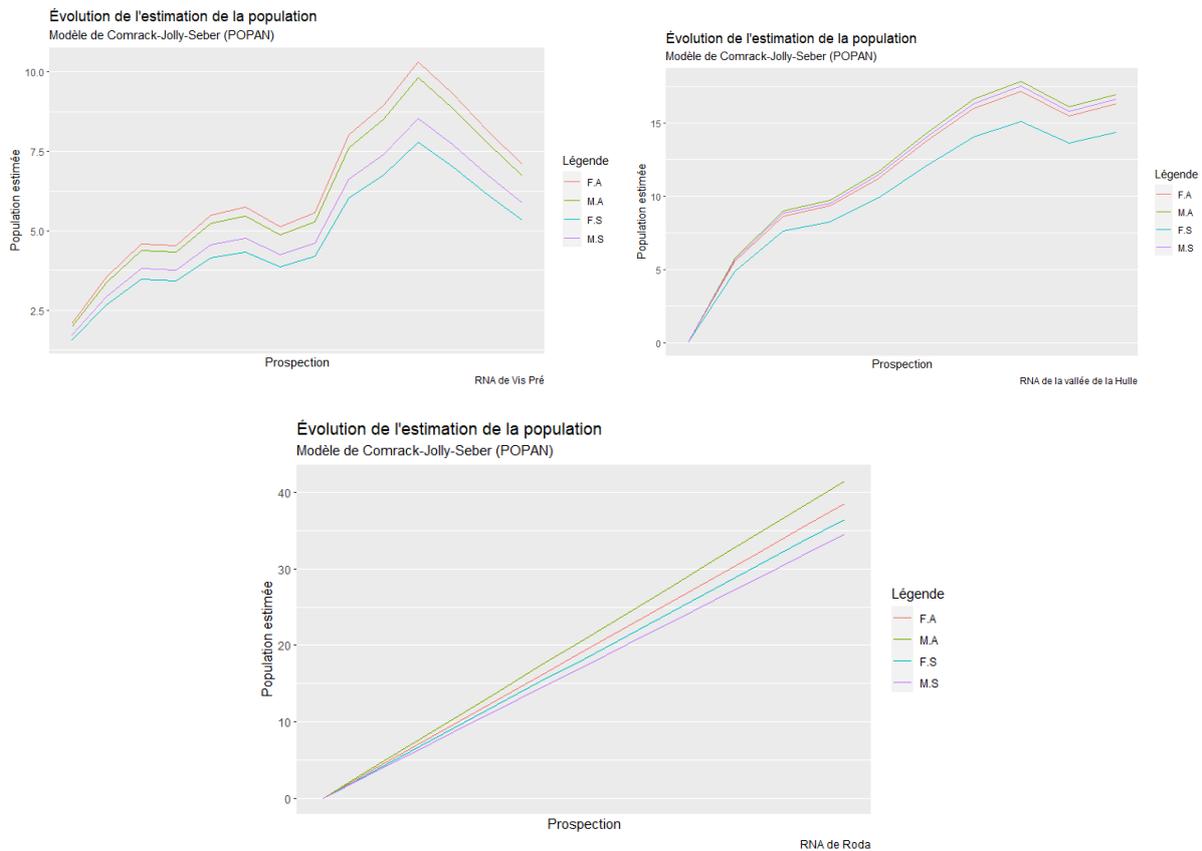


Figure 17. Evolution de l'estimation de la population ouverte fournie par l'estimateur de Cormack Jolly-Seber (POPAN). La RNA associée est notée en bas à droite de chaque graphique. Légende : F.A = Femelle adulte, M.A = Mâles adultes, F.S = Femelles subadultes et M

Le modèle de CJS (POPAN) fournit une estimation chiffrée pour chaque occasion de capture. Cette estimation augmente normalement à mesure des prospections, jusqu'à stagner quand l'estimation correspond à la population réelle.

c. Sex-ratio

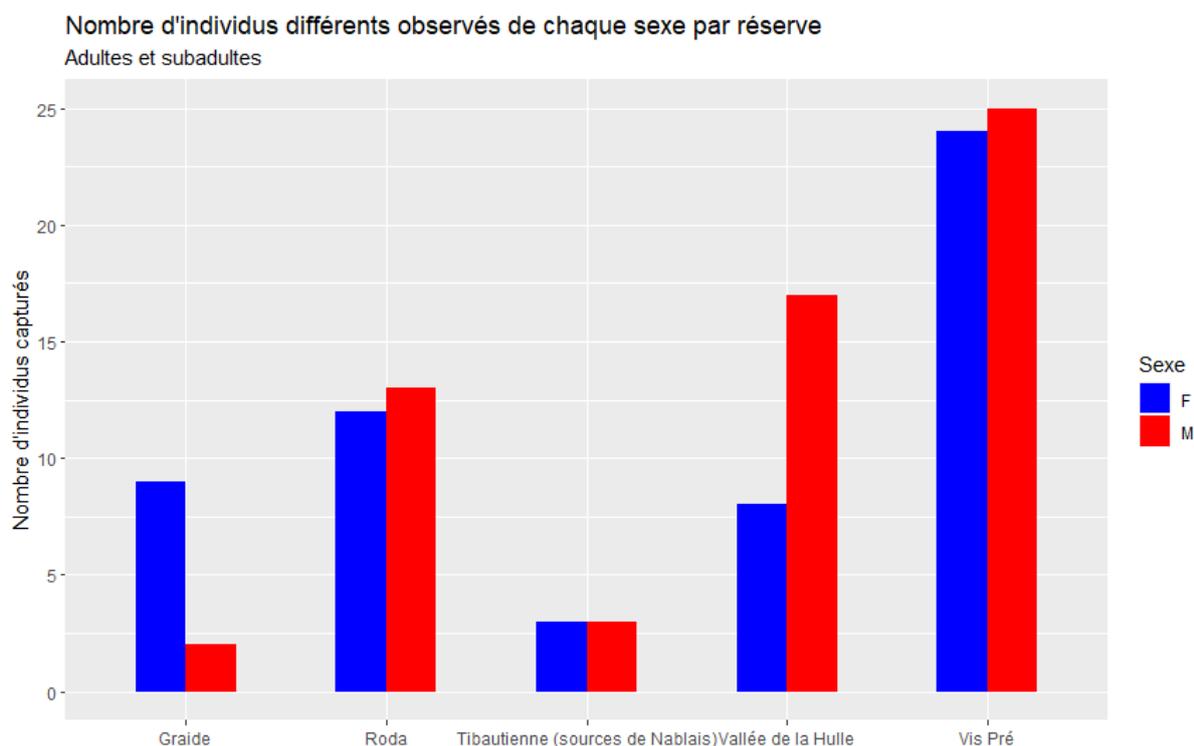


Figure 18. Sex-ratio chez les adultes et subadultes, par réserve.

Le sex-ratio semble équilibré pour trois des cinq réserves, bien que les sources de Nablais ne constituent pas un échantillon fiable compte tenu du faible nombre de captures. La réserve de Graide ne constitue pas non plus une représentation fiable du sex ratio réel, étant donné que la majorité des captures de femelles constitue des femelles gravides capturées sur leur site de ponte, ce qui a grandement facilité la détection. Plusieurs femelles gravides ont également été capturées de la sorte à Vis Pré, il faut donc considérer une légère surestimation des femelles (de l'ordre de 5 à 6 individus). Deux femelles ont été capturées de la sorte dans la RNA de Roda, ce qui n'est pas suffisant pour conclure d'une surestimation (confirmé par les modèles qui ne retiennent pas de différence entre les sexes pour l'estimation de la probabilité de détection). Aucune femelle n'a été trouvée sur son site de ponte dans la Vallée de la Hulle, le graphique est donc représentatif.

5.3. Résultats des sondes de température

Quatre tas avaient été équipés en vue de tester l'hypothèse d'un potentiel pic de chaleur. Malheureusement, les sondes deux de ces sondes n'ont pas pu être retrouvées car le gestionnaire a remis du foin directement dessus. Une autre sonde, placée dans le tas HG1 n'a également pas pu être retrouvée. En plus de cela, une sonde a été retirée d'un tas et deux étaient défectueuses. Au total, six sondes sur les 29 déployées n'ont donc pas fourni de données valides.

5.3.1 Synthèse des résultats

Tableau 6. Compilation des données de température. Ajmoy = Amplitude journalière moyenne, Ajmin = amplitude journalière minimum observée, Ajmax = Amplitude journalière maximale observée, Tmoy = Température moyenne, Tmax = température maximale enregistrée, Tmin = T

Fabrication	Année	A _{moy}	T _{moy}	ID	Aj _{moy}	Aj _{max}	Aj _{min}	T _{moy}	T _{max}	T _{min}	Aa	
Tracteur	2023	0.6	19.4	VP3	0.22	0.5	0	18.2	20.5	16	4.5	
				RDB4	1.28	3	0	18.4	21.5	14.5	7	
				R1	0.3	2	0	17.7	19.5	16.5	3	
				R4	0.38	1	0	21.0	22	19.5	2.5	
				R5	0.6	1.5	0	17.4	18.5	15.5	3	
				HG1	0.38	1	0	19.5	20.5	17.5	3	
				HG2	0.24	0.5	0	17.0	18.5	15.5	3	
	TB1	Retirée du tas										
	2022	0.6	18.2	HG3	Non retrouvée							
				VP12	Défectueuse							
				G1	0.64	1	0	17.1	18	15.5	2.5	
				G3	0.56	1	0.5	19.0	20.5	16.5	4	
				TB2	0.6	1	0	18.6	20	16.5	3.5	
	2021	0.6	18.1	H1	0.56	1	0	19.1	21	16.5	4.5	
				H2	0.6	1	0	17.2	19	14.5	4.5	
Main	2023	4.9	16.8	VP10	1.98	4	0.5	15.9	18.5	12	6.5	
				VP17	3.98	7.5	1	19.3	24.5	13.5	11	
				VP18	2.94	6	0.5	17.8	21.5	12.5	9	
				VP19	8.1	14.5	3	16.6	26	7.5	18.5	
				VP16	5.06	9.5	1.5	15.9	20.5	8	12.5	
				R11	5.42	11	1	16.2	23	8.5	14.5	
				R13	7.16	14	2	16.0	23.5	6	17.5	
				R14	5.68	10.5	1.5	15.7	22	7.5	14.5	
				RDB5	3.58	7.5	1	17.1	22.5	11	11.5	
				VP15	Défectueuse							

Les sondes concernées par l'hypothèse du pic de chaleur ne sont pas incluses dans ce tableau puisque les calculs de température moyennes en seraient biaisés.

5.3.2 Hypothèse du pic de chaleur après la recharge

L'hypothèse du pic de chaleur après la recharge avancé par Van Der Elken (2022), n'a malheureusement pu être testée que sur uniquement deux tas, étant donné que deux des quatre sondes équipées n'ont pas pu être retrouvées.

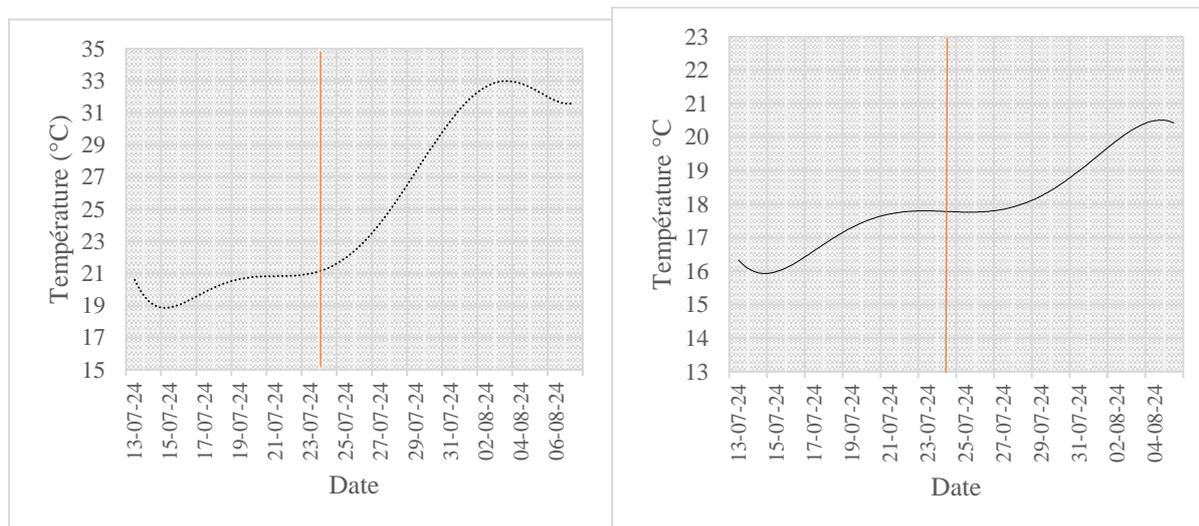


Figure 19. Graphiques représentant l'évolution de la température mesurée dans les tas de foin VP2 (gauche) et VP3 (droite), rechargé en produit de fauche frais le 24 juillet (Ligne rouge).

5.3.3 Corrélation entre l'exposition, le volume, la température moyenne et l'amplitude journalière moyenne

Les données ci-dessous ne se basent que sur les tas faits au tracteur, qui sont plus standardisés. Les tas faits à la main sont de composition beaucoup plus variable en fonction des matériaux disponibles et ne permettent donc pas d'isoler d'autres facteurs.

Tableau 7. Coefficients de corrélation entre le volume (m³), le pourcentage d'exposition au soleil, la température moyenne et l'amplitude thermique journalière moyenne sur la période du 13 juillet au 7 août, pour les tas de produit de fauche réalisés au tracteur

Facteurs	Coefficient de corrélation	
	Amplitude thermique journalière	Température moyenne
Volume	-0.3993	0.3320
Exposition	0.1483	0.7166
Volume + exposition	0.0497	0.7403

Le tableau ci-dessus montre une corrélation relativement importante entre l'exposition et la température moyenne et une faible corrélation entre le volume et la température ainsi que le volume et l'amplitude thermique journalière moyenne. Toutefois, l'analyse graphique révèle que ces deux dernières corrélations sont uniquement dues à quelques outsiders et sont peu fiables compte tenu de la taille de l'échantillon (n=12)

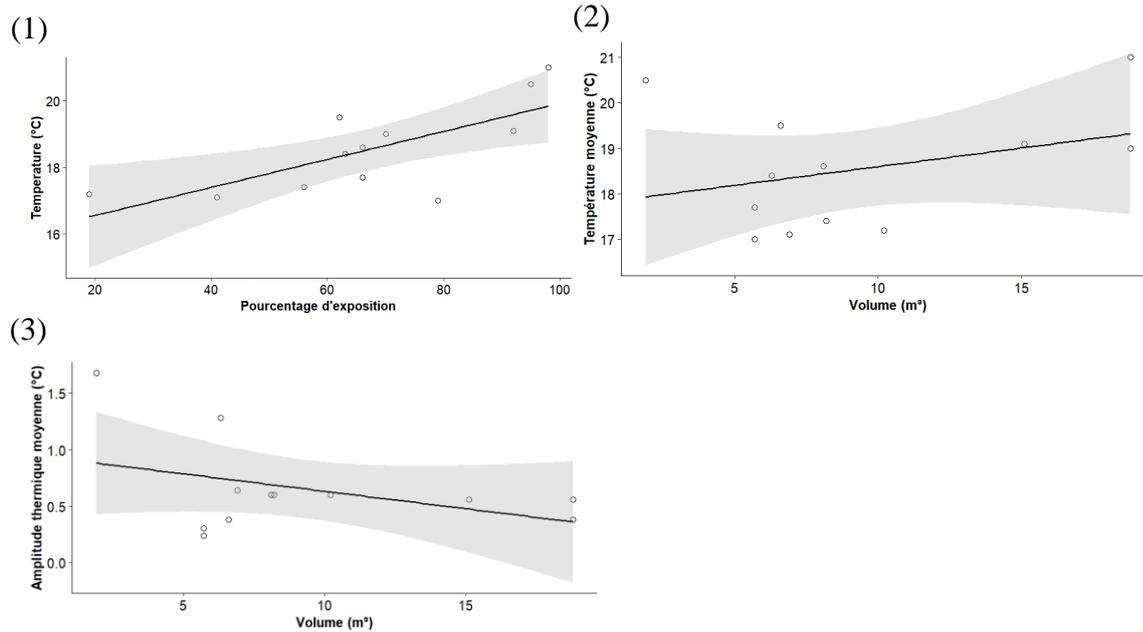


Figure 20. Droite de régression linéaire entre 1) Le pourcentage d'exposition et la température moyenne à l'intérieur, 2) le volume et la température moyenne et 3) Le volume et l'amplitude thermique journalière moyenne des tas faits au tracteur

6. Discussion

6.1. Caractérisation des sites de ponte

6.1.1 Théorie du pic de chaleur post-recharge

Les résultats obtenus au point 5.3.2 Hypothèse du pic de chaleur après la recharge sont nuancés. D'un côté, un pic de chaleur important et indéniablement issu de la recharge en produit de fauche (aucun autre tas ne présente de pareil changement de chaleur régulier) est bel et bien observé sur le tas VP2 qui a été rechargé. En revanche, le tas VP3 montre un pic plus modéré, mais encore une fois sans nul doute issu de la recharge, puisqu'aucun autre tas ne montre d'augmentation si régulière de 3°C. Cette différence peut s'expliquer par le fait que beaucoup moins de produit de fauche ait été accumulé au sommet du tas VP3, ce qui pourrait signifier que le pic est proportionnel à la quantité de produit de fauche. Cela est impossible à vérifier avec les seules données des deux sondes de température équipées. Toutefois, si cette hypothèse venait à être vérifiée, le pic de chaleur pourrait être plus intense que ce qui a été observé, puisque le foin a été mis manuellement au sommet des tas (c.f. 4.4.2 Mise en place), ce qui représente une quantité minimale par rapport à ce que le gestionnaire est capable d'accumuler. Van der Elken (2008) évoque en effet des pics à plus de 55°C, tandis que la température maximale observée pour le tas VP2 est de 33°C. De telles températures seraient fatales pour les œufs.

Aucune des températures enregistrées par les deux sondes n'est potentiellement létale pour les œufs, puisque Hofer (2008) évoque plutôt des températures supérieures à 40°C. Toutefois, une exposition prolongée à de telles températures peut conduire à une accentuation des malformations congénitales des juvéniles et à un pourcentage d'éclosion moindre (Lowenborg, 2012).

6.1.2 Apport de ce travail aux connaissances actuelles sur la mise en place de pondoirs à partir de produit de fauche

Bien que l'échantillonnage n'ait permis de réaliser que des analyses statistiques basiques, les trois pontes découvertes ont permis de mettre en évidence des caractéristiques communes aux sites, qui, couplées aux données récoltées par les sondes thermiques, offrent un bon aperçu de ce que peut être un site de ponte idéal.

Premièrement, les résultats fournis par les sondes thermiques (5.3. Résultats des sondes de température) démontrent que les tas réalisés au tracteur, et donc composés majoritairement de foin, sont plus stables thermiquement et plus chauds, même lorsqu'ils ne sont pas rechargés. L'amplitude journalière la plus importante observée est en effet de 3°C, et l'amplitude totale se situe souvent en dessous de 1°C pour ce type de tas, tandis qu'elle peut monter jusque 14,5°C pour les tas faits à la main. La température moyenne de ce type de tas est également 2.6°C plus faibles que celle des tas faits au tracteur et rechargés en 2023, et 1.3 °C plus faible que ceux rechargés en 2022. Concernant cette dernière affirmation, cela prouve que l'absence de recharge a un effet sur la température des tas, et que les tas qui ne sont pas rechargés annuellement deviendraient moins attractifs.

Au-delà de la fabrication, le choix des matériaux semble également important. En effet, les tas R4 et R1 partagent des caractéristiques très similaires : il s'agit de tas faits au tracteur,

en lisière, de grande taille et très bien exposé. Pourtant, la différence entre la température moyenne du tas R4 (21°C) et celle du tas R1 (17.7°C) est de 3.3°C. Cela pourrait s'expliquer par le fait que le tas R1 contient beaucoup de genêts à balais (*Cytisus scoparius*), connus pour se décomposer très lentement, bien que deux données ne puissent pas permettre de le prouver scientifiquement. Le choix des matériaux a également une influence sur l'humidité, puisqu'il a été observé plusieurs fois que les roseaux (*Phragmites sp.*) et massettes (*Typha sp.*) forment des couches imperméables qui rendent impossible le passage de l'eau et créent des zones totalement sèches dans les tas (Obs. pers.).

De plus, l'abandon total du site de ponte communautaire de la vallée de la Hulle où au moins 816 restes d'œufs de saison 2023 ont pourtant été excavés démontre également l'importance de la recharge, minimum bisannuelle, en matière organique fraîche. En effet, comme souligné par Brown (1991) et Graitson (2007), les couleuvres helvétiques sont généralement fidèles à leur site de ponte lorsque celui-ci est optimal.

Comme l'expose la **figure 20**, la température mesurée au sein des pondoirs faits au tracteur est positivement corrélée avec l'exposition au soleil. Cette caractéristique, déjà bien connue de la littérature, est parfaitement illustrée par le site de ponte de la RNA de la vallée de la Hulle. Les tas HU2 et HU1 sont géographiquement très proches et présentent des caractéristiques totalement similaires, à l'exception de l'exposition, puisque le tas HU2 est totalement ombragé (19% d'exposition), et le tas HU1 pratiquement totalement exposé (92% d'exposition). Or la différence entre les températures moyennes est de 1.9°C, et seul le tas HU1 a été utilisé pour la ponte.

Ce dernier pondoir semble également mettre en évidence que la présence d'une lisière est importante pour assurer un gradient thermique, comme affirmé par Van Der Elken (2008). En effet, les œufs ne se trouvaient pas dans la partie la plus exposée du tas, dans une partie en retrait, partiellement ombragée par les branches visibles sur la figure suivante. Cette caractéristique est probablement recherchée par les couleuvres qui cherchent à éviter d'atteindre des températures létales à cause de trop forts rayonnements solaires en cas d'épisode caniculaire.



Figure 21. Localisation de la ponte de l'été 2024 dans le tas R4 de la RNA de Roda.

Enfin, comme expliqué dans le point 4.3.2.e. Volume et forme du tas, même s'il est difficile voire impossible d'estimer le volume utile de certains tas à cause de l'importante couche de matière organique datant de plusieurs années qui constitue une base sans apporter de chaleur, le volume semble être une caractéristique importante dans la sélection des pondoirs. La couche humifiée pourrait avoir deux intérêts : jouer un rôle de piédestal en surélevant le tas, ce qui permet à la couche superficielle de capter les rayons du soleil même lorsque la végétation autour dépasse les 2 mètres de hauteur mais également contribuer à la plasticité thermique en générant une petite quantité de chaleur. Cette dernière hypothèse semble se confirmer et regardant les données du tas VP19, qui a été mis en créé en 2023, et dont l'amplitude thermique est la plus importante, tous tas confondus. Le même phénomène s'observe pour le tas R13 qui était pratiquement inexistant avant 2023.

6.1.3. Biais affectant les résultats présentés

a. Pontes non retrouvées

Avant de considérer les résultats de l'excavation des sites de ponte, il convient de considérer ceux-ci avec prudence puisque l'ensemble des œufs n'a pas été retrouvé. En effet, les pondoirs sont nombreux, pour la plupart volumineux et beaucoup sont composés de branches et de ronces entrelacées, ce qui rend leur démontage difficile. De plus, le comportement observé chez les femelles reproductrices est très grégaire, notamment dans le site de ponte de la vallée de la Hulle où non seulement l'ensemble des œufs se trouvait dans le même tas, mais étaient en plus localisés dans une zone précise de celui-ci, d'approximativement 1x1x0.5m. L'ensemble des pontes peut donc facilement être manqué, surtout si l'on prend en compte le fait que la couleur des œufs se confond avec celle du substrat. Enfin, nombre de pondoirs ont été rechargés en produit de fauche frais au cours de l'été et de l'hiver 2023-2024. Il a donc été nécessaire de différencier les couches, puisque les restes d'œufs de la saison 2023 se trouvent dans le produit de fauche qui date de l'été 2022, beaucoup plus fin que la couche récente (rapport de 1:4 à 1:6 en général). La limite entre les couches est progressive (puisque le foin du bas se tasse et se décompose plus vite que celui situé au-dessus, y compris dans le même lot) et n'est donc pas aisée à déterminer.

Compte tenu de ces paramètres, du nombre d'individus capturés par la suite au cours des mois de mai, juin et juillet et de l'observation de femelles reproductrices sur les sites de Vis Pré et Roda, il est possible d'affirmer avec un degré de certitude élevé qu'un ou plusieurs pondoirs ont été utilisés au cours de la saison 2023, mais que malgré les efforts de recherche, les restes de coquilles d'œufs n'ont pas été trouvés.

b. Sous échantillonnage

En lien avec le point précédent, seuls trois pondoirs effectivement utilisés ont été trouvés, et aucun de ceux-ci n'a été utilisé deux années de suite. De plus, comme expliqué précédemment, le nombre total de pondoirs est faible, leur diversité est limitée et l'importante autocorrélation spatiale nécessite de traiter indépendamment chaque réserve.

Beaucoup de conclusions tirées ont été faites sur base d'un faible nombre d'observations et sont donc à considérer avec prudence puisqu'elles sont soumises à d'autres variables environnementales qui auraient pu influencer les résultats sans être prises en compte. Ces déductions se font sur base d'observations, de corrélations et de connaissances empiriques du sujet, mais n'ont généralement que très peu de poids statistique.

c. Dérangement des sites de pontes

Il est difficile d'estimer dans quelle mesure le dérangement des sites de pontes en période d'oviposition a affecté les femelles gravides. Le cas de la RNA de Graide est toutefois interpellant, puisque des femelles gravides ont été aperçues en train de stationner sur le tas G3 durant plus d'un mois, ce qui constitue un comportement typique qui manifeste l'intention de déposer leurs œufs dans ce site. Le pondoir a été fouillé une première fois le 13 juillet, à tort, car malgré le fait que cette date soit pratiquement deux semaines après la période de ponte normale, la saison était tellement en retard que pratiquement aucune femelle n'avait encore pondu. Par la suite, le site a été refouillé le 7 août, et malgré des efforts importants, aucune ponte n'a pu être trouvée, alors qu'entre 5 et 7 étaient attendues.

Rien ne permet d'affirmer que la fouille du site aurait pu provoquer la fuite des femelles, l'expérience montrant plutôt l'inverse puisque le tas R4 de la RNA de Roda a été fouillé le même jour et a pourtant été utilisé comme site de ponte. Toutefois, contrairement à ce dernier tas composé de foin, la matière organique du tas G3 est beaucoup plus dégradée et se rapproche beaucoup plus de celle d'humus. La fouille aurait alors pu participer à compacter ce tas et à détruire les galeries utilisées par les couleuvres pour pondre. Bien qu'il s'agisse seulement d'une supposition, aucune autre explication ne permet de comprendre l'absence de pontes dans ce tas.

6.2. Capture marquage recapture

6.2.1 Critique des résultats

Il convient dans un premier temps de considérer qu'aucune des estimations fournies par les modèles de populations fermées ne peut être retenue. En effet, les résultats obtenus sont simplement le comptage des individus capturés. Par ailleurs, l'absence d'intervalles de confiance traduit d'une incapacité des modèles à aboutir à une quelconque estimation. En explorant les possibilités et en considérant la probabilité de détection indépendante de toute covariable, du sexe et du stade, ces modèles aboutissent à des estimations de l'ordre de plusieurs dizaines de milliers d'individus, ce qui ne constitue évidemment pas une estimation un tant soit peu valide.

Les résultats fournis par le modèle de Cormack Jolly-Seber (POPAN) sont également à considérer avec la plus grande prudence compte tenu des faibles taux de recapture.

a. RNA de Graide

L'estimation du nombre de femelles adultes peut être considéré comme fiable compte tenu du taux de recapture important. En revanche les estimations fournies pour les femelles subadultes et les mâles ont été inscrites à titre d'information, mais ne sont en aucun cas à considérer, puisqu'aucune recapture de ces groupes n'a été faite.

b. RNA de Roda

Bien que les estimations fournies par le modèle puissent paraître cohérentes au vu de la superficie et du nombre d'individus capturés, l'allure du graphique montrant l'évolution de la population estimée par le modèle ne permet pas de valider ces résultats. En effet, dans le cas d'une estimation correcte, le graphique devrait avoir une allure logarithmique avec des

intervalles de confiance se resserrant petit à petit, tandis qu'ici le graphique à une allure de droite avec des intervalles de confiance de plus en plus grands. Le taux de recapture inférieur à 10 % constitue une bonne explication.

c. RNA de la vallée de la Hulle

De même que les résultats obtenus pour la RNA de Roda, ceux de la vallée de la Hulle ne peuvent pas être considérés comme fiables. Premièrement, car les estimations sont très faibles par rapport à la taille du site et impliqueraient que près des deux tiers de tous les adultes et subadultes auraient déjà été capturés. Deuxièmement, car même si le graphique de l'évolution de l'estimation de la population (figure x) se rapproche d'une allure logarithmique, les intervalles de confiance grandissent à mesure que le nombre de prospections réalisées augmente.

d. RNA de Vis Pré

Le taux de recapture de la RNA de Vis pré (16.6 % pour les mâles et 20% pour les femelles) sont les plus élevés et encourageants. Néanmoins, les estimations fournies par les modèles ne sont pas du tout réalistes puisqu'elles se situent en dessous le nombre d'individus différents capturés (53 au total : 19 Mâles adultes, 17 femelles adultes, 10 Mâles, subadultes et 7 femelles subadultes).

L'évolution de l'estimation montre une chute des effectifs après les trois dernières prospections, qui ont été moins fructueuses que celle du 1^{er} juillet (estimation la plus haute). Un tel comportement du modèle traduit d'une incapacité à réaliser un calcul précis à cause du manque de données.

e. RNA de Tibautienne (Sources de Nablais)

Les estimations fournies pour la RNA de Tibautienne aux sources de Nablais sont à rejeter, en dépit du nombre de recaptures. Les recaptures sont systématiquement très proches temporellement et le peu de surface a été couverte par les prospections (seules deux lisières pour un total d'un peu plus de 300 m). Toutefois, le nombre de captures important en dépit du faible effort de prospection (6 passages et 11 plaques) suggère qu'une population relativement conséquente pourrait être établie dans la boulaie tourbeuse adjacente.

En effet, les résultats peuvent être très différents en fonction des paramètres utilisés pour l'estimation de la probabilité de détection (p). Le paramètre lié à la date (en jours, le jour 1 étant la date de la première prospection) semble systématiquement induire les modèles en erreur.

6.2.2 Potentiels biais pouvant influencer les résultats du CMR

a. Biais liés à l'échantillonnage

Dans un premier temps, un biais inhérent à tout inventaire par CMR est issu de la capture des individus. Certains individus, majoritairement repérés lors de prospections à vue, sont vus mais pas capturés. Or, le nombre d'individus non capturés varie en fonction des conditions puisque selon l'ensoleillement et la période de la journée, une proportion plus ou moins importante de couleuvres est repérée en prospection à vue. De plus, plus la température est élevée et plus les reptiles sont capables de se mouvoir rapidement, ce qui diminue les chances de captures.

Toutefois, le plus gros biais de cette étude reste indéniablement la période de CMR qui s'est étendue de fin avril à début août, ce qui est très court par rapport à ce qui est habituellement recommandé par la littérature (Graitson, 2009a, Foster, 1996). De plus, la prospection a été rendue compliquée par les conditions météorologiques extrêmement pluvieuses et peu ensoleillées du mois de mai. Enfin, il est connu que les couleuvres sont généralement observées tardivement sur les sites concernés (Graitson E. & Cavelier D., Comm. Pers.), même en cas d'année normale. La combinaison de ces facteurs a entraîné un nombre de données récoltées relativement faible, ne permettant pas dans la plupart des cas d'obtenir un taux de recapture suffisant malgré les efforts fournis.

b. Biais liés aux conditions météorologiques

Les conditions météorologiques pouvaient parfois rapidement se dégrader au cours d'une prospection, qui dure généralement entre deux et quatre heures par site. Ainsi, deux biais influençant la modélisation ont également été introduits à cause de cela. D'une part, certains passages étaient incomplets ou ont dû être avortés en raison d'un changement : température et ensoleillement trop élevés, précipitations ou vent fort soudain. Ainsi, certains passages pris en compte par les modèles statistiques concernent en réalité seulement une partie du site en question et non sa totalité. Ce biais a pu induire une légère sous-évaluation des effectifs sur certains sites aux prospections incomplètes.

De plus, seules deux covariables météo ont été prises en compte par les modèles : température et ensoleillement. Or, il est connu que la détectabilité des reptiles, particulièrement des couleuvres, dépend de nombre d'autres facteurs tels que l'humidité relative, la vitesse et l'orientation du vent ou l'heure de la journée (Foster, 1996a ; Graitson, 2009b ; Isaac, 2003). Cela induit une sous-évaluation des différentes caractéristiques pouvant influencer la détectabilité, ce qui réduit également la robustesse des modèles.

Enfin, comme expliqué dans le point 4.3.4 Analyse statistique des données de populations, les covariables météorologiques prises en compte dans la correction des modèles statistiques sont une moyenne pondérée des conditions notées au début des transects réalisés sur les sites. Or, puisque la variabilité de celles-ci est importante, cette moyenne peut parfois être éloignée des conditions réelles le jour de la prospection.

Ces biais se traduisent dans l'AIC des modèles eux-mêmes, puisque comme explicité dans le

Tableau 4, le modèle présentant la meilleure AIC, et donc celui qui est statistiquement meilleur, n'est pratiquement jamais le modèle dont la probabilité de détection dépend des deux covariables météo et de la covariable période de l'année. Or, l'expérience a montré de manière indéniable que les conditions météorologiques ont une influence significative sur la détection des reptiles, ce qui prouve que les modèles sont biaisés d'une façon ou d'une autre.

6.4. Questions de réflexion

6.4.1 Migration saisonnière lors de la période de ponte

Ce travail, sans toutefois parvenir à le prouver avec certitude de manière scientifique, permet de soulever des interrogations quant à la possibilité d'une migration saisonnière de grande échelle sur les sites de reproduction dans certaines réserves. Cette théorie est renforcée

par les travaux de Madsen (1984) et Brown (1991) qui ont démontré en équipant des couleuvres de colliers GPS que les femelles pouvaient parcourir jusqu'à 200 (Madsen, 1984, Pitoors, 2009) à 300 (Brown, 1991) mètres par jour juste avant la ponte, et que leurs déplacements restaient plus importants que la normale les deux semaines suivantes.

Deux sites sont particulièrement concernés : les réserves naturelles agréées de la Vallée de la Hulle et de Graide.

a. Cas de la RNA de Graide

La première observation réalisée sur la réserve de Graide date du 11 juin, après cinq prospections négatives. Il s'agissait d'une femelle adulte, manifestement gravide, qui a par la suite été recapturée sur le site de ponte de la réserve, comportement typique manifestant l'intention de pondre à cet endroit. Lors des six prospections suivantes, au moins une couleuvre helvétique a été détectée à chaque passage. Pourtant, à peine trois kilomètres à vol d'oiseau de cette réserve se trouve celle de Roda, où les premières observations de couleuvres datent du 10 mai, ce qui exclut l'hypothèse d'une sortie d'hibernation tardive dans la région. La majorité des captures (73.7%) et la totalité des recaptures de cette réserve proviennent de la bêche installée sur le site de ponte, en dépit des quelque 18 plaques à reptiles réparties sur la réserve (densité de 7.6 plaques par hectare).

Ce déséquilibre important dans le sex-ratio, additionné au temps nécessaire avant la première capture, laisse supposer que le site serait fréquenté par un nombre plus important de femelles qu'il n'y en a habituellement en période de reproduction.

b. Cas de la RNA de la vallée de la Hulle

Les observations réalisées sur le site de la vallée de la Hulle soulèvent également des questionnements sur la possibilité d'une migration saisonnière des femelles.

L'excavation du site de ponte de cette réserve a permis de découvrir la présence d'au moins 816 œufs datant de l'été 2023, soit l'équivalent des pontes de minimum 41 femelles adultes. Initialement 525 œufs avaient été trouvés lors de la première fouille du site en avril, et 291 de plus ont été retrouvés lors de la seconde fouille au début du mois d'août, ce qui permet de penser que ce pondoir pourrait contenir encore plus d'œufs enfouis profondément sous la surface. Il n'est pas irraisonnable de penser qu'un total de plus de 1000 œufs pourrait avoir été pondu en 2023.

Toutefois, les douze prospections réalisées sur ce site n'ont permis que de déceler trente-cinq individus différents dont dix juvéniles et sept femelles adultes. Seules deux de ces femelles étaient gravides et ont été capturées le 28 juillet, ce qui est extrêmement tardif même au regard du retard de la saison actuelle. Cette anomalie permet de penser qu'il peut s'agir d'individus erratiques n'ayant pas suivi la migration pour une raison inconnue. Bien que le taux de recapture soit trop bas pour permettre d'aboutir à une quelconque estimation de population, ces chiffres sont interpellant compte tenu de la taille importante de la population supposée sur base du nombre de pontes. À titre de comparaison, seules quatre pontes ont été trouvées dans la RNA de Roda, pour un peu plus d'individus adultes et subadultes capturés. Enfin, un dernier élément qui peut consolider cette théorie est le sex-ratio déséquilibré observé sur la réserve de (17M :8F, *Figure 18. Sex-ratio chez les adultes et subadultes, par réserve.*).

L'hypothétique migration se serait donc déroulée de la manière suivante : au cours de la saison 2023, où le tas HU1 présentait encore les caractéristiques requises pour être utilisées pour la ponte des couleuvres helvétiques, un nombre important de femelles auraient migrées des environs pour se rendre dans vers ce pondoir, optimal. Cependant, en l'absence de recharge en matière organique fraîche et donc de décomposition, la température serait trop basse cette année pour que le site soit toujours attractif. Les femelles présentes sur la réserve auraient alors pour la plupart migré vers un autre site de ponte situé en dehors des limites de la réserve.

6.5. Perspectives

Ce travail ouvre la porte à de nombreuses perspectives pour l'étude des populations de couleuvres helvétiques des réserves naturelles du massif de la Croix-Scaille.

Dans un premier temps, ce travail a permis de faire le point sur les populations existantes en Croix Scaille, qui étaient jusqu'ici mal connues. Cela ouvre la perspective à des inventaires plus poussés dans les années à venir. Les sites où la population est stable et abondante sont dorénavant connus et peuvent être ciblés davantage, au détriment des réserves où la présence de *Natrix helvetica* est anecdotique. De plus, les données collectées pourront être réutilisées pour réalisées pour réaliser un suivi de cohortes pluriannuel et consolider les données des de CMR qui pourraient être récoltées à l'avenir.

Une autre perspective intéressante pourrait être l'étude des facteurs qui empêchent l'installation de la couleuvre helvétique dans les réserves où elle est absente. En effet, actuellement, rien ne permet de comprendre pourquoi des populations ne sont pas présentes dans certaines réserves : les habitats sont à priori favorables étant donné qu'ils sont similaires, quelles que soient les réserves, des populations sont souvent connues à proximité (parfois moins de un kilomètre, des amphibiens sont présents en nombre et de nombreux pondoirs potentiels sont en général disponibles sur la plupart des sites.

L'étude par radio pistage des femelles reproductrices comme réalisée par Pitoors (2009) constitue également une piste de réflexion intéressante, bien que cela soit complexe à mettre en œuvre. Les résultats pourraient être des plus intéressants, puisque cela permettrait d'une part d'explorer la piste de la migration des femelles gravides, théorisée dans ce travail et d'autre part de déterminer l'occupation du territoire, puisqu'il est connu que les observations sont tardives sur la plupart des sites, et que les couleuvres n'hibernent donc très probablement pas directement à proximité de ceux-ci.

7. Contribution personnelle de l'étudiant

L'étudiant a personnellement contribué à :

- La recherche bibliographique,
- La mise en place du protocole expérimental
- La pose des plaques à reptiles
- L'excavation des tas de produit de fauche et la recherche de pontes
- Les relevés de capture marquage recapture
- La pose, le retrait et l'analyse des sondes de températures
- Le tri et l'analyse des photos récoltées
- La création du code R et l'analyse des résultats
- L'écriture, la mise en page et la relecture du travail écrit

8. Conclusion

Ce travail se clôt sur beaucoup de questionnements, de théories et de suppositions, mais aussi beaucoup de perspectives futures pour l'étude des couleuvres.

Cette étude aura permis de fournir un descriptif des sites de pontes idéaux à destination du gestionnaire des sites ce qui permettra à l'avenir une meilleure mise en place de ceux-ci pour un bon maintien des populations de couleuvres helvétiques. Pour résumer, les pondoirs doivent être de très grande taille, dans une lisière forestière la plus exposée possible et composé majoritairement de foin, idéalement complété de quelques branches de moyenne taille. Les genêts à balais, roseaux et massettes sont à éviter.

Bien que rien ne permette d'affirmer que le pic de chaleur post-recharge peut être léthal aux œufs, la littérature et les données récoltées permettent de penser qu'en cas de recharge importante il pourrait le devenir. De plus, même si ce pic n'est pas léthal, il n'en est pas moins néfaste à la bonne incubation des œufs. L'idéal est donc de recharger la moitié des tas chaque année. Puisque les données récoltées mettent en évidence que les tas rechargés récemment sont plus attractifs, on peut s'attendre à ce que les femelles aillent pondre dans la partie la plus récente, et soient donc protégées du pic de chaleur.

Enfin, bien que ce travail n'ait pas permis d'aboutir à des estimations des populations chiffrées, il a toutefois amélioré les connaissances sur les populations de couleuvres helvétiques des réserves naturelles gérées par Natagora des communes de Gedinne et Bièvre, qui étaient jusqu'ici très vagues. Cela a également permis de fournir des données précieuses sur les populations des autres espèces de reptiles à travers le portail observations.be en comptabilisant un total de 2009 observations d'orvets fragiles, 661 lézards vivipares, 308 couleuvres helvétiques et 8 vipères péliades.

9. Bibliographie

- Bashinskiy, I. V. « The Effect of Beaver (*Castor Fiber* Linnaeus, 1758) Activity on Amphibian Reproduction ». *Inland Water Biology* 1, n° 4 (octobre 2008): 326-31. <https://doi.org/10.1134/S1995082908040032>.
- Beauchamp, Bryan. « Mise en place d'un protocole et d'un plan d'action en faveur de la couleuvre à collier (*Natrix helvetica*) sur la commune d'Antoing ». Haute école Condorcet, bachelier en agronomie orientation environnement, 2022.
- Breiman, L. Random Forests. *Machine Learning* 45, 5–32 (2001) <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>
- Brown, Peter Ronald. « Ecology and Vagility of the Grass Snake , *Natrix Natrix Helvetica* Lacépède ». University of Southampton, 1991.
- Caron, Julien, Renault, Olivier, Le Galliard, Jean-François. (2010). Proposition d'un protocole standardisé pour l'inventaire des populations de reptiles sur la base d'une analyse de deux techniques d'inventaire. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*. 134. 3-25.
- Ciesiołkiewicz, Johanna, Grzegorz orłowski, et Andrzej Elżanowski. « High juvenile mortality of grass snakes *Natrix natrix* (L.) on a suburban road », *Polish journal of ecology*, 54, n° 3 (2006): 465-72.
- Dawson, Bernard. « Behavioural Interactions between Barred Grass Snake *Natrix Helvetica* and Northern Viper *Vipera Berus* ». *Herpetological Bulletin*, n° 154, Winter 2020 (31 décembre 2020): 37-38. <https://doi.org/10.33256/hb154.3738>.
- Foster, J., Gent, T., “Reptile survey methods: proceedings of a seminar held on 7 November 1995 at the Zoological Society of London's meeting rooms, Regent's Park, London (ENS27)”; *English Nature Science* n°27 (1996a)
- Foster J. - Training courses and translating survey data into conservation. *I n: Reptile survey methods*, *English Nature Science Series No. 27*. Foster J. & Gent T. (eds), p. 6-8. *English Nature*, Peterborough. (1996b) 223 p.
- Gibbon, J. Whitfield, David E. Scott, Travis J. Ryan, Kurt A. Buhlmann, Tracey D. Tuberville, Brian S. Metts, Judith L. Greene, et al. « The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians ». *BioScience* 50, n° 8 (2000): 653. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0653:TGDORD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0653:TGDORD]2.0.CO;2).
- Graitson, Eric. « Guide de l'inventaire et du suivi des reptiles en wallonie », *L'Echo des rainettes*, Hors-Série N°1 (2009a)
- Graitson, Eric, « Résultat d'un inventaire de reptiles par la méthode des “plaques refuges” en région Wallonne », *Natura Mosana*, 56, n° 4 (2003): 73-84.
- Graitson, E, Naulleau, G. « Les abris artificiels : un outil pour les inventaires herpétologiques et le suivi des populations de reptiles », (2004) *Bulletin de la société herpétologique de France* 115 : 5 – 22 18p.

- Graitson, Eric, C. Barbraud, et X. Bonnet. « Catastrophic Impact of Wild Boars: Insufficient Hunting Pressure Pushes Snakes to the Brink ». *Animal Conservation* 22, n° 2 (avril 2019): 165-76. <https://doi.org/10.1111/acv.12447>.
- Graitson, Eric, Thomas Duchesne, Thibaut Cuenot, Florian Fonzée, Axel Jame, Johan Delcourt, et Marc Dufrêne. « Statut d'une vaste population de Vipère péliade *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) récemment introduite dans l'est de la Belgique. », 2022. <https://doi.org/10.48716/BULLSHF.181-1>.
- Graitson, Eric, Philippe Goffart, et Anne Weisherbs. « La nouvelle liste rouge des amphibiens et reptiles en Wallonie », *L'Echo des rainettes*, 24 (2024).
- Graitson, Eric, et Guy Naulleau. « Les abris artificiels : un outil pour les inventaires herpétologiques et le suivi des populations de reptiles ». *Bulletin de la Société Herpétologique de France* (2005) 115 : 5-22, 2005.
- Graitson, Eric, et Julien Taymans. « Impacts des lâchers massifs de faisans de Colchide (*Phasianus colchicus* L.) sur les squamates (Reptilia Squamata) ». Pdf, 2022. <https://doi.org/10.48716/BULLSHF.180-2>.
- Gregory, Patrick T, et Leigh Anne Isaac. « Close Encounters of the Worst Kind: Patterns of Injury in a Population of Grass Snakes (*Natrix Natrix*) », s. d.
- Gregory, Patrick T., et Leigh Anne Isaac. « Food Habits of the Grass Snake in Southeastern England: Is *Natrix Natrix* a Generalist Predator? » *Journal of Herpetology* 38, n° 1 (mars 2004): 88-95. <https://doi.org/10.1670/87-03A>.
- Guiller, Gaëtan, et Jérôme Legentillhomme. « Suivi annuel d'un site de ponte collectif de *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) (Ophidia, Colubridae) en Loire-Atlantique », *Bulletin de la société des sciences naturelles*, 33, n° 2 (2011): 69-79.
- Hagman, Mattias, Kristin Löwenborg, et Richard Shine. « Determinants of Anti-Predator Tactics in Hatchling Grass Snakes (*Natrix Natrix*) ». *Behavioural Processes* 113 (avril 2015): 60-65. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.01.009>.
- Hofer, Ulrich. « Reproduktion der Ringelnatter (*Natrix natrix*) im Grossen Moos: Einfluss unterschiedlicher Ablagesubstrate auf Legeverhalten und Schlüpfraten », 2005.
- Hofer, Ulrich , « Reproduktion der Ringelnatter (*Natrix natrix*) in einer Agrarlandschaft des Schweizer Mittellandes: Einfluss unterschiedlicher Ablagesubstrate auf Legeverhalten und Schlüpfraten », *Mertensiella*, 17 (2008): 181-90.
- Institut Royal Météorologique (IRM), Climat dans votre commune, URL : <https://www.meteo.be/fr/climat/climat-de-la-belgique/climat-dans-votre-commune> (Consulté le 22 février 2024)
- Isaac, Leigh Anne. « The Thermal Ecology of the European Grass Snake, *Natrix natrix*, in southeastern England ». University of Victoria, 1997.
- Isaac, Leigh Anne, et Patrick T. Gregory. « Thermoregulatory Behaviour of Gravid and Non-gravid Female Grass Snakes (*Natrix Natrix*) in a Thermally Limiting High-latitude Environment ». *Journal of Zoology* 264, n° 4 (décembre 2004): 403-9. <https://doi.org/10.1017/S095283690400593X>.

- Jacob, Jean-Paul, Christiane Percsy, Henri De Wavrin, Eric Graitson, Thierry Kinet, Marc Paquay, Mathieu Denoel, Nicolas Percsy, et Annie Remacle. *Amphibiens et reptiles de Wallonie*. Aves-Raines. 1 vol. Aves - Raines, s. d.
- Janiszewski, Paweł, Vladimir Hanzal, et Wojciech Misiukiewicz. « The Eurasian Beaver (Castor Fiber) as a Keystone Species – a Literature Review ». *BALTIC FORESTRY* 20, n° 2 (2014).
- Jones MD, Marshall BM, Smith SN, Christie JT, Waengsothorn S, et al. (2020) Can post-capture photographic identification as a wildlife marking technique be undermined by observer error? A case study using King Cobras in northeast Thailand. *PLOS ONE* 15(12): e0242826. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0242826>
- Kindler, Carolin, et Uwe Fritz. « Phylogeography and Taxonomy of the Barred Grass Snake (*Natrix Helvetica*), with a Discussion of the Subspecies Category in Zoology ». *Vertebrate Zoology* 68, n° 3 (20 novembre 2018): 269-81. <https://doi.org/10.3897/vz.68.e31615>.
- Laake J (2013). "RMark: An R Interface for Analysis of Capture-Recapture Data with MARK." AFSC Processed Rep. 2013-01, Alaska Fish. Sci. Cent., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv., Seattle, WA. <https://apps-afsc.fisheries.noaa.gov/Publications/ProcRpt/PR2013-01.pdf>.
- Łaciak, Małgorzata, Paweł Adamski, Wojciech Bielański, Adam Ćmiel, Anna Lipińska, Tomasz Łaciak, et Tadeusz Zajac. « Tastier than Thought? Telemetric Research Reveals Predation on the Poisonous Yellow-bellied Toad *BOMBINA VARIEGATA* ». *Ecology* 104, n° 4 (avril 2023): e3996. <https://doi.org/10.1002/ecy.3996>.
- Löwenborg, Kristin, Shine, Richard, Kärverno, Simon, Hagman, Mattias. « Grass Snakes Exploit Anthropogenic Heat Sources to Overcome Distributional Limits Imposed by Oviparity ». *Functional Ecology* 24, n° 5 (2010a): 1095-1102. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01730.x>.
- Löwenborg, Kristin, Shine, Richard, Hagman, Mattias. « Fitness Disadvantages to Disrupted Embryogenesis Impose Selection against Suboptimal Nest-Site Choice by Female Grass Snakes, *Natrix Natrix* (Colubridae): Disrupted Embryogenesis in Snakes ». *Journal of Evolutionary Biology* 24, n° 1 (2010b): 177-83. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02153.x>.
- Löwenborg, Kristin, Gotthard, Karl, Hagman, Mattias. « How a Thermal Dichotomy in Nesting Environments Influences Offspring of the World's Most Northerly Oviparous Snake, *Natrix Natrix* (Colubridae): Grass Snake Nest-Site Dichotomy ». *Biological Journal of the Linnean Society* 107, n° 4 (2011): 833-44. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01972.x>.
- Löwenborg, Kristin, Kärverno Simon, Tiwe Alma, Hagman Mattias. « Agricultural By-Products Provide Critical Habitat Components for Cold-Climate Populations of an Oviparous Snake (*Natrix Natrix*) ». *Biodiversity and Conservation* 21, n° 10 (2012): 2477-88. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0308-0>.
- Luiselli, L., M. Capula, et R. Shine. « Food Habits, Growth Rates, and Reproductive Biology of Grass Snakes, *Natrix Natrix* (Colubridae) in the Italian Alps ». *Journal of Zoology* 241, n° 2 (février 1997): 371-80. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb01965.x>.

- Luiselli, Luca. « Individual Success in Mating Balls of the Grass Snake, *Natrix Natrix*: Size Is Important ». *Journal of Zoology* 239, n° 4 (août 1996): 731-40. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05474.x>.
- Madsen, Thomas. « Are Juvenile Grass Snakes, *Natrix Natrix*, Aposematically Coloured? » *Oikos* 48, n° 3 (mars 1987): 265. <https://doi.org/10.2307/3565512>.
- Madsen, Thomas, « Cost of Reproduction and Female Life-History Tactics in a Population of Grass Snakes, *Natrix Natrix*, in Southern Sweden ». *Oikos* 49, n° 2 (juin 1987): 129. <https://doi.org/10.2307/3566017>.
- Madsen, Thomas, « Growth Rates, Maturation and Sexual Size Dimorphism in a Population of Grass Snakes, *Natrix Natrix*, in Southern Sweden ». *Oikos* 40, n° 2 (février 1983): 277. <https://doi.org/10.2307/3544592>.
- Madsen, Thomas, « Movements, Home Range Size and Habitat Use of Radio-Tracked Grass Snakes (*Natrix Natrix*) in Southern Sweden ». *Copeia* 1984, n° 3 (1 août 1984): 707. <https://doi.org/10.2307/1445153>.
- Mertens, Dietmar. « Population Structure and Abundance of Grass Snakes, *Natrix Natrix*, in Central Germany ». *Journal of Herpetology* 29, n° 3 (septembre 1995): 454. <https://doi.org/10.2307/1564998>.
- Meyer, Andreas, Goran Dušej, Max Bütler, Jean-Claude Monney, Herbert Billing, Murielle Mermod, Katja Jucker, et Maximilien Bovey. « Notice pratique : site de ponte de la couleuvre à collier », 2006
- Mullin, Stephen J., et Richard A. Seigel, éd. « 10. Combating Ophiophobia: Origins, Treatment, Education, and Conservation Tools ». In *Snakes*, 262-80. Cornell University Press, 2009. <https://doi.org/10.7591/9780801459092-014>.
- Naulleau, G., Les Serpents de France, Nancy, France, Revue française d'aquariologie herpétologie, université de Nancy I, 1987, 58 p.
- Palmheden, Ludvig, Long-term population dynamics in a population of grass snakes (*Natrix natrix*) – and implications of climate change, University of Uppsala (2022) 67 p.
- Pitoors, Julie, Etude par radio télémétrie des mouvements, du domaine vital et de l'utilisation de l'habitat par des couleuvres à collier (*Natrix natrix helvetica*) en zone périurbaine. Implications en termes de conservation. Université de Liège (2009) 80p.
- Reading, C. J., et J. L. Davies. « Predation by Grass Snakes (*Natrix Natrix*) at a Site in Southern England ». *Journal of Zoology* 239, n° 1 (mai 1996): 73-82. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05437.x>.
- Rivest, L., Baillargeon, S.. « Rcapture: Loglinear Models for Capture-Recapture Experiments », (2007).
- Routtier, Romane, et Alexandre Boissinot. « Régime alimentaire de trois espèces de couleuvres sur la Réserve naturelle régionale du Bocage des Antonins, Deux-Sèvres (France) », 2023. <https://doi.org/10.48716/BULLSHF.182-5>.

- Rugiero, L, M Capula, D Persichetti, L Luiselli, et F M Angelici. « Life-History and Diet of Two Populations of *Natrix Maura* (Reptilia, Colubridae) from Contrasted Habitats in Sardinia », s. d.
- Schild, Andreas. « Distribution, morphology and genetics of a newly discovered grass snake lineage (*Natrix helvetica* ssp.) in southern and western Switzerland ». University of Bern, Faculty of Sciences, 2020.
- Schultze, Nadine, Hubert Laufer, Carolin Kindler, et Uwe Fritz. « Distribution and Hybridisation of Barred and Common Grass Snakes (*Natrix Helvetica*, *N. Natrix*) in Baden-Württemberg, South-Western Germany ». *Herpetozoa* 32 (4 octobre 2019): 229-36. <https://doi.org/10.3897/herpetozoa.32.e38897>
- Schwarz, Carl James, Arnason, Neil A., Jolly-Seber models in MARK, Program Mark Chap. 12 (2020)
- Sewell, David; Baker, John M.R.; Griffiths, Richard A. Population dynamics of grass snakes (*Natrix natrix*) at a site restored for amphibian reintroduction, *The Herpetological Journal*, Volume 25, Number 3, (2015), pp. 155-161(7)
- Storniolo, Federico, Menichelli, Sacha, Zuffi Marco A.L. Long-term study of a snake community in north-western Tuscany (central Italy): population structure and density patterns (2018) *Herpetozoa* 32: 101–107
- Tamagnini, Davide, Jamie Stephenson, Richard P. Brown, et Carlo Meloro. « Geometric Morphometric Analyses of Sexual Dimorphism and Allometry in Two Sympatric Snakes: *Natrix Helvetica* (Natricidae) and *Vipera Berus* (Viperidae) ». *Zoology* 129 (août 2018): 25-34. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2018.05.008>.
- Timmermans, Arthur, (2024) Manger ou être mangé ? Telle est l'adaptation. *L'érable*, n°48 (2024) 10-15.
- Vacher, Jean-Pierre, Eric Graitson, Julie Cauwenbergh, et Sylvain Ursenbacher. « Conservation genetics of a wide-ranged temperate snake: same species, different locations, and different behaviour ». Preprint. In Review, 25 février 2021. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-232447/v1>.
- Valencia-Aguilar, Anyelet, Angela M. Cortés-Gómez, et César Augusto Ruiz-Agudelo. « Ecosystem Services Provided by Amphibians and Reptiles in Neotropical Ecosystems ». *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management* 9, n° 3 (septembre 2013): 257-72. <https://doi.org/10.1080/21513732.2013.821168>.
- Van Der Elken, Daan. « Maaiselhoop of broedhoop ? Een onderzoek naar geschikte eiafzet plekken voor ringslangen in het Vechtplassengebied ». Rapport de stage. Graveland: Natuurmonumentum, décembre 2008.
- Van Wijngaarden-Bakker, Louise H., et Kees D. Troostheide. « Bones and Eggs. The Archaeological Presence of the Grass Snake *Natrix Natrix* (L.) in The Netherlands ». *Environmental Archaeology* 8, n° 2 (octobre 2003): 111-18. <https://doi.org/10.1179/env.2003.8.2.111>.
- Xhardez, Christian. « Actions pour les vallées et tourbières de Croix-Scaille (2006-2009) ». Rapport de projet LIFE. Natagora, 2009.